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

BIBLIOTECA DO INPA

# EFEITOS DA ALTERAÇÃO DO HABITAT NA DINÂMICA REPRODUTIVA DE *PHYLLOMEDUSA TARSIUS* (AMPHIBIA-ANURA) NA AMAZÔNIA CENTRAL

**SELVINO NECKEL DE OLIVEIRA**

Tese apresentada ao 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.

PDBFF INPA SI Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais

DOAÇÃO DO PROJETO DINÂMICA BIOLÓGICA DE FRAGMENTOS FLORESTAIS-PDBFF À BIBLIOTECA DO INPA.

Manaus – AM
2002

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

# EFEITOS DA ALTERAÇÃO DO HABITAT NA DINÂMICA REPRODUTIVA DE *PHYLLOMEDUSA TARSIUS* (AMPHIBIA-ANURA) NA AMAZÔNIA CENTRAL

BIBLIOTECA DO INPA

**SELVINO NECKEL DE OLIVEIRA**

**Orientador: Dr. CLAUDE GASCON**

Tese apresentada ao 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.

T
597 80416
048e

Manaus – AM
2002

NECKEL-OLIVEIRA, SELVINO

Efeitos da alteração do habitat na dinâmica reprodutiva de *Phyllomedusa tarsius* (Amphibia-Anura) na Amazônia Central./ Selvino Neckel de Oliveira/INPA/UFAM, 2002.

(133)

Tese de Doutorado

1. Dinâmica Reprodutiva 2. *Phyllomedusa tarsius* (Anura) 3. Alteração do Habitat 4. Floresta de Terra Firme 5. Amazônia Central.

Código

Sinopse

Neste estudo determinei o efeito da alteração do habitat sobre a dinâmica reprodutiva de *Phyllomedusa tarsius*, uma espécie de anuro arborícola comum da Amazônia. Este estudo foi realizado em poças distribuídas por cinco hábitats (pastagem, capoeiras de *Vismia* e capoeiras de *Cecropia*, fragmentos florestais e floresta contínua) da Fazenda Esteio/Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais. O sucesso embrionário e larval, a estrutura e a dinâmica das subpopulações de *P. tarsius* foram determinadas para cada poça/habitat.

Palavras chaves: *Phyllomedusa tarsius*, anuros, dinâmica reprodutiva, alteração do habitat, manutenção das populações, conservação, Amazônia.

AGRADECIMENTOS

Ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais/PDBFF pelo financiamento e apoio logístico, sem o qual este estudo não seria possível.

A família PDBFF (Dr. Heraldo Vasconcelos, Dra. Rita Mesquita, Ari Jorge, Maria do Carmo, Patrícia, Maria Eudalete, "Equipe Picada", Rosely, Antonio's, Ocirio, João, Junior, Leo, "Jorge" e Eduarda, Osmaildo, Paulo, Pepe, Josimar....) pela ajuda e companheirismo nestes três anos.

Aos srs. Antonio Cardoso e Ocírio Pereira e a Milena que trabalharam diretamente comigo no campo, e que foram imprescindíveis para o sucesso deste estudo.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/INPA pela oportunidade em poder fazer parte do seu programa de Pós Graduação.

A Capes (dois anos) e ao CNPq (1.5 anos) pela bolsa de estudo.

A minha família pelo apoio e incentivo durante toda minha vida.

Aos professores do curso de Ecologia do INPA por contribuírem com minha formação profissional.

Ao Dr. Claude Gascon pela orientação.

Aos Drs. Willian E. Magnusson e Eduardo Vinticinque e a Sarita pelas valiosas sugestões.

Ao Tito Fernandes, Carlos da Costa e Ana Albernaz pela ajuda na confecção dos mapas.

Aos amigos e colegas de Manaus (Durigas e Simone, Jaydione, Serginho, Ronis, Nete, Ana Andrade, Patrícia, Wilson, Jorge, Carlitos, Tito, Carlão, Dadão, Emilio e Paty, Sergio Mello, Pepe, Sergio Cleto, Gordo, Rose Preta, Augusto....).

E a Sarita, minha mulher e minha vida, obrigado por partilhar comigo todos estes momentos.

SUMÁRIO


| | pág. |
|---|---|
| Resumo | x |
| Abstract | xi |
| **Capítulo I**: Introdução Geral | 01 |
| 1. Introdução Geral | 01 |
| 2. Literatura Citada | 08 |
| **Capítulo II**: Efeitos da alteração do hábitat no desenvolvimento embrionário de Phyllomedusa tarsius (Anura) na Amazônia | 14 |
| 1. Introdução | 14 |
| 2. Materiais e Métodos | 16 |
| 2.1. Área de estudo | 16 |
| 2.2. Metodologia | 20 |
| 2.3. Análises estatísticas | 22 |
| 3. Resultados | 22 |
| 4. Discussão | 30 |
| 4.1. Ecologia reprodutiva | 30 |
| 4.2. Dinâmica espacial | 33 |
| 4.3. Considerações ecológicas | 33 |
| 5. Literatura Citada | 36 |
| **Capítulo III**: Efeitos da mudança na paisagem sobre o desenvolvimento larval de Osteocephalus taurinus e Phyllomedusa tarsius (Amphibia-Anura) na Amazônia Central | 44 |
| 1. Introdução | 44 |
| 2. Materiais e Métodos | 47 |
| 2.1. Área de estudo | 47 |
| 2.2. Metodologia de campo | 47 |
| 2.2.1. Ocorrência de presas e predadores | 47 |
| 2.2.2. Densidade de predadores | 49 |
| 2.2.3. Características das poças | 50 |
| 2.3. Experimentos | 50 |
| 2.3.1. Em poças naturais: efeito da ausência de predadores sobre girinos de P. tarsius | 51 |
| 2.3.2. Poças artificiais: efeitos de predadores sobre girinos | 52 |
| 2.3.2.1. Implementação dos experimentos com predadores e girinos | 53 |
| 2.3.3. Poças artificiais: interações entre predadores | 54 |
| 2.3.3.1. Implementação do experimento | 55 |
| 2.4. Análises estatísticas | 57 |
| 2.4.1. Ocorrência de presa e predadores | 57 |
| 2.4.2. Experimento em poças | 57 |
| 2.4.3. Experimentos com predadores | 58 |
| 3. Resultados | 58 |
| 3.1. Características das poças | 58 |
| 3.2. Ocorrência de presas e predadores | 61 |

3.3. Densidade dos predadores 62
3.4. Relações tróficas: floresta contínua e área alterada 62
3.4.1. Floresta contínua 62
3.4.2. Área alterada 68
3.5. Experimentos 72
3.5.1. Em poças da floresta contínua e pastagem (sem predadores) 72
3.5.2. Em bacias com diferentes predadores 72
3.5.2.1. Sobrevivência dos girinos 72
3.5.2.2. Crescimento dos girinos 73
3.5.3. Efeitos de Rivulus e Belostomatidae sobre as náiades de odonatas 73
4. Discussão 77
4.1. Distribuição de girinos e predadores em diferentes hábitats 77
4.2.1. Sobrevivencia dos girinos de O. taurinus e P. tarsius 81
4.2.2. Densidade versus crescimento 82
4.3. Sistema predador-presa para poças da floresta e área alterada 83
5. Literatura Citada 85

**Capítulo IV:** Efeitos da alteração nos padrões de uso do hábitat na dinâmica reprodutiva de Phyllomedusa tarsius (Amphibia-Anura) na Amazônia Central 93

1. Introdução 93
2. Materiais e Métodos 96
2.1. Área de estudo 96
2.2. História natural 96
2.3. Metodologia 97
2.4. Análises estatísticas 99
3. Resultados 100
3.1. Estrutura populacional de P. tarsius 100
3.2. Efeito do tipo de hábitat e da pluviosidade no recrutamento e comprimento de P. tarsius 101
3.3. Dinâmica espacial e temporal 107
3.3.1. Uso de poças 107
3.3.2. Marcação e recaptura 115
3.3.3. Padrão de movimentação 115
3.3.4. Distância percorrida 116
4. Discussão 120
4.1. Atividade reprodutiva 120
4.2. Efeito do hábitat e da estação sobre o crescimento de machos 122
4.3. Dinâmica temporal 123
4.4. Padrão de movimentação dos machos de P. tarsius 124
4.5. Considerações finais 126
5. Literatura Citada 127

# ÍNDICE DE FIGURAS


Pág.

**Capítulo I**

**Figura 1.** Hábitats usados para reprodução por Phyllomedusa tarsius na fazenda Esteio. 07

**Capítulo II**

**Figura 1.** Localização da Fazenda Esteio. 19

**Figura 2.** Pluviosidade mensal ($mm^3$) e quantidade de ninhos de P. tarsius encontrados em duas estações reprodutivas por hábitat. 25

**Figura 3.** Quantidade de girinos nascidos por ninhos de P. tarsius em cinco hábitats da Fazenda Esteio. 27

**Figura 4.** Variação entre o número de ovos que não eclodiram por ninho de P. tarsius e pluviosidade ($mm^3$), em cinco hábitats da fazenda Esteio. 28

**Figura 5.** Distribuição espacial e temporal dos ninhos de P. tarsius de diferentes hábitats da Fazenda Esteio. 29

**Capítulo III**

**Figura 1.** Correlação entre a soma dos meses com água nas poças (hidroperíodo) e tamanho das poças na floresta contínua e na área alterada. 60

**Figura 2.** Perfil diário da temperatura superficial da água das poças da floresta contínua e das poças da pastagem. 60

**Figura 3.** Freqüência de encontro de predadores e presas em relação aos índices de hidroperíodo em 51 poças da floresta continua e 29 poças da área alterada. 64

**Figura 4.** Relações significativas ($p < 0.05$) entre os resíduos parciais calculados de regressões múltiplas para poças da floresta contínua. 66

**Figura 5.** Relações significativas ($p < 0.05$) entre os resíduos parciais calculados de regressões múltiplas para poças da floresta contínua. 67

**Figura 6.** Relações significativas ($p < 0.05$) entre os resíduos parciais calculados de regressões múltiplas para poças da área alterada. 70

**Figura 7.** Relações significativas ($p < 0.05$) entre os resíduos parciais da freqüência de encontro de metamorfos de P. tarsius e Aeshnidae em poças da área alterada. 71

**Figura 8.** Relações significativas ($p < 0.05$) entre os resíduos parciais obtidos de regressões múltiplas metamorfos de O. taurinus e tamanho das poças da área alterada. 71

**Figura 10.** Sobrevivência dos girinos de P. tarsius e de O. taurinus em tratamentos com diferentes combinações de predadores. 74

**Figura 10.** Relação entre crescimento e número de sobreviventes em dois experimentos com girinos de P. tarsius e O. taurinus. 75

**Figura 11.**Sobrevivência das náiades de odonatas de tamanhos variados na presença e ausência de Rivulus e Belostomatidae. 76

**Figura 12.** Sobrevivência das náiades de odonatas grandes e pequenas com Rivulus e Belostomatidae. 77

Capítulo IV

Pág.

**Figura 1.** Quantidade de indivíduos registrados por poças durante três estações reprodutivas nos cinco hábitats da Fazenda Esteio. 103
**Figura 2.** Taxa de crescimento intrínseco de P. tarsius em poças de cinco hábitats da Fazenda Esteio. 105
**Figura 3.** Distribuição mensal da chuva e quantidade de machos capturados durante três estações reprodutivas consecutivas na Fazenda Esteio. 108
**Figura 4.** Correlogramas de série temporal entre pluviosidade mensal e recrutamento mensal de novos machos em poças de quatro hábitats da Fazenda Esteio. 109
**Figura 5.** Dias de permanência de machos marcados em poças de cinco hábitats em três estações reprodutivas. 110
**Figura 6.** Comprimento dos machos marcados em poças de cinco hábitats da Fazenda Esteio, em três estações reprodutivas. 111
**Figura 7.** Padrão de movimentação de machos de P. tarsius entre poças dos hábitats da Fazenda Esteio. 118
**Figura 8.** Número de machos por classes de distância em quatro hábitats da Fazenda Esteio, em três estações reprodutivas. 119

# ÍNDICE DE TABELAS


Pág.

**Capítulo II**

**Tabela 1.** Número total de ninhos encontrados de P. tarsius em cinco hábitats em duas estações reprodutivas. 26

**Capítulo III**

**Tabela 1.** Desenho experimental para testar os efeitos de predadores sobre os girinos de O. taurinus e P. tarsius.. 56

**Tabela 2.** Desenho experimental para testar os efeitos Rivulus e Belostomatidae sobre as náiades de odonatas de diferentes tamanhos. 56

**Tabela 3.** Resumo da regressão múltipla relacionando o índice de freqüência de encontro de metamorfos de O. taurinus e P. tarsius com o índice de freqüência de encontro de predadores em poças da floresta contínua. 65

**Tabela 4.** Resumo da regressão múltipla relacionando o índice de freqüência de encontro de metamorfos de O. taurinus e P. tarsius com o índice de freqüência de encontro de predadores nas poças da área alterada. 69

**Capítulo IV**

**Tabela 1.** Resumo da Análise de Covariância para a quantidade de indivíduos marcados por poças em cinco hábitats da fazenda Esteio. 104

**Tabela 2.** Comprimento de machos e fêmeas capturados nos cinco hábitats da fazenda Esteio, em três estações reprodutivas. 113

**Tabela 3.** Número total de machos e fêmeas marcados em poças de cinco hábitats da fazenda Esteio, em três estações reprodutivas. 114

**Tabela 4.** Quantidade de machos recapturados na mesma poça (não migrante) e machos marcados em uma poça e recapturados em outra poça (migrante) nos diferentes hábitats estudados, em três estações reprodutivas consecutivas. 117

## RESUMO

O objetivo desse trabalho foi o de determinar como a mudança na paisagem e o uso intensivo da terra podem afetar a dinâmica populacional de Phyllomedusa tarsius (Anura-Hylidae), uma espécie arborícola da Amazônia Central. Este estudo foi realizado em poças de cinco hábitats: pastagem, capoeira de Cecropia, capoeira de Vismia, fragmentos florestais e floresta contínua. Determinei as taxas de eclosão dos ovos, a freqüência de metamorfos, a quantidade de reprodutores e a movimentação entre poças nos cinco hábitats. As mudanças na paisagem resultaram em um gradiente de poças temporárias a permanentes, com diferentes predadores. Phyllomedusa tarsius usou todos os hábitats, mas teve maior sucesso reprodutivo na floresta e na capoeira de Cecropia. A movimentação foi estudada somente com machos e foi maior entre as poças dos hábitats alterados; nenhuma movimentação foi observada entre as poças da floresta e dos hábitats alterados. O sucesso reprodutivo e o padrão de movimentação indicam que os indivíduos que usam poças na área alterada não dependem ou dependem muito pouco das subpopulações da floresta contínua, e sua continuidade está mais relacionada a condições locais para reproduzir do que da chegada de indivíduos da floresta primária. Estas poças parecem funcionar como uma única unidade que serve de local de reprodução, alimentação e refúgio para P. tarsius. O uso de poças da área alterada pode ter importante implicação para conservação de espécies que passam parte de sua vida nestes sistemas aquáticos, porque demonstra que a conexão de populações não deve ser restrita a corredores, mas também devem levar em consideração as relações entre as espécies e da capacidade em usar o espaço disponível em uma paisagem alterada.

Abstract

This study determined the effect of landscape change and the intensity of land use on reproductive dynamics of Phyllomedusa tarsius (Anura-Hylidae), a species of tree frog in Central Amazônia. This study was conducted in five habitats: pasture, regrowth of Cecropia, regrowth of Vismia, forest fragments and continuous forest. I studied the hatching rate eggs, frequency of metamorphosis in the ponds, and quantities and dispersal of adults of P. tarsius in the five habitats. The landscape change resulted in a gradient of temporary to permanent ponds, with different compositions of predators. Phyllomedusa tarsius used all habitats, but the most successful reproductive was ponds in forest and ponds in Cecropia regrowth. Dispersal was studied only in males and it was principally between ponds in disturbed areas. This result suggests that subpopulations in disturbed areas are not dependent on the continuous forest subpopulations, and their maintenance is more related to local condition than individuals arriving from continuous forest subpopulations. My study confirms the wide applicability of the "connectivity concept" to conservation biology. It also demonstrates the use of such a concept cannot be restricted to corridor design because the efficiency of corridors depends on the relationship between space-use behavior and landscape configuration for particular taxa.

# CAPÍTULO I

## INTRODUÇÃO GERAL

O desmatamento é a principal ameaça às áreas de floresta da Amazônia brasileira (Fearnside 1989, 1995, Laurance 1998, Nepstad *et al.* 1999). Até 1996, aproximadamente 13% da área total da floresta primária foi cortada (INPE 1997), sendo que a maior parte foi convertida em pastagens ou lavouras (Uhl e Jordan 1984, Buschbacher *et al.* 1988, Uhl *et al.* 1988, Fearnside 1993, 1995). O abandono destas áreas é uma prática comum, o que possibilita o crescimento gradual da floresta que pode recuperar algumas das suas características funcionais e estruturais (Uhl e Jordan 1984, Buschbacher *et al.* 1988, Nepstad *et al.* 1999). A taxa de recuperação depende do tipo de uso da terra aplicado antes do abandono. Por exemplo, quando a área desmatada é abandonada logo após a primeira queimada a floresta recupera-se mais rapidamente do que quando a área é convertida em pastagem e usada por vários anos (Uhl *et al.* 1988). Assim, a perda do habitat também implica em um correspondente aumento em outros elementos da paisagem, os quais podem afetar a dinâmica das populações remanescentes (Hanski 1994, 1996, 1998, Schmiegelow e Monkkonen 2002). Estudos que possibilitem identificar os hábitats sustentáveis para a manutenção das populações de espécies de animais são importantes ferramentas para a conservação da biodiversidade.

Estudos teóricos e empíricos predizem que a persistência das populações de espécies de animais neste tipo de paisagem pode ser avaliada pelas taxas de crescimento intrínseco (Pullian 1988, 1996, Doncaster *et al.* 1997), quantidade de populações de cada espécie, do

grau de conectividade entre elas (Hanski 1994, 1998, Thomas *et. al.* 1998, Thomas 2000) e da estrutura da vegetação entre os hábitats onde as populações estão vivendo (Gascon *et al.* 1999). A teoria "Source-Sink" (fonte-sumidouro) prediz que populações que exportam indivíduos, ou sejam, aquelas que tem taxas de crescimentos maiores do que as taxas de mortalidade são populações fontes, enquanto as que recebem mais imigrantes do que exportam são populações sumidouros (Pulliam 1988, 1996). A teoria de metapopulação prediz que a manutenção de uma população pode ser avaliada pelas taxas de extinção e colonização, que podem ser previstas pela presença ou ausência de indivíduos em uma dada área (Hanski e Gilpin 1991, Hanski 1994, Esler 2000). Esta teoria assume que a persistência de uma população em uma área não depende só dela, mas de outras populações próximas que poderão fornecer indivíduos que colonizaram as manchas de hábitats vazios óu que foram extintos (Hanski e Gilpin 1991, Harrison 1991, Hansson 1991, Thomas *et al.* 1998). Em uma perspectiva conservacionista, processos espaciais tais como a perda do habitat, fragmentação e a perda de corredores de dispersão podem ser fatores determinantes para o declínio das populações, independente de serem uma metapopulação ou terem uma dinâmica do tipo fonte-simidouro (Blaustein *et al.* 1994, Rhodes *et al.* 1996, Hanski e Gilpin 1997, Hanski 1998, Palomares *et al.* 2000, Rowe *et al.* 2000).

Anfíbios representam uma unidade biológica que favorece a aplicação de idéias teóricas sobre a dinâmica de populações em hábitats alterados antropicamente, porque as poças usadas para reprodução formam manchas de hábitats discretos que podem ser facilmente identificados e caracterizados (Gill 1978, Sjögren 1991, Sjögren Gulve 1994, Marsh e Trenham 2001). Para a maioria das espécies, o habitat aquático é usado para reprodução

(acasalamento e oviposição) somente durante um período do ano (Duellman e Trueb 1986). A dinâmica dos indivíduos que usam poças para reproduzir pode ser estudada observando a movimentação dos animais entre as poças, pela avaliação anual dos padrões de ocupação, extinção e recolonização e pelas taxa de crescimento intrínseca da população de uma dada poça (Fahrig e Merrian 1994, Marsh *et al.* 1999, Marsh e Trenham 2001). Gill (1978) e Sinsch (1992) estudaram diferentes espécies de anfíbios e observaram altas taxas de movimentação entre poças. Estes autores concluíram que a persistência local da maioria das subpopulações depende da emigração de poucas poças fontes. Sjögren Gulve (1994) estudando uma metapopulação de Rana lessonae (Anura) na Suécia encontrou que os indivíduos que usaram poças isoladas por mais de um quilômetro foram extintos, enquanto as mais próximas tenderam a persistir.

Na Amazônia Central, o Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) estuda há mais de 20 anos o efeito da perda do habitat natural e da fragmentação da floresta primária na diversidade e na distribuição das espécies de anuros (Zimmerman 1982, Zimmerman e Rodrigues 1990, Gascon 1991, Zimmerman e Simberloff 1996, Tocher *et al.* 2001). As áreas do PDBFF são caracterizadas por uma vegetação em mosaico, com áreas de floresta primária contínua e fragmentos de florestas cercados por áreas de pastagens e capoeiras de diferentes idades e estrutura (Lovejoy e Bierregaard Jr. 1990, Bierregaard Jr. e Gascon 2001). Nesta paisagem, foram registradas mais de 60 espécies de anuros e a maioria reproduz durante a estação chuvosa em poças distribuídas por diferentes hábitats (Zimmerman 1982, Zimmerman e Rodrigues 1990, Gascon 1991, Zimmerman e Simberloff 1996, Tocher *et al.* 2001). Algumas espécies, como Phyllomedusa bicolor, foram restritas à poças da floresta

contínua. Outras como Bufo granulosus, foram mais comuns nos hábitats mais alterados, enquanto espécies como P. tarsius usaram todos os tipos de poças, independente do grau de perturbação de cada habitat (Tocher *et al.* 1997, 2001). A alta representatividade de espécies de floresta contínua em muitos hábitats alterados (e.g. pastagens, fragmentos e capoeiras) necessita de melhores explicações. Muitas espécies de anfíbios podem voltar ao seu local de nascimento para reproduzir quando adultos, independente dos hábitats adjacentes às poças terem sido alterados ou não (Sinsch 1992). Enquanto, algumas espécies que mesmo não estando em seu período reprodutivo, podem permanecer em refúgios próximos aos locais de reprodução (Gill 1978); outras espécies podem migrar para hábitats com condições ambientais mais favoráveis (Marsh e Trenham 2001). Desta forma, as espécies que conseguem resistir as mudanças ambientais em áreas alteradas antropicamente poderão manter estáveis suas populações por longos períodos de tempo (Hanski 1994, 1998).

Phyllomedusa tarsius (Anura-Hylidae) é uma espécie que geralmente reproduz em poças isoladas no interior da floresta de terra firme na Amazônia (Zimmerman e Rodrigues 1990, Gascon 1991, Zimmerman e Simbeloff 1996; figura 1a). Porém, pode ser encontrada reproduzindo em poças localizadas na matriz adjacente aos fragmentos ou nos próprios fragmentos florestais (Tocher *et al.* 1997, 2001). Como a maioria das espécies deste gênero, as fêmeas depositam seus ovos em agrupamento de folhas de arbustos ou árvores nas margens das poças (Pyburn 1980, Canatella 1982, Duellman 1992; figura 1b). Em poças da pastagem, na área de estudo do PDBFF, os ovos de P. tarsius são depositados sobre gramíneas (figuras 1d, 1e) e estão sujeitos à maior dessecação e predação que os ovos depositados nos hábitats florestados, tanto pela própria arquitetura e posição do ninho como pelas maiores variações

climáticas (Tocher *et al.* 2001). No entanto, não sabemos se os indivíduos adultos que foram encontrados nas poças dos hábitats alterados (Tocher *et al.* 1997, 2001), como os fragmentos florestais, pastagem e capoeiras de Cecropia e Vismia formam populações permanentes e independentes, populações mantidas por recrutamento constante, mas sem extinção, várias populações com ocorrência de colonização e extinção (metapopulação), ou populações fontes e sumidouros (source-sink). Estudos que possibilitem entender que tipo de dinâmica ocorre devido as mudanças na qualidade do habitat, como novos tipos de poças e mudanças na permeabilidade da matriz, são necessários para que possamos medir o valor de conservação dessa paisagem, e conseqüentemente gerar informações mais precisas para planos de manejo e desenhos de reservas para conservação da biodiversidade tropical.

Os objetivos deste trabalho foram os seguintes: identificar as poças que são usadas para reprodução por P. tarsius e determinar qual o tipo de dinâmica ocorre em cada poça/hábitat. Determinar se as poças da floresta contínua, fragmentos, capoeira de Cecropia, capoeira de Vismia e pastagem estão conectadas por migração de indivíduos, ou se cada uma tem sua própria dinâmica reprodutiva, mantendo-se pela reprodução local independente do grau de perturbação do hábitat. Para isso, apresento dados do desenvolvimento embrionário e larval e da dinâmica reprodutiva de machos e fêmeas adultas de P. tarsius em poças nos fragmentos, pastagem, capoeiras de Cecropia e Vismia e na floresta contínua.

Esta tese está dividida em três capítulos. No primeiro capítulo, apresento dados sobre as poças onde P. tarsius deposita seus ovos, e o sucesso no desenvolvimento embrionário (porcentagem de eclosão e quantidade de girinos por ninho). Além disto, determinei os fatores que causaram a mortalidade dos embriões em poças de cada habitat.

No segundo capítulo, investiguei em quais poças os girinos conseguiram chegar até a metamorfose, e relacionei a taxa de metamorfose com o tipo de habitat e com a densidade e riqueza de predadores. Os resultados das observações no campo foram comparados com experimentos onde a quantidade e o tipo de predador e de presa foram controlados.

No terceiro capítulo, determinei a quantidade de reprodutores por poças/hábitats, comparei o comprimento total (rostro-uróstilo) dos reprodutores entre hábitats, determinei o tempo de permanência dos machos em cada poça/hábitats, e determinei o número de migrantes entre poças/hábitats.

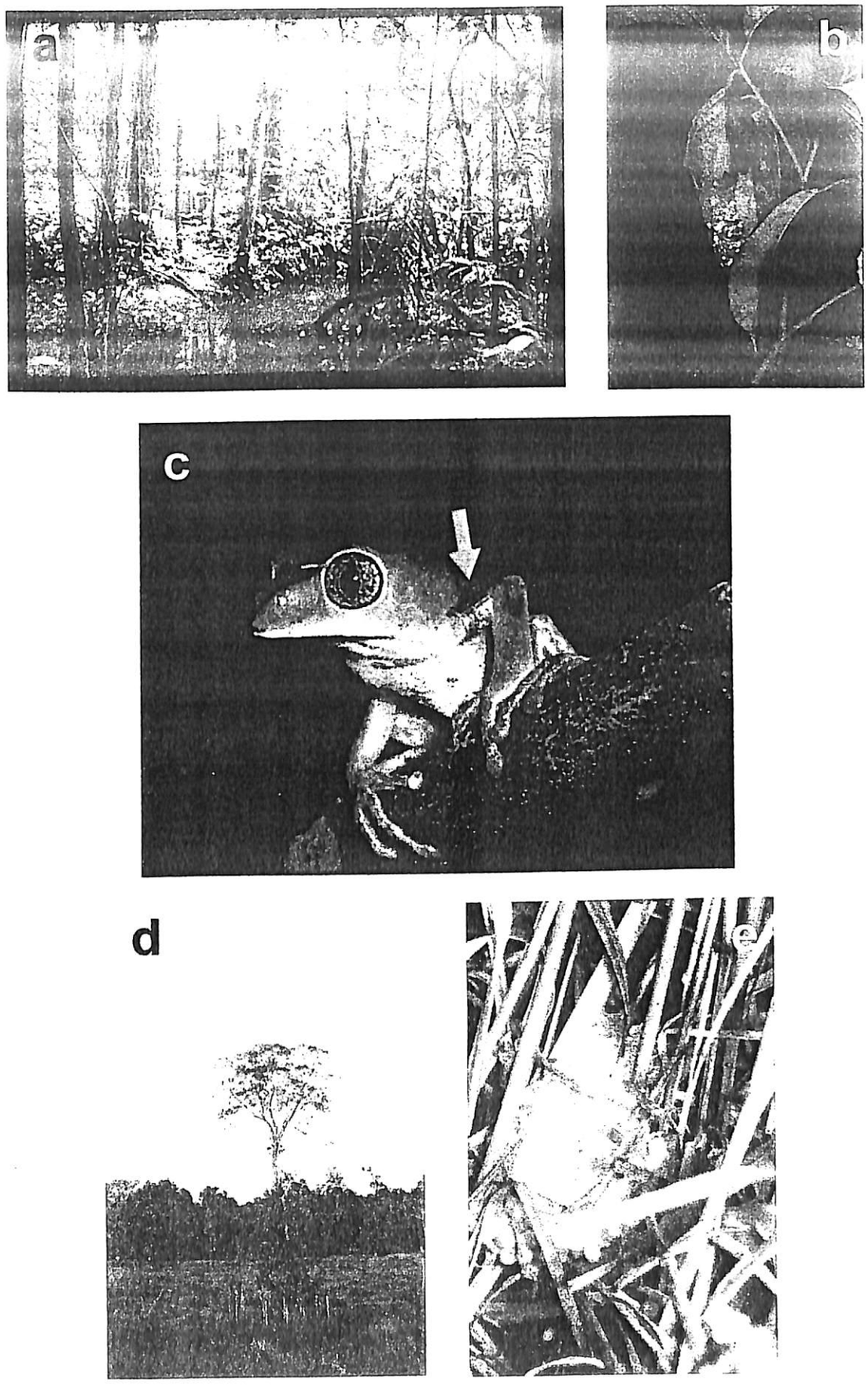


Figura 1 - Hábitats usados para reprodução por *Phyllomedusa tarsius* na Fazenda Esteio. Poça na floresta contínua (a); ninho (b); macho de *P. tarsius* com anilha (c); poça na área desmatada (d); ninho no capim (e).

## 2. LITERATURA CITADA


Bierregaard Jr., R.O., e C. Gascon. 2001. The Biological Dynamics of Forest Fragments Project: overview and history of a long-term conservation project. Pg. 5-12. *In*: R.O. Bierregaard, Jr., C. Gascon, T.E. Lovejoy, e R. Mesquita (eds.). Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven, Yale University Press.

Blaustein, A.R., D.B. Wake, e W.P. Sousa. 1994. Amphibian declines: judging stability, persistence, and susceptibility of populations to local and global extinctions. Conservation Biology, 8: 60-71.

Buschbacher, R., C. Uhl, e E.A.S. Serrão. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrient stocks in the soil and vegetation. Journal of Ecology, 76: 682-699.

Cannatella, D.C. 1982. Leaf-frogs of the Phyllomedusa perineos Group (Anura: Hylidae). Copeia, 1982: 501-513.

Doncaster, C.P., J. Clobert, B. Doligez, L. Gustafsson, e E. Danchin. 1997. Balanced dispersal between spatially varying local populations: an alternative to the source-sink model. The American Naturalist, 150: 425-445.

Duellman, W.E., e L. Trueb. 1986. Biology of Amphibians. New York, Mcgraw- Hill. 670 p.

Duellman, W. E. 1992. Reproductive strategies of frogs. Scientific American, 267: 80-87.

Esler, D. 2000. Applying metapopulation theory to conservation of migratory birds. Conservation Biology, 14: 366-272.

Fahrig, L., e G. Merrian. 1994. Conservation of fragmented populations. Conservation Biology, 8: 50-59.

Fearnside, P.M. 1989. Deforestation and agricultural development in Brazilian Amazonia. Interciência, 14: 291297.

Fearnside, P.M. 1993. Deforestation in Brazilian Amazonia: The effect of population and land tenure. Ambio, 22: 537-545.

Fearnside, P.M. 1995. Potential impacts of climatic change on natural forests and forestry in Brazilian Amazônia. Forest Ecology and Management, 78: 51-78.

Gascon, C. 1991. Population and community level analyses of species occurrences of Central Amazonian rainforest tadpoles. Ecology, 72: 1731-1746.

Gascon, C., T.E. Lovejoy, R.O. Bierregaard Jr., J.R. Malcolm, P.C. Stouffer, H.L. Vasconcelos, W.F. Laurance, B. Zimmerman, M. Tocher, e S. Borges. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. Biological Conservation, 0: 1-7.

Gill, D.E. 1978. The metapopulations ecology of the red-spotted newt, Notophthalmus viridiscens (Rafinesque). Ecol. Monogr. 48:145-166.

Hanski, I. 1994. Path-occupancy dynamics in fragmented landscapes. TREE, 9: 131-135.

Hanski, I. 1996. Metapopulation ecology. Pg: 13-43. *In*: O. Rhodes, Jr. R. K. Chesser e M.H. Smith (eds.). Population dynamics in ecological space and time. Chicago, The University of Chicago Press.

Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. Nature, 396: 41-49.

Hanski, I., e M. Gilpin. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. Biological Journal of the Lennean Society, 42:3-16.

Hanski, I., e M. Gilpin. 1997. Metapopulation Biology: ecology, genetics, and evolution. San Diego, Academic Press. 512 p.

Hansson, L. 1991. Dispersal and connectivity in metapopulations. Biological Journal of the Lennean Society, 42:89-103.

Harrison, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. Biological Journal of the Lennean Society, 42:73-88.

INPE. (Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais). 1997. Desflorestamento 1995-1997. São José dos Campos, São Paulo, Brasil.

Laurance, W.F. 1998. A crisis in the making: responses of Amazonian forests to land use and climate change. TREE, 13: 411-415.

Lovejoy, T.E., e R.O. Bierregaard Jr. 1990. Central Amazonian forest fragments and the Minimum Critical Size of Ecosystems Project. Pg: 60-71. *In:* A. H. Gentry (ed.). Four Neotropical Rainforests. New Haven, Yale Univ. Press.

Marsh, D.M., E.H. Fegraus, e S. Harrison. 1999. Effects of breeding pond isolation on the spatial and temporal dynamics of pond use by the tungara frog, Physalaemus pustulosus. Journal of Animal Ecology, 68: 804-814.

Marsh, D.M., e P.C. Trenham. 2001. Metapopulation dynamics and amphibian conservation. Conservation Biology, 15: 40-49.

Nepstad, D.C., A.G. Moreira, e A.A. Alencar. 1999. Flames in the rain forest: origins, impacts and alternatives to Amazonian fire. The Pilot Program to Conservation the Program to Conserve the Brazilian Rain Forest, Brasilia, Brazil. 190p.

Palomares, F., M. Delibes, P. Ferreiras, J.M. Fedriani, J. Calzada, e E. Revilla. 2000. Iberian lynx in a fragmented landscape: predispersal, dispersal, and postdispersal hábitats. Conservation Biology, 14: 809-818.

Pulliam, H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. The Amarican Naturalist, 132: 652-661.

Pulliam, H.R. 1996. Source and Sinks: Empirical evidence and population consequences. Pg: 45-69. *In*: O. Rhodes, Jr. R. K. Chesser, e M.H. Smith (eds.). Population dynamics in ecological space and time. Chicago, The University of Chicago Press.

Pyburn, W.F. 1980. The function of eggless capsules and leaf in nests of the frog Phyllomedusa hypochondrialis (Anura:Hylidae). Proc.Biol.Soc.Wash., 93: 153-167.

Rhodes Jr., O.E., R. K. Chesser, e M.H. Smith. 1996. Population dynamics in ecological space and time. Chicago, The University of Chicago Press. 388 p.

Rowe, G, T.J.C. Beebee, e T. Burke. 2000. A microsatellite analysis of natterjack toad, Bufo calamita, metapopulations. Oikos, 88:641-651.

Schmiegelow, F.K.A., e M. Monkkonen. 2002. Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: avian perspectives from the boreal forest. Ecological Applications, 12: 375-389.

Sinsch, U. 1992. Structure and dynamic of a natterjack toad metapopulation (Bufo calamita). Oecologia, 90: 489-499.

Sjögren, P. 1991. Extinction and isolation gradients in metapopulations: the case of the pool frog (Rana lessonae). Biological Journal of the Lennean Society, 42:135-147.

Sjögren Gulve, P. 1994. Distribution and extinction patterns within a northern metapopulation of the pool frog, Rana lessonae. Ecology, 75: 1357-1367.

Sweanor, L.L., K.A. Logan, e M.G. Hornocker. 2000. Cougar dispersal patters, metapopulation dynamics, and conservation. Conservation Biology, 14: 798-808.

Thomas, C.D., J.K. Hill, e O.T. Lewis. 1998. Evolutionary consequences of habitat fragmentation in a localized butterfly. Journal of Animal Ecology, 67: 485-497.

Thomas, C.D. 2000. Dispersal and extinction in fragmented landscapes. Proc. R. Soc. Lond., 267: 139-145.

Tocher, M.D., C. Gascon, e B. L. Zimmerman. 1997. Fragmentation effects on a Central Amazonian frog community: a ten-year study. Pg: 124-137. *In*: W. F. Laurance e R. O. Bierregaard Jr. (eds.). Tropical Forests Remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. Chicago, The University of Chicago Press.

Tocher, M.D., C. Gascon, e J. Mayer. 2001. Community composition and breeding success of Amazonian frogs in continuous forest and matrix habitat aquatic sites. Pg. 235-247. *In:* R.O. Bierregaard, Jr., C. Gascon, T.E. Lovejoy, e R. Mesquita.(eds.). Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven, Yale University Press.

Uhl, C., e C.F. Jordan. 1984. Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. Ecology, 65: 1476-1490.

Uhl, C., R. Buschbacher, e A.S. Serrão. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazônia. I. Patterns of plant succession. Journal of Ecology, 76: 663-681.

Zimmerman, B.L. 1982. A survey of Central Amazonian forest frog species and an analysis of structural and behavioral of their vocalizations. Dissertação de Mestrado. The University of Guelph, Canadá. 242 p.

Zimmerman, B. L., e M. T. Rodrigues. 1990. Frogs, Snakes and Lizards of the INPA-WWF reserves near Manaus, Brazil. Pg: 427-454. *In*: A Gentry (ed.). Four Neotropical Rainforests. New Haven, Yale Univ. Press.

Zimmerman, B.L. & D. Simberloff. 1996. An historical interpretation of habitats use by frogs in a central Amazon forest. Journal of Biogeography, 23: 27-46.

CAPÍTULO II

# EFEITOS DA ALTERAÇÃO DO HÁBITAT NO DESENVOLVIMENTO EMBRIONÁRIO DE PHYLLOMEDUSA TARSIUS (ANURA) NA AMAZÔNIA

## 1. INTRODUÇÃO

Nas últimas duas décadas, o desmatamento na região amazônica tem transformado grandes áreas de floresta contínua em ilhas de floresta primária isoladas por um mosaico composto de pastagens, lavouras e capoeiras de várias idades (Uhl e Jordan 1984, Buschbacher *et al.* 1988, Uhl *et al.* 1988, Fearnside 1993, 1995, Laurance 1998). Mudanças na cobertura florestal afetam as condições climáticas locais (Camargo e Kapos 1995), a composição e a distribuição das espécies de animais (Silva *et al.* 1996, Gascon *et al.* 1999; Laurance *et al.* 2002), bem como a dinâmica das populações remanescentes (Hanski e Gilpin 1991, Blaustein *et al.* 2001). As principais mudanças microclimáticas são um aumento da incidência da luz e a diminuição da umidade do solo e do ar (Camargo e Kapos 1995). Assim, hábitats que sofrem maiores intensidades no uso da terra são os que apresentam maiores mudanças microclimaticas (Nepstad *et al.* 1999). Desta forma, a manutenção das populações depende do grau de variação das condições ambientais e da capacidade das espécies em tolerar estas mudanças em seus hábitats.

A classe Amphibia é um dos grupos de vertebrados mais sensíveis às mudanças microclimáticas devido as suas restrições fisiológicas (Sinsch 1992, Marsh *et al.* 1999) e

características reprodutivas (DeManynadier e Hunter 1997, Blaustein *et al.* 1994, 2001, Mazerolle 2001). Espécies de anuros que constroem ninhos arborícolas geralmente são restritas à florestas tropicais úmidas (Hodl 1990, Duellman 1992), porque a umidade do ar é fundamental para manter o balanço hídrico dos ovos durante o desenvolvimento embrionário (Pyburn 1970, 1980, Villa 1980). Por exemplo, Phyllomedusa hypochondrialis (Hylidae) deposita seus ovos na vegetação sobre os corpos d'água envolvendo-os com folhas da vegetação (Pyburn 1970). Pyburn (1980) encontrou maior mortalidade de embriões nos ninhos de P. hypochondrialis quando parte das folhas que protegem o ninho foram removidas. Chirixalus eiffingeri (Rhacophoridae) geralmente deposita seus ovos em cavidades de bambus que ficam de 3 a 5 cm da superfície da água da poça (Kam *et al.* 1996). A maior perda em massa de embriões de C. eiffingeri ocorreu quando os ovos foram experimentalmente colocados em locais com 45% de umidade do ar (Kam *et al.* 1998). Espécies de anuros que protegem os ovos com folhas ou deposita-os próximos à água geralmente tem maiores chances de completar o seu período embrionário, porque estas estratégias mantêm a umidade elevada em torno do embrião (Pyburn 1970, 1980, Hodl 1990, Duellman 1992, Kam *et al.* 1998).

Phyllomedusa tarsius é uma espécie de anuro comum da floresta Amazônica que reproduz durante a estação chuvosa (Zimmerman e Rodrigues 1990, Zimmerman e Simberloff 1996). Normalmente, os ovos são envoltos por folhas da vegetação e, de 8 a 10 dias depois da desova, os girinos eclodem e caem na água da poça abaixo (Neckel-Oliveira e Machado 2002). Tocher *et al.* (2001) observaram que P. tarsius pode reproduzir tanto nos corpos da água da floresta contínua, como também nos localizados em áreas de capoeiras e pastagem. Nas áreas de floresta e capoeiras, os ovos são envoltos pelas folhas de arbustos ou arvoretas, enquanto que, nas áreas de pastagens, os ovos são depositados sobre o capim próximos a água das poças,

ficando expostos ao sol e a baixa umidade do ar (Tocher *et al.* 2001). Se a fonte externa de água é fundamental para o desenvolvimento e crescimento do embrião, qual seria os efeitos do uso de poças localizadas em áreas com diferenças na estrutura e no tipo de vegetação sobre o desenvolvimento embrionário de P. tarsius?

O objetivo desse estudo foi determinar os sucessos embrionários de P. tarsius em poças localizadas na pastagem, capoeira de Vismia spp., capoeira de Cecropia spp. e compará-los com os encontrados em poças da floresta contínua. Para responder esta pergunta determinei (1) a porcentagem de eclosão dos ninhos, (2) a quantidade média de ovos e girinos por ninho, (3) relacionei a quantidade de ovos perdidos por ninho com a pluviosidade no período, (4) e determinei a distribuição espacial e temporal dos ninhos. Também determinei as possíveis causas da mortalidade de ovos.

## 2. MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1. Área de estudo

Este estudo foi realizado na fazenda Esteio, a cerca de 70 km ao norte de Manaus, Amazonas (figura 1) Esta fazenda foi criada no final da década de 70, e faz parte da área de estudo do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais/PDBFF, um projeto de cooperação entre o Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/INPA do Brasil e o Smithsonian Tropical Reschearch Institution/STRI dos Estados Unidos (Bierregaard Jr. e Gascon 2001). Aproximadamente, vinte por cento da área original da fazenda foi desmatada para implementação de pastagem, mas a maior parte desta área foi abandonada gradativamente. Hoje,

a fazenda é caracterizada por cinco principais hábitats: 1) pastagens, 2) vegetação secundária dominada por Vismia spp., 3) vegetação secundária dominada por Cecropia spp., 4) fragmentos florestais de 1 e 10ha, e 5) área contínua de floresta primária (Gascon e Bierregaard Jr. 2001).

As áreas de pastagens foram estabelecidas para criação de gados bovinos e búfalos asiáticos, e foram sujeitas a repetidos cortes seguidos de queimadas desde 1980. Os pastos foram dominados por espécies introduzidas de gramíneas, como Pennisetum sp. e Brachiaria sp.. Nestas áreas, ocorreram oito poças, com tamanhos variando de 173 a 6700 $m^2$, e profundidade entre 1,0 e 2,0 metros. A distância entre estas poças variou de 200 a 2000 metros, com algumas poças a menos de 300 metros da floresta contínua ou dos fragmentos. A maioria destas poças permaneceu com água por todo o período deste estudo, enquanto as demais tiveram água apenas na estação chuvosa (ver capítulo 3).

As áreas desmatadas e queimadas até o final da década de 80 foram abandonadas e passaram a ser dominadas por Vismia spp.. Esta vegetação formava uma cobertura vegetal baixa (menos de 10 metros de altura) e esparsa, com poucas espécies vegetais de floresta primária presentes (Willianson *et al.* 1998), possivelmente devido as constantes queimadas efetuadas após o desmatamento (Uhl *et al.* 1988). Nestas áreas, ocorreram oito poças temporárias, com tamanhos variando de 6 a 6200 $m^2$ e profundidade entre 0,3 e 2,0 metros. A distância entre estas poças variou de 200 a 1500 metros, com algumas poças a menos de 200 metros da floresta contínua ou dos fragmentos.

As áreas desmatadas no inicio da década de 80, não queimadas e abandonadas foram dominadas por Cecropia spp.. As árvores de Cecropia chegavam a medir mais de 20 metros de altura criando um dossel fechado. O solo era protegido por uma espessa camada de serrapilheira e várias espécies de floresta primária estavam presentes (Willianson *et al.* 1998). Neste habitat

ocorreram cinco poças temporárias, com tamanhos variando de 4 a 4500 $m^2$ e profundidade entre 0,3 e 2,0 metros. A distância entre estas poças variou de 300 a 2000 metros, com algumas poças a menos de 300 metros da floresta contínua ou dos fragmentos.

Na área da fazenda Esteio foi mantido dois fragmentos, com tamanhos de um e dez hectares. A vegetação destes fragmentos foi caracterizada por árvores com mais de 35 m de altura, com sub-bosque estratificado, dominado por palmeiras (Rankin-de-Merona *et al.* 1992). Os fragmentos eram cercados por uma matriz de entorno caracterizada por áreas de floresta secundária e ou pastagens (Laurance *et al.* 2002). Em cada fragmento havia uma poça de aproximadamente $4m^2$, e cerca de 10 cm de profundidade.

A área contínua de floresta primária era caracterizada por árvores com mais de 35 m de altura, com sub-bosque estratificado, dominado por palmeiras (Rankin-de-Merona *et al.* 1992). Nesta área encontrei cinco agrupamentos de poças. O número de poças por grupo variou de seis a 35. As áreas das poças variaram de dois a 30 $m^2$, e tinham profundidades menores do que um metro. Dentro de cada grupo, a distância entre uma poça e sua vizinha mais próxima era menor do que dez metros. Em dias muito chuvosos (> 50 $mm^3$ de chuva) as poças mais próximas ficavam conectadas pela água. Os cinco grupos estavam distantes entre si de 300 a 2000 metros. Um grupo de poças permaneceu com água durante todo o período deste estudo, enquanto os outros secaram nos meses mais secos (setembro e outubro).

A pluviosidade anual da área do PDBFF variou de 1900 a 2500 mm entre os anos de 1990 e 2000, com distintas estações de chuva e de seca. Geralmente, a estação chuvosa inicia em novembro e se estende até o mês de maio, e a estação seca começa a partir de junho e perdura até

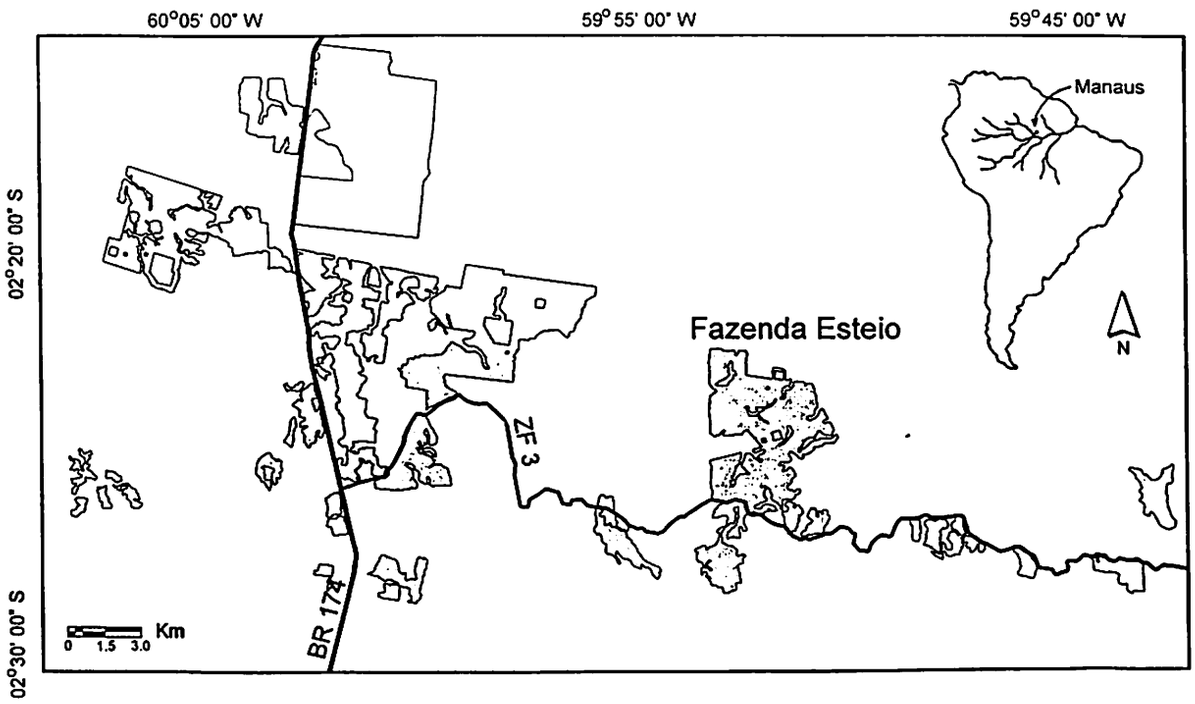


Figura 1 - Localização da Fazenda Esteio. Esta fazenda é parte da área de estudo do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais. ▭ Floresta Primária ▭ Área Alterada Antropicamente.

outubro. A temperatura média anual de 26$^0$C (máxima entre 35-39$^0$C e mínima entre 19 e 21$^0$C; Laurance 2001).

2.2. Metodologia

No início da estação de chuva de 1999, percorri os principais hábitats da fazenda Esteio para localizar possíveis sítios de reprodução de anuros. Estes foram identificados através da presença de machos vocalizando, girinos nas poças, e pela presença de ovos de qualquer espécie de anuro. Além disso, usei as informações descritas nos estudos feitos nesta mesma região por Zimmerman (1982), Zimmerman e Rodrigues (1990), Gascon (1991), e Zimmerman e Simberloff (1996).

As observações e monitoramento dos ninhos começaram em novembro de 1999 e terminaram em julho de 2001, completando duas estações de chuva e uma de seca. Os locais de reprodução foram visitados semanalmente durante as duas estações de chuva e mensalmente na estação de seca. As visitas foram feitas durante o dia e todas as poças da área alterada e da floresta contínua foram vistoriadas cuidadosamente.

A cada visita, os ninhos encontrados eram marcados e observados até o prazo máximo para eclosão dos ovos, que variou de 8 a 10 dias na floresta primária (Neckel-Oliveira e Machado 2002). O número mensal de ninhos foi determinado pela contagem direta dos ninhos encontrados em cada local de reprodução. A porcentagem de eclosão dos ninhos foi determinada pela razão entre o número de ninhos em que os ovos eclodiram (em que nasceu pelo menos um girino) pelo número total de ninhos. Para aqueles que não produziram girinos,

categorizei as causas da mortalidade dos embriões como: desidratação (ovos secos), imersão ou predação.

Os girinos e os ovos podres foram contados após a eclosão dos demais. A quantidade de girinos por ninho foi determinada pela contagem direta de girinos que caíram dentro de gaiolas. As gaiolas não tinham tampa e foram instaladas embaixo de cada ninho. As gaiolas eram quadradas (40 x 40 cm) e tinham 40 cm de altura, feitas com uma tela de nylon (malha de 1 $mm^2$), e ficaram mergulhadas parcialmente na água da poça.

A quantidade média de ovos por ninho (fecundidade da fêmea) foi estimada usando apenas os ninhos sem aparente dano físico e sem ação de predador. O número de ovos por ninho nos hábitats florestados foi estimado pela soma dos girinos e dos ovos que restaram nos ninhos. Nas poças do pasto, a quantidade de ovos por ninho foi contada logo após o término do amplexo. Isto evitou subestimativas devido a perda de ovos resultante da pouca sustentação dos ninhos no capim.

Devido às dificuldades do monitoramento das condições climáticas (ex. raios solares, temperatura, umidade) que os ninhos estavam sujeitos em cada habitat, usei a pluviosidade como uma variável que pode influenciar diretamente e diferentemente no desenvolvimento embrionário na floresta contínua, pastagem, capoeiras de Vismia e Cecropia. Nos dias mais chuvosos, a incidência de luz solar diminui devido a formação de nuvens, e a umidade permanece alta em todos os hábitats. Então, presumi que quanto menor a precipitação no período embrionário, maior seria a perda de ninhos e de ovos por ninho por dessecação. Assim, contabilizei a precipitação total a partir da data de postura do ninho até a data de eclosão dos ovos (nove dias de chuva) e relacionei com a quantidade de ovos perdidos por

ninhos em cada habitat. A precipitação foi medida com um pluviômetro a cada visita ao campo.

2.3. Análises estatísticas

Para determinar diferenças na fecundidade (ovos por ninho) das fêmeas, e na quantidade de girinos nascidos por ninho entre anos e hábitats, usei análise de variância fatorial (tipo de hábitat, ano e interação entre estes dois fatores). Comparação múltipla de Tukey foi usada para diferenças na quantidade de girinos nascidos entre os hábitats (Zar 1984). Devido a falta de repetições dos hábitats, considerei a quantidade de poças dentro de cada hábitat como amostras independentes (e.g. as cinco poças da capoeira de Cecropia foram consideradas como cinco réplicas). Usei correlação de Pearson entre quantidade total de chuva durante o desenvolvimento embrionário e a quantidade de ovos podres por ninho em cada habitat. Todas as análises foram feitas no programa estatístico SYSTAT, versão 8.0 (Wilkinson 1984).

## 3. RESULTADOS

Em 28 poças encontrei 122 ninhos de P. tarsius no ano de 2000 e 247 em 2001. Na primeira estação, foram 44 ninhos nas poças da capoeira de Cecropia, 32 nas poças da capoeira de Vismia, 25 nas poças da floresta contínua e 21 nas poças da pastagem. Na segunda estação, foram 84 ninhos nas poças da capoeira de Vismia, 72 nas poças da floresta contínua, 56 nas

poças da capoeira de Cecropia, 24 nas poças da pastagem e 11 nas poças dos fragmentos. A maioria dos ninhos foi encontrada entre os meses de janeiro a maio, com picos máximos em fevereiro ou março (figura 2).

Em média, sem diferencia hábitats, 82.8% dos ninhos encontrados eclodiram (tabela 1). As poças dos fragmentos e da capoeira de Cecropia foram os hábitats com as maiores proporções de eclosão de ninhos (100 e 96%, respectivamente), seguidas das poças da floresta contínua e da capoeira de Vismia (89.5 e 81%, respectivamente) e pastagem (40%). A maior perda de ninhos foi causada pela desidratação dos ovos (10.4%), seguida da predação de ninhos (3.5%) e imersão dos ninhos (3.3%). Os ninhos desidratados e os imersos foram registrados principalmente nas poças da pastagem e nas poças da capoeira de Vismia, enquanto que a predação foi mais freqüente nas poças da floresta contínua e nas poças da capoeira de Cecropia (tabela 1).

O número de ovos por ninho nas duas estações reprodutivas não diferiu entre hábitats ($F_{3,124} = 0.626$, $P = 0.600$), anos ($F_{1,124} = 0.220$, $P = 0.640$), nem para a interação ano-habitat ($F_{4,124} = 0.626$, $P = 0.687$). A quantidade de ovos por ninho variou de 238 a 486 na floresta contínua (351.5 ± 59.6, média ± 1 desvio padrão; N = 36), 257 a 439 na pastagem (366.2 ± 69.5; N = 12), 264 a 464 na capoeira de Vismia (355.5 ± 44.1; N = 37), de 259 a 503 na capoeira de Cecropia (359.5 ± 58.6; N = 48), e de 300 a 415 nos fragmentos (336.0 ± 47.9; N = 7).

O número de girinos que eclodiram por ninho diferiu significativamente entre os hábitats ($F_{3,160} = 4.024$; $P = 0.009$; figura 5), mas não entre anos ($F_{1,160} = 0.011$; $P = 0.991$) e nem para a interação ano-habitat ($F_{4,160} = 1.710$, $P = 0.150$). A quantidade média de girinos nascidos por ninho foi menor ($P < 0.05$) nas poças da pastagem (121.7 ± 54.5; média ± 1

desvio padrão; N = 10) que nos da capoeira de Cecropia (302.0 ± 101.8; N = 59) e da floresta contínua (290.9 ± 103; N = 47). Diferenças significativas também foram encontradas entre a quantidade média da capoeira de Vismia (240.8 ± 116.1; N = 45) e os da capoeira de Cecropia. A quantidade média de girinos que eclodiram nos fragmentos (293.6 ± 80.8; N = 8) não foi diferente dos outros hábitats (figura 3). Estes resultados indicam que quanto mais alterado for o habitat, maior é a mortalidade de embriões de P. tarsius.

O aumento da pluviosidade durante o desenvolvimento embrionário afetou diferentemente a quantidade de ovos podres por ninhos nos diferentes hábitats (figura 4). A correlação foi negativa e significativa para os ninhos construídos na capoeira de Vismia ($r = -0.384$, $P = 0.009$, $N = 45$), e sem influência na floresta contínua ($r = 0.204$, $P = 0.255$; $N = 33$), na capoeira de Cecropia ($r = 0.224$, $p = 0.117$, $N = 50$) e nos fragmentos ($r = 0.010$, $p = 0.995$, $N = 7$). Na pastagem a correlação foi significativa ($r = 0.158$, $P = 0.735$, $N = 7$), mas esta correlação pode ser maior e negativa, por causa da alta porcentagem de perda de ninhos por desidratação (ver tabela 1), o que inviabilizou a contagem dos ovos podres.

O uso de poças para reprodução por P. tarsius variou nos dois anos de estudo. Das 28 poças vistoriadas nos cinco hábitats, 20 delas tiveram ninhos em pelo menos um dos dois anos. No primeiro ano, encontrei pelo menos um ninho em treze poças, enquanto que no segundo ano, encontrei ninhos em dezoito poças. Os agrupamentos de poças na floresta contínua sempre tiveram ninhos, as poças da capoeira de Cecropia e de Vismia foram mais usadas no segundo ano, as poças da pastagem foram mais usadas no primeiro ano e as poças nos fragmentos foram usadas no segundo ano (figura 5). Este resultado indica que a estrutura e o tipo da vegetação do hábitat influencia no uso de poças como sitio de reprodução de P. tarsius.

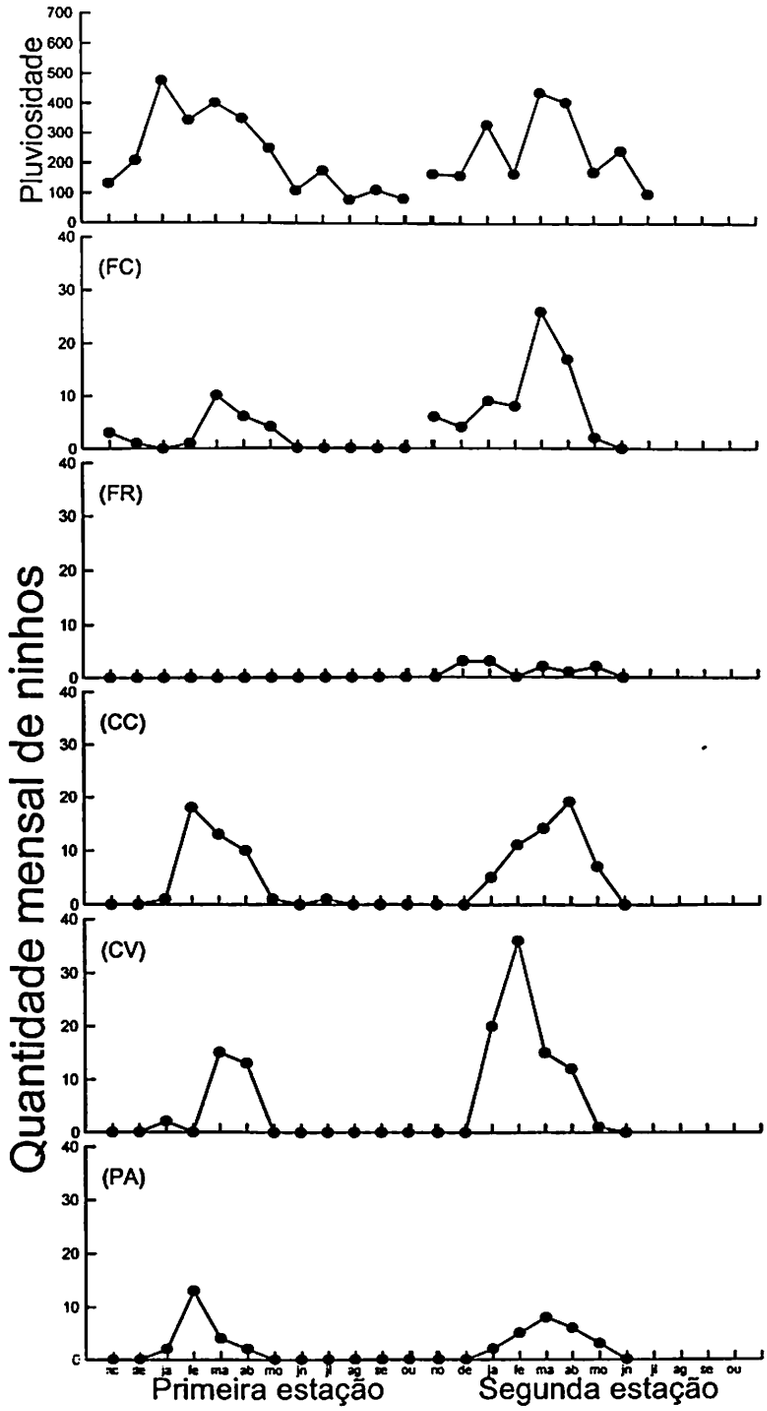


Figura 2 – Pluviosidade mensal ($mm^3$) e quantidade de ninhos de P. tarsius encontrados em duas estações reprodutivas por hábitat. Fragmentos (FR); capoeira de Cecropia (CC); floresta contínua (FC); capoeira de Vismia (CV); pastagem (PA).

Tabela 1 – Número total de ninhos encontrados de P. tarsius em cinco hábitats em duas estações reprodutivas. Quantidade de poças por hábitat está entre parênteses.

| | Ninhos | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Habitat | Quantidade | Eclodidos | Desidratados | Imersos | Predados |
| Floresta contínua (5) | 95 | 85 | 0 | 0 | 10 |
| Fragmentos (2) | 11 | 11 | 0 | 0 | 0 |
| Capoeira de Cecropia (5) | 100 | 96 | 0 | 1 | 3 |
| Capoeira de Vismia (8) | 116 | 94 | 19 | 3 | 0 |
| Pastagem (8) | 45 | 18 | 19 | 8 | 0 |
| Total | 367 | 304 | 38 | 12 | 13 |

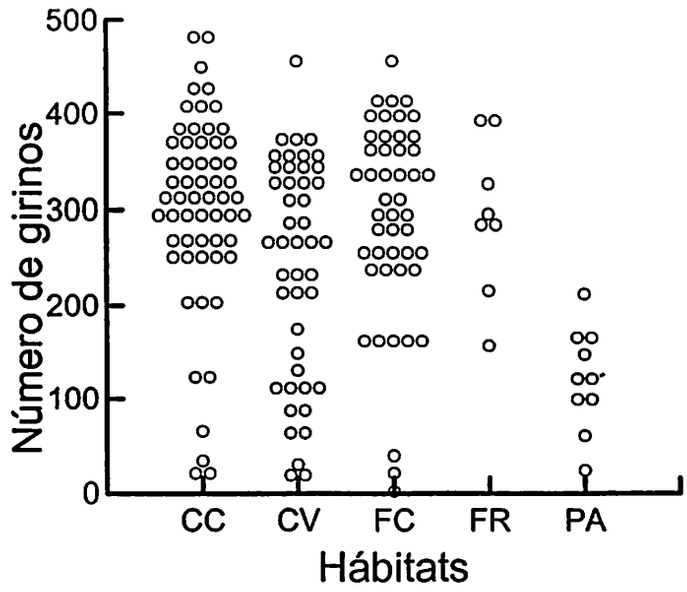


Figura 3 – Quantidade de girinos nascidos por ninhos de P. tarsius em cinco hábitats da fazenda Esteio, Amazônia Central.

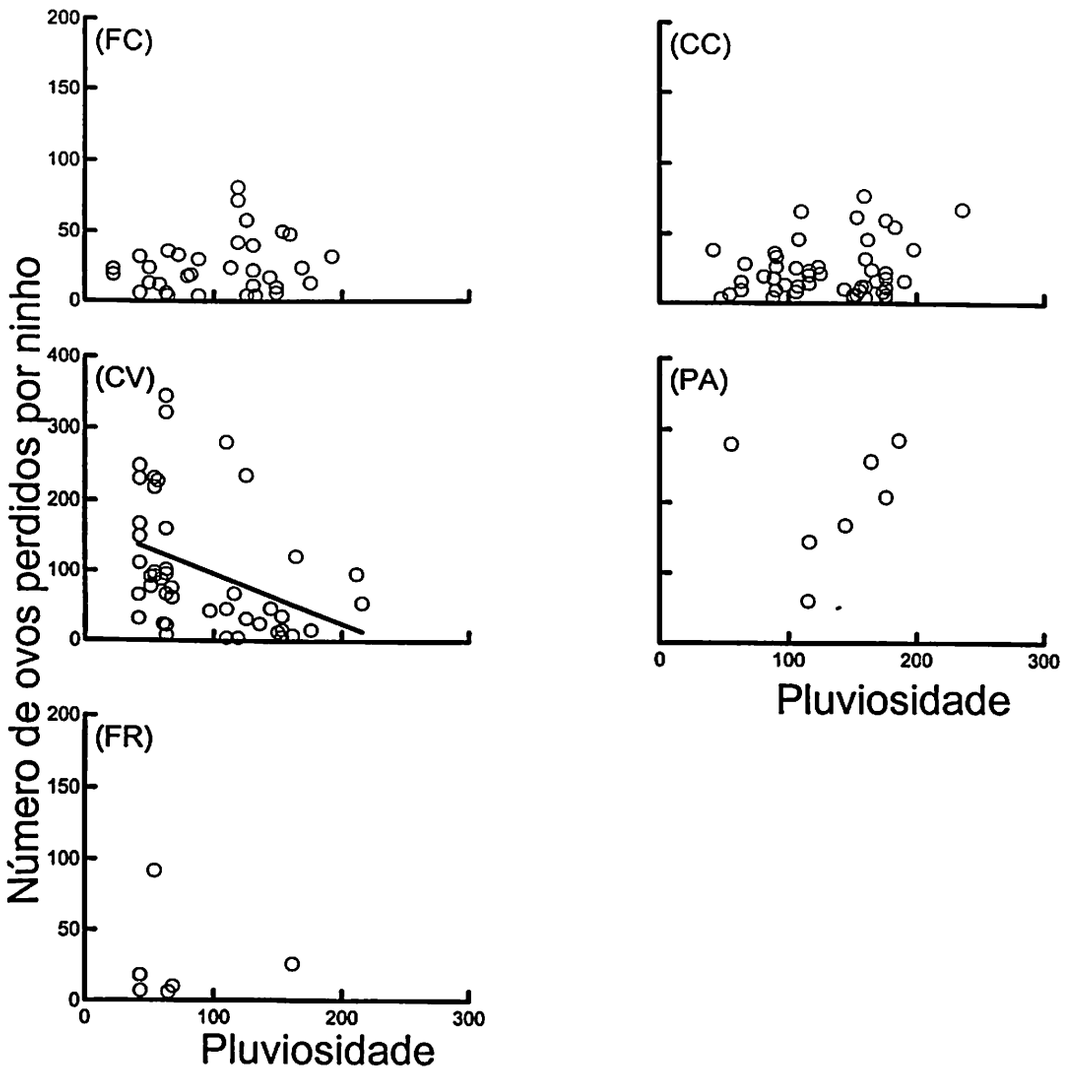


Figura 4 – Correlação entre o número de ovos que não eclodiram por ninho de P. tarsius e pluviosidade ($mm^3$), em cinco hábitats da fazenda Esteio, Amazônia Central.

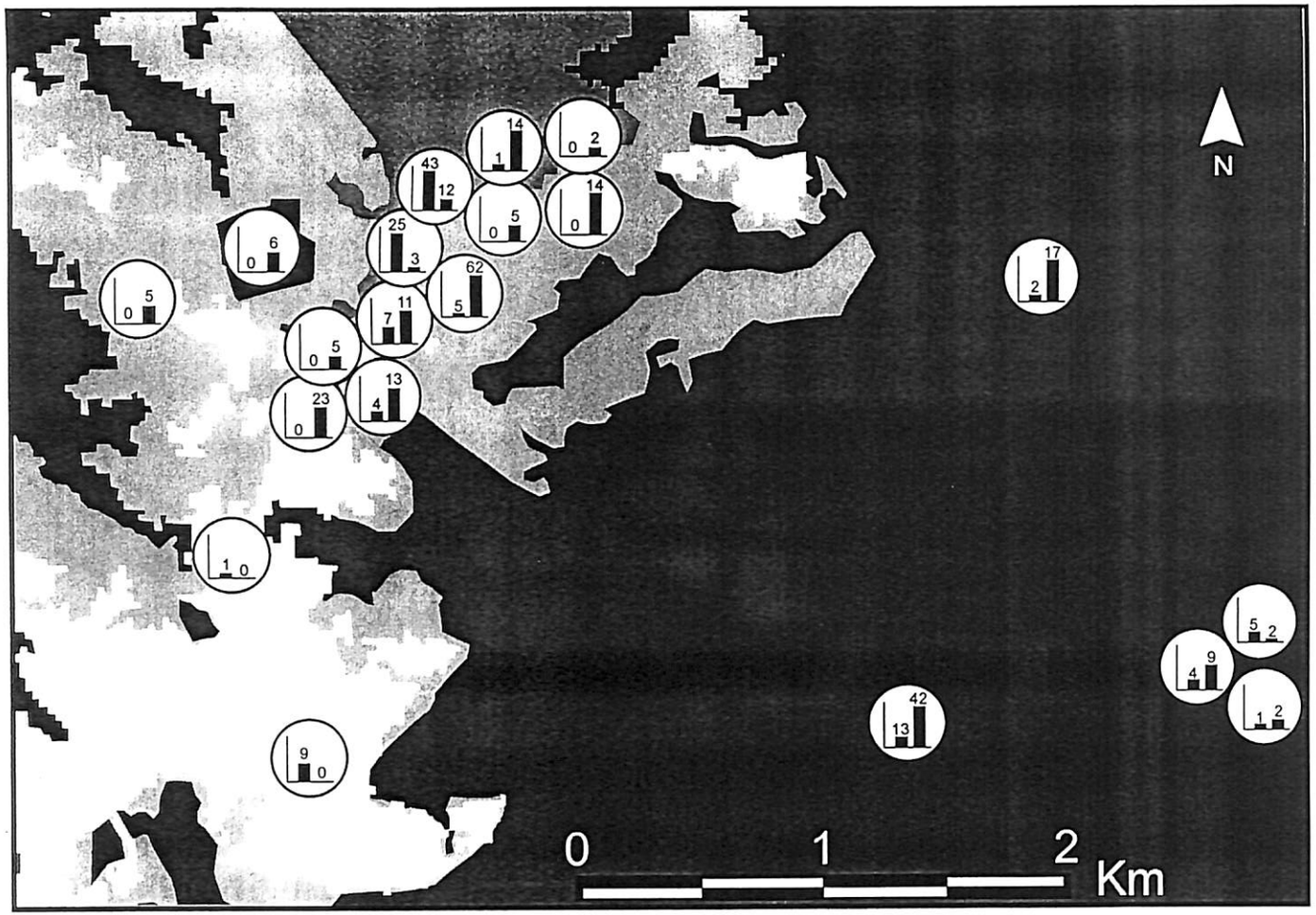


Figura 5 - Distribuição espacial e temporal dos ninhos de P. tarsius de diferentes hábitats da Fazenda Esteio. Números sobre as barras representam o número de ninhos; barra da esquerda é referente ao ano 2000 e barra da direita é referente ao ano de 2001. ■ Floresta primária ▒ Capoeira de Cecropia □ Capoeira de Vismia □ Pastagem.

# 4. DISCUSSÃO

## 4.1. Ecologia reprodutiva

O sucesso reprodutivo de P. tarsius avaliado pela porcentagem de eclosão dos ninhos e quantidade de girinos nascidos foi maior nas poças dos fragmentos, capoeira de Cecropia e floresta contínua, e menor nas poças da pastagem e da capoeira de Vismia. O menor sucesso reprodutivo em locais mais alterados não foi devido a diferença na fecundidade das fêmeas e sim devido a fatores ecológicos que cada habitat estava sujeito. Estes resultados estão de acordo com outros estudos feitos com aves (Donovan *et al.* 1995, Murphy 2001) e anfíbios (Semlitsch 1987, Gibbs 1998, Marsh e Trenham 2001). A porcentagem de perda de ninhos em toda a área de estudo foi de 17.8%, e a principal causa foi desidratação e imersão de ovos nas poças da pastagem e da capoeira de Vismia. Na floresta contínua e na capoeira de Cecropia a perda foi devido a predação dos ovos. Kam *et al.* (1996) registrou uma perda de 21.5% dos ninhos de C. eiffingeri em uma floresta de bambu em Taiwan, as principais causas foram infecção por fungos (5.4%), imersão (4.4%) e desidratação (4.4%); 8.8% desapareceram sem identificação da causa. A desidratação e infestação por larvas de dípteros nos ninhos de Centrolenella fleischmanni (Villa 1980) e Polypedates leucomystax (Yorke 1983) foram as principais causas da mortalidade de embriões em hábitats alterados antropicamente. As diferenças no sucesso dos ninhos de P. tarsius foram causadas principalmente por fatores abióticos nas poças da pastagem e da capoeira de Vismia, enquanto que os fatores bióticos foram mais importantes nas poças da floresta contínua e nas da capoeira de Cecropia. Fatores abióticos como umidade do solo e do ar variam mais nos hábitats com menor cobertura de

dossel (e.g. pastagem) do que dentro da floresta contínua, porque a ausência do dossel aumenta a incidência de radiação solar e de ventos, resultando em déficit de pressão de vapor atmosférico (Camargo e Kapos 1995). Maiores incidências de raios solares em alguns locais foram responsáveis por maiores perdas de embriões de C. eiffingeri (Kam *et al.* 1996) e Triturus marmoratus (Marco *et al.* 2001). Embriões de Litoria verreauxii (Broomhall *et al.* 2000) e Rana aurora (Belden e Blaustein 2001) que foram expostos a elevados níveis de radiação ultra-violeta morreram ou geraram girinos defeituosos. Seale (1982) sugeriu que fatores climáticos como temperatura e tempo de exposição ao sol foram mais importantes no sucesso dos ninhos de Rana sylvatica nos hábitats menos alterados do que nos alterados.

Fatores bióticos, como predação por dípteros e himenópteros e ataques por fungos têm sido apontados como os principais fatores de mortalidade dos ovos de espécies de anfíbios tropicais (Bokermann 1957, Villa 1977, 1980, Yorke 1983, Villa e Townsend 1983, Kam *et al.* 1996, 1998, Vonesh 2000, Warkentin 2000, Lips 2001). Vonesh (2000) observou uma variação de 17,5% a 61% na taxa de infestação por dípteros em ninhos arborícolas de quatro espécies de Hyperolius em uma floresta em Uganda. Neste estudo, os principais predadores dos ninhos de P. tarsius na floresta contínua foram coleópteros e larvas de dípteros (Neckel-Oliveira e Machado 2002). Espécies de serpentes da família Colubridae (e.g. Leptodeira annulata) podem ser importantes predadores de ovos desta espécie de anuro (Martins e Oliveira 1998). As causas da perda de ninhos e de ovos, tanto por fatores abióticos como bióticos observados neste estudo indicam que as mudanças nos padrões de uso da terra pelo homem não só alteram as condições microclimáticas dos hábitats, mas também podem alterar as relações entre consumidores e seus recursos.

A quantidade de ovos de P. tarsius perdidos por desidratação nas poças da capoeira de Vismia e na pastagem diminuiu em períodos mais chuvosos em relação aos postos nos períodos de menor precipitação, tendo um sucesso semelhante a aqueles observados nas poças na floresta contínua. Liu (1943 *apud* Yorke 1983) observou maior perda de ovos de ninhos de P. leucomystax por desidratação nos períodos menos chuvosos, enquanto Pyburn (1980) observou que a mortalidade de embriões de Phyllomedusa hypochondrialis expostos diretamente ao ambiente foi menor nos períodos com mais precipitação. O padrão observado na capoeira de Vismia não se repetiu com os ovos postos na capoeira de Cecropia e na floresta contínua, indicando que o sucesso embrionário desta espécie pode estar dependendo diretamente da estrutura do habitat onde reproduz. Nestes dois hábitats o aumento da precipitação aumentou o número de posturas, mas também aumentou a proporção de ovos perdidos, indicando que a umidade em excesso também pode ter um efeito negativo sobre o desenvolvimento do embrião de P. tarsius. A umidade pode afetar na taxa de eclosão tanto por excesso de água em torno dos ovos como por propiciar um microclima mais favorável para a infestação de parasitas e predadores. Embriões de P. leucomystax (Yorke 1983) e de C. eiffingeri (Kam *et al.* 1998) que imergiram ou que sofreram nível muito altos de água não completaram o desenvolvimento, aparentemente porque a água em excesso dificultou as trocas gasosas entre o embrião e o meio externo.

Phyllomedusa tarsius é um reprodutor sazonal que intensifica sua atividade reprodutiva nos meses mais chuvosos do ano, independente da intensidade de degradação ambiental dos hábitats. Mazerolle (2001) observou que a pluviosidade e a temperatura mínima do ar foram bons indicadores da atividade reprodutiva de Rana clamitans, R. pipiens e R. sylvatica em um estudo em uma área fragmentada. A pluviosidade explicou mais a variação na atividade

reprodutiva de P. tarsius nas poças das capoeiras e da pastagem do que nas poças da floresta contínua (capitulo 3). Mazerolle (2001) encontrou maior recrutamento de indivíduos de Rana clamitans, R. pipiens e R. sylvatica em poças de uma área fragmentada nos períodos mais chuvosos. A pluviosidade explicou mais a variação na atividade reprodutiva nos fragmentos do que nos pântanos sugerindo que a pluviosidade é um dos fatores mais importantes durante as atividades de forrageio e reprodução de muitas espécies de anfíbios que vivem áreas perturbadas antropicamente (Mazerolle 2001).

4.2. Dinâmica espacial

A permanência regional de uma espécie depende do número de manchas ou hábitats ocupados e das taxas de extinção e colonização que cada mancha está sujeita (Fahrig e Merrian 1994, Hanski 1998, Marsh e Trenham 2001). As subpopulações que permanecem com taxas intrínsecas de nascimentos maiores do que zero por um determinado período de tempo (e.g. várias estações reprodutivas) nos hábitats são consideradas fontes de emigrantes, enquanto as com taxas iguais ou menores do que zeros são considerados sumidouros (Pulliam 1988, 1996, Hanski 1999). As subpopulações dos hábitats sumidouros sobrevivem devido à imigração das populações fontes. Phyllomedusa tarsius reproduziu em poças de diferentes hábitats, com poças da floresta contínua usadas nas duas estações e as poças das capoeiras e pastagem com variações na abundância e distribuição nas duas estações. O aumento na quantidade de ninhos em poças de um hábitat está diretamente relacionado ao tipo de vegetação circundante, tamanho e hidroperíodo das poças (ver capítulo 2). Poças das capoeiras de Cecropia e de Vismia maiores do que 300 $m^2$ que mantinham água por mais de três meses por ano tiveram

BIBLIOTECA DO INPA

maior atividade reprodutiva (capítulo 3). O uso diferencial de poças devido à condições ambientais locais foi observado para várias espécies de anfíbios, e sugere ser uma das características importante para a manutenção de uma espécie em uma região (Gill 1978, Sjögren 1991, Sinsch 1992, Sjögren-Gulve 1994).

Das 28 poças monitoradas durante este estudo, 13 tiveram ninhos na primeira estação e 18 na segunda estação. Poças da capoeira de Cecropia e da Vismia que não tiveram ninhos na primeira estação, geralmente eram poças novas que foram colonizadas na estação seguinte, enquanto que as poças da pastagem que tiveram ninhos na primeira estação, e ausência na segunda, foram menos usadas por causa da queima da vegetação ao redor das poças (capim, pequenos arbustos e ervas). Extinções locais devido a alterações nos padrões de uso da terra pelo homem foram registradas em várias partes do mundo. A destruição do hábitat causou o desaparecimento de populações locais de Bufo calamita (Sinsch 1992), assoreamento das poças foi responsável por extinções de populações de Rana lesonae na Suécia (Sjogren-Gulve 1994), e o tipo de sucessão vegetal nos hábitats terrestres adjacentes as poças explicou grande parte das mudanças de espécies em um estudo nos Estados Unidos (Skelly *et al.* 1999). Espécies de anuros que usam alternadamente as poças de diferentes hábitats provavelmente têm maiores chances de manterem suas populações locais, porque as taxas de colonização podem compensar as taxas de extinções (Marsh e Thenham 2001). Semlistsch *et al.* (1988) sugeriram que fatores associados a variação espacial e temporal na atividade reprodutiva (e.g. seleção de locais para oviposição, período reprodutivo) ou no crescimento larval (e.g. alimentação) são fatores determinantes na manutenção das populações em uma determinada região.

4.3. Considerações ecológicas

Neste estudo, os resultados indicam que a alteração do hábitat não afetou a fecundidade das fêmeas de P. tarsius, mas afetou na taxa de eclosão dos ninhos. Fêmeas que depositaram seus ovos em poças na floresta primária e na capoeira de Cecropia tiveram maior sucesso do que aquelas do pasto e da capoeira de Vismia. Provavelmente, as condições climáticas deste dois primeiros favorecem mais o estabelecimento das populações de P. tarsius do que os hábitats mais alterados. Crump (1991) observou que fêmeas de Hyla pseudopuma que depositam ovos em hábitats principais tiveram maior sucesso reprodutivo, e que provavelmente deixaram mais descendentes do que as fêmeas que usaram os hábitats marginais. Sjogren-Gulve e Ray (1996) observaram que populações de Rana lessonae foram extintas de locais onde a vegetação foi removida, e sugeriu que a manutenção das populações nestes tipos de hábitats dependerá mais das taxas de colonização do que do sucesso reprodutivo local.

Phyllomedusa tarsius é uma das espécies arborícolas que desenvolveram estratégia reprodutiva para sobreviver em hábitats com alta umidade relativa do ar, como a floresta tropical úmida (Hodl 1990, Duellman 1992). Quando invadiu os hábitats com maiores graus de perturbação sofreu maiores taxas de mortalidade por causa de fatores climáticos, mas que foi parcialmente compensado pela liberação de predadores especialistas, que parecem ser mais comuns na floresta contínua. Animais que usam os hábitats intermediários como a capoeira de Cecropia, provavelmente são favorecidos porque eles ficam menos expostos a predação e a desidratação. Esse habitat pode não só favorecer o estabelecimento das populações locais, mas também pode estar fornecendo emigrantes para poças novas ou poças onde P. tarsius teve

menor sucesso reprodutivo (e.g. poças da pastagem). Dessa forma, a proximidade entre as poças da capoeira de Cecropia e Vismia pode ser um fator chave na freqüência de encontro de ninhos nas poças dos fragmentos e da pastagem, podendo prevenir contra as extinções locais neste sistema. Estes resultados demonstram a necessidade de estudos sobre a dinâmica espacial e temporal das espécies, levando em consideração não só os hábitats usados para reprodução, mas também os que servem para os animais crescerem e se dispersarem. Isto poderá ajudar nas decisões sobre a importância em considerar hábitats que estão em estágios diferentes de degradação ambiental, quando estamos tratando da criação de áreas para a conservação de espécies.

## 5. LITERATURA CITADA


Belden, L.K., e A.R.Blaustein. 2001. Exposure of red-legged frog embryos to ambient UV-B radiation in the field negatively affects larval growth and development. Oecologia, published online.

Bierregaard, Jr. R.O., e C. Gascon. 2001. The Biological Dynamics of Forest Fragments Project: overview and history of a long-term conservation project. Pg: 5-12. *In*: R.O. Bierregaard, Jr., C. Gascon, T.E. Lovejoy, e R. Mesquita (eds.). Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven, Yale University Press.

Blaustein, A.R., D.B. Wake, e W.P. Sousa. 1994. Amphibian declines: judging stability, persistence, and susceptibility of populations to local and global extinctions. Conservation Biology, 8: 60-71.

Blaustein, A.R., L.K. Belden, D.H. Olson, D.M. Green, T.L. Roots, e J.M. Kiesecker. 2001. Amphibian breeding and climate change. Conservation Biology, 15: 1804-1809.

Bokermann, W.C. 1957. Frog eggs parasitized by dipterous larvae. Herpetologica, 13: 231-232.

Broomhall, S.D., W.S. Osborne, e R.B. Cunningham. 2000. Comparative effects of ambient ultraviolet-b radiation on two sympatric species of Australian frogs. Conservation Biology, 14: 420-427.

Buschbacher, R., C. Uhl, e E.A.S. Serrão. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrient stocks in the soil and vegetation. Journal of Ecology, 76: 682-699.

Camargo, J.L.C., e V. Kapos. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. Journal of Tropical Ecology, 11: 205-221.

Crump, M.L. 1991. Choice of oviposition site and egg load assessment by a treefrog. Herpetologica, 47, 308-315.

DeManynadier, P.G., e M.L. Hunter Jr. 1997. Effects of silvicultural edges on the distribution and abundance of amphibians in Maine. Conservation Biology, 12: 340-352.

Donovan, T.M., R. H. Lamberson, A. Kimber, F.R. Thompson III, e J. Faaborg. 1995. Modeling the effects of habitat fragmentation on source and sink demography of neotropical migrants birds. Conservation Biology, 9: 1396-1407.

Duellman, W.E. 1992. Reproductive strategies of frogs. Scientific American, 267: 80-87.

Fahrig, L., e G. Merrian. 1994. Conservation of fragmented populations. Conservation Biology, 8: 50-59.

Fearnside, P.M. 1993. Deforestation in Brazilian Amazonia: The effect of population and land tenure. Ambio, 22: 537-545.

Fearnside, P.M. 1995. Potential impacts of climatic change on natural forests and forestry in Brazilian Amazonia. Forest Ecology and Management, 78: 51-78.

Gascon, C. 1991. Population and community level analyses of species occurrences of Central Amazonian rainforest tadpoles. Ecology, 72: 1731-1746.

Gascon, C., T.E. Lovejoy, R.O. Bierregaard Jr., J.R. Malcolm, P.C. Stouffer, H.L. Vasconcelos, W.F. Laurance, B. Zimmerman, M. Tocher, e S. Borges. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. Biological Conservation, 0: 1-7.

Gascon, C. e R.O. Bierregaard Jr.. 2001. The Biological Dynamics of Forest Fragments Project: The study Site, Experimental Design, and Research Activity. Pg: 31-42. *In*: R.O. Bierregaard, Jr., C. Gascon, T.E. Lovejoy, e R. Mesquita (eds.). Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven, Yale University Press.

Gibbs, J.P. 1998. Genetic structure of redback salamander Plethodon cenereus populations in continuous and fragmented forests. Biological Conservation, 86: 77-81.

Gill, D.E. 1978. The metapopulations ecology of the red-spotted newt, Notophthalmus viridiscens (Rafinesque). Ecol. Monogr. 48:145-166.

Hanski, I., e M. Gilpin. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. Biological Journal of the Lennean Society, 42:3-16.

Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. Nature, 396: 41-49.

Hanski, I. 1999. Metapopulation ecology. New York, Oxford University Press Inc. 313p.

Hödl, W. 1990. Reprodutive diversity in Amazonian lowland frogs. Pg: 41-60. *In*: Hanke, W. (ed.). Biology and Physiology of Amphibians. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag.

Kam, Y.C., C.F. Yen, e C.L. Hsu. 1996. Reproduction, oviposition-site selection, and tadpole oophagy of an arboreal nester, Chirixalus eiffingeri (Rhacophoridae), from Taiwan. Journal of Herpetology, 30: 52-59.

Kam, Y.C., C.F. Yen, e C.L. Hsu. 1998. Water balance, growth, development, and survival of arvoreal frog eggs (Chirixalus eiffingeri, Rhacophoridae): importance of eggs distribution in bamboo stumps. Physiology Zoology, 71: 534-540.

Laurance, W.F. 1998. A crisis in the making: responses of Amazonian forests to land use and climate change. TREE, 13: 411-415.

Laurance, W.F. 2001. The hyper-diverse flora of the Central Amazon: an overview. Pg. 47-53. *In*: R.O. Bierregaard, Jr., C. Gascon, T.E. Lovejoy, e R. Mesquita (eds.). Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven, Yale University Press.

Laurance, W.F, T.E. Lovejoy, H.L. Vasconcelos, E.M. Bruna, R.K. Didham, P.C. Stouffer, C. Gascon, R.O. Bierregaard, S.G. Laurance, e E. Sampaio. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. Conservation Biology, 16: 605-618.

Lips, K.R. 2001. Reprocuctive trade-offs and bet-hedging in Hyla calypsa, a neotropical treefrog. Oecologia, 128: 509-518.

Marco, A., M. Lizana, A. Alvarez, e A.R. Blaustein. 2001. Egg-wrapping behaviour protects newt embryou from UV radiation. Animal Behaviour, 61: 639-644.

Marsh, D.M., e P.C. Thenham. 2001. Metapopulation dynamics and amphibian conservation. Conservation Biology, 15: 40-49.

Marsh, D.M., E.H. Fegraus, e S. Harrison. 1999. Effects of breeding pond isolation on the spatial and temporal dynamics of pond use by the tungara frog, Physalaemus pustulosus. Journal of Animal Ecology, 68: 804-814.

Martins, M., e M.E. Oliveira. 1998. Natural history of snakes in forests of the Manaus region, Central Amazônia, Brazil. Herpetological Natural History, 6: 78-159.

Mazerolle, M.J. 2001. Amphibian activity, movement patterns, end body size in fragmented peat bogs. Journal of Herpetology, 35: 13-20.

Murphy, M.T. 2001. Source-sink dynamics of a declining eastern kingbird population and the value of sink habitats. Conservation Biology, 15: 737-748.

Neckel-Oliveira, S., e M.W. Machado. 2002. Predação de ninhos arborícolas de Phyllomedusa spp. na Amazônia. Livro de resumos do XXVI Congresso Brasileiro de Zoologia. Itajaí, Santa Catarina.

Nepstad, D.C., A.G. Moreira, e A.A. Alencar. 1999. Flames in the rain Forest: origins, impacts and alternatives to Amazonian fires. The pilot program to conserve the Brazilian rain forest, Brasilia, Brazil. 190 p.

Pulliam, H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. The American Naturalist, 132: 652-661.

Pulliam, H.R. 1996. Source and Sinks: Empirical evidence and population consequences. Pg: 45- 69. *In*: O. Rhodes, Jr. R. K. Chesser e M.H. Smith (eds.). Population dynamics in ecological space and time. Chicago, The University of Chicago Press.

Pyburn, W.F. 1970. Breeding behavior of the leaf-frogs Phyllomedusa callidryas and Phyllomedusa dacnicolor in Mexico. Copeia, 1970: 209-218.

Pyburn, W.F. 1980. The function of eggless capsules and leaf in nests of the frog Phyllomedusa hypochondrialis (Anura:Hylidae). Proc.Biol.Soc.Wash., 93: 153-167.

Rankin-De-Merona. J.M., G.T. Prance, R.W. Hutchings, F.M. Silva, W.A. Rodrigues, e M.E. Uehling. 1992. Preliminary results of large-scale tree inventory of upland rain forest in the central Amazon. Acta Amazônica, 22: 493-534.

Seale, D.B. 1982. Physical factors influencing oviposition by the woodfrog, Rana sylvatica, in Pennsylvania. Copeia, 1982: 627-635.

Semlitsch, R.D. 1987. Relationship of pond drying to the reproductive success of the salamander Ambystoma talpoideum. Copeia, 1987: 61-69.

Semlitsch, R.D., D.E. Scott, e J.H.K. Pechmann. 1988. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in Ambystoma talpoideum. Ecology, 69: 184-192.

Silva, J.M.C., C. Uhl, e G. Murray. 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. Conservation Biology, 10: 491-503.

Sinsch, U. 1992. Structure and dynamic of a natterjack toad metapopulation (Bufo calamita). Oecologia, 90: 489-499.

Sjogren, P. 1991. Extinction and isolation gradients in metapopulations: the case of the pool frog (Rana lessonae). J. Linnean Society, 42: 135-147.

Sjogren-Gulve, P. 1994. Distribution and extinction patterns within a northern metapopulation of the pool frog Rana lessonae. Ecology, 75: 1357-1367.

Sjogren-Gulve, P., e C. Ray. 1996. Using logistic regression to model metapopulation dynamics: large-scale forestry extirpates the pool frog. Pg: 111-138. *In*: O. Rhodes, Jr. R.

K. Chesser e M.H. Smith (eds.). Population dynamics in ecological space and time. Chicago, The University of Chicago Press.

Skelly, D.K., E.E. Werner, e S.A. Cortwright. 1999. Long-term distributional dynamics of a Michigan amphibian assemblage. Ecology, 80: 2326-2337.

Tocher, M.D., C. Gascon, e J. Mayer. 2001. Community composition and breeding success of Amazonian frogs in continuous forest and matrix habitat aquatic sites. Pg. 235-247. *In*: R.O. Bierregaard, Jr., C. Gascon, T.E. Lovejoy, e R. Mesquita (eds.). Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven, Yale University Press.

Uhl, C., e C.F. Jordan. 1984. Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. Ecology, 65: 1476-1490.

Uhl, C., R. Buschbacher, e A.S. Serrão. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazônia. I. Patterns of plant succession. Journal of Ecology, 76: 663-681.

Villa, J. 1977. A symbiotic relationship between frog (Amphibia, Anura, Centrolenidae) and fly larvae (Drosophilidae). J. Herpetology, 11: 317-322.

Villa, J. 1980. Frogflies from Central and South America with notes on other organisms of the amphibian egg microhabitat. Brenesia, 17: 49-68.

Villa, J., e D.S. Townsend. 1983. Viable frog eggs eaten by phorid fly larvae. J. Herpetology, 17: 278-281.

Vonesh, J.R.. 2000. Dipteran predation on the arboreal eggs of four Hyperolius frog species in Western Uganda. Copeia, 2000: 560-566.

Warkentin, K.M. 2000. Wasp predation and wasp-induced hatching of red-eyed treefrog eggs. Animal Behaviour, 60: 503-510.

Wilkinson, L. 1998. SYSTAT 8.0 for Windows: Statistics. SPSS Inc., Chicago, IL.

Williamson, G.B., R.C.G. Mesquita, K. Ickes, e G. Ganade. 1998. Estratégias de árvores pioneiras nos Neotrópicos. Pg: 131-144. *In*: C. Gascon e P. Moutinho (eds.). Floresta Amazônica: Dinâmica, Regeneração e Manejo. Manaus, MCT/INPA.

Yorke, C.D. 1983. Survival of embryos and larvae of the frog Polypedates leucomystax in Malaysia. J. Herpetology, 17: 235-241.

Zar, J.H. 1984. Biostatistical analysis. New Jersey, Prentice-Hall. 718 p.

Zimmerman, B.L. 1982. A survey of Central Amazonian forest frog species and an analysis of structural and behavioral of their vocalizations. Dissertação de Mestrado. The University of Guelph, Canadá. 242 pp.

Zimmerman, B. L., e M. T. Rodrigues. 1990. Frogs, Snakes and Lizards of the INPA-WWF reserves near Manaus, Brazil. Pg. 427-454. *In*: A Gentry (ed.). Four Neotropical Rainforests. New Haven, Yale Univ. Press.

Zimmerman, B.L., e D. Simberloff. 1996. Na historical interpretation of habitats use by frogs in a central Amazon forest. Journal of Biogeography, 23: 27-46.

CAPÍTULO III

# EFEITOS DA MUDANÇA NA PAISAGEM SOBRE O DESENVOLVIMENTO LARVAL DE OSTEOCEPHALUS TAURINUS E PHYLLOMEDUSA TARSIUS (AMPHIBIA-ANURA) NA AMAZÔNIA CENTRAL

## 1. INTRODUÇÃO

O desmatamento na região amazônica tem transformado grandes áreas de floresta contínua em ilhas de floresta primária isoladas por pastagens, lavouras e capoeiras de várias idades (Uhl e Jordan 1984, Buschbacher *et al.* 1988, Uhl *et al.* 1988, Fearnside 1993, 1995, Laurance 1998). Mudanças na cobertura florestal afetam as condições climáticas locais (Camargo e Kapos 1995, Nepstad *et al.* 1999, Schmiegelow e Monkkonen 2002) e conseqüentemente alteram a composição e distribuição das espécies de animais (Werner e McPeek 1994, Silva *et al.* 1996, Gascon *et. al.* 1999; Laurance *et al.* 2002). Se a alteração do habitat e a degradação resultam em tais mudanças, então interações ecológicas como predadores e presas também estão sujeitas a sofrerem com estas mudanças.

Anfíbios que usam poças para desenvolvimento larval tem sido alvos de estudos sobre os efeitos da alteração do habitat na manutenção de populações locais (Gill 1978, Smith 1983, 1987, Travis *et al.* 1985, Wilbur 1987, Semlitsch e Reyer 1992, Sinsch 1992, Snodgrass *et al.* 2000). Muitas espécies são filopátricas e realizam migrações anuais para reproduzir em poças, o que permite fazer estimativas das populações reprodutivas bem como estimar o sucesso reprodutivo a partir da quantidade de girinos que completam a metamorfose (Sih *et al.* 1985, Semlitsch 1987,

Werner e McPeek 1994). O ambiente larval tem sido foco de vários estudos, e os resultados indicam que a regulação e a manutenção das populações de adultos são intimamente dependentes dos processos que ocorrem durante a fase larval (Morin 1983, 1986, Smith 1983, 1987, Kats *et al.* 1988, Semlitsch 1987, Wilbur 1987, Werner e McPeek 1994, Crossland 2000).

Werner e McPeek (1994) observaram que duas espécies de girinos responderam diferentemente a um gradiente de tipos de poças, variando desde poças permanentes com e sem peixes à poças temporárias sem peixes. Rana catesbeiana co-ocorreu com peixes, enquanto que R. clamitans sobreviveu melhor em poças com altas densidades de náiades de odonatas e salamandras, mas sem peixes (Werner e McPeek 1994). A persistência de espécies de girinos com predadores e competidores nos sistemas aquáticos é resultado das adaptações fisiológicas, morfológicas e comportamentais que surgiram ao longo do processo evolutivo das espécies (Heyer *et al.* 1975, Travis *et al.* 1985, Magnusson e Hero 1991, Werner e McPeek 1994, Lardner 1998, Hero *et al.* 2001). Espécies de girinos que co-ocorrem com peixes geralmente produzem substâncias não palatáveis ou diminuem a freqüência de encontro com estes predadores (Wilbur 1972, Stauffer e Semlisch 1993, Petranka *et al.* 1987, Kats *et al.* 1988), enquanto que os que co-ocorrem com predadores invertebrados freqüentemente possuem características como redução de movimentos, curto período larval, ou produzem grandes desovas que podem saturar seus predadores (Sih *et al.* 1985, Wilbur 1987, Van Buskirk 1988, Griffiths 1997).

Na Amazônia Central, a distribuição e o uso de hábitats por espécies de girinos e seus predadores foi estudado para sistemas aquáticos de floresta primária contínua (Gascon 1989, 1991, Hero *et al.* 1998, Hero *et al.* 2001). Fatores físicos como tamanho das poças, turbidez, temperatura, oxigênio dissolvido na água, entre outras, explicaram pouca variação na

composição da comunidade (Gascon 1991, Magnusson e Hero 1991, Azevedo-Ramos *et al.* 1999, Hero *et al.* 2001). Estudos experimentais com girinos e seus principais predadores sugeriram que tanto predadores vertebrados como invertebrados têm importantes efeitos na sobrevivência, crescimento e desenvolvimento de girinos (Hero 1990, Gascon 1991, Magnusson e Hero 1991, Hero *et al.* 1998, Azevedo-Ramos e Magnusson 1999, Hero *et al.* 2001). Estes autores consideraram peixes como os predadores mais importantes na estruturação das comunidades aquáticas permanentes, que podem tanto afetar diretamente (através da predação) a sobrevivência de espécies de girinos, como também influenciar indiretamente através da predação sobre outros predadores de girinos, como as náiades de odonatas. Já os invertebrados aquáticos predadores, como náiades de odonatas, hemípteros e besouros aquáticos podem eliminar girinos de muitas poças temporárias, quando em grande densidade ou na ausência de peixes.

Osteocephalus taurinus e Phyllomedusa tarsius (Hylidae) são espécies de anuros que reproduzem em poças da floresta contínua, mas também podem ser encontrados em poças nas capoeiras e pastagem (Tocher 1998, Tocher *et al.* 2001). Apesar de reproduzirem em poças dos mesmos hábitats, estas espécies diferem nas estratégias reprodutivas. Osteocephalus taurinus deposita seus ovos na superfície da água de pequenas poças temporárias. Os ovos eclodem em menos de 48 horas, e seus girinos podem completar a metamorfose em 30 dias (Gascon 1989). Phyllomedusa tarsius deposita seus ovos a cerca de um metro de altura da água das poças, e seus ovos são envoltos com folhas da vegetação (Hödl 1990, Duellman 1992). Os girinos nascem cerca de oito a dez dias depois (Neckel-Oliveira e Machado 2002), e permanecem por mais de 60 dias na água de poças com longa duração. Se estas diferentes estratégias de evitar ou conviver com predadores e competidores evoluíram como respostas às condições em

floresta primária, então, qual será o efeito das mudanças antrópicas (e.g. implementação de pastagens, formação de capoeiras de diferentes composição e idades) que estão acontecendo na Amazônia em grande escala sobre a distribuição e composição destas duas espécies de anuros e seus predadores?

Os objetivos deste estudo foram de determinar: 1) a ocorrência de metamorfos de O. taurinus e P. tarsius e seus principais predadores em poças de cinco hábitats (pastagem, capoeira de Vismia, capoeiras de Cecropia, fragmentos e floresta contínua); 2) as relações tróficas das duas espécies de girinos com seus predadores nos cinco hábitats; 3) testar se o sucesso larval dos girinos foi dependente da qualidade do habitat; 4) testar os efeitos diretos e indiretos dos predadores na sobrevivência e crescimento das duas espécies de girinos; 5) comparar a ocorrência de presas e predadores nas poças dos cinco hábitats com os resultados dos experimentos, e discutir como a alteração dos hábitats modifica as interações entre predadores e presas, o que poderá influenciar na distribuição e na manutenção das populações de P. tarsius e de O. taurinus na Amazônia Central.

## 2. MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1. Área de estudo (ver capítulo II)

### 2.2. Metodologia de campo

#### 2.2.1. Ocorrência de presas e predadores

No início da estação de chuva de 1999, percorri os principais hábitats da fazenda Esteio para localizar prováveis sítios de reprodução de anuros. Estes foram identificados pela presença de machos vocalizando, girinos nas poças e pela presença de ovos ou ninhos. Além disso, usei as informações descritas nos estudos feitos nesta mesma região por Zimmerman (1982), Zimmerman e Rodrigues (1990), Gascon (1991), Zimmerman e Simberloff (1996).

As poças dos diferentes hábitats (floresta contínua, fragmentos florestais, capoeiras de Cecropia e Vismia e pastagem) foram monitoradas de março de 1999 a junho de 2001. As poças foram visitadas mensalmente para presença de água e trimestralmente para ocorrência de girinos e de seus prováveis predadores. Os girinos e os predadores foram amostrados com um rapiché. A quantidade de passagem do rapiché por poça variou de 10 a 50 vezes, dependendo do tamanho das poças. O rapiché foi construído com uma tela de nylon de malha de $1mm^2$ e tinha uma abertura de 30 x 40 cm.

A ocorrência de girinos de O. taurinus e de P. tarsius e de predadores foi usada para criar um índice de freqüência de encontro de cada espécie de girino ou tipo de predador por poça. Este índice foi calculado usando a razão entre a presença (girinos ou predador) durante cada visita dividido pelo número total de visitas (Hero 1990, Magnusson e Hero 1991, Hero *et al.* 2001). O índice de presença de cada animal foi calculado somente para períodos em que a poça tinha água. As poças temporárias sempre foram menos amostradas do que as poças permanentes, mas foram vistoriadas pelo menos duas vezes durante cada estação reprodutiva.

Como estava interessado em avaliar o sucesso no desenvolvimento larval das duas espécies de girinos em poças de diferentes hábitats, considerei somente os que estavam com os pares de patas formados (estágio de desenvolvimento > 42, Gosner 1960). Este procedimento foi usado como um indicativo da capacidade do habitat em fornecer indivíduos para manter as

populações locais de O. taurinus e P. tarsius. Os girinos que chegam ao estágio larval 42 entram na fase de completar a metamorfose, com absorção da cauda e mudança no aparelho bucal, e a partir do estágio 42 já podem ser identificados como metamorfos e começam a sair das poças (Gosner 1960).

Peixes predadores foram identificados até gênero e invertebrados aquáticos até família (Belostomatidae, Aeshnidae, Libellulidae, Dysticidae, Haliplidae e Hydrophilidae). Muitos outros prováveis predadores de girinos como Pipa arrabali (anuro), Platemys platycephala (quelônio), e Pyrhulina spp. (peixe) também foram encontrados em algumas poças (< 5% delas), porém não foram usados neste estudo. Detalhadas descrições dos locais de reprodução dos anuros e da estrutura das comunidades aquáticas das reservas do PDBFF foram publicadas por Zimmerman e Rodrigues (1990), Gascon (1991), Hero *et al.* (1998), Tocher *et al.* (2001).

### 2.2.2. Densidade de predadores

A densidade de predadores foi estimada em poças dos cinco hábitats na terceira estação reprodutiva. A estimativa foi feita com uma caixa de 40 x 40 cm, com um metro de altura. A armação da caixa foi feita de ferro e rodeada com tela de nylon de 1mm$^2$ de malha. A quantidade de amostras por poças variou de 3 a 20; poças maiores foram mais amostradas do que as menores. A distribuição das amostras foi sistemática, com pontos nas margens e no centro de cada poça. A caixa amostral foi colocada verticalmente na água, e os predadores e as presas foram coletados com um rapiché. Esta metodologia forneceu índices de densidade relativa de predadores e presas.

2.2.3. Características das poças

O tempo de permanência da água (hidroperíodo) em cada poça foi determinado com visitas mensais durante todo o período deste estudo. O hidroperíodo de cada poça foi calculado pela soma dos meses em que a poça tinha água. Poças novas que apareceram também foram visitadas. Neste caso, considerei a partir da data em que elas surgiram. Por exemplo, uma poça da pastagem que teve água somente na segunda estação reprodutiva, então o hidroperíodo foi calculado somente para esta estação. O índice de freqüência de encontro de cada espécie foi também calculado somente para este período.

O comprimento e a largura das poças foram medidos quando as poças chegavam a seus tamanhos máximos, geralmente nos meses de abril ou maio de cada anó. A fórmula da área da figura geométrica da elipse foi usada para calcular a área das poças, onde área = $\pi$ x (C x L)/4; onde $\pi$ = 3.1415, C = comprimento da poça, L = largura da poça.

## 2.3. Experimentos

Para complementar as observações de campo e poder tirar predições mais precisas sobre o sucesso durante o desenvolvimento larval dos girinos de P. tarsius e O. taurinus implementei dois experimentos: 1) em poças naturais da floresta contínua e da pastagem (diferentes recursos) onde os predadores foram removidos; 2) em poças artificiais, onde as condições abióticas foram semelhantes e as combinações de predadores foram variáveis.

2.3.1. Em poças naturais: efeito da ausência de predadores sobre os girinos de P. tarsius

Neste experimento usei somente girinos de P. tarsius devido a condições logísticas e por acreditar que na ausência de predadores e mesmo tipo de poça, o sucesso larval seria semelhante para O. taurinus. Então, será que ausência de metamorfos em poças da área alterada foi devido a pressão de predação ou por fatores ambientais locais (e.g. mudanças microclimáticas, alimento)? Para isso, desenhei um experimento com girinos de P. tarsius livres de predadores em poças de dois hábitats extremos: floresta contínua e pastagem. Em cada hábitat usei seis poças, e em cada uma coloquei 100 girinos de P. tarsius em estágio 25 (Gosner 1960). Os girinos foram colocados em gaiolas de $1m^3$, que foram construídas com uma tela de nylon de malha fina, com armação de madeira. Na parte de cima da gaiola coloquei uma tampa para evitar a entrada de predadores. A tela só não foi colocada no fundo das gaiolas porque elas ficaram enterradas na lama das poças. Antes de iniciar o experimento, todos os predadores e girinos presentes foram tirados com um rapiché e as gaiolas foram tampadas para evitar a entrada de predadores. Sessenta dias após o inicio do experimento, os girinos sobreviventes foram coletados com um rapiché, contados, pesados e medidos (comprimento total).

Durante a primeira semana deste experimento, o pH, a temperatura da água e a profundidade da poça foram medidos em cada poça onde estavam as gaiolas experimentais. A temperatura da água foi medida de hora em hora, no período entre 8:00 e 18:00 horas. A temperatura foi medida com um termômetro com resolução 0.5 $C^0$, e o pH com um peagâmetro com resolução de 0.1 pH (pHTestr 1 da Oakon). Estas variáveis foram escolhidas porque elas foram responsáveis pelas maiores variações microclimáticas das poças nos estudos de Gascon (1991) e Hero *et al.* (1998).

2.3.2. Poças artificiais: efeito de predadores sobre os girinos (este experimento foi feito por Neckel-Oliveira 1996)

O efeito de predadores foi determinado para as duas espécies de girinos separadamente: 1) O. taurinus e 2) P. tarsius, ambas expostas a quatro tipos de predadores. Os predadores utilizados foram Rivulus sp., peixe da família Cyprinodontidae e um representante de cada família de insetos aquáticos: Belostomatidae (Hemiptera), náiades de Aeshnidae e Libellulidae (Odonata). Os predadores e as presas usados nestes experimentos foram as espécies mais comumente encontrados durante os estudos de Gascon (1991, 1992a) e Hero *et al.* (1998).

Cada experimento teve três tratamentos com cinco repetições cada. No primeiro tratamento (controle), uma espécie de presa ficou livre de predador. No segundo tratamento, a mesma espécie de girino foi exposta a Aeshnidae, Libellulidae e Rivulus. No terceiro tratamento, a mesma espécie de girino foi exposta a Aeshnidae, Libellulidae e Belostomatidae (tabela 1).

No primeiro experimento foram colocados 200 girinos de O. taurinus nas 15 repetições dos três tratamentos. O tratamento controle ficou livre de predadores, enquanto que nos outros dois tratamentos os girinos foram expostos a um tipo de cada predador, de acordo com as combinações determinadas. O segundo experimento foi construído de forma semelhante, apenas O. taurinus foi substituído por 50 girinos de P. tarsius em cada repetição (tabela 1). Estes experimentos duraram 15 dias.

No experimento com P. tarsius, o tamanho médio de Rivulus sp. variou de 36.76 ± 6.36 a 38.90 ± 7.63 mm ($F_{3,15} = 0.090$, $P = 0.965$); o tamanho médio de Belostomatidae variou de 56.12 ± 8.11 a 61.38 ± 4.21 mm ($F_{3,15} = 0.488$, $P = 0.696$); o tamanho médio das náiades de Libellulidae variou de 10.70 ± 1.41 a 11.62 ± 1.35 mm ($F_{3,16} = 0.405$, $P = 0.752$) e o tamanho médio das náiades de Aeshnidae variou de 13.64 ± 3.71 à 15.76 ± 5.76 mm ($F_{3,15} = 0.250$; $P = 0.860$).

Nos dois tratamentos, cada repetição foi feita em bacias de plásticos com cerca de 50 cm de diâmetro e 20 cm de altura. O fundo de cada bacia foi coberto por uma camada de 5 cm de folhas secas e depois enchido com água da chuva. As bacias foram preparadas 3 a 4 dias antes da introdução das combinações de predadores e presas, e cobertas com uma tela de nylon fina para evitar a fuga ou entrada de potenciais predadores..

### 2.3.3. Poças artificiais: interações entre predadores

Este experimento foi desenvolvido para identificar relações diretas e indiretas que não foram distinguidas nos dois experimentos anteriores. Estas relações foram determinadas pela predação de Rivulus sp. ou Belostomatidae sobre as náiades de Aeshnidae. O experimento consistiu de dois fatores: presença ou ausência de um predador (Rivulus sp. ou Belostomatidae), e cada fator com dois níveis: náiades pequenas e grandes, resultando em dois tratamentos, com dois níveis cada. Cada nível teve 4 replicações (tabela 2). Considerei náiades pequenas aquelas menores que 15 mm e as grandes maiores do que 20 mm.

Coloquei em um tratamento um Rivulus sp. ou um Belostomatidae com três náiades (grandes ou pequenas) e no outro tratamento três náiades (grandes ou pequenas) ficaram livres do

predador (tabela 2). Todas as repetições tiveram 50 girinos de O. taurinus como fonte de alimento para as náiades. Estes experimentos duraram 15 dias.

2.3.3.1. Implementação do experimento

Os predadores foram capturados em poças da floresta primária, e foram medidos (comprimento total), e sistematicamente distribuídos de acordo com seus tamanhos entre os tratamentos. Os tamanhos dos predadores foram semelhantes entre os tratamentos. No tratamento com Rivulus, o tamanho médio dele variou de 46.70 ± 4.30 mm (média e desvio padrão) a 48.87 ± 3.29 mm; o tamanho médio das náiades grande variou de 23.01 ±2.37 a 23.69 ± 2.52 mm e o tamanho médio das náiades pequenas variaram de 13.50 ± 1.43 a 14.61 ±1.13 mm. No tratamento com Belostomatidae, o tamanho médio dele variou de 60.47±6.32 a 62.50 ± 3.44 mm; o tamanho médio das náiades grandes variou de 21.11 ± 2.57 a 22.97 ± 4.68 mm e o tamanho médio das náiades pequenas variaram de 14.27 ± 0.60 a 14.75 ± 0.95 mm.

Este experimento foi feito no mesmo local e com as mesmas bacias dos dois experimentos anteriores. A preparação e monitoramento das repetições também seguiram o protocolo descrito anteriormente (ver item 3.2.1.).

Tabela 1 – Desenho experimental para testar os efeitos de predadores sobre os girinos de O. taurinus e P. tarsius.

| Experimento | Controle | Tratamento 2 | Tratamento 3 |
|---|---|---|---|
| O. taurinus | 200 girinos | 200 O. taurinus<br>1 Rivulus sp.<br>1 Aeshnidae<br>1 Libellulidade | 200 O. taurinus<br>1 Aeshnidae<br>1 Libellulidae<br>1 Belostomatidae |
| P. tarsius | 50 girinos | 50 P. tarsius<br>1 Rivulus sp.<br>1 Aeshnidae<br>1 Libellulidae | 50 P. tarsius<br>1 Aeshnidae<br>1 Libellulidae<br>1 Belostomatidae |

Tabela 2 – Desenho experimental para testar os efeitos Rivulus e Belostomatidae sobre as náiades de odonatas grandes e pequenas.

| Tratamento | Fator 1 | Fator 2 |
|---|---|---|
| Rivulus | Presente (1 animal) | 3 náiades pequenas |
| | Presente (1 animal) | 3 náiades grandes |
| | Ausente | 3 náiades pequenas |
| | Ausente | 3 náiades grandes |
| Belostomatidae | Presente (1 animal) | 3 náiades pequenas |
| | Presente (1 animal) | 3 náiades grandes |
| | Ausente | 3 náiades pequenas |
| | Ausente | 3 náiades grandes |

## 2.4. Análises estatísticas

### 2.4.1. Ocorrência de presa e predadores

Os índices de freqüência de encontro para cada predador e presa foram usados para identificar as relações causais entre predadores e presas. Para isso, usei regressão linear múltipla, onde o índice de freqüência de encontro de cada espécie de girinos (variável dependente) foi relacionado com o índice de freqüência de encontro de cada tipo de predador (variáveis independentes). Os índices de freqüência dos girinos foram transformados para arcoseno da raiz quadrada por causa da grande variação entre os valores (Zar 1984). As análises foram feitas para cada hábitat. Os valores parciais para cada variável da regressão múltipla foram usados para identificar as correlações significativas (Zar 1984).

O índice de freqüência de encontro dos metamorfos foi relacionado com o hidroperíodo da poça e com a área da poça. A área da poça foi transformada usando logaritmo de base 10. As transformações e as regressões foram as mesmas para os cincos hábitats. O tamanho e o hidroperíodo foram testados separadamente com teste t de Student e as relações entre hidroperíodo e tamanho da poça foram determinadas com correlação de Pearson.

### 2.4.2. Experimento em poças

Teste t de Student foi usado para testar se o tipo de habitat (poças da floresta contínua e da pastagem) influenciou na sobrevivência, peso e comprimento total dos girinos de P. tarsius. Para cada variável fiz um teste t, onde o tratamento foi o hábitat.

2.4.3. Experimentos com predadores

Análise de variância (Anova com um fator) foi usada para determinar o efeito do predador na sobrevivência dos girinos de P. tarsius e O. taurinus. Comparação múltipla de Tukey foi usada para detectar as diferenças entre tratamentos. O número de girinos sobreviventes foi transformado para porcentagem para fazer comparações entre as duas espécies de girinos. Correlação de Pearson foi usada para testar as relações entre sobrevivência (dados brutos) e crescimento para cada espécie de girinos. Estes testes foram aplicados separadamente para cada experimento.

No experimento para determinar o efeito da presença de Rivulus sp. ou Belostomatidae, foi usado análise de variância fatorial sobre a sobrevivência de náiades grandes e pequenas. O primeiro fator foi a presença/ausência do predador, o segundo foi o tamanho das náiades de odonatas. O número de odonatas sobreviventes foi transformado usando a raiz quadrada mais 0.5 porque tinha repetições com zeros (Zar 1984). Todas as análises foram feitas no programa estatístico SYSTAT 8.0 (Wilkinson 1984).

# 3. RESULTADOS

## 3.1. Características das poças

Os resultados foram analisados em dois grupos principais: poças da floresta contínua e área alterada, porque a densidade e composição de predadores e as características físicas das

poças dos quatro hábitats (fragmentos, pastagem, capoeiras de Cecropia e Vismia) foram semelhantes entre si e diferentes das poças da floresta contínua (ver abaixo).

As poças da floresta contínua foram menores do que as da área alterada ($t = 4.5$, $gl = 78$, $P < 0.001$), mas permaneceram mais tempo com água ($t = 5.5$, $gl = 78$, $P < 0.001$). Na floresta contínua, a área das poças variou de 1.4 a 29.4 $m^2$ (8.5 ± 6.7$m^2$; média e desvio padrão; n = 51), enquanto que nas poças da área alterada, a área das poças variou de 0.6 a 6748.3 $m^2$ (1230.9 ± 2116.7$m^2$; n = 29). O tempo de permanência de água nas poças (hidroperíodo) variou de 6 a 28 meses (24.1 ± 4.1 meses; n = 51) nas poças da floresta contínua, e de 5 a 25 meses (16.8 ± 7.5 meses; n = 29) nas poças da área alterada. A área das poças foi correlacionada positivamente com o hidroperíodo, tanto para as poças da floresta contínua ($r = 0.359$, $P = 0.010$) como para a área alterada ($r = 0.534$, $P = 0.003$; figura 1).

A temperatura diária da água em poças da pastagem variou de 25.9 a 32.3$^0$C (29.792 ± 1.860 $C^0$; média e desvio padrão; N = 6), enquanto que em poças da floresta contínua a temperatura variou de 23.1 a 25.8$^0$C (24.268 ± 0.743 $C^0$; N = 6; figura 2). O pH da água em poças da pastagem variou de 4.9 a 5.7 (5.367 ± 0.308; N = 6), na floresta contínua variou de 5.1 a 5.7 (5.383 ± 0.223; N = 6). A profundidade das poças dos dois hábitats variou de 0.5 a 1 m.

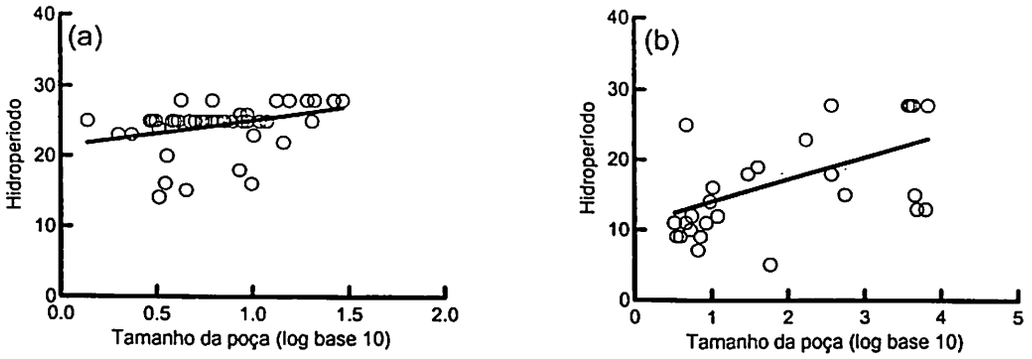


Figura 1 – Correlação entre a soma dos meses com água nas poças (hidroperíodo) e tamanho das poças (logaritmo de base 10) na floresta contínua (a) e na área alterada (b).

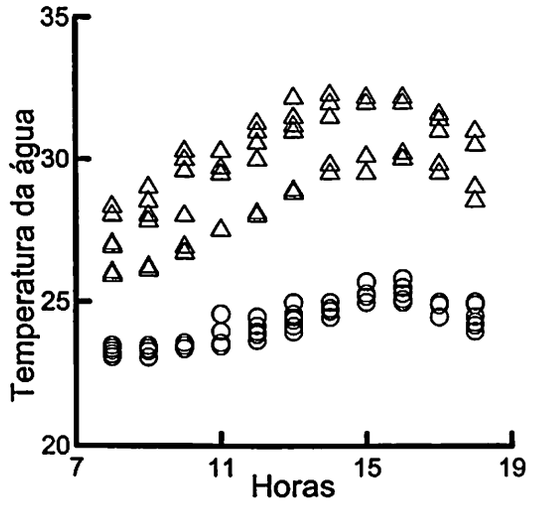


Figura 2 – Perfil diário da temperatura ($C^0$) superficial da água das poças da floresta contínua (círculos) e das poças da pastagem (triângulos).

3.2. Ocorrência de presas e predadores.

Os metamorfos de O. taurinus foram mais freqüentes nas poças com menor hidroperíodo da área alterada (figura 3a), enquanto que os metamorfos de P. tarsius foram mais freqüentes nas poças com maiores hidroperíodo da floresta contínua (figura 3b). Nas poças da floresta, metamorfos de P. tarsius ocorreram em 29 poças e O. taurinus ocorreram em oito das 51 poças. Nas poças da área alterada esta relação foi inversa, metamorfos de P. tarsius ocorreram em seis e O. taurinus em 16 das 29 poças. Estes resultados indicam que estas duas espécies respondem diferentemente as condições ambientais de cada habitat, que pode ser através de estratégias para diminuir o efeito da predação, como também em tolerar diferentes condições microclimaticas de cada poça.

Rivulus sp. somente foi encontrado nas poças da floresta contínua com maior hidroperíodo, geralmente poças que tiveram água por mais de 24 meses (figura 3c). Belostomatidae foi mais freqüentes nas poças com maiores hidroperíodo da área alterada e foi encontrado somente em três das 51 poças da floresta contínua (figura 3d). As odonatas e os besouros aquáticos foram comuns às poças dos dois hábitats (figura 3e, f, g, respectivamente). Em geral, a freqüência de encontro dos invertebrados aquáticos parece estar mais associada ao tipo de habitat do que ao hidroperíodo da poça, enquanto que Rivulus sp. parece estar associada ao tipo de habitat (floresta contínua) e a poças que permaneceram mais tempo com água.

3.3. Densidade dos predadores

A densidade relativa média de invertebrados aquáticos foi maior nas poças da área alterada do que nas poças da floresta contínua. A densidade relativa média de Libellulidae foi de 13.1 ± 14.9 (média ± desvio padrão) por 0,25 $m^2$ nas poças da área alterada e de 1.3 ± 1.6 por 0.25 $m^2$ nas poças da floresta contínua, Aeshnidae foi de 0.7 ± 0.5 e 0.1 ± 0.3, Belostomatidae foi de 0.6 ± 0.8 e 0.02 ± 0.1, besouro foi de 4.7 ± 4.4 e 4.4 ± 4.3, respectivamente. Rivulus só ocorreu nas poças da floresta contínua e com densidade relativa média de 1.1 ± 1.1. Maiores densidades de insetos aquáticos nas poças da área alterada podem indicar um maior pressão de predação sobre as espécies de girinos deste hábitat do que aqueles nas poças da floresta contínua, o que poderia afetar diretamente na manutenção daquelas espécies que não suportam níveis elevados de pressão de predação.

3.4. Relações tróficas: floresta contínua e área alterada

3.4.1. Floresta contínua

A freqüência de encontro de predadores foi relacionada significativamente com a freqüência de encontro de metamorfos de O. taurinus ($F_{5,45} = 2.905$, $P < 0.023$), mas não com P. tarsius ($F_{5,46} = 0.990$, $P = 0.434$; tabela 3). A análise dos resíduos parciais das regressões múltiplas indicou relações significativas ($P < 0.05$) negativa de O. taurinus com Aeshnidae (figura 4a) e com Rivulus (figura 4b), positiva entre O. taurinus e Libellulidae (figura 4c).

Relações positivas indicam que predadores estavam presentes nas poças onde os metamorfos foram encontrados, e negativas indicam baixa freqüência de encontro entre presas e predadores.

O hidroperíodo e área das poças foram relacionados com a freqüência de encontro de metamorfos de O. taurinus ($F_{2\ 48} = 8.172$, $P = 0.001$) e P. tarsius ($F_{2\ 48} = 4.533$, $P = 0.016$). A análise dos resíduos parciais das regressões múltiplas indicou relações significativas ($P < 0.05$) negativa de O. taurinus com hidroperíodo (figura 5a) e positiva entre P. tarsius e área da poça (figura 5b). A relação negativa de O. taurinus indica que ele foi mais freqüente nas poças com menores hidroperíodo, enquanto que a relação positiva de P. tarsius indica que ela foi mais comum nas poças maiores.

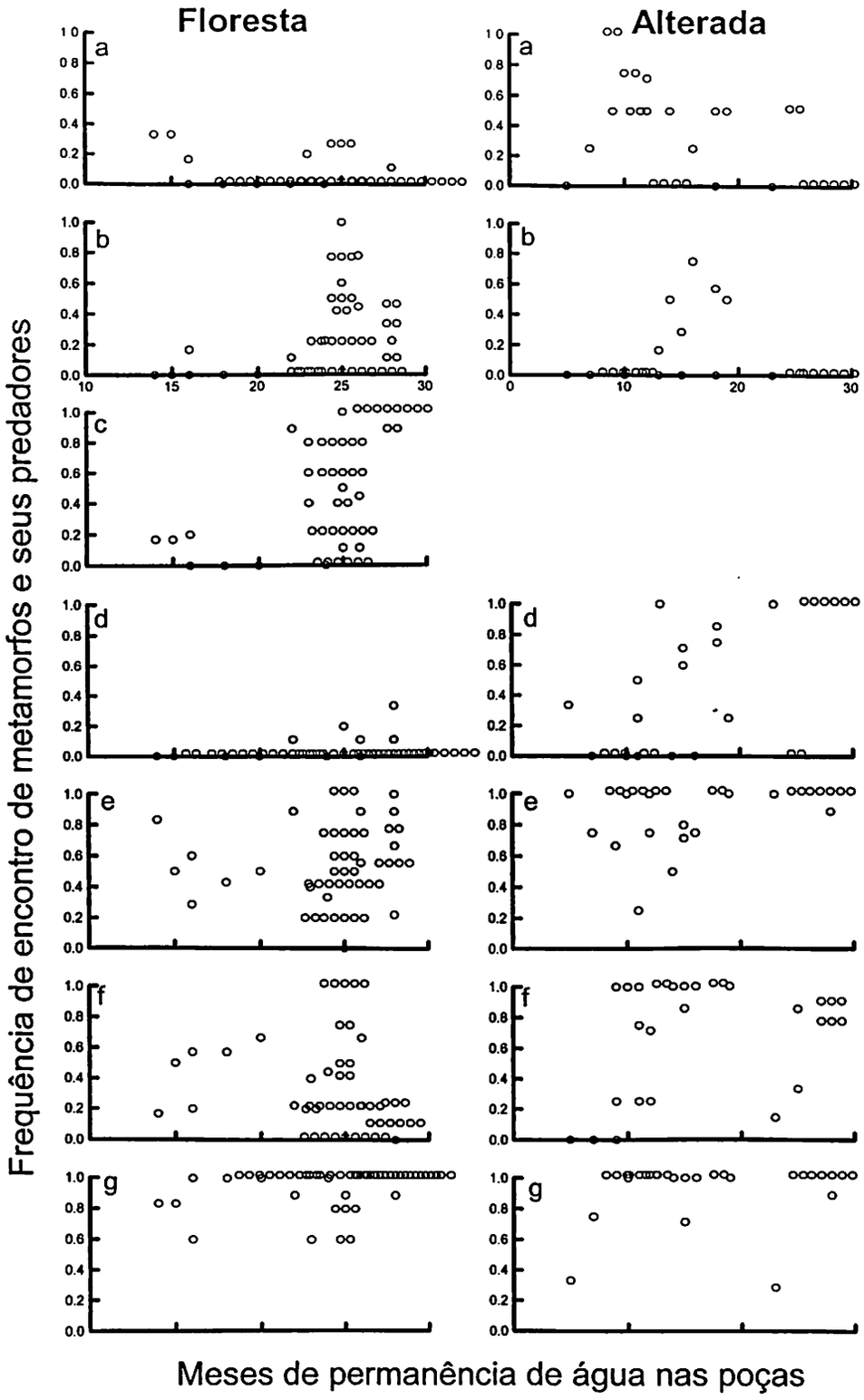


Figura 3 – Freqüência de encontro de predadores e presas em relação aos índices de hidroperíodo em 51 poças da floresta continua e 29 poças da área alterada. O. taurinus (a), P. tarsius (b), Rivulus (c), Belostomatidae (d), Libellulidae (e), Aeshnidae (f), Besouro (g).

Tabela 3 - Resumo da regressão múltipla relacionando o índice de freqüência de encontro de metamorfos de O. taurinus (a) e P. tarsius (b) com o índice de freqüência de encontro de predadores em poças da floresta contínua.

a) Índice de presença de metamorfos de Osteocephalus taurinus ($n = 51$; $r^2 = 0.244$)

| Variável | Coeficiente | erro padrão | coeficiente padronizado | T | P |
|---|---|---|---|---|---|
| Constante | 0.355 | 0.206 | 0.00 | 1.727 | 0.091 |
| Aeshnidae | -0.224 | 0.114 | -0.364 | -1.956 | **0.057** |
| Libellulidae | 0.291 | 0.104 | 0.388 | 2.807 | **0.007** |
| Belostamatidae | -0.441 | 0.433 | -0.138 | -1.018 | 0.314 |
| Besouro | -0.261 | 0.220 | 0.163 | -1.185 | 0.242 |
| Rivulus sp. | -0.222 | 0.089 | -0.436 | -2.486 | **0.017** |

Análise de Variância

| Fonte | soma-quadrados | graus liberdade | media quadrada | F | P |
|---|---|---|---|---|---|
| Regressão | 0.432 | 5 | 0.086 | 2.905 | 0.023 |
| Resíduos | 1.338 | 45 | 0.030 | | |

b) Índice de presença de metamorfos de Phyllomedusa tarsius ($n = 52$; $r^2 = 0.097$)

| Variável | coeficiente | erro padrão | coeficiente padronizado | T | P |
|---|---|---|---|---|---|
| Constante | -0.440 | 0.442 | 0.00 | -0.996 | 0.325 |
| Aeshnidae | 0.055 | 0.250 | 0.044 | 0.222 | 0.825 |
| Libellulidae | 0.088 | 0.233 | 0.057 | 0.378 | 0.707 |
| Belostomatidae | -0.125 | 0.674 | -0.028 | -0.186 | 0.854 |
| Besouro | 0.821 | 0.471 | 0.270 | 1.743 | 0.088 |
| Rivulus sp. | -0.019 | 0.208 | -0.018 | -0.093 | 0.926 |

Análise de Variância

| Fonte | soma-quadrados | graus liberdade | media quadrada | F | P |
|---|---|---|---|---|---|
| Regressão | 0.798 | 5 | 0.160 | 0.990 | 0.434 |
| Resíduos | 7.414 | 46 | 0.161 | | |

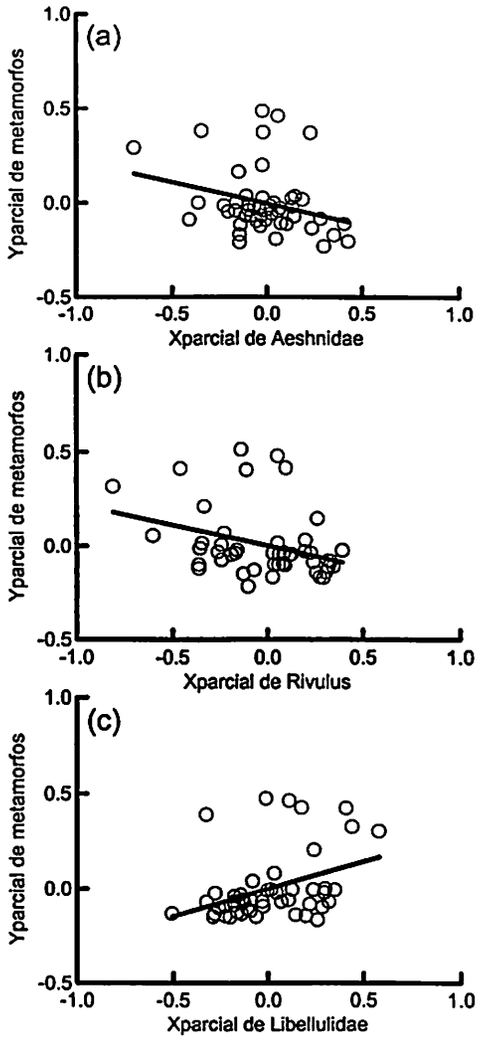


Figura 4 – Relações significativas ($p < 0.05$) entre os resíduos parciais calculados de regressões múltiplas para poças da floresta contínua. Estes resultados são referentes a freqüência de encontro de metamorfos de O. taurinus com predadores.

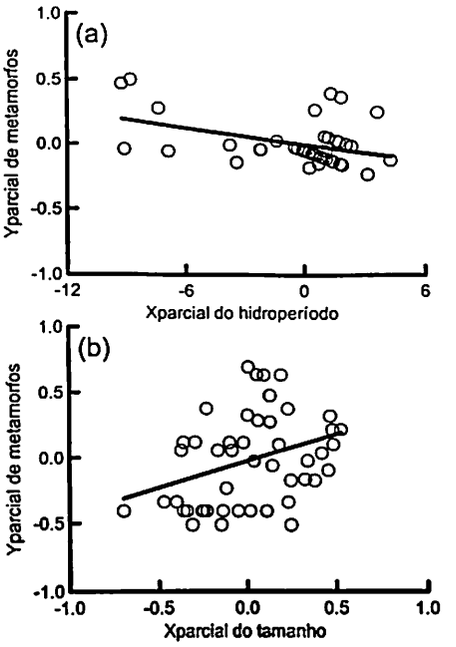


Figura 5 – Relações significativas ($p < 0.05$) entre os resíduos parciais calculados de regressões múltiplas para poças da floresta contínua. Estes resultados são referentes a freqüência de encontro de metamorfos de O. taurinus e hidroperíodo (a), também entre P. tarsius e tamanho das poças (b).

3.4.2. Área alterada

Os índices de freqüência de encontro de predadores foram relacionados significativamente com a freqüência de encontro de metamorfos de O. taurinus ($F_{4\ 24}$ =13.859, P < 0.001), mas não com P. tarsius ($F_{4\ 24}$ = 1.781, P = 0.166; tabela 4). A análise dos resíduos parciais das regressões múltiplas indicou relações significativas (P < 0.05) negativa entre O. taurinus e Belostomatidae, e positiva entre O. taurinus e besouro (figura 6), e entre P. tarsius e Aeshnidae (figura 7). Relações positivas indicam que predadores estavam presentes nas poças onde os metamorfos foram encontrados, e negativas indicam baixa freqüência de encontro entre presas e predadores.

O hidroperíodo e a área das poças foram relacionados significativamente ($F_{2\ 26}$ = 30.347, P < 0.001) com a freqüência de encontro de metamorfos de O. taurinus, mas não com P. tarsius ($F_{2\ 26}$ = 0.146, P = 0.865). Esta relação negativa de O. taurinus indica que esta espécie é mais freqüente em poças com áreas menores da área alterada (figura 8).

Tabela 4 - Resumo da regressão múltipla relacionando o índice de freqüência de encontro de metamorfos de O. taurinus (a) e P. tarsius (b) com o índice de freqüência de encontro de predadores nas poças da área alterada.

a) Índice de presença de metamorfos de Osteocephalus taurinus (n = 29; $r^2 = 0.698$)

| Variável | Coeficiente | erro padrão | coeficiente padronizado | T | P |
|---|---|---|---|---|---|
| Constante | -0.061 | 0.414 | 0.00 | -0.148 | 0.883 |
| Aeshnidae | -0.093 | 0.207 | -0.067 | -0.450 | 0.657 |
| Libellulidae | 0.336 | 0.341 | 0.122 | 0.987 | 0.333 |
| Belostomatidae | -0.830 | 0.146 | -0.783 | -5.667 | **0.001** |
| Besouro | 0.769 | 0.384 | 0.283 | 2.005 | **0.056** |

Análise de Variância

| fonte | soma-quadrados | graus liberdade | media quadrada | F | P |
|---|---|---|---|---|---|
| regressão | 5.002 | 4 | 1.251 | 13.859 | 0.001 |
| resíduos | 2.166 | 24 | 0.090 | | |

b) Índice de presença de metamorfos de Phyllomedusa tarsius (n = 29; $r^2 = 0.229$)

| Variável | coeficiente | erro padrão | coeficiente padronizado | T | P |
|---|---|---|---|---|---|
| Constante | 0.474 | 0.419 | 0.00 | 1.133 | 0.268 |
| Aeshnidae | 0.482 | 0.210 | 0.546 | 2.299 | **0.031** |
| Libellulidae | -0.276 | 0.344 | -0.159 | -0.802 | 0.430 |
| Belostomatidae | -0.111 | 0.148 | -0.165 | -0.750 | 0.461 |
| Besouro | -0.386 | 0.388 | -0.224 | -0.994 | 0.330 |

Análise de Variância

| Fonte | Soma-quadrados | graus liberdade | media quadrada | F | P |
|---|---|---|---|---|---|
| Regressão | 0.658 | 4 | 0.164 | 1.781 | 0.166 |
| Resíduos | 2.216 | 24 | 0.092 | | |

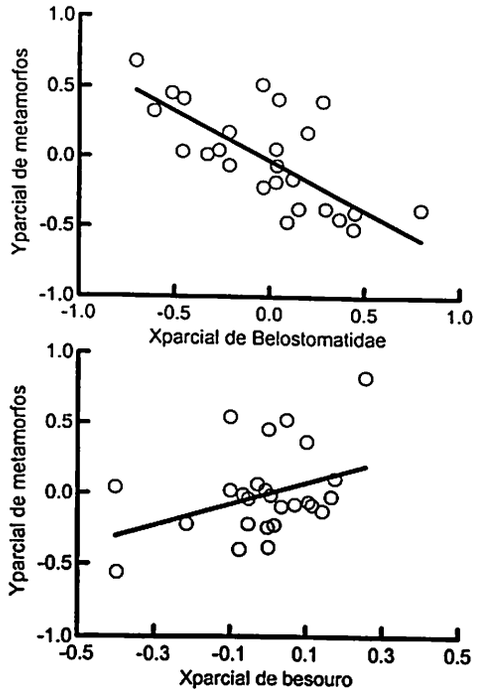


Figura 6 – Relações significativas ($p < 0.05$) entre os resíduos parciais obtidos de regressões múltiplas para poças da área alterada. Estes resultados são referentes a freqüência de encontro de metamorfos de O. taurinus com predadores.

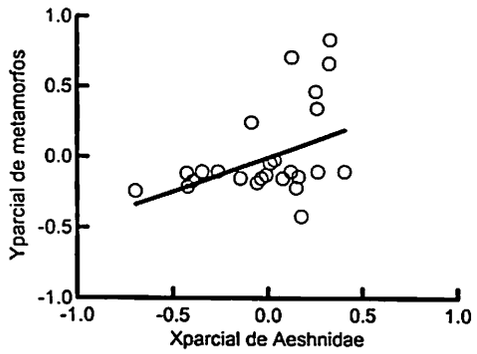


Figura 7 - Relações significativas ($p < 0.05$) entre os resíduos parciais da freqüência de encontro de metamorfos entre P. tarsius e Aeshnidae em poças da área alterada.

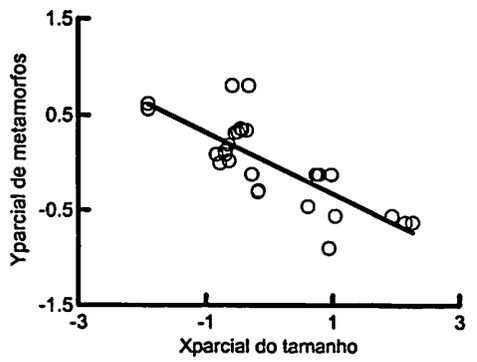


Figura 8 – Relações significativas ($p < 0.05$) entre os resíduos parciais obtidos de regressões múltiplas entre metamorfos de O. taurinus e tamanho das poças da área alterada

3.5. Experimentos

3.5.1. Em poças da floresta contínua e pastagem (sem predadores)

Na ausência de predadores os girinos de P. tarsius tiveram melhores resultados nas poças da pastagem do que nas da floresta contínua. Na pastagem sobreviveram em média 74 ± 30.1 girinos (média ± desvio padrão) contra 56.7 ± 21.0 girinos da floresta contínua ($t = -1.082$, $P = 0.311$, $gl = 8$). O comprimento médio na pastagem foi de 43.5 ± 9.7 mm contra 42.7 ± 6.5 mm na floresta contínua ($t = 0.857$, $P = 0.414$, $gl = 254$); o peso médio dos girinos da pastagem foi de 0.52 ± 0.227 g e de 0.446 ± 0.224 g na floresta contínua ($t = 2.428$, $P = 0.016$, $gl = 275$), indicando que girinos podem crescer mais nas poças da pastagem do que na floresta contínua, quando estão livres de predadores.

3.5.2. Em bacias com diferentes predadores (Neckel-Oliveira 1996):

3.5.2.1. Sobrevivência dos girinos

A sobrevivência dos girinos de O. taurinus e de P. tarsius foi afetada pela presença dos predadores ($F_{2\ 12} = 57.2$; $P < 0.001$; $F_{2\ 12} = 60.2$; $P < 0{,}001$ respectivamente). A sobrevivência foi maior nos tratamentos sem predadores para ambas espécies ($P < 0.05$; figura 9). No tratamento com Rivulus e náiades de odonatas a sobrevivência dos girinos de O. taurinus foi significativamente ($P < 0.05$) menor do que no tratamento controle. No tratamento com Belostomatidae e náiades de odonatas, a sobrevivência dos girinos de ambas espécies foi

significativamente ($p < 0.05$) menor do que no tratamento sem predador (figura 9). Estes resultados indicam que invertebrados aquáticos em sistemas sem peixes são predadores das duas espécies de girinos. Enquanto que nos sistemas com Rivulus a predação poderá ser menor para P. tarsius e maior para O. taurinus.

3.5.2.2. Crescimento dos girinos

O crescimento dos girinos de P. tarsius foi maior quanto estavam em menores densidades ($r = -0.930$, $p < 0.001$, $N = 14$; figura 10), indicando que a presença de predadores pode favorecer o crescimento dos girinos sobreviventes. Para os girinos de O. taurinus a relação foi negativa (figura 10), mas não significativa ($r = -0.366$, $P = 0.179$, $N = 15$).

3.5.3. Efeitos de Rivulus e Belostomatidae sobre as náiades de odonatas

A presença de Belostomatidae diminuiu significativamente ($F_{1\ 12} = 66.901$, $P < 0.001$) a sobrevivência das náiades de odonatas (figura 11), enquanto que, a presença de Rivulus diminuiu significativamente ($F_{1\ 12} = 10.206$, $P = 0.008$) a sobrevivência das náiades pequenas (figura 12). Estes resultados indicam que a predação de Rivulus é dependente do tamanho das odanatas, enquanto belostomatídeos comem náiades de tamanhos variados.

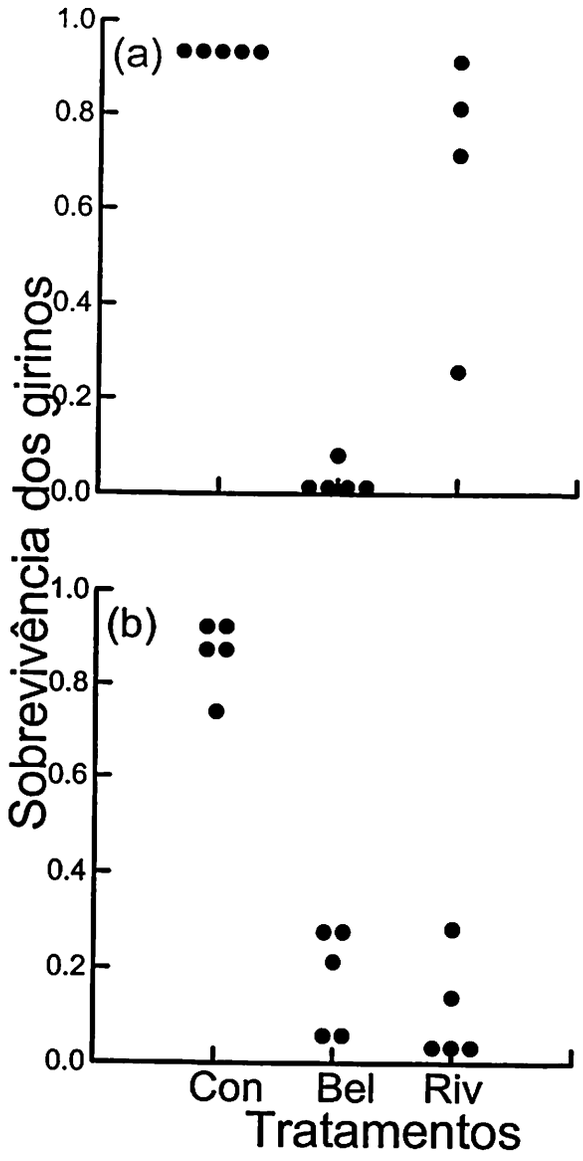


Figura 9 – Sobrevivência dos girinos de P. tarsius (a) e de O. taurinus (b) em tratamentos com diferentes combinações de predadores. Con = controle (girinos livres de predadores); Bel = presença de belostomatide e odonatas; Riv = presença de Rivulus sp. e odonatas.

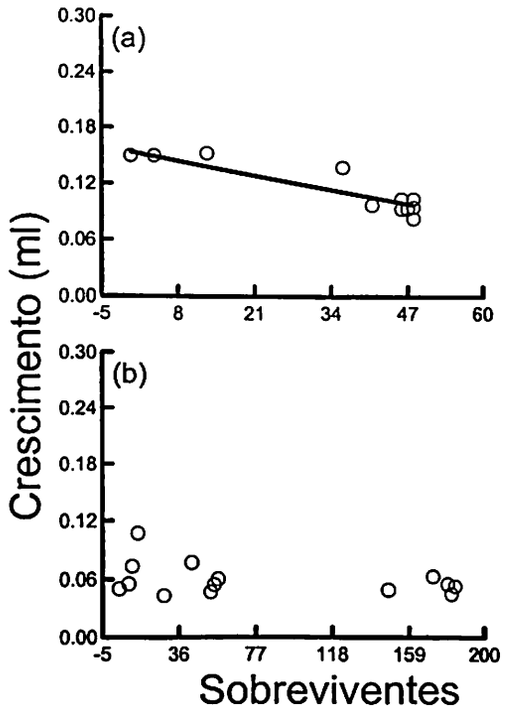


Figura 10 – Relação entre crescimento (ml) e número de sobreviventes em dois experimentos com girinos de P. tarsius (a) e de O. taurinus (b).

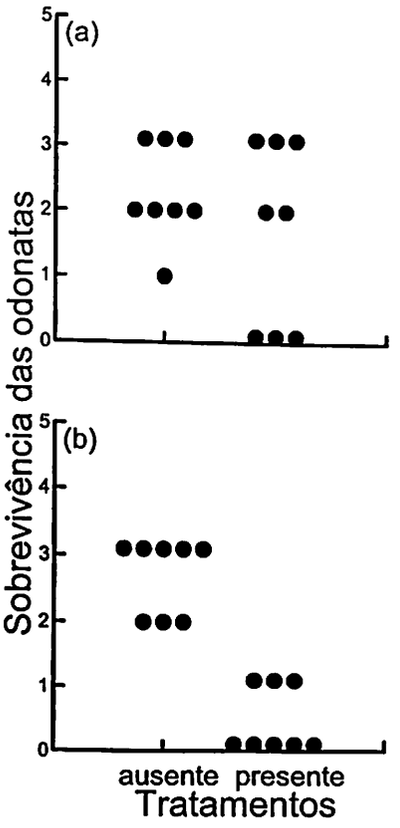


Figura 11 – Sobrevivência das náiades odonatas de tamanhos variados na presença e ausência de Rivulus (a) e Belostomatidae (b).

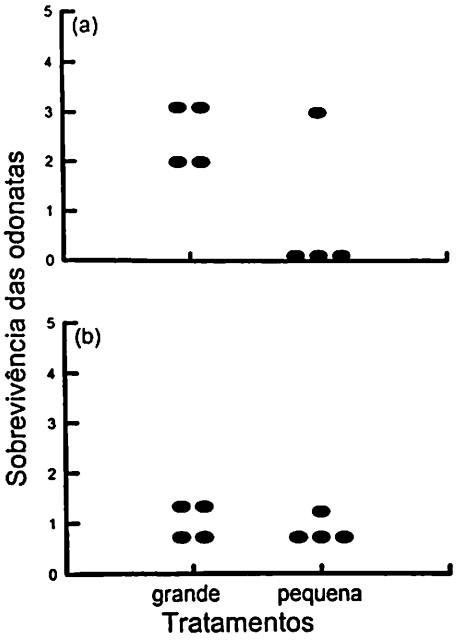


Figura 12 – Sobrevivência das náiades de odonatas grandes e pequenas com Rivulus (a) e Belostomatidae (b).

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1. Distribuição de girinos e predadores em diferentes hábitats

O desmatamento causa inicialmente a perda do hábitat e altera as condições microclimaticas locais, e conseqüentemente afeta a persistência das espécies devido as mudanças nos recursos disponíveis (Gibbs 1998, Schmiegelow e Monkkonen 2002). Poças são recursos reprodutivos comuns de muitas espécies de anuros (Gascon 1991, Azevedo-Ramos *et al.* 1999), e o sucesso larval dessas espécies pode ser dependente do hidroperíodo da poça (Smith 1983, Wilbur 1987, Semlitsch e Reyer 1992, Paton e Crough III 2002), da composição de predadores, que pode ser dominada por peixes e/ou invertebrados aquáticos (Gascon 1991,

Hero *et al.* 1998, Azevedo-Ramos *et al.* 1999, Hero *et al.* 2001), como também do habitat onde a poça esta localizada, como floresta ou campos (Werner e Glennemeier 1999).

Neste estudo, o hidroperíodo e a área das poças foram associados com a presença ou ausência da floresta. A maioria das poças da área alterada estava sujeita a maiores intensidades luminosas devido a ausência de cobertura florestal, o que aumentava a temperatura da água e conseqüentemente a evaporação da água, o que pode explicar o menor tempo de permanência de água destas poças em relação as poças da floresta contínua. Poças com tais características favorecem os primeiros colonizadores devido a maior oferta de recursos e menor quantidade de competidores e predadores (Griffiths 1997). Organismos que utilizam estes ambientes desenvolveram estratégias, como período larval curto, dormência, resistência a dessecação, ou mesmo o ciclo de vida sincronizado com o padrão de cheia e seca da poça. Metamorfos de O. taurinus foram comuns nas poças temporárias com menores densidades de insetos aquáticos e sem Rivulus, enquanto que P. tarsius foi mais comum nas poças com Rivulus. Semelhante resultado foi encontrado por Werner e McPeek (1994) com Rana clamitans e R. catesbeiana. Girinos de R. clamitans sobreviveram em poças com altas densidades de odonatas e salamandras e R. catesbeiana foi encontrada em poças permanentes com peixes.

Desta forma, a dessecação da poça pode ser um fator que estaria favorecendo a metamorfose dos girinos de O. taurinus na área alterada, porque previne o estabelecimento de peixes, como também pode controlar a densidade de insetos aquáticos predadores, como náiades de odonatas e belostomatídeos. Rana temporaria e R. lessonae reproduziram em poças pequenas que estavam sujeitas a secarem antes mesmo dos girinos completarem a metamorfose. Para aumentar o sucesso larval, os ovos são depositados nos primeiros dias de

vida da poça. e os girinos têm maiores chances de completarem a metamorfose antes da poça secar (Griffiths 1997).

A maior freqüência de metamorfos de P. tarsius nas poças da floresta contínua pode estar associado ao tempo de permanência da água e a presença de Rivulus. Kats *et al.* (1988) mostraram que girinos que co-ocorreram com peixes eram impalatáveis ou fugiam para esconderijos quando em presença deste predador. Grandes populações de Bufo calamita estavam associadas às poças com peixes, porque seus ovos e girinos eram impalatáveis a este tipo de predador, mas não contra insetos aquáticos predadores (Denton e Beebee 1991). Girinos de P. tarsius quando foram expostos a diferentes condições ambientais, livres de predadores desenvolveram melhor nas poças da área alterada, indicando que a presença desta espécie pode ser mais dependente de insetos aquáticos predadores do que devido às condições abióticas locais. Gascon (1995) encontrou semelhante resultado em um transplante com Hyla geográfica.

A baixa freqüência de encontro dos girinos de O. taurinus com Rivulus sp. pode ser mais uma estratégia dos adultos em evitar colocar seus ovos em poças onde este predador esta presente. Rana temporaria e R. lessonae evitam poças permanentes porque seus ovos e girinos são vulneráveis a predação por peixes (Griffith 1997). Geralmente, peixes comem mais ovos de espécies de anfíbios que utilizam poças temporárias do que os ovos das que ocorrem em poças permanentes (Grubb 1972). Espécies vulneráveis à peixes, podem estar confinados a microhabitats que são inacessíveis a este tipo de predador (Heyer *et al.* 1975, Hero *et al.* 2001). Rivulus foi comum nas poças da floresta, e muitas vezes foi encontrado comendo ovos de O. taurinus (obs. pes.). Já P. tarsius teve maior freqüência de encontro com Rivulus sp., pois seus ovos ficam suspensos em ninhos acima dos corpos da água e só os girinos é que co-

ocorrem com este predador. Magnusson e Hero (1991) verificaram que ovos de Phyllomedusa vaillanti foram rapidamente comidos por peixes, demonstrando que a estratégia em depositar os ovos fora da água pode ser uma importante estratégia de diminuir a predação por peixes. Assim, diferenças nas estratégias reprodutivas entre P. tarsius e O. taurinus provavelmente estão determinando o sucesso larval nos diferentes hábitats estudados aqui.

A densidade dos invertebrados aquáticos foi maior nas poças da área alterada com hidroperíodo mais longo. Com o avanço da estação chuvosa, as poças vão sendo colonizadas por novos predadores e presas, aumentando assim o risco de predação para as espécies de presas (Spieler e Linsenmair 1997). Já nas poças da floresta contínua, a menor densidade de invertebrados pode estar relacionado com a presença de peixes, como Rivulus. Rivulus é muito comum nas poças da floresta contínua, nas quais ele pode permanecer por vários meses enterrado na lama da poça (Hero 1990, Gascon 1992a). Com o início das chuvas as poças enchem novamente e as náiades de odonatas começam a reproduzir. Então, neste sistema Rivulus sp. chega antes nas poças do que as náiades de odonatas, o que aumenta a chance delas serem predadas nos seus estágios iniciais de desenvolvimento. Assim, predadores dominantes como peixes podem afetar a composição e densidade de presas de várias maneiras, como removendo espécies competidoras, predadores inferiores ou removendo espécies mais abundantes (Smith 1983, Skelly 1995). Hero *et al.* (1998) e Azevedo-Ramos *et al.* (1999) encontraram semelhantes resultados, e sugeriram que peixes podem comer ativamente os invertebrados aquáticos, e que desta forma podem eliminar ou manter suas populações em densidades baixas. Gibbs (1998) sugeriu que as diferenças na composição e abundância de predadores entre os hábitats podem ser determinadas pelas características das espécies e suas tolerâncias às variações ambientais que cada local foi submetido.

4.2.1. Sobrevivência dos girinos de O. taurinus e P. tarsius

Os resultados da manipulação experimental mostraram que girinos de O. taurinus são vulneráveis tanto nas comunidades dominadas por Rivulus como por invertebrados aquáticos predadores, enquanto girinos de P. tarsius foram mais vulneráveis nas dominadas por insetos aquáticos. A maior mortalidade de girinos no tratamento com invertebrados aquáticos estão de acordo com os estudos de Magnusson e Hero (1991), Gascon (1992a), Azevedo-Ramos e Magnusson (1999). Estes autores sugeriram que nos sistemas aquáticos livres de peixes, invertebrados aquáticos podem determinar a composição das espécies de girinos. Belostomatídeos e náiades de odonatas são predadores generalistas de todo tipo de presas (Heyer *et al.* 1975, Stauffer e Semlitsch 1993), porém diferem no local de espera da presa: os belostomatídeos usados neste estudo ficam parados na superfície da água, enquanto as náiades de odonatas permanecem no fundo da poça (Schmidt e Amézquita 2001). Então, poças onde estes dois predadores co-ocorrem a sobrevivência dos girinos, como de O. taurinus e P. tarsius pode ser seriamente ameaçada, porque aumenta a freqüência de encontro com seus potenciais predadores (Woodward 1983). Girinos de P. tarsius foram menos predados no tratamento onde as odonatas estavam juntas com Rivulus, provavelmente devido a pressão de predação imposta por Rivulus sobre as náiades de odonatas. Esse resultado pode indicar que espécies de girinos impalatáveis a peixes podem ter melhor sucesso reprodutivo em poças onde peixes estão juntos com odonatas do que naquelas poças (e.g. poças da área alterada) onde insetos aquáticos estão livres de peixes. Hero *et al.* (2001) testou experimentalmente várias espécies de girinos com diferentes peixes predadores e observou que o grau de rejeição variou com as espécies de

presa e predador, como por exemplo, girinos de P. tarsius tiveram índices de rejeições semelhantes quando foram expostos a diferentes peixes predadores. Então, neste estudo o resultado diferenciado no tratamento com presença de Rivulus sp. pode ser um efeito do tipo de defesa de cada presa quando em presença de peixes e invertebrados predadores. Osteocephalus taurinus produz três vezes mais ovos por desova e seus girinos gastam a metade do tempo para completar a metamorfose do que os P. tarsius. Então, provavelmente O. taurinus investe menos em defesas químicas e/ou comportamentais do que P. tarsius. Então quando em sistemas com

4.2.2. Densidade versus crescimento

A duração do período larval pode ser resultado entre o balanço da pressão de seleção em continuar crescendo nos ambientes aquáticos produtivos contra aqueles que aceleram o desenvolvimento para minimizar o risco de predação (Wilbur 1996). Girinos que crescem com recurso abundantes tem mais chances de chegarem à metamorfose (Travis *et al.* 1985, Smith 1987). Nos experimentos, as maiores taxas de predação beneficiaram os girinos sobreviventes. Resultados semelhantes foram apresentados por Morin (1986) com Hyla crucifer e por Gascon (1992b) com O. taurinus e P. tomopterna. Estes resultados indicam que girinos que escapam da predação são provavelmente beneficiados por uma redução na competição intra-específica. Desta forma, hábitats com moderados níveis de predação poderão fornecer mais metamorfos do que poças com altos níveis de predação, e assim, espécies de anuros que reproduzem em locais com tais características poderão ter mais chances de manterem suas populações (Heyer *et al.* 1975, Wilbur 1996).

4.3. Sistema predador-presa para poças da floresta e área alterada

A mudança nos padrões de uso dos hábitats resultou em vários tipos de locais de reprodução para as espécies de anuros e seus predadores. Estas novas condições representaram um gradiente de poças que secaram em diferentes hábitats e épocas do ano. O regime seletivo ao longo de um gradiente de poças permanentes à efêmeras pode ser também diferente se a causa proximal é a dessecação, competição, predação, parasitismo ou canibalismo (Gill 1978, Woodward 1983, Semlitsch 1987). A permanência da poça pode determinar o nível de mortalidade não apenas por efeitos diretos da dessecação, mas também através de uma guilda de potenciais predadores e competidores (Smith 1983, Semlitsch 1987). Por exemplo, a presença de peixes em poças da floresta contínua pode ter excluído muitas espécies de anuros (e.g. O. taurinus) que não possuem mecanismos de defesas anti-predador, tais como toxinas. Da mesma forma, peixes não são encontrados em poças que secam periodicamente, enquanto que insetos aquáticos (odonatas e hemípteros) que tem um período larval curto podem aumentar suas populações antes da poça secar (Morin 1983, Semlitsch 1987, Wilbur 1987).

O período larval de P. tarsius é aproximadamente o dobro de O. taurinus, indicando diferenças nas opções de uso de poças nos diferentes hábitats. A sobrevivência de girinos e conseqüente manutenção de suas populações em poças em ambientes alterados vão depender da sua capacidade em se adaptar a novas condições climáticas locais e a diferentes pressões de predação e competição (Hecnar e M'Closkey 1996). Assim, alta fecundidade, plasticidade no desenvolvimento, competição e canibalismo são estratégias que anuros usam para obter algum sucesso na metamorfose em poças temporárias (Semlitsch 1987, Wilbur 1987, Lardner 1998).

Estas adaptações evitam que populações sejam dizimadas de áreas com variações grandes no hidroperíodo, mas pode levar a flutuações anuais nas populações. Por exemplo, quando uma poça começa a secar, a densidade de presa e predadores aumenta. Sob tais condições a competição aumenta, onde a tendência é que girinos maiores terão vantagens sobre os menores (Spieler e Linsenmair 1997). O incremento na variação no crescimento e desenvolvimento e transferida para uma variação no tempo da metamorfose. Então espécies de girinos que se desenvolvem mais rapidamente podem completar a metamorfose mais cedo do que aquelas espécies de girinos com maiores períodos larvais (Wilbur 1987). Se a poça está secando, unicamente aquelas espécies de crescimento rápido serão as que completarão a metamorfose em tempo (Semlistch e Reyer 1992, Lardner 1998). Então a sobrevivência dos girinos e o sucesso na metamorfose parecem estar relacionados a estratégias dos adultos em escolher poças para fazerem suas posturas. Assim, nas poças da área alterada talvez a seleção natural não eventualmente leva a eliminação de grupos de espécies com desenvolvimento lento (e.g. P. tarsius), mas sim favoreça as espécies (e.g. O. taurinus) que melhor sincronizam a sua reprodução com o período com que as poças tenham água. Então áreas com tais características podem ser em pouco tempo dominadas por espécies que tenham tais características. O que alteraria a distribuição e diversidade de espécies e conseqüentemente mudando as relações entre predadores e presas.

## 5. LITERATURA CITADA


Azevedo-Ramos, C., W.E. Magnusson, e P. Bayliss. 1999. Predation as the key factor structuring tadpole assemblages in a savanna area in Central Amazonia. Copeia, 1999: 22-33.

Azevedo-Ramos, C., e W.E. Magnusson. 1999. Tropical tadpole vulnerability to predation: association between laboratory results and prey distribution in an Amazonian savanna. Copeia, 1999: 58-67.

Bierregaard Jr., R.O., e C. Gascon. 2001. The Biological Dynamics of Forest Fragments Project: overview and history of a long-term conservation project. Pg. 5-12. *In*: R.O. Bierregaard Jr., C. Gascon, T.E. Lovejoy, e R. Mesquita (eds.). Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. Yale University Press.

Buschbacher, R., C. Uhl, e E.A.S. Serrão. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrient stocks in the soil and vegetation. Journal of Ecology, 76: 682-699.

Camargo, J.L.C, e V. Kapos. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. Journal of Tropical Ecology, 11: 205-221.

Crossland, M.R. 2000. Direct and indirect effects of the introduced toad Bufo marinus (Anura-Bufonidae) on populations of native anuran larvae in Australia. Ecography, 23: 283-290.

Denton, J., e T.J.C. Beebee. 1999. Palatability of anuran eggs and embryos. Amphibia-Reptilia, 12: 111-112.

Duellman, W.E. 1992. Reproductive strategies of frogs. Scientific American, 267: 80-87.

Fearnside, P.M. 1993. Deforestation in Brazilian Amazonia: The effect of population and land tenure. Ambio, 22: 537-545.

Fearnside, P.M. 1995. Potential impacts of climatic change on natural forests and forestry in Brazilian Amazonia. Forest Ecology and Management, 78: 51-78.

Gascon, C. 1989. Predator-prey size interaction in tropical ponds. Revta. Bras. Zool., 6: 701-706.

Gascon, C. 1991. Population and community-level analyses of species occurrences of central amazonian rainforest tadpoles. Ecology, 75:1731-1746.

Gascon, C. 1992a. Aquatic predators and tadpole prey in central Amazonia: field data and experimental manipulations. Ecology, 73:971-980.

Gascon, C. 1992b. The effects of reproductive phonology on larval performance traits in a three-species assemblage of central Amazonian tadpoles. Oikos, 65:307-313.

Gascon, C. 1995. Tropical larval anuran fitness in the absence of direct effects of predation and competition. Ecology, 76: 2222-2229.

Gascon, C., T.E. Lovejoy, R.O. Bierregaard Jr., J.R. Malcolm, P.C. Stouffer, H.L. Vasconcelos, W.F. Laurance, B. Zimmerman, M. Tocher, e S. Borges. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. Biological Conservation, 0: 1-7.

Gibbs, J.P. 1998. Genetic structure of redback salamander Plethodon cenereus populations in continuons and fragmented forests. Biological Conservation, 86: 77-81.

Gill, D.E. 1978. The metapopulations ecology of the red-spotted newt, Notophthalmus viridiscens (Rafinesque). Ecol. Monogr. 48:145-166.

Gosner, K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. Herpetological, 16:183-190.

Griffiths, R.A. 1997. Temporary ponds as amphibian habitats. Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecossyst. 7: 119-126.

Grubb, J.C. 1972. Differential predation by Gambusia affinus on the eggs of seven species of Anuran amphibians. Am. Midl. Nat., 88:102-108.

Hecnar, S.J., e R.T.M. M'Closkey. 1996. Regional dynamics and the status of amphibians. Ecology, 77: 2091-2097.

Hero, J.M. 1990. Predation, palatability and the distribution of tadpoles in the amazon rainforest. Tese de Doutorado. Griffith University, Brisbane, Australia.

Hero, J.M., C. Gascon & W.E. Magnusson. 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., W.E. Magnusson, C.F.D. Rocha, e C.P. Catterall. 2001. Antipredator defenses influence the distribution of amphibian prey species in the Central Amazon rain forest. Biotropica, 33: 131-141.

Heyer, W.R., R.W. McDiarmid, e D.L. Weigmann. 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. Biotropica, 7: 100-111.

Hödl, W. 1990. Reproductive diversity in amazonian lowland frogs. Forstschritte der Zoologie, 38:41-60.

Kats, L.B., J.W. Petranka, e A. Sih. 1988. Antipredator defenses and the persistence of amphibian larvae with fishes. Ecology, 69(6):1865-1870.

Lardner, B. 1998. Plasticity or fixed adaptive traits? Strategies for predation avoidance in Rana arvalis tadpoles. Oecologia, 117: 119-126.

Laurance, W.F. 1998. A crisis in the making: responses of Amazonian forests to land use and climate change. TREE, 13: 411-415.

Laurance, W.F. 2001. The hyper-diverse flora of the Central Amazon: an overview. Pg. 47-53. *In*: R.O. Bierregaard, Jr., C. Gascon, T.E. Lovejoy, e R. Mesquita (eds.). Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. Yale University Press.

Laurance, W.F, T.E. Lovejoy, H.L. Vasconcelos, E.M. Bruna, R.K. Didham, P.C. Stouffer, C. Gascon, R.O. Bierregaard, S.G. Laurance, e E. Sampaio. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. Conservation Biology, 16: 605-618.

Lovejoy, T.E., e R. Bierregaard. 1990. Central Amazonian forest fragments and the Minimum Critical Size of Ecosystems Project. **Pg**: *In*: A. H. Gentry (ed.). Four Neotropical Rainforests, New Haven, Yale Univ. Press.

Magnusson, W.E., e J.M. Hero. 1991. Predation and the evolution of complex oviposition behavior in Amazon rainforest frogs. Oecologia, 86:310-318.

Morin, P.J. 1983. Predation, competition, and the composition of larval anuran guilds. Ecol. Monog., 53:119-138.

Morin, P.J. 1986. Interactions between intraspecific competition and predation in an amphibian predador-prey sistem. Ecology, 67:713-720.

Neckel-Oliveira, S. 1996. Efeitos diretos e indiretos da predação sobre girinos de três espécies de anuros na Amazônia Central. Dissertação de Mestrado. INPA, Manaus, Amazonas.

Neckel-Oliveira, S., e M.W. Machado. 2002. Predação de ninhos arborícolas de Phyllomedusa spp. na Amazônia. Livro de resumos do XXVI Congresso Brasileiro de Zoologia, Itajaí, Santa Catarina.

Nepstad, D.C., A.G. Moreira, e A.A. Alencar. 1999. Flames in the rain Forest: origins, impacts and alternatives to Amazonian fires. The pilot program to conserve the Brazilian rain forest, Brasilia, Brazil. 190 p.

Paton, P.W.C., e W.B. Crouch III. 2002. Using the phenology of pond-breeding amphibians to develop conservation strategies. Conservation Biology, 16: 194-204.

Petranka, J.W., L.B. Kats, e A. Sih. 1987. Predator-prey interactions among fish and larval amphibians: use of chemical cues to detect predatory fish. Anim. Behav., 35:420-425.

Rankin-De-Merona. J.M., G.T. Prance, R.W. Hutchings, F.M. Silva, W.A . Rodrigues, e M.E. Uehling. 1992. Preliminary results of large-scale tree inventory of upland rain forest in the central Amazon. Acta Amazônica, 22: 493-534.

Schmiegelow, F.K.A., e M. Monkkonen. 2002. Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: avian perspectives from the boreal forest. Ecological Applications, 12: 375-389.

Schmitd, B.R., e A. Amézquita. 2001. Predator-induced behavioural responses: tadpoles of the neotropical frog Phyllomedusa tarsius do not respond to all predators. Herpetological Journal, 11: 9-15.

Semlistch, R.D. 1987. Relationship of pond drying to the reproductive success of the salamander Ambystoma talpoideum. Copeia, 1987: 61-69.

Semlitsch, R.D., e H.U. Reyer. 1992. Performance of tadpoles from the hybridogenetic Rana esculenta complex: interactions with pond drying and interspecific competition. Evolution, 46: 665-676.

Sih. A., P. Crowley, M. Mcpeck, J. Petranka, e K. Strohmeier. 1985. Predation, competition and prey communities: a review of field experiments. Annual Review of Ecology and Systematics, 16:269-311.

Silva, J.M.C., C. Uhl, e G. Murray. 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. Conservation Biology, 10: 491-503.

Sinsch, U. 1992. Structure and dynamic of a natterjack toad metapopulation (Bufo calamita). Oecologia, 90: 489-499.

Skelly, D.K. 1995. A behavioral trade-off and its consequences for the distribution of Pseudacris treefrog larvae. Ecology, 76: 150-164.

Smith, D.C. 1983. Factors controlling tadpole population of the chorus frog (Pseudacris triseriata) on isle Royale, Michigan. Ecology, 64: 501-510.

Smith, D.C. 1987. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis. Ecology, 68: 344-350.

Snodgrass, J.W., M.J. Komoroski, A.L. Bryan Jr., e J. Burger. 2000. Relationships among isolated wetland size, hydroperiod, and amphibian species richness: implications for wetland regulations. Conservation Biology, 14: 414-419.

Spieler, M., e K.E. Linsenmair. 1997. Choice of optimal oviposition sites by Hoplobatrachus occipitalis (Anura: Ranidae) in an unpredictable and patchy environment. Oecologia, 109: 184-199.

Stauffer, H.P., e R.D. Semlitsch. 1993. Effects of visual, chemical and tactile cues of fish on the behavioural responses of tadpoles. Anim. Behav., 46: 355-364.

Travis, J., W.H. Keen, e J. Jullianna. 1985. The effects of multiple factors on viability selection in Hyla gratiosa tadpoles. Evolution, 39: 1087-1099.

Tocher, M.D. 1998. A comunidades de anfíbios da Amazônia central: diferenças na composição específica entre a mata primária e pastagens. 219-232. *In*: C. Gascon e P. Moutinho (eds.), Floresta Amazônica: Dinâmica, Regeneração e Manejo. Manaus, Brasil.

Tocher, M.D., C. Gascon, e J. Mayer. 2001. Community composition and breeding success of Amazonian frogs in continuous forest and matrix habitat aquatic sites. Pg. 235-247. *In*: R.O. Bierregaard, Jr., C. Gascon, T.E. Lovejoy, e R. Mesquita (eds.). Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. Yale University Press.

Uhl, C., e C.F. Jordan. 1984. Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. Ecology, 65: 1476-1490.

Uhl, C., R. Buschbacher, e A.S. Serrão. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazônia. I. Patterns of plant succession. Journal of Ecology, 76: 663-681.

Van Buskirk, J. 1988. Interactive effects of dragonfly predation in experimental pond communities. Ecology, 69:857-867.

Werner, E.E., e M.A. Mcpeek. 1994. Direct and indirect effects of predators on two anuran species along an environmental gradient. Ecology, 75: 1368-1382.

Werner, E.E., e K.S. Glennemeier. 1999. Influence of forest canopy cover on the breeding pond distributions of several amphibian species. Copeia, 1999: 1-12.

Wilbur, H.M. 1972. Competition, predation, and the structure of the Ambystoma-Rana sylvatica community. Ecology, 53:3-20.

Wilbur, H.M. 1987. Regulation of structure in complex systems: experimental temporaty pond communities. Ecology, 68:1437-1452.

Wilbur, H.M. 1996. Multistage life cycles. Pg: 75-108. *In:* O. Rhodes, Jr. R. K. Chesser, e M.H. Smith (eds.). Population dynamics in ecological space and time. The University of Chicago Press.

Wilkinson, L. 1998. SYSTAT 8.0 for Windows: Statistics. SPSS Inc., Chicago, IL.

Williamson, G.B., R.C.G. Mesquita, K. Ickes, e G. Ganade. 1998. Estratégia de árvores pioneiras nos neotrópicos. *In*: C. Gascon e P. Moutinho (eds.), Floresta Amazônica: Dinâmica, Regeneração e Manejo. Manaus, Brasil.

Woodward, B.D. 1983. Predator-prey interactions and breeding-pond use temporary species in a desert anuran community. Ecology, 64: 1549-1544.

Zar, J.H.. 1984. Biostatistical analysis, 2nd ed. Printice-Hall, New Jersey. 718 p.p.

Zimmerman, B.L.. 1982. A survey of Central Amazonian forest frog species and an analysis of structural and behavioral of their vocalizations. Dissertação de Mestrado. The University of Guelph, Canadá. 242 pp.

Zimmerman, B. L., e M. T. Rodrigues. 1990. Frogs, Snakes and Lizards of the INPA-WWF reserves near Manaus, Brazil. Pg. 427-454. *In*: A Gentry (ed.). Four Neotropical Rainforests. New Haven, Yale Univ. Press.

Zimmerman, B.L., e D. Simberloff. 1996. Na historical interpretation of habitats use by frogs in a central Amazon forest. Journal of Biogeography, 23: 27-46.

CAPITULO IV

# EFEITOS DA ALTERAÇÃO NOS PADRÕES DE USO DO HABITAT NA DINÂMICA REPRODUTIVA DE PHYLLOMEDUSA TARSIUS (AMPHIBIA-ANURA) NA AMAZÔNIA CENTRAL

## 1. INTRODUÇÃO

O desmatamento é a principal ameaça as áreas de floresta da Amazônia brasileira (Fearnside 1989, 1995, Laurance 1998, Nepstad *et al.* 1999). Até 1996, aproximadamente 13% da área total da floresta primária foi cortada (INPE 1997), sendo que a maior parte foi convertida em pastagens ou lavouras (Uhl e Jordan 1984, Buschbacher *et al.* 1988, Uhl *et al.* 1988, Fearnside 1993, 1995). O abandono destas áreas é uma prática comum, o que possibilita o crescimento gradual da floresta que pode recuperar algumas das suas características funcionais e estruturais (Uhl e Jordan 1984, Buschbacher *et al.* 1988, Nepstad *et al.* 1999). A taxa de recuperação dependerá do tipo de uso da terra aplicado antes do abandono. Por exemplo, quando a área desmatada é abandonada logo após a primeira queimada a floresta recupera-se mais rapidamente do que quando a área é convertida em pastagem e usada por vários anos (Uhl *et al.* 1988). Assim, a perda do hábitat também implica em um correspondente aumento em outros elementos da paisagem os quais podem afetar a dinâmica das populações remanescentes (Soulé 1987, Hanski 1994, 1999, Schmiegelow e Monkkonen 2002).

Anfíbios representam uma unidade biológica que favorece aplicar idéias teóricas sobre a dinâmica de populações em hábitats alterados antropicamente, porque as poças

usadas para reprodução formam manchas de hábitats discretos que podem ser facilmente identificadas e caracterizadas (Gill 1978, Sjogren 1991, Sjogren Gulve 1994, Gibbs 1998, Marsh e Trenham 2001). O habitat aquático é comumente usado para reprodução (acasalamento e oviposição) somente durante um período do ano, dependendo da espécie e de sua localização geográfica (Duellman e Trueb 1986). A dinâmica dos indivíduos que usam poças para reproduzir pode ser estudada observando a movimentação dos animais entre as poças, pela avaliação anual dos padrões de ocupação, extinção e recolonização (Sjogren-Gulve 1994, Hecnar e M'closkey 1996, Rowe *et al.* 2000) e pelas taxa de crescimento intrínseca as poças (Gill 1978, Fahrig e Merrian 1994, Marsh *et al.* 1999).

Subpopulações de Plethodon cinereus (Caudata; Gibbs 1998) em poças do habitat matriz mantiveram alta freqüência de movimentação com as subpopulações de poças na floresta, e foram consideradas partes de uma mesma população. Notophthalmus viridescens (Caudata; Gill 1978) e Rana sylvatica (Anura; Sinsch 1992, 1997) tiveram baixo sucesso reprodutivo em algumas poças, e a manutenção dessas subpopulações foi devido a chegada de indivíduos de outras poças próximas. Subpopulações de Rana lessonae (Anura; Sjögren-Gulve 1994) mais próximas tenderam a persistir devido a movimentação de indivíduos entre poças, enquanto as subpopulações isoladas por mais de dois quilômetros foram extintas. Rana sylvatica (Berven e Grudzien 1990, Newman e Squire 1997) manteve varias subpopulações por varias gerações sem migração, não foram extintas devido ao alto sucesso reprodutivo. Nestes estudos, o sucesso reprodutivo e a dispersão entre poças contribuíram para a manutenção das populações das espécies de anfíbios em hábitats alterados antropicamente. Estudos que possibilitem identificar fatores que determinam a manutenção de populações em diferentes hábitats são importantes ferramentas para a preservação da biodiversidade.

Phyllomedusa tarsius (Anura-Hylidae) é uma espécie que reproduz em poças do interior da floresta contínua de terra firme da Amazônia Central (Zimmerman e Rodrigues 1990, Gascon 1991, Zimmerman e Simberloff 1996). Com a perda do habitat, indivíduos foram encontrados reproduzindo em poças de fragmentos e em poças da pastagem e capoeira (Tocher *et al.* 2001). O uso destes novos hábitats criados pelo desmatamento necessita de melhor entendimento, porque o tamanho dos remanescentes florestais provavelmente é menor do que o território exigido para que suas populações possam se manter estáveis por várias gerações, então a sobrevivência desta espécie dependerá da capacidade de explorar um conjunto de pequenas manchas de habitat, que acabam formando um único território funcional. No entanto, isto dependerá da estrutura e da composição da matriz entre hábitats que poderá oferecer recursos alimentares e até mesmo de áreas de reprodução de qualidade inferior, mas passíveis de serem utilizadas como território (Gascon *et al.* 1999, Joly *et al.* 2001, Fahrig 2002). Desta forma, espécies de animais, como anuros, que conseguem explorar a matriz, ou mesmo tolerar seus efeitos, tendem a permanecer estáveis ou a aumentar em abundância ao longo de um processo de fragmentação (Gascon *et al.* 1999).

Na área de estudo do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (Tocher *et al.* 2001), P. tarsius provavelmente se mantêm em algumas poças devido a movimentação constante de indivíduos entre as poças. As subpopulações da floresta podem ser mais produtivas e poderiam fornecer indivíduos para as subpopulações da área alterada e fragmentos. Então, a manutenção de indivíduos em poças nos hábitats mais distantes, como os fragmentados florestais não só dependeria da capacidade dos indivíduos em atravessar as diferentes composições do hábitat matriz como também da distância das populações fontes. No entanto, se esta relação entre as subpopulações for mudada, poderia

influenciar diretamente na viabilidade das subpopulações da área alterada, ocorrendo muito mais extinções do que recolonizações, o que levaria a um declínio da população neste tipo de paisagem.

O objetivo geral deste estudo é determinar qual o tipo de dinâmica que ocorre com P. tarsius devido as mudanças no habitat, com novos tipos de poças e mudanças na permeabilidade da matriz. Especificamente procurei responder as seguintes perguntas: 1) São as poças separadas suficientemente para os indivíduos que as usam sejam consideradas um subpopulação? 2) as poças dentro de um habitat compartilham indivíduos mais que as poças em hábitats diferentes, e serem, portanto consideradas subpopulações? 3) a taxa de crescimento anual dos agrupamentos de P. tarsius difere entre as poças/hábitats suficientemente para que algumas (uns) sejam consideradas subpopulações autóctones? 4) qual a relação dispersão/recrutamento entre as diferentes combinações de hábitats da fazenda Esteio? 5) qual o efeito do tipo do habitat e da estação reprodutiva no tamanho dos reprodutores e na atividade reprodutiva de P. tarsius?

## 2. MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1. Área de estudo (ver capitulo II)

### 2.2. História Natural

Phyllomedusa tarsius é uma espécie arborícola que, tanto antes do desmatamento e fragmentação como depois, foi encontrada na maioria dos sítios reprodutivos nas áreas de estudos do PDBFF (Zimmerman e Rodrigues 1990, Zimmerman e Simberloff 1996, Tocher

1997, Tocher *et al.* 2001). Reproduz durante a estação chuvosa, quando os machos são encontrados vocalizando de galhos ou capim as margens das poças. Nos sítios de reprodução da floresta contínua, fragmentos e capoeiras, os casais em amplexo constroem seus ninhos em folhas de arbustos que ficam acima d'água (capitulo 2). Estas folhas envolvem os ovos como um envelope, protegendo-os contra a perda d'água e predadores (Pyburn 1970). Nos sítios de reprodução da pastagem, os ovos são depositados sobre o capim de entorno as poças, ficando expostos ao sol e a baixa umidade do ar (Tocher *et al.* 2001; capitulo 2). Após 8 a 10 dias, os girinos nasciam e caiam na água da poça (Neckel-Oliveira e Machado 2002).

## 2.3. Metodologia

Nos meses de janeiro e fevereiro 1999, fiz caminhadas diurnas e noturnas por trilhas que cruzam os diferentes hábitats da fazenda Esteio para localizar prováveis sítios de reprodução de anuros. Estes sítios foram identificados através da presença de machos vocalizando, girinos nas poças e pela presença de ovos de qualquer espécie de anuro. Além disso, usei as informações sobre a localização de poças e de ocorrência de espécies de anuros descritas nos estudos feitos nesta mesma área por Zimmerman (1982), Zimmerman e Rodrigues (1990), Gascon (1991) e Zimmerman e Simberloff (1996). O surgimento de poças novas foi registrado durante todo o estudo.

As amostragens começaram em janeiro de 1999 nos quatro hábitats alterados e em março de 1999 na floresta contínua, e terminaram em julho de 2001. Na primeira estação reprodutiva, os locais de reprodução de P. tarsius foram vistoriados quinzenalmente e nas

duas estações seguintes foram visitados semanalmente. Nas estações de seca, os locais de reprodução foram visitados mensalmente. As visitas aos sítios de reprodução foram feitas entre 19:00 e 24:00 horas, e geralmente cada poça foi vistoriada uma a três vezes por visita.

Durante cada visita, todos os indivíduos presentes (machos vocalizando e fêmeas grávidas) foram medidos (rostro-uróstilo) e marcados individualmente. A marcação foi feita com um anel numerado de alumínio (igual aos usados para marcação de aves) e foi preso no braço direito de cada animal. O local e a data de captura e/ou recaptura foi sempre registrado. Animais recapturados também foram novamente medidos. O tempo de permanência de cada animal no mesmo local foi calculado entre o dia de captura e a última recaptura. Similarmente, o movimento do animal entre poças/hábitats foi quantificado como a distância percorrida entre o dia da primeira captura e o dia da sua última recaptura. A distância foi calculada usando uma grade de coordenadas da imagem de satélite da área de estudo. Nesta imagem, a posição de cada poça foi registrada usando uma grade de coordenadas em UTM (Universal Transverse Mercator). Estas coordenadas foram obtidas com GPS (geographic position system) em campo, assim cada poça teve sua posição geográfica de campo sobreposta na imagem de satélite. Este procedimento foi feito no programa ArcView versão 3.2 (ESRI 1996).

A quantidade de indivíduos encontrada por poça/estação foi usada para calcular a taxa de aumento exponencial anual intrínseca para cada poça. Para isso, usei a relação entre o logaritmo (base 10) do número de indivíduos em uma poça na última estação reprodutiva menos o logaritmo (base 10) do número indivíduos na mesma poça na estação anterior. Taxa de crescimento maior do que zero ($r > 0$) significa crescimento populacional, $r = 0$ população estável e $r < 0$ que a população diminuiu. A taxa de aumento exponencial não foi

calculada entre a primeira e a segunda estação reprodutiva devido as diferenças no esforço amostral.

O comprimento e a largura de cada poça foi medido para estimar a área total de cada poça (ver capítulo 3). Esta medida foi sempre feita durante o pico de cheia das poças (geralmente no mês de março ou maio). As poças da floresta contínua que se localizavam próximas umas das outras foram consideradas como uma única unidade (uma poça não ficou mais do que 10 m de distância da sua vizinha mais próxima). Assim, neste habitat, considerei seis grupos de poça, cada grupo teve uma área total. A quantidade de chuva foi registrada com um pluviômetro instalado na área de estudo e as medidas foram feitas simultaneamente as observações de campo.

## 2.4. Análises estatísticas

Análise de Covariância foi usada para testar as diferenças na quantidade de indivíduos de P. tarsius nas poças dos cinco hábitats. O habitat e o ano foram os fatores categóricos e o tamanho da poça foi usado como fator contínuo. Diferenças no tamanho, razão sexual e no tempo de permanência dos reprodutores de P. tarsius foram determinadas com análise de variância fatorial, onde o habitat e o ano foram as variáveis categóricas. Para os testes onde foram detectados efeitos significativos, comparações múltiplas de Tukey foi usada para detectar as diferenças entre hábitats e/ou entre anos (Zar 1986).

Análise de correlação temporal ("temporal cross-correlation analizes") foi usada para determinar o efeito da pluviosidade mensal sobre a quantidade de novos indivíduos que chegaram mensalmente nas poças dos hábitats (Brockwell e Davis 1991). Esta análise

permite identificar possíveis relações entre duas series de tempo. Uma série de tempo é autocorrelacionada com a outra serie anterior (lags) quando os padrões de correlação existem. Correlações com lags negativas indicam uma relação, talvez de segunda ordem ou efeito de densidade anterior (da estação anterior). Uma correlação zero indica nenhuma relação, enquanto uma correlação positiva (lag positivo) indica que o valor de uma serie temporal esta respondendo com igual periodicidade com a outra (Brockwell e Davis 1991). Todas as análises foram feitas no programa estatístico SYSTAT, versão 8.0 (Wilkinson 1984).

## 3. RESULTADOS

### 3.1. Estrutura populacional de P. tarsius

O número total de P. tarsius marcados nas poças da área alterada e nas poças da floresta contínua foi de 149 no ano de 1999, 420 do ano de 2000 e 405 no ano de 2001. As poças na capoeira de Cecropia e Vismia tiveram mais indivíduos do que as poças da floresta contínua, fragmentos e pastagem (figura 1). A menor quantidade de indivíduos na primeira estação provavelmente reflete diferenças no esforço amostral, então, os resultados deste ano não foram analisados.

O tipo de habitat e a área da poça influenciaram significativamente ($P < 0.05$) na quantidade de indivíduos em cada poça, mas o ano e a interação entre habitat-ano não tiveram efeito na quantidade de indivíduos por poças (ver resumo da ANCOVA na tabela 1). A quantidade média de indivíduos nas poças da capoeira de Cecropia foi de 27.8 ±

BIBLIOTECA DO INPA

39.36 (média e desvio padrão; N =10), 18.71 ± 25.21 nas poças da capoeira de Vismia (N = 14), 16.33 ± 19.69 nas poças da floresta (N = 12), 6.23 ± 8.71 (N = 14) nas poças da pastagem e 3.0 ± 0.82 nas poças dos fragmentos (N = 4; figura 1). A maior quantidade de indivíduos nas poças das capoeiras de Cecropia e Vismia indicam que estes hábitats podem ser capazes de sustentar P. tarsius por varias gerações.

A taxa de aumento exponencial (r ) variou de acordo com o habitat onde a poça estava (figura 2). Na floresta contínua, Vismia e Cecropia a maioria das poças permanceram estáveis (r = 0) ou aumentaram o número de indivíduos. A maioria das poças da pastagem teve r < 0, indicando que elas tiveram menos indivíduos na ultima estação reprodutiva. Nas duas poças dos fragmentos, uma diminuiu e outra aumentou o número de indivíduos (figura 2).

3.2. Efeito do tipo do hábitat e da pluviosidade no recrutamento e comprimento de P. tarsius

Tanto nas poças da área alterada como nas poças da floresta contínua, o número de machos e fêmeas capturados foi geralmente maior nos meses mais chuvosos (fevereiro a abril; figura 3). A chegada dos reprodutores começou no mês de novembro na floresta contínua, dezembro e/ou janeiro na área alterada, e terminou no final dos meses de junho-julho. O número mensal de indivíduos novos de P. tarsius foi significativa e positivamente correlacionado com a quantidade de chuva mensal da pastagem, capoeiras de Vismia e de Cecropia (correlação na mesma serie de tempo; r > 0.5 e P >0.05; figura 4). Além disso, nas poças das capoeiras o número de capturas foi também dependente da quantidade da estação

anterior (correlação entre duas serie de tempo; $r > 0.5$ e $P < 0.05$; figura 4). Nos agrupamentos de poças da floresta contínua, a correlação entre chuva e recrutamento não foi significativa em qualquer série de tempo (figura 4). Nos fragmentos não tinham indivíduos suficientes para testar a relação entre novos recrutas e quantidade de chuvas. Estes resultados indicam que a pluviosidade é um fator importante na quantidade de novos recrutas de P. tarsius nas poças dos hábitats alterados.

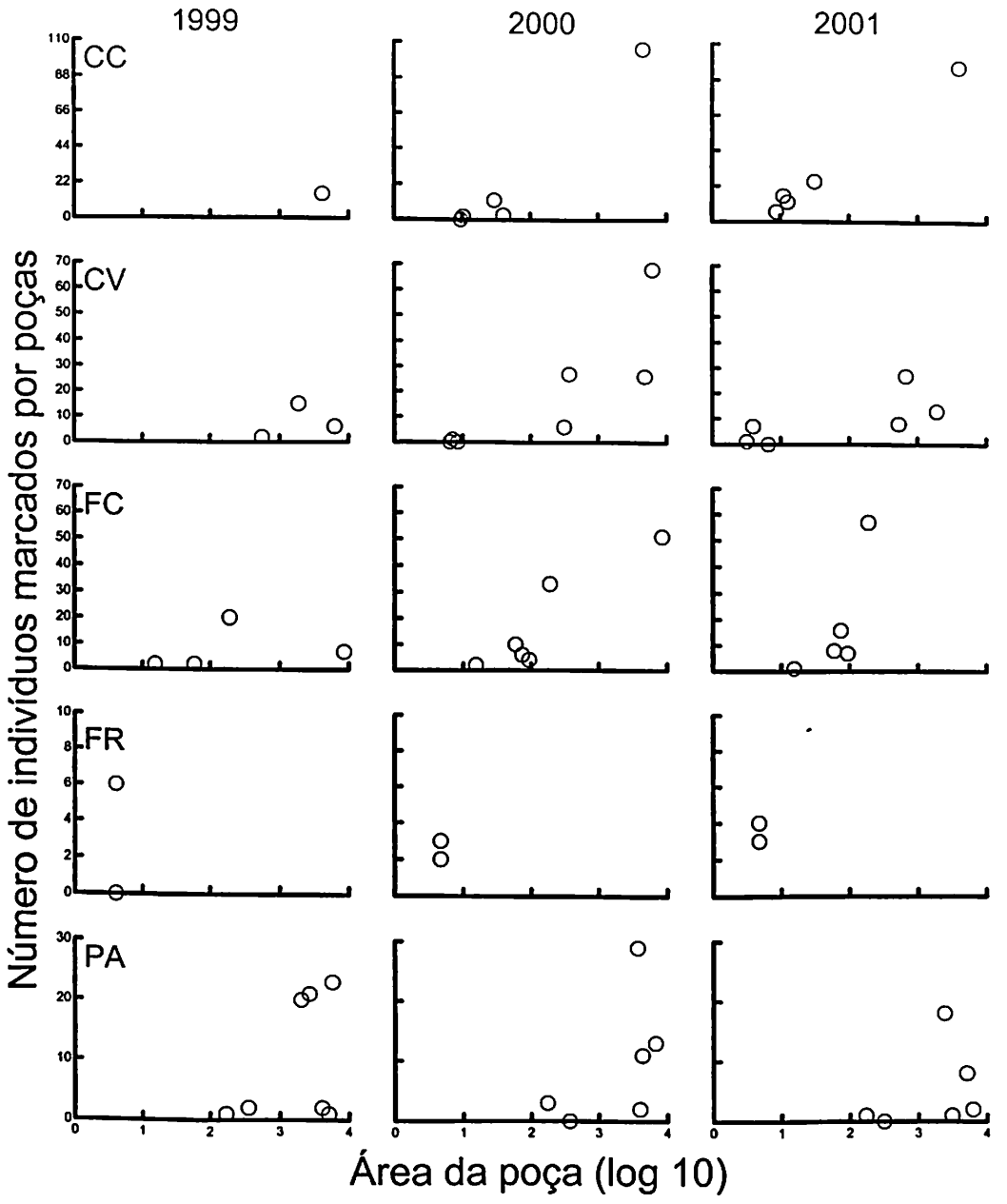


Figura 1 – Quantidade de indivíduos (machos e fêmeas) registrados por poças durante três estações reprodutivas nos cinco hábitats da Fazenda Esteio. CC = capoeira de Cecropia; CV = capoeira de Vismia; FC = floresta contínua; FR = fragmentos florestais; PA = pastagem.

Tabela 1 – Resumo da Análise de Covariância para a quantidade de indivíduos marcados por poça em cinco hábitats da fazenda Esteio. (N = 51; $r^2 = 0.628$).

| Fonte de variação | Análise de Variância | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Soma dos quadrados | Graus liberdade | Media-quadrada | F | P |
| Habitat | 11342.638 | 4 | 2835.660 | 10.084 | **0.001** |
| Ano | 133.128 | 1 | 133.244 | 0.474 | 0.495 |
| Habitat*Ano | 263.128 | 4 | 65.782 | 0.234 | 0.918 |
| Log da área poça | 15684.033 | 1 | 15684.033 | 55.776 | **0.001** |
| Erro | 11247.920 | 40 | 281.198 | | |

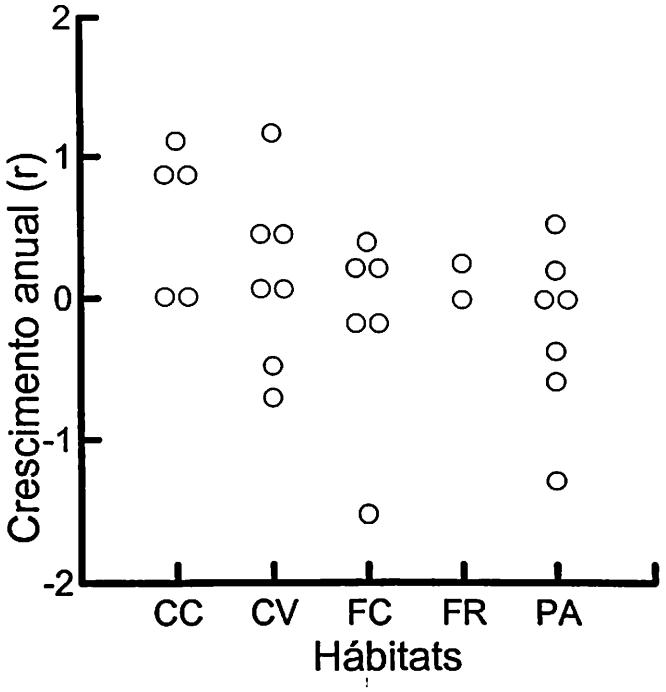


Figura 2 – Taxa de crescimento intrínseca de P. tarsius em poças de cinco hábitats da fazenda Esteio.

A permanência dos machos nas poças diferiu entre os hábitats ($F_{4\ 371} = 4.188$; $P = 0.002$) e entre as estações reprodutivas ($F_{2\ 371} = 4.317$; $P = 0.014$), mas não para a interação habitat-estação reprodutiva ($F_{8\ 371} = 1.876$; $P = 0.063$). Diferenças significativas foram encontradas entre os animais das poças da capoeira de Vismia com os das poças da floresta contínua, e entre a estação reprodutiva de 2000 com as de 1999 e 2001 (figura 5). Na primeira estação, a permanência variou de sete a 334 dias (N = 14) na floresta contínua, 21 a 52 dias (N = 2) nos fragmentos, sete a 52 dias (N = 9) na Cecropia, sete a 95 dias (N = 9) na Vismia e de sete a 75 dias (N = 24) na pastagem. Na segunda estação, a permanência variou de sete a 131 dias (N = 47) na floresta contínua, sete dias (N = 1) nos fragmentos, sete a 107 dias (N = 66) na Cecropia, sete a 114 dias (N = 44) na Vismia e de sete a 68 (N = 23) na pastagem. Na terceira estação, a permanência variou de sete a 197 dias (N = 42) na floresta contínua, 54 a 91 dias (N = 4) nos fragmentos, 7 a 152 dias (N = 52) na Cecropia, sete a 58 dias (N = 42) na Vismia e de sete a 70 (N = 7) na pastagem (figura 5). As fêmeas não foram observadas mais do que dois dias no local de reprodução. Poças onde os machos permaneceram mais tempo em atividade reprodutiva podem indicar que elas têm melhores recursos reprodutivos, como disponibilidade de fêmeas ou podem fornecer refugio e alimentação.

O comprimento médio (rostro-uróstilo) dos machos capturados foi significativamente diferente entre hábitats ($F_{4\ 843} = 16.093$, $P < 0.001$) e entre anos ($F_{2\ 843} = 6.956$, $P < 0.001$). Os machos capturados nas poças da floresta foram significativamente ($P < 0.05$) maiores do que os machos dos outros quatro hábitats, e os capturados durante a segunda estação reprodutiva foram significativamente menores do que os capturados nas duas outras estações reprodutivas (tabela 2). Estes resultados indicam que tanto o tipo de habitat como o ano pode influenciar no tamanho dos machos reprodutores de P. tarsius.

O comprimento (rostro-urostilo) das fêmeas grávidas (tabela 2) não diferiu entre os hábitats e nem entre as estações reprodutivas ($F_{10\ 88} = 1.383$, $P = 0.383$). Estes resultados indicam que o habitat e o ano não influenciam no comprimento das fêmeas reprodutoras de P. tarsius.

3.3. Dinâmica espacial e temporal

3.3.1. Uso de poças

Durante o período deste estudo, monitorei 22 poças na área alterada (20 na matriz de entorno e duas nos fragmentos) e seis grupos de poças na floresta contínua (tabela 3). Das 22 poças da área alterada em 15 encontrei machos e fêmeas e em quatro encontrei somente machos. Nos seis grupos de poças da floresta contínua, em cinco encontrei machos e fêmeas (tabela 3). A proporção sexual calculada para as três estações reprodutivas não foi significativamente diferente entre os hábitats ($F_{4\ 16} = 1.448$, $P = 0.264$). A proporção sexual média foi de 0.25 para as poças da capoeira de Cecropia, 0.19 para as poças da floresta, 0.18 para as poças da capoeira de Vismia, 0.10 para as poças da pastagem e 0.045 para as poças dos fragmentos (tabela 3). Semelhantes proporções sexuais indicam que tanto as poças nos hábitats alterados como as da floresta contínua são usados indistintamente como sítios de reprodução por P. tarsius.

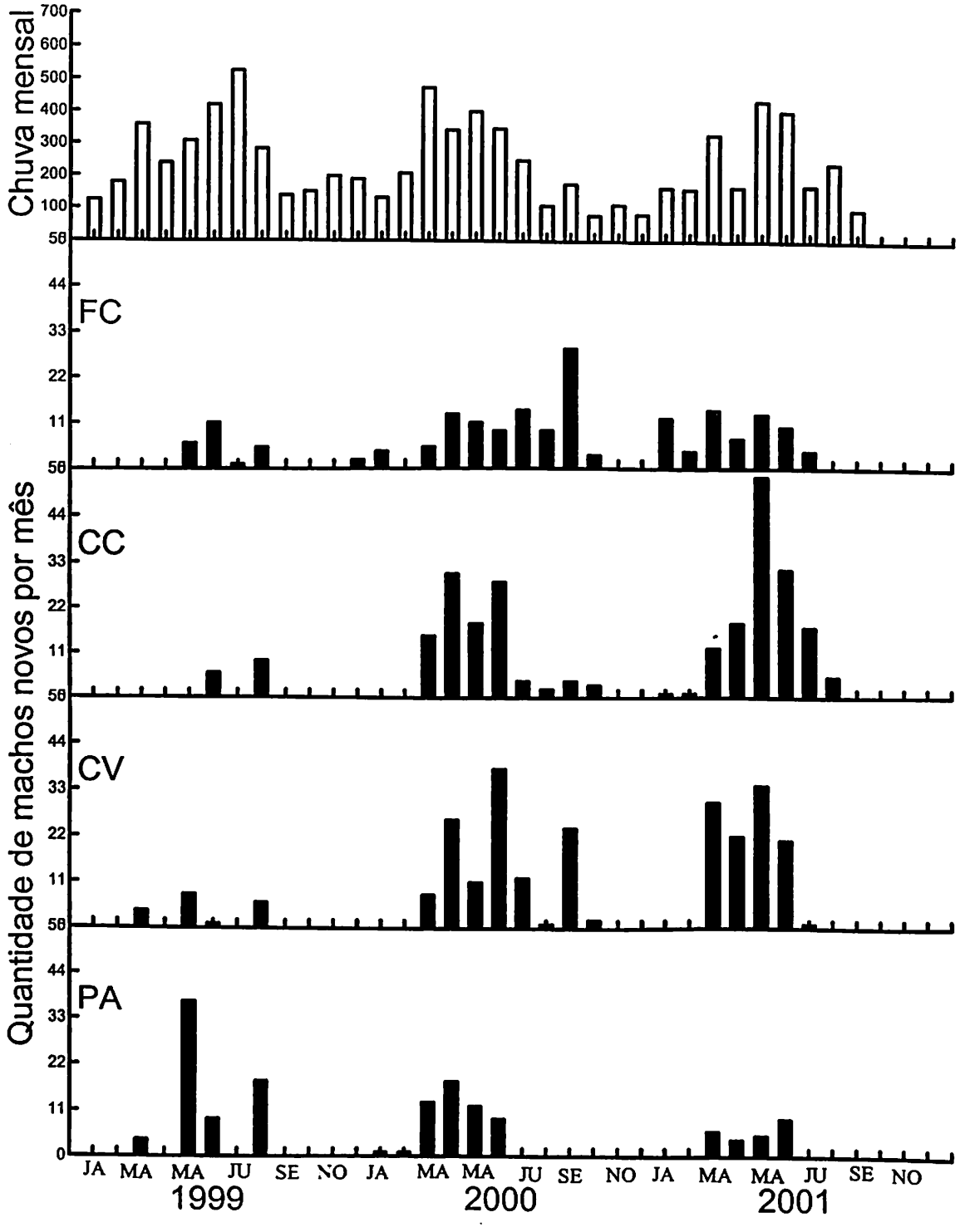


Figura 3 – Distribuição mensal da chuva ($mm^3$) e quantidade de machos capturados durante três estações reprodutivas consecutivas na fazenda Esteio.

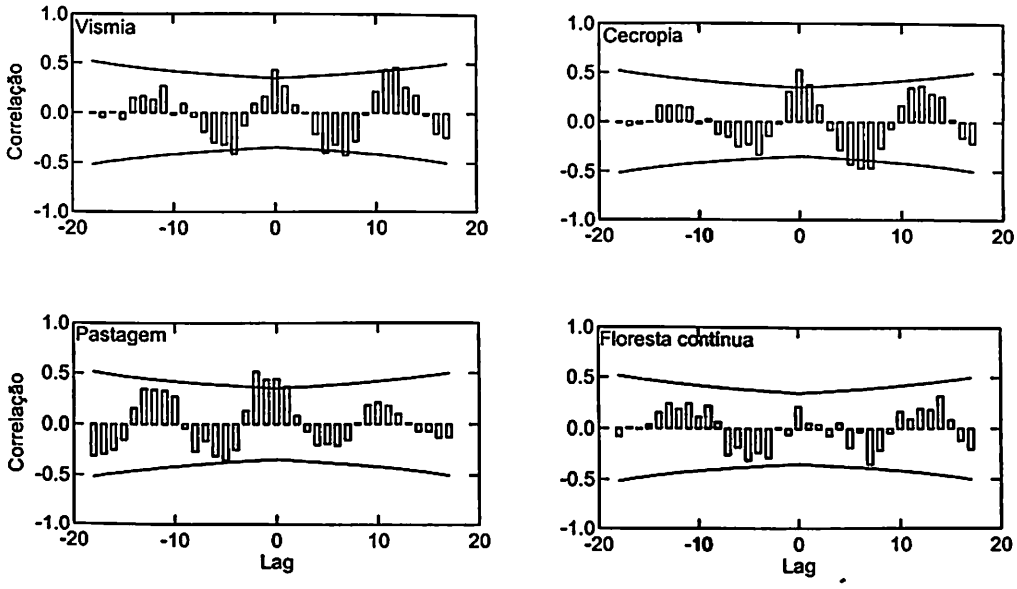


Figura 4 – Correlogramas de série temporal entre pluviosidade mensal e recrutamento mensal de novos machos em poças de quatro hábitats da Fazenda Esteio.

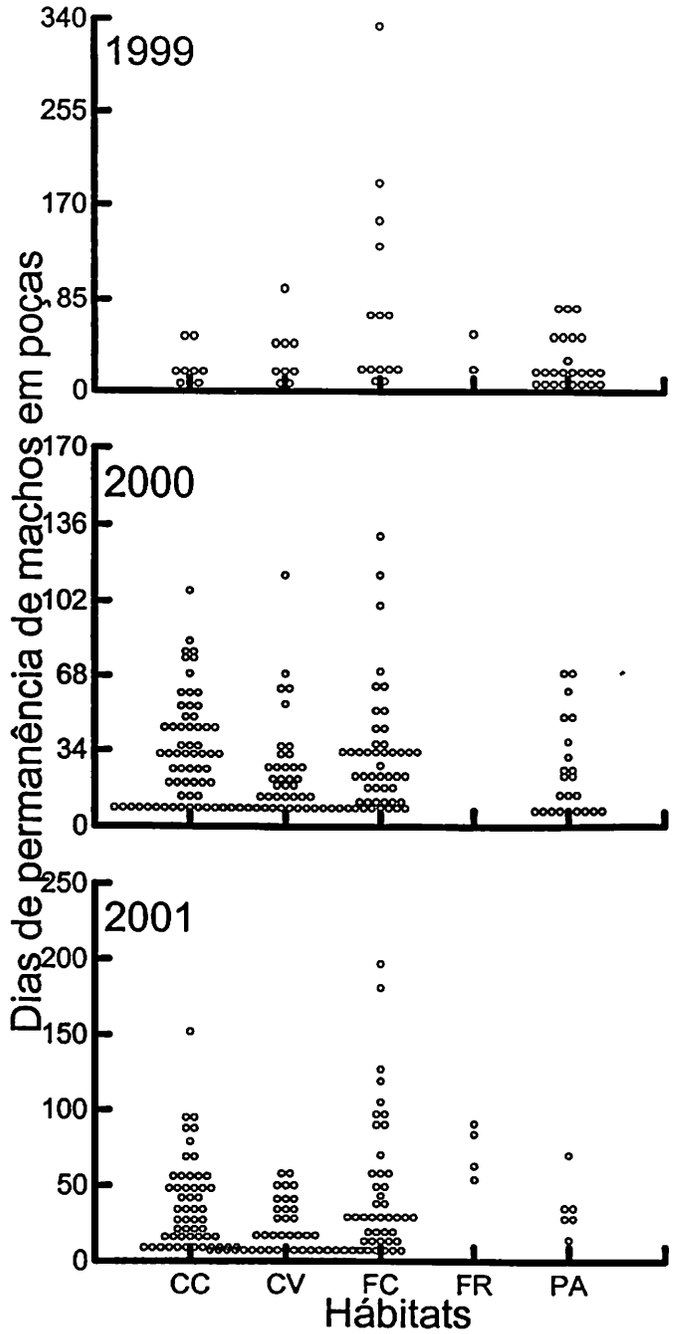


Figura 5 – Dias de permanência de machos marcados em poças de cinco hábitats em três estações reprodutivas.

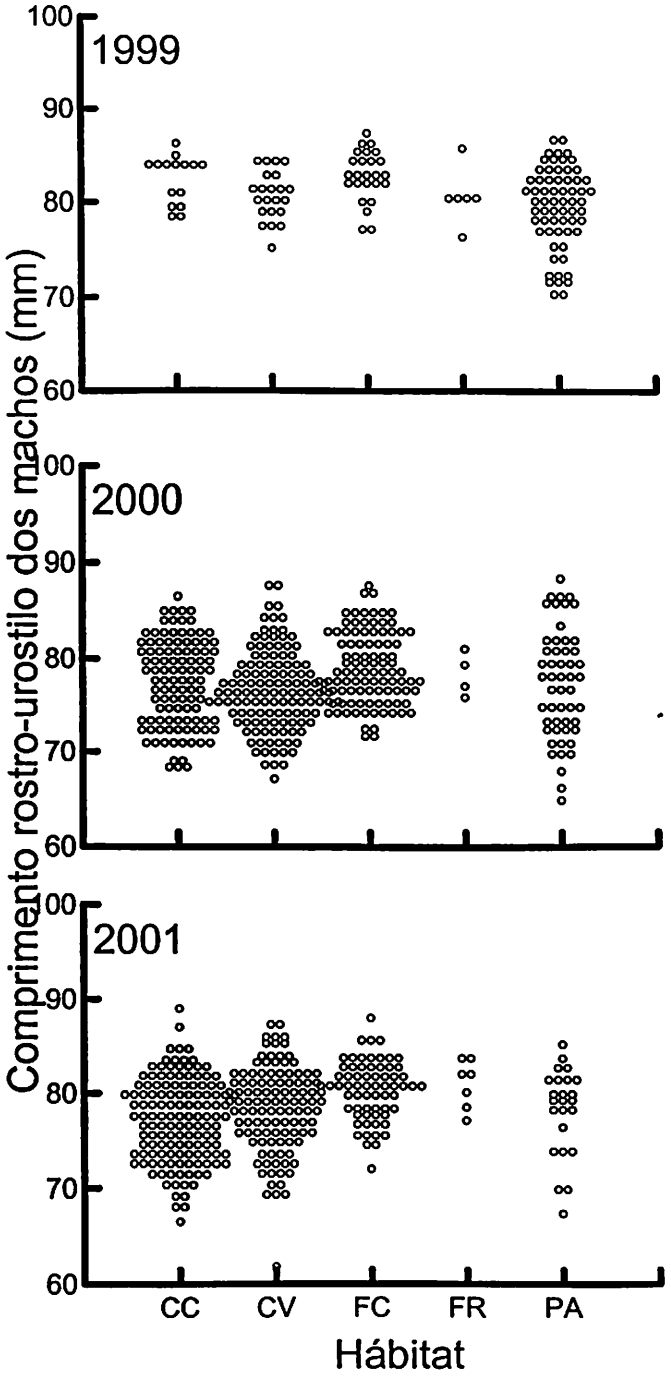


Figura 6 – Comprimento dos machos marcados em poças de cinco hábitats da fazenda Esteio, em três estações reprodutivas. Cada ponto representa um macho.

Tabela 2 – Comprimento (mm) de machos e fêmeas capturados nos cinco hábitats da fazenda Esteio, em três estações reprodutivas.

| Ano | Hábitat | Sexo | Número | Média ±D.P | Mínimo | Maximo |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1999 | | | | | | |
| | Floresta | M | 25 | 83.01±2.61 | 77.3 | 87.6 |
| | | F | 6 | 96.68±2.64 | 94.4 | 101.4 |
| | Fragmento | M | 6 | 80.87±3.03 | 76.5 | 86.0 |
| | | F | 0 | | | |
| | Cecropia | M | 15 | 82.62±2.38 | 78.2 | 86.3 |
| | | F | 0 | | | |
| | Vismia | M | 22 | 80.99±2.43 | 75.3 | 84.8 |
| | | F | 3 | 97.77±0.11 | 97.7 | 97.9 |
| | Pastagem | M | 64 | 79.83±4.22 | 70.1 | 86.6 |
| | | F | 4 | 95.0±2.44 | 92.0 | 97.6 |
| 2000 | | | | | | |
| | Floresta | M | 98 | 78.99±3.77 | 71.3 | 87.6 |
| | | F | 7 | 96.43±2.44 | 93.8 | 100.0 |
| | Fragmento | M | 4 | 78.27±2.33 | 75.8 | 81.0 |
| | | F | 1 | 92.0 | 92.0 | 92.0 |
| | Cecropia | M | 105 | 77.51±4.63 | 68.0 | 86.5 |
| | | F | 18 | 95.46±4.12 | 88.1 | 102.7 |
| | Vismia | M | 124 | 76.62±4.09 | 67.1 | 88.0 |
| | | F | 6 | 94.22±1.56 | 92.4 | 96.2 |
| | Pastagem | M | 52 | 77.27±5.89 | 88.4 | 64.8 |
| | | F | 6 | 97.45±5.11 | 92.7 | 106.5 |
| 2001 | | | | | | |
| | Floresta | M | 65 | 80.59±3.07 | 72.0 | 88.1 |
| | | F | 25 | 96.12±2.88 | 89.2 | 102.0 |
| | Fragmento | M | 7 | 81.09±2.5 | 77.2 | 83.7 |
| | | F | 0 | | | |
| | Cecropia | M | 135 | 77.24±4.23 | 66.5 | 89.0 |
| | | F | 0 | | | |
| | Vismia | M | 112 | 78.51±4.4 | 61.8 | 87.0 |
| | | F | 21 | 94.89±2.39 | 89.3 | 99.2 |
| | Pastagem | M | 24 | 78.29±4.65 | 67.4 | 85.3 |
| | | F | 2 | 98.4±0.57 | 98.0 | 98.8 |

Tabela 3 – Número total de machos e fêmeas marcados em poças de cinco hábitats da fazenda Esteio, em três estações reprodutivas. M = machos; F = fêmeas; F/M = proporção sexual; * poças não amostradas.

| | | 1999 | | 2000 | | 2001 | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Habitat | Poça | M | F | M | F | M | F | Total | F/M |
| Floresta | 1 | 15 | 5 | 30 | 3 | 40 | 17 | 110 | 0.29 |
| | 2 | 1 | 1 | 8 | 2 | 6 | 2 | 20 | 0.33 |
| | 3 | 2 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 5 | 0 |
| | 4 | * | * | 3 | 1 | 6 | 1 | 11 | 0.22 |
| | 5 | * | * | 6 | 0 | 12 | 4 | 22 | 0.22 |
| | 6 | 7 | 0 | 49 | 2 | 0 | 1 | 59 | 0.05 |
| Cecropia | 5 | 15 | 0 | 90 | 16 | 88 | 8 | 217 | 0.12 |
| | 14 | * | * | 10 | 2 | 11 | 1 | 24 | 0.14 |
| | 16 | * | * | 3 | 0 | 20 | 5 | 28 | 0.22 |
| | 20 | * | * | 2 | 0 | 12 | 4 | 18 | 0.28 |
| | 22 | * | * | 0 | 0 | 4 | 2 | 6 | 0.5 |
| Vismia | 3 | 12 | 3 | 24 | 3 | 66 | 2 | 110 | 0.18 |
| | 7 | 2 | 0 | 6 | 0 | 5 | 3 | 16 | 0.23 |
| | 10 | 6 | 0 | 65 | 3 | 13 | 0 | 87 | 0.03 |
| | 17 | * | * | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| | 18 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 |
| | 21 | * | * | 26 | 0 | 24 | 3 | 53 | 0.06 |
| | 23 | * | * | 0 | 0 | 4 | 3 | 7 | 0.75 |
| Pastagem | 1 | 2 | 0 | 2 | 0 | 7 | 0 | 11 | 0.09 |
| | 2 | 20 | 1 | 9 | 2 | 14 | 4 | 50 | 0.16 |
| | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 8 | 18 | 2 | 27 | 2 | 1 | 0 | 50 | 0.09 |
| | 9 | 22 | 1 | 11 | 2 | 1 | 1 | 38 | 0.12 |
| | 11 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| | 12 | 1 | 0 | 3 | 0 | 0 | 1 | 5 | 0.25 |
| | 13 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Fragmentos | 4 | 0 | 0 | 2 | 0 | 4 | 0 | 6 | 0 |
| | 15 | 6 | 0 | 2 | 1 | 3 | 0 | 12 | 0.09 |
| TOTAL | | 133 | 13 | 381 | 39 | 343 | 62 | 971 | |

3.3.2. Marcação e recaptura

O número total de machos de P. tarsius recapturados pelo menos uma vez por estação reprodutiva nas poças da área fragmentada e nas poças da floresta contínua foi de 43.6% (N=58) na primeira estação, 47.1% (N=180) na segunda estação e 43.1% (N=147) na terceira estação (tabela 4). A porcentagem de indivíduos marcados em uma estação e recapturados na estação seguinte foi menor do que 7% nas poças da floresta contínua e área alterada. Em 2000, 6% (N = 6) e 7% (N = 20) dos indivíduos marcados em 1999 foram recapturados na floresta continua e na área alterada, respectivamente, enquanto que em 2001, 4.6% (N = 20) e 2,2% (N = 6) foram recapturados nas poças da floresta e da área alterada, respectivamente. Estes resultados indicam que mais de noventa por cento dos animais que reproduzem em uma poça estão reproduzindo pela primeira vez.

3.3.3. Padrão de movimentação

Nas três estações reprodutivas a movimentação foi observada apenas com os machos e foi mais constante entre as poças da área alterada do que entre as poças da floresta contínua. Nenhuma movimentação foi observada entre as poças da floresta contínua e as poças da área alterada e vice-versa (figura 7). Na primeira estação reprodutiva recapturei 58 machos, dos quais 10 (17.2%) foram encontrados em outras poças. Os machos das poças da pastagem foram responsáveis por 60% dessa movimentação (n=6), os da Cecropia por 20% (n=2) e os dos fragmentos e floresta por 10% cada. Na segunda estação reprodutiva recapturei 180 machos, dos quais 50 (27.7%) foram encontrados em outras poças. Os machos das poças da Vismia foram responsáveis por 36% da

movimentação total (n=18), os da Cecropia por 30% (n=15), os da pastagem por 18% (n=9), os da floresta contínua por 14% (n=7) e os dos fragmentos com 2% (n=1). Na terceira estação reprodutiva recapturei 147 machos, dos quais 18% (n=27) foram encontrados em outras poças. Os machos das poças da Vismia foram responsáveis por 63% da movimentação total (n=17), os da Cecropia por 22% (n=6), os da floresta contínua por 11% (n=3), e os da pastagem por 3% (n=1).

3.3.4. Distância percorrida

A maioria dos machos que foram recapturados nas poças dos cinco hábitats da fazenda Esteio, nas três estações reprodutivas permaneceu na mesma poça. A quantidade de indivíduos migrantes diminui com a distância (figura 8). A distância média percorrida pelos machos diferiu entre estações reprodutivas ($F_{2\,370} = 4.836$, $P = 0.008$) e entre habitat ($F_{4\,370} = 2.637$, $P = 0.034$), mas não para a interação ano-habitat ($F_{8\,370} = 2.473$, $P = 0.063$). Os machos de P. tarsius movimentaram-se significativamente mais na segunda estação reprodutiva do que nas outras duas. Na primeira estação reprodutiva, a distância variou de 195 a 1915 m para os machos marcados nas poças da pastagem, 651 m para um do fragmento, 510 m para um da floresta contínua e 308 m para um da capoeira de Cecropia. Na segunda estação, a distância variou de 1176 a 1338 m para os machos marcados na capoeira de Cecropia, 155 a 834 m para os da capoeira de Vismia, 195 a 616 para os da pastagem, 89 a 510 m para os da floresta contínua e 859 m para um do fragmento. Na terceira estação, a distância variou de 172 a 1448 m para os machos marcados na floresta contínua, 383 a 971 m para os da capoeira de Cecropia, 132 a 785 para os da capoeira de Vismia e 177 m para um da pastagem (figura 8).

Tabela 4 – Quantidade de machos recapturados na mesma poça (não migrante) e machos marcados em uma poça e recapturados em outra poça (migrante) nos diferentes hábitats estudados, em três estações reprodutivas consecutivas.

| Ano | Hábitat | Não migrante | Migrante | Total |
|---|---|---|---|---|
| 1999 | | | | |
| | Floresta | 13 | 1 | 14 |
| | Fragmento | 1 | 1 | 2 |
| | Cecropia | 7 | 2 | 9 |
| | Vismia | 9 | 0 | 0 |
| | Pasto | 18 | 6 | 24 |
| | Total | 48 | 10 | 58 |
| 2000 | | | | |
| | Floresta | 39 | 7 | 46 |
| | Fragmento | 0 | 1 | 1 |
| | Cecropia | 51 | 15 | 66 |
| | Vismia | 26 | 18 | 44 |
| | Pasto | 14 | 9 | 23 |
| | Total | 130 | 50 | 180 |
| 2001 | | | | |
| | Floresta | 39 | 3 | 42 |
| | Fragmento | 4 | 0 | 4 |
| | Cecropia | 46 | 6 | 52 |
| | Vismia | 25 | 17 | 42 |
| | Pasto | 6 | 1 | 7 |
| | Total | 120 | 27 | 147 |

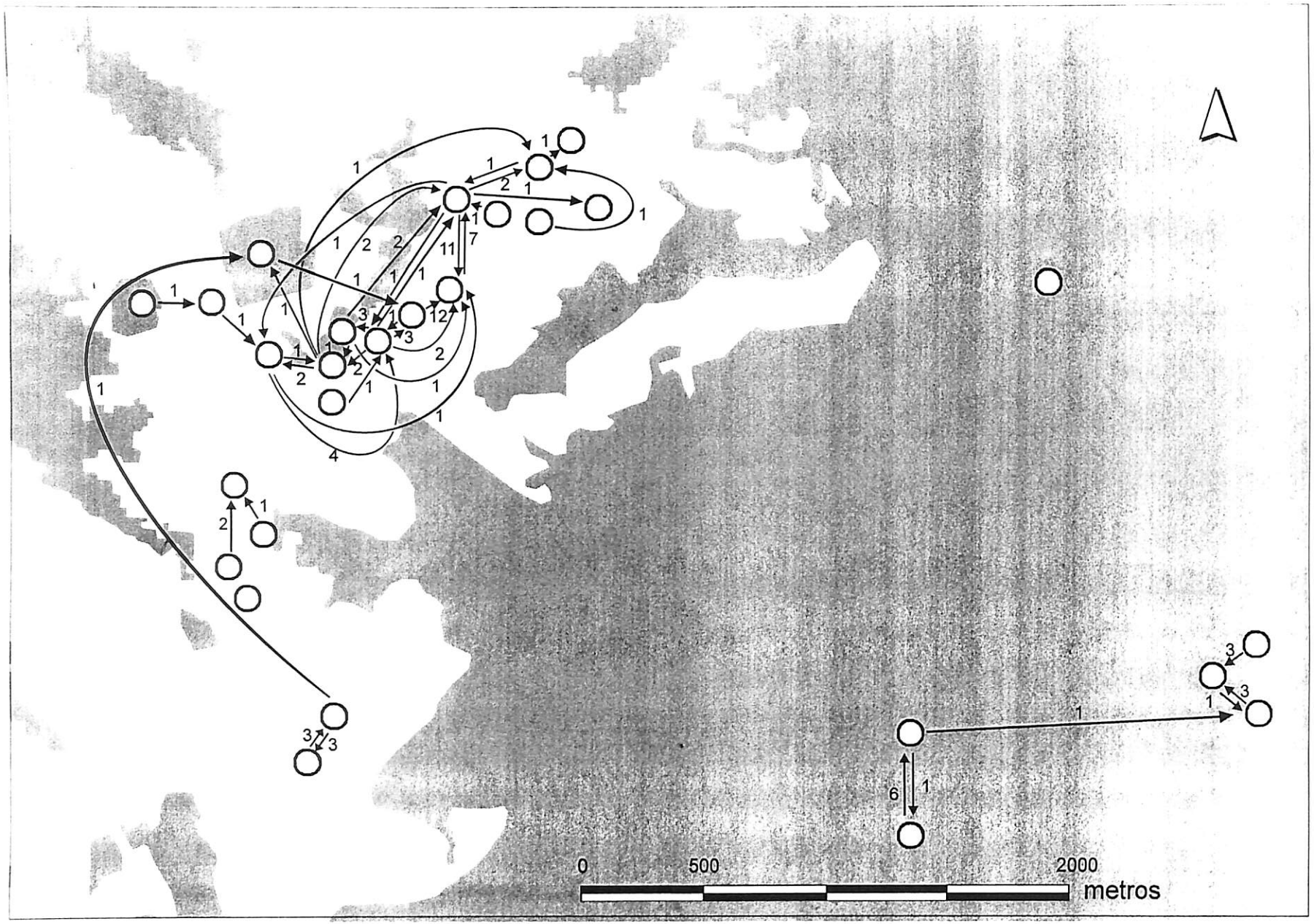


Figura 7 - Padrão de movimentação de machos de P. tarsius entre poças dos hábitats da fazenda Esteio, em três estações reprodutivas. ▨ Floresta primária ▢ Área alterada

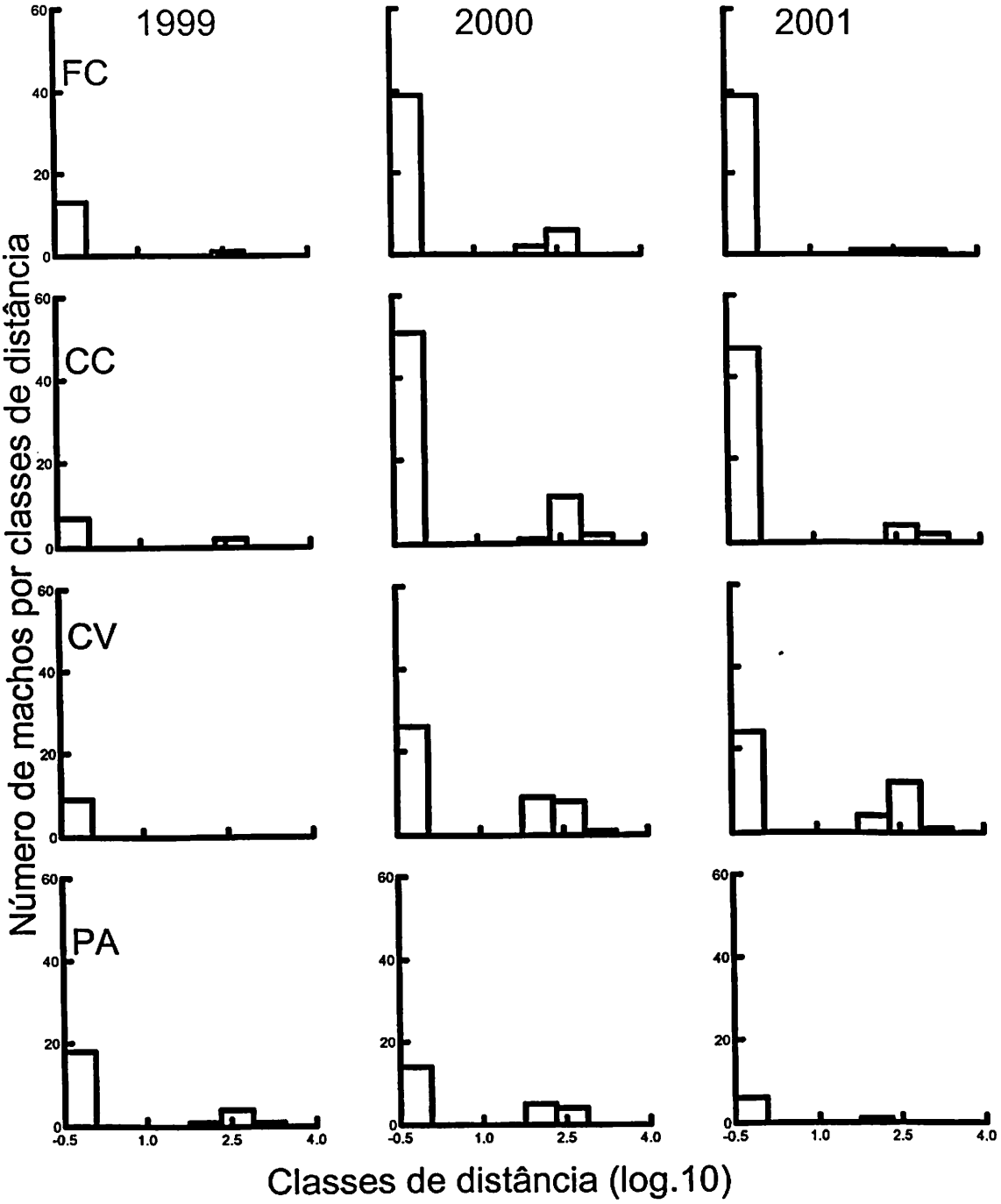


Figura 8 – Número de machos por classes de distância (escala log. base 10) em quatro hábitats da fazenda Esteio, em três estações reprodutivas. Ver legenda figura 3.

# 4. DISCUSSÃO

## 4.1. Atividade reprodutiva

A pluviosidade é um dos principais fatores que influencia a atividade reprodutiva e o tamanho das populações de muitas espécies de anfíbios (Sinsch 1992, Blaustein *et al.* 1994, Mazerolle 2001). Mazerolle (2001) observou que a pluviosidade ou a temperatura mínima do ar foram bons indicadores do número total de capturas de Rana clamitans, R. pipiens e R. sylvatica em poças de uma área fragmentada. A pluviosidade explicou mais a variação na atividade reprodutiva dos anfíbios nos fragmentos do que nos pântanos. Comportamento semelhante foi observado com P. tarsius nas poças distribuídas pela pastagem, capoeira de Cecropia e Vismia. Entretanto, este padrão não sé repetiu para as poças da floresta contínua, provavelmente pela estrutura deste habitat, que mantém a umidade sempre elevada e as poças permanecem com água muito mais tempo do que as da área alterada (capitulo 3). Anfíbios que vivem em locais abertos geralmente se deslocam para os sítios de reprodução durante os dias mais úmidos ou chuvosos (Berven e Grudzien 1990, Sinsch 1992, Blaustein *et al.* 1994). Diferenças climáticas são mais sentidas em hábitats alterados, porque a ausência do dossel aumenta a incidência dos raios solares no solo, aumentando a temperatura e as taxas de evaporação, e conseqüentemente diminuindo a umidade relativa do ar e do solo (Camargo e Kapos 1995, DeMaynadier e Hunter 1998). Meyer *et al.* (1998) não encontrou efeito da pluviosidade no recrutamento de Rana temporaria em um mesmo tipo de habitat, e sugeriu que fatores que afetam a flutuação das populações num mesmo habitat são mais difíceis de serem detectados em uma escala local

do que os fatores que atuam em áreas mais heterogêneas, como uma paisagem com diferentes tipos e estrutura de vegetação.

As poças da capoeira de Cecropia e de Vismia tiveram mais indivíduos reprodutores de P. tarsius do que as poças da floresta contínua, fragmentos e pastagem. Contudo este efeito não foi devido ao maior sucesso reprodutivo (capitulo 3), mas provavelmente pela maior disponibilidade de locais para reprodução, como tamanho de poças. Joly *et al.* (2001) encontraram maiores populações de três espécies de salamandras (Triturus alpestris, T. helveticus e T. cristalus) em poças da matriz do que nas poças da floresta. A maior densidade de indivíduos foi explicada pela maior disponibilidade de local para reproduzir, porque as poças estavam mais próximas do que na floresta. A presença de P. tarsius nas poças da área alterada sugere que esta espécie tem maior capacidade em adaptar-se a diferentes condições ambientais que outras espécies de anuros típicos da floresta primária, como P. bicolor (Tocher *et al.* 1997). Phyllomedusa bicolor provavelmente não ocupa estes hábitats devido a restrições fisiológicas de seus girinos, pois quando foram colocados em poças da área alterada com a temperatura da água acima de $28^0$ C não sobreviveram mais do que uma semana (dados não publicados), enquanto que girinos de P. tarsius completaram a metamorfose (capítulo 3). A variação entre poças no recrutamento de indivíduos de um ano para o outro provavelmente não indica redução na população, e sim reflete as condições climáticas locais para reprodução, geralmente as poças com decréscimo na quantidade de indivíduos, não encheram ou tiveram menor hidroperíodo (capitulo 3).

Em levantamentos realizados com anfíbios, geralmente são encontrados mais machos do que fêmeas. Por exemplo, Gill (1978) encontrou 2.07 machos para cada fêmea de N. viridenscens. Mesmo que os valores das razões sexuais sejam baseados em estudos de longa duração, machos sempre vão ser mais fáceis de serem localizados devido a sua

vocalização e do maior tempo de permanência do que as fêmeas nos sítios de reprodução (Duellman e Trueb 1986). Neste estudo, a menor diferença entre quantidade de machos e fêmeas foi de 5 machos para cada fêmea encontrada nas poças da floresta contínua. Mesmo que estes resultados sejam subestimados, estes valores estão dentro das proporções encontradas em outros estudos (Berven e Gudzien 1990).

4.2. Efeito do habitat e da estação sobre o crescimento dos machos

O território usado por um animal durante sua vida pode determinar o seu sucesso reprodutivo, e conseqüentemente a manutenção das populações (Breden 1987, Semlitsch 1997). Animais que vivem em ambientes alterados ficam mais expostos a predadores e a maiores variações microclimáticas do que os que vivem na floresta primária. Fatores como estes podem levar a uma diminuição na procura por alimentos e/ou a adiantar a reprodução em relação aos indivíduos que usam os melhores locais (Peachmann *et al.* 1991). Esta mudança no comportamento reprodutivo e/ou alimentar podem significar uma diminuição nas taxas de crescimento dos animais, e conseqüentemente pode ocasionar uma redução na fecundidade (Cherry e Francillon-Vieillot 1992). Machos de P. tarsius que foram registrados nas poças dos hábitats alterados eram menores do que os da floresta contínua, nos três anos desse estudo. Machos de Ambystoma talpoideum (salamandra) que reproduziram na floresta eram dois milímetros maiores do que os da área desmatada (Chazal e Niewiarowski 1998). Da mesma forma, Gibbs (1998) observou que indivíduos com listras de P. cinereus predominavam nas populações da área fragmentada, enquanto os indivíduos sem listras predominavam nas populações da floresta contínua. Estes autores sugeriram que esta diferenciação foi causada principalmente pela alteração na quantidade e

qualidade dos recursos, como alimentação e refúgio. Fêmeas de P. tarsius não parecem ser afetadas pelas mudanças na paisagem, tanto quando avaliadas pela quantidade de ovos por ninho (capítulo 1), quando pelo comprimento total do corpo. Esta diferença em relação aos machos pode ser devido às diferenças comportamentais entre os sexos: machos gastam mais tempo procurando um bom local para reproduzir (Duellman e Trueb 1984), e depois de encontrar permanecem por várias semanas ou meses no mesmo sítio de reprodução, enquanto que as fêmeas não foram observadas mais do que dois dias nos locais de reprodução.

4.3. Dinâmica temporal

A porcentagem de recaptura anual de P. tarsius foi menor do que 7% de um ano para o outro, além de ter sido observado somente em machos. Este valor foi bem menor do que os encontrados para outras espécies de anfíbios. Sinch (1992) observou que fêmeas de Bufo calamita reproduzem uma vez por ano, mas que geralmente voltam no ano seguinte para reproduzir. Gill (1978) recapturou em média 50% dos adultos de N. viridenscens da estação anterior. Todavia, este autor encontrou uma substancial variação entre os sexos, entre poças e entre os anos do estudo. A expectativa de vida por estação reprodutiva para esta espécie de salamandra foi estimada em 1.89 anos para machos e 1.31 anos para as fêmeas, o que sugere que os adultos têm um curto período de vida, com machos reproduzindo cerca de duas vezes e fêmeas pouco mais de uma vez ao longo de sua vida. Os machos de P. tarsius que foram marcados e recapturados na estação seguinte na floresta contínua retornaram ao mesmo local para reproduzir, enquanto que mais de 50% dos machos da área fragmentada foram recapturados em outro local. Este resultado indica que

os animais que reproduziram em bons locais tendem a voltar na estação seguinte, enquanto os que estão em locais marginais tendem a sempre buscar melhores locais.

4.4. Padrão de movimentação dos machos de P. tarsius

As poças espalhadas pela área fragmentada são locais de reprodução para muitas espécies de anuros (Tocher *et al.* 1997, 2001). No entanto, não sabíamos se cada poça constituía uma população isolada, que persistia devido a sua autogênese ou se era dependente de migração vindo de populações fontes da floresta contínua. Neste estudo, encontrei maior porcentagem de migrantes entre as poças dos quatro hábitats da área alterada do que entre as poças da floresta contínua. Porém nunca observei movimentação de indivíduos entre a floresta contínua e a área alterada. A maior freqüência de migrantes na área fragmentada pode estar relacionada com a procura de melhores locais para reprodução e com a proximidade das poças, além da estrutura da vegetação entre poças que pode estar facilitando a movimentação. Alta taxa de movimentação entre manchas de hábitats é mais característico de uma popupulação contínua do que de uma metapopulação, porque as manchas extintas são rapidamente colonizadas (Harrisson 1991, McCullough 1996). Newman e Squire (2001) chegaram a semelhante conclusão quando observaram maiores taxas de movimentação por indivíduos de Rana sylvatica entre poças próximas. Subpopulações de Plethodon cinereus (salamandra) da matriz que estavam conectadas por constante troca de indivíduos com a floresta foram consideradas parte da mesma população. Gibbs (1998) não encontrou diferenciação genética entre os grupos de indivíduos de Plethodon cinereus associados a poças em área fragmentada, e sugeriu ser este um resultado da migração entre poças. Neste trabalho, foi encontrada baixa movimentação de P. tarsius

que utilizaram as poças da floresta contínua, sugerindo que cada grupo de poça pode vir a ser considerada uma subpopulação.

A movimentação observada apenas com machos de P. tarsius é oposta aos encontrados por Berven e Grudzien (1990) para Rana sylvatica e por Sinch (1992) para Bufo calamita, onde machos são mais fieis aos locais de reprodução (mais de 90% dos machos marcados permaneceram no mesmo local de reprodução), enquanto fêmeas dispersam mais constantemente para outros locais. As distâncias registradas para machos de P. tarsius não foram maiores do que 2 km, o que não impediria esta espécie de ocupar todas as poças da área de estudo. No entanto, a não ocupação ou a pouca movimentação para as poças na pastagem pode ser devido a estrutura da vegetação e não da distância de outras poças. Além disso, estas poças tiveram baixo recrutamento de indivíduos. Alguns dos indivíduos marcados neste hábitat permaneceram pouco tempo e depois se deslocaram para as poças da capoeira mais próxima. Indivíduos de Rana lessonae que usaram poças nos hábitats mais alterados tiveram baixo sucesso reprodutivo, e a maioria delas eram imigrantes de outras poças fontes (Sjögren 1991, Sjögren-Gulve 1994). A capacidade de P. tarsius em amortizar o efeito negativo da perda do habitat, tal como a redução do isolamento das populações devido a sua capacidade de atravessar ou de explorar as áreas secundárias tem importantes implicações de manejo das áreas em torno do remanescente florestais. Este resultado foi mostrado para espécies de grupos taxonômicos diferentes, e foi relacionada com a maior probabilidade destes animais em persistir em fragmentos de diferentes tamanhos (Gascon *et al.* 1999, Laurance 2001). Assim, a vegetação secundária de entorno aos fragmentos provavelmente está funcionando como corredor entre a floresta contínua e os fragmentos, como também de local para reprodução, refúgio e alimentação (Malcom 1997, Lima e Gascon 1999). A movimentação de P. tarsius dos fragmentos e da

matriz de entorno ou vice-versa reforça a idéia de que pequenas áreas de floresta (< 10 hectares) podem ser pouco efetivas na manutenção das populações locais de muitas espécies de vertebrados, como anuros. Então, em paisagens como esta seria importante manter uma matriz de entorno composta por uma vegetação que possa ser usada como área de vida.

## 4.5. Considerações finais

Este estudo indica duas principais conclusões: 1) que os indivíduos que usam poças na área alterada não dependem ou dependem muito pouco das subpopulações da floresta contínua, e sua continuidade está mais relacionada a condições locais para reproduzir do que da chegada de indivíduos de outras regiões. Estas poças parecem funcionar como uma única unidade que serve de local de reprodução, alimentação e refúgio para P. tarsius. A presença de indivíduos adultos nos fragmentos florestais é devido a qualidade da matriz de entorno e não pela sua capacidade em poder manter uma população independente. As poças da área alterada podem estar recebendo indivíduos jovens que não foram marcados, mas mesmo assim parece não existir muita movimentação entre a floresta contínua e os outros tipos de hábitats. 2) a presença de P. tarsius pode ficar inviável em pouco tempo se as áreas de capoeiras forem substituídas por pastagem ou se as poças desaparecerem por causa do assoreamento. Considerando que a maioria das poças é temporária (capítulo 2), o desaparecimento em pouco tempo será inevitavelmente devido aos processos de sucessão, mas pode ser contrabalançado com o surgimento de outras poças temporárias que poderão ser usadas para reprodução. Então, o sucesso de futuros planos de manejo e de preservação da biodiversidade dependerá da configuração da paisagem.

Áreas de vegetação secundária podem ser usadas como área de vida para muitas espécies de mamíferos (Malcom 1997) e anuros (Tocher *et al.* 2001) ou servirem de corredores ligando as áreas de floresta contínua com os remanescentes florestais (Lima e Gascon 1999). Neste estudo, a maior troca de indivíduos entre as poças da área alterada pode ter importante implicação para conservação de espécies que passam parte de sua vida nestes sistemas aquáticos, porque demonstra que a conexão de populações não deve ser restrita a corredores (e.g. Gibbs 1998), mas sim das relações entre as espécies e da capacidade em usar o espaço disponível em uma paisagem alterada.

## 5. LITERATURA CITADA


Berven, K.A., e T.A. Grudzien. 1990. Dispersal in the wood frog (Rana sylvatica): implications for genetic population structure. Evolution, 44: 2047-2056.

Bierregaard Jr., R.O., e C. Gascon. 2001. The Biological Dynamics of Forest Fragments Project: overview and history of a long-term conservation project. Pg. 5-12. *In*: R.O. Bierregaard, Jr., C. Gascon, T.E. Lovejoy, e R. Mesquita (Eds.), Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. Yale University Press.

Blaustein, A . R., D.B. Wake, e W.P. Sousa. 1994. Amphibian declines: judging stbility, persistence, and susceptibility of populations to local and global extinctions. Conservation Biology, 8: 60-71.

Breden, F. 1987. The effect of post-metamorphic dispersal on the population genetic structure of fowler's toad Bufo woodhousei fowleri. Copeia, 2: 386-395.

Brockwell, P.J., R.A. Davis. 1991. Time series: theory e methods. Springer-Verlang, New York.

Buschbacher, R., C. Uhl, e E.A.S. Serrão. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrient stocks in the soil and vegetation. Journal of Ecology, 76: 682-699.

Camargo, J.L.C., e V. Kapos. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. Journal of Tropical Ecology, 11: 205-221.

Chazal, A.C. e P.H. Niewiarowski. 1998. Responses of mole salamanders to clear cutting: using field experiments in forest management. Ecological applications, 8: 1133-1143.

Cherry, M.I., e H. Francillon-Vieillot. 1992. Body size, age and reproduction in the leopard toad, Bufo pardalis. J. Zool., Lond., 228:41-50.

DeManynadier, P.G., e M.L. Hunter Jr. 1997. Effects of silvicultural edges on the distribution and abundance of amphibians in Maine. Conservation Biology, 12: 340-352.

Duellman, W.E., e L. Trueb.1986. Biology of Amphibians. New York, Mcgraw- Hill. 670 p.

ESRI (Environmental Systems Research Institute). 1996. Arc View GIS. The Geographic Information Systen for Everyone.

Fahrig, L., e G. Merrian. 1994. Conservation of fragmented populations. Conservation Biology, 8: 50-59.

Fahrig. L 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. Ecological Applications, 12: 346-353.

Fearnside, P.M. 1989. Deforestation and agricultural development in Brazilian Amazonia. Interciência, 14: 291-297.

Fearnside, P.M. 1995. Potential impacts of climatic change on natural forests and forestry in Brazilian Amazonia. Forest Ecology and Management, 78: 51-78.

Gascon, C. 1991. Population and community level analyses of species occurrences of Central Amazonian rainforest tadpoles. Ecology, 72: 1731-1746.

Gascon, C., T.E. Lovejoy, R.O. Bierregaard Jr., J.R. Malcolm, P.C. Stouffer, H.L. Vasconcelos, W.F. Laurance, B. Zimmerman, M. Tocher, e S. Borges. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. Biological Conservation, 0: 1-7.

Gibbs, J.P. 1998. Genetic structure of redback salamander Plethodon cenereus populations in continuons and fragmented forests. Biological Conservation, 86: 77-81.

Gill, D.E. 1978. The metapopulations ecology of the red-spotted newt, Notophthalmus viridiscens (Rafinesque). Ecol. Monogr. 48:145-166.

Hanski, I. 1994. Path-occupancy dynamics in fragmented landscapes. TREE, 9: 131-135.

Hanski, I. 1999. Metapopulation ecology. New York, Oxford University Press Inc. 313p.

Harrison, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical avaluation. Biological Journal of the Lennean Society, 42:73-88.

Hecnar, S.J., e R.T.M. M'Closkey. 1996. Regional dynamics and the status of amphibians. Ecology, 77: 2091-2097.

INPE. (Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais). 1997. Desflorestamento 1995-1997. São José dos Campos, São Paulo, Brasil.

Joly, P., C. Miaud, A. Lehmann, e O.Grolet. 2001. Habitat matrix effects on pond occupancy in newts. Conservation Biology, 15: 239-248.

Laurance, W.F. 1998. A crisis in the making: responses of Amazonian forests to land use and climate change. Tree 13: 411-415.

Laurance, W.F. 2001. The hyper-diverse flora of the Central Amazon: an overview. Pg. 47-53. *In*: R.O. Bierregaard, Jr., C. Gascon, T.E. Lovejoy, e R. Mesquita (Eds.), Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. Yale University Press.

Laurance, W.F, T.E. Lovejoy, H.L. Vasconcelos, E.M. Bruna, R.K. Didham, P.C. Stouffer, C. Gascon, R.O. Bierregaard, S.G. Laurance, e E. Sampaio. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. Conservation Biology, 16: 605-618.

Lima, M., e C. Gascon. 1999. The conservation value of linear forest remnants in central amazonia. Biological Conservation, 91: 241-247.

Lovejoy, T.E., e R. Bierregaard. 1990. Central Amazonian forest fragments and the Minimum Critical Size of Ecosystems Project. In: A . H. Gentry (ed.). Four Neotropical Rainforests, New Haven, Yale Univ. Press.

Malcolm, J. R. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. *In*: W. F. Laurance, e R. O . Bierregaard Jr. (Eds.), Tropical Forests Remnants. The University of Chicago Press.

Marsh, D.M., E.H. Fegraus, e S. Harrison. 1999. Effects of breeding pond isolation on the spatial and temporal dynamics of pond use by the tungara frog, Physalaemus pustulosus. Journal of Animal Ecology, 68: 804-814.

Marsh, D.M., e P.C. Thenham. 2001. Metapopulation dynamics and amphibian conservation. Conservation Biology, 15: 40-49.

Mazerolle, M.J. 2001. Amphibian activity, movement patterns, end body size in fragmented peat bogs. Journal of Herpetology, 35: 13-20.

McCullough, D.R. 1996. Spatially structured populations and harvest theory. J. Wildl. Manage, 60: 1-9.

Meyer, H.A., B.R. Shimidt e K. Grossenbacher. 1998. Analysis of theree amphibian populations with quarter-century long time-series. Proc. R. Soc. Lond., 265: 523-528.

Neckel-Oliveira, S., e M.W. Machado. 2002. Predação de ninhos arborícolas de Phyllomedusa spp. na Amazônia. Livro de resumos do XXVI Congresso Brasileiro de Zoologia. Itajaí, Santa Catarina.

Nepstad, D.C., A.G. Moreira, e A.A. Alencar. 1999. Flames in the rain Forest: origins, impacts and alternatives to Amazonian fires. The pilot program to conserve the Brazilian rain forest, Brasilia, Brazil. 190 p.

Newman, R.A., e Squire, T. 2001. Microsatellite variation and fine-scale population structure in the wood frog (Rana sylvatica). Molecular Ecology, 10: 1087-1100.

Pechmann, J.H.K., D.E. Scott, R.D. Semlitsch, J.P. Caldwell, L.J. Vitt, e J.W. Gibbons. 1991. Declining amphibian populations: the problem of separating human impacts from natural fluctuations. Science, 253: 892-895.

Pyburn, W.F. 1970. Breeding behavior of the leaf-frogs Phyllomedusa callidryas and Phyllomedusa dacnicolor in Mexico. Copeia, 1970: 209-218.

Rankin-De-Merona. J.M., G.T. Prance, R.W. Hutchings, F.M. Silva, W.A . Rodrigues, e M.E. Uehling. 1992. Preliminary results of large-scale tree inventory of upland rain forest in the central Amazon. Acta Amazônica, 22: 493-534.

Rowe, G, T.J.C. Beebee e T. Burke. 2000. A microsatellite analysis of natterjack toad, Bufo calamita, metapopulations. Oikos, 88:641-651.

Schmiegelow, F.K.A., e M. Monkkonen. 2002. Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: avian perspectives from the boreal forest. Ecological Applications, 12: 375-389.

Semlitsch, R.D. 1997. Biological delineation of terrestrial buffer zones for pond-breeding salamanders. Conservation Biology, 12: 1113-1119.

Sinsch, U. 1992. Structure and dynamic of a natterjack toad metapopulation (Bufo calamita). Oecologia, 90: 489-499.

Sinsch, U. 1997. Postmetamorhic dispersal and recruitment of first breeders in a Bufo calamita metapopulation. Oecologia, 112: 42-47.

Sjogren, P. 1991. Extinction and isolation gradients in metapopulations: the case of the pool frog (Rana lessonae). Biological Journal of the Lennean Society, 42:135-147.

Sjögren-Gulve, P. 1994. Distribution and extinction patterns within a northern metapopulation of the pool frog, Rana lessonae. Ecology, 75: 1357-1367.

Soulé, M.E. 1987. Viable populations for conservation. Cambridge Univesity Press. 189p.

Tocher, M.D., C. Gascon, e B. L. Zimmerman. 1997. Fragmentation effects on a Central Amazonian frog community: a ten-year study. *In*: W. F. Laurance, e R. O . Bierregaard Jr. (Eds.), Tropical Forests Remnants. The University of Chicago Press.

Tocher, M.D., C. Gascon, e J. Mayer. 2001. Community composition and breeding success of Amazonian frogs in continuous forest and matrix habitat aquatic sites. Pg. 235-247. *In*: R.O. Bierregaard, Jr., C. Gascon, T.E. Lovejoy, e R. Mesquita (Eds.), Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. Yale University Press.

Uhl, C., e C.F. Jordan. 1984. Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. Ecology, 65: 1476-1490.

Uhl, C., R. Buschbacher, e A.S. Serrão. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazônia. I. Patterns of plant succession. Journal of Ecology, 76: 663-681.

Wilkinson, L. 1998. SYSTAT 8.0 for Windows: Statistics. SPSS Inc., Chicago, IL.

Williamson, G.B., R. C. G. Mesquita, K. Ickes, e G. Ganade. 1998. Estratégia de árvores pioneiras nos neotrópicos. In: C. Gascon e P. Moutinho (eds.), Floresta Amazônica: Dinâmica, Regeneração e Manejo. Manaus, Brasil.

Zar, J.H. 1984. Biostatistical analysis. New Jersey, Prentice-Hall. 718 p.

Zimmerman, B.L. 1982. A survey of Central Amazonian forest frog species and an analysis of structural and behavioral of their vocalizations. Dissertação de Mestrado. The University of Guelph, Canadá. 242 pp.

Zimmerman, B. L., e M. T. Rodrigues. 1990. Frogs, Snakes and Lizards of the INPA-WWF reserves near Manaus, Brazil. *In*: A Gentry (ed.). Four Neotropical Rainforests. New Haven, Yale Univ. Press.

Zimmerman, B.L., e D. Simberloff. 1996. Na historical interpretation of habitats use by frogs in a central Amazon forest. Journal of Biogeography, 23: 27-46.