SECRETÁRIA
DE
PÓS-GRADUAÇÃO
I. B.

DIVERSIDADE E DENSIDADE DE ANUROS DE SERAPILHEIRA NUM GRADIENTE ALTITUDINAL NA MATA ATLÂNTICA COSTEIRA

Ariovaldo Antonio Giaretta

Este exemplar corresponde à redação final da tese defandida pelo (a) candidato (a) Ariovaldo Antonio Giaretta
e aprovada pela Comissão Julgadora.
13/05/99

Tese apresentada junto ao Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, para a obtenção do título de Doutor em Ciências, área Ecologia.

Orientador: Dr. João Vasconcellos Neto

Ecologia, Universidade Estadual de Campinas.

1912 103

Universidade Estadual de Campinas

Campinas, março de 1999

BIBLIOTECA

UNIDADE BC
N.º CHAMADA:
UNICAMP
G349d
V. Ex.
TOMBO BC/ 37880
PROC. 229/99
C D X
PREÇO R$ 11,00
DATA 11/06/99
N.º CPD

CM-00123998-6

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

Giaretta, Ariovaldo Antonio

G349d Diversidade e densidade de anuros de serapilheira num gradiente altitudinal na mata atlântica costeira/Ariovaldo Antonio Giaretta. -- Campinas, SP:[s.n.],1999.
140f.:ilus.

Orientador: João Vasconcellos Neto
Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.

1. Diversidade biológica. 2. Mata atlântica. 3. Anfíbios. I. Vasconcellos Neto, João. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Titulo.

Campinas, 13 de maio de 1999

BANCA EXAMINADORA

TITULARES:

Dr. *João Vasconcellos Neto* (Orientador) _____ Assinatura

Dr. *Ivan Sazima* _____ Assinatura

Dr. *Célio Fernando Baptista Haddad* _____ Assinatura

Dr. *Márcio Roberto da Costa Martins* _____ Assinatura

Dr. *Augusto Shynia Abe* _____ Assinatura

SUPLENTES:

Dr. *Ângelo Pires do Prado* _____ Assinatura

Dr. *Antonia Cecília Zacagnini do Amaral* _____ Assinatura

RESUMO

Aqui apresento e discuto dados sobre a diversidade e densidade de anuros de serapilheira ao longo de um gradiente altitudinal (0-1.000 m) em Ubatuba (SP). Amostrei a área em três transectos, com 64 parcelas cercadas (8 x 8 m) no verão e 32 no inverno. Considerei 11 faixas altitudinais, da planície ao topo dos morros. Em uma análise da diversidade β, considerei a presença/ausência das espécies em cada faixa altitudinal. Procurei por correlações entre 12 variáveis ambientais e a distribuição das oito espécies mais abundantes/dispersas utilizando a Análise de Correspondência Canônica (ACC). Procurei por evidências de interações interespecíficas pela análise de Covariância de Abundâncias. Avaliei o padrão de distribuição espacial dos indivíduos pelo Índice de Dispersão. Reconheci 21 espécies regulares na área (16 gêneros, 5 famílias). *Brachycephalus* sp. apresentou variação microgeográfica, principalmente em coloração. A riqueza estimada do verão foi maior que a do inverno; a diversidade não variou entre as estações em termos de índice. A riqueza decaiu a partir dos 550 m altitudinais. A dominância não se correlacionou com a altitude. Na baixada a riqueza foi maior (15 spp.) que nas áreas mais altas. *Eleutherodactylus parvus* foi abundante em todo o gradiente e dominante na encosta; *Brachycephalus* sp. só ocorreu a partir dos 450 m e dominou acima dos 750 m. A densidade e biomassa foram maiores no verão. A distribuição espacial dos indivíduos foi agregada, em ambas as estações. A densidade de *E. parvus* esteve positivamente correlacionada com a de três das espécies mais abundantes. A riqueza nas parcelas esteve positivamente correlacionada com a densidade total de indivíduos, com a de *E. parvus* e com a altura da camada de serapilheira. A densidade total do verão não se correlacionou com a altitude; a de *Brachycephalus* sp., sim. A ACC indicou que 31% da

variância total na distribuição das espécies pode ser explicada por três das variáveis ambientais, 23% pela altitude. Ubatuba é muito rica em gêneros e espécies de anuros de serapilheira. Os dados corroboraram o declínio esperado em riqueza com o aumento na altitude. A substituição de espécies ao longo do gradiente pode indicar preferências de hábitat de cada uma. A existência de corpos d'água para a reprodução provavelmente determina a maior riqueza da baixada. A queda na densidade no inverno pode ser reflexo da redução na umidade. A distribuição agregada dos indivíduos pode indicar áreas mais úmidas e estáveis neste parâmetro. O padrão de covariâncias positivas e a ampla sobreposição na distribuição altitudinal entre as espécies indicam que interações do tipo competição não determinam a distribuição espacial das espécies. As população *Brachycephalus* sp. podem estar isoladas umas das outras por terras mais baixas e zonas sazonalmente secas; para cada uma, os topos dos morros podem funcionar como 'ilhas', favorecendo a diferenciação.

ABSTRACT

Here I present and discuss data about the diversity and abundance of leaf-litter frogs along an altitudinal gradient (0-1.000 m) in Ubatuba, São Paulo, (Southeastern Brazil). I sampled the area in three transects, with 64 fenced plots (8 x 8 m) in the summer and 32 in the winter. I considered 11 altitudinal strips, from the plains to the top of the hills. In an analysis of β-diversity I considered the presence/absence of the species in each altitudinal strip. I looked for correlations between 12 environmental variables and the distribution of the eight more abundant/disperse species using the Canonical Correspondence Analysis (ACC). I looked for evidences of interspecific interactions through the analysis of Covariance of Abundances. I evaluated the pattern of spatial distribution of the frogs through the Index of Dispersion. I recognized 21 regular species in the area (16 genera, 5 families). *Brachycephalus* sp. presented microgeographic variation, mainly in coloration. The estimated richness of the summer was larger than that of winter; the diversity index did not vary among the seasons. The richness dropped only beyond 550 m. Dominance was not correlated with the altitude. In the coastal plains the richness was higher (15 spp.) than that of higher areas. *Eleutherodactylus parvus* was abundant in the whole gradient and dominant in the slope; *Brachycephalus* sp. was found only beyond 450 m and dominated above 750 m. Density and biomass were larger in the summer. The spatial distribution of the individuals was aggregated, in both seasons. The abundance of *E. parvus* correlated positively with that of the three most abundant species. The richness in the plots was positively correlated with the total density of individuals, with that of *E. parvus* and with the leave layer depth. The total density in the summer was not correlated with the elevation; that of *Brachycephalus* sp. was. The ACC indicated that 31% of the total variance in the

distribution of the species can be explained by three of the environmental variables, 23% by elevation. Ubatuba is very rich in genera and species of leaf-litter frogs. My data corroborated the expected decline in richness with increasing elevation. Species turnover along the gradient should indicate habitat preferences. In Ubatuba, the existence of bodies of water for reproduction should determine the higher richness in the coastal plains. The decrease in density in the winter may be reflecting the decrease in humidity. The aggregated distribution of the individuals may indicate areas with higher, and seasonally stable, humidity. The pattern of positive covariances and the wide overlap in the altitudinal distribution among the species indicate that, in the study area, interspecific competitive interactions do not determine the spatial distribution of the species. As a model of populational differentiation of *Brachycephalus* sp., I propose that the high parts of the hills work as 'islands' where each population is restricted from lower lands and seasonally drier zones.

DEDICATÓRIA

Dedico esta Tese a todos que *agem* em função da compreensão e da preservação da diversidade da vida na Terra.

À Kátia, minha esposa, conselheira e mãe dos meus filhos.

Aos meus pais, pela possibilidade de cursar a universidade.

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos colegas Ricardo Sawaya, Márcio Araújo, Glauco Machado, Renato Nunes e Hermes F. de Medeiros pela colaboração e companheirismo na execução dos trabalhos de campo. À Kátia G. Facure pelo incentivo e compartilhamento do conhecimento técnico e conceitual. Ao Dr. Adão J. Cardoso (*in memorian*) pelo incentivo e orientação nas primeiras fases da Tese. Ao Dr. João Vasconcellos Neto pela orientação nas questões relativas à defesa da Tese. À Fundação Florestal (SP) e à administração e funcionários do Núcleo de Desenvolvimento Picinguaba, pela permissão de trabalhos no Parque Estadual da Serra do Mar e apoio logístico. Aos proprietários e funcionários da Fazenda Capricórnio pelo apoio logístico e permissão de acesso a sua área de floresta. Ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis pela permissão de coleta. Ao Dr. Eduardo Paes pela assessoria nas análises multivariadas. A Carlos H. F. Vasconcelos e R. Bredariol pela ajuda nos trabalhos de campo. Aos Drs. Ivan Sazima, Márcio Martins, Célio F. B. Haddad, Jorge Jim e João Vasconcellos Neto pela possibilidade de discussão e comentários sobre a Tese. Aos Drs. Ivan Sazima, Célio F. B. Haddad e José P. Pombal Jr. pela possibilidade de discussão quanto à posição taxonômica de algumas espécies. Aos membros do Departamento de Biociências da Universidade Federal de Uberlândia, particularmente na pessoa do chefe, Dr. Kleber del Claro, pelas facilidades concedidas para a defesa desta Tese. Ao CNPq pela bolsa (proc. 140040/94-3) e CAPES pelo apoio ao programa de pós-graduação em Ecologia da UNICAMP.

ÍNDICE

Resumo 2

Abstract 4

Introdução 10

Objetivos 14

Área de Estudo 15

Material e Métodos

Delineamentos Amostral e Experimental 21

Parâmetros Ambientais e Biológicos 24

Procedimentos Laboratoriais e Analíticos 27

Resultados

A Anurofauna de Serapilheira de Ubatuba: Riqueza e Taxonomia 32

Espécies Ocasionais, Lagartos e Serpentes nas Amostragens Quantitativas 36

Diversidade: Padrão Geral, Sazonal e Variação no Gradiente Altitudinal 37

Variáveis Ambientais: Padrão Geral e Variação Sazonal 48

Densidade: Padrão Geral, Sazonalidade e Variação no Gradiente Altitudinal 52

Distribuição Altitudinal das Espécies e Correlações com as Variáveis Ambientais 62

Padrão de Distribuição Espacial dos Indivíduos 65

Comparação entre Ubatuba e Atibaia: Diversidade e Densidade 67

Variação Microgeográfica de *Brachycephalus* sp. 68

Discussão

Delimitação da Taxocenose de Anuros de Serapilheira, o Método de Parcelas e o Delineamento Amostral 71

Fatores Correlatos à Riqueza da Anurofauna de Serapilheira 72

Comparação da Diversidade de Anuros de Serapilheira de Florestas Tropicais 80

Variação ao Longo do Gradiente Altitudinal (Diversidade β) 84

Correlações das Espécies com as Variáveis Ambientais 87

Densidade: Padrão Geral, Sazonalidade e Variação no Gradiente Altitudinal 91

Padrão de Distribuição Espacial dos Indivíduos 95

Variação Microgeográfica de *Brachycephalus* sp. 97

Conclusões sobre a Anurofauna de Serapilheira 100

Referências Bibliográficas 103

APÊNDICES E ANEXOS

Apêndice 1- Folha utilizada em campo para registro dos parâmetros ambientais e biológicos da anurofauna de serapilheira de Ubatuba, SP.

Apêndice 2- Resumo dos resultados dos trabalhos que consideram a anurofauna de serapilheira em florestas tropicais ao redor do mundo.

Anexo 1- Trabalho no prelo: "Diversity and abundance of litter frogs of a Montane Forest in Southeastern Brazil: seasonal and altitudinal changes"

INTRODUÇÃO

A ecologia pode ser definida como o estudo dos processos que influenciam a distribuição e abundância dos organismos e a interação destes entre si e com a transformação e fluxo de energia e matéria no ambiente (Likens, 1995). Os dados sobre a distribuição e abundância formam, também, a base de diversas áreas do conhecimento, como a Sistemática, Biogeografia e Biologia da Conservação. A grande diversidade de organismos vivos impõe restrições ao número de espécies que podem ser efetivamente tratadas em estudos de comunidades e uma delimitação taxonômica de organismos (taxocenoses) tem sido freqüentemente adotada (ver argumentação em Findley, 1993). O uso de taxocenoses se justifica, também, pelo maior potencial de interações ecológicas (*e.g.*, competição) entre as espécies constituintes (Simberloff e Dayan, 1991; Blackburn e Gaston, 1997) e possibilidade de aplicação de técnicas de amostragem específicas; ambos, fatores que favorecem uma interpretação integrada de dados de distribuição/abundância e de história natural das espécies.

Um gradiente ecológico se define quando se verifica uma variação espacial contínua de qualquer conjunto de organismos (populações ou comunidades), de seus caracteres, ou de um ou mais fatores abióticos (Watanabe, 1997). Ao longo da encosta de uma montanha notam-se variações na temperatura e umidade que são intrínsecas à variação altitudinal; em climas tropicais, ocorre um resfriamento em torno de 0,6 °C a cada 100 m altitudinais, só por conta da queda na pressão atmosférica (Ricklefs, 1993). Tais variações nas condições climáticas ao longo do gradiente altitudinal normalmente afetam as biotas locais e, dependendo da extensão do gradiente, podem gerar zonação de espécies da flora e da fauna (Ricklefs, 1993), inclusive na herpetofauna (Heyer, 1967). A tendência de queda no número de espécies com a altitude parece regra geral, porém, a forma da curva de

decréscimo raramente é linear (Rahbek, 1997) e os fatores causais deste podem ser difíceis de serem isolados (Begon *et al.*, 1996). Um fator complicante na relação riqueza/altitude, muitas vezes negligenciado na literatura (Rahbek, 1997), é o efeito de área, a qual geralmente é menor em terras mais altas, o que, por si só, deve promover um decréscimo na riqueza (Ricklefs, 1993; Begon *et al.*, 1996).

A camada de detritos vegetais que recobre o chão da mata é chamada serapilheira, liteira ou folhedo (*leaf-litter*, em língua inglesa) e, particularmente nos trópicos, forma um ambiente ao qual está adaptada uma grande diversidade animal. Nos trópicos, os anuros compõem o grupo de vertebrados mais ricamente representados na serapilheira (Scott, 1976; Vitt e Caldwell, 1994) e, considerando sua abundância e as interações (*e.g.*, predador *x* presa) que mantém com outras espécies, são elementos importantes na cadeia trófica e no fluxo de energia e matéria no ecossistema. Desde meados da década de 60, a fauna herpetológica associada à serapilheira de florestas tropicais tem recebido particular atenção de pesquisadores (Heatwole e Sexton, 1966; Lloyd *et al.*, 1968). Porém, ainda hoje, faltam dados sobre a diversidade do grupo para vários tipos florestais importantes ao redor do mundo (revisão em Allmon, 1991), incluindo a Mata Atlântica costeira, reconhecidamente um centro de alta diversidade biológica (Myers, 1988). Apesar da amostragem relativamente escassa em escala global, comparações têm mostrado variações entre localidades tropicais nos padrões de riqueza, abundância relativa e, principalmente, densidade de indivíduos da fauna herpetológica de serapilheira (Scott, 1976; Inger, 1980) e os fatores causais dessas variações ainda são motivo de debate (Heyer e Berven, 1973; Inger, 1980; Allmon, 1991). A diversidade de espécies de anfíbios e escamados também tende a variar em escala local, de acordo com fatores físicos como umidade, altitude (Fauth *et al.*, 1989) e grau de perturbação humana (Lieberman, 1986; Heinen, 1992).

Os anos 90 têm sido marcados por intensos debates sobre o declínio populacional de anfíbios, que inclui até possíveis extinções, como *Bufo periglenes* na Costa Rica (Phillips, 1990). Embora, para a maioria das espécies, a destruição de hábitats e poluição ambiental sejam as causas óbvias do declínio/extinção, o desaparecimento de espécies em reservas grandes e distantes de ação antrópica direta, também tem sido registrado (Phillips, 1990; Blaustein e Wake, 1990, 1995). Em 1991, foi implementado o *Declining Amphibian Population Task Force* (Wake, 1994) com o objetivo básico de reunir informações e promover ações e debates sobre o fenômeno do declínio populacional de anfíbios em nível mundial. Logo no início do programa ficou claro que a maior dificuldade em avaliar a extensão do problema seria a falta de informações básicas, principalmente aquelas necessárias para separar flutuações populacionais naturais de declínio efetivo (Pechmann *et al.*, 1991; Heyer *et al.*, 1994; Sarkar, 1996). A Mata Atlântica representa o ecossistema florestal brasileiro mais profundamente alterado pela ação humana (Brown e Brown, 1992) e as áreas remanescentes representam áreas prioritárias de conservação (Fonseca, 1985). A possibilidade de declínio em populações de anuros da Mata Atlântica, em áreas livres da ação direta do homem, têm sido inferida (Heyer *et al.*, 1988), porém, a base de dados disponível ainda não permite conclusões definitivas; de fato, possivelmente pela falta de dados básicos, até hoje não se demonstrou extinção efetiva de nenhuma espécie (animal ou vegetal) desse ecossistema (Brown e Brown, 1992).

Trabalhos sobre comunidades de anuros dentro dos Domínios da Mata Atlântica historicamente tiveram uma abordagem naturalística qualitativa (*e.g.*, Cardoso *et al.*, 1989; Heyer *et al.*, 1990; Haddad e Sazima, 1992). Quanto à anurofauna de serapilheira, existem dois trabalhos quantitativos que desenvolvi com colegas em áreas da Serra da Mantiqueira. Um dos trabalhos está disponível (Giaretta *et al.*, 1997), e o outro ainda aguarda publicação

(Giaretta *et al.*, no prelo). Dada a importância deste segundo trabalho para o presente estudo, apresento a versão em impressão (Anexo 1). Considerando a extensão de área e a heterogeneidade das paisagens da Mata Atlântica, é evidente que estudos em diversas localidades são necessários para se caracterizar sua biota. Com o objetivo de ampliar o conhecimento sobre a anurofauna de serapilheira da Mata Atlântica apresento e discuto aqui dados sobre a diversidade da anurofauna associada à serapilheira em uma localidade na encosta oceânica, município de Ubatuba, norte do estado de São Paulo. Neste trabalho considero a variação altitudinal, relativamente pequena, da área (0 – 1.000 m) e a sazonalidade climática e procuro, também, correlações da anurofauna (riqueza e abundância) com variáveis ambientais tomadas *in loco*.

OBJETIVOS

Considerando a anurofauna de serapilheira de uma localidade da Mata Atlântica costeira do sudeste brasileiro, meus objetivos básicos foram:

1- Determinar a riqueza em espécies do local;

2- determinar a abundância relativa das espécies (diversidade α) e sua eventual variação sazonal;

3- averiguar a existência e o eventual grau de substituição de espécies ao longo do gradiente altitudinal (diversidade β);

4- determinar a densidade de indivíduos e sua eventual variação altitudinal e sazonal;

5- investigar possíveis correlações entre fatores bióticos (*e.g.* abundância de indivíduos de cada espécie) e parâmetros ambientais tomados *in loco*.

6- reanalisar os dados sobre a anurofauna de serapilheira de Atibaia (Serra da Mantiqueira) em Giaretta *et al.* (no prelo, Anexo 1) para comparações com os de Ubatuba.

ÁREA DE ESTUDO

As Serras do Sudeste do Brasil se caracterizam pela antigüidade geológica (500-2.000 m.a.), a qual condicionou uma diferenciação biológica que resultou numa biota diversificada e rica em formas endêmicas (Simpson, 1979), inclusive de anuros (Heyer *et al.*, 1990). Restos geomorfológicos quaternários sugerem a ocorrência de frio intenso e um sincronismo entre climas frios e períodos de secas durante o Pleistoceno no sudeste do Brasil (Martin e Suguio, 1975; Jackson, 1978), com possível retração da área da cobertura florestal (Segadas-Vianna, 1965a). As áreas florestadas que persistiram em épocas mais frias e secas do passado podem ter servido de refúgio para a biota florestal e contribuindo para a sua diversificação, dado o isolamento das populações (Jackson, 1978; Heyer e Maxon, 1983). No litoral paulista, essas alterações climáticas estão associadas a mudanças no nível do mar, da linha litorânea e dimensão da planície costeira (Suguio e Martin, 1976). Atualmente, a faixa litorânea de Ubatuba (23° 26'S; 45° 04'W) tem orientação predominante no sentido SW-NE (Figura 1), e os topos dos morros estão em torno dos 800-900 m, com picos atingindo 1.200 m. Na região, as escarpas voltadas para o mar são abruptamente inclinadas, na forma de anfiteatros, com solos rasos acomodados sobre rochas ígneas e metamórficas do Pré-Cambriano; esse embasamento cristalino normalmente alcança o mar e os depósitos marinhos quaternários estão restritos às planícies relativamente estreitas e fragmentadas (Anônimo, 1981; Vanzolini, 1973; Suguio e Martin, 1976). As chuvas, atualmente abundantes e intensas, promovem um escoamento superficial e subterrâneo que favorece o intemperismo do substrato rochoso e a pedogênese (Cruz, 1975). O clima atual é do tipo tropical úmido, com ocorrência de chuvas o ano todo (Figura 2); as precipitações anuais estão em torno de 2.600 mm, com janeiro tendo as maiores médias; a precipitação e a temperatura são menores de junho a setembro. As

temperaturas médias anuais estão em torno de 21,2 °C (Instituto Agronômico de Campinas, dados não publicados). Os dados de temperatura e umidade do ar que coletei nas parcelas refletiram o padrão climático da área, com um inverno caracterizado por temperaturas mais baixas e menor umidade do ar e também maior variância desses dois parâmetros (Figura 3). As principais massas de ar que chegam à região são a Tropical Atlântica e a Polar Atlântica (Vanzolini, 1973). Apesar da relativa estabilidade climática ao longo do ano, nestas latitudes a duração do dia varia em aproximadamente 2 horas (Instituto Agronômico de Campinas, dados não publicados). A região de Ubatuba abrange grandes extensões de Mata Atlântica primária, desde o nível do mar até os limites de bacia hidrográfica. As regiões com maior grau de perturbação humana são aquelas ao nível do mar; em alguns pontos o desmatamento alcançou os 200 m altitudinais (obs. pes.). A alta diversidade de espécies vegetais arbóreas na encosta foi demostrada por Silva e Leitão-Filho (1982), os quais também ressaltam o fato de a floresta crescer sobre um solo raso e pobre em nutrientes, e por Cesar e Monteiro (1995) que trabalharam na restinga. As partes altas da Serra do Mar em Ubatuba, acima dos 500 m altitudinais, são freqüentemente cobertas por neblina e podem ser enquadradas dentro da designação geral de florestas nubladas (*cloud forests*, cf. Myers, 1969). Florestas nubladas, de maneira geral, diferem das áreas adjacentes quanto a variáveis importantes do ponto de vista ecológico, apresentando temperaturas mais amenas e maior umidade, dada uma menor taxa de evaporação (Myers, 1969) e possibilidade de precipitação horizontal, aquela devida à condensação de umidade nas folhas (Bruijnzeel e Proctor, 1995). As florestas nubladas tendem a ser muito variáveis entre si quanto à fisionomia da vegetação (Myers, 1969); em Ubatuba a aparência dos tipos vegetacionais dos topos de morros que amostrei (ver Material e Métodos, abaixo) foi variável com relação à altura e espaçamento das árvores. Como referido, na região as

matas de baixada estão restritas a estreitas faixas litorâneas e correspondem também às áreas mais intensivamente perturbadas pela ação humana; entre os pontos que amostrei (ver Material e Métodos, abaixo) apenas em Picinguaba esse tipo de mata não é secundária, porém, ainda assim, sofreu forte impacto antrópico pela abertura de estradas e alteração de cursos d'água.

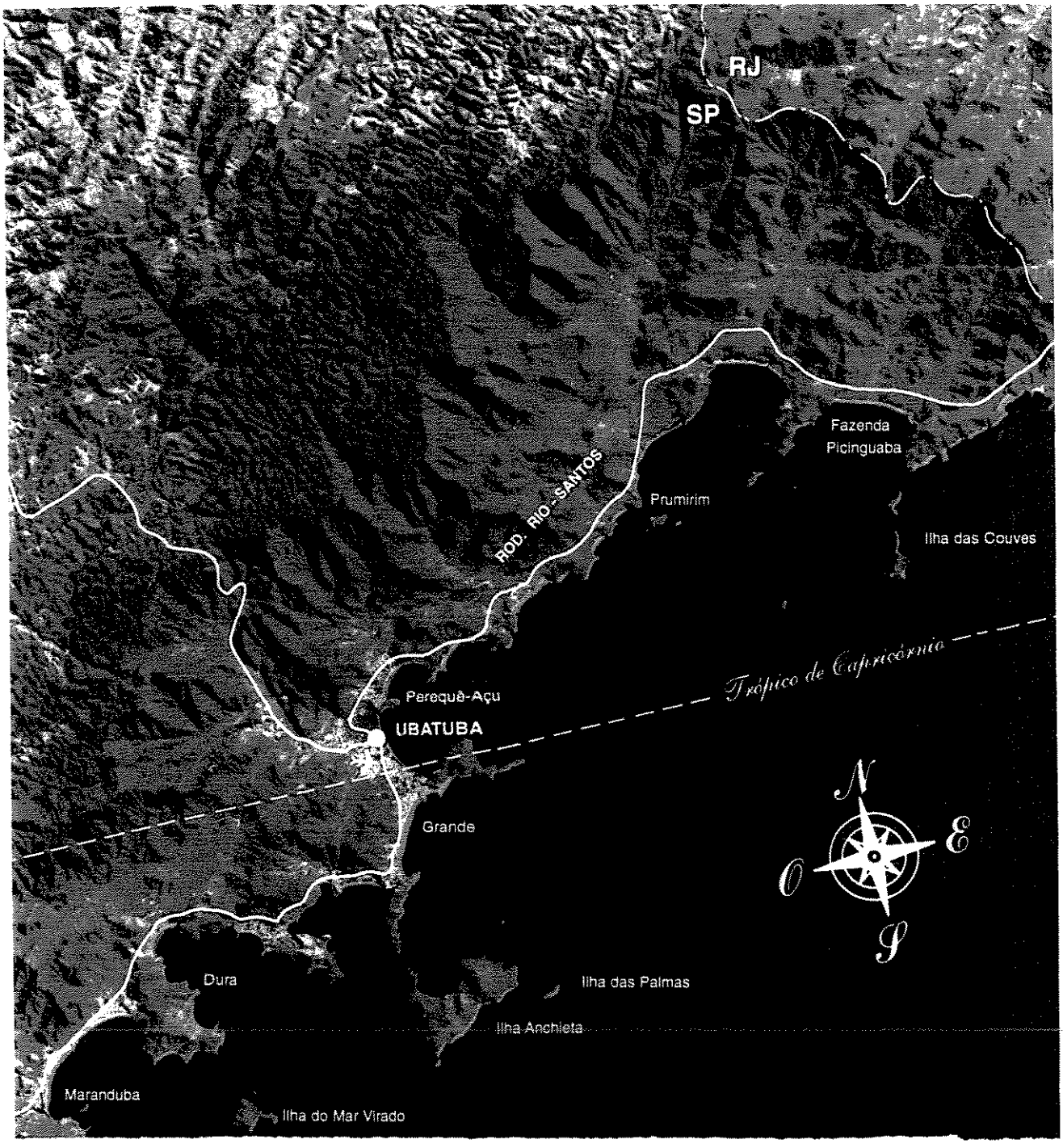


Figura 1- Montagem sobre imagem do satélite LANDSAT 5 (INPE) evidenciando o litoral norte de São Paulo. As localidades que correspondem aproximadamente às áreas baixas de cada transecto, no sentido SW-NE, são Dura (Morro Corcovado), Perequê-Açu (Fazenda Capricórnio) e Fazenda Picinguaba (Morro Cuscuzeiro). Nas localidades Maranduba e Prumirim também foram feitas coletas esporádicas.

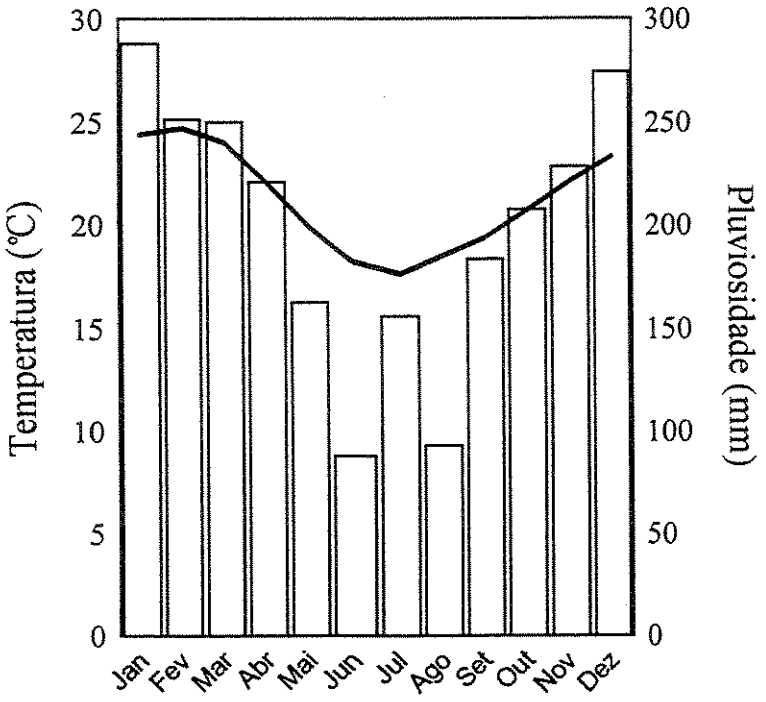


Figura 2- Diagrama climático da região de Ubatuba (SP) sumariando dados do período 1961-1990. A barras se referem aos dados de pluviosidade e a linha aos de temperatura. Posto localizado a 23°27'S, 45°04'W; 08 m de altitude. Média anual de temperatura 21,9 °C; de pluviosidade 2.624 mm.

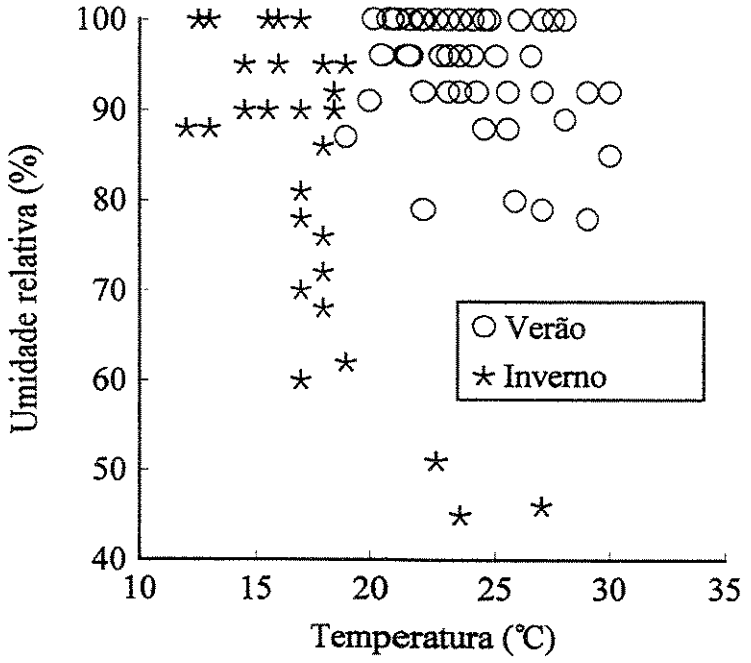


Figura 3- Valores de temperatura e umidade do ar tomados *in loco* durante as amostragens da anurofauna de serapilheira ao longo do gradiente altitudinal de Ubatuba (SP). N = 62 parcelas para o verão e 30 para o inverno.

MATERIAL E MÉTODOS

DELINEAMENTOS AMOSTRAL E EXPERIMENTAL

Fiz as amostragens quantitativas da anurofauna de serapilheira em três transectos altitudinais no município de Ubatuba (São Paulo, Brasil); tratei cada transecto como uma replicação de amostra. Essencialmente, os transectos seguiram trilhas dentro da mata. Na encosta e nas áreas altas, fiz as amostragens em mata primária; na baixada, à margem de estradas, na maior parte em mata secundária; não amostrei na mata de restinga. O transecto mais ao sul foi no morro Corcovado, o mais ao norte no Cuscuzeiro (Picinguaba) e um intermediário na Fazenda Capricórnio (Figura 1). Cada transecto dista entre 20 e 40 km um do outro, considerando distâncias em linha reta sobre mapa. As distâncias das parcelas ao mar variaram aproximadamente de 1 (mata de baixada) a 15 km (topo do morro em Picinguaba). Os morros Corcovado e Cuscuzeiro vão além dos 1.000 m de altitude, porém, na Fazenda Capricórnio a altitude máxima da Serra é de 850 m. Fiz a maioria das parcelas na face da Serra voltada para o mar. A presença de serapilheira foi condição obrigatória pré-estabelecida para o estabelecimento das parcelas. Em duas ocasiões, uma devido à presença de afloramentos rochosos e outra à inexistência de mata de baixada, fiz as parcelas em altitudes equivalentes em localidades próximas aos transectos base, respeitando-se os critérios de aleatorização (ver abaixo). Fiz as amostragens de verão entre 19 de dezembro de 1995 a 24 de fevereiro de 1996 e, as de inverno, entre 10 de julho a 27 de julho de 1996. Além dos transectos acima citados, visitei e fiz coletas esporádicas em algumas outras localidades em Ubatuba (Maranduba, Prumirim e Morro do Papagaio); e os dados advindos destas coletas foram incorporados em algumas análises (*e.g.*, diversidade β, ver abaixo).

As Unidades Amostrais deste projeto foram parcelas de 8 x 8 metros (64 m^2), conforme sugerido por Jaeger e Inger (1994), com modificações (ver abaixo). Uma equipe de cinco a sete pessoas trabalhou simultaneamente no delineamento e varredura de cada parcela. Ao todo, amostrei 96 parcelas (6.144 m^2), 64 delas no verão e 32 no inverno. Distribuí as parcelas aleatoriamente dentro de 11 faixas altitudinais; na baixada a faixa corresponde a mata de planície, na encosta considerei uma faixa dos 0 (onde a serra chega ao mar) aos 50 m e as demais à intervalos de 100 m. Foram feitas amostragens de 0 a 1.000 m de altitude no Corcovado e Cuscuzeiro e de 0 a 850 m na Fazenda Capricórnio. Dentro de cada faixa altitudinal fiz duas parcelas por transecto no verão e uma no inverno. Determinei os locais exatos de amostragem por uma seqüência de três sorteios, o primeiro determinava a altitude dentro da faixa, o segundo um lado da trilha e o terceiro um número de passos (entre 0 e 30) até o local da parcela. Eventualmente, ajustei o local exato da parcela para obter uma inclinação homogênea do terreno. Eu e a equipe delimitamos perimetralmente cada parcela pela colocação de cordas, retirada de serapilheira numa faixa de 40 cm e colocação de cercas. A cercadura foi uma modificação importante que implementei no método das parcelas de Jaeger e Inger (1994) e o fiz com quatro redes de fibra sintética (*nylon*) de malha fina (aprox. 1 mm), cada uma com 60 cm de altura e suportes metálicos a cada dois metros. Os suportes de cada rede foram cavados no solo em quatro pontos e as redes foram dobradas na base numa extensão de 10 cm, sobre a qual se colocou detritos (terra e pedras) para melhorar a vedação; os 50 cm de rede acima do solo funcionavam efetivamente como anteparo. As parcelas foram amostradas durante o dia, nos horários com iluminação natural favorável. Em média, foram amostradas cinco parcelas por dia no verão e quatro no inverno.

Dentro da parcela se trabalhou ajoelhado. Foram usados pequenos rastelos de jardinagem na varredura, a qual foi feita de maneira lenta e minuciosa. Sempre que possível, troncos caídos dentro da parcela foram rolados para expor eventuais animais escondidos; buracos no solo foram examinados superficialmente com lanternas. Todos os anuros encontrados nas parcelas foram capturados e acondicionados em sacos plásticos numerados. Para cada parcela foi feito, *in loco*, um registro preliminar das espécies e do número de indivíduos coletados. Estimei o efeito da cercadura na determinação da densidade mantendo um registro à parte dos indivíduos que foram coletados junto à rede após o término da varredura. Da minha experiência com o método de parcelas, considero razoável a suposição de que, sem a rede, estes indivíduos teriam fugido e produzido, portanto, uma subestimativa da densidade.

Determinei a distribuição altitudinal das espécies de anuros de serapilheira ao longo do gradiente altitudinal com base em indivíduos coletados em viagens de reconhecimento, em encontros casuais, nas parcelas e em levantamentos feitos por outros pesquisadores (publicações e comunicações pessoais). Mantive registros de altitude para os indivíduos encontrados esporadicamente ao longo das trilhas na mata. As coleções C.F.B. Haddad, no Instituto de Zoologia da Universidade Estadual Paulista, Rio Claro e a ZUEC (Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas), na Universidade Estadual de Campinas, foram consultadas no levantamento da anurofauna de Ubatuba.

PARÂMETROS AMBIENTAIS E BIOLÓGICOS

Procurei por associações entre a abundância/distribuição das espécies com 12 variáveis ambientas descritivas de micro-ambiente e de posição no gradiente (ver Procedimentos, abaixo). As variáveis, e informações gerais sobre como foram medidas, são:

1) Altitude- Fiz as leituras altimétricas com altímetro/barômetro Sokia^{R} (precisão 20 m), o qual monitorei quanto a maiores desvios com base em um ou dois outros altímetros. Calibrei periodicamente os altímetros com base em pontos de referência, como nível do mar, e com base em um mapa planialtimétrico da região, disponível na Prefeitura Municipal de Ubatuba;

2) área da parcela coberta por troncos caídos- Medi todos os troncos caídos com diâmetro acima de 20 cm em sua circunferência e comprimento;

Área basal de árvores- Considerei os valores convertidos a partir das Circunferências à Altura do Peito (CAP) de 3) árvores pequenas (CAP - 20 a 70 cm), 4) médias (CAP de 71 a 110 cm) e 5) grandes (CAP acima de 110 cm);

6) altura da camada de folhas; 7) altura da camada de raízes – Considerei cinco medidas de cada um desses parâmetros, tomadas dentro das parcelas, a 1,5 m de cada canto e no centro. Tomei as medidas com régua (precisão 1 mm);

8) inclinação do terreno na parcela (graus de arco) - Fiz as leituras com transferidor e nível, com base em cordas esticadas paralelas ao solo e na direção da inclinação principal do terreno. Considerei a média de duas leituras dos lados opostos da parcela;

9) altura máxima das árvores na parcela- Estimei os valores visualmente e os aproximei para cada uma de 3 categorias (baixo, até 15; médio, 16-30; alto, mais que 30 m);

10) distância da parcela à água. Aproximei os valores para cada uma de três categorias (perto, 0-15; médio, 15-30 e longe, mais que 30 m);

Paralelo à amostragem quantitativa dos anuros, foi conduzida por Glauco Machado uma coleta sistemática de opiliões (Arachnida) dentro das parcelas (G. Machado, dados não publicados). Para estes opiliões, G. Machado determinou o 11) número de indivíduos e 12) de espécies em cada parcela. Usei esses dois parâmetros da comunidade de opiliões como variáveis ambientais, dado que sua riqueza e abundância podem ser indicadores de condições ambientais (*e.g.*, constância da umidade da serapilheira ao longo do ano) diferentes daquelas que foram medidas.

Registrei, no momento do estabelecimento de cada parcela, e utilizei apenas como variáveis descritivas, dados de: a) Temperatura, medida com termômetro convencional (-5 à 60 °C, precisão de 1 °C) a 1,5 m acima do solo, à margem de cada parcela; b) umidade do ar, medida com psicrômetro giratório a 1,5 m acima do solo, numa das bordas da parcela e c) orientação cardinal da inclinação da parcela (quando existente), registrada com bússola e aproximada para cada uma de oito orientações (N, NE, E, SE, S, SW, W e NW).

Os parâmetros biológicos, aqueles relacionados diretamente à anurofauna, que considerei para cada parcela foram:

1) Número de espécies;

2) número de indivíduos de cada espécie;

3) número total de indivíduos (geral e de sub-grupos de espécies, *e.g.*, as dominantes) e

4) biomassa de indivíduos de cada espécie e total; pesei os indivíduos vivos (maioria) em balança analítica portátil (precisão 0,01 g), dentro de quatro dias após a coleta.

Fiz pessoalmente a tomada de dados dos parâmetros ambientais, biológicos, registro de indivíduos e de espécies de anuros no campo e em laboratório, assim como as pesagens.

Utilizei os indivíduos que foram vistos nas parcelas, porém, perdidos (não coletados) antes que tivessem sido identificados, nas análises de densidade e biomassa, mas não nas de diversidade; estes representaram pequena parcela do total coletado, 2,8 e 2,4% no verão e no inverno, respectivamente. Estimei o peso dos indivíduos perdidos nas parcelas, de acordo com seu tamanho estimado.

Procurei por variações sazonais nos parâmetros ambientais comparando os valores de seis variáveis ambientais: Alturas das camadas de folhas e de raízes; temperatura; umidade; número de espécies e de indivíduos de opiliões. Quanto a variáveis biológicas considerei: Número de indivíduos e biomassa de anuros; número de indivíduos de cada uma das duas espécies mais abundantes; número de indivíduos das demais espécies em conjunto. Duas espécies de anuros de serapilheira foram altamente dominantes em Ubatuba (ver Resultados, abaixo); tratei as outras 14 espécies, em algumas análises, como um grupo que chamei de 'espécies raras'.

No campo, utilizei um formulário padrão de registro de dados ambientais e biológicos (Apêndice 1).

PROCEDIMENTOS LABORATORIAIS E ANALÍTICOS

Grandes variâncias e valores extremos (*outliers*) estão associados a muitas das variáveis biológicas (*e.g.*, densidade) e ambientais (*e.g.*, altura da camada de folhas) consideradas (ver Resultados, abaixo). Utilizei métodos estatísticos não paramétricos, para os quais a normalidade dos dados não é pré-suposição subjacente (Zar, 1984), em testes de significância estatística de diferenças envolvendo as variáveis biológicas e ambientais. Representei muitas das variações das variáveis quantitativas ao longo do gradiente altitudinal com base em diagramas "*box-whiskers*", que chamo a partir de agora de *box-plot*. O diagrama *box-plot*, para variáveis sem valores extremos, permite averiguação direta dos valores máximos e mínimos, primeiro e terceiro quartis e mediana. No diagrama *box-plot*, se as máximas e as mínimas representam valores extremos e muito extremos elas são representadas como asterisco (*) ou círculo (o), respectivamente (forma de cálculos em Wilkinson, 1990). Considerei as médias das variáveis das duas amostras de cada faixa altitudinal nos *box-plot* representando os dados do verão.

Analisei, tentativamente (uma vez que nem todas as espécies de anuros de serapilheira foram coletados nas parcelas), os dados de abundância obtidos nas parcelas sob o ponto de vista de cálculos de índices de diversidade e de ajuste a modelos matemáticos teóricos de estrutura de comunidades. Para os cálculos de diversidade, utilizei as espécies que considerei como sendo regulares de serapilheira, definidas como aquelas que estão restritas a este ambiente ou aí ocorrem freqüentemente. Quatro espécies obtidas nas parcelas foram tratadas como ocasionais ("*vagrant species*", cf. Gaston, 1994), por, concomitantemente, ocuparem mais freqüentemente outros ambientes que a serapilheira e contribuírem minimamente para a densidade de indivíduos neste ambiente (ver Resultados e

Discussão). Apresento as espécies ocasionais, porém, não as considerei nos cálculos de diversidade e densidade.

Para uma análise da variação da riqueza de espécies, conforme observada nas parcelas, entre o verão e o inverno, utilizei a estimativa "*Jacknife*" (Krebs, 1989), a qual leva em conta as diferenças no tamanho amostral. Para a determinação da Diversidade de Espécies utilizei a função de Shannon-Wiener (*H'*), expresso como número de Espécies Igualmente Comuns (N1) (Krebs, 1989). Nos cálculos dos valores de *H'*, utilizei o logarítmo natural (ln) do número de indivíduos de cada espécie. Escolhi *H'* pela possibilidade de cálculo de variância a ele associado; comparei estatisticamente as diferenças dos índices de diversidade no verão e inverno (cf. Magurran, 1988). Comparei a distribuição de freqüência das espécies coletadas no verão (16 spp.) com dois modelos teóricos de estrutura de comunidade, a Série Logarítmica (cf. Krebs, 1989) e a Séria Aritmética (cf. Magurran, 1988). Tais modelos, em tese, são compatíveis com a observação de que a maioria das espécies contribui com poucos indivíduos para a amostra (ver Resultados). Testei a qualidade dos ajustes das freqüências esperadas nos modelos de estrutura de comunidade com as efetivamente observadas pelo teste "G" ajustado "$G_{aj.}$" (Fowler e Cohen, 1990). Considerei "Dominância" a contribuição percentual da espécie mais abundante, o que corresponde ao Índice de Berger-Parker expresso em porcentagem (Magurran, 1988) e "Espécies Dominantes" aquelas que apresentaram maior densidade.

Examinei a variação na composição da anurofauna de serapilheira no gradiente altitudinal, a diversidade β, utilizando coeficientes de similaridade e métodos multivariados de agrupamento. Nessa análise de semelhança faunística considerei a presença ou ausência das 21 espécies regulares (ver Resultados) em cada faixa altitudinal e calculei coeficientes

de similaridade de Sorenson (Digby e Kempton, 1987) entre todos os pares de faixas. Submeti a matriz triangular resultante a uma Análise de Agrupamento pelo método de "Médias de Grupo Não-Ponderadas". Construi a matriz de presença/ausência com base nos dados obtidos nas parcelas, em coletas esporádicas, em publicações e em comunicações pessoais de outros pesquisadores. Classifiquei uma dada espécie como "presente" em faixas intermediárias aos extremos de sua distribuição altitudinal observada, mesmo que não a tenha aí coletada.

Comparei os dados de densidade e diversidade de verão obtidos em Ubatuba com aqueles de Atibaia, São Paulo (Giaretta *et al.*, no prelo, Anexo 1). Como em Atibaia as amostragens quantitativas foram feitas nas áreas mais altas (900 e 1250 m, aproximadamente três faixas altitudinais de 100 m), restringi as comparações com as amostras de Ubatuba obtidas também nos topos dos morros (700 – 1.000 m). O tamanho amostral de Atibaia corresponde a 39 parcelas e Ubatuba 16; ambas com 8 x 8 m; a maior diferença metodológica diz respeito à cercadura, que não foi feito em Atibaia. Reanalisei os dados originais de Atibaia e avaliei as diferenças em riqueza (*Jacknife*) e diversidade (H') entre as duas localidades como mencionado para as estações em Ubatuba (ver acima).

A relação variância/média (Índice de Dispersão), derivada dos dados de densidade, foi alta em ambas as estações, indicando uma distribuição agregada dos indivíduos no ambiente (ver Resultados). Avaliei o eventual padrão agregado de distribuição espacial dos indivíduos pelo Índice de Dispersão e cálculo de X^2 (Krebs, 1989; Fowler e Cohen, 1990). Comparei a distribuição de freqüência da densidade por parcela de cada estação com a distribuição teórica Binomial Negativa (Krebs, 1989) pelo teste de X^2 e determinei os intervalos de confiança para a densidade média de acordo com esse modelo.

Para as comparações de variáveis entre as duas estações utilizei o teste de amostras pareadas de Wilcoxon, expresso de acordo com a aproximação normal (Zar, 1984, Wilkinson, 1990). Escolhi o teste pareado dada sua maior sensibilidade, resultante da redução de fontes de variação, no caso, o efeito da altitude e das replicações nas variáveis. Nessa análise de sazonalidade considerei, para o verão, as médias das variáveis das duas amostras de cada faixa altitudinal.

Em Ubatuba, a disponibilidade de corpos d'água lênticos (poças) parece ser pequeno na encosta e áreas altas (obs. pes.), o que deve afetar negativamente a distribuição altitudinal das espécies que dependem desse ambiente para a reprodução. Para avaliar se a disponibilidade de poças afeta a distribuição das espécies que delas dependem, comparei a extensão da distribuição altitudinal dessas com aquelas que prescindem de água para o crescimento larval. Informações sobre as características reprodutivas das espécies foram recolhidas da literatura (*e.g.* Heyer *et al.*, 1990).

Insetos com ampla distribuição altitudinal tendem a ser mais tolerantes ecologicamente, apresentando populações locais mais densas (Samson *et al.*, 1997) e distribuições geográficas mais amplas (Brown, 1984). Através de uma análise de correlação procurei avaliar se as espécies mais abundantes de anuros amostradas nas parcelas também são aquelas com maior distribuição ao longo do gradiente; considerei a densidade de cada espécie apenas dentro da sua faixa de distribuição altitudinal conhecida (ver Resultados).

Os testes estatísticos que utilizei foram feitos no pacote *Systat*^{R} (Wilkinson, 1990). Os testes foram bi-caudais com valor de significância estipulado *a priori* em 0,05; trato e discuto diferenças com valores até 0,10 como "marginalmente significativas".

Pretendi que as 12 variáveis ambientais medidas em campo (ver acima) descrevessem o micro-ambiente onde foi amostrada a anurofauna de serapilheira e quis

averiguar a existência de associação entre estas variáveis e a distribuição/densidade das espécies. Procurei por correlações entre as variáveis ambientais e de fauna utilizando a Análise de Correspondência Canônica (ACC), uma técnica de análise direta de gradientes (Ter Braak, 1987). Fiz a análise sobre os valores obtidos nas parcelas de verão, as quais envolvem um maior volume de dados biológicos e ambientais. Na ACC, tanto as espécies quanto as amostras são ordenadas ao longo de eixos gerados a partir dos dados ambientais. Testei a significância das variáveis por permutações de Monte Carlo (Manly, 1991). Utilizei o programa CANOCO (Ter Braak, 1987) para a ACC. Para facilitar a compreensão da ACC, excluí as espécies menos abundantes (cf. Rodrigues e Shepherd, 1992), considerando apenas aquelas oito mais abundantes e dispersas (que apareceram em pelo menos cinco parcelas); essas perfizeram 96% dos indivíduos.

Interações ecológicas como competição e/ou predação podem produzir resultados negativos na Covariância de Abundâncias entre espécies (CoA) (Ludwig e Reynolds, 1988). Analisei a CoA das espécies através do Coeficiente de Correlação de Spearman (r_s), considerando as densidade de pares de espécies nas parcelas onde ambas estavam representadas por, pelo menos, um indivíduo. Analisei o padrão de CoA entre aquelas oito espécies que apareceram em pelo menos cinco parcelas. Nas discussões levei em conta que a ausência de correlação entre as densidades pode ser devida tanto à falta de interação entre elas como à completa exclusão de uma delas.

Espécimes testemunho das espécies coletadas estão depositados nas coleções ZUEC (Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas) e CFBH (Coleção Célio F.B. Haddad, na Universidade Estadual Paulista, Rio Claro).

RESULTADOS

A ANUROFAUNA DE SERAPILHEIRA DE UBATUBA: RIQUEZA E TAXONOMIA

Registrei 21 espécies regulares de anuros de serapilheira em Ubatuba, as quais representam 16 gêneros e cinco famílias. Abaixo apresento a lista de espécies e comentários taxonômicos sobre aquelas cuja identificação apresenta problema.

Brachycephalidae:

1) *Brachycephalus* sp. (Figura 4B). Em Ubatuba encontrei variação, principalmente em cor, entre quatro populações (ver abaixo em Variação Microgeográfica em *Brachycephalus* sp.) (Giaretta *et al.*, 1996; Giaretta *et al.*, em preparação). A posição taxonômica de diversas populações do gênero *Brachycephalus* está por ser definida e, as de Ubatuba, não correspondem a nenhuma das reconhecidas na literatura. Considerando que essas populações são semelhantes em tamanho e forma, cada uma deve desempenhar papéis ecológicos semelhantes em sua respectiva localidade (*e.g.* posição na cadeia alimentar) e serão tratadas aqui como uma unidade em termos ecológicos.

2) *Psyllophryne hermogenesi* Giaretta e Sawaya, 1998 (Figura 4E). Esta espécie foi descoberta durante a realização dos trabalhos de campo deste estudo e descrita como nova.

Bufonidae:

3) *Bufo crucifer* Wied-Neuwied, 1821

4) *Bufo ictericus* Spix, 1824.

5) *Dendrophryniscus brevipollicatus* Jiménez de la Espada, 1871 (Figura 4F)

Hylidae:

6) *Scinax trapicheiroi* (B. Lutz, 1954)

Leptodactylidae:

7) *Adenomera marmorata* Fitzinger, 1867 (Figura 4C)

8) *Ceratophrys aurita* (Raddi, 1823). Registrado por Bastos e Abe (1998).

9) *Eleutherodactylus binotatus* Spix, 1824 (Figura 4D)

10) *Eleutherodactylus bolbodactylus* (A. Lutz, 1925)

11) *Eleutherodactylus guentheri* (Steindachner, 1864)

12) *Eleutherodactylus parvus* (Girard, 1853) (Figura 4A)

13) *Hylodes phyllodes* Heyer e Cocroft, 1986

14) *Physalaemus* sp. (gr. *signifer*) (ver definição e composição do grupo em Heyer e Wolf, 1989). A identificação desta espécie ainda depende de análises acústicas e de exame dos tipos ou topótipos das espécies do grupo (Giaretta, em preparação).

15) *Proceratophrys appendiculata* (Günther, 1873)

16) *Macrogenioglottus alipioi* Carvalho, 1946. Encontrado em Picinguaba pelo Dr. R. Bastos (C.F.B. Haddad, com. pes.)

17) *Zachaenus parvulus* (Girard, 1853). Espécie previamente considerada restrita às matas limítrofes da cidade do Rio de Janeiro; o registro da espécie para Ubatuba (Giaretta e Sawaya, 1997) é produto deste estudo.

Microhylidae:

18) *Arcovomer passareli* Carvalho, 1957.

19) *Chiasmocleis atlantica* Cruz, Caramaschi e Izecksohn, 1997. Referida para a floresta de baixada de Picinguaba (Ubatuba) na descrição original.

20) *Chiasmocleis carvalhoi* Cruz, Caramaschi e Izecksohn, 1997. Referida para a floresta de baixada de Picinguaba (Ubatuba) na descrição original.

21) *Myersiella microps* (Duméril e Bibron, 1841)

Cinco das espécies de anuros de serapilheira referidas acima não apareceram nas amostragens quantitativas: *Arcovomer passareli*, *Bufo ictericus*, *Ceratophrys aurita*, *Chiasmocleis carvalhoi* e *Macrogenioglottus alipioi*.

Apresento ilustração das seis espécies que mais contribuíram em número de indivíduos nas amostras na Figura 4 (ver também Tabela 1).

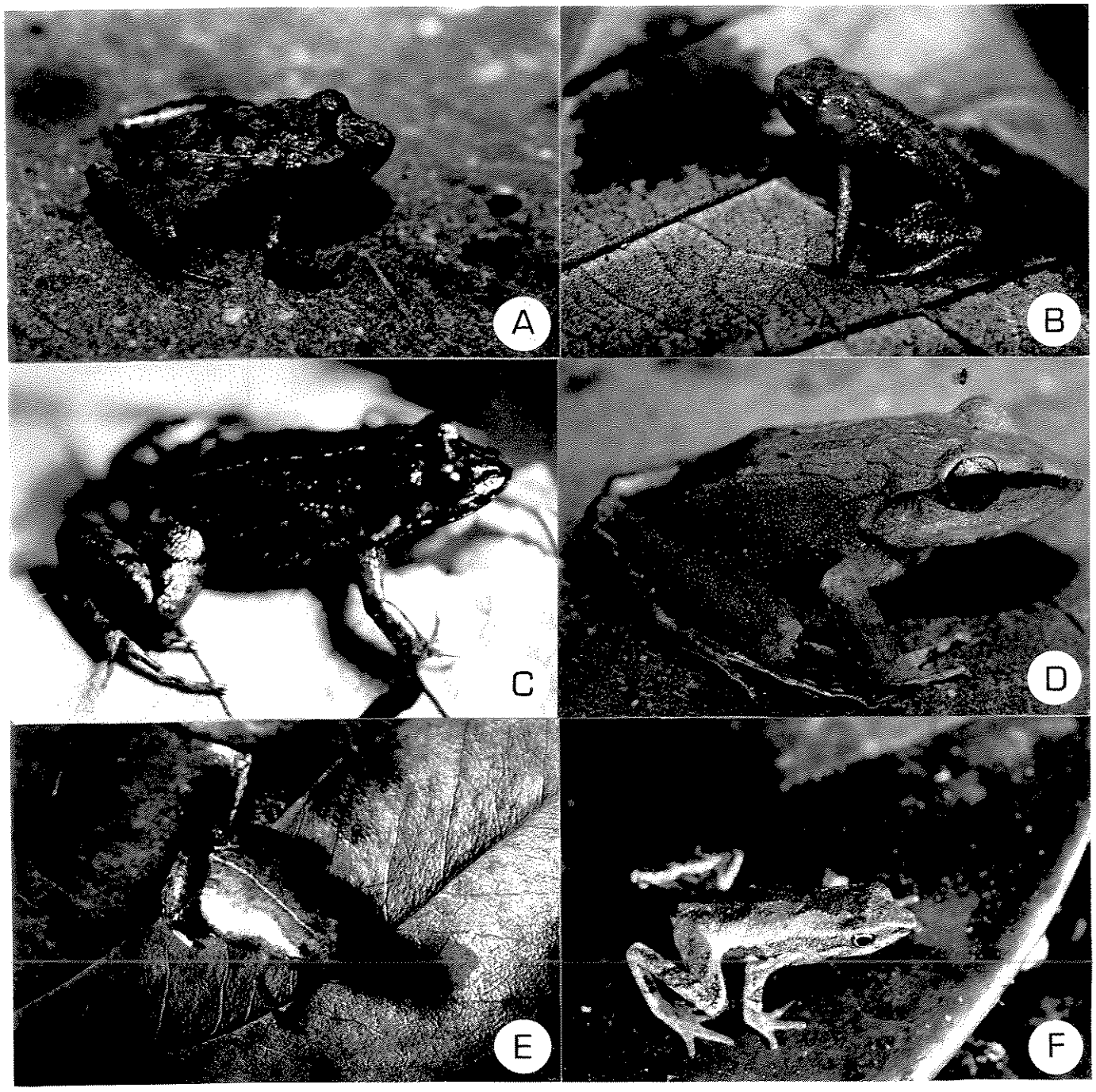


Figura 4- Seis das espécies de anuros de serapilheira, em ordem decrescente de densidade, no gradiente altitudinal de Ubatuba (SP). A- *Eleutherodactylus parvus*, B- *Brachycephalus* sp. (população Capricórnio), C- *Adenomera marmorata*, D- *Eleutherodactylus binotatus*, E- *Psyllophryne hermogenesi* e F- *Dendrophryniscus brevipollicatus*. Fotos A, B, C, E e F de M. Araújo.

ESPÉCIES OCASIONAIS, LAGARTOS E SERPENTES NAS AMOSTRAGENS QUANTITATIVAS

Trato quatro espécies de anuros (*Cycloramphus boraceiensis*, *Scinax perpusillus*, *Hyla* sp. (gr. *circumdata*) e um Hylidae não identificado), que amostrei nas parcelas como espécies ocasionais, de ocorrência esporádica na serapilheira. Estas espécies, em conjunto, contribuíram com cinco e um indivíduos no verão e no inverno, respectivamente. No caso de *Hyla* sp., coletei dois indivíduos, os quais tratei, conservadoramente, como pertencentes a mesma espécie. Um indivíduo adulto fugiu antes de ser observado em detalhes e o outro, um juvenil, não permitiu determinação específica segura. Uma espécie do grupo, conhecida da área, é *Hyla circumdata* (Cope, 1867) (C.F.B. Haddad, com. pessoal). No caso do Hylidae não identificado, trata-se de um diminuto juvenil que não pôde ser relacionado a nenhuma espécie. *Thoropa miliaris* (Spix, 1824) também ocorre na área e pode ser encontrada, ocasionalmente, na serapilheira (I. Sazima, com. pes.).

Lagartos e serpentes foram raros dentro das parcelas; especificamente, coletei quatro indivíduos de *Enyalius perditus* (Polychrotidae), um juvenil de *Bothrops jararaca* (Viperidae) e um adulto de *Echinanthera* sp. (Colubridae).

DIVERSIDADE: PADRÃO GERAL, SAZONAL E VARIAÇÃO NO GRADIENTE ALTITUDINAL

Coletei 16 espécies regulares de anuros de serapilheira nas amostragens quantitativas (parcelas) no verão, e nove no inverno. Listo essas espécies e a contribuição proporcional de cada uma em cada estação, assim como sua densidade no verão, na Tabela 1. A riqueza em espécies, conforme avaliada nas parcelas, cresceu rapidamente até o primeiro quarto da amostragem e estabilizou-se após 45 parcelas (47% da amostra; 96 parcelas) (Figura 5). Todas as nove espécies que coletei nas parcelas do inverno já haviam sido coletadas nas de verão (Tabela 1 e Figura 5).

Minha estimativa *Jacknife* de riqueza para a amostra de verão foi 19,9 (± 4,6 DP) e para o inverno 11,9 (± 1,6); sendo a diferença significativa ($t = 8,48$; $gl = 86$; $p < 0,001$). O valor de N1 (número de Espécies Igualmente Comuns), baseado na função de Shannon-Wiener (com base em ln), foi praticamente o mesmo para ambas as estações, N1 = 4,72 no verão e 4,88 no inverno. Não encontrei diferença significativa entre os valores dos índices de Shannon-Wiener do verão e do inverno ($t \cong 0$). Para a amostra global, o N1 foi 4,81.

Houve grande sobreposição espacial na distribuição avaliada das espécies ao longo do gradiente altitudinal, com duas delas (*Bufo ictericus* e *Eleutherodactylus parvus*) ocorrendo ao longo de todo o transecto e seis restritas às baixadas (Figura 6). A riqueza avaliada da anurofauna ao longo do transecto altitudinal decaiu, nitidamente, apenas a partir dos 550 m de altitude (Figura 7); os resultados obtidos nas parcelas do verão também revelam um declínio da riqueza com o aumento da altitude (Tabela 2). A comparação da composição da anurofauna entre as faixas altitudinais, indica uma certa zonação da anurofauna, com três zonas que defino quanto às semelhanças na composição em espécies:

a baixada (planície costeira), a encosta (até os 750 m) e o topo dos morros (entre 850 – 950 m) (Tabela 3, Figura 8). A comparação da distribuição de freqüência das 16 espécies coletadas nas parcelas do verão com as distribuições teóricas Série Logarítmica e Geométrica não revelou uma estrutura de comunidade conforme os modelos; em nenhum dos casos o ajuste foi significativo (Figura 9). No verão, as áreas de baixada apresentaram menores valores de dominância; os valores mais altos foram aqueles das encostas (acima dos 50 m) e das áreas altas (acima dos 800 m) (Figura 10). No inverno o padrão de dominância pareceu variar ao acaso, com faixas adjacentes (*e.g.*, 550 - 650) apresentando valores muito díspares nesse parâmetro (Figura 10). Em ambas as estações, entre 50 e 650 m, a espécie dominante foi *Eleutherodactylus parvus*, o qual foi substituído em dominância por *Brachycephalus* sp. acima dos 750 m altitudinais (Figura 10).

As espécies que necessitam de poças para a reprodução apresentaram menor amplitude de distribuição altitudinal ($\bar{x}$ = 260 m) que aquelas que têm desenvolvimento direto ou larvas terrestres ($\bar{x}$ = 750 m) (Mann-Whitney teste U = 65; p = 0,03; N = 9 para ambos).

Tabela 1- Espécies regulares de anuros de serapilheira coletados nas amostragens quantitativas em Ubatuba (SP), sua contribuição percentual em cada estação e densidades no verão dentro das suas faixas de ocorrência. Número de parcelas = 64 e 32, para o verão e inverno, respectivamente.

Espécies	Verão	Inverno	Ind./100 m^2 (Verão)
Eleutherodactylus parvus	51,20	43,50	8,276
Brachycephalus sp.	22,20	25,21	6,526
Adenomera marmorata	8,14	9,35	1,786
Eleutherodactylus binotatus	5,40	10,98	1,042
Psyllophryne hermogenesi	3,15	-	0,683
Dendrophryniscus brevipollicatus	2,85	3,66	0,550
Physalaemus sp.	1,65	-	0,955
Hylodes phyllodes	1,50	-	0,325
Zachaenus parvulus	0,90	1,22	0,195
Scinax trapicheiroi	0,60	2,43	1,042
Eleutherodactylus guentheri	0,60	2,43	0,120
Myersiella microps	0,30	-	0,104
Bufo crucifer	0,30	1,22	0,052
Chiasmocleis atlantica	0,30	-	0,521
Proceratophrys appendiculata	0,15	-	0,037
Eleutherodactylus bolbodactylus	0,15	-	0,130
Número de indivíduos	648	80	

Tabela 2- Avaliação das possíveis correlações entre variáveis biológicas e ambientais relacionadas à anurofauna de serapilheira no gradiente altitudinal de Ubatuba (SP), conforme valores das parcelas do verão. Os valores numéricos correspondem ao Coeficiente de Correlação de Spearman.

Variáveis	1	2	3	4	5	6	7
1- Altitude							
2- Densidade Total	NS						
3- Densidade de indivíduos das 14 spp. Raras	-0,70[a]	NI					
4- Densidade de *E. parvus*	NS	NI	NS				
5- Densidade de *Brachycephalus* sp.	0,71[a]	NI	NS	0,50[b]			
6- Riqueza (16 spp.)	-0,38[b]	0,70[a]	NI	0,45[a]	+S		
7- Altura da camada de folhas	-S	NS	0,26[c]	NS	0,39[c]	0,26[c]	
8- Altura da camada de raízes	+S	NS	-S	NS	0,28[c]	NS	0,31[c]

S = correlação marginalmente significativa ($0,05 < p < 0,10$), o sinal indica se a tendência é positiva ou negativa; NS = Não significativo; NI = Variáveis não independentes. O tamanho amostral nas correlações que envolvem *Brachycephalus* sp. é 27 em relação a *E. parvus* e à riqueza, 6 em relação às espécies raras e 34 nas demais; nos outros casos é 64. Índices a, b ou c indicam se a correlação é significativa a 0,1, 1 ou 5%, respectivamente. Os números da primeira linha correspondem às variáveis da primeira coluna.

Tabela 3- Valores do coeficiente de similaridade de Sorenson entre faixas altitudinais, baseados na presença/ausência das 21 espécie regulares de anuros de serapilheira, como medida da diversidade β ao longo do gradiente altitudinal de Ubatuba (SP). Uma análise de agrupamento sobre estes valores é apresentada na Figura 10.

Altitude	**0**										
50	0,69	**50**									
150	0,57	0,83	**150**								
250	0,52	0,78	0,96	**250**							
350	0,52	0,78	0,96	1,00	**350**						
450	0,50	0,75	0,92	0,96	0,96	**450**					
550	0,50	0,75	0,92	0,96	0,96	1,00	**550**				
650	0,46	0,73	0,83	0,87	0,87	0,92	0,92	**650**			
750	0,29	0,60	0,73	0,76	0,76	0,82	0,82	0,90	**750**		
850	0,21	0,35	0,53	0,56	0,56	0,63	0,63	0,71	0,80	**850**	
950	0,22	0,27	0,35	0,37	0,37	0,47	0,47	0,53	0,61	0,80	**950**

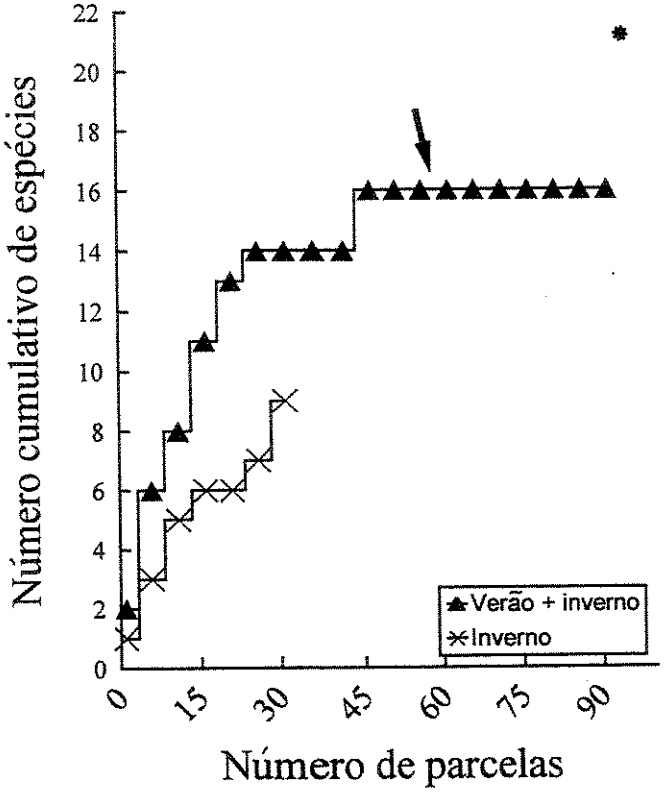


Figura 5- Curvas do coletor para as espécies de anuros de serapilheira no gradiente altitudinal em Ubatuba (SP), conforme as parcelas. A seta indica o fim das coletas de verão e, como se pode notar, a amostra de inverno não acrescentou nenhuma espécie diferente das encontradas no verão. O asterisco indica a riqueza em espécie do grupo conhecida para a área. A seqüência de entrada das espécies foi a de amostragem no campo.

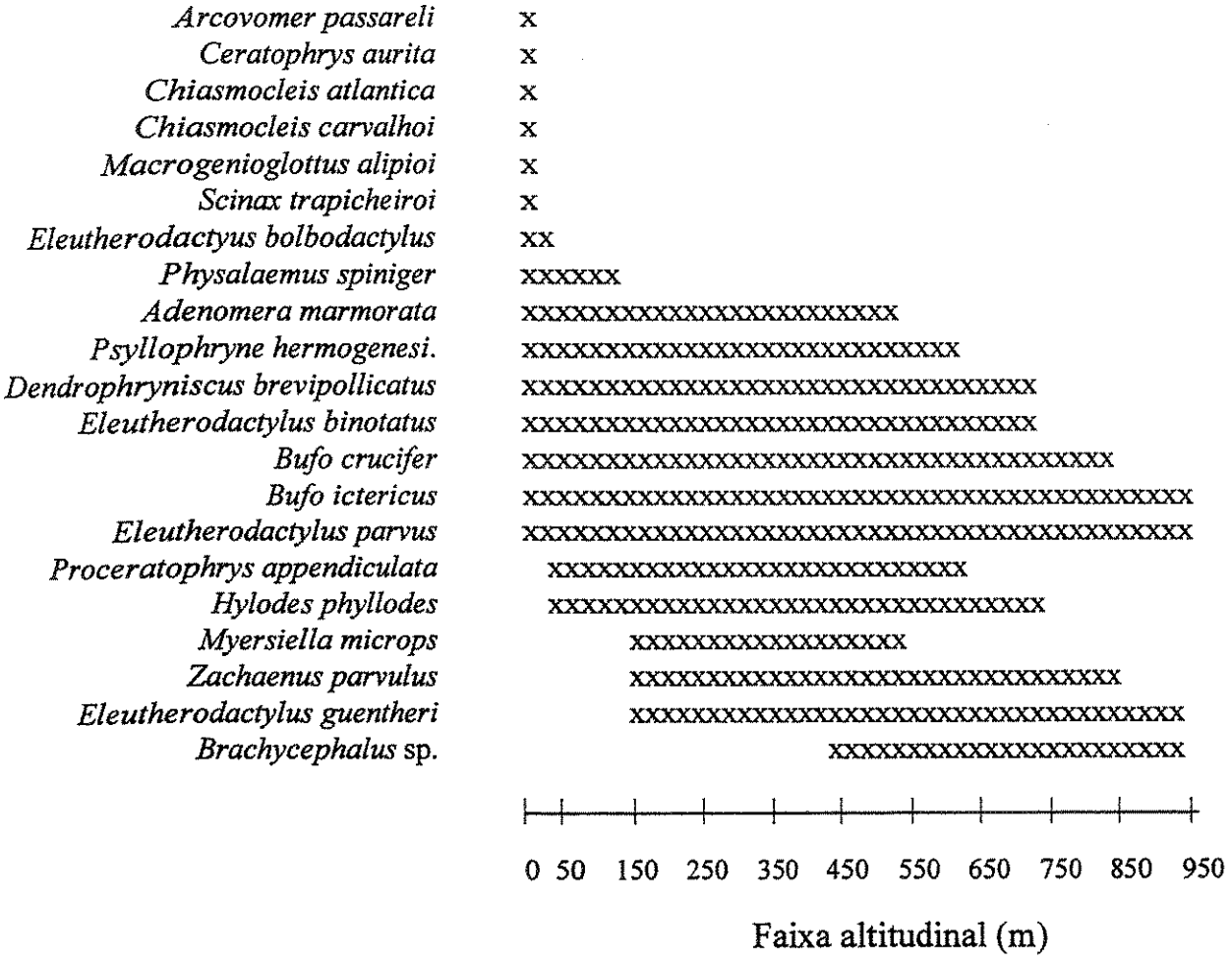


Figura 6 – Distribuição altitudinal avaliada para as 21 espécies regulares de anuros de serapilheira em Ubatuba (SP).

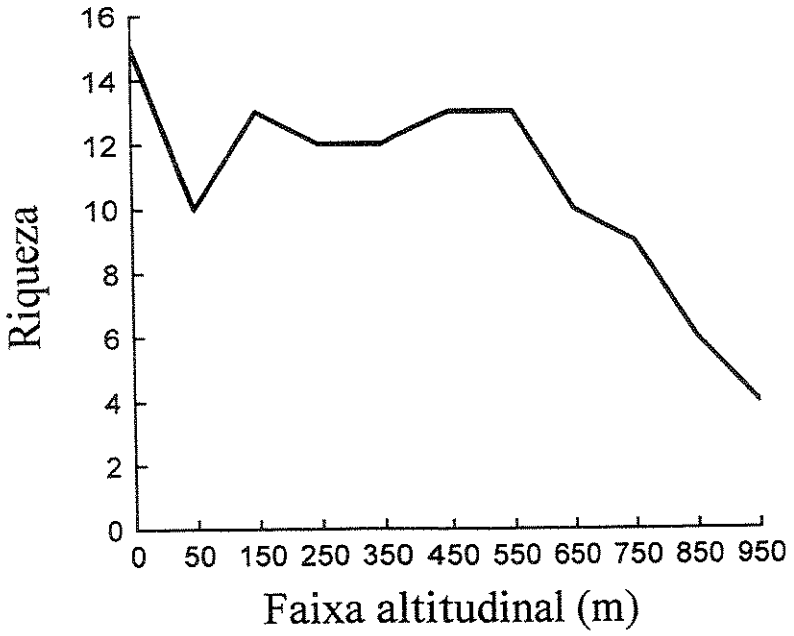


Figura 7- Variação observada na riqueza em espécies da anurofauna de serapilheira (21 spp.) ao longo do gradiente altitudinal de Ubatuba (SP). Considerei as espécies presentes em faixas altitudinais intermediárias aos extremos das suas distribuições, mesmo que não tenham sido aí observadas.

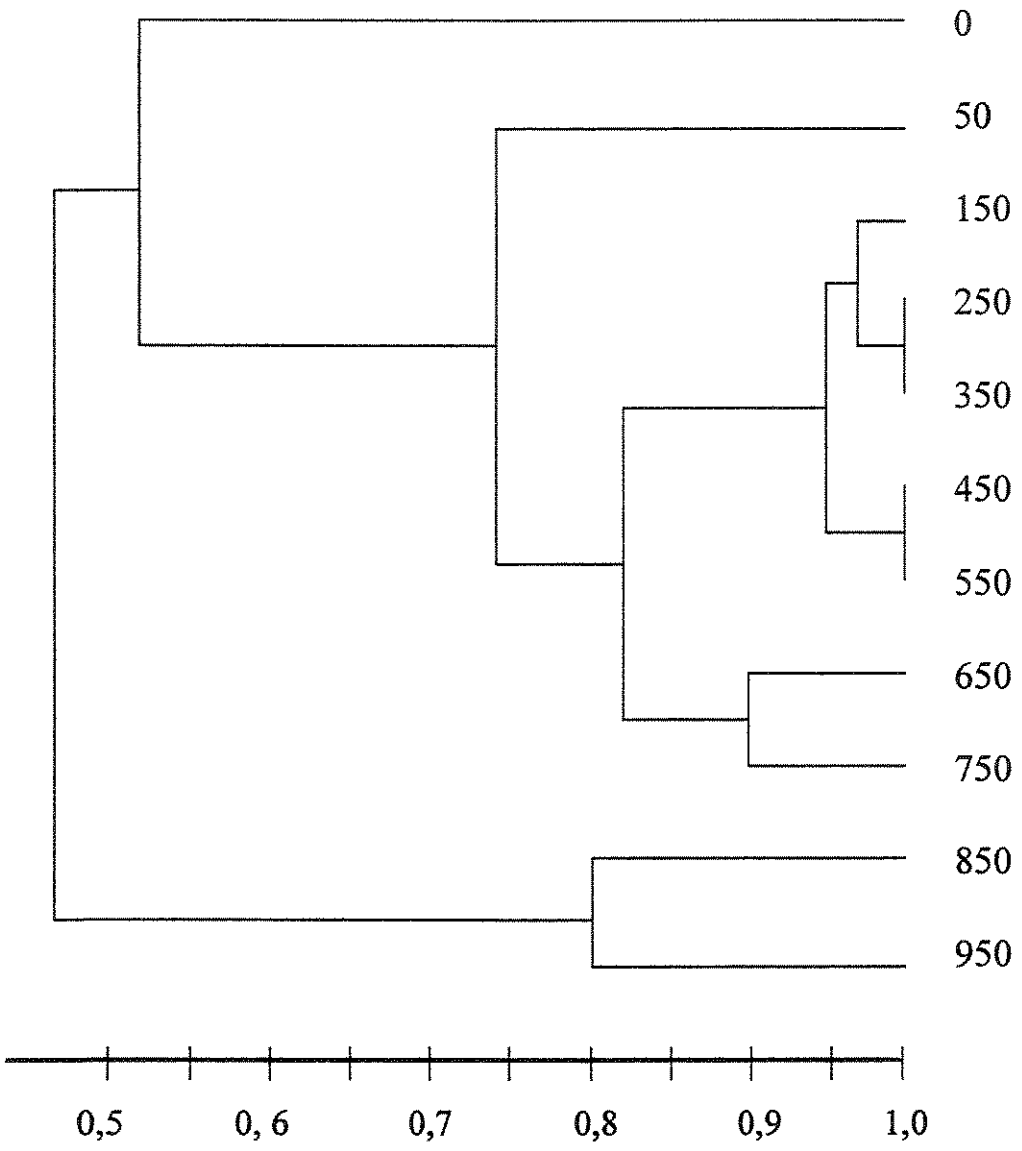


Figura 8- Análise de agrupamento sobre os valores do coeficiente de similaridade de Sorenson (Tabela 3) entre as 11 faixas altitudinais ao longo do gradiente altitudinal em Ubatuba (SP) como representação gráfica da diversidade β (21 spp.). Considerei as espécies presentes em faixas altitudinais intermediárias aos extremos das suas distribuições mesmo que não tenham sido aí observadas.

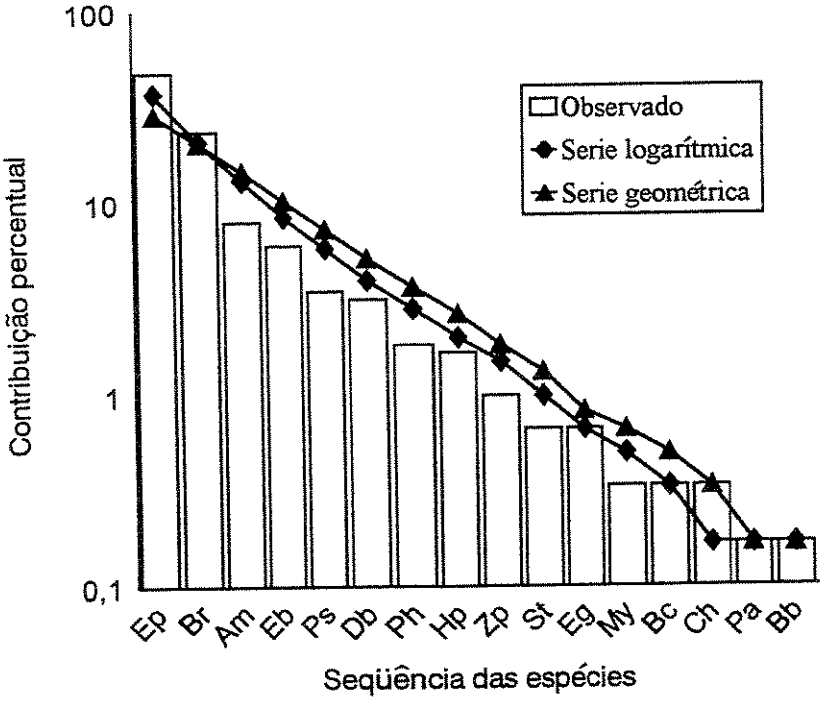


Figura 9- Comparação da distribuição de freqüências das 16 espécies regulares de anuros de serapilheira coletadas no verão ao longo do gradiente altitudinal em Ubatuba (SP) com as freqüências esperadas numa distribuição Série Logarítmica e numa Série Aritmética; em nenhum dos casos o ajuste é significativo ($G_{aj.}$ = 74,5 e 181,2, respectivamente; ambos com gl = 15 e $p < 0,001$). Ep- *Eleutherodactylus parvus*, Br- *Brachycephalus* sp., Am- *Adenomera marmorata*, Eb- *Eleutherodactylus binotatus*, Ps- *Psyllophryne hermogenesi*, De- *Dendrophryniscus brevipollicatus*, Ph- *Physalaemus* sp., Hp- *Hylodes phyllodes*, Zp- *Zachaenus parvulus*, St- *Scinax trapicheiroi*, Eg- *Eleutherodactylus guentheri*, My- *Myersiella microps*, Bc- *Bufo crucifer*, Ch- *Chiasmocleis atlantica*, Pa- *Proceratophrys appendiculata*, Bb- *Eleutherodactylus bolbodactylus*.

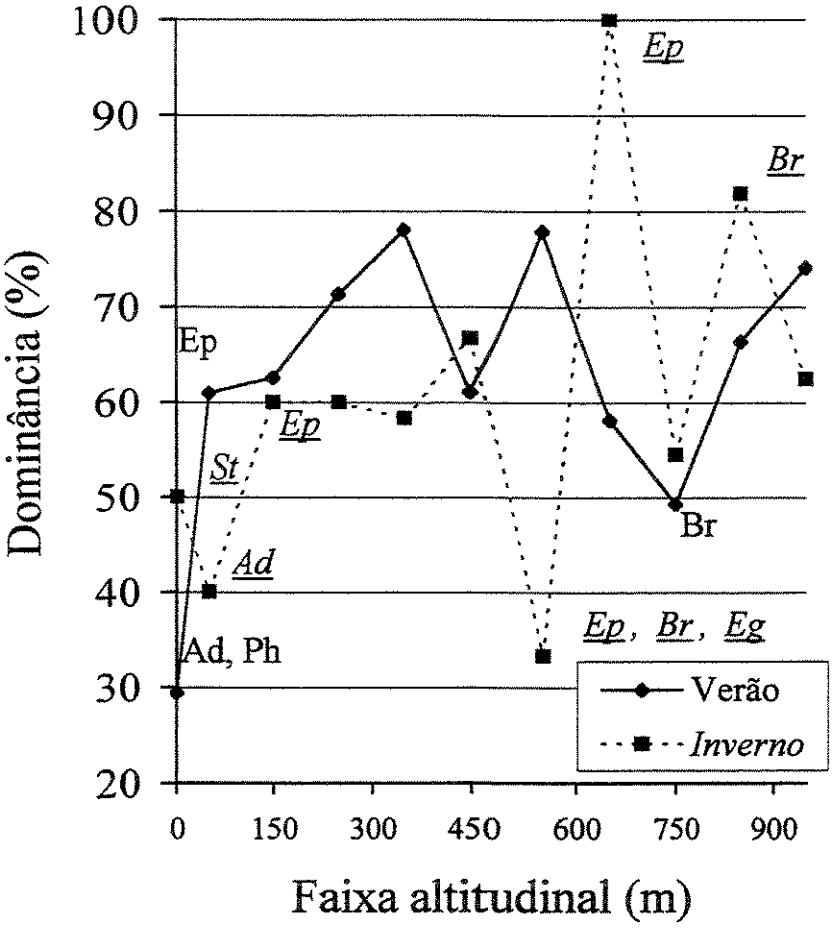


Figura 10- Variação na contribuição percentual das espécies dominantes de anuros de serapilheira ao longo do gradiente altitudinal em Ubatuba (SP) em ambas as estações. Ad- *Adenomera marmorata*, Ph- *Physalaemus* sp., St- *Scinax trapicheiroi*, Ep- *Eleutherodactylus parvus*, Eg- *Eleutherodactylus guentheri* e Br- *Brachycephalus* sp.. Para os pontos sem especificação da espécie, esta corresponde à primeira da seqüência. As abreviações grifadas correspondem ao inverno.

VARIÁVEIS AMBIENTAIS: PADRÃO GERAL E VARIAÇÃO SAZONAL

No verão, a altura da camada de folhas variou em torno de 3 cm, com uma tendência marginalmente significativa de diminuição na ascensão do gradiente altitudinal (Tabela 2; Figura 11); não detectei variação significativa entre estações (Tabela 4). No verão, a altura da camada de raízes variou em torno de 2 cm, com uma tendência de aumento na ascensão do gradiente altitudinal (Tabela 2; Figura 12); encontrei diferença significativa entre as estações, sendo que no inverno os valores foram maiores, variando em torno dos 2,6 cm (Tabela 4). No inverno, detectei declínios em relação à temperatura, umidade (Figura 3), riqueza em espécies e densidade de opiliões (Tabela 4).

Tabela 4- Valores medianos e avaliação da variação sazonal de variáveis ambientais da serapilheira no município de Ubatuba (SP). Z = valores normalizados do teste pareado de Wilcoxon. N = 32 para cada variável.

	Mediana		
Variáveis	Verão/Inverno	Z	P
Altura da camada de folhas (cm)	3,1 / 3,3	1,23	0,217
Altura da camada de raízes (cm)	2,0 / 2,6	2,06	0,040
Temperatura (°C)*	23,3 / 16,5	-	-
Umidade (%)	96 / 90	-3,20	0,001
Opiliões (spp./parcela)*	4 / 1	-	-
Opiliões (indivíduos/parcela)*	10 / 1	-	-

* Diferenças expressivas entre medianas, com pouca ou nenhuma sobreposição de variâncias.

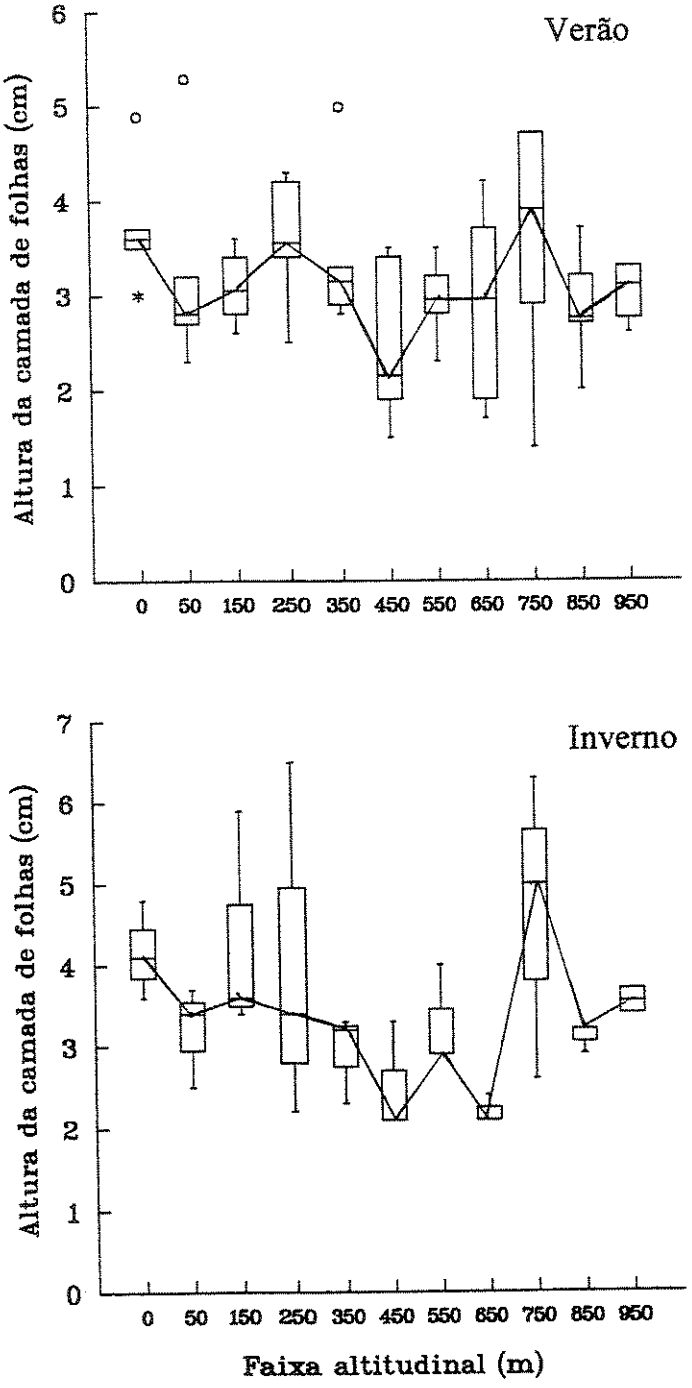


Figura 11 - *Box-plot* representando a variação da altura da camada de folhas ao longo do gradiente altitudinal em Ubatuba (SP), em ambas as estações. A linha liga os valores medianos das faixas altitudinais. No verão, N = 6 por faixa altitudinal até 850 m e 4 a 950 m; o tamanho da amostra do inverno corresponde à metade.

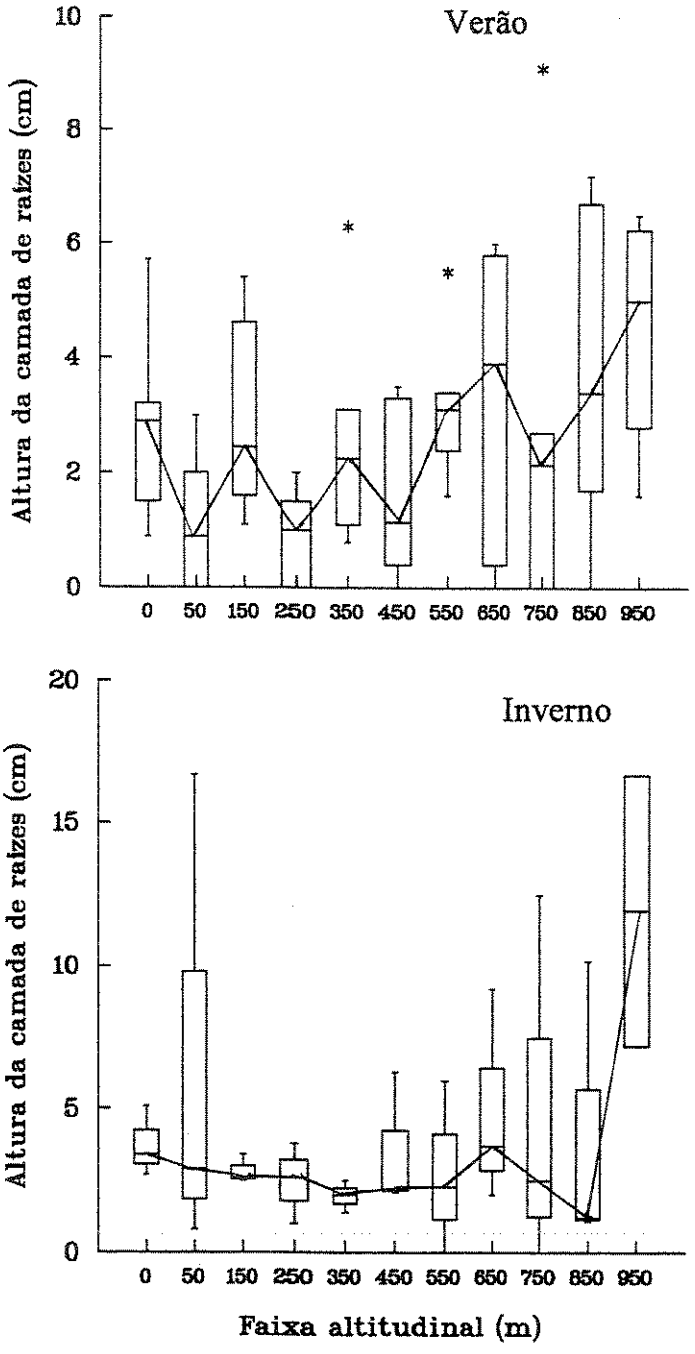


Figura 12- *Box-plot* representando a variação da altura da camada de raízes ao longo do gradiente altitudinal em Ubatuba (SP), em ambas as estações. A linha liga os valores medianos das faixas altitudinais. No verão, N = 6 por faixa altitudinal até 850 m e 4 a 950 m; o tamanho da amostra do inverno corresponde à metade.

DENSIDADE: PADRÃO GERAL, SAZONALIDADE E VARIAÇÃO NO GRADIENTE ALTITUDINAL

Considerando ambas as estações (96 parcelas), capturei 749 indivíduos de anuros de serapilheira em Ubatuba. Perdi, sem identificação prévia, 19 (2,8%) e dois (2,4%) indivíduos no verão e no inverno, respectivamente. O número máximo de anuros por parcela foi 53 no verão, e oito no inverno (Figura 13). As variâncias que observei na densidade e biomassa de anuros dentro de várias faixas altitudinais foram muito grandes, tanto no verão quanto no inverno (*e.g.*, Figuras 14 e 15); nestes dois parâmetros, os valores do verão foram expressiva e sistematicamente maiores que os do inverno (Tabela 5).

A densidade média de anuros, em número de indivíduos/100 m^2 foi 16,3 no verão e 4,0 no inverno; a biomassa média de anuros, em grama/100 m^2, foi 10,1 no verão e 6,4 no inverno (medianas na Tabela 5). Considerando os valores medianos de densidade ao longo do gradiente altitudinal, observei um pico a 250 m no verão e a 150 m no inverno; um segundo pico ocorre a 850 m, tanto no verão quanto no inverno (Figura 14). No verão, a mediana do pico dos 250 m (14,5 ind./parcela) foi essencialmente igual à dos 850 m; no inverno o pico da área alta é maior, porém, em valores absolutos, ambos são menores que os de verão (Figura 14). No verão, acima dos 250 m, notei um decréscimo na densidade de anuros até os 550 m e, no inverno, até os 650 m. O pico de densidade dos 250 m se deve à maior abundância da espécie dominante (*Eleutherodactylus parvus*) (Figura 16); o dos 850 m se deve, principalmente, à segunda espécie mais abundante (*Brachycephalus* sp.), que ocorreu acima dos 450 m e aumentou em densidade com a altitude (Figura 17, Tabela 2). A densidade das duas espécies dominantes diminuiu no inverno (Tabela 5). Desconsiderando as duas espécies dominantes, as 14 demais só foram importantes numericamente no verão (oscilando, em conjunto, em torno de 5 ind./parcela) até os 150 m,

decaindo a partir daí com a altitude (Figura 18); para essas, a densidade no inverno foi muito baixa (Tabela 5) e não seguiu o padrão do verão, com as densidades flutuando, aparentemente ao acaso, em torno de 1 indivíduo por parcela (Figura 18). A biomassa total do verão foi de 413g (N = 64 parcelas) e a do inverno foi 131g (N = 32). No verão observei, ao longo do gradiente, uma flutuação dos valores medianos de biomassa de maneira parecida com a da densidade, com valores aumentando da baixada até os 150 m, seguido de um decréscimo até os 550 m e de um novo aumento até os 850 m (Figura 15). Como ressaltei, os valores de biomassa foram menores no inverno (Tabela 5), com um pico não muito pronunciado em 250 m (Figura 15).

Considerando as amostras globais, *Eleutherodactylus parvus* e *Brachycephalus* sp. foram dominantes em número de indivíduos, compondo juntos aproximadamente 73% dos indivíduos do verão e 69% do inverno (Tabela 1); essas duas pequenas espécies (ambas com adultos entre 10 e 20 mm) contribuíram com 23,4 e 7,5% da biomassa total do verão, respectivamente. Três das espécies maiores em tamanho (*Bufo crucifer*, *Proceratophrys appendiculata* e *Eleutherodactylus binotatus*) representaram juntas aproximadamente 6% do número de indivíduos e 45,2% da biomassa do verão.

Não encontrei correlação significativa entre a amplitude da distribuição altitudinal de uma espécie e sua densidade ($r_s \cong 0$; N = 16).

Na análise do padrão de Covariância de Abundâncias entre espécies (CoA) não encontrei nenhuma correlação negativa; na verdade, houve correlação positiva entre a densidade de *Eleutherodactylus parvus* com as de *Brachycephalus* sp. (r_s = 0,63; N= 12) (ver também a Tabela 2), *Eleutherodactylus binotatus* (r_s = 0,52; N = 16) e *Dendrophryniscus brevipollicatus* (r_s = 0,58; N = 13) (todas as correlações com $p < 0,05$).

No verão, indivíduos imaturos (juvenis) representaram 58,2% da amostra, no inverno esta contribuição caiu para 14,6%. A densidade de adultos no inverno (3,4 ind./100m^2) foi a metade da do verão, enquanto que a de juvenis caiu 16 vezes (de 9,5 para 0,6 ind./100m^2).

Na estimativa do efeito da cercadura da parcela, os indivíduos que encontrei junto à rede, após o término da varredura, perfizeram 34 e 23% do total no verão e inverno, respectivamente.

Tabela 5- Variação sazonal de variáveis biológicas da anurofauna de serapilheira em Ubatuba (SP). N = 17 parcelas para *Brachycephalus* sp. e 32 para as demais. As diferenças entre todas as medianas são expressivas e sistemáticas (dispensam estatística).

Variáveis	Medianas Verão/Inverno	Declínio Sazonal*
Anuros (ind./parcela)	7,7 / 2,0	75%
Anuros (g /parcela)	4,0 / 1,2	36%
E. parvus (ind./ parcela)	4,0 / 1,0	79%
Brachycephalus sp. (ind./parcela)	1,5 / 1,0	73%
14 spp. raras (ind./parcela)	2,0 / 0,0	69%

* baseado nas médias por parcela.

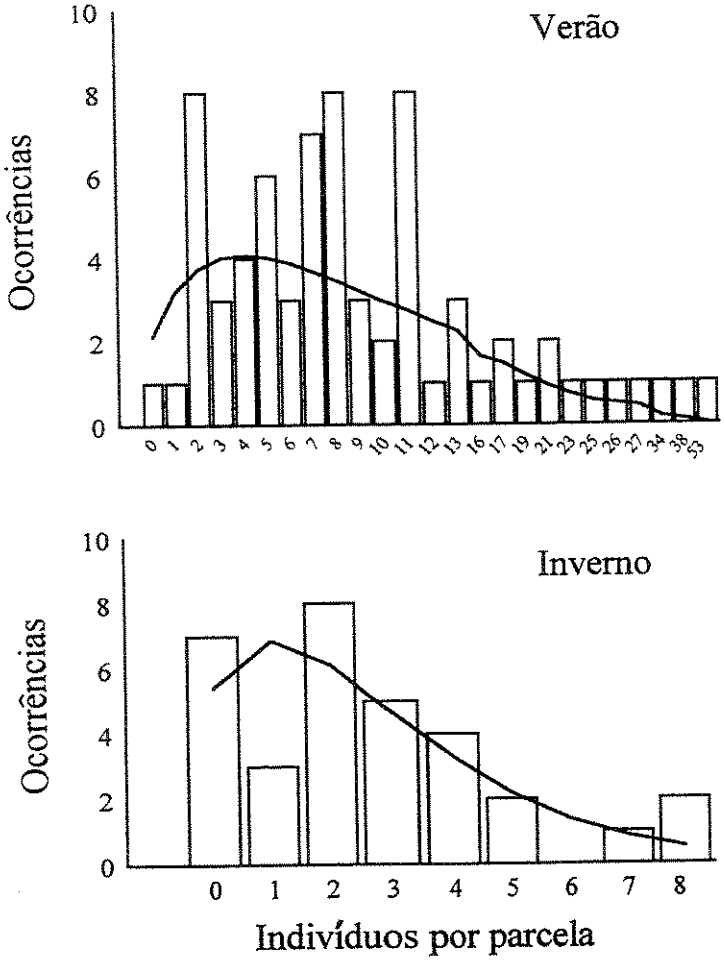


Figura 13 – Distribuição de freqüências da densidade de anuros de serapilheira por parcelas (barras) em Ubatuba (SP), em ambas as estações, e comparação com a Distribuição Binomial Negativa esperada (linha). Em ambos os casos o observado não difere do esperado ($p > 0,10$; Tabela 6).

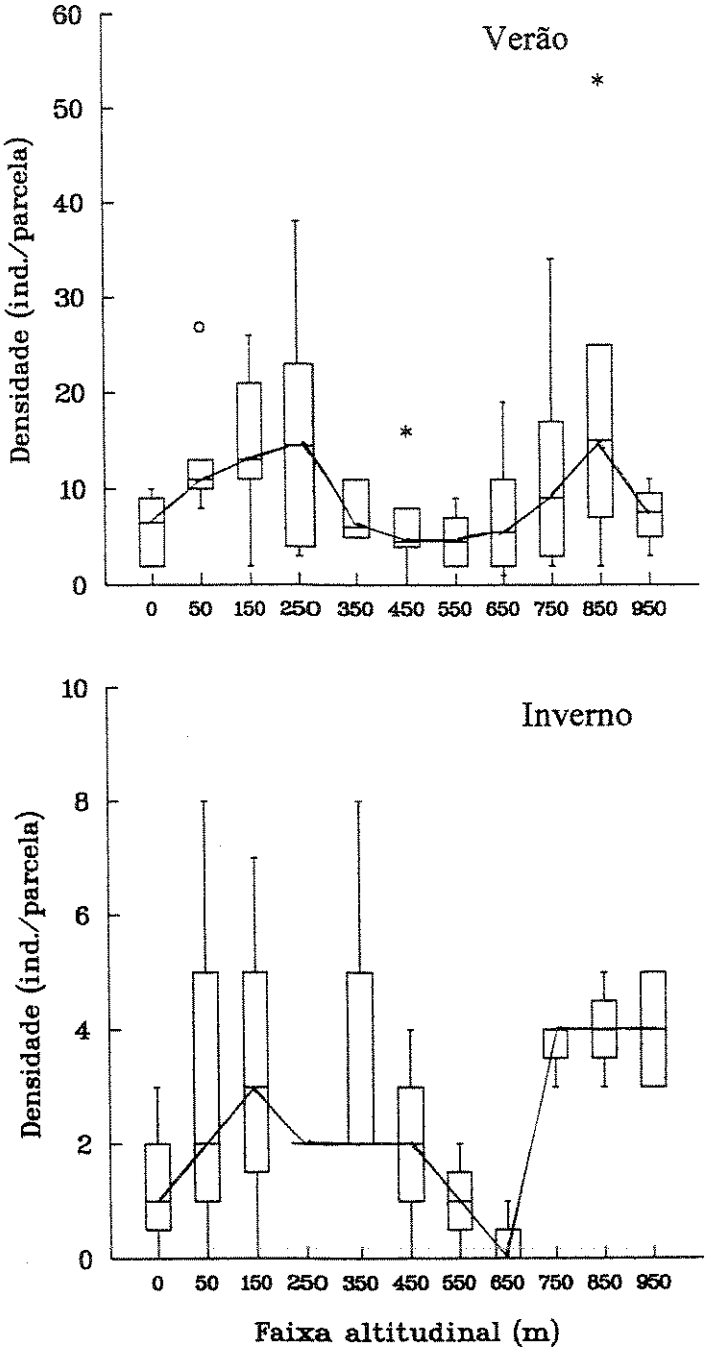


Figura 14- *Box-plot* representando a variação da densidade de indivíduos de anuros de serapilheira ao longo do gradiente altitudinal em Ubatuba (SP), em ambas as estações. A linha liga os valores medianos das faixas altitudinais. No verão, N = 6 parcelas por faixa altitudinal até 850 m e 4 a 950 m; o tamanho da amostra do inverno corresponde à metade.

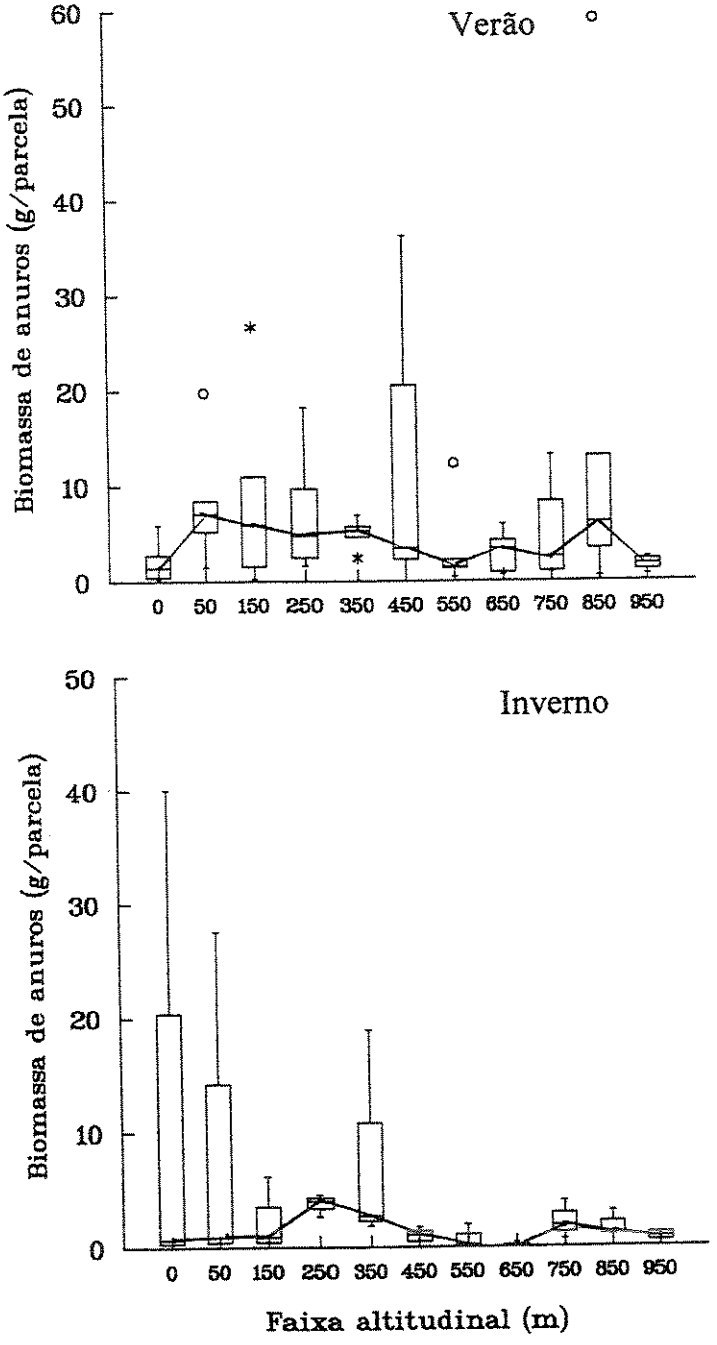


Figura 15- *Box-plot* representando a variação da biomassa dos anuros de serapilheira ao longo do gradiente altitudinal em Ubatuba (SP), em ambas as estações. A linha liga os valores medianos das faixas altitudinais. No verão, N = 6 por faixa altitudinal até 850 m e 4 a 950 m; o tamanho da amostra do inverno corresponde à metade.

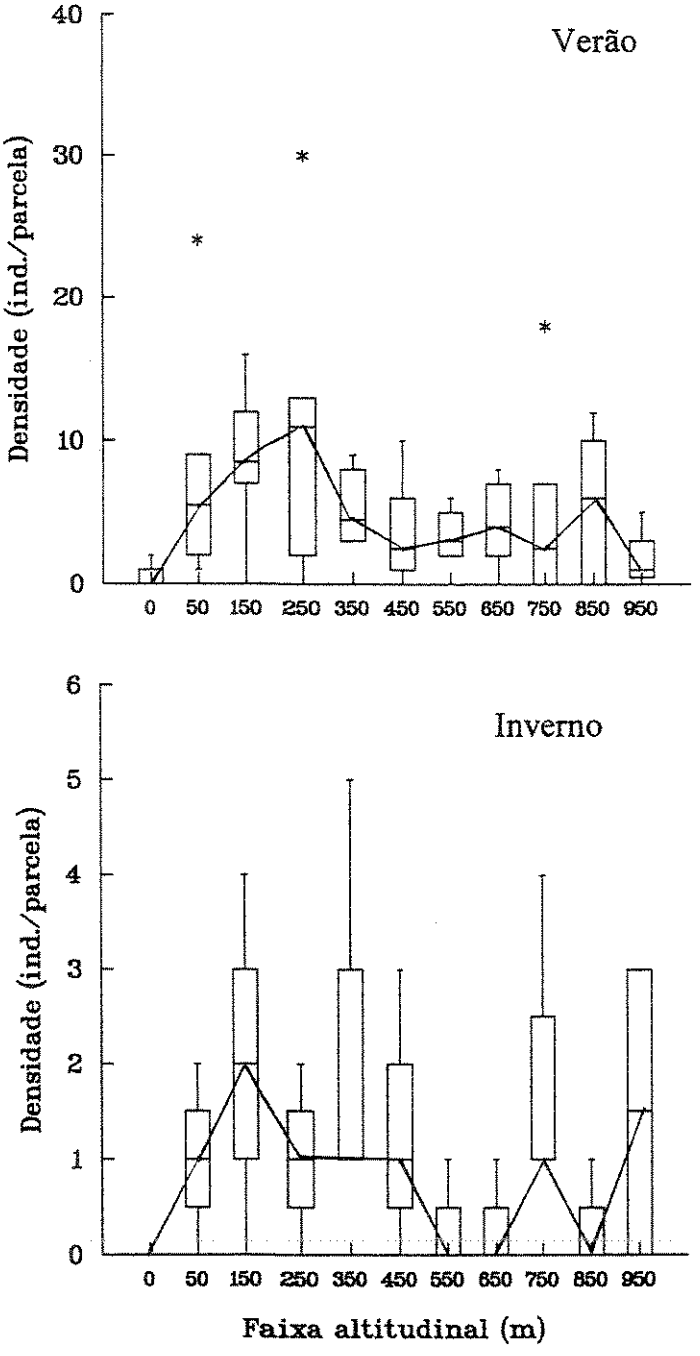


Figura 16- *Box-plot* representando a variação da densidade de indivíduos da espécie de anuro dominante (*Eleutherodactylus parvus*) na serapilheira ao longo do gradiente altitudinal em Ubatuba (SP), em ambas as estações. A linha liga os valores medianos das faixas altitudinais. No verão, N = 6 parcelas por faixa altitudinal até 850 m e 4 a 950 m; o tamanho da amostra do inverno corresponde à metade.

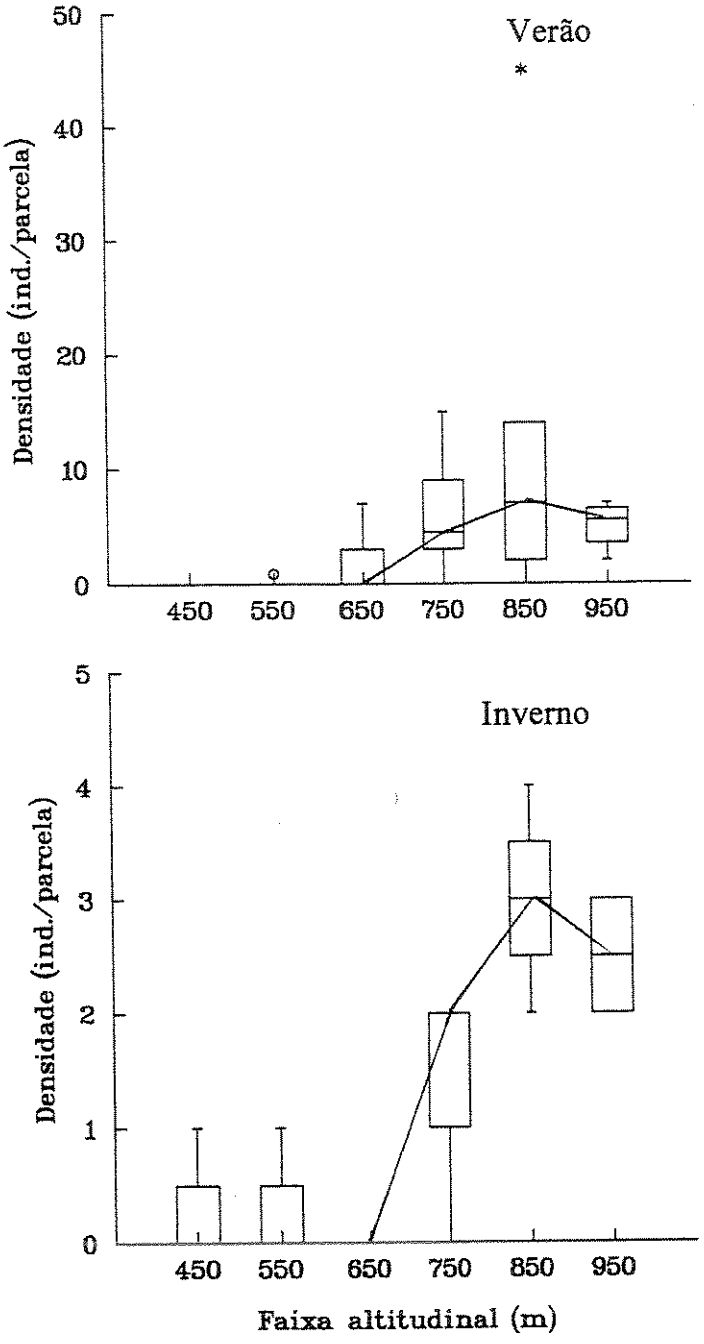


Figura 17- *Box-plot* representando a variação da densidade de indivíduos da segunda espécie em abundância (*Brachycephalus* sp.) na serapilheira ao longo do gradiente altitudinal em Ubatuba (SP), em ambas as estações. A linha liga os valores medianos das faixas altitudinais. No verão, N = 6 parcelas por faixa altitudinal até 850 m e 4 a 950 m; o tamanho da amostra do inverno corresponde à metade.

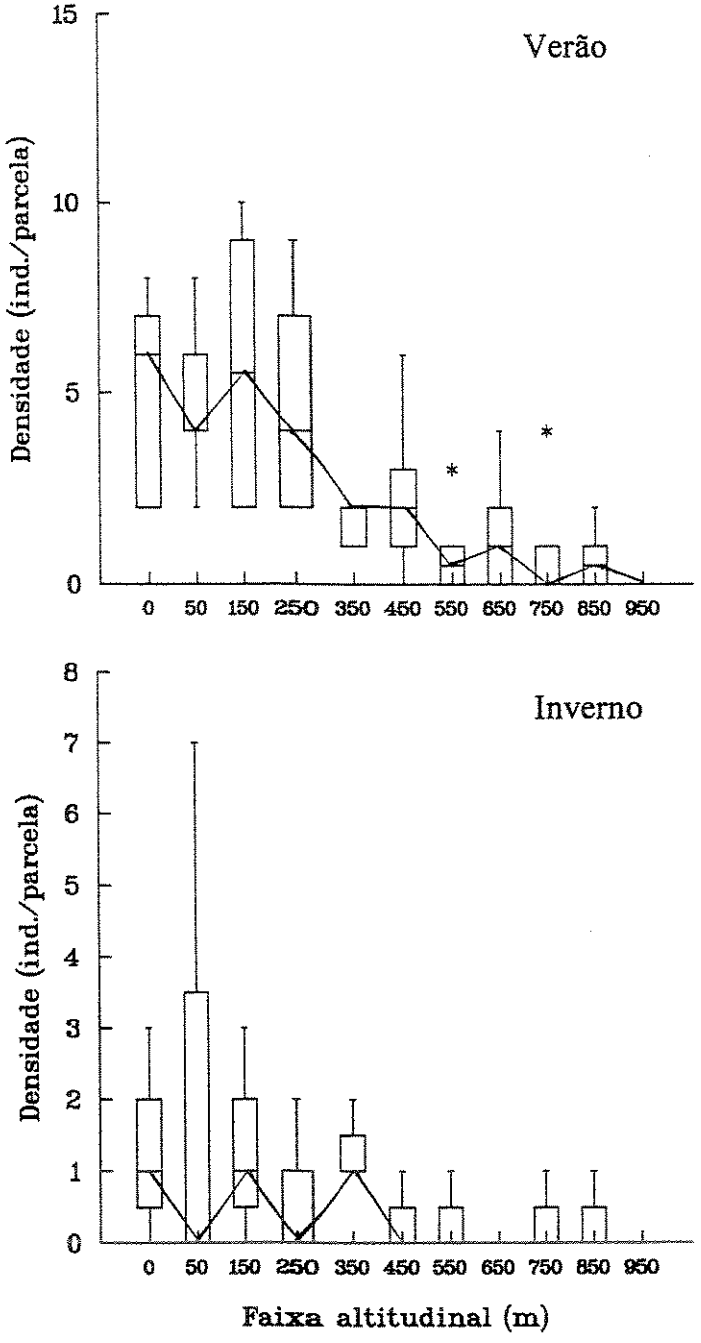


Figura 18- *Box-plot* representando a variação da densidade de indivíduos de 14 espécies raras de anuros de serapilheira (excluindo *E. parvus* e *Brachycephalus* sp.) ao longo do gradiente altitudinal em Ubatuba (SP), em ambas as estações. A linha liga os valores medianos das faixas altitudinais. No verão, N = 6 parcelas por faixa altitudinal até 850 m e 4 a 950 m; o tamanho da amostra do inverno corresponde à metade.

DISTRIBUIÇÃO ALTITUDINAL DAS ESPÉCIES E CORRELAÇÕES COM AS VARIÁVEIS AMBIENTAIS

Como visto anteriormente, a riqueza em espécies de anuros de serapilheira se correlacionou negativamente com a altitude (Tabela 2). A riqueza também se correlacionou positivamente com a densidade total de indivíduos, com a densidade de *Eleutherodactylus parvus* e com a altura da camada de folhas (Tabela 2). Outras correlações de interesse (coeficientes na Tabela 2) foram as da densidade das 14 espécies raras com a altitude (negativa) e com a altura da camada de folhas (positivas); a densidade das espécies raras também mostrou tendência de correlação negativa com a altura da camada de raízes. Dentro de sua faixa de ocorrência, a densidade de *Brachycephalus* sp. esteve correlacionada positivamente com a altitude, com a densidade de *E. parvus* e com as alturas das camadas de folhas e raízes. A altura da camada de raízes e de folhas estiveram correlacionadas positivamente entre si. A densidade total não esteve correlacionada com a inclinação do terreno ($p > 0,10$; $N = 64$).

Das 12 variáveis que utilizei na Análise de Correspondência Canônica (ACC), três estiveram significativamente correlacionadas com a distribuição das oito espécies mais abundantes/dispersas (todas com $p < 0,02$): altitude, distância da água e altura máxima de árvores (Figura 19). A variância total explicada por estas três variáveis foi 31%, sendo 23% relativa à altitude. O eixo I da ACC (autovalor de 0,48; $p < 0,001$), essencialmente, descreve a distribuição das espécies ao longo do gradiente altitudinal. As variáveis ambientais que contribuíram para o eixo II (autovalor de 0,09; $p < 0,01$) foram as categorias de distância da água e de altura máxima de árvores (Figura 19). As posições das espécies no eixo I correspondem ao seu local de maior densidade no gradiente altitudinal; a seqüência delas nesse eixo, a partir da direita (ascendendo no gradiente), foi: *Adenomera*

marmorata, *Dendrophryniscus brevipollicatus*, *Eleutherodactylus binotatus*, *Psylloprhyne hermogenesi*, *Zachaenus parvulus* e *Brachycephalus* sp.. As espécies com valor mediano no eixo 1 (*Eleutherodactylus parvus* e *Hylodes phyllodes*) correspondem àquelas com ampla distribuição ao longo de todo o gradiente. As variáveis categóricas que compõem o eixo 2, distância da água e altura máxima de árvores, são menos expressivas que a altitude e ressaltaram a presença de *Hylodes phyllodes* próximo a riachos e de *Zachaenus parvulus* em locais com árvores mais altas.

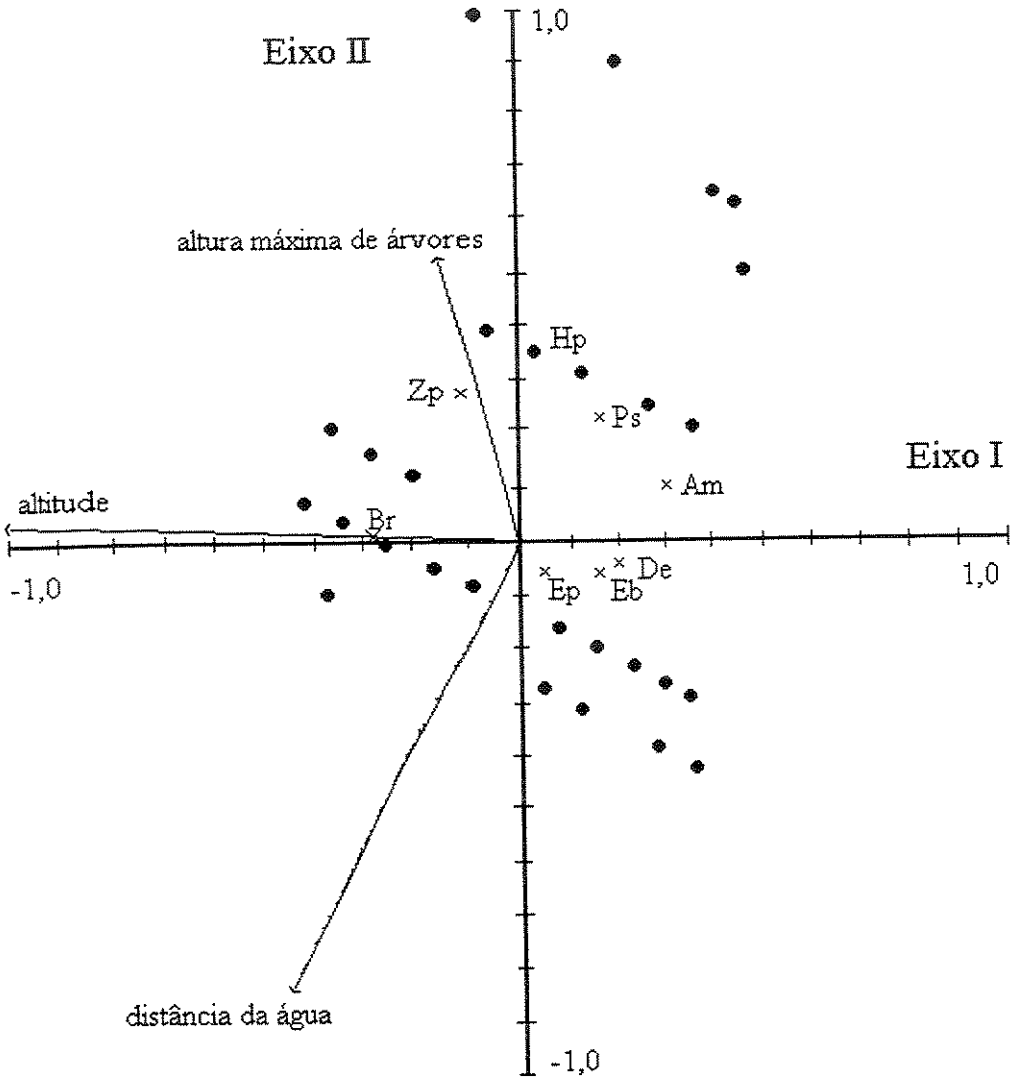


Figura 19- Diagrama de ordenação das amostras (•) e das espécies (x) ao longo dos dois primeiros eixos da Análise de Correspondência Canônica. As três variáveis ambientais (vetores) estiveram significativamente correlacionadas com a distribuição das oito espécies de anuros de serapilheira mais abundantes/dispersas ao longo do gradiente altitudinal em Ubatuba (SP). Am- *Adenomera marmorata*, De- *Dendrophryniscus brevipollicatus*, Eb- *Eleutherodactylus binotatus*, Ps- *Psyllophryne hermogenesi*, Zp- *Zachaenus parvulus*, Br- *Brachycephalus* sp., Ep- *Eleutherodactylus parvus*, Hp- *Hylodes phyllodes*.

PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DOS INDIVÍDUOS

Considerando todas as amostras ao longo do gradiente, os anuros apresentaram uma distribuição agregada, tanto no verão quanto no inverno. Observei uma maior agregação dos indivíduos no verão, com menor valor do Coeficiente Binomial Negativo (k) (Tabela 6). Encontrei que os dados de distribuição de freqüência da densidade de indivíduos podem ser adequadamente descritos em termos da Distribuição Binomial Negativa (Figura 13; Tabela 6).

Tabela 6- Avaliação do padrão de distribuição espacial e intervalo de confiança da média, segundo o Modelo Binomial Negativo (BN), da anurofauna de serapilheira no gradiente altitudinal de Ubatuba (SP) para ambas as estações.

Variável / Parâmetro	Verão (64 parcelas)	Inverno (32 parcelas)
Densidade média (ind./parcela)	10,5	2,6
Variância	93,1	5,0
Índice de Dispersão	8,85	1,94
X^2 agregação (gl)	557,6 (63)	60,0 (31)
Padrão sugerido pelo X^2	Agregado	Agregado
Expoente BN (k)	1,75	2,48
X^2 do ajuste ao BN (gl)*	25,8 (19)	3,5 (4)
Intervalo de confiança da média (95%) de densidade	8,10 - 12,93	1,80 - 3,39

* Ambos com $p > 0,10$.

COMPARAÇÃO ENTRE UBATUBA E ATIBAIA: DIVERSIDADE E DENSIDADE

Em Atibaia existem 12 espécies regulares de anuros de serapilheira (Giaretta *et al.*, no prelo, Anexo 1) e, em Ubatuba, nas três faixas altitudinais comparadas (700 – 1.000 m), registrei oito espécies nas parcelas. Considerando os dados do verão, a estimativa '*Jacknife*' de riqueza foi de 13,3 spp. (± 2,26 DP) para Atibaia e 14,9 spp. (± 1,61 DP) para Ubatuba, a diferença não sendo significativa ($p > 0,10$). Considerando os valores de Shannon-Wiener, observei um maior número de Espécies Igualmente Comuns em Atibaia (5,0) do que nas faixas consideradas em Ubatuba (2,4) (diferença em H' com $t = 6,47$; $p < 0,001$). No inverno, a riqueza em espécies amostrada foi sete para Atibaia e quatro em Ubatuba. Considerando-se a anurofauna de serapilheira de Ubatuba como um todo, 4 espécies (*Eleutherodactylus parvus*, *E. guentheri*, *Bufo ictericus* e *B. crucifer*) são comuns a ambas as localidades. Espécies do gênero *Brachycephalus* foram dominantes em ambos os locais; no verão, *B. ephippium* contribuiu com 55% dos indivíduos em Atibaia e *Brachycephalus* sp. com 62 % em Ubatuba. No verão a densidade média de anuros, em número de indivíduos/100 m^2, foi 21,2 em Ubatuba e 5,1 em Atibaia; a densidade não decaiu significativamente na estação fria/seca em Atibaia (4,2 ind./100 m^2), porém, decaiu 72,3% nas faixas comparáveis de Ubatuba. Apesar da diminuição de densidade no inverno, a densidade dos anuros em Ubatuba ainda foi, em média, 1,5 vezes maior que a de Atibaia neste período do ano.

VARIAÇÃO MICROGEOGRÁFICA DE *Brachycephalus* sp.

Conforme referi anteriormente, os indivíduos de *Brachycephalus* sp. só foram encontrados acima dos 450 m altitudinais e aumentaram em densidade com a altitude. Ao longo da costa em Ubatuba, num trecho de aproximadamente 60 km de serra (distância em linha reta sobre mapa; Figura 1), encontrei quatro populações que puderam ser distinguidas entre si principalmente pela coloração dos indivíduos vivos (Figura 20). Utilizei os nomes de cada localidade para denominar cada população. A coloração dos indivíduos nas populações, no sentido SW-NE é: esverdeada (padrão Maranduba); vermelha-amarelada (padrão Capricórnio), amarela com faixa vertebral marrom (padrão Prumirim) e totalmente amarela (padrão Picinguaba) (Figura 20). Dentro de cada população os indivíduos apresentam um padrão único, embora alguns indivíduos da população Capricórnio possam apresentar uma discreta faixa vertebral marrom, que lembra a do padrão Prumirim. As populações também variam quanto ao grau e padrão de ossificação dérmica (osteodermatose); o padrão Maranduba apresenta um alto grau de ossificação, seguido de Capricórnio, que apresenta um grau intermediário; Prumirim e Picinguaba têm pouca ossificação.

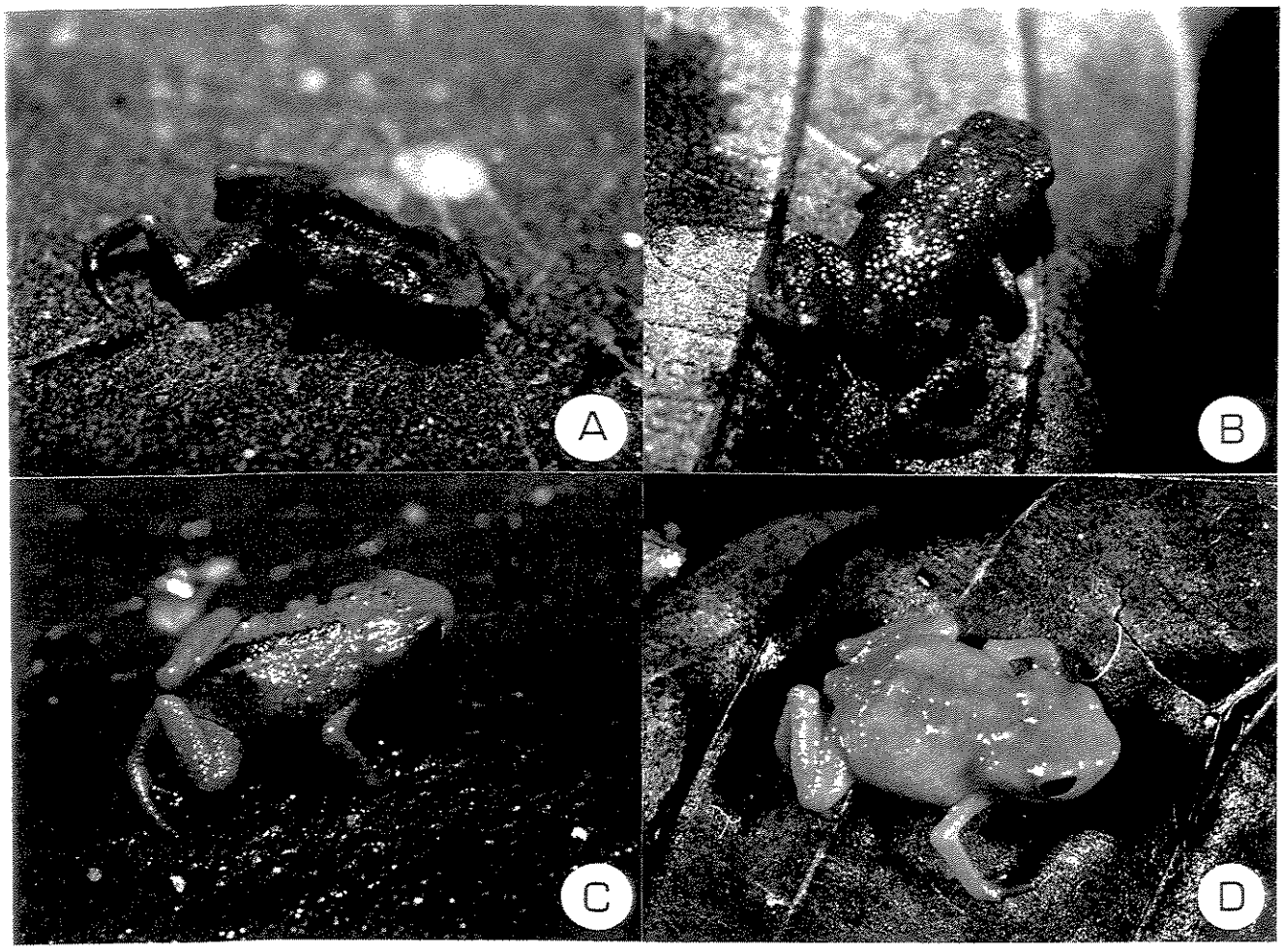


Figura 20- Diferentes populações de *Brachycephalus* sp. reconhecidas em Ubatuba (SP). No transecto SW-NE os padrões são: A- Maranduba (verde), B- Capricórnio (vermelho), C- Prumirim (faixa vertebral marrom) e D- Picinguaba (amarelo).

DISCUSSÃO

Anuros de serapilheira representam uma taxocenose particularmente diversificada nos trópicos e o presente estudo é o primeiro com delineamento experimental voltado especificamente à questão da variação da diversidade e densidade do grupo ao longo de um gradiente altitudinal. Habitualmente, os anuros de serapilheira são tratados num contexto mais amplo, o de comunidades herpetológicas (*e.g.*, Scott, 1976; Lieberman, 1986; Faulth *et al.*, 1989). Não utilizei uma abordagem herpetológica nesse estudo, dado que, entre outros aspectos, os anuros e lagartos são afetados de maneira muito diferente por variáveis como umidade e temperatura. Porém, mesmo dentro dessa escala maior (comunidades herpetológicas), a quantidade de trabalhos tratando de variações altitudinais é pequena, com dois trabalhos na Costa Rica (Scott, 1976; Fauth *et al.*, 1989); Giaretta *et al.* (1997) e Giaretta *et al.* (no prelo, Anexo 1) também consideram variações altitudinais em seus estudos no sudeste do Brasil. Scott (1976) discute as variações altitudinais em seus dados, porém, o delineamento experimental não foi originalmente concebido para este fim e, também, é prejudicado pela falta de replicações em áreas altas. Na revisão da literatura, sempre que possível, reanalisei os dados originais que trataram de herpetofauna para extrair deles os dados relativos aos anuros (Apêndice 2), o que foi possível para a maioria dos trabalhos. Muitas das discussões e conclusões que aqui apresento foram feitas sobre estas reanálises.

DELIMITAÇÃO DA TAXOCENOSE DE ANUROS DE SERAPILHEIRA, O MÉTODO DE PARCELAS E O DELINEAMENTO AMOSTRAL

Neste trabalho defini como "ocasionais" aquelas quatro espécies que podem ter aparecido acidentalmente nas amostragens quantitativas, não fazendo parte da taxocenose e, portanto, tendo pouca ou nenhuma importância em interações potenciais (*e.g.*, competição por alimento). Dada a ocorrência de espécies ocasionais nas amostragens ecológicas, a delimitação de guildas (por extensão também de comunidades) depende de critérios pessoais, o que insere certa subjetividade na questão. Diversos estudos quantitativos têm revelado a presença de Hylidae na serapilheira (*e.g.*, Rodriguez, 1992) e, no sudeste do Brasil, pelo menos uma espécie (*Hyla luctuosa* Pombal Jr. e Haddad, 1993) tem sido encontrada em números expressivos (Giaretta *et al.*, 1997; Giaretta *et al.*, no prelo, Anexo 1). Aqui considerei *Scinax trapicheiroi* como espécie regular de serapilheira dado que diversos indivíduos foram coletados, em ambas as estações; uma outra espécie do grupo, *Scinax hiemalis*, foi encontrada na serapilheira em outra localidade (Giaretta *et al.*, no prelo, Anexo 1).

No presente estudo, o método das parcelas não foi totalmente eficiente no inventário da anurofauna de serapilheira (76% da taxocenose), com a curva do coletor (Figura 5) se estabilizando em 47% da amostra. Considerando que as parcelas são custosas em termos de tempo e esforço, é evidente que não devem ser empregadas como método único em trabalhos de levantamento; Allmon (1991) sugere o mesmo para a Amazônia. Por outro lado, as parcelas tiveram papel importante na detecção da nova espécie de *Psyllophryne*, pois, apesar de relativamente abundante e com ampla distribuição altitudinal, os indivíduos só foram coletados dentro das parcelas. Portanto, concluo que, para uma amostragem efetiva da anurofauna de serapilheira, é necessária uma combinação de métodos, como o

das parcelas, armadilhas de intercepção e queda (*pitfall*) e a habitual coleta auditivamente orientada (Heyer *et al.*, 1994). No que se refere a dados de densidade, a modificação implementada, cercadura da parcela com tela, deve ser incorporada em estudos futuros sob pena de se subestimar (em até 34%, presente estudo) a densidade de anuros na liteira.

FATORES CORRELATOS À RIQUEZA DA ANUROFAUNA DE SERAPILHEIRA

Discussões sobre as causas que geram e mantém padrões locais de riqueza em espécies, assim como as que promovem diferenças geográficas, têm estimulado a proposição de muitas hipóteses. Reconhece-se uma multitude de meios, tanto físicos quanto biológicos, nos quais mecanismos como idade do ambiente, estabilidade climática e competição podem atuar, e ter atuado no tempo evolutivo, para produzir as assembléias que vemos hoje. Revisões sobre o assunto são abundantes na literatura e aquelas em Giller (1984), Brown (1988) e Begon *et al.* (1996) são particularmente abrangentes e claras. Apresento, a seguir, um resumo dos principais fatores que têm sido considerados como relevantes na explicação da variação na riqueza em comunidades naturais e, em particular, nas de anuros de serapilheira.

O 'Tempo Evolutivo' parece atuar positivamente na promoção de riqueza em espécies, considerando-se que os diferentes nichos em uma comunidade só podem ser preenchidos se houver tempo suficiente para que a evolução atue e promova os ajustes necessários. No caso particular das herpetofaunas de serapilheira, a maior idade e a continuidade de ambientes tropicais no tempo podem ajudar a entender as diferenças na composição de fauna em relação a climas temperados, porém, não explica as diferenças entre ambientes tropicais (ver discussão abaixo e Apêndice 2).

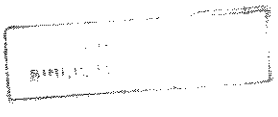
Numa escala menor, as comunidades também podem diferir no número de espécies no 'Tempo Ecológico' (algumas dezenas de gerações e/ou anos), devido ao fato de não ter havido tempo para a dispersão de colonizadores, ou recuperação sucessional após uma perturbação local; por isso, provavelmente, áreas recém-formadas (*e.g.*, resultantes de incêndios) não apresentam o complemento total de espécies. De maneira parecida, áreas isoladas ou remotas são relativamente pobres devido à falta de colonização (Ricklefs, 1993). Nos trópicos populações animais tendem a ser mais sedentárias, dado que os indivíduos têm pouca necessidade de se mover na busca de ambientes favoráveis e essa sedentariedade, aliada à baixa tolerância climática, provavelmente favorecem o isolamento geográfico e reduzem o fluxo gênico entre populações, facilitando a especiação (Giller, 1984). Limites topográficos também podem ser barreiras significativas para especialistas climáticos (Janzen, 1967); lagartos, serpentes e anuros apresentam distribuições altitudinais mais restritas nos trópicos (Huey, 1978). As questões do tempo ecológico e de eventos perturbadores do ambiente provavelmente também têm implicações sobre a riqueza da anurofauna de serapilheira, dado o baixo poder de dispersão dos anuros e seu conseqüente potencial de especiação (ver, também, item sobre *Brachycephalus* sp., abaixo). Heyer *et al.* (1988) apresentam casos de supostas extinções de anfíbios em localidades da Mata Atlântica no sudeste do Brasil e referem-se às suas eventuais causas. Entre as causas possíveis de extinção listam fortes geadas, com temperaturas abaixo de zero; porém, faltam demonstrações de que essas extinções ocorreram de fato e de que o frio foi o agente causal. As florestas do litoral norte de São Paulo estão sujeitas a perturbações promovidas por fortes chuvas de verão, as quais, episodicamente, provocam deslizamentos de terra nas encostas, com conseqüente abertura de clareiras na mata (Cruz, 1975; obs. pes.). As áreas

alteradas por esses deslizamentos são, porém, relativamente pequenas e não devem ter impacto direto importante sobre a anurofauna.

A relação entre valores médios de variáveis ambientais (*e.g.*, temperatura e precipitação média anual) e riqueza tem sido discutida dentro da hipótese da "Favorabilidade do Ambiente" (Giller, 1984; Owen, 1989). Considerando a fauna herpetológica do Texas, Owen (1989) encontrou uma boa correlação entre a precipitação média anual e a riqueza do grupo. O conjunto dos trabalhos disponíveis indica claramente que a riqueza de anuros de serapilheira decresce com o aumento no número de meses secos (Scott, 1976, ver abaixo). Seria esperado que na Mantiqueira (Atibaia) a riqueza em espécies de anuros de serapilheira fosse menor que na Serra do Mar (Ubatuba) em altitudes comparáveis, em função das menores pluviosidades e maior grau de alteração antrópica; porém, a base de dados aqui utilizada não suporta tal conclusão.

'Segregação Espacial' é um meio importante de coexistência entre espécies potencialmente competidoras; então, ambientes complexos estruturalmente (*e.g.*, com vegetação estratificada) poderiam abrigar comunidades mais complexas sustentando maior riqueza em espécies (Boomsma e Van Loon, 1982; Schlosser, 1982; Giller, 1984). Numa ampla escala espacial, porém, Owen (1989) não encontrou que uma maior variância em elevação (maior heterogeneidade) está associada a maiores valores de riqueza de anuros e salamandras. Quando se considera a anurofauna de uma região como um todo, no caso da Mata Atlântica até 64 espécies podem ser encontradas numa localidade (Heyer *et al.*, 1990), nota-se que as espécies ocupam uma grande diversidade de ambientes para a reprodução (*e.g.*, poças, riachos, serapilheira, axila de bromélias). Diversas das espécies de anuros que vivem no chão da mata completam seu ciclo vital nesse ambiente (*e.g.*, *Eleutherodactylus* spp.), enquanto outras (*e.g.*, *Physalaemus* spp. e *Bufo* spp.) utilizam esse micro-ambiente

para fins mais restritos, como área de alimentação e/ou abrigo, e necessitam voltar a corpos d'água para a reprodução. Sendo o chão da mata relativamente homogêneo, a questão de como 20 (*e.g.*, Lieberman, 1986) ou mais espécies de anuros coexistem nesse ambiente merece atenção especial. Em Ubatuba, o padrão de distribuição altitudinal das espécies revela algum grau de segregação espacial entre elas (ver discussão abaixo), embora, na baixada, 15 espécies possam ocorrem juntas. Uma camada mais alta de serapilheira provavelmente implica em maior complexidade micro-estrutural e, em tese, poderia abrigar mais espécies (Scott, 1976). Os dados de Faulth *et al.* (1989), considerando anuros e lagartos, e os do presente estudo suportam a correlação positiva esperada entre a riqueza e a altura da camada de folhas; Scott (1976) e Allmon (1991) não observaram correlação nos seus dados (lagartos e anuros). Em Ubatuba, as raízes tabulares representam uma oportunidade de estudo do efeito da heterogeneidade ambiental sobre a riqueza, uma vez que têm potencial para abrigar elementos especializados da fauna herpetológica (cf. Heyer e Berven, 1973; Voris, 1977). Detalhes da história natural de cada espécie de Ubatuba podem ajudar a entender os mecanismos que condicionam a coexistência na serapilheira; por exemplo, Heyer *et al.* (1990) se referem a *Myersiella microps* como uma espécie fossória. A utilização diferencial do espaço ao longo do dia também pode promover a coexistência de espécies animais (Pianka, 1986). Lieberman (1986), estudando a anurofauna de serapilheira na Costa Rica, com coletas diurnas e noturnas, foi capaz de demonstrar alguma segregação temporal, com algumas espécies mais representadas nas amostras noturnas. Informações sobre o período de atividade (*e.g.*, horário de forrageamento) não estão disponíveis para a maioria das espécies estudadas em Ubatuba e estudos futuros poderiam estabelecer a importância dessa variável no condicionamento da coexistência das espécies.



Muitas correlações 'Espécie/Área' têm sido documentadas e espera-se que hábitats extensos geograficamente contenham mais espécies que os pequenos e periféricos (Ricklefs, 1993). O efeito da área, por exemplo, pode explicar quase integralmente o padrão de maior riqueza de invertebrados bentônicos de zonas profundas dos oceanos (Sanders, 1968; Abele e Walters, 1979; Giller, 1984). No contexto do padrão de variação da riqueza no gradiente altitudinal, o efeito de área é importante, dado que freqüentemente esta se reduz com o aumento da altitude (Rahbek, 1997). A questão da dimensão dos ambientes ao longo do gradiente altitudinal em Ubatuba e sua relação com a riqueza de anuros de serapilheira é interessante. Uma das proposições da teoria de biogeografia de ilhas (revisão em Begon *et al.*, 1996) prevê uma redução da riqueza concomitante à redução de área. Em Ubatuba, as baixadas ocupam áreas relativamente pequenas e descontínuas quando comparadas com as encostas (Suguio e Martin, 1976; Anônimo, 1981), porém, abrigam maior riqueza de anuros de serapilheira. Ocorre que nove das 21 espécies regulares são dependentes de poças para reprodução e sete delas estão restritas às baixadas; as 12 restantes, dada a independência de água ou à utilização de outros corpos d'água (*e.g.*, riachos), têm a possibilidade de se distribuir ao longo de todo o gradiente. Os dados indicam que, no caso da anurofauna de serapilheira, a existência de água parada para a reprodução é fator preponderante na determinação da riqueza local, sobrepondo-se e mascarando eventuais efeitos da redução de área. A maior diversidade de Atibaia (em relação à Ubatuba) também pode ser interpretada em função da maior disponibilidade de corpos d'água para a reprodução, os quais existem, também, em função da ação humana (obs. pes.). Os resultados da comparação de riqueza entre Atibaia e Ubatuba têm implicações conservacionistas por indicar que mesmo reservas florestais relativamente pequenas (2.000 ha em Atibaia) têm relevância na manutenção da riqueza de anuros de serapilheira.

Nos trópicos, uma maior 'Produtividade' poderia produzir a uma maior riqueza em espécies, mantidas as demais condições ambientais. Ao longo do gradiente altitudinal também se espera um decréscimo de produtividade com o aumento de altitude, embora esta relação não deva ser linear e, na verdade, deva ocorrer um ligeiro aumento até a faixa dos 1.000 m (ver discussão em Rahbek, 1997). A maior produtividade de uma dada área florestal poderia ser evidenciada pela maior quantidade de serapilheira (Scott, 1976); porém, como discutido acima, os resultados empíricos da relação entre riqueza de anuros de serapilheira e altura da camada de folhas são contraditórios entre os diversos estudos de campo.

Em comunidades que atingiram o equilíbrio, a composição das espécies pode ser resultado de 'Competição Interespecífica' presente e/ou passada (Connell, 1980; Giller, 1984). No equilíbrio, cada espécie é competitivamente superior em explorar uma subdivisão particular do hábitat, ou outro recurso, e a riqueza é função da gama total de recursos e o grau de especialização das espécies a partes destes. Nos trópicos, a menor necessidade de adaptações fisiológicas a condições ambientais extremas permite ajustes evolutivos mais finos ao ambiente biológico, levando à diversificação de nicho, através da competição. Apesar das dificuldades experimentais relacionadas ao tema competição, diversos autores apontam para seu importante papel como regulador da riqueza de espécies (Giller, 1984; Chesson e Huntly, 1997). O padrão de distribuição altitudinal, com substituição de espécies ao longo do gradiente, de algumas salamandras de climas temperados e tropicais tem sido interpretado como resultado de competição interespecífica (Hairston, 1987). As análises qualitativas revelam que em Ubatuba ocorre um alto grau de sobreposição altitudinal entre as espécies (Figura 6). Um conjunto independente de dados, a análise do padrão de covariâncias de abundância (CoA), também indica que segregação

espacial não tem importância fundamental na estruturação da comunidade no local. As duas espécies mais abundantes, e parecidas em tamanho (*Brachycephalus* sp. e *Eleutherodactylus parvus*), portanto com maiores chances de sobreposição de nicho (*e.g.* alimento), apresentam correlações positivas de densidade, o que não é esperado numa interação do tipo competição. Em Ubatuba, também foi observado que a riqueza nas parcelas se correlacionou positiva e significativamente com a densidade da espécie mais importante numericamente (*E. parvus*), o que também vai contra a hipótese de que competição presente determina a distribuição das espécies ao longo do gradiente. Portanto, meus resultados, embora não tenham sido gerados por métodos que testem a hipótese da competição diretamente, não evidenciam que interações competitivas estejam determinando a distribuição espacial das espécies e influenciando a estrutura da taxocenose. Em comunidades herpetológicas, além de competição, se reconhece como importantes agentes reguladores da riqueza a predação (ver discussão abaixo) e fatores independentes de interações interespecíficas, como as limitações fisiológicas das espécies constituintes (Toft, 1985). Os diferentes picos de densidade das espécies mais abundantes/dispersas, apontadas pela Análise de Correlação Canônica (ACC), pode ser resultado primariamente da preferência ambiental de cada espécie e não interações interespecíficas negativas. Embora não se evidencie competição presente na estruturação da comunidade, é possível que, no passado, ela tenha sido importante e tenha promovido ajustes morfológicos e comportamentais que possibilitam a coexistência. Uma análise da estrutura de tamanho e forma de anuros de serapilheira de Ubatuba poderia evidenciar diferenciação de nicho (*e.g.*, trófico), dado que na área ocorrem desde espécies tão pequenas como *Psyllophryne* (8-11 mm adultos) a tão grandes como *Ceratophrys* (104-160 mm). Lieberman (1986) analisou os hábitos alimentares das espécies que encontrou na serapilheira na Costa Rica e encontrou

que estas variavam no tamanho e tipo de presas utilizadas, ambos fatores reconhecidamente importantes no condicionamento da coexistência das espécies em comunidades ecológicas (Pianka, 1986). Estudos sobre a morfologia e dieta podem fornecer evidências extras sobre como as espécies de anuros de serapilheira de Ubatuba partilham os recursos e como isso afeta a coexistência nesse micro-ambiente.

A 'Predação' pode atuar tanto na promoção quanto na redução da riqueza em espécies de uma dada comunidade. O efeito direto, empobrecedor, é a eliminação de espécies-presa e o indireto, promotor, é a manutenção das espécies com menor capacidade competitiva através da regulação da espécie competitivamente superior (Giller, 1984; Begon *et al.*, 1996). Anuros, de maneira geral, são presa de um grande número de animais, tanto terrestres quanto aquáticos, representando importante elo na cadeia alimentar. De maneira geral os anuros são predadores de artrópodes, na maior parte das vezes generalistas (Duellman e Trueb, 1986), porém, não são raros casos de especialização (*e.g.*, em formigas e cupins) (exemplos em Lieberman, 1986; Vitt e Caldwell, 1994). Anuros predadores de outros anuros são raros (Duellman e Trueb, 1986), porém, alguns são conhecidos pela voracidade e alto potencial como elementos reguladores de densidade na comunidade a que pertencem. As espécies de *Proceratophrys* (Cochran, 1955; Giaretta *et al.*, 1998) e de *Ceratophrys* (Duellman e Trueb, 1986) são conhecidas como predadoras de outros anuros. Em Ubatuba, *P. appendiculata* e *C. aurita* representam formas predadoras, evidenciando ajustes co-evolutivos da taxocenose no local.

COMPARAÇÃO DA DIVERSIDADE DE ANUROS DE SERAPILHEIRA DE FLORESTAS TROPICAIS

No Apêndice 2 compilei dados que resumem os resultados dos trabalhos que tratam da anurofauna de serapilheira de florestas tropicais. Entre os diversos estudos existem muitas diferenças metodológicas no delineamento amostral e experimental, e a comparação aqui apresentada tenta levar isto em consideração. Como exemplo da indesejável diversidade de métodos temos variações nas áreas amostradas (de 252 a 40.180 m^2), no número (7 - 479) e na área (25 – 272 m^2) das parcelas e cercadura ou não destas. Prejuízos nas comparações também advêm da falta de reconhecimento de espécies ocasionais. Apesar das diferenças metodológicas, cada um desses estudos resultou numa lista de espécies, num valor de densidade e, eventualmente, numa medida de diversidade, que formaram a base para as comparações. É interessante ressaltar que a maioria das localidades estudadas está no hemisfério norte, as altitudes consideradas vão do nível do mar a 1.700 m, o número de meses secos variam de zero a cinco e as chuvas de 1,2 a 6,0 m/ano.

Os diversos estudos revelam que os valores de riqueza da anurofauna de serapilheira de florestas tropicais variam de 11 a 28 espécies. As localidades amazônicas e centro americanas se destacam como as mais ricas, com valores em torno de 24 espécies (*e.g.*, Allmon, 1991; Lieberman, 1986); possivelmente 30 em Santa Cecília (Equador) (cf. Crump, 1974). Em termos de riqueza supra-específica, as localidades também variam no número de gêneros representados na serapilheira. Num levantamento global, a riqueza amostrada em nível de gênero de anuros de serapilheira varia de quatro no Gabão (Toft, 1982) a 16 na Mata Atlântica em Ubatuba (presente estudo). Ubatuba, portanto, se mostra uma zona de alta riqueza de anuros de serapilheira, tanto em espécies quanto em gêneros. Na interpretação dos valores de riqueza de Ubatuba, entretanto, é preciso ter em mente que a

sazonalidade climática (função da latitude) e a variação topográfica da área têm efeitos opostos na determinação da riqueza, negativos e positivos, respectivamente. Heyer e Berven (1973) e Scott (1976) ressaltam a contribuição expressiva que as espécies do gênero *Eleutherodactylus* têm na composição da anurofauna terrestre de florestas tropicais do Novo Mundo e sugerem que nas florestas do Velho Mundo, que não têm espécies de anuros com desenvolvimento direto, os lagartos Scincidae devem ocupar o nicho ecológico equivalente. As espécies de *Eleutherodactylus* são comuns na anurofauna de serapilheira do Estado de São Paulo (*e.g.*, Heyer *et al.*, 1990); ausência notória são os Dendrobatidae, os quais, normalmente, compõem importante fração da riqueza em localidades amazônicas e centro americanas (*e.g.*, Gascon, 1996; Rodriguez, 1992). Como formas endêmicas da Mata Atlântica, estão os Brachycephalidae, que contribuem com uma ou duas espécies por localidade e estão entre as espécies mais abundantes, principalmente acima dos 500 m altitudinais (Giaretta *et al.*, no prelo, Anexo 1; presente estudo). Essas diferenças de composição em níveis taxonômicos altos pode, em parte, explicar as diferenças regionais na riqueza observada e ressalta a importância de processos históricos (diferenciação *in loco*) na composição das comunidades (*cf.* Heyer e Berven, 1973; Scott, 1976; Cadle e Greene, 1993; Ricklefs e Schluter, 1993; Zimmerman e Simberloff, 1996).

Scott (1976) encontrou que, para localidades panamenhas e costa-riquenhas, o número médio de meses secos de uma região se correlaciona bem com o número de espécies de anuros de serapilheira. Compilando dados da literatura (parte do Apêndice 2), apesar das diferenças de delineamento amostral entre as localidades, existe evidência que esta observação pode ser extrapolada para florestas tropicais como um todo (r_s = -0,77, N = 11 localidades, $p < 0,01$). A queda na riqueza e densidade, tanto regional quanto sazonalmente, com o aumento da duração da estação da estação seca não é surpreendente,

dada as limitações fisiológicas dos anuros em relação à umidade (Withers, 1992), mesmo para aquelas formas neotropicais que prescindem de corpos d'água para a reprodução, como as espécies de *Eleutherodactylus*.

A distribuição de freqüência relativa das espécies amostradas no levantamento quantitativo em Ubatuba não se ajustou aos modelos teóricos de estrutura de comunidades testados, distribuições logarítmica e aritmética. Muitos problemas teóricos e práticos têm sido apontados quanto aos modelos de estrutura de comunidades, entre eles a falta de significância biológica (distribuição logarítmica) e de avaliação de suas premissas biológicas (Gaston, 1994). No presente estudo, como fonte adicional de problemas, a amostra quantitativa não foi grande o suficiente para determinar a densidade de todas as espécies; as faltantes ocorrendo em densidades muito baixas e/ou ocorrendo pontualmene no espaço. Em Ubatuba, considerando-se os valores de dominância da espécie mais abundante e a forma da curva do coletor, é possível antecipar que, mesmo com um aumento no esforço amostral, os dados não se adequariam aos modelos testados. Os problemas de ajuste podem estar relacionados, também, com o pressuposto de que os anuros de serapilheira constituem uma guilda. Em se tratando de serapilheira, talvez, a guilda seja mais corretamente definida como 'predadores de artrópodos', a qual pode incluir outros táxons não considerados (*e.g.*, aranhas e aves), opinião concordante com Scott (1976) e Lieberman (1986). Portanto, no presente, não é possivel determinar quais são os fatores que atuam na determinação do padrão de abundância relativa das espécies de anuros de serapilheira em Ubatuba.

Em relação à fauna herpetológica de serapilheira, Scott (1976) encontrou que a eqüitatividade tende a decrescer com a altitude. Em Ubatuba os menores valores de dominância coincidem com as áreas mais baixas, porém, não se notam tendências definidas

ao longo do gradiente. Altos valores de dominância normalmente são encontrados em assembléias pobres em espécies ou comunidades simples, onde um fator ambiental dominante ou recurso tende a controlar a abundância relativa das espécies (Giller, 1984). Na Serra da Mantiqueira, Giaretta *et al.* (1997 e no prelo, Anexo 1) encontraram altos valores de dominância e atribuíram o observado às alterações antrópicas e às condições estressantes dos ambientes, os quais são afetados por seca, fogo e geadas e representam florestas em processo de regeneração. Os altos valores de dominância observados em Ubatuba, diminuem a importância do fogo e da perturbação humana na explicação desse padrão, uma vez que na área estes dois fatores são pouco freqüentes. Em suma, os padrões de abundância relativa das espécies de anuros de serapilheira em florestas do Domínio Atlântico, ao redor dos 23° S, devem ser regulados primordialmente por fatores climáticos estressantes do inverno, principalmente episódios mais intensos de seca. Os altos valores de dominância observados nas florestas do sudeste do Brasil corroboram as afirmações de Lieberman (1986) enfatizando que eqüitatividade não é uma característica distintiva das florestas tropicais (ver também Apêndice 2).

VARIAÇÃO AO LONGO DO GRADIENTE ALTITUDINAL (DIVERSIDADE β)

De maneira geral, o que se observa com o aumento de altitude é um decréscimo na riqueza (Stevens, 1992), um padrão consistente para grupos tão diversos como árvores (Lieberman *et al.*, 1996), insetos (Claridge e Singhrao, 1978; Olson, 1994; Samson *et al.*, 1997), aves (Terborg, 1977; Navarro, 1992; Thiollay, 1996; Graham, 1990), mamíferos (Graham, 1990) e fauna herpetológica (Scott, 1976; Faulth *et al.*, 1989). Embora a tendência ao declínio em riqueza esteja documentada para um grande número de organismos, a forma da curva de decaimento raramente é linear. Para insetos, a existência de um pico de riqueza em altitudes intermediárias é bem documentada (Janzen *et al.*, 1976; McCoy, 1990; Olson, 1994; Samson *et al.*, 1997), porém, os fatores causais deste pico, e mesmo sua existência fatual, têm sido questionados em função de fatores como regimes amostrais e perturbação humana (Wolda, 1987; McCoy, 1990). Um problema particularmente importante na questão da riqueza em espécies em áreas altas é o fato dessas serem relativamente pequenas e, normalmente, apresentarem alto grau de insularidade, ambos fatores relacionados à redução da riqueza em espécies (ver discussão acima). Rahbek (1997) analisou a forma da curva de declínio em riqueza de aves, compensando a redução de área, e estabelece que o declínio não é monotônico. Em montanhas de localidades tropicais de grandes altitudes se nota, de baixo para cima, uma sucessão de ambientes que lembram em fisionomia climas como o mediterrâneo, temperados e polares. Essa gradação climática sugere que pelo menos alguns fatores que ditam o padrão do gradiente latitudinal de riqueza em espécies também são importantes na geração do altitudinal e, por extensão, muitos dos problemas na explicação daquele se aplicam a este.

No sudeste do Brasil, zonações ecológicas relacionadas à vegetação foram demonstradas em localidades da Serra da Mantiqueira como o Itatiaia (Segadas-Viana, 1965a) e Serra do Japi (Rodriguez, *et al.*, 1989). No Itatiaia, a grande extensão da variação altitudinal e a disponibilidade de informações climáticas permitiu uma interpretação ecológica da zonação vegetal lá encontrada (Segadas-Viana, 1965b). Para Ubatuba, ainda não estão disponíveis estudos tratando da variação da composição florística nem dados meteorológicos ao longo do gradiente altitudinal. Na área não reconheci diferenças fisionômicas marcantes da flora ao longo da encosta e sua relação com a altitude. Nas partes mais altas dos morros, notei que, na Fazenda Capricórnio (850 m), os troncos das árvores se apresentavam cobertos por musgo; a 1.000 m de altitude, no Corcovado, a mata é baixa e esparsa e no chão ocorrem muitas bromélias terrestres, situação diferente da altitude equivalente de Picinguaba, onde a mata é alta e não difere das regiões imediatamente abaixo. O grau de exposição a ventos e a relação deste com a umidade, podem ser os determinantes das diferenças entre os morros em Ubatuba. Apesar das diferenças de fisionomia, *Brachycephalus* sp. foi a espécie dominante nas partes mais altas dos morros nos três transectos.

Quanto às faunas herpetológicas globais, a escassez de trabalhos ainda não permite a generalização das observações na forma de padrões firmemente estabelecidos; os estudos existentes indicam que o grupo tende a se comportar da maneira observada em outros táxons, com declínio em riqueza com ganho de altitudes (Scott, 1976; Fauth *et al.*, 1989). No que diz respeito aos anuros, a existência de uma faixa de maior umidade em altitudes intermediárias (800-2.000 m), associada à ocorrência de neblina, pode propiciar uma expansão da distribuição altitudinal de algumas espécies de regiões mais baixas (Duellman, 1970; Scott, 1976); espécies de altitude, porém, tendem a ter faixas de ocorrência mais

restritas e definidas (Duellman, 1988). Os dados obtidos em Ubatuba corroboraram o declínio esperado em riqueza com o aumento na altitude, porém, o declínio também não é monotônico e uma queda efetiva só pôde ser detectada a partir dos 500 m (Figura 7). O limite máximo da distribuição altitudinal observado para algumas espécies em Ubatuba, particularmente das formas que se reproduzem em corpos d'água, não deve ser tomado como típico da espécie, uma vez que, no local, elas devem estar sendo limitadas unicamente pela falta de locais propícios para a reprodução nas áreas altas. Diversas das espécies têm distribuição acima daquela amostrada em Ubatuba em outras localidades (*e.g.*, *Proceratophrys appendiculata* na Serra da Bocaina, obs. pes.). Em Ubatuba, a maioria das espécies que ocorrem acima dos 500 m são aquelas que se reproduzem em riachos (*e.g.*, *Hylodes phyllodes*, *Bufo crucifer*) ou têm desenvolvimento direto (*e.g.*, *Eleutherodactylus* spp., *Brachycephalus* sp., *Zachaenus parvulus*). Duellman (1970) também considerou a falta de ambientes propícios à reprodução o fator limitante da distribuição altitudinal de certas espécies de Hylidae na América Central.

A zonação de fauna, conforme observada entre os anuros de serapilheira de Ubatuba, tem implicações sobre as estratégias de conservação dos ambientes florestais locais. A zona de maior riqueza é aquela das matas de baixada, justamente a de menor extensão de área, de mais longa história de alteração antrópica e de maior vulnerabilidade em termos de alteração humana futura. Essas florestas de baixada devem representar áreas prioritárias em projetos de proteção, os quais têm que considerar, inclusive, as florestas secundárias, muitas das quais já se encontram em avançado estágio de sucessão. As zonas de encosta e de altitude também se mostraram particulares em termos faunísticos por abrigar espécies com distribuição restrita a esses locais (*e.g.*, *Zachaenus parvulus*); felizmente representam áreas mais extensas e de proteção permanente. Uma atividade

humana que, eventualmente, no futuro pode ameaçar a fauna de encosta/altitude é a industrial, cujos efeitos negativos sobre a biota da encosta atlântica podem ser observados mais ao sul, na cidade de Cubatão (Leitão Filho *et al.*, 1993).

CORRELAÇÕES DAS ESPÉCIES COM AS VARIÁVEIS AMBIENTAIS

Limitações práticas e subjetivismo humano estão associados à escolha das variáveis ambientais que julgamos relacionadas à distribuição das espécies num ambiente variável. Na interpretação de dados ecológicos, como os de densidade, é necessário, também, observar que o encontro de correlações entre parâmetros ambientais e ecológicos nem sempre significa uma relação causal entre as variáveis. A distribuição dos animais, numa escala tanto local quanto regional, é influenciada pela interação de muitos fatores, entre os quais: a distribuição histórica do grupo, suas limitações fisiológicas, presença ou ausência de competidores/predadores, densidade de indivíduos co-específicos, nível adequado de energia para as necessidades metabólicas e o acaso (Sexton *et al.*, 1964). A altitude, a umidade e a altura da camada de folhas são variáveis consideradas relacionadas com a riqueza e a densidade da herpetofauna de chão de mata em florestas tropicais (*e.g.*, Scott, 1976; Faulth *et al.*, 1989 e presente estudo). Discuti em outros tópicos os efeitos da umidade sobre a riqueza (ver acima) e densidade (ver abaixo). A Análise de Correlação Canônica apontou as variáveis altitude e categorias de distância da água e de altura máxima de árvores como correlacionadas com a distribuição das oito espécies mais abundantes e dispersas em Ubatuba. Na verdade, grande parte da variância destes dados está relacionada com a altitude, sendo as outras duas variáveis muito menos importantes na ordenação das espécies. A altitude não pode ser tomada como uma variável ambiental *per se*, porém, dado o número limitado (e suposta importância) das variáveis que considerei, pretendi que sua

inclusão carregasse alguns fatores correlatos não medidos diretamente e que ajudasse a, pelo menos, descrever mais precisamente a distribuição das espécies ao longo do gradiente. Nas florestas tropicais a altura das árvores normalmente cai com a altitude, particularmente nas zonas sujeitas a brisas úmidas e neblina, provavelmente pela queda na transpiração e, conseqüentemente, na obtenção de nutrientes (Leigh, 1975). Entre os estudos que consideram variação altitudinal da anurofauna de serapilheira, Scott (1976) encontrou maior densidade de indivíduos em áreas mais altas da Costa Rica; Faulth *et al.* (1989), no mesmo país e com replicação de amostras, não encontraram o mesmo padrão. Giaretta *et al.* (no prelo, Anexo 1) encontraram que em Atibaia (Serra da Mantiqueira), a densidade de anuros de serapilheira era muito maior nas porções mais altas da serra, aquelas sujeitas à neblina. Considerando as análises univariadas, a relação entre a altitude e densidade em Ubatuba foi complexa; segundo a amostra global, não há correlação entre densidade e altitude, porém, a densidade de *Brachycephalus* sp. aumentou com a altitude, enquanto que a das espécies raras mostrou uma correlação negativa com ela. Em Ubatuba, a importância da distância da água se refletiu mais evidentemente sobre *Hylodes phyllodes*, que depende de água de riachos para a reprodução, porém, também evidencia a proximidade de espécies que depositam ovos fora d'água (*Psyllophryne hermogenesi* e *Adenomera marmorata*) de locais potencialmente mais úmidos. A aproximação sazonal a corpos d'água em espécies de anuros de serapilheira é discutida abaixo. A associação de *Zachaenus parvulus* com árvores mais altas não deve ser direta, antes, pode indicar locais com relevo menos acidentado.

Scott (1976) encontrou uma maior densidade de anfíbios e lagartos em áreas com maior altura da camada de folhas e atribuiu o observado a uma maior disponibilidade de abrigos. Considerando-se apenas os anuros, correlações positivas entre quantidade de

serapilheira e densidade foram apontadas por Lieberman (1986) e Giaretta *et al.* (no prelo, Anexo 1). No presente estudo, as correlações da altura da camada de folhas com os parâmetros biológicos da anurofauna foram complexas, sendo que aquela com o total dos indivíduos não foi significativa; porém, quando se considera subgrupos de anuros, algumas correlações emergiram. *Eleutherodactylus parvus* é altamente dominante em Ubatuba e parece ter uma distribuição independente da altura da camada de folhas. Considerando-se como um sub-grupo as espécies raras (14 spp.) e *Brachycephalus* sp., observa-se que a densidade de ambos se correlaciona com a altura da camada de folhas, o que evidencia a importância desta variável ou algum fator relacionado a ela. A altura e grau de compactação das folhas também devem ser importantes na manutenção das condições micro-climáticas nas quais os anuros desse ambiente vivem. Giaretta *et al.* (no prelo, Anexo 1) discutem que a recolonização por anuros de serapilheira de áreas afetadas por fogo recente é dificultada pelo baixo grau de compactação da serapilheira, a qual, nessas condições, não retém umidade. As relações causais da importância da altura da camada de folhas não foram investigadas diretamente neste estudo, porém, sua importância como abrigo, mantenedora de umidade e substrato de obtenção de presas devem representar funções importantes que podem ser investigadas futuramente. A altura da camada de raízes só foi considerada como variável ambiental em estudos sobre comunidades de anuros de serapilheira de mata em Giaretta *et al.* (1997) e no presente trabalho. Em Ubatuba, a variável 'altura da camada de raízes' apresentou correlações complexas com a densidade; a densidade geral de anuros teve uma tendência a se correlacionar positivamente com ela, influenciada pelos valores de *Brachycephalus* sp., que tem correlação positiva com esta variável e representa a segunda espécie em abundância; as espécies raras apresentaram uma correlação negativa com esta variável. Nota-se, porém, uma tendência de colinearidade

entre a altura da camadas de raízes, a altitude, a densidade de *Brachycephalus* sp. e a das espécies raras, o que torna as interpretações das relações causais ainda mais complicadas. A camada de raízes pode desempenhar as mesmas funções importantes da camada de folhas apontadas acima, adicionando, ainda, complexidade estrutural ao micro-ambiente 'chão-de-mata'. Em Ubatuba, a correlação da altura da camada de raízes com a altitude não é significativa, porém, nas áreas altas (em torno dos 950 m), os valores são bem maiores que nas áreas mais baixas (Figura 12); na Serra do Japi a altura da camada de raízes também é maior nas áreas mais altas, aquelas com maiores densidades de anuros (Giaretta *et al.*, 1997). Em relação à camada de raízes é importante ressaltar que, apesar do aumento de complexidade estrutural que esta variável introduz no ambiente, não se detectou um aumento de riqueza, o que sugere que o(s) fator(es) que atua(m) na redução da riqueza com a altitude sobrepuja(m) o potencial que essa variável teria na sua promoção. Mudanças sazonais na altura da camada de folhas, com maiores valores associados à estação seca, têm sido reportadas (Scott, 1976), inclusive no sudeste do Brasil (Morellato, 1992). Em Ubatuba não foi detectada diferença sazonal significativa na altura da camada de folhas, porém, a camada de raízes se apresentou mais alta no inverno. Se esse aumento sazonal da espessura da camada de raízes afeta de alguma forma a anurofauna de serapilheira ainda é desconhecido.

Do exposto em relação às variáveis ambientais, 11 delas (desconsiderando altitude) não evidenciam relação importante, direta ou indiretamente, com a distribuição das espécies no campo. Dos resultados das análises aqui apresentadas, e da experiência de campo obtida, sugiro, como variáveis importantes a serem consideradas em estudos futuros, aquelas mais diretamente relacionadas à umidade, *e.g.*, número de dias no ano que uma determinada área (no caso faixas altitudinais) se apresenta coberta por neblina ou é afetada

por ventos com baixa umidade. Como sugestão à administração das reservas na região de Ubatuba, aponto para a necessidade de instalação de postos metereológicos ao longo do gradiente altitudinal, o que seria de grande valor para as pesquisas biológicas na área. A abordagem sobre o conjunto das espécies (comunidade) aqui empregada não revelou os fatores relacionados à distribuição/densidade da maioria das espécies, uma alternativa seria o estudo individualizado de cada uma; Sexton *et al.* (1964) foram capazes de determinar elementos micro-estruturais do ambiente que ditam a presença e a densidade de algumas espécies de lagartos de serapilheira.

DENSIDADE: PADRÃO GERAL, SAZONAL E VARIAÇÃO NO GRADIENTE ALTITUDINAL

A densidade local de uma determinada espécie é medida de seu grau de sucesso em termos de crescimento e reprodução (Van Auken, 1977). Em localidades temperadas setentrionais pode-se referir a uma guilda de salamandras de chão de mata, normalmente composta de uma a três espécies (Hairston, 1984). Essas salamandras ocupam o mesmo nível trófico (consumidores secundários) que os anuros de serapilheira de florestas tropicais e as diferenças em riqueza entre esses ecossistemas devem ter bases históricas e ecológicas como as discutidas acima. Em florestas de ecossistemas temperados são freqüentes densidades de salamandras de 90 ind./100 m^2; sendo que a biomassa correspondente (50 g/100m^2) pode ultrapassar em duas vezes aquela de aves em pico reprodutivo e igualar a de mamíferos, por unidade de área (Burton e Likens, 1975). Em termos absolutos, o que se observa em anuros de serapilheira de localidades da América Central e do Sul (as com maiores densidades) são números bem mais modestos, com valores medianos variando em torno de 14 ind./100 m^2. Os valores de biomassa dos anuros não puderam ser compilados

da maioria dos trabalhos, porém aqueles observados na Costa Rica (8 – 25 g/100 m^2; Heinen, 1992) e no sudeste do Brasil (7 – 10 g/100 m^2), também são muito menores que os referidos para as salamandras. De qualquer forma, considerando os valores de densidade e biomassa dos anuros de serapilheira de florestas tropicais do Novo Mundo, e sua posição na cadeia alimentar, estes devem desempenhar importante papel no fluxo de energia e matéria e influenciar os níveis tróficos superiores nesses ecossistemas. Quanto à abundância de anuros de serapilheira, tem-se referido que as localidades Neotropicais alcançam valores muito maiores que aqueles observados em florestas asiáticas (Scott, 1976; Inger, 1980; May, 1980) (Apêndice 2). Considerando a dimensão das diferenças, normalmente de 10 vezes, elas não devem representar artefatos de método, principalmente decorrentes da variação no tamanho das parcelas. Os estudos mais recentes, inclusive os dados de áreas dentro do Domínio Atlântico (Giaretta *et al.*, 1997; Giaretta *et al.*, no prelo, Anexo 1; presente trabalho), sustentam a realidade dessas diferenças. Os fatores causais dessas diferenças ainda são motivo de debate, porém, consideram-se como determinantes o contexto histórico-evolutivo (Heyer e Berven, 1973) e particularidades ecológicas, como características fitossociológicas (Heyer e Berven, 1973; Inger, 1980) e/ou edáficas (Allmon, 1991). A flora do sudeste asiático é caracteristicamente dominada por dipterocarpáceas, as quais têm um padrão de frutificação massivo e não anual, o que gera uma imprevisibilidade na disponibilidade de alimento (artrópodos) que afeta negativamente a densidade de anuros (Inger, 1980). As comunidades neotropicais, porém, não devem ser vistas como invariavelmente densas, uma vez que dentro de localidades amazônicas e da Mata Atlântica valores relativamente baixos de densidade têm sido reportados (*e.g.*, Rodriguez, 1992; Gascon, 1996; Giaretta *et al.*, 1997). Estas variações intra-regionais são expressivas e devem refletir eventos históricos e/ou adversidades climáticas e ecológicas ainda não

detectadas. Considera-se que florestas sul-americanas detêm menor densidade de anuros que as centro-americanas (Allmon, 1991); os dados aqui relatados parecem sustentar esta afirmação (Apêndice 2). Allmon (1991) considera que a idade da formação geológica sobre a qual a floresta se estabeleceu tem implicação na disponibilidade de nutrientes e que solos antigos e lixiviados tendem a sustentar menor densidade.

Espera-se que espécies com alta densidade local tenham ampla distribuição geográfica e altitudinal, o que seria reflexo de uma maior tolerância ecológica (Brown, 1984; Hanski *et al.*, 1993). Em Ubatuba não se observa correlação significativa entre a amplitude da distribuição das espécies no gradiente altitudinal e sua densidade, porém, é interessante ressaltar que *Eleutherodactylus parvus*, a espécie dominante, está presente em todo o gradiente e também ocorre em densidades expressivas em Atibaia, uma localidade mais seca (Giaretta *et al.*, no prelo, Anexo 1).

Nas amostras do inverno em Ubatuba foi observada uma queda de quatro vezes na densidade de anuros de serapilheira em relação à estação mais quente e úmida, o que é concordante com a maioria dos estudos em outras localidades (Scott, 1976; Toft, 1980a; Rodriguez, 1992). Em localidades centro-americanas existe relato de aumento de densidade de anuros de serapilheira na estação seca, associado com uma maior disponibilidade de presas (Toft, 1980b; Lieberman, 1986); no sudeste do Brasil, Giaretta *et al.* (no prelo, Anexo 1) não encontraram diferença estatística na densidade entre estas estações. Em Ubatuba observa-se uma redução severa nos parâmetros populacionais (densidade), o que deve ser reflexo da redução de umidade e também, indiretamente, da disponibilidade de alimento. A queda na densidade daquelas espécies que já se mostraram pouco abundantes no verão afetou negativamente a riqueza do inverno em Ubatuba. No inverno as condições de umidade do chão da mata em Ubatuba devem ser muito adversas para os anuros, sendo

conhecida uma espécie (*Ceratophrys aurita*) com habilidade de cessar as atividades de forrageio e formar casulo, uma condição relacionada com economia de água e não de energia (Bastos e Abe, 1998). Em Ubatuba, as condições de baixa umidade do inverno também devem afetar outros grupos animais; pelo menos em relação aos opiliões isto foi evidenciado aqui. Entre as estratégias empregadas por algumas espécies de anuros para evitar o estresse hídrico, também existe o hábito de se enterrar (Duellman e Trueb, 1986), um comportamento que, se adotado pelos anuros estudados em Ubatuba, poderia produzir uma subestimativa da densidade de anuros no inverno. A hipótese de que a baixa densidade de anuros de serapilheira observada em Ubatuba no inverno seja devida ao hábito de se enterrar tem, a meu ver, pouco respaldo. A redução na densidade foi observada em várias das espécies importantes numericamente, as quais representam diferentes linhagens filogenéticas (*e.g.*, Leptodactylidae, Brachycephalidae), e que não apresentam estruturas morfológicas indicativas desse hábito (*e.g.*, tubérculos metacarpais hipertrofiados ou focinho cavador). Uma outra possibilidade, em resposta à dessecação do ambiente, seria os anuros procurarem por áreas mais úmidas, como proximidades de corpos d'água (poças ou riachos), o que já foi encontrado por Toft (1980a) e sugerido por Giaretta *et al.* (1997). Giaretta *et al.* (1997) demostraram que na Serra do Japi (Serra da Mantiqueira), na estação fria e seca, a densidade de anuros de serapilheira era maior à beira (2 m de distância) de riachos que longe deste (10 – 50 m), uma condição independente de contexto reprodutivo. A concentração de indivíduos junto a riachos no inverno em Ubatuba é provável, porém, deve explicar pouco da variação sazonal observada na densidade, dado que normalmente grandes distâncias, até vários quilômetros, podem estar envolvidas. Considerando que duas espécies (*Eleutherodactylus parvus* e *Brachycephalus* sp.) compuseram mais de 73% dos indivíduos no verão em Ubatuba, pode-se dizer que a queda em densidade no inverno

deve-se, essencialmente, a elas, principalmente em relação aos juvenis, uma fase particularmente sensível à dessecação (Moreira e Lima, 1991).

Em Atibaia (Serra da Mantiqueira), *Brachycephalus ephippium* é altamente dominante e mantem-se em alta densidade no inverno provavelmente por ser fisiologicamente resistente à dessecação do ambiente e/ou pelo fato da umidade não descer a níveis críticos, graças à freqüente ocorrência de neblina (Giaretta *et al.*, no prelo, Anexo 1); no Itatiaia (Serra da Mantiqueira), a presença de neblina é concentrada nos meses frios e secos do ano (Segadas-Vianna, 1965b). O exposto é paradoxal no sentido de que, no sudeste do Brasil, a densidade da anurofauna de serapilheira é menos afetada pela sazonalidade de chuvas numa área com menores índices pluviométricos (Mantiqueira) que numa mais úmida (Ubatuba).

Para Ubatuba, me referi a dois picos de densidade de anuros de serapilheira ao longo do transecto altitudinal (250 e 850 m) (ver Resultados); porém, considerando a grande variância deste parâmetro, a existência fatual destes picos pode ser questionada.

PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DOS INDIVÍDUOS

Quanto à distribuição espacial, os organismos podem se encontrar dispersos de maneira regular, agregada ou aleatória no ambiente; a forma de distribuição podendo indicar preferências de micro-hábitat e/ou processos interativos (*e.g.*, competição) entre os indivíduos (Ludwig e Reynolds, 1988). Os anuros de serapilheira de florestas tropicais normalmente ocorrem de maneira agregada (Scott, 1976; Allmon, 1991) e esse padrão pode representar, primeiramente, uma resposta dos indivíduos à umidade. Giaretta *et al.* (no prelo, Anexo 1) encontraram que, em Atibaia, no inverno as parcelas vazias correspondiam a locais mais secos que aquelas que continham indivíduos. O padrão agregado das

anurofaunas sul-americanas tende a se manter mesmo nas estações mais úmidas (Allmon, 1991; Giaretta *et al.*, no prelo, Anexo 1). Em Ubatuba, a maior agregação observada no verão pode ser interpretada pela maior proporção de juvenis na amostra, os quais também devem se dispersar pouco. Giaretta *et al.* (no prelo, Anexo 1) também interpretaram a manutenção do padrão agregado na estação mais úmida, que em essência demonstra baixa dispersão sazonal, como estratégia que evita a ocupação de zonas que se tornam sazonalmente secas, portanto, inóspitas. A baixa umidade sazonal de determinadas áreas também pode induzir a manutenção do padrão agregado dos anuros de serapilheira de Ubatuba, mesmo na estação quente e úmida. A distribuição agregada dos indivíduos é coerente com a observação dos padrões positivos de Covariância de Abundância entre espécies (*e.g.*, *Eleutherodactylus parvus* e *Brachycephalus* sp.); a agregação deve ocorrer em áreas de umidade mais intensa e estável e as vantagens dessa agregação devem sobrepujar eventuais efeitos negativos de interações interespecíficas (*e.g.*, competição).

VARIAÇÃO MICROGEOGRÁFICA DE *Brachycephalus* sp.

Diferenciação populacional e eventual especiação, normalmente são resultados da seleção natural sobre genótipos melhor adaptados às condições particulares de cada ambiente de ocorrência da espécie. O isolamento e redução no tamanho de populações facilitam mudanças aleatórias na freqüência de alelos ou genótipos (deriva genética) e podem, também, explicar eventuais diferenças entre elas (Futuyma, 1992). Diversos autores têm demonstrado diferenciação populacional em espécies herpetológicas em áreas do Domínio Atlântico (*e.g.*, Vanzolini e Rebouças-Spieker, 1976; Jackson, 1978; Heyer e Maxson, 1983; Heyer, 1984) e, entre os agentes promotores de isolamento populacional, têm sido apontados eventos relacionados direta ou indiretamente a paleoclimas (*e.g.*, Vanzolini e Willians, 1981; Jackson, 1978), à ocorrência de episódios catastróficos (*e.g.* geadas, chuvas fortes com deslizamentos de terra) e de ambos em associação à ecologia dos táxons (Heyer e Maxson, 1983). As populações de *Brachycephalus* sp. de Ubatuba são variáveis em cor, porém, pode-se reconhecer um padrão morfológico básico comum a todas (Giaretta *et al.*, 1996). As amostras quantitativas revelaram que, como as demais espécies de anuros de serapilheira de Ubatuba, as populações de *Brachycephalus* sp. sofrem forte redução na densidade no inverno. Embora não seja evidente a existência de barreiras geográficas entre as diversas populações, a distribuição restrita às áreas mais altas e a redução sazonal na densidade podem ser apontadas como fatores que, no tempo atual, favorecem o isolamento de cada uma.

Como um modelo de isolamento das populações de *Brachycephalus* sp. podemos imaginar que as partes altas dos morros (acima dos 500 m) funcionariam como 'ilhas' onde cada população estaria isolada das demais por terras mais baixas e zonas mais secas (pelo menos numa época do ano). Myers (1969) discute algumas características das florestas

nubladas do Panamá e ressalta que, apesar de muito úmidas, essas regiões são altamente instáveis em relação a este parâmetro. Nessas áreas altas no Panamá, o clima pode passar de úmido para seco em curtos períodos de tempo, dada a chegada de correntes de ar seco, o que afeta negativamente a atividade dos anuros. Em Ubatuba, os rios das encostas drenam diretamente para o mar, formando vales que tendem a ser paralelos uns aos outros (Figura 1); tal configuração dificulta a dispersão dos anuros, dado que não existem corredores de umidade no sentido do comprimento da Serra. Um pressuposto desse modelo, que chamo de 'topos e vales', é que na face continental da Serra as características populacionais de *Brachycephalus* sp. e a geografia são semelhantes às da face oceânica, o que ainda precisa ser averiguado *in loco*. Este modelo de "topos e vales" de diferenciação populacional de *Brachycephalus* sp. é ecológico/geográfico e não necessita invocar os eventos paleoclimáticos de outros estudos herpetológicos (*e.g.*, Vanzolini, 1973; Vanzolini e Rebouças-Spieker, 1976; Jackson, 1978; Heyer e Maxson, 1983). As evidências indicam que no quaternário os climas eram mais frios e secos no sudeste do Brasil (Suguio e Martin, 1976; Vanzolini e Rebouças-Spieker, 1976); alguns efeitos possíveis sobre a biota foram retração das florestas, com eventual formação de refúgios para a fauna florestal no ponto em que persistiram (Jackson, 1978). Os fatores climáticos, geográficos e comportamentais que atuam (ou atuaram) no padrão de diferenciação observado entre as populações de *Brachycephalus* de Ubatuba não são conhecidos; porém, os modelos acima referidos (ecológico/geográficos e paleoclimáticos) podem, ainda, ter atuado sinergeticamente na produção do padrão observado hoje.

As discussões aqui apresentadas em relação a *Brachycephalus* sp. de Ubatuba são preliminares e conclusões definitivas em relação à posição taxonômica de cada população e ao modo de diferenciação de cada uma delas dependem de estudos de campo e de

laboratório mais detalhados. Os trabalhos futuros de campo procurarão determinar se os indivíduos provenientes de zonas de contato entre populações mantêm as características distintivas de cada uma e os laboratoriais (bioacústica, citogenética e análises filogenéticas sobre dados moleculares), uma melhor caracterização e averiguação das relações de parentesco entre elas.

CONCLUSÕES SOBRE A ANUROFAUNA DE SERAPILHEIRA

O número de espécies (21) e, particularmente, o de gêneros (16) observados em Ubatuba colocam a área entre as mais ricas florestas tropicais já estudadas.

Os dados de Ubatuba corroboraram o declínio esperado em riqueza com o aumento na altitude; porém, o declínio não é monotônico e uma queda efetiva só pôde ser detectada a partir dos 500 m.

Ocorre um alto grau de sobreposição altitudinal entre as espécies em Ubatuba; uma análise quantitativa (ACC) evidenciou uma certa substituição ao longo do gradiente, o que pode ser resultado, primeiramente, de preferências de hábitat de cada uma.

A alta sobreposição altitudinal e o padrão de correlações positivas de abundâncias das espécies em Ubatuba vão contra a hipótese de que, na área, a competição determina a distribuição espacial das espécies.

Em Ubatuba, a existência de corpos d'água propícios para a reprodução provavelmente é fator preponderante na determinação da maior riqueza das baixadas em relação às faixas mais altas, sobrepondo-se e mascarando eventuais efeitos do menor tamanho relativo e do caráter fragmentado dessa área.

Não observei, como esperado, uma correlação positiva entre a amplitude da distribuição das espécies no gradiente altitudinal e sua densidade em Ubatuba.

A espécie dominante em Ubatuba, *Eleutherodactylus parvus*, esteve presente ao longo de todo o gradiente, o que indica que é uma espécie com ampla tolerância ecológica.

Não foi detectada tendência de aumento de dominância com a altitude em Ubatuba, embora, na baixada, a eqüitatividade seja maior que na encosta e áreas altas.

Nas amostras do inverno em Ubatuba foi observada uma queda na densidade em relação ao verão, o que deve ser reflexo, principalmente, da redução na umidade.

Em Ubatuba, a queda na densidade daquelas espécies que já se mostraram pouco abundantes no verão afetou negativamente a riqueza no inverno, mas não a diversidade em termos de índice.

Não encontrei evidência de que, em Ubatuba, os anuros de serapilheira representem uma guilda, a qual deve incluir outros predadores de artrópodos não considerados neste trabalho (*e.g.*, aranhas e aves).

Os anuros de serapilheira de florestas tropicais normalmente ocorrem de maneira agregada e esse padrão provavelmente representa, primeiramente, uma resposta dos indivíduos à umidade. No sudeste do Brasil, a manutenção do padrão agregado na estação mais úmida pode representar uma estratégia em resposta à alta probabilidade de ocupação de zonas que se tornam sazonalmente secas.

A distribuição agregada dos indivíduos observada em Ubatuba é coerente com a observação dos padrões positivos de Covariância de Abundância entre as espécies mais abundantes. Os locais de agregação devem indicar áreas de umidade mais intensa e estável.

Embora discreta, a zonação altitudinal observada entre os anuros de serapilheira em Ubatuba, tem implicações conservacionistas. A zona de maior riqueza é aquela das florestas de baixada, a mais vulnerável à alteração antrópica; essas florestas, inclusive as secundárias, devem representar áreas prioritárias de proteção.

Os dados de Ubatuba diminuem a importância do fogo e da perturbação humana na explicação do padrão de alta dominância, como referido para a Mantiqueira. Nas florestas do Domínio Atlântico ao redor dos 23° S, fatores estressantes do inverno, como episódios mais intensos de seca, provavelmente regulam, também, o padrão de distribuição de freqüência relativa das espécies.

Os resultados da comparação de riqueza entre Atibaia e Ubatuba têm implicações conservacionistas por indicar que mesmo reservas relativamente pequenas (2.000 ha em Atibaia) têm potencial na manutenção das espécies dessa taxocenose.

Compilando dados sobre diversas florestas tropicais, foi possível constatar uma correlação negativa entre o número de meses secos e a riqueza do grupo.

Os estudos no sudeste do Brasil, sustentam as afirmações que florestas neotropicais alcançam valores maiores de densidade que as asiáticas.

Considera-se que as florestas sul-americanas detêm menor densidade de anuros que a América Central; os dados do sudeste do Brasil sustentam esta afirmação; a menor idade da formação geológica de localidades mais setentrionais pode estar relacionada a esse padrão.

Nas florestas do sudeste do Brasil as espécies do gênero *Brachycephalus* são particularmente abundantes em faixas altitudinais acima dos 500 m, sendo aí dominante.

Brachycephalus sp. apresenta variação microgeográfica em Ubatuba, com quatro populações distinguíveis, principalmente, pela coloração.

Como modelo de diferenciação populacional de *Brachycephalus* sp., podemos supor que as partes altas dos morros funcionam como 'ilhas' onde cada população está restrita por terras mais baixas e zonas mais secas (pelo menos numa época do ano).

A modificação de metodologia de coleta implementada nesse trabalho, cercadura da parcela com tela, deveria ser incorporada em estudos futuros sob pena de se subestimar a densidade de anuros na serapilheira.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANÔNIMO. 1981. Mapa geomorfológico do Estado de São Paulo. Inst. Pesq. Tec. São Paulo S.A.

ABELE, L. G. e K. WALTERS. 1979. The stability-time hypothesis: reevaluation of the data. *Amer. Nat., 114*(4): 559-568.

ALLMON, W. D. 1991. A plot study of forest floor litter frogs, Central Amazon, Brazil. *J. Trop. Ecol. (1991)*, 7: 503-522.

BASTOS, R. P. e A. S. ABE. 1998. Dormancy in the Brazilian horned toad *Ceratophrys aurita* (Anura, Leptodactylidae). *Ciência e Cultura, 50* (1): 68-70.

BEGON, M.; J. L. HARPER e C. R. TOWNSEND. 1996. Ecology – Individuals, populations and communities. Blackwell Sci. Oxford (USA). 1067 pp.

BLACKBURN e GASTON, 1997. A critical assessment of the form of the interspecific relationship between abundance and body size in animals. *J. An. Ecol., 66*: 233-249.

BLAUSTEIN, A. R. e D. B. WAKE. 1990. Declining Amphibian populations: A global phenomenon? *TREE,5*(7):203-204.

BLAUSTEIN, A. R. e D. B. WAKE. 1995. The puzzle of declining amphibian populations. *Sci. Amer.* April (1995): 56-61.

BOOMSMA J. J. e A. J. VAN LOON. 1982. Structure and diversity of ant communities in successive coastal dune valleys. *J. Anim. Ecol., 51*: 957-974.

BROWN, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *Amer. Nat., 124*(2): 255-279.

BROWN, J. H. 1988. Species Diversity. pp. 57-88. *In* Analytical Biogeography. A.A. MYERS e P.S. GILLER (Eds.). Chapman & Hall, London. 578 pp.

BROWN, K. S. Jr. e G. G. BROWN. 1992. Habitat alteration and species loss in Brazilian forests. 119-142. em Tropical deforestation and species extinction. T. C. Whithmore e J. A. Sayer (Eds). Chapman & Hall, New York.

BRUIJNZEEL, L. A. e J. PROCTOR. 1995. Hydrology and biogeochemistry of tropical montane cloud forest: What do we really know? *In* J. HAMILTON, J. O. JUVIK e F. N. SCATENA (Eds.). Tropical Montane Cloud Forest, pp 38-78. Springer-Verlag. New York.

BURTON, T.M. e G. E. LIKENS. 1975. Salamander populations and biomass in the Hubbard Brook experimental forest, New Hampshire. *Copeia, 1975*(3): 541-546.

CADLE, J. E. e H. W. GREENE. 1993. Phylogenetic Patterns, Biogeography, and the Ecological Structure of Neotropical Snake Assemblages. *In* Species Diversity in Ecological Communities. R. E. RICKLEFS e D. SCHLUTER eds. Univ. Chicago Press, Chicago. 416 pp.

CARDOSO, A. J.; G. V. ANDRADE e C. F. B. HADDAD. 1989. Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no Sudeste do Brasil. *Rev. Bras. Biol., 49*:241-249.

CESAR, O. e R. MONTEIRO. 1995. Florística e fitossociologia de uma floresta de restinga em Picinguaba (Parque Estadual da Serra do Mar), Município de Ubatuba – SP. *Naturalia (SP), 20*: 89-105.

CHESSON, P. e N. HUNTLY. 1997. The roles of harsh and fluctuating condictions in the dynamics of ecological communities. *Amer. Nat., 130*(5): 519-553.

CLARIDGE, M. F. e J. S. SINGHRAO. 1978. Diversity and altitudinal distribution of grasshoppers (Acridoidea) on a Mediterranean mountain. *J. Biogeography, 5*; 239-250.

COCHRAN, D. M. 1955. Frogs of southeastern Brazil. *Bull. U. S. Natl. Mus., 206*: 1-423.

CONNELL, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos, 35*(2): 131-138.

CRUMP, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Misc. Publ. Mus. Hist. Nat. Univ. Kansas, 61*:1-67.

CRUZ, C. A. G. da; U. CARAMASCHI e E. IZECKSOHN. 1997. The genus *Chiasmocleis* Méhely, 1904 (Anura, Microhylidae) in the Atlantic Rain Forest of Brazil, with description of three new species. *Alytes, 15*(2): 49-71.

CRUZ, O. 1975. Evolução de vertentes nas escarpas da Serra do Mar em Caraguatatuba – SP. *An. Acad. Brasil. Ciênc., 47* (Suplemento). 5pp.

DIGBY, P. G. N. e R. A. KEMPTON. 1987. Multivariate analysis of ecological communities. Chapman & Hall, New York. 205 pp.

DUELLMAN, W. E. 1970. Hylid Frogs of Midle America. *Monog. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, 1*: 1-753 + 72 pl.

DUELLMAN, W. E. 1988. Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American Tropics. *Ann. Missouri Bot. Gard., 75*: 79-104.

DUELLMAN, W. E. e L. TRUEB. 1986. Biology of amphibians. McGraw-Hill Book Company. New York. 670 pp.

FAUTH, J. E.; B. I. CROTHER e J. B. SLOWINSKI. 1989. Elevational patterns of species richness, evenness, and abundance of the Costa Rican leaf-litter herpetofauna. *Biotropica, 21*: 178-185.

FINDLEY, J. S. 1993. Bats: a community perspective. Cambr. Univ. Press., Cambridge, Great Britain. 167 pp.

FONSECA, G. A. B. 1985. The vanishing Brazilian Atlantic Forest. *Biol. Conserv., 34*: 17-34.

FOWLER, J. e L. COHEN. 1990. Pratical statistics for field biology. Open Univ. Press. Bristol, USA. 227pp.

FUTUYMA, D. J. 1992. Biologia Evolutiva, 2ª edição. Sociedade Brasileira de Genética/CNPq. Ribeirão Preto, BR. 631 pp.

GASCON, C. 1996. Amphibian litter fauna and river barriers in flooded and non-flooded Amazonian Rain Forest. *Biotropica, 28*(1): 136-140.

GASTON, K. J. 1994. Rarity. Chapman & Hall. London, UK. 205 pp.

GIARETTA, A. A.; M. S. ARAÚJO e K. G. FACURE. 1996. Variações populacionais a curta distância de *Brachycephalus* sp. IV Congresso Sul-Americano de Herpetologia, Chile.

GIARETTA, A. A. e R. J. SAWAYA. 1997. *Zachaenus parvulus* (Rio bug-eyed frog) – distribution. *Herp. Review, 27*(4): 210.

GIARETTA, A. A.; R. J. SAWAYA; G. MACHADO; M. S. ARAÚJO; K. G. FACURE; H. F. de MEDEIROS e R. NUNES. 1997. Diversity and abundance of litter frogs at altitudinal sites at Serra do Japi, Southeastern Brazil. *Revta. bras. Zool., 14*(2):341-346.

GIARETTA, A. A.; M. S. ARAÚJO; H. F. de MEDEIROS e K. G. FACURE. 1998. Food habits and ontogenetic diet shifts of the litter dwelling frog *Proceratophrys boiei* (Wied). *Revta bras. Zool.* 15(2): 385-388.

GIARETTA, A. A.; K. G. FACURE; R. J. SAWAYA; J. H. de M. MEYER e N. CHEMIN. No prelo. Diversity and abundance of litter frogs of a montane forest in southeastern Brazil: seasonal and altitudinal changes. *Biotropica.*

GIARETTA, A. A. e R. J. SAWAYA. 1998. Second species of *Psyllophryne* (ANURA-BRACHYCEPHALIDAE). *Copeia, 1998*(4): 985-987.

GRAHAM, G. L. 1990. Bats versus birds: comparisons among Peruvian volant vertebrate faunas along an elevation gradient. *J. Biogeography, 17*: 657-668.

GILLER, P. S. 1984. Community structure and niche. Chap. e Hall. London. 175 pp.

HADDAD, C. F. B. e I. SAZIMA. 1992. Anfíbios anuros da Serra do Japi. Em História Natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de Uma Área Florestal no Sudeste do Brasil, pp. 188-211. (L. P. C. Morellato org.). Editora da Unicamp/Fapesp, Campinas.

HAIRSTON, N. G. 1984. Inferences and experimental results in guild structure. *In* Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence, D. R. Strong, Jr., D. Simberloff., L. G. Abele, e A. B. Thistle, eds., pp. 19-27. Princeton, N. J. Princeton University Press.

HAIRSTON, N. G. 1987. Community ecology and salamander guilds. Cambridge Univ. Press. New York. 230 pp.

HANSKI, I.; J. KOUKI e A. HALKKA. 1993. Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species. pp. 108-116. *In* Species Diversity in Ecological Communities. R. E. RICKLEFS e D. SCHLUTER (Eds.). Univ. Chicago Press, Chicago. 416 pp.

HEATWOLE H. e O. J. SEXTON. 1966. Herpetofaunal comparisons between two climatic zones in Panama. *Amer. Midl. Nat., 75*:45-60.

HEINEN, J. T. 1992. Comparisons of the leaf-litter herpetofauna in abandoned cacao plantations and primary rain forest in Costa Rica: Some Implications for Faunal Restoration. *Biotropica, 24* (3): 431-439.

HEYER, W. R. 1967. A herpetological study of an ecological transect through the Cordillera de Tilarán, Costa Rica. *Copeia, 1967*(2): 259-271.

HEYER, W. R. 1984. Variation, systematics, and zoogeography of *Eleutherodactylus guentheri* and closely related species (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). *Smith. Contr. Zool., 402*: 1-42.

HEYER, W. R. e K. A. BERVEN. 1973. Species diversities of herpetofaunal samples from similar microhabitats at two tropical sites. *Ecology, 54* (3): 642-645.

HEYER, W. R. e L. R. MAXSON. 1983. Relationships, zoogeography and speciation mechanisms of frogs of the genus *Cycloramphus* (Amphibia-Leptodactylidae). *Arq. Zool. S. Paulo, 30*(5): 341-373.

HEYER, W. R.; RAND, A. S.; CRUZ, C. A. G. da e O.L. PEIXOTO. 1988. Decimations, extinctions, and colonizations of frogs populations in Southeast Brazil and their evolutionary implications. *Biotropica, 20*(3): 230-235.

HEYER, W. R. e A. J. WOLF. 1989. *Physalaemus crombiei* (Amphibia, Leptodactylidae), a new frog species from Espírito Santo, Brazil with comments on the *P. signifer* group. *Proc. Biol. Soc. Wash. 102*(2): 500-506.

HEYER, W. R.; RAND, A. S.; CRUZ, C. A. G.; PEIXOTO, O. L. e C. E. NELSON. 1990. Frogs of Boracéia. *Arq. Zool., S. Paulo, 31*(4): 231-410.

HEYER, W. R.; M. A. DONNELLY; R. W. McDIARMID; L. C. HAYEK e M. S. FOSTER. 1994. Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians. Smithsonian Institution Press. Washington. 364 pp.

HUEY, R. B. 1978. Latitudinal pattern of between-altitude faunal similarity: mountains might be "higher" in the tropics. *Amer. Nat., 112*(**983**): 225-229.

INGER, R. F. 1980. Densities of floor-dwelling frogs and lizards in lowland forests of Southeast Asia and Central America. *Amer. Nat., 115* (6): 761-770.

INGER, R. F. e R. K. COLWELL. 1977. Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. *Ecol. Monogr., 47*: 229-253.

JACKSON, J. F. 1978. Differentiation in the genera *Enyalius* and *Strobilurus* (Iguanidae): Implications for pleistocene climatic changes in eastern Brasil. *Arq. Zool. S. Paulo 30*(1): 1-79.

JAEGER, R. G. e R. F. INGER. 1994. Standard techniques for inventory and monitoring: Quadrat Sampling. *In* Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians. HEYER, W. R.; M. A. DONNELLY; R. W. McDIARMID; L. C. HAYEK e M. S. FOSTER (Eds.). Smithsonian Institution Press. Washington. 364 pp.

JANZEN, D. H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *Amer. Nat., 101*(919):233-249.

JANZEN, D. H.; M. ATAROFF; M. FARINAS; S. REYES; N. RINCON; A. SOLER; P. SORIANO e M. VERA. 1976. Changes in the arthropod community along an elevational transect in the Venezuelan Andes. *Biotropica, 8*(3): 193-203.

KREBS, C. J. 1989. Ecological Methodology. Harper e Row, New York. 654 pp.

LEIGH, E. G. Jr. 1975. Structure and climate in tropical rain forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst., 6*: 67-86.

LEITÃO FILHO, H.; P. N. PAGANO; O. CESAR; J. L. TIMONI e J. J. RUEDA. 1993. Ecologia da Mata Atlântica em Cubatão. Editora da Unicamp e Editora da Unesp. 184 pp.

LIEBERMAN, D.; M. LIEBERMAN; R. PERALTA e G. S. HARTSHORN. 1996. Tropical forest structure and composition on a large scale altitudinal gradient in Costa Rica. *J. Ecol., 84*: 137-152.

LIEBERMAN, S. S. 1986. Ecology of the leaf litter herpetofauna of a Neotropical Rain Forest: La Selva, Costa Rica. *Acta Zool. Mex.* (NS), *15*: 1-72.

LIKENS, G. E. 1995. Forward. In Linking species and Ecosystems. C.G. Jones e J.H. Lawton (Eds.). Chapman & Hall, Inc. NY. 387 pp.

LLOYD, M.; R. F. INGER e F. W. KING. 1968. On the diversity of reptile and amphibian species in a bornean rain forest. *Amer. Nat., 102* (928): 497-515.

LUDWIG, J. A. e J. F. REYNOLDS. 1988. Statistical Ecology, a primer on methods and computing. Wiley-Interscience. Publ., New York. 338 pp.

MAGURRAN, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Croom Helm, London. 179 pp.

MANLY, B. F. J. 1991. Randomization, bootstrap and monte carlo methods in biology. 2° ed. Chapman & Hall. London. 399 pp.

MARTIN L. e K. SUGUIO. 1975. The state of São Paulo coastal marine quaternary geology– the ancient strandlines. *An. Acad. brasil. Ciênc., 47*(supl.): 249-263.

MAY, R. M. 1980. Why are there fewer frogs and lizards in Southeast Asia than in Central America? *Nature, 287*: 105.

McCOY, E.D. 1990. The distribution of insects along elevational gradients. *OIKOS, 58*: 313-322.

MOREIRA, G. e A. P. LIMA. 1991. Seasonal patterns of juvenile recruitment and reproduction in four species of leaf litter frogs in Central Amazonia. *Herpetologica, 47*(3): 295-300.

MORELLATO, L. P. C. 1992. Nutrient cycling in two south-east Brazilian forests. I Litterfall and litter standing crop. *J. Trop. Ecol., 1992*(8):205-215.

MYERS, C. W. 1969. The ecological geography of Cloud Forest in Panama. *Amer. Mus. Nov., 2396*: 1-52.

MYERS, N. 1988. Threatened biotas: "hotspots" in tropical forests. *The Environmentalist, 8*(3): 1-20.

NAVARRO, S. A. G. 1992. Altitudinal distribution of birds in the Sierra Madre Del Sur, Guerrero, Mexico. *Condor, 94*: 29-39.

OLSON, D. M. 1994. The distribution of leaf litter invertebrates along a Neotropical altitudinal gradient. *J. Trop. Ecol., 10*: 129-150.

OWEN, J. G. 1989. Patterns of herpetofaunal species richness: relation to temperature, precipitation, and variance in elevation. *J. Biogeography, 16*: 141-150.

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*: 891-895.

PHILLIPS, K. 1990. Where have all the frogs and toads gone? *BioScience, 40*(6): 422-423.

PIANKA, E. R. 1986. Ecology and Natural History of Desert Lizards. Princeton Univ. Press. New Jersey. 208pp.

RAHBEK, C. 1997. The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *Amer. Nat., 149*(5): 875-902.

RICKLEFS, R. E. 1993. A economia da Natureza. 3° ed. Editora Guanabara Koogan S.A. Rio de Janeiro, RJ. 470pp.

RICKLEFS, R. E. e D. SCHLUTER. 1993. Species Diversity: Regional and historical influences. pp. 350-363. *In* Species Diversity in Ecological Communities. R. E. RICKLEFS e D. SCHLUTER (Eds.). Univ. Chicago Press, Chicago. 416 pp.

RODRIGUES, R. R.; L. P. C. MORELLATO; C. A. JOLY e H. de F. LEITÃO FILHO. 1989. Estudo florístico e fitossociológico em um gradiente altitudinal de Mata Estacional Mesófila Semidecídua, na Serra do Japi, Jundiaí, SP. *Revta brasil. Bot., 12*: 71-84.

RODRIGUEZ, L. O. 1992. Structure et organisation du peuplement d'anoures de Cocha Cashu, Parc National Manu, Amazonie Péruvienne. *Rev. Ecol. (Terre Vie), 47*: 151-197.

RODRIGUES, R. R. e G. J. SHEPHERD. 1992. Análise da variação estrutural e fisionômica da vegetação e características edáficas, num gradiente altitudinal na Serra do Japi. Em História Natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de Uma Área Florestal no Sudeste do Brasil, pp. 64-96. (L. P. C. Morellato org.), Editora da Unicamp/Fapesp, Campinas.

SAMSON, D.A.; E. A. RICKART e P. C. GONZALES. 1997. Ant diversity and abundance along an elevational gradient in the Phillippines. *Biotropica, 29*(3): 349-363.

SANDERS, H. L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *Amer. Nat., 102*: 243-282.

SARKAR, S. 1996. Ecological theory and anuran declines. *BioScience, 46*(3): 199-207.

SCHLOSSER, I. J. 1982. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecol. Monogr., 52*(4):395-414.

SCOTT, N. J. Jr. 1976. The abundance and diversity of the herpetofaunas of tropical forest litter. *Biotropica, 8*(1):41-58.

SCOTT, N. J. Jr. 1982. The herpetofauna of forest litter plots from Cameroon, Africa. In N. J. SCOTT (Ed.). Herpetological Communities: a symposium of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles and The Herpetologists' League, pp. 145-150. U.S. Fish and Wildlife Res. Report, 13.

SEGADAS-VIANNA, F. 1965a. Ecology of the Itatiaia range, southeastern Brazil. I-Altitudinal zonation of the vegetation. *Arq. Mus. Nac., 53*: 7-30.

SEGADAS-VIANNA, F. 1965b. Ecology of the Itatiaia range, southeastern Brazil. II-Climates and altitudinal climatic zonation. *Arq. Mus. Nac., 53*: 31-53.

SEXTON, O. J.; H. HEATWOLE e D. KNIGHT. 1964. Correlation of microdistribution of some Panamanian reptiles and amphibians with structural organization of the habitat. *Carib. J. Sci., 4*(1): 261-295.

SILVA, A. F. e LEITÃO-FILHO, H. F. 1982. Composição florística e estrutura de um trecho de Mata Atlântica de encosta no município de Ubatuba (São Paulo, Brasil). *Rev. Bras. Bot., 5* (1/2): 43-52.

SIMBERLOFF D. e T. DAYAN. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst., 22*: 115:143.

SIMPSON, B. B. 1979. Quaternary biogeography of the high montane regions of South America. *In* The South America Herpetofauna: its origins, evolution, and dispersal, pp. 157-188. W. E. Duellman (Ed.). Monogr. Mus. Univ. Kansas, 7. Lawrence, Kansas.

STEVENS, G. C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's Latitudinal Rule to altitude. *Am. Nat., 140*(6); 893-911.

SUGUIO, K. e L. MARTIN. 1976. Brazilian coastline quaternary formations – the states of São Paulo and Bahia littoral zone evolutive schemes. *An. Acad. bras. Ciênc., 48* (supl.): 325-334.

TER BRAAK, C. F. 1987. CANOCO – A Fortran program for canonical community ordination by (partial)(detrended)(canonical) correspondence analysis, principal component analysis and redundancy analysis (version 2.1). Wageningen, ITI-TNO. 95 pp.

TERBORGH, J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology, 58*: 1007-1019.

THIOLLAY, J-M. 1996. Distributional patterns of raptors along altitudinal gradients in the northern Andes and effects of forest fragmentation. *J. Trop. Ecol., 12*: 535-560.

TOFT, C. A. 1980a. Seasonal variation in populations of Panamanian litter frogs and their prey: A comparison of wetter and drier sites. *Oecologia (Berl.), 47*: 34-38.

TOFT, C. A. 1980b. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia (Berl.), 45*: 131-141.

TOFT, C. A. 1982. Community structure of litter anurans in a tropical forest, Makokou, Gabon: a preliminary analysis in the minor dry season. *Rev. Ecol. (Terre Vie), 36*: 223-232.

TOFT, C. A. 1985. Resource partitioning in amphibian and reptiles. *Copeia, 1985*(1): 1-21.

VAN AUKEN, O. W. 1997. Species rareness and commonness along spatial and temporal gradients. *South. Nat., 42*(4): 369-374.

VANZOLINI, P. E. 1973. Distribution and differentiation of animals along the coast and in continental islands of the states of S. Paulo, Brasil. I. Introduction to the area and problems. *Papéis Avulsos Zool., S. Paulo, 26*(24): 281-294.

VANZOLINI, P. E. e R. REBOUÇAS-SPIEKER. 1976. Distribution and differentiation of animals along the coast and on continental islands of the states of São Paulo, Brasil. 3. Reproductive differences between and within *Mabuya caissara* and *M. macrorhyncha* (Sauria, Scincidae). *Papéis Avulsos Zool., S. Paulo, 29*(15): 95-109.

VANZOLINI, P. E. e E. E. WILLIAMS. 1981. The vanishing refuge: a mechanism for ecogeographic speciation. *Papéis Avulsos Zool., S. Paulo, 34*(23):251-255.

VORIS, H. K. 1977. Comparison of herpetofaunal diversity in tree butresses of evergreen tropical forests. *Herpetologica, 33*: 375-380.

VITT, L. J. e J. P. CALDWELL. 1994. Resource utilization and guild structure of small vertebrates in the Amazon forest leaf litter. *J. Zool., 234*: 463-476.

WATANABE, S. 1997. Glossário de ecologia. Aciesp, nº 103. São Paulo. 352 pp.

WAKE, D. B. 1994. Foreword. *In* Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians, pp. XV-XVI. HEYER, W. R.; M. A. DONNELLY; R. W. McDIARMID; L. C. HAYEK e M. S. FOSTER (Eds.). Smithsonian Institution Press. Washington. 364 pp.

WILKINSON, L. 1990. SYSTAT: The system for statistics. Evastron, IL: SYSTAT, Inc.

WITHERS, P. C. 1992. Comparative animal physiology. Saunders Col. Publ. New York. 949 pp.

WOLDA, H. 1987. Altitude, habitat and tropical insect diversity. *Biol. J. Linn. Soc., 30*: 313-323.

ZAR, J. H. 1984. Biostatistical Analysis. Second Edition. Prentice-Hall International, Inc. New Jersey.

ZIMMERMAN, B. L. e D. SIMBERLOFF. 1996. An historical interpretation of habitat use by frogs in a Central Amazonian Forest. *J. Biogeogr., 23*: 27-46.

Apêndice 1- Modelo da folha utilizada em campo para registro dos parâmetros ambientais e biológicos da anurofauna de serapilheira de Ubatuba, SP.

- transecto - Corcovado ( ) Capricórnio ( ) Cuscuzeiro ( )

- data ___/____/____;

- altitude _____ m;

- hora início varredura _____; fim _____

- parcela número _____;

- altura da camada de folhas 1 ____, 2 ____, 3 ____, 4 ____, 5 ____

- altura da camada de raízes 1 ____, 2 ____, 3 ____, 4 ____, 5 ____

- temperatura do ar - 1,5 m _____; solo _____

- umidade do ar, bulbo úmido _____, seco _____ (_____%)

- inclinação N NE E SE S SW W NW N, nenhuma ( )

- distância da parcela à água _____ m, ( ) mais que 30 m

- % de cobertura da copa _____; sub-bosque _____, arbustos _____

- altura máxima de árvores _____ m

- número de árvores grandes _____, médias _____, pequenas _____

- circunferência das árvores grandes _____, _____, _____, _____, _____

- circunferência das árvores médias _____, _____, _____, _____, _____

- circunferência das árvores pequenas _____, _____, _____, _____, _____

- comprimento/circunferência de troncos caídos _____/_____, _____/_____; ____/_____

- inclinação do terreno _____;

- anuros - _____espécies, _____ indivíduos

- opiliões - _____ espécies, _____indivíduos

Apêndice 2. Resumo dos resultados dos trabalhos que consideram a anurofauna de serapilheira em florestas tropicais ao redor do mundo. Dado o interesse na comparação com Ubatuba, os dados de localidades próximas, ou pertencentes a um gradiente altitudinal, foram agrupados. Pontos de interrogação significam que a informação não pôde ser extraída do trabalho original. Parte 1- Velho Mundo.

Localidade	Latitude aprox.	Altitude (m)	Meses secos/ ano	Chuva/ ano (m)	Área amostrada (m^2)	Nº/área parcela (m^2)	spp. regulares	Ind./ 100 m^2	Dominância (%)/ gênero dominate
Bornéu: N. Tekalit[1, 2]	1° N	< 100	0	6,0	23342	402 / 58	19	1,31	? / *Leptobrachium* ?
Tailândia: Sakaerat[3, 2]	14°N	< 500	3-5	1,2-1,5					
a- Floresta perene					27812	479 / 58	?/?	0,1	? / *Microhyla* ?
b- Floresta decídua					40180	173 / 232	?/?	0,3	? / *Rana* ?
Camarões:									
Lac Tissongo & Lombé[4]	3° N	30	3	4,0	870	15 / 58	13	9,4	36,5 / *Artroleptis*

1 – Lloyd et al., 1968; 2 – Inger, 1980; 3 - Inger & Colwell, 1977; 4 – Scott, 1982. Continua.

Apêndice 2. Continuação. Parte 2- Novo Mundo, América Central.

Localidade	Latitude aprox.	Altitude (m)	Meses Secos/ ano	Chuva/ ano (m)	Área amostrada (m^2)	Nº/área parcela (m^2)	spp. regulares	Ind./ 100 m^2	Dominância (%)/ gênero dominate
Costa Rica:	10° N								
a- La Osa1[1]		< 100	2,5	4,0	1162	20 / 58	15*	11,6	37 / *Eleutherodactylus*
b- La Selva1[1, 2]		100	1	3,6	1104	19 / 58	24*	14,7	43 / idem
c- San Vito1[1]		1200	2,5	4,0	581	10 / 58	8*	55,2	83 / idem
Tortuguero / Monte Verde[3]		3-1670	1-2,5	3,8	367,5	31 / 25	14*	26,1	21,9 / *Dendrobates*
La Selva		100	1	3,6					
a- Mata primária[2]					1920	30 / 64	24?	12,8	54,7 / *Eleutherodactylus*
b- Cacaueiros[2]					1344	21 / 64	12*	35,0	50,3 / idem
La Selva									
a- Cacauais novos[4]					625	25 / 25	10*	30,1	70,2 / *Dendrobates*
b- Cacauais velhos[4]					625	25 / 25	10*	17,1	66,3 / idem
c- Mata primária[3, 4]					625	30 / 25	24?	11,5	40,3 / *Eleutherodactylus*

1 – Scott, 1976; 2 – Lieberman, 1986 (variação sazonal não descrita); 3 – Faulth, et al. 1989; 4 - Heinen, 1992. * - Baseado somente nas parcelas. Continua

Apêndice 2. Continuação. Parte 2- Novo Mundo, América Central.

Localidade		Latitude aprox.	Altitude (m)	Meses secos/ ano	Chuva/ ano (m)	Área amostrada (m^2)	Nº/área parcela (m^2)	spp. regulares	Ind./ 100 m^2	Dominância (%)/ gênero dominate
Panamá:		9°N								
	Silugandi[1]		<100	4	2,2	235	5 / 25-66	6*	30.2	67,6 / *Eleutherodactylus*
a- Pipeline Road,	verão[2]		30	3	3,5	504	14/36	13*	7,5	69 / *Colosthetus*
	inverno					252	7/36	-	22,6	71 / idem
b- Carti Road,	verão[2]		300	3	2,2	288	8/36	22*	11,8	27 / *Eleutherodactylus*
	inverno					252	7/36	-	30,9	32 / idem

1 – Heatw e Sexton, 1966; 2 - Toft, 1980a. * - Baseado somente nas parcelas. Continua

Apêndice 2. Continuação. Parte 2- Novo Mundo, América do Sul.

Localidade	Latitude aprox.	Altitude (m)	Meses secos/ ano	Chuva/ ano (m)	Área amostrada (m^2)	Nº/área parcela (m^2)	spp. regulares	Ind./ 100 m^2	Dominância (%)/ gênero dominate
Peru: a- Rio Llullapichis[1]	9° S	210	1-2	2,2					
úmida					432	12/36	13*	12,3	23 / 2 gêneros
seca					432	12/36	-	2,8	42 / *Colosthetus*
b- Cocha Cashu[2]	12° S	350	4-5	2,1					
úmida					1700	68 / 25	31?	2,5	23,8 / *Hamptophryne*
seca					1000	40 / 25	-	1,1	18,3 / 3 gêneros
Brasil: Amazônia									
a- Manaus[3]	2° N	150	2-3	2,0/2,5	12525	498 / 25	22	4,7	49,4 / *Adenomera*
b- Rio Juruá[4]	3-8° S	?	?	?	5000	20 / 25	≥13*	2,9	23/ 2 gêneros

1 – Toft, 1980b; 2 – Rodriguez, 1992; 3 – Allmon, 1991; 4 – Gascon, 1996. * - Baseado somente nas parcelas. Continua

Apêndice 2. Continuação. Parte 2- Novo Mundo, América do Sul.

Localidade	Latitude aprox.	Altitude (m)	Meses secos/ ano	Chuva/ ano (m)	Área amostrada (m^2)	Nº/área parcela (m^2)	spp. regulares	Ind./ 100 m^2	Dominância (%)/ gênero dominate
Mata Atlântica									
a- Japi (alto+baixo) [1]	23° S	850-1000	3-4	1,5	2688	42 / 64	11	1,4	71,5 / *Eleutherodactylus*
b- Atibaia (ver+inv) [2]	23° S	900-1200	3-4	1,6	5696	89 / 64	12	4,6	66,7 / *Brachycephalus*
c- Ubatuba[3]	23° S		1,5	2,5			21		
verão		0-1000			4096	64/64		16,4	51,9 / *Eleutherodactylus*
inverno		0-1000			2048	32/64		4,0	43,2 / idem

1 – Giaretta et al., 1997; 2 – Giaretta et al. (Apêndice 2); 3 – Presente estudo.

ANEXO 1 (artigo no prelo, Biotropica)

Diversity and Abundance of Litter Frogs of a Montane Forest in Southeastern Brazil: Seasonal and Altitudinal Changes[1]

A. A. GIARETTA; K. G. FACURE; R. J. SAWAYA; J. H. de M. MEYER and N. CHEMIN

Departamento de Zoologia
Instituto de Biologia
Universidade Estadual de Campinas
CP 6109, 13083-970, Campinas, SP, Brasil.
giaretta@bestway.com.br

RESUMO

Amostramos a anurofauna de serapilheira de um fragmento de floresta sazonal de altitude (1800 ha) no Sudeste do Brasil. Cem parcelas de 8 x 8 m foram amostradas na estação fria e seca, em áreas não queimadas na estação quente e úmida e em áreas de queimada recente. No total 267 sapos foram coletados (305 g), pertencendo a 16 espécies (4 famílias). Uma única espécie representou 78,5% dos indivíduos na estação fria e seca e 54,3% na quente e úmida. A densidade de indivíduos não variou sazonalmente, a biomassa sim. A densidade e a biomassa de sapos se correlacionaram positivamente com a altitude. Um teste de Mantel indicou que os dados biológicos (espécies e suas abundâncias) se correlacionaram significativamente com as variáveis ambientais. As áreas queimadas apresentaram baixos valores de riqueza, densidade e biomassa de sapos. O clima sazonalmente estressante e a história de perturbação humana no local devem estar agindo em conjunto para produzir os baixos valores de diversidade observados. A maior densidade de sapos em locais mais altos dever ser resultado principalmente da umidade gerada pela neblina, a qual diminui o rigor da estação fria e seca em relação a locais mais baixos.

INTRODUCTION

Species composition and abundance of litter frogs are influenced by local environmental conditions, such as altitude and climate (Scott 1976, Toft 1980b), in addition to historical factors, such as human disturbance (Lieberman 1986, Heinen 1992). In seasonal environments, a long dry season may adversely affects the litter herpetofauna directly by restricting the availability of moist microhabitats and indirectly by lowering primary production and slowing decomposition (Scott 1976). In South America, samples of litter frogs are restricted to Amazon Forest (Allmon 1991) and possible regional patterns cannot be evaluated since studies related to the Atlantic Forest domains (*sensu* Ab'Saber 1977) are scarce (Giaretta *et al.* 1997). Here we present and discuss data on diversity and abundance of litter frogs in a seasonally dry altitudinal forest in the Mantiqueira range, Atlantic Forest at southeastern Brazil. We also look for seasonal and altitudinal changes and fire effects on litter frogs and investigated the influence of environmental variables over its diversity and abundance of these animals.

STUDY AREA

This study was carried out in a mid-elevation seasonal forest at the Parque Florestal do Itapetinga (PFI) and adjacent areas (approx. 23°15'S, 46°45'W; 900-1250 m alt.; 1400-1700 mm rain/year; about 1800 ha). This site is in the municipality of Atibaia, Mantiqueira range of the state of São Paulo, southeastern Brazil. The regional climate is seasonal, with a Dry/Cold season (DC) from April to September (with occasional frosts in June-July) and a Wet/Warm season (WW) from October to March (maximum 38 °C). In some months of the DC the precipitation can be zero. The vegetational type is Altitudinal Semideciduous

Forest (Meira-Neto *et al.* 1989, Grombone *et al.* 1990); around 1200 m altitude a montane cloud forest (*sensu* Bruijnzeel & Proctor 1995) occurs. The terrain is sloping; buttressed trees and tank bromeliads are rare. At the periphery of the forest there are orchards, pastures and agricultural fields. Natural bodies of water include forest rivulets and oxbow ponds; there are two small artificial lakes in the area. In the past, trees in some areas of the Park were cut and burned for charcoal, as indicated by old roads and charcoal-pits. Occasional human-generated forest fires occur, mainly during the DC. Public visitation to the Park is minimal.

MATERIALS AND METHODS

The sample units used in this project were 8 x 8 m plots, sampled as in Jaeger and Inger (1994). The plots were distributed along trails and streams, mainly on the west face of the hill, as defined by a sequence of three randomizing steps: the first roughly determined a numbered point on the map; the second indicated the side of the trail or stream, and the third the number of paces (1-500) perpendicular to the trail or stream to the sample point; minor adjustments were occasionally made to maintain uniform declivity. The 50 DC plots were sampled from late May to middle August (1994) and the 50 WW from January to early February (1995). Eleven of the WW plots were in Burned Areas (BA) caused by fires four months prior to sampling. These fires affected portions of both cloud and lower forests. Hereafter, "WW" refers only to 39 plots in unburned areas. Each plot perimeter was delimited by ropes and strips of bare ground. The plots were examined once during the daytime by four or five of us. We turned over the litter with garden forks, superficially examined holes in the ground with flashlights and rolled logs looking for

frogs. All frogs were weighed to the nearest 0.01 g. A few small frogs that were lost before identification were used only for calculations of density and biomass (estimates according to size). We used a topographic relief map and an altimeter (WW plots) to determine altitudes. To examine effects of altitude also in the DC we grouped plots, *a posteriori,* as belonging to three altitudinal belts: low (900-1050 m), medium-elevation (around 1100 m) and cloud forest (1200-1250 m).

We searched for associations between environmental variables and biological data (species and their abundance) over WW plots containing at least one frog. We calculated a correlation coefficient between distance matrices (species and environmental) using the Mantel's test (Luo & Fox 1996). Environmental data used in multivariate analysis and evaluation of some seasonal changes were: number of large (diameter above 110 cm), medium (71 - 109 cm) and small-sized (20 - 70 cm) trees; soil cover depth (litter + root mat); estimated percentage of canopy, understory and herb cover; maximum tree height above a plot; slope; density of litter insects; dried litter mass; area inside the plot occupied by fallen trunks (diameter above 10 cm); and litter moisture. Soil cover depth was measured in each corner and at the center of each plot. We used a 30 cm diameter ring to delimit the areas for litter samples, inside of which we counted insects (two samples) and measured litter mass and moisture (three samples). Insects were extracted from the litter in Berlese funnels (Borror & DeLong 1988). Litter moisture, expressed as percentage of weight, was determined by drying the sample at 90 °C for 24h. We used insect density as an indicator of potential prey abundance. The significance of the correlation in the Mantel's test was evaluated by 9999 random permutations made in the NT-SYS package (Rohlf 1988). For environmental data we used Euclidian Distance over the standardized

matrix (Digby & Kempton 1987) and for biological data the Bray-Curtis measure. Correlations and local and seasonal variation in biological and environmental parameters were tested with nonparametric methods (Zar 1974). The Shannon-Wiener diversity index, using the natural logarithms of the proportions, was calculated and statistical differences between seasons were tested as in Magurran (1988). We refer to dominance as the relative abundance of the most common species. The Index of Dispersion (variance-mean ratio) was calculated for each season as an indicator of spatial distribution of frogs; the pattern of spatial distribution of the frogs was investigated and the goodness-of-fit to theoretical statistical distributions was tested as in Krebs (1989). The expected richness of each sample was estimated by a jackknife method (Krebs 1989). The three most abundant species in this study are direct developing species; basic biological data for most of the frog species reported here can be found in Haddad and Sazima (1992), Heyer *et al.* (1990), and Pombal Jr. *et al.* (1994). Voucher frog specimens were deposited in the Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC).

RESULTS

In our leaf litter samples at PFI we caught a total of 267 frogs, belonging to 16 species and four families, with a total biomass of 305 grams. The proportional contribution in number of individuals of each species and for each season is given in the Table 1. The absolute values of richness, number of individuals, and biomass, by samples, were: DC = 11, 135, 103 g; WW = 13, 127, 195 g; BA = 4, 5, 7 g (50, 39 and 11 plots respectively). The overall density for the area was, when adjusted to 100 m^2, 4.6 frogs (DC + WW). A single snake (*Bothrops jararaca*) and one lizard (*Enyalius perditus*) were caught.

Brachycephalus ephippium had the greatest number of individuals in both seasons, followed by *Eleutherodactylus parvus* (Table 1). In the DC *B. ephippium* also dominated in biomass, but in the WW some less abundant, but larger species (*e.g. Proceratophrys boiei* and *Hyla luctuosa*) had greater biomass values. The jackknife estimate of richness did not differ between seasons, both season averaging 17 spp.; BA had a lower value (6 spp.). The Shannon-Wiener diversity index for DC (H' = 0.856) was lower from that for WW (H' = 1.641) (t = 4.99; $P < 0.001$; df = 262). No new species were added to the sample after 80 plots.

In the WW the biomass of frogs (Table 2) was greater than that of the DC. The density of individuals did not show a significant seasonal difference (Table 2).

Table 1

Table 2

Mantel's test of WW data indicated that biological dissimilarity (species and their abundance) among the plots was significantly associated with the environmental dissimilarity among them (r = 0.211; t = 2.60; P = 0.006; N = 31 plots). In the WW the abundance of frogs was significantly correlated with soil cover depth (r_s = 0.38; $P < 0.05$; N = 31); altitude (r_s = 0.59; $P < 0.01$; N = 31); dried litter mass (r_s = -0.44; $P < 0.02$; N = 31); and fallen trunk area (r_s = 0.47; $P < 0.01$; N = 31). The biomass of frogs (r_s = 0.506; $P <$ 0.001; N = 39) and the density of insects (r_s = 0.447; P = 0.01; N = 38) were positively correlated with elevation. We also detected an increase in density and biomass of frogs when plots were grouped into altitudinal belts, including DC data (Table 3). In the WW, soil cover depth also correlated with elevation (r_s = 0.376; $P < 0.05$; N = 39). In the DC litter moisture in cloud forest was suggestively greater than the lower adjacent areas

(Mann-Whitney test $U = 162.0$; $0.05 < P < 0.10$). The cloud forest also had the greatest seasonal variation in biological parameters (Tables 3 and 4), and the density of litter frogs (5.6/plot) was about four times greater than the lower areas (DC + WW). *Brachycephalus ephippium* was the dominant species in the three altitudinal belts and in both seasons (Table 4). Despite the altitudinal differences in frog density and dominance, no species was restricted to a given altitudinal belt (pers. obs.).

Table 3

Table 4

Litter frogs of PFI were aggregated during both seasons, and the negative binomial adequately described the frequencies distribution (WW $X^2 = 11.79$; DC $X^2 = 4.08$; both with df = 6 and $P > 0.05$); the degree of aggregation was greater in the DC (lower k, negative binomial exponent). In the DC, plots having at least one frog had moister litter than empty ones ($U = 162$; $P = 0.05$). The proportion of juveniles in the samples of WW (22%) was not significantly greater than that of the DC (14%) ($X^2 = 2.34$; df = 1; $P = 0.13$).

The burned areas had drier litter ($U = 60.5$; $P = 0.001$), lower soil cover depth ($U = 132.5$; $P = 0.05$), lower density of individuals (0.45 frogs/plot) ($U = 80.5$; $P = 0.001$) and lower biomass (0.64g/plot) ($U = 79.0$; $P = 0.001$) than the unburned WW plots.

DISCUSSION

Herpetological studies at the PFI have been carried out by us since 1992, and all frog species known to occur in the leaf-litter were collected inside the study plots. High values of dominance, such as those found for *Brachycephalus ephippium* at PFI, are typical of seasonally stressed or early successional environments (for herpetological examples see

Lieberman 1986 and Heinen 1992). At Serra do Japi, another site in the Mantiqueira range, Giaretta *et al.* (1997) also found high values of dominance for litter frogs, due to two *Eleutherodactylus* species. At PFI and Japi, long dry periods (4-6 months), winter frosts, sporadic occurrence of fires and a history of human disturbance may produce the high dominance values. Differences in the dominant species between PFI and Japi can, in part, be attributed to differences in the considered altitudinal ranges and sampling design.

The inland montane forests of southeastern Brazil are seasonal in litter production, flowering and fruiting; litter peaks in the late dry season (Morellato 1992). We found that the density of potential arthropod prey is lower in the DC and the litter frog assemblage had a lower diversity and biomass in the harsher period. Scott (1976) found a negative correlation between the number of dry months at a locality and the richness of litter frogs. The richness we observed at PFI (13 regular spp.; Table 1) agrees with his model. The greater diversity of litter frogs in the wetter season was expected, based on other studies (Scott 1976, Toft 1980b, Rodriguez 1992). The greater seasonal variation in the diversity observed in the cloud forest is mainly due to a reduction in the dominance of *B. ephippium.*

In general, litter frog assemblages increase in density with altitudes (until 1800 m) and display reduced evenness and richness with increasing elevation (Scott 1976). The observed pattern at PFI, even over this small altitudinal range, agrees with the first two (density and evenness) generalizations. The greater density of frogs in the cloud forest may be related to the greater soil cover depth and, mainly, to the mist-generated humidity, which diminishes harshness during DC. In the Serra do Japi, the density of litter frogs is also greatest at higher sites (Giaretta *et al.* 1997).

The frogs at PFI concentrate their reproduction in the wet/warm months (Giaretta pers. obs.) and we expected juveniles to contribute to the greater density of litter frogs in the WW. The lack of statistically significant seasonal differences in the density of litter frogs is because recruitment may occur later in March; the finding of two *Eleutherodactylus* egg clutches during summer sampling corroborates this idea. The density of litter frogs is variable among South American sites, within a range of 2-12 frogs/100m^2 (Toft 1980a, Allmon 1991, Rodriguez 1992, Gascon 1996, Giaretta *et al.* 1997, present work), but consistently lower than in Central America (review in Allmon 1991).

Several studies have shown a seasonal dispersal of the litter frogs in the rainy season (Toft 1980b, Rodriguez 1992, present work). The spatial aggregation of litter frogs at PFI may be mediated by humidity, as indicated by a tendency of frogs to be absent from drier places. The harshness of the DC may select against dispersal behavior because of the risk of entering seasonally dry sites. In Japi the litter frog fauna is aggregated along stream margins in the DC (Giaretta *et al.* 1997).

At PFI fire has deleterious effects on the litter frogs, decreasing richness and abundance. Although the soil becomes covered with some leaves soon after burns, there is little leaf compaction so that the litter cannot retain humidity. This likely prevents the immediate recolonization by frogs. Prior to human occupation, fires may had been rare in seasonal forest of southeastern Brazil and may not represent an evolutionary force in these ecosystem. Management plans of these forests need to include fire avoidance programs.

Long (1995) and Leo (1995) comment on the importance of conservation of the tropical montane cloud forest for threatened vertebrate species. Most cloud forests in south

and southeast Brazil occur as small isolates (Falkenberg & Voltolini 1995); and the example of PFI may stimulate the preservation of these areas as important reservoirs of the many specialized litter frogs of the region.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank to the Prefeitura Municipal de Atibaia for permission to work in the Parque Florestal do Itapetinga. Drs. K. S. Brown,-Jr., W. R. Heyer, C. Gascon and W. W. Benson made helpful suggestions on the draft. H. F. de Medeiros and R. Bredariol helped in the field work. The Fundação Boticário de Proteção à Natureza gave financial support to the project. Grants by CNPq (AAG) and CAPES (KGF).

LITERATURE CITED

Ab'Saber, A. N. 1977. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Geomorfologia, 52: 1-23.

Allmon, W. D. 1991. A plot study of forest floor litter frogs, Central Amazon, Brazil. J. Trop. Ecol., 7: 503-522.

Borror, J. D., and D. M. DeLong. 1988. Introdução ao Estudo dos Insetos. Edgard Blucher Ltda, São Paulo, Brasil.

Bruijnzeel, L. A., and J. Proctor. 1995. Hydrology and biogeochemistry of tropical montane cloud forest: What do we really know? *In* J. Hamilton, J. O. Juvik, and F. N. Scatena (Eds.). Tropical Montane Cloud Forest, pp. 38-78. Springer-Verlag, New York, USA.

Digby, P. G. N., and R. A. Kempton. 1987. Multivariate Analysis of Ecological Communities. Chapman & Hall, New York, USA. 206pp.

Falkenberg, D. de B., and J. C. Voltolini. 1995. The montane cloud forest in southern Brazil. *In* J. Hamilton, J. O. Juvik, and F. N. Scatena (Eds.). Tropical Montane Cloud Forest, pp. 38-78. Springer-Verlag, New York, USA.

Gascon, C. 1996. Amphibian litter fauna and river barriers in flooded and non-flooded Amazonian Rain Forest. Biotropica, 28: 136-140.

Giaretta, A. A., R. J. Sawaya, G. Machado, M. S. Araújo, K. G. Facure, H. F. de Medeiros, and R. Nunes. 1997. Diversity and abundance of litter frogs at altitudinal sites at Serra do Japi, southeastern Brazil. Rev. bras. Zool. 14, (2): 341-346.

Grombone, M. T., L. C. Bernacci, J. A. A. Meira-Neto, J. Y. Tamashiro, and H. F. Leitão-Filho. 1990. Estrutura fitossociológica da floresta semidecídua de altitude do Parque Municipal da Grota Funda (Atibaia-Estado de São Paulo). Acta Bot. Bras. 4(2):47-64.

Haddad, C. F. B., and I. Sazima. 1992. Anfíbios anuros da Serra do Japí. *In*_L. P. C. Morellato (Org.). História Natural da Serra do Japí: Ecologia e Preservação de uma Área Florestal no Sudeste do Brasil, pp. 188-210. Editora da Unicamp/FAPESP, Campinas, SP, Brasil.

Heyer, W. R., A. S. Rand, C. A. G. da Cruz, O. L. Peixoto, and C. E. Nelson. 1990. Frogs of Boracéia. Arq. Zool., 31: 231-410.

Heinen, J. T. 1992. Comparisons of the leaf-litter herpetofauna in abandoned cacao plantations and primary rain forest in Costa Rica: some implications for faunal restoration. Biotropica, 24: 431-439.

Jaeger, R. G., and R. F. Inger. 1994. Standard techniques for inventory and monitoring: quadrat sampling. *In* W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. C. Hayek, and M. S. Foster (Eds.). Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians, pp. 97-98. Smithsonian Institution Press. Washington, USA.

Krebs, C. J. 1989. Ecological Methodology. Harper & Row Publishers, New York, USA.

Leo, M. 1995. The importance of tropical montane cloud forest for preserving vertebrate endemism in Peru: The Río Abiseo National Park as a case study. *In* J. Hamilton, J. O. Juvik, and F. N. Scatena (Eds.). Tropical Montane Cloud Forest, pp. 38-78. Springer-Verlag, New York, USA.

Lieberman, S. S. 1986. Ecology of the leaf litter herpetofauna of a Neotropical rain forest: La Selva, Costa Rica. Acta Zool. Mex. (NS), 15: 1-71.

Long, A. J. 1995. The importance of tropical montane cloud forest for endemic and threatened birds. *In* J. Hamilton, J. O. Juvik, and F. N. Scatena (Eds.). Tropical Montane Cloud Forest, pp. 38-78. Springer-Verlag, New York, USA.

Luo, J., and B. J. Fox. 1996. A review of the Mantel test in dietary studies: effect of sample size and inequality of sample size. Wildl. Res., 23: 267-288.

Magurran, A. E. 1988. Ecological Diversity and Its Measurement. Croom Helm., London, UK.

Meira-Neto, J. A. A., L. C. Bernacci, M. T. Grombone, J. Y. Tamashiro, and H. F. Leitão-Filho. 1989. Composição florística da floresta semidecídua de altitude do Parque Municipal da Grota Funda (Atibaia, Estado de São Paulo). Acta Bot. Bras., 3: 51-74.

Morellato, L. P. C. 1992. Nutrient cycling in two south-east Brazilian forests. I Litterfall and litter standing crop. J. Trop. Ecol., 8: 205-215.

Pombal Jr, J. P., I. Sazima, and C. F. B. Haddad. 1994. Breeding behavior of the pumpkin toadlet, *Brachycephalus ephippium* (Brachycephalidae). J. Herpetol., 28: 516-519.

Rodriguez, L. O. 1992. Structure et organization du peuplement d'anoures de Cocha Cashu, Parc National Manu, amazonie péruvienne. Rev. Ecol. (Terre Vie), 47: 151-197.

Rohlf, F. J. 1988. NT-SYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System, version 1.50. Exeter Publ. Ltd., New York, USA.

Scott, N. J. 1976. The abundance and diversity of herpetofaunas of tropical forest litter. Biotropica, 8: 41-58.

Toft, C. A. 1980a. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical rain forest. Oecologia (Berl.), 45: 131-141.

Toft, C. A. 1980b. Seasonal variation in populations of Panamanian litter frogs and their prey: a comparison of wetter and drier sites. Oecologia (Berl.), 47: 34-38.

Zar, J. H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, USA. 718pp.

TABLE 1. Species and its proportional contribution (%) in the litter sample at Parque Florestal do Itapetinga (Atibaia, SP, Brazil) by season.

Family *Species*	Season	
	Dry/cold	Wet/warm
Brachycephalidae		
Brachycephalus ephippium	78.6	54.4
Bufonidae		
Bufo crucifer	0	3.1
Bufo ictericus	0	0.8
Hylidae		
Hyla faber[a]	0.7	0.8
Hyla leucopygia[a]	1.5	0
Hyla luctuosa	1.5	7.9
Hyla prasina[a]	0.7	0
Scinax hiemalis	0	1.6
Leptodactylidae		
Crossodactylus sp. n.	0.7	0.8
Eleutherodactylus guentheri	1.5	8.6
Eleutherodactylus juipoca	0.7	0
Eleutherodactylus parvus	12.7	11.8
Eleutherodactylus spanios	0.7	4.7
Hylodes sp. (gr. *lateristrigatus*)	0	0.8
Physalaemus sp. (cf. *olfersii*)	0.7	3.1
Proceratophrys boiei	0	1.6
Total number of plots and frogs	50/135	39/127

a- Casual species in the litter.

TABLE 2. Seasonal variation of environmental and biological parameters of the litter frogs of Parque Florestal do Itapetinga (Atibaia, SP, Brazil).

	Dry/Cold Season		Wet/Warm Season		U	P
	Median (Range)	*N*	Median (Range)	*N*		
Litter moisture (%)	34 (11- 75)	45	70 (44- 81)	39	112	<0.001
Temperature (^{0}C)	17 (2- 23)	44	23 (20- 27)	33	57	<0.001
Litter mass (g/0.21m^2)	137 (65-242)	45	104 (34-181)	39	427	<0.001
Insects (ind./0.14m^2)	17 (1-171)	41	31 (1-179)	38	498	0.006
Frogs/plot	1 (0- 16)	50	1 (0- 23)	39	859	0.325
Biomass (g/plot)	0.4 (0- 41)	50	1.4 (0- 52)	39	740	0.049

TABLE 3. A comparison of density (DI = individuals/plot) and Biomass (B = g/plot) for litter frog assemblage at Parque Florestal do Itapetinga, Atibaia, SP, Brazil. Categories of altitude are Low (900-1050 m), Medium (around 1100 m) and Cloud Forest (1200-1250 m). Within a season, different superscripts indicate differences ($P \leq 0.05$).

Season		Altitude			Kruskal-Wallis *H*
		Low DI / B	Medium DI / B	Cloud Forest DI / B	
Dry/cold	Median	0^a / 0.0^a	1 / 0.6	2^b / 1.2^b	7.90/ 6.19
	Maximum	3 / 2.6	8 / 8.0	16 / 41.0	
	N (plots)	15	16	19	
Wet/warm	Median	1^a / 0.9^a	1^a / 0.8^a	4^b / 8.3^b	12.29/ 8.43
	Maximum	6 / 9.8	6 /22.5	23 / 51.8	
	N (plots)	16	12	11	

TABLE 4. Percent contribution (dominance) of *Brachycephalus ephippium* to the litter frogs at Parque Florestal do Itapetinga, Atibaia, SP, Brazil, in each altitude and season .

Altitude	Season	
	Dry/cold	Wet/warm
Low (900-1050 m)	36.4	37.5
Medium (around 1100 m)	66.7	41.2
Cloud Forest (1200-1250 m)	87.9	61.6