

INPA - INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA

UFAM - UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA TROPICAL E RECURSOS NATURAIS

**ASPECTOS DA BIOLOGIA E DA DINÂMICA POPULACIONAL
EM CINCO ESPÉCIES DE DENDROBATÍDEOS
(AMPHIBIA: ANURA) NA AMAZÔNIA CENTRAL**

GRAZIELA MÔNACO BIAVATI

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

Manaus - AM
2006

INPA - INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA

UFAM - UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA TROPICAL E RECURSOS NATURAIS

**ASPECTOS DA BIOLOGIA E DA DINÂMICA POPULACIONAL
EM CINCO ESPÉCIES DE DENDROBATÍDEOS
(AMPHIBIA: ANURA) NA AMAZÔNIA CENTRAL**

GRAZIELA MÔNACO BIAVATI

Orientadora: Albertina Pimentel Lima

Co-Orientadora: Claudia Keller

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

Manaus - AM
2006

Ficha Bibliográfica:

Biavati, Graziela Mônaco

Aspectos da biologia e da dinâmica populacional em cinco espécies de dendrobatídeos (Amphibia: Anura) na Amazônia Central./Graziela Mônaco Biavati - 2006.

vi, 41 f.: il.

Dissertação (mestrado) - INPA/UFAM, Manaus, 2006.

1. Dinâmica populacional 2. Método de captura-recaptura 3. Taxa de recaptura
4. Dendrobatídeos 5. Amazônia Central 6. Anfíbios

CDD 19 ed. 597.8045

Sinopse:

A variação na estrutura populacional e nas taxas de recaptura de cinco espécies de dendrobatídeos foram descritas em uma área de floresta de terra-firme localizada no município do Castanho, ao sul de Manaus. A precipitação é considerada um importante fator ambiental influenciando as populações de anfíbios, mas não influenciou o número de adultos capturados das três espécies de *Colostethus* ao longo dos três anos de estudo. Houve sazonalidade na captura de jovens e adultos, com uma maior captura de indivíduos adultos na estação chuvosa. As taxas de recaptura entre temporadas reprodutivas variaram entre as três espécies de *Colostethus* e entre os sexos neste estudo, mas as baixas taxas de recaptura encontradas sugerem que a maioria dos indivíduos destas populações não sobrevive até a segunda estação reprodutiva.

Palavras-chave: dinâmica populacional, método de captura-recaptura, taxa de recaptura, dendrobatídeos, Amazônia Central, anfíbios.

Keywords: population dynamics, capture-recapture, dendrobatids, Central Amazonia, amphibians.

*Aos meus pais pelo amor e força incondicionais
Em memória da vó Santa*

AGRADECIMENTOS

Primeiramente gostaria de agradecer ao meu pai Célio Biavati, minha mãe Mafalda Rosa Mônaco, e ao meu irmão Rodrigo por todo apoio e carinho em todos os momentos.

À Dra. Albertina Lima e à Dra. Claudia Keller, pelo respeito e incentivo ao longo da orientação deste trabalho.

Ao apoio financeiro do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq pela bolsa de estudos, à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas - FAPEAM por meio do financiamento do projeto “Fatores associados à variação na estrutura populacional de dendrobatídeos amazônicos” processo 872/2003 e ao INPA, por meio do PPI 1-3650 “Base para conservação e manejo da biota amazônica”.

Ao INPA: Divisão dos Cursos de Pós-Graduação, Coordenações de Pesquisas em Ecologia e às funcionárias Geize, Luiza e Beverly, pelas valiosas contribuições aos alunos da Pós-Graduação.

Aos pesquisadores Dr. Walter Höld, Dr. Selvino Neckel-Oliveira, Dr. Ronis da Silveira, Dr. Eduardo Venticinque, Dr. Paulo Bernarde, Dr. Ulisses Galatti e Dra. Carmen Díaz-Paniagua pelas críticas e sugestões para esta dissertação de mestrado.

Aos Drs. William E. Magnusson e Gonçalo Ferraz pela ajuda e conselhos essenciais que me foram prestados durante a elaboração desta dissertação de mestrado.

Aos companheiros de trabalho de campo: Marcelo Lima e Lourival dos Santos, que foram essenciais neste projeto de Mestrado e à Vânia Guida, Patrick Colombo, Frankciberg Lima e Suelen Cristina pela coleta de dados durante os diferentes anos de estudo.

Aos queridos amigos da turma de 2004: Sol, Dri, Fafinha, Emi, Santi, Tony, Tatá, Pedro, Lalá, Rê, Saci, Gabi, Trupis, Anselmo.

Ao Robin pelo amor, amizade, paciência e ombro amigo.

Às amigas de todas as horas: Ana, Lianna, Luciana, Carolina, Lilian, Lucécia, Suzana, Maria Clara.

Aos amigos do mestrado e doutorado pelas conversas enriquecedoras.

E a todos que direta ou indiretamente colaboraram muito para que este estudo fosse possível.

Obrigada!

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	01
LISTA DE FIGURAS	02
RESUMO	04
ABSTRACT	06
INTRODUÇÃO	08
ÁREA DE ESTUDO	11
BIOLOGIA DAS ESPÉCIES	14
MÉTODOS	
CAPTURA E MARCAÇÃO DOS INDIVÍDUOS	15
VARIAÇÃO ANUAL NA DENSIDADE E RELAÇÃO COM A PRECIPITAÇÃO	16
TAXA DE RECAPTURA	17
ANÁLISE DOS DADOS	17
RESULTADOS	
DIMORFISMO SEXUAL	17
VARIAÇÃO ANUAL NA DENSIDADE E RELAÇÃO COM A PRECIPITAÇÃO	19
PADRÃO SAZONAL NO RECRUTAMENTO JUVENIL E REPRODUÇÃO	20
TAXA DE RECAPTURA	25
DISCUSSÃO	
DIMORFISMO SEXUAL	28
VARIAÇÃO ANUAL NA DENSIDADE E RELAÇÃO COM A PRECIPITAÇÃO	28
PADRÃO SAZONAL NO RECRUTAMENTO JUVENIL E REPRODUÇÃO	28
VANTAGENS E DESVANTAGENS DO MÉTODO DE CORTE DOS DEDOS	30
TAXA DE RECAPTURA	31
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	34

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Média e amplitude do comprimento rostro-uróstilo (mm) e número de indivíduos capturados em cada classe de idade e sexo das cinco espécies entre 2000 e 2005	18
Tabela 2. Dados de captura-recaptura para <i>Colostethus caeruleodactylus</i> de 2002 a 2005. Nr = número indivíduos recapturados nas temporadas reprodutivas subseqüentes; Nc = número de indivíduos marcados em cada temporada reprodutiva	25
Tabela 3. Dados de captura-recaptura para <i>Colostethus nidicola</i> de 2001 a 2005. Nr = número de indivíduos recapturados nas temporadas reprodutivas subseqüentes; Nc = número de indivíduos marcados em cada temporada reprodutiva	26
Tabela 4. Dados de captura-recaptura para <i>Colostethus</i> sp. de 2001 a 2005. Nr = número de indivíduos recapturados nas temporadas reprodutivas subseqüentes; Nc = número de indivíduos marcados em cada temporada reprodutiva	27

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Imagem da área de estudo, km 6 do ramal do km 12 da estrada para Autazes, município de Castanho, sul de Manaus, Amazônia Central. 11
- Figura 2. Distribuição da média da precipitação entre Janeiro de 1995 e Março de 2005 na área de estudo, km 6 do ramal do km 12 da estrada para Autazes, município de Castanho, sul de Manaus, Amazônia Central. 12
- Figura 3. Distribuição das seis parcelas dentro da área de estudo, km 6 do ramal do km 12 da estrada para Autazes, município de Castanho, sul de Manaus, Amazônia Central 13
- Figura 4. Número total de adultos capturados de *Colostethus caeruleodactylus* e *C. nidicola* (área 5; fevereiro, março e abril) e *Colostethus* sp. (área 1; março e abril) e precipitação nos anos de 2002, 2003, 2004 e 2005 na área de estudo (outubro, novembro e dezembro). Não existem dados de *C. caeruleodactylus* para 2002 19
- Figura 5. Distribuição do comprimento rostro-uróstilo dos indivíduos de *Colostethus caeruleodactylus* ao longo dos meses de estudo. Os números acima do gráfico indicam o número de jovens/adultos. Os adultos são os indivíduos maiores que 14 mm 20
- Figura 6. Distribuição do comprimento rostro-uróstilo dos indivíduos de *Colostethus nidicola* ao longo dos meses de estudo. Os números acima do gráfico indicam o número de jovens/adultos. Os adultos são os indivíduos maiores que 17 mm 21
- Figura 7. Distribuição do comprimento rostro-uróstilo dos indivíduos de *Colostethus* sp. ao longo dos meses de estudo. Os números acima do gráfico indicam o número de jovens/adultos. Os adultos são os indivíduos maiores que 14 mm 22

Figura 8. Distribuição do comprimento rostro-uróstilo dos indivíduos de *Epipedobates hahneli* ao longo dos meses de estudo. Os números acima do gráfico indicam o número de jovens/adultos. Os adultos são os indivíduos maiores que 17 mm

Figura 9. Distribuição do comprimento rostro-uróstilo dos indivíduos de *Epipedobates trivittatus* ao longo dos meses de estudo. Os números acima do gráfico indicam o número de jovens/adultos. Os adultos são os indivíduos maiores que 25 mm

RESUMO

Embora muito se compreenda sobre o comportamento reprodutivo das espécies de dendrobatídeos, não existem estudos de longo prazo sobre os aspectos da biologia e da dinâmica populacional para estas espécies. Neste estudo descrevi as variações na estrutura populacional e nas taxas de recaptura de cinco espécies simpátricas de dendrobatídeos, *Colostethus caeruleodactylus*, *Colostethus nidicola*, *Colostethus* sp., *Epipedobates hahneli* e *Epipedobates trivittatus*. O estudo foi realizado em uma área de floresta primária de terra firme, localizada no município de Castanho, ao sul de Manaus, Amazônia Central. A captura e a marcação dos indivíduos foram feitas entre agosto de 2000 e abril de 2005, em censos aproximadamente mensais, com duração de dois a três dias. Os indivíduos capturados foram medidos, sexados e marcados através do corte de falanges. As fêmeas das três espécies de *Colostethus* foram maiores que os machos, e este é o padrão observado em dendrobatídeos. O número de indivíduos capturados dentro de uma população de anfíbios pode variar ao longo do tempo e uma série de fatores pode estar relacionada com as flutuações populacionais. A precipitação é um importante fator ambiental influenciando as populações de anfíbios, mas não influenciou o número de adultos capturados em diferentes anos nas três espécies de *Colostethus* estudadas. As espécies de dendrobatídeos encontradas em ambientes sazonais restringem suas atividades reprodutivas, como vocalização, acasalamento e/ou transporte de girinos, à estação chuvosa. Houve sazonalidade na captura de indivíduos adultos para quatro espécies, com maior número de indivíduos capturados entre outubro e maio. O número de jovens capturados variou entre os meses nas três espécies de *Colostethus*, sugerindo a existência de um deslocamento temporal no recrutamento juvenil nestas espécies. O número de jovens de *Epipedobates trivittatus* capturado foi maior que o de adultos e a presença de jovens com tamanhos pós-metamórficos (<10 mm) ao longo de todo o ano indica que *E. trivittatus* se reproduz durante todo o ano. No entanto, o número de machos adultos vocalizando, em corte com fêmeas e transportando girinos foi

maior nos meses mais chuvosos. De maneira geral tem sido sugerido que as espécies de dendrobatídeos alcançam a maturidade sexual no primeiro ano de vida. Nossos dados indicam que os indivíduos atingem o tamanho adulto em menos de um ano, principalmente porque a média do tamanho dos jovens de *Colostethus* aumenta ao longo dos meses, atingindo o tamanho adulto em 6-9 meses. Os poucos estudos realizados sobre sobrevivência de espécies de anuros em ambientes tropicais revelaram uma variação muito grande nas taxas de recaptura. As taxas de recaptura entre temporadas reprodutivas variaram entre as três espécies de *Colostethus* e entre os sexos neste estudo. Embora as baixas taxas de recaptura encontradas para *Colostethus caeruleodactylus* e *Colostethus nidicola* sugiram que a maioria dos indivíduos não sobrevive até a segunda estação reprodutiva, *Colostethus* sp. tem uma taxa de recaptura semelhante àquela encontrada em espécies temperadas, indicando que grande parte dos adultos sobrevive até a segunda estação reprodutiva. Além disso, os dados de recaptura sugerem que pode existir um padrão diferencial de migração ou sobrevivência entre os sexos.

ABSTRACT

Although there exists much data about breeding behavior of dendrobatid species, there is a lack of information on other biological traits and aspects of population dynamics. Herein, I describe the variation in population structure and recapture rates of five sympatric species of dendrobatids, *Colostethus caeruleodactylus*, *Colostethus nidicola*, *Colostethus* sp., *Epipedobates hahneli*, and *Epipedobates trivittatus*, over four years. The study was carried out in an area of primary forest of “terra firme”, located at the Castanho municipality, south of Manaus, Central Amazonian. Individuals of the five species were captured and marked from august 2000 to april 2005, with aproximate monthly samplies, of two or three days. Captured individuals were measured, sexed, and toe-clipped. *Colostethus* females were larger than males, which is the pattern observed in dendrobatids. The number of captured individuals within an amphibian population may vary along the time, and a series of factors could be related with population fluctuation. Precipitation is an important environmental factor influencing amphibian populations, but did not influence the number of adult *Colostethus* captured in different years. Dendrobatids found in seasonal environments restrict their reproductive activities, such as vocalization, mating and/or tadpole transportation, to the wet season. There was seasonality in the capture of adult individuals of the five species, with the higher number of adults captured from october to may. The number of juveniles captured varied between months for the three species of *Colostethus*, suggesting the existence of a temporal displacement on the juvenil recruitment. The number of juveniles of *Epipedobates trivittatus* captured was higher than the number of adults, and the presence of juveniles with post-metamorphic sizes (<10 mm) during the whole year, indicates that *E. trivittatus* breed along the year. However, the number of male *E. trivittatus* vocalizing, in courtship with females, and transportating tadpoles was higher in wet months. In general it has been suggested that dendrobatid species reach sexual maturity in their first year of life. Likewise, our data suggest that individuals reach adult size in less than one year, mainly because

juvenile average size of *Colostethus* increases along several months, reaching adult sizes within 6-9 months. The few studies about survival of anuran species in tropical environments, revealed a great variation in recapture rates. Recapture rates between reproductive seasons varied among the three species of *Colostethus*. Although low recapture rates found in *Colostethus caeruleodactylus* and *Colostethus nidicola* suggest that most individuals of those populations do not survive to the second reproductive season, *Colostethus* sp. has similar recapture rates to the temperate species, indicating that that most individuals of these populations survive to the second reproductive season. Besides this, recapture data suggests that migration or survival rates vary between the sexes.

INTRODUÇÃO

O número de indivíduos capturados dentro de uma população de anfíbios pode variar ao longo do tempo (e.g., Jehle et al., 1995; Pechmann et al., 1991) e uma série de fatores pode estar relacionada com as flutuações populacionais, como precipitação (e.g., Donnelly & Guyer, 1994), predação (Matthews et al., 2001), competição (Sredl & Collins, 1992), modificação do hábitat (Fellers & Drost, 1993), radiação ultravioleta (Belden et al., 2002; Häkkinen et al., 2001), acidificação ambiental ou toxinas (Boone & Semlitsch, 2002; Wissinger & Whiteman, 1992), doenças (Blaustein et al., 1994), padrões climáticos incomuns (Pounds & Crump, 1994), traços da história de vida, como fecundidade (Hero et al., 2005), fatores denso-dependentes (Dennis & Taper, 1994) ou combinações entre vários fatores (Wilbur, 1987).

Em ambientes tropicais a distribuição e a quantidade de chuva podem ser os principais fatores influenciando o tempo e a periodicidade da reprodução em anuros (e.g., Bertoluci, 1998; Martins, 1988; Stewart, 1995). O mesmo padrão é observado em áreas temperadas, onde a atividade reprodutiva das espécies de anfíbios é dependente das variações anuais na temperatura (e.g., Blair, 1960; Delgado et al., 1990; Jorgensen et al., 1986; Rastogi et al., 1978; Ritke et al., 1992; Salvador & Carrascal, 1990).

A determinação da estrutura de uma população e sua mudança ao longo dos anos facilita os estudos sobre as flutuações populacionais e suas causas naturais (e.g., Brommer et al., 1998; Khonsue et al., 2002; Toft, 1980), sendo importante na obtenção de informações sobre mortalidade, longevidade e outros fatores importantes na dinâmica de populações. No entanto, a análise da estrutura etária das populações presume que a probabilidade de captura de indivíduos de todos os tamanhos seja constante ao longo do ano (Caughley & Sinclair, 1994), o que pode não ser verdade se os adultos migram para fora da área de estudo ou entram em dormência. Mudanças em alguns parâmetros populacionais, como maturação sexual e sobrevivência, também podem afetar a densidade populacional (e.g., Dobson & Oli, 2001; Morrison et al.,

2004), mas a dinâmica de cada população pode responder diferentemente a cada um dos parâmetros (Oli & Dobson, 2003).

No entendimento sobre a dinâmica de populações torna-se imprescindível ter informações sobre os parâmetros demográficos, principalmente sobre aqueles relacionados com predições sobre a viabilidade das populações (e.g., Lacy, 1993; Possingham & Davies, 1994), sendo muitas as ferramentas para estimá-los (e.g., Efford, 2004; Lebreton et al., 1992; Schmidt, 2003). A utilização de métodos tradicionais no estudo de populações como captura e recaptura (e.g., Caldwell, 1987; Daugherty & Sheldon, 1982; Fogarty & Vilella, 2002; Schmidt & Anholt, 1999; Smith, 1987) é útil na determinação de traços de história de vida dos indivíduos.

As taxas de mortalidade entre os anuros parecem ser maiores nos trópicos do que nas regiões temperadas (Duellman & Trueb, 1994). Mais de 30% dos machos das espécies de anuros de áreas temperadas, marcados em uma estação, são recapturados em estações subseqüentes (e.g., Kelleher & Tester, 1969; Richter & Seigel, 2002; Sinsch, 1988; Turner, 1960). Os poucos estudos de longo prazo sobre ecologia populacional de anfíbios na Amazônia Central, revelam uma grande variação em alguns parâmetros demográficos das espécies, como as taxas de crescimento individual e de sobrevivência (e.g., Galatti, 1992; Magnusson et al., 1999). Embora uma baixa percentagem dos indivíduos de *Phyllomedusa tarsius* sobrevive para se reproduzir mais do que uma estação (e.g., Neckel-Oliveira, 2002), mas uma grande variedade de estratégias reprodutivas é observada nas espécies tropicais (Crump, 1974; Duellman & Trueb, 1994).

Os poucos estudos sobre dinâmica populacional de dendrobatídeos não utilizaram métodos de marcação de indivíduos para o estudo de longo prazo, e foram baseados apenas no tamanho dos indivíduos capturados durante o ano (Donnelly, 1989; Juncá, 1998; Moreira & Lima, 1991; Toft et al., 1982). Dendrobatídeos demonstram ser bons objetos de estudo de dinâmica populacional, pois são anuros terrestres, diurnos e territoriais, apresentando comportamento complexo, cuidado parental e grande variedade de modos reprodutivos (e.g., Brust, 1993; Caldwell, 1997; Duellman, 1992; Limerick, 1980; Myers & Daly, 1983; Pröhl

& Hödl, 1999; Summers, 1989; Wells, 1978; 1980b; Weygoldt, 1987). Mas embora muito se compreenda sobre o comportamento reprodutivo destas espécies, não existem estudos de longo prazo sobre os aspectos da biologia e da dinâmica populacional para esta família.

Neste estudo descreverei as variações na estrutura populacional e nas taxas de recaptura para cinco espécies simpátricas de dendrobatídeos, *Colostethus caeruleodactylus*, *Colostethus nidicola*, *Colostethus* sp., *Epipedobates hahneli* e *Epipedobates trivittatus*, com os seguintes objetivos específicos: (1) caracterizar as populações das cinco espécies quanto ao dimorfismo sexual; (2) descrever a variação na densidade de adultos com relação à precipitação em um período de três a quatro anos para as três espécies de *Colostethus*; (3) descrever a variação na abundância de juvenis e adultos ao longo dos anos nas cinco espécies e; (4) estimar a taxa de recaptura em machos e fêmeas das três espécies de *Colostethus* através do método de marcação e recaptura.

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado em uma área de floresta primária de terra firme, que tem como espécie arbórea de grande porte a castanheira (*Bertholletia excelsa*). A área pertence à bacia hidrográfica do Rio Madeira e está localizada em uma região rural no município de Castanho, no km 6 do ramal do km 12 da estrada para Autazes ($3^{\circ}31'19''\text{S}$, $59^{\circ}35'36''\text{W}$), elevação de 50 m, 50 km ao sul de Manaus, Amazônia Central. A área é uma floresta de igapó montanhosa com inúmeros pequenos riachos que inundam para formar lagos interconectados na estação chuvosa.

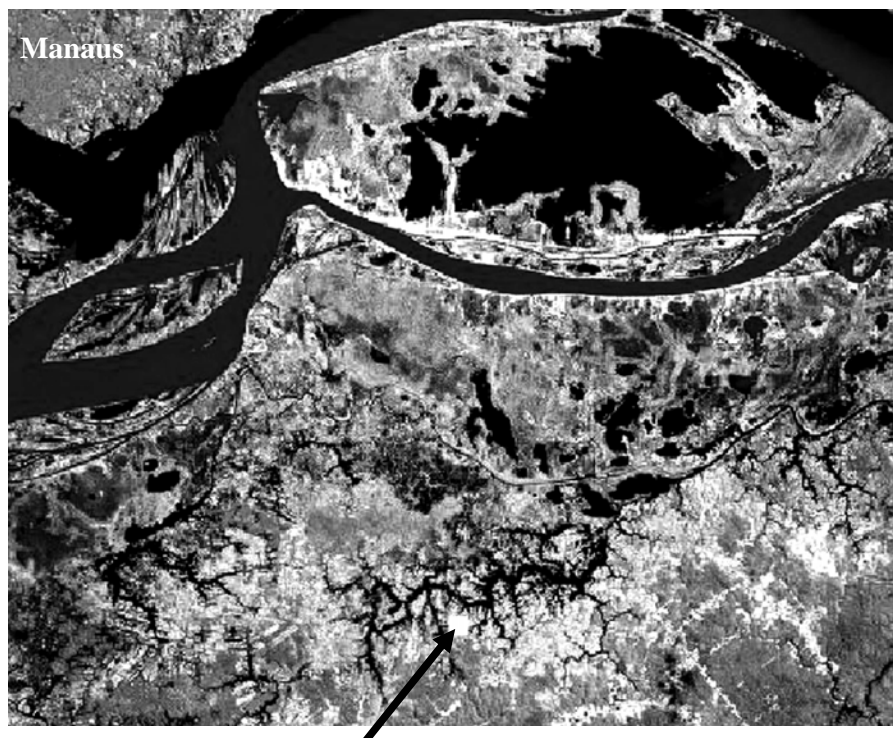


Figura 1. Imagem da área de estudo (quadrado branco), no km 6 do ramal do km 12 da estrada para Autazes, município de Castanho, sul de Manaus, Amazônia Central.

A média da precipitação na área de estudo entre os meses de Janeiro de 1995 e Março de 2005, indica que a estação chuvosa começa no mês de Novembro (acima de 100 mm) e termina no mês de Junho, com pico no mês de Março (326 mm) (Agência Nacional das Águas, estação Autazes 359004, 3°34'35''S; 59°08'02''W) (Figura 2).

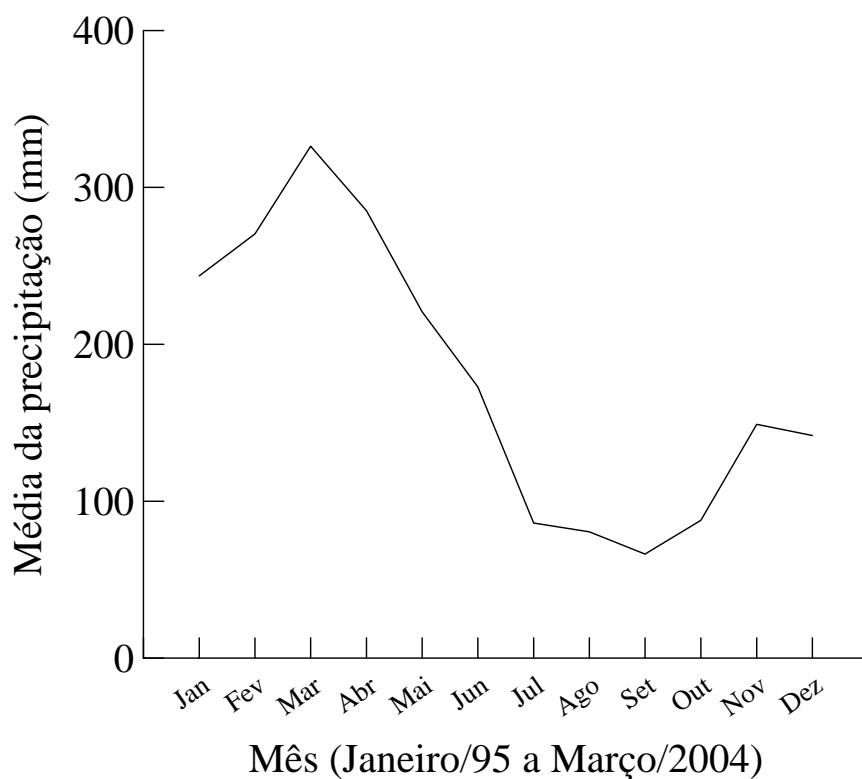


Figura 2. Distribuição da média da precipitação entre Janeiro de 1995 e Março de 2005 na área de estudo, km 6 do ramal do km 12 da estrada para Autazes, município de Castanho, sul de Manaus, Amazônia Central.

A área de estudo compreende três parcelas de 20 x 20m (área 1, 2 e 3) e três de 20 x 60m (área 4, 5 e 6) (Figura 3), divididas por cordões plásticos em quadrantes de 5 x 5m ou 10 x 10m, perfazendo uma área total de aproximadamente 600 m². As parcelas estão próximas aos igarapés da área e a abundância das espécies é diferente dentro das parcelas. Na área 1 encontramos principalmente *Colostethus* sp. e *Epipedobates trivittatus*, na área 2 e 3, principalmente *C. caeruleodactylus*, *E. hahneli* e *E. trivittatus*, na área 4, principalmente *C. nidicola* e *E. trivittatus*, na área 5 encontramos todas as espécies e na área 6, principalmente *C. caeruleodactylus*.

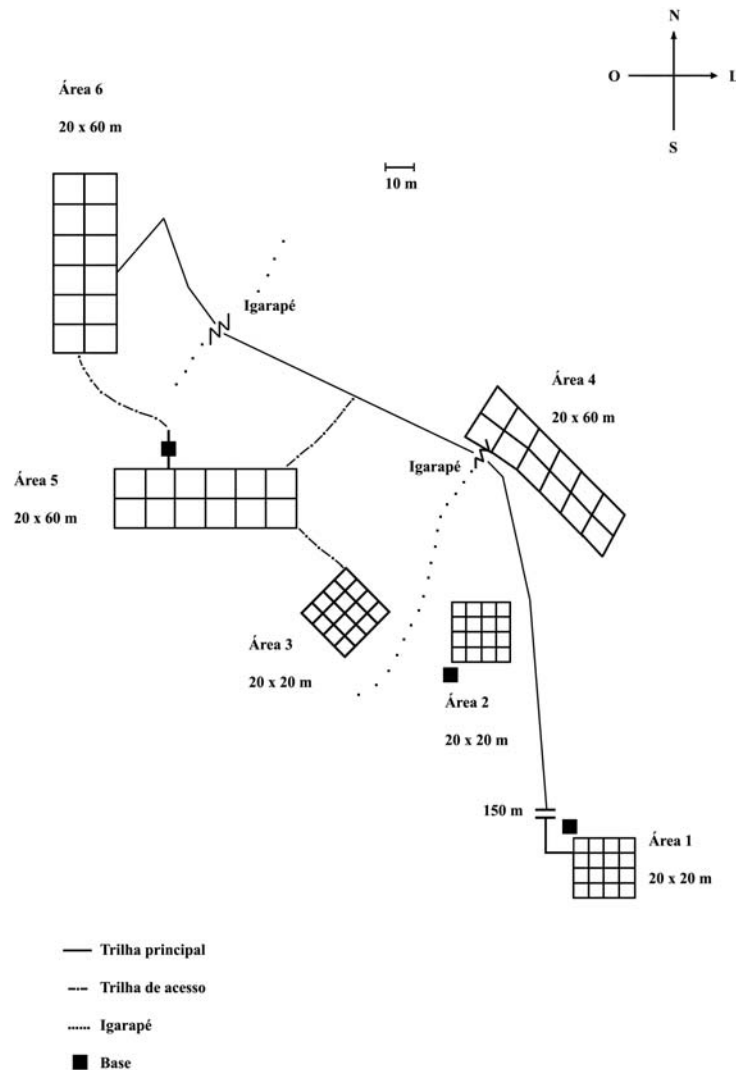


Figura 3. Distribuição das seis parcelas dentro da área de estudo, km 6 do ramal do km 12 da estrada para Autazes, município de Castanho, sul de Manaus, Amazônia Central.

BIOLOGIA DAS ESPÉCIES

As cinco espécies deste estudo ocorrem em simpatria na área selecionada, mas estão distribuídas de maneira heterogênea ao longo das parcelas. A escolha da área de estudo ocorreu aleatoriamente, primariamente, para a realização de estudos de comportamento reprodutivo, territorialidade e outros aspectos da ecologia das três espécies de *Colostethus* (Guida et al., 2002; Guida et al., 2001; Lima et al., 2002; Lima et al., 2002). As informações existentes sobre a ecologia e comportamento das duas espécies de *Epipedobates* são baseadas em observações pessoais.

Colostethus caeruleodactylus (Lima & Caldwell, 2001) é uma espécie pequena (15 a 16,8 mm) e territorial. A reprodução ocorre durante a estação chuvosa e os machos podem ser distinguidos das fêmeas e dos jovens pela coloração azul nos dedos. Nas fêmeas a coloração azul só aparece nas pontas dos dedos. *Colostethus nidicola* (Caldwell & Lima, 2003) é a quarta espécie de *Colostethus* conhecida com larvas endotróficas e a única espécie nesta área com o desenvolvimento dos girinos em ninhos terrestres. É a espécie de tamanho maior, 18,5 a 21,4 mm, também territorial, e, assim como *C. caeruleodactylus*, se reproduz na estação chuvosa. Esta espécie também apresenta dimorfismo sexual por coloração, com os machos possuindo a garganta preta e as fêmeas o ventre amarelo. A terceira espécie, *Colostethus* sp., está em processo de descrição (J. P. Caldwell, comunicação pessoal) e como as outras duas espécies, pertence ao grupo *marchesianus*. A espécie é pequena (15,1 a 17,8 mm), territorial e a reprodução também ocorre na estação chuvosa. Os machos possuem a garganta amarela e as fêmeas possuem o ventre esbranquiçado, tornando a identificação dos sexos mais fácil.

Não existem dados publicados para *Epipedobates hahneli* (Boulenger, 1884 “1883”) e *Epipedobates trivittatus* (Spix, 1824) na Amazônia Central, e todas as informações sobre a ecologia destas espécies estão baseadas em nosso conhecimento durante estes anos de estudo. *E. hahneli* se reproduz no final da estação chuvosa e início da estação seca, quando os igarapés estão cheios. *E. trivittatus* é a maior das cinco espécies e, aparentemente, possui uma área

de vida maior que a área selecionada para este estudo. Esta espécie vocaliza durante todo o ano e depois de fortes chuvas, explorando os corpos d'água cheios disponíveis no chão da floresta. Embora a vocalização ocorra durante o ano todo e a captura de jovens ocorra ao longo dos meses, acreditamos que esta espécie se reproduz preferencialmente durante a estação chuvosa.

MÉTODOS

CAPTURA E MARCAÇÃO DOS INDIVÍDUOS

A captura e a marcação dos indivíduos foram feitas entre agosto de 2000 e abril de 2005, em censos aproximadamente mensais, com duração de dois a três dias. A captura e recaptura dos animais foram realizadas principalmente por um técnico experiente que participou de todas coletas desde o início do estudo, porém, os ajudantes foram pessoas diferentes ao longo dos anos. Os censos foram realizados dentro dos quadrantes e em uma faixa de 20m ao redor de cada quadrante, para possíveis recapturas de indivíduos que estariam migrando para fora da área de estudo, além de caminhadas nas margens dos igarapés, onde há uma maior concentração de indivíduos jovens nos meses de recrutamento. Cada quadrante foi vistoriado no mínimo duas vezes por censo. Os indivíduos foram localizados através da vocalização ou visualmente sobre a liteira dentro dos quadrantes de cada parcela. Os indivíduos encontrados foram capturados com a ajuda de um recipiente plástico transparente e cada indivíduo foi medido em seu comprimento rostro-uróstilo (CRU), usando-se um paquímetro com precisão de 0,01 mm. O recipiente aumentou as chances de captura dos indivíduos, pois o capturador não precisava entrar em contato com os indivíduos ou com a foliço no chão da floresta, diminuindo possíveis danos aos indivíduos durante a captura.

Machos e fêmeas de *Colostethus caeruleodactylus*, *C. nidicola* e *Colostethus* sp. diferem em cor, portanto para estas espécies usamos a cor para determinar o sexo. O comprimento rostro-uróstilo mínimo dos adultos foi determinado, para os machos, pelo menor comprimento do indivíduo capturado vocalizando e, para as fêmeas, pelo menor comprimento do indivíduo

capturado em atividade reprodutiva. Com experiência, a identificação do sexo em *Epipedobates hahneli* e *E. trivittatus* é possível através da presença ou ausência de saco vocal, mas houve dificuldade de diferenciar o sexo dos indivíduos não vocalizantes, pois o saco vocal não foi bem evidente. As fêmeas das duas espécies de *Epipedobates* foram identificadas apenas quando capturadas em atividade reprodutiva (corte ou amplexo).

Os indivíduos foram classificados em duas classes de idade: jovens e adultos (fêmeas e machos) e marcados através do corte de falanges apicais de um ou dois dedos. A combinação dos cortes foi definida segundo Hero (1989), nunca marcando dois dedos na mesma mão ou pé, dando preferência às combinações de um dedo posterior com um dedo anterior. Os indivíduos foram liberados no local da captura após a aplicação de pomada cicatrizante (Sulfadiazina de prata 1%).

VARIAÇÃO ANUAL NA DENSIDADE E RELAÇÃO COM A PRECIPITAÇÃO

Para determinar a variação no número de adultos capturados entre anos, foi utilizado o número de adultos capturados de *Colostethus caeruleodactylus* e *C. nidicola* na área 5 (fevereiro, março e abril de 2003, 2004 e 2005 para *C. caeruleodactylus*, e fevereiro, março e abril de 2002, 2003, 2004 e 2005 para *C. nidicola*) onde estas espécies foram abundantes. Para *Colostethus* sp. utilizei o número de adultos capturados na área 1 (março e abril de 2002, 2003, 2004 e 2005), onde esta espécie foi abundante. Somente utilizei os dados de intervalos de tempo mais restritos para maximizar a homogeneidade de coleta. Os outros meses e anos não foram amostrados de maneira homogênea, comprometendo a análise dos dados entre os anos.

Para relacionar a variação do número de adultos capturados com a precipitação, foram utilizados a precipitação total da época do início das chuvas (outubro, novembro e dezembro) e o número de indivíduos capturados na época reprodutiva subsequente (fevereiro, março e abril). A Agência Nacional das Águas forneceu os dados pluviométricos entre janeiro de 1995 e dezembro de 2004 (estação Autazes 359004, 3°34'35''S; 59°08'02''W).

TAXA DE RECAPTURA

Para avaliar se os indivíduos sobrevivem para uma próxima estação reprodutiva, foram definidas temporadas reprodutivas, de outubro a maio, correspondendo ao período de maior atividade dos indivíduos adultos. Como encerrei minha coleta de dados em abril de 2005, a última temporada vai de outubro de 2004 a abril de 2005. Foram estabelecidas três temporadas reprodutivas para *Colostethus caeruleodactylus* de outubro de 2002 a abril de 2005 e quatro temporadas reprodutivas para *Colostethus nidicola* e *Colostethus* sp. entre outubro de 2001 a abril de 2005. Os dados para a análise das taxas de recaptura só foram utilizados quando obtidos dentro das temporadas reprodutivas.

Foi observado que as áreas de vida de *Epipedobates hahneli* e *E. trivittatus* foram maiores do que as parcelas de amostragem estabelecidas para o estudo (observação pessoal), portanto, não houve análise dos dados de recaptura para estas espécies. Como as três espécies de *Colostethus* são territoriais e o território dos machos varia de 10,5 e 35,1 m² (Guida et al., 2002; Lima et al., 2002; Lima et al., 2002), as parcelas de amostragem tinham tamanho suficiente para conter um número grande de territórios.

ANÁLISE DOS DADOS

Foram utilizadas análises de variância (ANOVA) para testar a diferença no comprimento corporal entre os sexos dos indivíduos. As análises estatísticas foram conduzidas no SYSTAT 9.0 usando um nível de significância de 5% para rejeitar a hipótese nula.

RESULTADOS

DIMORFISMO SEXUAL

As fêmeas de *Colostethus caeruleodactylus* (ANOVA $F_{1,370} = 270,8$; $P < 0,001$), *C. nidicola* (ANOVA $F_{1,313} = 32,0$; $P < 0,001$) e *Colostethus* sp. (ANOVA $F_{1,383} = 71,3$; $P < 0,001$) foram maiores que os machos (Tabela 1). Não foi possível testar a diferença no tamanho

corporal entre os sexos para as duas espécies de *Epipedobates* porque somente três fêmeas de *E. hahneli* e uma fêmea de *E. trivittatus* foram identificadas com confiança (Tabela 1).

Para as três espécies de *Colostethus* e *E. hahneli* o número de jovens coletado foi menor do que o número de adultos, e o número de machos capturado foi maior que o número de fêmeas (Tabela 1). Para *E. trivittatus* o número de jovens coletado foi maior do que o número de adultos e o número de machos capturado foi maior que o número de fêmeas.

Tabela 1. Média e amplitude do comprimento rostro-uróstilo (mm) e número de indivíduos capturados em cada classe de idade e sexo das cinco espécies entre 2000 e 2005.

Espécie	Classe etária	Comprimento rostro-uróstilo		
		Média	Amplitude	N
<i>Colostethus caeruleodactylus</i>	Jovens (< 14 mm)	11,1	7,2 - 13,9	75
	Fêmeas	16,4	14,0 - 17,8	123
	Machos	15,5	14,0 - 16,9	250
<i>Colostethus nidicola</i>	Jovens (< 17 mm)	11,9	7,4 - 16,6	27
	Fêmeas	19,8	17,3 - 21,5	121
	Machos	19,3	17,3 - 21,0	194
<i>Colostethus</i> sp.	Jovens (< 14 mm)	12,2	10,2 - 13,9	36
	Fêmeas	16,4	14,6 - 17,8	71
	Machos	15,7	14,1 - 17,6	314
<i>Epipedobates hahneli</i>	Jovens (< 17 mm)	12,2	10,0 - 15,4	14
	Fêmeas	20,2	19,1 - 21,2	03
	Machos	19,2	17,4 - 21,7	81
<i>Epipedobates trivittatus</i>	Jovens (< 25 mm)	14,7	7,1 - 23,8	140
	Fêmeas	35,6	-	01
	Machos	33,9	30,6 - 41,3	30

VARIAÇÃO ANUAL NA DENSIDADE E RELAÇÃO COM A PRECIPITAÇÃO

O número de adultos capturados de *Colostethus caeruleodactylus* e *C. nidicola* não variou entre os anos (Figura 4). Em 2002, o número de adultos capturados de *Colostethus* sp. foi o dobro do número de adultos capturados em 2003 e 2004, voltando a subir em 2005 (Figura 4). A quantidade de chuva foi maior nas estações chuvosas precedentes às estações reprodutivas de 2002 e 2003, diminuindo nas estações chuvosas precedentes às estações reprodutivas de 2004 e 2005 (Figura 4).

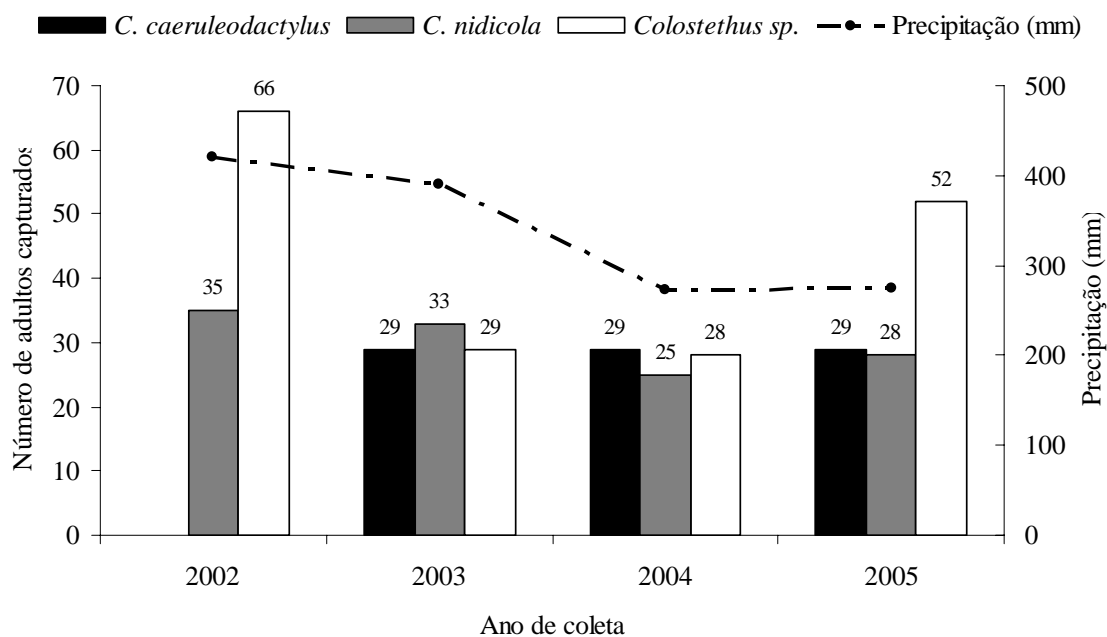


Figura 4. Número total de adultos capturados de *Colostethus caeruleodactylus* e *C. nidicola* (área 5; fevereiro, março e abril) e *Colostethus* sp. (área 1; março e abril) e precipitação nos anos de 2002, 2003, 2004 e 2005 na área de estudo (outubro, novembro e dezembro). Não existem dados de captura de *C. caeruleodactylus* para 2002.

PADRÃO SAZONAL NO RECRUTAMENTO JUVENIL E REPRODUÇÃO

Embora tenham ocorrido algumas capturas de indivíduos adultos ao longo do ano, a distribuição do tamanho corporal indicou uma maior captura de adultos de *C. caeruleodactylus* durante as temporadas reprodutivas, principalmente entre janeiro e maio. A captura de indivíduos jovens ocorreu sazonalmente, principalmente entre os meses de junho e setembro (Figura 5).

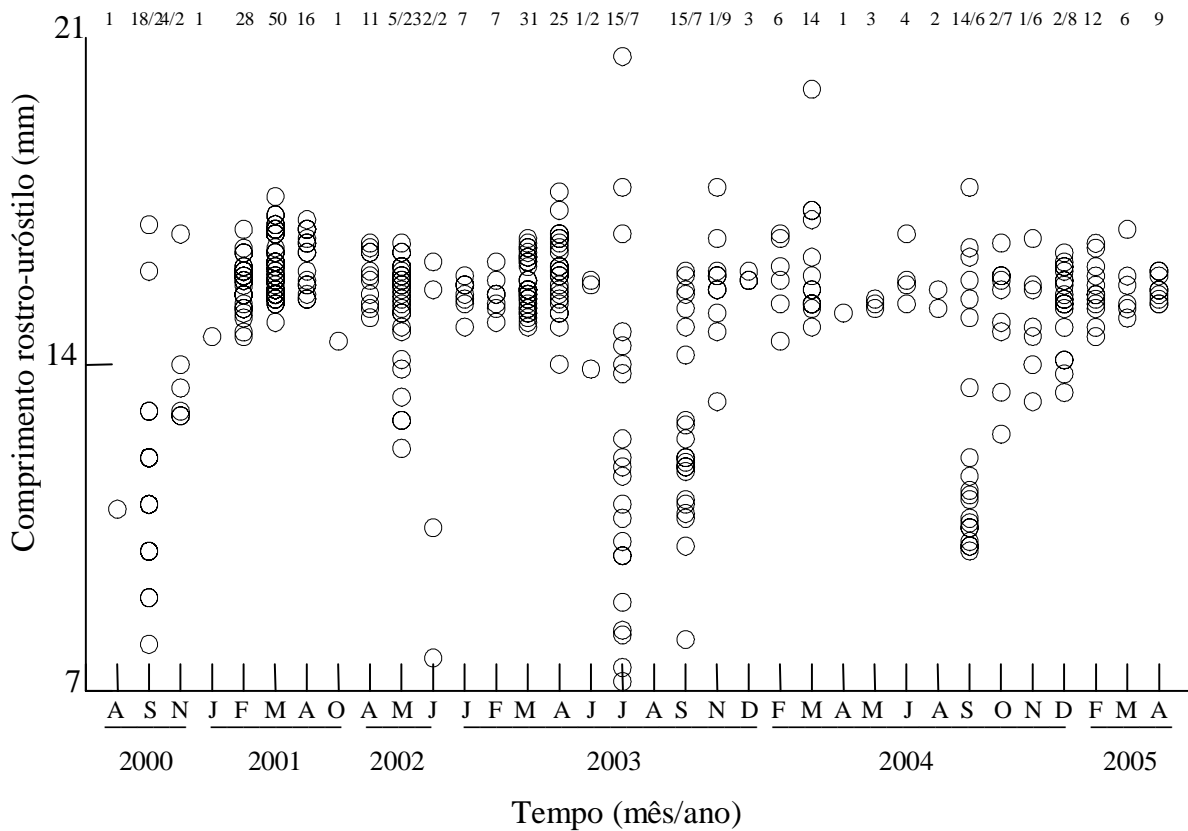


Figura 5. Distribuição do comprimento rostro-uróstilo (CRU) dos indivíduos de *Colostethus caeruleodactylus* ao longo dos anos. Os números acima do gráfico indicam o número de juvenis/adultos. Os adultos são os indivíduos maiores que 14 mm.

Da mesma forma que em *C. caeruleodactylus*, alguns indivíduos adultos de *C. nidicola* foram capturados ao longo do ano, mas houve uma maior captura de adultos durante as temporadas reprodutivas, principalmente entre dezembro e maio. A captura de indivíduos jovens ocorreu sazonalmente, principalmente entre os meses de março e junho (Figura 6).

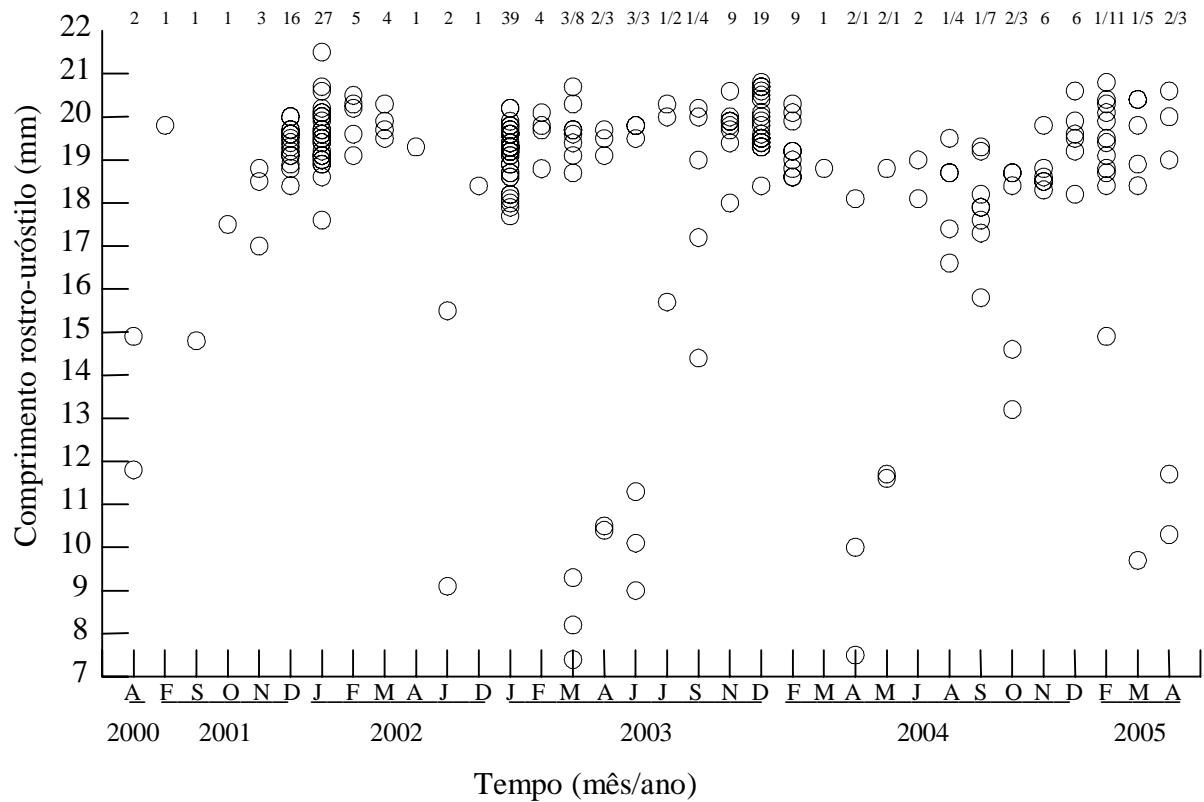


Figura 6. Distribuição do comprimento rostro-uróstilo (CRU) dos indivíduos de *Colostethus nidicola* ao longo dos meses de estudo. Os números acima do gráfico indicam o número de juvenis/adultos. Os adultos são os indivíduos maiores que 17 mm.

Assim como as espécies *C. caeruleodactylus* e *C. nidicola* alguns indivíduos adultos de *Colostethus* sp. foram capturados ao longo do ano, mas houve uma maior captura de adultos durante as temporadas reprodutivas (outubro - maio). A captura de indivíduos jovens ocorreu sazonalmente, principalmente entre os meses de agosto e outubro (Figura 7).

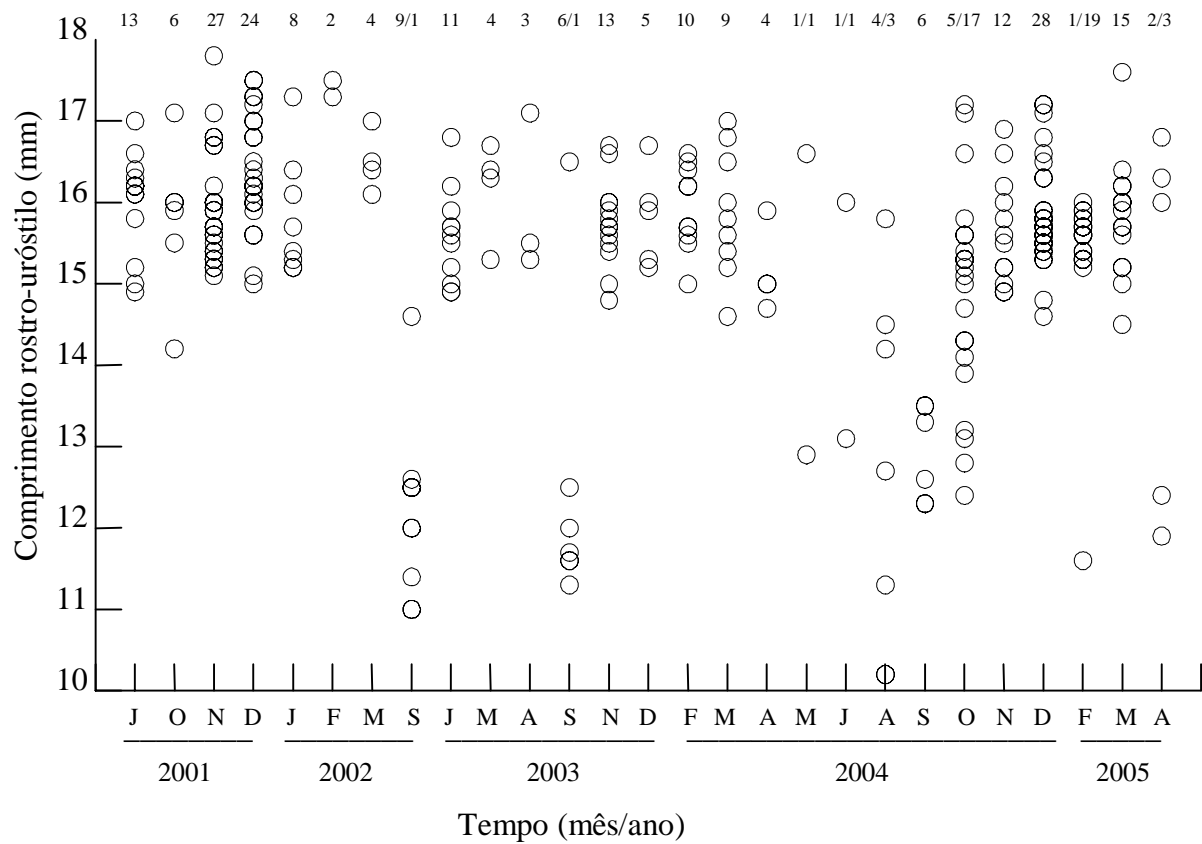


Figura 7. Distribuição do comprimento rostro-uróstilo (CRU) dos indivíduos de *Colostethus* sp. ao longo dos meses de estudo. Os números acima do gráfico indicam o número de jovens/adultos. Os adultos são os indivíduos maiores que 14 mm.

Uma maior atividade reprodutiva de *E. hahneli* foi observada entre maio e setembro (C. Keller, dados não publicados). Os adultos foram capturados ao longo dos meses do ano, no entanto, mais de 70% dos indivíduos foram capturados entre março e setembro. Os jovens foram capturados entre setembro e novembro (Figura 8).

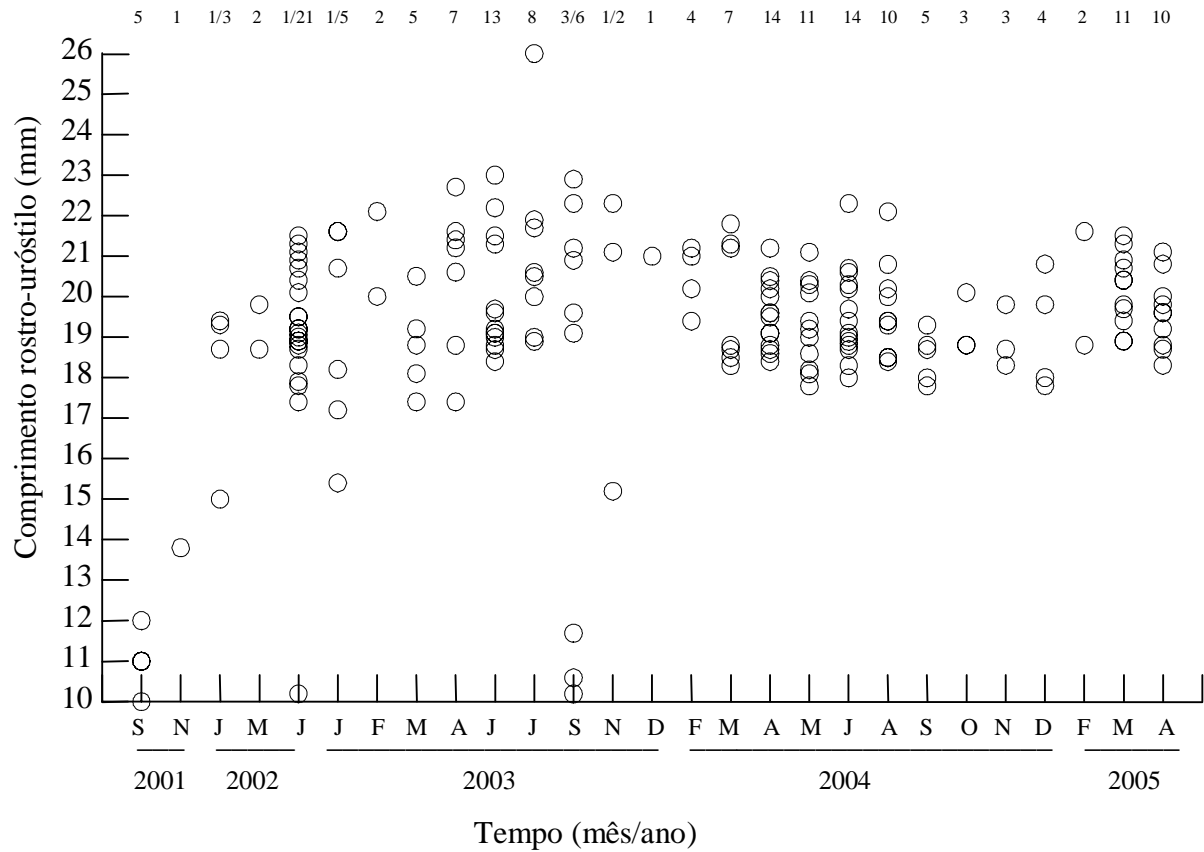


Figura 8. Distribuição do comprimento rostro-uróstilo (CRU) dos indivíduos de *Epipedobates hahneli* ao longo dos meses de estudo. Os números acima do gráfico indicam o número de jovens/adultos. Os adultos são os indivíduos maiores que 17 mm.

Embora os indivíduos adultos de *E. trivittatus* aparentemente ocorram ao longo do ano, houve uma maior captura entre os meses de novembro e abril. A captura de jovens ocorreu todos os meses ao longo do ano, mas o maior número de capturas ocorreu entre os meses de março e agosto (Figura 9).

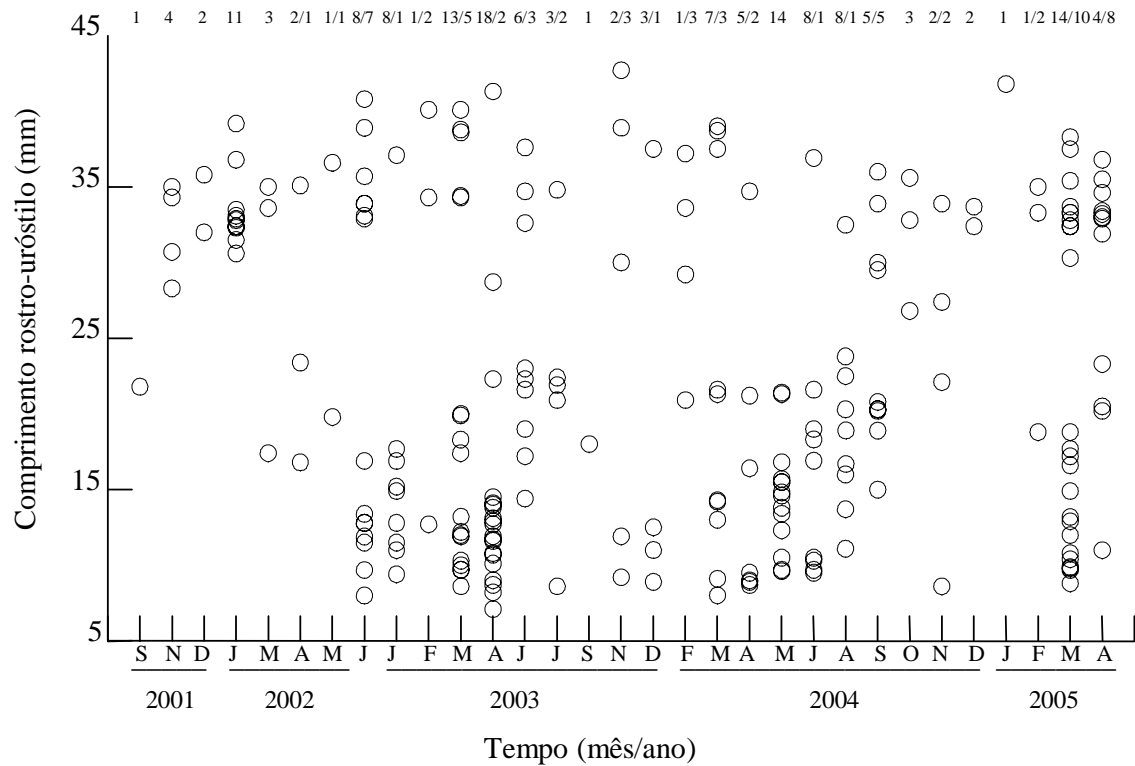


Figura 9. Distribuição do comprimento rostro-uróstilo (CRU) dos indivíduos de *Epipedobates trivittatus* ao longo dos meses de estudo. Os números acima do gráfico indicam o número de jovens/adultos. Os adultos são os indivíduos maiores que 25 mm.

TAXA DE RECAPTURA

Do total de fêmeas de *Colostethus caeruleodactylus* marcadas na temporada reprodutiva I, duas (16,7%) foram recapturadas na temporada reprodutiva II (Tabela 2). O número de machos de *Colostethus caeruleodactylus* recapturados variou de 1 a 7 (6,7 - 18,9%). Tanto machos como fêmeas foram recapturados apenas em temporadas reprodutivas subsequentes (Tabela 2).

Tabela 2. Dados de captura-recaptura para *Colostethus caeruleodactylus* de 2002 a 2005. Nr = número indivíduos recapturados nas temporadas reprodutivas subsequentes; Nc = número de indivíduos marcados em cada temporada reprodutiva.

Fêmeas				Machos			
		Nr	Nc			Nr	Nc
Temporada reprodutiva*	II	III		Temporada reprodutiva*	II	III	
I	2	0	12	I	7	0	37
II		0	09	II		1	15
III			14	III			30
Total			45	Total			90

* Temporada reprodutiva I = outubro de 2002 a maio de 2003; Temporada reprodutiva II = outubro de 2003 a maio de 2004 e Temporada reprodutiva III = outubro de 2004 a abril de 2005.

Do total de fêmeas de *Colostethus nidicola* marcadas na temporada reprodutiva I, apenas uma (5,6%) foi recapturada na temporada reprodutiva II (Tabela 3) e das marcadas na temporada reprodutiva II, duas (11,1%) foram recapturadas na temporada reprodutiva III e duas (11,1%) na IV. Do total de machos de *Colostethus nidicola* marcados na temporada reprodutiva I, dois (5,6%) foram recapturados da temporada reprodutiva II e um (2,8%) na III; dos marcados na temporada reprodutiva II, três (8,6%) foram recapturados na temporada III; e dos marcados na temporada reprodutiva III, dois (8,7%) foram recapturados na temporada IV (Tabela 3).

Tabela 3. Dados de captura-recaptura para *Colostethus nidicola* de 2001 a 2005. Nr = número de indivíduos recapturados nas temporadas reprodutivas subseqüentes; Nc = número de indivíduos marcados em cada temporada reprodutiva.

Fêmeas					Machos						
		Nr			Nc			Nr			Nc
Temporada reprodutiva*	II	III	IV			Temporada reprodutiva*	II	III	IV		
I	1	0	0	18		I	2	1	0	36	
II		2	2	18		II		3	0	35	
III			0	14		III			2	23	
IV				13		IV				16	
Total				62		Total				109	

* Temporada reprodutiva I = outubro de 2001 a maio de 2002; Temporada reprodutiva II = outubro de 2002 a maio de 2003; Temporada reprodutiva III = outubro de 2003 a maio de 2004 e Temporada reprodutiva IV = outubro de 2004 a abril de 2005.

Nenhuma fêmea de *Colostethus* sp. foi recapturada nas temporadas reprodutivas subseqüentes (Tabela 4). Do total de machos marcados na temporada reprodutiva I, 12 (44,4%) foram recapturados na temporada reprodutiva II; dos marcados na temporada reprodutiva II, cinco (31,3%) foram recapturados na temporada reprodutiva III e um (6,3%) na IV; dos marcados na temporada reprodutiva III, oito (26,7%) foram recapturados na temporada reprodutiva IV (Tabela 4).

Tabela 4. Dados de captura-recaptura para *Colostethus* sp. de 2001 a 2005. Percentagem de recaptura = % de indivíduos recapturados nas temporadas reprodutivas subseqüentes; Nc = número de indivíduos marcados em cada temporada reprodutiva.

Fêmeas					Machos						
		Nr			Nc			Nr			Nc
Temporada reprodutiva*	II	III	IV			Temporada reprodutiva*	II	III	IV		
I	0	0	0	35		I	12	0	0	27	
II		0	0	03		II		5	1	16	
III			0	06		III			8	30	
IV				18		IV				51	
Total				62		Total				124	

* Temporada reprodutiva I = outubro de 2001 a maio de 2002; Temporada reprodutiva II = outubro de 2002 a maio de 2003; Temporada reprodutiva III = outubro de 2003 a maio de 2004 e Temporada reprodutiva IV = outubro de 2004 a abril de 2005.

DISCUSSÃO

DIMORFISMO SEXUAL

O dimorfismo sexual encontrado em *Colostethus caeruleodactylus*, *C. nidicola* e *Colostethus* sp. corresponde ao padrão observado em espécies de dendrobatídeos. Em geral, as fêmeas de dendrobatídeos são maiores que os machos (e.g., Aichinger, 1991; Dixon & Rivero-Blanco, 1985; Myers et al., 1978; Sexton, 1960), com exceção de *Nephelobates alboguttatus* (Bonilla & La Marca, 1996), com os machos são maiores que as fêmeas. O número de fêmeas capturadas foi igual ou menor que 50% em comparação ao número de machos capturados em todas as espécies do estudo. No entanto, isto não indica uma razão sexual diferente, mas, provavelmente, o efeito da detectabilidade diferencial, pois os machos vocalizam, e sua localização é mais fácil que a localização de fêmeas.

VARIAÇÃO ANUAL NA DENSIDADE E RELAÇÃO COM A PRECIPITAÇÃO

A precipitação é um importante fator ambiental influenciando as populações de anfíbios (e.g., Duellman, 1995; Gascon, 1991b; Meyer et al., 1998; Pechmann et al., 1989), mas não influenciou o número de adultos capturados nas três espécies de *Colostethus* neste estudo. Este padrão difere de outras espécies de anuros terrestres (Toft et al., 1982), onde um maior volume de chuvas na estação reprodutiva precedente influenciou negativamente o número de jovens que emergiram na estação seca subsequente. O número de indivíduos reproduzindo de *Bufo marinus* e *B. granulosis goeldii* (Bayliss, 1996; Galatti, 1996), diminuiu com o aumento das chuvas. Estas espécies forrageiam principalmente nas áreas longe dos corpos d'água, o que pode influenciar as taxas de captura nos locais de reprodução.

PADRÃO SAZONAL NO RECRUTAMENTO JUVENIL E REPRODUÇÃO

Embora se acredite que os ambientes tropicais são climaticamente uniformes, mudanças sazonais na quantidade de chuva são comuns, revelando um padrão dominante de estações

seca e chuvosa (Fisch et al., 1998; Zeng, 1999). Espécies de dendrobatídeos encontradas em ambientes sazonais, restringem suas atividades reprodutivas, como vocalização, acasalamento e/ou transporte de girinos, à estação chuvosa, pois esta estação provê locais com alta umidade, apropriados para o desenvolvimento de ovos em ninhos terrestres (Aichinger, 1987; 1992; Bourne et al., 2001; Dixon & Rivero-Blanco, 1985; Donnelly, 1989; Fandiño et al., 1997; Gascon, 1991a; Lima et al., 2002; Praderio & Robinson, 1990; Pröhl, 1997; Toft & Duellman, 1979; Wells, 1980a). Os únicos exemplos conhecidos de reprodução ao longo de todo o ano em dendrobatídeos são os de *E. femoralis* e *C. marchesianus*, encontrados em Santa Cecília, Equador, onde não existe um período seco marcante (Crump, 1974).

Houve sazonalidade na captura de indivíduos adultos de *C. caeruleodactylus*, *C. nidicola* e *Colostethus* sp., com maior número de indivíduos capturados na estação chuvosa, coincidindo com os dados de trabalhos anteriores, que encontraram para as três espécies de *Colostethus* um maior número de desovas entre os meses de janeiro e março (Guida et al., 2002; Guida et al., 2001; Lima et al., 2002). Os jovens de *C. caeruleodactylus* foram capturados principalmente entre os meses de junho e setembro, enquanto os de *C. nidicola*, principalmente entre os meses de março e junho, e os de *Colostethus* sp., principalmente entre os meses de agosto e outubro. Embora o período reprodutivo coincida parcialmente entre as duas espécies que têm desenvolvimento dos girinos na água (*C. caeruleodactylus* e *Colostethus* sp.), existe um deslocamento temporal no recrutamento juvenil entre estas duas espécies e *C. nidicola*, a espécie que têm desenvolvimento dos girinos em ninhos terrestres (Caldwell & Lima, 2003). Não existem estudos sobre o comportamento reprodutivo de *Epipedobates hahneli*. A captura dos machos adultos ocorreu entre junho e setembro, o que sugere uma maior atividade reprodutiva, já que os machos são encontrados principalmente quando vocalizam. Não foi possível determinar o período de recrutamento dos jovens de *E. hahneli* devido ao baixo número de jovens capturado.

Na Amazônia peruana, a área de vida de *Epipedobates trivittatus* foi estimada entre 4 e 156 m² (Roithmair, 1994). O número de adultos encontrados em meu estudo foi baixo, podendo indicar que a área de vida da população é maior que a encontrada na Amazônia peruana. *E. trivittatus* foi a única espécie em que o número de jovens capturado foi maior que o de adultos. A grande maioria dos jovens de *E. trivittatus* capturada dentro das áreas de estudo já tinha o tamanho dos adultos de *Colostethus*, sugerindo que nas espécies cujos girinos desenvolvem na água (*C. caeruleodactylus* e *Colostethus* sp.), existe uma restrição de tamanho para a exploração de ambientes afastados de corpos d'água (ver Figura 1).

De maneira geral tem sido sugerido que as espécies de dendrobatídeos alcançam a maturidade sexual no primeiro ano de vida (Donnelly, 1989; Juncá, 1998; Moreira & Lima, 1991; Toft et al., 1982), poucos meses após a metamorfose. Nossos dados indicam que os indivíduos atingem o tamanho adulto em 6-9 meses após a metamorfose, considerando que a média do tamanho dos jovens de *Colostethus* aumenta ao longo dos meses. No entanto, a redução progressiva do número de capturas de jovens a partir dos meses que ocorre o maior número de metamórficos (julho-agosto) também reflete a alta mortalidade a que os jovens estão sujeitos (e.g., Berven, 1988; Licht, 1974; Williamson & Bull, 1996).

VANTAGENS E DESVANTAGENS DO MÉTODO DE CORTE DOS DEDOS

Embora o corte das falanges seja um procedimento muito invasivo, é um método de marcação muito usado em estudos demográficos de anfíbios (e.g., Castanet et al., 2000; Lima et al., 2001). Tatuagens (Measey, 2001), anilhas (Neckel-Oliveira, 2002), “pit tags (Passive Integrated Transponders)” (Ott & Scott, 1999), fotografia (Doody, 1995), pinturas (Simon & Bissinger, 1983) e pigmentos fluorescentes (Schlaepfer, 1998) são métodos eficientes de marcação individual, mas foram inadequados para este estudo com *Colostethus*. As três espécies de *Colostethus* são menores que 20 mm, os padrões de coloração são muito semelhantes entre os indivíduos e não possuem marcas individuais que permitam diferenciá-los. Fotografias

poderiam ter sido usadas para identificar os indivíduos das duas espécies de *Epipedobates*, mas foi decidido manter o mesmo tipo de marcação para todas as espécies do estudo.

Um pressuposto chave em estudos de marcação e recaptura é que a marcação não deve afetar a probabilidade de sobrevivência do indivíduo marcado ou a probabilidade de uma subsequente recaptura. Parris e McCarthy (2001) sugeriram que o corte das falanges reduz de 6 a 18% a taxa de retorno (probabilidade de recapturar um indivíduo vivo) de um indivíduo a cada dedo cortado. No entanto, outros estudos não detectaram efeitos sobre a taxa de recaptura (e.g., Lemckert, 1996). Em estudos de comportamento reprodutivo das três espécies de *Colostethus* realizados na área de estudo, os machos que fixaram territórios foram recapturados ao longo de toda a estação reprodutiva (4-6 meses). Os indivíduos marcados acasalaram várias vezes (Guida et al., 2002; Guida et al., 2001; Lima et al., 2002), indicando que as marcas aparentemente não têm forte efeito na sobrevivência a curto prazo e no padrão de atividade dos indivíduos. A aplicação da pomada cicatrizante diminui as chances de regeneração do corte ou infecções nos cortes (C. Díaz-Paniagua, comunicação pessoal). Não detectamos infecções por causa dos cortes e os dedos regenerados normalmente puderam ser diferenciados dos dedos normais.

TAXA DE RECAPTURA

De maneira geral, as espécies de anuros tropicais possuem uma estação reprodutiva mais prolongada, ficando mais expostas a uma maior probabilidade de predação, o que, conseqüentemente, diminuiria a taxa de sobrevivência destas espécies (Duellman & Trueb, 1994). Os poucos estudos realizados sobre sobrevivência de espécies de anuros em ambientes tropicais, revelaram uma variação muito grande nas taxas de recaptura. Estudos realizados nas savanas amazônicas de Alter do Chão, Pará, estimaram que cerca de 31% de machos adultos de *Bufo granulosus goeldii* (Galatti, 1996) e que 25-28% das fêmeas e 25-54% dos machos de *B. marinus* (Bayliss, 1996) sobreviveram até a segunda estação reprodutiva. Ao contrário das savanas, os estudos realizados com espécies de floresta estimaram taxas de recaptura mais

baixas. 15% das fêmeas e 21% dos machos de *Hyla boans* (Magnusson et al., 1999), 15% dos indivíduos de *Leptodactylus pentadactylus* (Galatti, 1992), e 7% dos machos de *Phyllomedusa tarsius* (Neckel-Oliveira, 2002) sobrevivem até a próxima estação reprodutiva. As espécies estudadas nas savanas amazônicas apresentaram uma sobrevivência tão alta quanto a encontrada em espécies de áreas temperadas, provavelmente, porque estes ambientes são semelhantes entre si, apresentando um regime de chuvas restrito a poucos meses e um período de seca marcante.

As taxas de recaptura entre temporadas reprodutivas variaram entre as três espécies de *Colostethus* e entre os sexos neste estudo. A taxa de recaptura das fêmeas de *C. caeruleodactylus* foi semelhante à taxa de recaptura dos machos. No entanto, as fêmeas não foram recapturadas em nenhuma das temporadas reprodutivas subsequentes à primeira captura, enquanto que alguns machos foram recapturados em algumas temporadas subsequentes à primeira captura. Fêmeas e machos de *C. nidicola* foram recapturados nas temporadas subsequentes à primeira captura, no entanto, a taxa de recaptura das fêmeas foi maior que a dos machos. As fêmeas de *Colostethus* sp. não foram recapturadas nas temporadas subsequentes, enquanto que os machos foram recapturados em algumas das temporadas subsequentes à primeira captura, com uma taxa de recaptura de até 44,4%. Esperaríamos encontrar menores taxas de recaptura nos machos, pois estes estão mais expostos a predação durante a vocalização.

Vários estudos detectaram territorialidade em machos e/ou em fêmeas de dendrobatídeos (e.g., Hermans et al., 2002; McVey et al., 1981; Roithmair, 1992), mas as causas para o comportamento territorial podem variar muito entre os sexos (p.e., Haase & Pröhl, 2002). As diferenças entre as taxas de recaptura de fêmeas e de machos nas três espécies de *Colostethus* estão, possivelmente, relacionados a diferenças no comportamento territorial. Além disso, diferenças nas taxas de recaptura entre os sexos podem ser explicadas por detectabilidade diferencial nas capturas, já que a detecção de machos é mais fácil que a de fêmeas. Estudos baseados no comportamento reprodutivo indicam que machos de *Colostethus caeruleodactylus* e de *Colostethus* sp. são fiéis ao seu território, permanecendo no mesmo local ao longo dos 4

a 6 meses de reprodução (Guida et al., 2001; Lima et al., 2002). Machos de *Colostethus nidicola* não fixam territórios por longos períodos, mas as fêmeas são mais fiéis às suas áreas de vida (Guida et al., 2002).

Nenhum estudo prévio estimou as taxas de recaptura para espécies de dendrobatídeos, mas estudos baseados no tamanho dos indivíduos capturados durante o ano revelaram que as espécies *Colostethus stepheni* e *C. marchesianus* (Juncá, 1998; Moreira & Lima, 1991), *Dendrobates pumilio* (Donnelly, 1989) e *C. nubicola* (Toft et al., 1982) seriam essencialmente anuais, pois estas espécies apresentam um alto recrutamento juvenil, que em geral indica uma baixa taxa de sobrevivência dos indivíduos adultos. As baixas taxas de recaptura encontradas neste estudo para *Colostethus caeruleodactylus* e *C. nidicola* sugerem que a maioria dos machos destas populações não sobrevive até a segunda estação reprodutiva. No entanto, machos de *Colostethus* sp. têm uma taxa de recaptura semelhante àquela encontrada em espécies temperadas e em áreas de savana amazônica, indicando que grande parte dos adultos sobrevive até, pelo menos, a segunda estação reprodutiva. Nossos resultados mostraram que as taxas de recaptura variaram entre espécies simpátricas e congênicas. Para o entendimento completo dessas diferenças nos padrões demográficos entre as espécies mais estudos de longo prazo devem ser realizados na Amazônia, para que generalizações possam ser feitas quanto ao padrão de sobrevivência dos anfíbios tropicais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aichinger, M. 1987. Annual activity patterns of anurans in a seasonal Neotropical environment. *Oecologia* 71:583-592.
- Aichinger, M. 1991. Tadpole transport in relation to rainfall, fecundity and body size in five species of poison-dart frogs from Amazonian Peru. *Amphibia-Reptilia* 12(1991):49-55.
- Aichinger, M. 1992. Fecundity and breeding sites of an anuran community in a seasonal tropical environment (Panguana, Peru). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 27(1):9-18.
- Bayliss, P. 1996. The ecology of post-metamorphic *Bufo marinus* in Central Amazonian savanna, Brazil. PhD. University of Queensland, Australia. 315 pp.
- Belden, L. K., E. L. Wildy & A. R. Blaustein. 2002. Growth, survival and behaviour of larval long-toed salamanders (*Ambystoma macrodactylum*) exposed to ambient levels of UV-B radiation. *Journal of Zoology (London)* 251:473-479.
- Bertoluci, J. 1998. Annual patterns of breeding activity in Atlantic Rainforest anurans. *Journal of Herpetology* 32(4):607-611.
- Berven, K. A. 1988. Factors affecting variation in reproductive traits within a population of wood frogs (*Rana sylvatica*). *Copeia* 1988(3):605-615.
- Blair, W. F. 1960. A breeding population of the Mexican toad (*Bufo valliceps*) in relation to its environment. *Ecology* 41(1):165-174.
- Blaustein, A. R., D. G. Hokit, R. K. O'hara & R. A. Holt. 1994. Pathogenic fungus contributes to amphibian losses in the pacific northwest. *Biological Conservation* 67(3):251-254.
- Bonilla, J. P. & E. La Marca. 1996. Hábitos alimentarios de *Nephelobates alboguttatus* (Anura, Dendrobatidae) en una selva nublada andina de Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 44(2):827-833.
- Boone, M. D. & R. D. Semlitsch. 2002. Interactions of an insecticide with competition and pond drying in Amphibian communities. *Ecological Applications* 12(1):307-316.
- Bourne, G. R., A. C. Collins, A. M. Holder & C. L. Mccarthy. 2001. Vocal communication and reproductive behavior of the frog *Colostethus beebei* in Guyana. *Journal of Herpetology* 35(2):272-281.
- Brommer, J. E., H. Pietiäinen & H. Kolunen. 1998. The effect of age at first breeding on Ural owl lifetime reproductive success and fitness under cyclic food conditions. *Journal of Animal Ecology* 67:359-369.
- Brust, D. G. 1993. Maternal brood care by *Dendrobates pumilio*: a frog that feeds its young. *Journal of Herpetology* 27(1):96-98.
- Caldwell, J. P. 1987. Demographic and life history of two species of chorus frogs (Anura,

- Hylidae) in South Carolina. *Copeia* 1987(1):114-127.
- Caldwell, J. P. 1997. Pair bonding in spotted poison frogs. *Nature*. 385:211.
- Caldwell, J. P. & A. P. Lima. 2003. A new Amazonian species of *Colostethus* (Anura, Dendrobatidae) with a nidicolous tadpole. *Herpetologica* 59(2):219-234.
- Castanet, J., S. Pinto, M. M. Loth & M. Lamotte. 2000. Age, longevity and bone growth dynamics in *Nectophrynoides occidentalis* (Anuran, Bufonidae). *Annales des Sciences Naturelles - Zoologie et Biologie Animale* 21(1):11-17.
- Caughley, G. & A. R. E. Sinclair. 1994. *Wildlife ecology and management*. Blackwell Scientific Publications. Boston. 334 pp.
- Crump, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History, University of Kansas* 61:1-68.
- Daugherty, C. H. & A. L. Sheldon. 1982. Age determination, growth, and life history of a montana population of the tailed frog (*Ascaphus truei*). *Herpetologica* 38(4):461-468.
- Delgado, M. J., P. Gutierrez & M. Alonso-Sedate. 1990. Annual ovarian cycle and plasma levels of 17B-estradiol in the frog *Rana perezii*. *Physiological Zoology* 63(2):373-387.
- Dennis, B. & M. L. Taper. 1994. Density-dependence in time-series observations of natural-populations: estimation and testing. *Ecological Monographs* 64(2):205-224.
- Dixon, J. R. & C. Rivero-Blanco. 1985. A new dendrobatid frog (*Colostethus*) (Anura, Dendrobatidae) from Venezuela with notes on its natural history and that of related species. *Journal of Herpetology* 19(2):177-184.
- Dobson, F. S. & M. K. Oli. 2001. The demographic basis of population regulation in Columbian ground squirrels. *The American Naturalist* 158(3):236-247.
- Donnelly, M. A. 1989. Reproductive phenology and age structure of *Dendrobates pumilio* in Northeastern Costa Rica. *Journal of Herpetology* 23(4):362-367.
- Donnelly, M. A. & C. Guyer. 1994. Patterns of reproduction and habitat use in an assemblage of Neotropical hylid frogs. *Oecologia* 98(3/4):291-302.
- Doody, J. S. 1995. A photographic mark-recapture method for patterned amphibians. *Herpetological Review* 26(1):19-21.
- Duellman, W. E. 1992. Reproductive strategies of frogs. *Scientific American*. 267:58-65.
- Duellman, W. E. 1995. Temporal fluctuations in abundances of anuran amphibians in a seasonal Amazonian rainforest. *Journal of Herpetology* 29(1):13-21.
- Duellman, W. E. & L. Trueb. 1994. *Biology of Amphibians*. The John Hopkins University Press. Baltimore, Maryland. 670 pp.
- Efford, M. 2004. Density estimation in live-trapping studies. *Oikos* 106(3):598-610.

- Fandiño, M. C., H. Lüddecke & A. Amézquita. 1997. Vocalisation and larval transportation of male *Colostethus subpunctatus* (Anura, Dendrobatidae). *Amphibia-Reptilia* 18(1):39-48.
- Fellers, G. M. & C. A. Drost. 1993. Disappearance of the cascades frog *Rana cascadae* at the southern end of its range, California, USA. *Biological Conservation* 65:177-181.
- Fisch, G., J. A. Marengo & C. A. Nobre. 1998. Uma revisão geral sobre o clima da Amazônia. *Acta Amazonica* 28(2):101-126.
- Fogarty, J. H. & F. J. Vilella. 2002. Population dynamics of *Eleutherodactylus coqui* in Cordillera Forest Reserves on Puerto Rico. *Journal of Herpetology* 36(2):193-201.
- Galatti, U. 1992. Population biology of the frog *Leptodactylus pentadactylus* in a Central Amazonian rainforest. *Journal of Herpetology* 26(1):23-31.
- Galatti, U. 1996. Condição nutricional, reprodução e dinâmica populacional de *Bufo granulatus goeldii* (Amphibia) em uma área de savana nas margens do Rio Tapajós, Pará, Brasil. PhD. Ecologia. INPA, Manaus-AM. 120 pp.
- Gascon, C. 1991a. Population- and community-level analysis of species occurrences of Central Amazonian rain-forest tadpoles. *Ecology* 72(2):1731-1746.
- Gascon, C. 1991b. Breeding of *Leptodactylus knudseni*: responses to rainfall variation. *Copeia* 1991(1):248-252.
- Guida, V. M. L., P. Colombo, A. P. Lima & C. Keller. 2002. Padrão anual e diário de atividade reprodutiva, comportamento territorial e reprodutivo de uma nova espécie de *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) com desenvolvimento direto do girino no ninho. XI Jornada de Iniciação Científica do PIBIC/INPA, Manaus. 70-71.
- Guida, V. M. L., A. P. Lima & C. Keller. 2001. Aspectos da biologia, o êxito reprodutivo, a dieta e a seleção sexual de *Colostethus caeruleodactylus*: a recém descrita espécie de *Colostethus* da Amazônia Central. X Jornada de Iniciação Científica do PIBIC/INPA, Manaus. 117-118.
- Haase, A. & H. Pröhl. 2002. Female activity patterns and aggressiveness in the strawberry poison frog *Dendrobates pumilio* (Anura, Dendrobatidae). *Amphibia-Reptilia* 23(2):129-140.
- Häkkinen, J., S. Pasanen & J. V. K. Kukkonen. 2001. The effects of solar UV-B radiation on embryonic mortality and development in three boreal anurans (*Rana temporaria*, *Rana arvalis* and *Bufo bufo*). *Chemosphere* 44:441-446.
- Hermans, K., R. Pinxten & M. Eens. 2002. Territorial and vocal behaviour in a captive dart-poison frog, *Epipedobates tricolor* Boulenger, 1899 (Anura, Dendrobatidae). *Belgian Journal of Zoology* 132(2):105-109.
- Hero, J.-M. 1989. A simple code for toe clipping anurans. *Herpetological Review* 20:66-67.
- Hero, J.-M., S. E. Williams & W. E. Magnusson. 2005. Ecological traits of declining amphibians

- in upland areas of eastern Australia. *Journal of Zoology (London)* 267:221-232.
- Jehle, R., W. Hödl & A. Thonke. 1995. Structure and dynamics of central European amphibian populations: a comparison between *Triturus dobrogicus* (Amphibia, Urodela) and *Pelobates fuscus* (Amphibia, Anura). *Australian Journal of Ecology* 20:362-366.
- Jorgensen, C. B., K. Shakuntala & S. Vijayakumar. 1986. Body size, reproduction and growth in a tropical toad, *Bufo melanostictus*, with a comparison of ovarian cycles in tropical and temperate zone anurans. *Oikos* 46:379-389.
- Juncá, F. A. 1998. Reproductive biology of *Colostethus stepheni* and *Colostethus marchesianus* (Dendrobatidae), with the description of a new anuran mating behavior. *Herpetologica* 54(3):377-387.
- Kelleher, K. E. & J. R. Tester. 1969. Homing and survival in the Manitoba toad, *Bufo hemiophrys*, in Minnesota. *Ecology* 50(6):1040-1048.
- Khonsue, W., M. Matsui & Y. Misawa. 2002. Age determination of Daruma pond frog, *Rana porosa* brevipoda from Japan towards its conservation (Amphibia: Anura). *Amphibia-Reptilia* 23(3):259-268.
- Lacy, R. C. 1993. VORTEX: A Computer simulation model for population viability analysis. *Wildlife Research* 20(1):45-65.
- Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert & D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62(1):67-118.
- Lemckert, F. 1996. Effects of toe-clipping on the survival and behaviour of the Australian frog *Crinia signifera*. *Amphibia-Reptilia* 17:287-290.
- Licht, L. E. 1974. Survival of embryos, tadpoles, and adults of the frogs *Rana aurora aurora* and *Rana pretiosa pretiosa* sympatric in southwestern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 52:613-627.
- Lima, A. P., J. P. Caldwell & G. M. Biavati. 2002. Territorial and reproductive behavior of an Amazonian dendrobatid frog, *Colostethus caeruleodactylus*. *Copeia* 2002(1):44-51.
- Lima, F. N., C. Keller & A. P. Lima. 2002. Aspectos da biologia e do comportamento de uma nova espécie de *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) da margem direita do Rio Amazonas. XI Jornada de Iniciação Científica do PIBIC/INPA, Manaus. 58-59.
- Lima, V., J. W. Arntzen & N. M. Ferrand. 2001. Age structure and growth pattern in two populations of the golden-striped salamander *Chioglossa lusitanica* (Caudata, Salamandridae). *Amphibia-Reptilia* 22(1):55-68.
- Limerick, S. 1980. Courtship behavior and oviposition of the poison-arrow frog *Dendrobates*

- pumilio* (Anura, Dendrobatidae). *Herpetologica* 36(1):69-71.
- Magnusson, W. E., A. P. Lima, J.-M. Hero & M. C. Araújo. 1999. The rise and fall of a population of *Hyla boans*: reproduction in a Neotropical gladiator frog. *Journal of Herpetology* 33(4):647-656.
- Martins, M. 1988. Biologia reprodutiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima (Amphibia, Anura). *Revista Brasileira de Biologia* 48(4):969-977.
- Matthews, K. R., K. L. Pope, H. K. Preisler & R. A. Knapp. 2001. Effects of nonnative trout on Pacific Treefrogs (*Hyla regilla*) in the Sierra Nevada. *Copeia* 2001(4):1130-1137.
- Mcvey, M. E., R. G. Zahary, D. Perry & J. Macdougall. 1981. Territoriality and homing behavior in the poison dart frog (*Dendrobates pumilio*). *Copeia* 1981(1):1-8.
- Measey, G. J. 2001. Growth and ageing of feral *Xenopus laevis* (Daudin) in South Wales, UK. *Journal of Zoology (London)* 254:547-555.
- Meyer, A. H., B. R. Schmidt & K. Grossenbacher. 1998. Analysis of three amphibian populations with quarter-century long time-series. *Proceedings of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences* 265:523-528.
- Moreira, G. & A. P. Lima. 1991. Seasonal patterns of juvenile recruitment and reproduction in four species of leaf litter frogs in Central Amazônia. *Herpetologica* 47(3):295-300.
- Morrison, C., J.-M. Hero & J. Browning. 2004. Altitudinal variation in the age at maturity, longevity, and reproductive lifespan of anurans in subtropical Queensland. *Herpetologica* 60(1):34-44.
- Myers, C. W. & J. W. Daly. 1983. Dart-poison frogs. *Scientific American*:97-104.
- Myers, C. W., J. W. Daly & B. Malkin. 1978. A dangerously toxic new frog *Phyllobates terribilis* used by Embera Indians of western Colombia, with discussion of blowgun fabrication and dart poisoning. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 161(2):307-365.
- Neckel-Oliveira, S. 2002. Efeitos da alteração do habitat na dinâmica reprodutiva de *Phyllomedusa tarsius* (Amphibia, Anura) na Amazônia Central. PhD. Ecologia. INPA, Manaus-AM. 137 pp.
- Oli, M. K. & F. S. Dobson. 2003. The relative importance of life-history variables to population growth rate in mammals: Cole's prediction revisited. *The American Naturalist* 161(3):422-440.
- Ott, J. A. & D. E. Scott. 1999. Effects of toe-clipping and PIT-tagging on growth and survival in metamorphic *Ambystoma opacum*. *Journal of Herpetology* 33(2):344-348.
- Parris, K. M. & M. A. McCarthy. 2001. Identifying effects of toe clipping on anuran return rates:

- the importance of statistical power. *Amphibia-Reptilia* 22(3):275-289.
- Pechmann, J. H. K., D. E. Scott, J. W. Gibbons & R. D. Semlitsch. 1989. Influence of wetland hydroperiod on diversity and abundance of metamorphosing juvenile amphibians. *Wetlands Ecology and Management* 1(1):3-11.
- Pechmann, J. H. K., D. E. Scott, R. D. Semlitsch, J. P. Caldwell, L. J. Vitt & J. W. Gibbons. 1991. Declining amphibians populations: the problem of separating human impacts from natural fluctuations. *Science* 253:892-895.
- Possingham, H. P. & I. Davies. 1994. ALEX: A Model for the viability analysis of spatially structured populations. *Biological Conservation* 73:143-150.
- Pounds, J. A. & M. L. Crump. 1994. Amphibian decline and climate disturbance: the case of the Golden toad and the Harlequin frog. *Conservation Biology* 8(1):72-85.
- Praderio, M. J. & M. D. Robinson. 1990. Reproduction in the toad *Colostethus trinitatus* (Anura, Dendrobatidae) in a northern Venezuela seasonal environment. *Journal of Tropical Ecology* 6:333-341.
- Pröhl, H. 1997. Patrón reproductivo en *Dendrobates pumilio* (Anura, Dendrobatidae). *Revista de Biología Tropical* 45(4):1669-1676.
- Pröhl, H. & W. Hödl. 1999. Parental investment, potential reproductive rates, and mating system in the strawberry dart-poison frog *Dendrobates pumilio* (Anura, Dendrobatidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46(4):215-220.
- Rastogi, R. K., L. Iela, G. Delrio, M. D. Meglio, A. Russo & G. Chieffi. 1978. Environmental influence on testicular activity in the green frog, *Rana esculenta*. *The Journal of Experimental Zoology* 206:49-64.
- Richter, S. C. & R. A. Seigel. 2002. Annual variation in the population ecology of the endangered Gopher Frog, *Rana sevosia* Goin and Netting. *Copeia* 2002(4):962-972.
- Ritke, M. E., J. G. Babb & M. K. Ritke. 1992. Temporal patterns of reproductive activity in the gray treefrog (*Hyla chrysoscelis*). *Journal of Herpetology* 26(1):107-111.
- Roithmair, M. E. 1992. Territoriality and male mating success in the dart-poison frog, *Epipedobates femoralis* (Dendrobatidae, Anura). *Ethology* 92:331-343.
- Roithmair, M. E. 1994. Male territoriality and female mate selection in the dart-poison frog, *Epipedobates trivittatus* (Dendrobatidae, Anura). *Copeia* 1994(1):107-115.
- Salvador, A. & L. M. Carrascal. 1990. Reproductive phenology and temporal patterns of mate access in Mediterranean anurans. *Journal of Herpetology* 24(4):438-441.
- Schlaepfer, M. A. 1998. Use of a fluorescent marking technique on small terrestrial anurans. *Herpetological Review* 29(1):25-26.

- Schmidt, B. R. 2003. Count data, detection probabilities, and the demography, dynamics, distribution, and decline of amphibians. *Comptus Rendus de L'Academie des Sciences Serie III - Sciences de La Vie* 326:S119-S124.
- Schmidt, B. R. & B. R. Anholt. 1999. Analysis of survival probabilities of female common toads, *Bufo bufo*. *Amphibia-Reptilia* 20:97-108.
- Sexton, O. J. 1960. Some aspects of the behavior and of the territory of a dendrobatid frog, *Prosterapis trinitatis*. *Ecology* 41(1):107-115.
- Simon, C. A. & B. E. Bissinger. 1983. Paint marking lizards: does the color affect survivorship? *Journal of Herpetology* 17(2):184-186.
- Sinsch, U. 1988. Seasonal changes in the migratory behaviour of the toad *Bufo bufo*: direction and magnitude of movements. *Oecologia* 76:390-398.
- Smith, D. C. 1987. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis. *Ecology* 68(2):344-350.
- Sredl, M. J. & J. P. Collins. 1992. The interaction of predation, competition, and habitat complexity in structuring an amphibian community. *Copeia* 1992(3):607-614.
- Stewart, M. M. 1995. Climate driven population fluctuations in rain forest frogs. *Journal of Herpetology* 29(3):437-446.
- Summers, K. 1989. Sexual selection and intra-female competition in the green poison-dart frog, *Dendrobates auratus*. *Animal Behaviour* 37:797-805.
- Toft, C. A. 1980. Seasonal variation in populations of Panamanian litter frogs and their prey: a comparison of wetter and drier sites. *Oecologia* 47:34-38.
- Toft, C. A. & W. E. Duellman. 1979. Anurans of the lower rio Lullapichis, Amazonian Peru: a preliminary analysis of community structure. *Herpetologica* 35(1):71-77.
- Toft, C. A., A. S. Rand & M. Clark. 1982. Population dynamics and seasonal recruitment in *Bufo typhonius* and *Colostethus nubicola* (Anura). 397-403. In: D. M. WINDSOR (Eds.). *The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-Term Changes*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- Turner, F. B. 1960. Tests of randomness in recaptures of *Rana p. pretiosa*. *Ecology* 41(1):237-239.
- Wells, K. D. 1978. Courtship and parental behavior in a Panamanian poison-arrow frog (*Dendrobates auratus*). *Herpetologica* 31(2):148-155.
- Wells, K. D. 1980a. Behavioral ecology and social organization of a dendrobatid frog (*Colostethus inguinalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6:199-209.
- Wells, K. D. 1980b. Social behavior and communication of a dendrobatid frog (*Colostethus*

- trinitatis*). *Herpetologica* 36(2):189-199.
- Weygoldt, P. 1987. Evolution of parental care in dart poison frogs (Amphibia, Anura, Dendrobatidae). *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 25(1):21-67.
- Wilbur, H. M. 1987. Regulation of structure in complex-systems: experimental temporary pond communities. *Ecology* 68(5):1437-1452.
- Williamson, I. & C. M. Bull. 1996. Population ecology of the Australian frog *Crinia signifera*: adults and juveniles. *Wildlife Research* 23(3):249-266.
- Wissinger, S. A. & H. H. Whiteman. 1992. Fluctuation in a Rocky Mountain population of salamanders: anthropogenic acidification or natural variation. *Journal of Herpetology* 26(4):377-391.
- Zeng, N. 1999. Seasonal cycle and interannual variability in the Amazon hydrologic cycle. *Journal of Geophysical Research* 104(D8):9097-9106.