

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

**Dinâmica populacional de dois bufonídeos (Amphibia: Anura) em
uma lagoa no Cerrado do Brasil central**

Mariana Mira Vasconcellos

Brasília – DF
2007

Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Departamento de Ecologia

**Dinâmica populacional de dois bufonídeos (Amphibia: Anura) em
uma lagoa no Cerrado do Brasil central**

Orientador: Guarino Rinaldi Colli, Ph.D

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de Mestre em Ecologia

Brasília – DF
2007

Trabalho realizado com o apoio financeiro da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia pelo Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade de Brasília.

“Dinâmica populacional de dois bufonídeos (Amphibia: Anura) em uma lagoa no Cerrado do Brasil central”

Mariana Mira Vasconcellos

APROVADO POR:

Prof. Guarino Rinaldi Colli
(Orientador – UnB)

Prof. Paula Cabral Eterovick
(Membro avaliador externo – PUC Minas)

Prof. Raimundo Henriques
(Membro avaliador interno – UnB)

Prof. Jader Marinho-Filho
(Membro avaliador suplente – UnB)

ÍNDICE

Agradecimentos	1
Resumo	2
Introdução	3
Objetivo	5
Material e Métodos	5
Área de estudo e coleta de dados	5
Análises demográficas	7
Resultados	9
<i>Bufo schneideri</i>	9
<i>Bufo rubescens</i>	12
Discussão	15
Referências Bibliográficas	20
Tabela 1	26
Tabela 2	27
Tabela 3	28
Tabela 4	29
Legendas das Figuras	30
Apêndice 1	34
Apêndice 2	37
Anexo (manuscrito submetido à revista Copeia)	40

Agradecimentos

Várias pessoas e instituições ajudaram e contribuíram de forma significativa para a elaboração deste trabalho, aos quais, eu gostaria de agradecer especialmente. Porém, a todos aqueles que me auxiliaram de alguma forma ou deram alguma contribuição ao meu trabalho, muito obrigada!

Aos meus pais e minha irmã, por todo o apoio e compreensão durante todo este tempo, e principalmente à minha mãe, pelo incentivo e por acreditar e confiar sempre nas minhas escolhas. Teria sido muito mais difícil sem o apoio de vocês!

Ao meu orientador Guarino Rinaldi Colli, pela confiança no meu trabalho, pela excelente orientação e ajuda durante todas as etapas deste estudo e pelos inúmeros ensinamentos que levarei para o resto da vida.

A todas as pessoas que foram, destemidamente, para o campo comigo me auxiliar a “caçar” sapos, especialmente os estagiários Laís Veludo, Clarisse Rocha, Ladislau Brito, Ciro Davi, Tainah Correia, Ludmila Franco e Daniel Velho, cuja companhia e ajuda em campo foram essenciais.

A todos os amigos e colegas do laboratório de Herpetologia, principalmente, Daniel Mesquita, Davi Pantoja, Laís Veludo, Marcela Brasil, Fê Werneck, Rafael Leite (Fafinha), Fred França, Gabriel Horta, Leonora, Mari Zatz, Gus “Cabeção”, Lílian Giugliano, Rebeca e Fabrício, pela amizade, apoio, troca de experiências ao longo do trabalho e os vários momentos de descontração.

Ao pessoal da Estação Ecológica de Águas Emendadas e do Destacamento Ambiental por todo o apoio e atenção.

À CAPES, pela bolsa de estudos fornecida.

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia pelo apoio logístico e financeiro.

À Fundação O Boticário de Proteção à Natureza, pelo suporte financeiro ao projeto.

Resumo

A dinâmica populacional de *Bufo schneideri* e *B. rubescens* foi estudada num período de dois anos, utilizando modelos de marcação e recaptura para estimar parâmetros demográficos avaliando o efeito do sexo, idade e clima em uma área de Cerrado no Distrito Federal. O procedimento de seleção de modelos com o Critério de Informação de Akaike (AIC_c) foi utilizado para testar hipóteses da variação nos parâmetros demográficos. A razão sexual dos adultos foi significativamente diferente de 1:1 para ambas as espécies, possuindo mais machos que fêmeas, com reprodução ocorrendo na estação seca em *B. rubescens* e na transição da estação seca para a chuvosa em *B. schneideri*. A taxa de recaptura não mostrou diferença entre os sexos, mas variou bastante entre os meses, sendo associada à pluviosidade e temperatura média do mês anterior em *B. rubescens* e com valores próximos para meses iguais em anos diferentes em *B. schneideri*, mostrando um padrão cíclico anual. A estimativa de sobrevivência foi constante ao longo dos meses para ambas as espécies, mas mostrou um efeito marginal de grupo (sexo e idade) apenas para *B. schneideri*. A taxa de sobrevivência anual, estimada apenas para *B. schneideri*, ficou em torno de 0,51 para toda a população. O tamanho populacional considerando apenas adultos mostrou valores moderados de abundância para ambas as espécies, sendo maior durante o período reprodutivo (aproximadamente 30 indivíduos). O padrão demográfico similar exibido por ambas as espécies ilustra o grande conservatismo ecológico e morfológico do gênero *Bufo*, com as duas populações não apresentando declínio na área de estudo.

Introdução

O fenômeno observado de declínio global de anfíbios (Alford e Richards, 1999), associado a reduções e extinções de suas populações em todo o mundo (Houlahan *et al.*, 2000), tem aumentado consideravelmente o interesse, a importância e a necessidade de estudos populacionais para o grupo (Storfer, 2003). Esse interesse é voltado principalmente para a região tropical, onde declínios enigmáticos são mais proeminentes (Stuart *et al.*, 2004), e, em especial, para a América Latina, que abriga a maior diversidade de anfíbios e onde dados de monitoramento de suas populações são escassos (Lips *et al.*, 2005; Young *et al.*, 2001). Dentre os fatores citados como possíveis causas desses declínios, estão: a destruição de habitats, aumento da radiação UV-B, mudanças climáticas e doenças causadas por fungos (Beebee e Griffiths, 2005). Os declínios populacionais têm se tornado tão dramáticos que os anfíbios são, atualmente, um grupo mais ameaçado que aves ou mamíferos (Stuart *et al.*, 2004), tendo afetado, consideravelmente, os membros de Bufonidae (sapos verdadeiros), uma das famílias de anuros mais ameaçadas do Novo Mundo, possuindo 55% de suas espécies categorizadas como extintas ou ameaçadas (Young *et al.*, 2004).

Neste contexto, estimativas de parâmetros demográficos básicos, considerando os fatores que regulam a sua variação, têm se tornado essenciais para o entendimento da dinâmica populacional e história de vida dos anuros (Schmidt *et al.*, 2002), sendo necessários para uma avaliação num contexto de conservação. Estudos recentes têm mostrado grandes avanços na modelagem de populações utilizando modelos de marcação e recaptura para estimar acuradamente parâmetros demográficos, tais como, o tamanho populacional e a taxa de sobrevivência estimada separadamente da probabilidade de recaptura, fornecendo ferramentas importantes para a identificação de tendências populacionais (Lebreton *et al.*, 1992; Schmidt, 2003). O foco destas análises também tem sido direcionado para a seleção de modelos com interesse biológico, utilizados para testar hipóteses identificando importantes

fontes de variação nos atributos da história de vida dos animais (Johnson e Omland, 2004; Lebreton *et al.*, 1992; Nichols, 1992).

Com ciclos de vida complexos, populações de anfíbios podem ser reguladas por diversos fatores agindo em diferentes estágios de vida, e.g., ovo, larva, imago, jovem ou adulto (Wilbur, 1980). Porém, Biek *et al.* (2002) demonstraram que a sobrevivência nos estágios pós-metamorfose em anuros, especialmente jovens e adultos, possui maior relevância na taxa de crescimento populacional, assumindo um importante papel na dinâmica populacional das espécies. Zug & Zug (1979) estimaram que, no máximo, 0,5% dos indivíduos de *Bufo marinus*, no seu hábitat natural, sobrevivem do ovo até a maturidade sexual, demonstrando os altos índices de mortalidade nos primeiros estágios de vida. Ainda, diversos fatores bióticos e abióticos têm mostrado influenciar os parâmetros demográficos do estágio de vida terrestre dos anuros. Fatores climáticos, principalmente chuva e temperatura do ar, têm mostrado forte influência sobre sua fenologia (Aichinger, 1987; Beebee, 1995), promovendo variações sazonais na atividade reprodutiva e nos parâmetros demográficos. Além disso, características dos indivíduos como idade, sexo, massa corporal e genótipo, podem ainda promover variação na probabilidade de sobrevivência dos anuros (Holenweg Peter, 2001; Wood *et al.*, 1998).

Bufo schneideri Werner, 1894 (= *B. paracnemis*), é um sapo comum, de grande porte, e apesar de sua ampla distribuição em ambientes abertos na América do Sul (Pramuk, 2006), o conhecimento acerca de sua ecologia é restrito a alguns aspectos da sua reprodução (Barreto e Moreira, 1996; Moreira e Barreto, 1997; Perotti, 1994), que tem uma duração aproximada de dois meses durante a transição da estação seca para a chuvosa (Moreira e Barreto, 1997). Pouco ainda é conhecido sobre a biologia de *B. rubescens* Lutz, 1925 (= *B. rufus*), uma espécie com distribuição restrita aos estados de Goiás e Minas Gerais no Brasil central (Pramuk, 2006), que reproduz durante a estação seca (Eterovick e Sazima, 2004). As

duas espécies são proximamente relacionadas, pertencendo ao grupo *marinus* (Pramuk, 2006), sendo as fêmeas, geralmente, maiores que os machos (Eterovick e Sazima, 2004; Merchan *et al.*, 2001).

Objetivo

O presente estudo teve como objetivo avaliar a dinâmica populacional das populações de *Bufo schneideri* e *B. rubescens* ao longo de dois anos em uma lagoa permanente em uma área de Cerrado, no Distrito Federal. Para tanto, foram estimados os parâmetros demográficos, probabilidade de sobrevivência aparente, taxa de recaptura e tamanho populacional, testando os efeitos da variação causados pelo sexo, idade e clima no bioma Cerrado.

Material e Métodos

Área de estudo e coleta de dados

O estudo foi conduzido na Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Planaltina, Distrito Federal (15° 35' 22'' S; 47° 41' 47'' W), situada na região central do bioma Cerrado (altitude de 900 m), considerado um dos *hotspots* mundiais de biodiversidade. O bioma cobria originalmente cerca de 22 % do território nacional e vem atualmente sofrendo intenso desmatamento (Klink e Machado, 2005; Oliveira e Marquis, 2002). O clima é altamente sazonal, com uma estação chuvosa de outubro a abril recebendo quase todos os 1500-2000 mm de pluviosidade anual, e uma estação seca de maio a setembro. A temperatura média anual varia entre 20-22 °C, sendo relativamente constante ao longo do ano (Nimer, 1989).

As populações de *Bufo schneideri* e *B. rubescens* foram monitoradas ao longo de 26 meses, de outubro de 2004 a novembro de 2006. Os sapos foram capturados manualmente à

noite, ao longo de uma transecção de aproximadamente 3,2 ha às margens da Lagoa Bonita, no local utilizado para a reprodução pelas duas espécies. A área delimitada permaneceu constante ao longo do estudo e o esforço amostral foi praticamente o mesmo durante todo o período, consistindo em uma amostragem por semana. A área amostrada era criteriosamente percorrida no início da noite com o auxílio de lanternas, perfazendo uma procura visual ativa incluindo a água e a terra próximas à margem, assegurando que machos e fêmeas presentes no local tivessem a mesma probabilidade de serem detectados.

Cada indivíduo capturado foi individualmente marcado no campo com um micro-chip subcutâneo (PIT tag) inserido na parte dorsal, atrás da glândula paratóide, seguindo a técnica descrita por Ireland et al. (2003). O PIT tag gerava um número de 10 dígitos em um leitor manual (Biomark[®]), quando este era posto em contato com o animal marcado. Esta técnica de marcação tem provado ser bastante eficiente em estudos de marcação e recaptura, por não haver perda dos micro-chips e não causar um efeito negativo na sobrevivência dos animais (Brown, 1997), sendo estas, importantes premissas dos modelos de marcação e recaptura (Pollock, 1991).

Os animais foram soltos no mesmo local de captura, imediatamente após serem medidos o comprimento rostro-cloacal, com auxílio de um paquímetro (precisão de 1 mm), a massa, utilizando um dinamômetro (precisão de 5 g) e o sexo ser determinado baseado no comportamento e/ou em caracteres sexuais secundários, incluindo a presença de saco vocal e calo sexual nos machos reprodutivos. O calo sexual foi mais proeminente durante a estação reprodutiva, mas seus vestígios puderam ser vistos mesmo na estação não reprodutiva. Ainda, os machos adultos emitiram vocalização de soltura quando segurados pelas costas. Todo indivíduo maior que o menor macho com atividade de vocalização foi classificado como adulto. Não foram capturados os jovens recém-metamorfoseados, mas a cada ano durante a estação reprodutiva, os jovens de *Bufo schneideri* com tamanho suficiente para marcação

com PIT tag (todos maiores que 60 mm) foram capturados e marcados. Estes foram classificados como jovens de um ano de idade, atingindo a maturidade sexual na próxima estação reprodutiva, baseado no monitoramento de alguns poucos jovens que foram recapturados continuamente ao longo do estudo desde a metamorfose. Jovens de *B. rubescens* nunca foram vistos durante a estação reprodutiva, entretanto a rápida taxa de crescimento observada para apenas alguns indivíduos permanecendo meses após a metamorfose no local de estudo e o pequeno tamanho atingido por um macho adulto, sugere que a maturidade sexual para esta espécie é atingida em um ano, ao menos para machos.

Análises demográficas

Os dados da marcação e recaptura (histórias de captura de cada indivíduo – apêndices 1 e 2) foram utilizados para estimar parâmetros demográficos básicos: sobrevivência aparente (ϕ), probabilidade de recaptura (p) e tamanho populacional (N). Foi usado o modelo Cormack-Jolly-Seber (CJS) para populações abertas, implementado pelo programa MARK versão 4.3 (White e Burnham, 1999). O modelo CJS é baseado nas seguintes premissas: (1) todo animal marcado tem a mesma probabilidade de ser recapturado durante uma amostragem, (2) todo animal marcado tem a mesma probabilidade de sobrevivência entre um período e outro de amostragem, (3) marcações não são perdidas e (4) os períodos de amostragem são instantâneos comparados ao intervalo entre eles, com indivíduos sendo devolvidos ao local de captura logo após a amostragem (Pollock, 1991). Acreditando que as premissas 3 e 4 não foram violadas neste estudo, foram testadas as premissas 1 e 2 por meio de testes de aderência (GOF test) no modelo mais geral para cada espécie, utilizando o programa RELEASE (teste 2 e teste 3) (Cooch e White, 2006). O modelo com mais parâmetros, no qual as taxas de sobrevivência (ϕ) e recaptura (p) variam tanto por grupo (g) (jovens de um ano, machos adultos e fêmeas adultas) como por tempo (t), foi usado como

modelo global ($\phi(g^*t) p(g^*t)$) nas análises realizadas para as duas espécies. Pelo fato de não terem sido capturados jovens de *Bufo rubescens*, apenas machos e fêmeas adultos foram considerados na análise desta espécie.

Uma vez que o modelo global mostra-se adequado, modelos cada vez mais simples, com menos parâmetros, são construídos seguindo o procedimento de construção e seleção de modelos descrito por Lebreton *et al.* (1992), para se obter uma estimativa de sobrevivência e recaptura mais acurada e precisa, e testar a significância dos parâmetros nos modelos candidatos. Os modelos candidatos foram construídos testando o efeito do grupo (sexo e idade) e do tempo (variação entre meses) nos parâmetros de sobrevivência e recaptura e, adicionalmente, o efeito de fatores climáticos como a pluviosidade total e a temperatura média, ambos nos meses anterior e presente. Os dados climáticos foram obtidos da Estação Meteorológica do IBGE, em Brasília. A pluviosidade e temperatura mensal foram inseridas no modelo como uma função linear da taxa de recaptura. A seleção de modelos foi baseada no critério de informação de Akaike com ajuste para pequenas amostras (AIC_c) (para revisão do assunto, veja Burnham e Anderson, 2002), como fornecido no programa MARK, onde K é o número de parâmetros estimados e n é o número de histórias de captura:

$$AIC_c = -2(\log\text{-probab.verossimilhança}) + \frac{2K + (K + 1)}{(n - K - 1)}$$

O melhor modelo selecionado é aquele que possui o menor valor de AIC_c e o maior peso (W_{AIC_c}), constituindo uma medida de evidência do ajuste de cada modelo (quanto maior o W_{AIC_c} , menor o grau de incerteza do modelo selecionado) sendo uma importante ferramenta para o teste de hipóteses (Mazerolle, 2006).

Como nossa amostragem começou durante o pico reprodutivo de *B. schneideri* em 2004, três eventos reprodutivos puderam ser monitorados apenas para esta espécie, permitindo realizar uma análise anual (com o mínimo de três amostragens). Logo, o primeiro evento reprodutivo (final de 2004) foi considerado como o primeiro esforço de captura, sendo

que a maioria dos indivíduos é capturada apenas durante a reprodução. As histórias de captura mensais foram, então, agrupadas para cada um dos anos. O procedimento de seleção de modelos como descrito acima foi realizado, testando a variação de grupo (jovens, machos e fêmeas) e tempo (anos). O teste de aderência (GOF test) não pôde ser realizado testando as premissas do modelo CJS para esta análise porque ela consistia em apenas dois eventos de recaptura.

Para estimar o tamanho populacional, foi usado o modelo Jolly-Seber (JS) para populações abertas implementado no módulo POPAN do programa MARK. O modelo JS extrapola as estimativas dos indivíduos marcados para os não marcados, possibilitando a estimativa de parâmetros de abundância baseado na sobrevivência de todos os indivíduos da população e na entrada de novos indivíduos, necessitando para tanto, uma área de estudo constante (Cooch e White, 2006).

Resultados

Bufo schneideri

Foram marcados 67 indivíduos de *B. schneideri* capturados 359 vezes durante 26 meses: 22 jovens (1 ano), 39 machos adultos e 6 fêmeas adultas, mostrando uma razão sexual de 6,5:1 significativamente diferente de 1:1 (χ^2 com correção de continuidade de Yates = 22,76; df = 1; p < 0,001). Vinte e um indivíduos foram capturados apenas uma vez, sendo considerados transientes na área de estudo, e aproximadamente 69% dos indivíduos foram recapturados pelo menos uma vez. O período reprodutivo, baseado em evidências reprodutivas, como agregações de machos vocalizando, presença de desovas e casais em amplexo, foi de julho a início de outubro em 2005 (12 semanas) e de julho a final de setembro em 2006 (10 semanas). Em 2004, machos vocalizaram nas duas primeiras semanas

de outubro (início do estudo). O tamanho do menor macho registrado vocalizando foi 106,5 mm, considerado como o tamanho representativo da maturidade sexual.

Não foi detectado desvio significativo do ajuste do modelo global às premissas do modelo CJS de igual probabilidade de captura (Teste 2, $\chi^2 = 20,38$; $df = 24$; $p = 0,67$) e de sobrevivência homogênea entre os indivíduos (Teste 3, $\chi^2 = 8,47$; $df = 23$; $p = 0,998$). O modelo global, com mais parâmetros (modelo 14, Tabela 1), foi usado como ponto de partida para a investigação de fatores reguladores da dinâmica populacional. Inicialmente, foi constrangida a variação de tempo ou grupo de cada um dos parâmetros de recaptura ou sobrevivência do modelo global, um de cada vez, reduzindo, assim, o número de parâmetros (K) no modelo (modelos 10-13, Tabela 1). Todos os quatro modelos constrangidos tiveram melhor desempenho (menor AIC_c) que o modelo global, mas o melhor destes modelos preliminares ($\varphi(g)p(g*t)$) sugere que a sobrevivência não variou muito ao longo dos meses nesta população. Continuando a partir deste modelo, com a sobrevivência constante ao longo do tempo e variando apenas entre grupos, o valor de AIC_c ficou ainda menor, restringindo também a taxa de recaptura (modelos 9 e 3, Tabela 1), entretanto o modelo $\varphi(g)p(t)$ ajustou-se melhor, sugerindo que a taxa de recaptura tenha variado bastante ao longo do tempo, mas não entre grupos.

Além disso, reduzindo-se a variação temporal da taxa de recaptura à variável mês, i.e., assumindo taxa de recaptura igual para os mesmos meses em diferentes anos, melhorou o modelo (modelo 1, Tabela 1). Ainda, dada a variação nos fatores ambientais entre os meses de diferentes anos (Fig.1), modelos com a taxa de recaptura dependente da pluviosidade e temperatura dos meses anterior e presente foram também avaliados, mas tiveram um pior desempenho (modelos 5-8, Tabela 1).

Tendo sido encontrado um modelo mais parcimonioso explicando a variação da taxa de recaptura (taxa de recaptura mês-dependente), deve-se então, apropriadamente, testar as

fontes de variação na sobrevivência. O poder desses testes é maior, porque são envolvidos menos parâmetros (Lebreton *et al.*, 1992). Modelos com sobrevivência constante (modelo 2, Tabela 1) e variando no tempo (modelo 4, Tabela 1) tiveram um pior desempenho que o melhor modelo selecionado (modelo 1, Tabela 1), com efeito de grupo na sobrevivência e taxa de recaptura dependente do mês ($\varphi(g)p(\text{mês})$, $AIC_c = 621,3$, $W_{AIC_c} = 0,66$), sugerindo que a sobrevivência diferiu entre os grupos.

Estimativas de recaptura variaram bastante ao longo dos meses, de 0,0 em junho, quando nenhum indivíduo foi capturado, a 0,74 em outubro, final da estação reprodutiva, mostrando o mesmo padrão em diferentes anos (Fig 2a). As estimativas mensais de sobrevivência aparente não mostraram variação considerável entre os meses, sendo modeladas como constantes no tempo. Porém, a sobrevivência foi maior em machos adultos e jovens de 1 ano que em fêmeas adultas (Tabela 2) que mostraram também maior erro padrão e intervalo de confiança.

Na análise anual, a seleção de modelos foi iniciada com o mesmo modelo global utilizado na análise mensal ($\varphi(g*t) p(g*t)$), e o mesmo procedimento foi conduzido para encontrar o modelo mais parcimonioso. Apesar do teste de aderência (GOF test) não ter sido realizado, acredito que os dados não violaram as premissas do modelo CJS para a análise anual, desde que não foram violadas para a análise mensal. O melhor modelo selecionado (Tabela 3) com o menor valor de AIC_c ($\varphi(.) p(.)$) revelou estimativas de recaptura constante, demonstrando que não haver diferença no esforço amostral dos anos de 2005 e 2006 ou entre os grupos, também mostrando uma sobrevivência aparente constante, sem considerável variação entre anos ou entre grupos. A taxa de recaptura anual foi estimada em $0,83 \pm 0,15$ ($\mu \pm SE$), com intervalo de confiança de 95%, esta estimativa fica entre 0,39 e 0,97. A probabilidade de sobrevivência anual aparente foi estimada em $0,51 \pm 0,09$ ($\mu \pm SE$), com intervalo de confiança de 95%, esta estimativa fica entre 0,33 e 0,68.

Para estimar o tamanho populacional, foi utilizado um modelo com sobrevivência constante e taxa de recaptura mês-dependente, já que o procedimento de seleção de modelos mostrou que este modelo para sobrevivência e recaptura se ajusta melhor aos dados. Porém, a probabilidade de entrada de novos indivíduos (*pent*), considerando nascimento e imigração, parâmetro estimado apenas no modelo Jolly-Seber, foi deixada variar livremente ao longo do tempo, porque o constrangimento deste parâmetro pode não refletir a realidade biológica. O modelo utilizado, então, para gerar o tamanho populacional em *B. schneideri* foi $\varphi(\cdot)p(\text{mês})pent(t)$, considerando conjuntamente todos os indivíduos capturados da população. O tamanho populacional calculado para cada mês é o tamanho efetivo da população, considerando apenas adultos e sub-adultos, variando de 12 a 35 indivíduos (Fig. 2b).

Bufo rubescens

Foram marcados 62 indivíduos de *B. rubescens* capturados 195 vezes durante 26 meses: 55 machos adultos e 7 fêmeas adultas, mostrando uma razão sexual de 7,9:1 significativamente diferente de 1:1 (χ^2 com correção de continuidade de Yates = 22,76; df = 1; $p < 0,001$). Não foram capturados os jovens, pois eles nunca foram vistos pouco antes ou durante a estação reprodutiva (apenas imagos que dispersavam logo após a reprodução). Vinte e dois indivíduos foram capturados apenas uma vez, sendo considerados transientes na área de estudo, e aproximadamente 65% dos indivíduos foram recapturados pelo menos mais uma vez. O período reprodutivo, baseado em evidências reprodutivas, como agregações de machos vocalizando, presença de desovas e casais em amplexo, foi do final de junho a setembro em 2005 (13 semanas) e do início de julho a final de agosto em 2006 (8 semanas). O tamanho do menor macho registrado vocalizando foi 76,9 mm, considerado como o tamanho representativo da maturidade sexual.

Não foi detectado um desvio significativo do ajuste do modelo global às premissas do modelo CJS de igual probabilidade de captura (Teste 2, $\chi^2 = 5,10$; $df = 10$; $p = 0,88$) e de sobrevivência homogênea entre os indivíduos (Teste 3, $\chi^2 = 12,58$; $df = 16$; $p = 0,70$). O mesmo procedimento utilizado para *Bufo schneideri* foi usado na construção e seleção de modelos para esta espécie. Primeiramente, foi constrangida uma variável, tempo ou grupo, de cada um dos parâmetros, recaptura ou sobrevivência, do modelo global (modelo 15; Tabela 4), um por vez, produzindo quatro modelos preliminares (modelos 11-14; Tabela 4), com o modelo $\varphi(g)p(g*t)$ obtendo um melhor ajuste. Para este modelo, foi também constrangida a variação de tempo ou grupo dos parâmetros de recaptura (modelos 10 e 6; Tabela 4), com o modelo $\varphi(g)p(t)$ mostrando-se mais adequado.

Ao contrário de *Bufo schneideri*, em *B. rubescens* o modelo com sobrevivência constante (modelo 5; Tabela 4) teve melhor ajuste que o modelo com sobrevivência variando entre grupos (modelo 6; Tabela 4), sugerindo taxas similares de sobrevivência para machos e fêmeas. Ainda, constrangendo-se as taxas de recaptura em meses iguais, (modelo 4; Tabela 4) reduziu o valor de AIC_c , melhorando o modelo. Como a pluviosidade e a temperatura média mensal mostraram variação entre anos (Fig. 1), foi construído um modelo constrangendo a variação das taxas de recaptura a variações na pluviosidade e temperatura do mês presente e passado (modelos 7-9 e 2; Tabela 4). De fato, *B. rubescens* mostrou taxas de recaptura mais associados a fatores climáticos, principalmente, pluviosidade do mês anterior (modelo 2, Tabela 4). Então, foi construído um modelo levando-se em conta a interação entre a pluviosidade e a temperatura do mês anterior, que diminuiu ainda mais o valor de AIC_c (modelo 1, Tabela 4).

Tendo sido encontrado um modelo mais parcimonioso para as recapturas, pôde ser realizado um teste mais apropriado para as fontes de variação na sobrevivência. O modelo, com efeito de grupo na sobrevivência teve um pior desempenho que o melhor modelo

selecionado com sobrevivência constante e taxa de recaptura dependente da pluviosidade e temperatura média do mês anterior ($\phi(.)p(\text{pluv-1}*\text{temp-1})$, $AIC_c = 359,09$, $W_{AIC_c} = 0,97$), indicando que a sobrevivência não variou entre os grupos.

Estimativas de recaptura variaram bastante entre os meses (Fig. 3a), mostrando associação com a pluviosidade total mensal e a temperatura média do mês anterior (Fig. 1). Durante a estação seca, taxas de recaptura mostraram-se altas quando menos de 150 mm de pluviosidade e temperatura média por volta de 20°C foram registrados para o mês anterior, mostrando um pico em agosto (final da estação reprodutiva), enquanto as taxas de recaptura foram extremamente baixas na estação chuvosa (Fig. 3a). Estimativas de sobrevivência aparente não mostraram variação considerável através dos meses ou entre os sexos, sendo modeladas como constantes (Tabela 2).

Para estimar o tamanho populacional, foi utilizado um modelo com sobrevivência constante e taxa de recaptura variando de acordo com a pluviosidade e temperatura do mês anterior, sendo considerado o modelo de melhor ajuste para sobrevivência e recaptura na seleção de modelos anteriormente descrita. A probabilidade de entrada de novos indivíduos ($pent$), considerando nascimento e imigração, foi deixada variando livremente ao longo do tempo. O modelo utilizado, então, para gerar o tamanho populacional em *B. rubescens* foi $\phi(.)p(\text{pluv-1}*\text{temp-1})pent(t)$, considerando conjuntamente todos os indivíduos adultos capturados da população. O tamanho populacional calculado para cada mês é o tamanho efetivo da população, considerando-se apenas adultos, variando de 14 a 33 indivíduos (Fig. 2b). As estimativas de tamanho populacional não puderam ser corretamente estimadas de novembro a maio, porque poucos indivíduos foram capturados em 2004 (apenas 7 indivíduos), dado que o período de amostragem começou após a estação reprodutiva desta espécie, período em que há poucas capturas.

Discussão

A variação nas taxas de recaptura refletiu a atividade e permanência mensal de ambas as espécies na área de estudo (local de reprodução), considerando que o esforço amostral foi constante durante o período de estudo. As taxas de recaptura atingiram valores máximos durante a estação reprodutiva das espécies, porém, com valores mais altos para *Bufo schneideri*, podendo ser um reflexo do seu maior tamanho corporal, sendo mais conspícuos. Probabilidades mais elevadas de recaptura também foram documentadas para as maiores espécies de salamandras em um estudo de marcação e recaptura com diversas espécies de Caudata (Bailey *et al.*, 2004b). Estudos recentes têm salientado a importância de estimar probabilidades de detecção (recaptura) para reduzir o erro e a imprecisão nas estimativas de sobrevivência (Martin *et al.*, 1995; Schmidt, 2003), mostrando, também, que a variação temporal e espacial nas probabilidades de detecção pode revelar importantes características acerca da biologia das espécies de anfíbios (Bailey *et al.*, 2004a; Bailey *et al.*, 2004b).

Bufo rubescens mostrou uma sazonalidade bem marcada em suas taxas de recaptura, com uma forte associação com fatores climáticos (pluviosidade e temperatura), que pode ser explicada pela detecção desta espécie ser restrita, quase inteiramente, à estação seca, período em que ocorre a reprodução. Entretanto, esta associação mostrou um efeito atrasado, mais forte com a pluviosidade e temperatura do mês anterior, mostrando uma resposta não imediata a variações nas condições ambientais, como encontrado em *Bufo bufo*, no qual o período de chegada dos indivíduos ao local de reprodução foi correlacionado com a temperatura média dos últimos 40 dias anteriores à essa chegada (Reading, 1998). Por outro lado, as taxas de recaptura de *Bufo schneideri* não mostraram forte associação com fatores climáticos, sendo sua variação explicada pela variável mês. Logo, variações anuais no clima tiveram um menor efeito no ciclo anual desta espécie, sendo este aparentemente fixo. A moderada taxa de recaptura, estendida mesmo após a reprodução, pode explicar este padrão,

demonstrando que esta espécie pode ser detectada quase o ano todo, com exceção do período no início da estação seca (abril-junho). Entretanto, o padrão anual cíclico de sua atividade demonstra que o clima sazonal e previsível do Cerrado pode ter influência sobre o ciclo reprodutivo de *B. schneideri*, mas não sobre a taxa de recaptura, devido à atividade prolongada desta espécie após a reprodução. Estudos demográficos com outros vertebrados no Cerrado indicam uma grande influência da sazonalidade no ciclo reprodutivo de lagartos (Wiederhecker *et al.*, 2003) e pequenos mamíferos (Ribeiro, 2005).

Modelos de marcação e recaptura não distinguem mortalidade de emigração permanente do local de estudo, produzindo uma estimativa de sobrevivência aparente (taxa de sobrevivência x taxa de permanência no local de estudo). Deste modo, a sobrevivência pode ser maior que a estimada, se a taxa de emigração permanente ocorre em altos níveis. Entretanto, muitos estudos têm demonstrado que sapos do gênero *Bufo* mostram grande fidelidade ao local de reprodução, com 79-96% dos adultos retornando ao mesmo local na estação reprodutiva seguinte (Reading *et al.*, 1991; Sinsch, 1992). Além disso, na Lagoa Bonita, machos só foram ouvidos cantando no local monitorado, com nenhum outro local adequado à reprodução nas proximidades. Logo, a estimativa de sobrevivência aparente representa adequadamente a taxa de sobrevivência mensal dos indivíduos.

Embora, tenha sido notado um efeito do grupo na sobrevivência aparente mensal de *Bufo schneideri*, o mesmo não foi encontrado em *B. rubescens*. Isto foi devido não somente a menor sobrevivência juvenil, como também, a menor sobrevivência das fêmeas em *B. schneideri*. Estudos demográficos com outros anuros indicam menor probabilidade de sobrevivência dos jovens, que sofrem altas taxas de predação antes de atingirem a maturidade sexual, dado o seu pequeno tamanho e grande sensibilidade a restrições ambientais (Wood *et al.*, 1998; Zug e Zug, 1979). Em *B. schneideri*, estes fatores de mortalidade parecem ter afetado menos os jovens que o esperado, dado a similaridade das estimativas de

sobrevivência de jovens e adultos. Entretanto, o grande tamanho dos jovens após o seu primeiro ano de vida (80-100 mm) pode explicar esta similaridade. Em *B. marinus*, as taxas de crescimento e mortalidade são bem elevadas no primeiro ano de vida, mostrando taxas mais moderadas de crescimento e sobrevivência nos anos seguintes (Zug e Zug, 1979).

Porém, a principal causa da variação entre grupos na sobrevivência em *B. schneideri* foi a grande diferença documentada na sobrevivência aparente entre machos e fêmeas. A estimativa de sobrevivência aparente mais baixa das fêmeas foi provavelmente devido ao baixo número de capturas na estação reprodutiva de 2006 (apêndices 1 e 2). Isto pode estar refletindo uma emigração temporária do local de reprodução realizada pelas fêmeas evitando a reprodução naquele ano, um comportamento previamente observado em sapos com grande longevidade como os do gênero *Bufo* (Muths *et al.*, 2006), e que ocorre principalmente nas fêmeas (Frétey *et al.*, 2004). Como o monitoramento das populações foi realizado por apenas dois anos, a evidência deste comportamento não pôde ser testada nas fêmeas de *B. schneideri*. Este comportamento parece menos provável em fêmeas de *B. rubescens*, dado que a maioria das fêmeas foi recapturada na segunda estação reprodutiva.

Considerando o número total de indivíduos capturados, a razão sexual diferiu de 1:1 em ambas as espécies. Populações com mais machos que fêmeas são frequentemente encontradas em espécies de *Bufo* (Casebere e Taylor, 1976; Frétey *et al.*, 2004; Gittins, 1983; Woodward, 1982; Zug e Zug, 1979). Isto pode ser o resultado da maior permanência dos machos no local de reprodução (Woodward, 1982) e da maturidade sexual atrasada das fêmeas em espécies em que as fêmeas são maiores que os machos (Cherry e Francillon-Vieillot, 1992; Gittins, 1983). Estes fatores podem estar contribuindo para a razão sexual encontrada entre os adultos de *B. rubescens* e *B. schneideri*, estando associadas ou não com diferenças na taxa de sobrevivência entre os sexos. Do mesmo modo, Gittins (1983) e Frétey *et al.* (2004) concluíram que a razão sexual encontrada para *B. bufo*, com mais machos que

fêmeas nas populações do País de Gales e França, era resultado da maturidade sexual tardia das fêmeas, associada com sua baixa taxa de sobrevivência. Entretanto, tendo encontrado razões sexuais bem diferentes para populações de *B. marinus* em diferentes habitats no Panamá, Zug & Zug (1979) sugeriram que a razão sexual não é fixa e determinada para cada espécie, mas fortemente influenciada pelas variáveis ambientais encontradas por cada população.

O tamanho populacional estimado de *Bufo rubescens* e *B. schneideri* revelaram que as duas espécies ocorrem em abundâncias moderadas no local de estudo. Um padrão similar tem sido encontrado para outras espécies de *Bufo* na região Neotropical: *B. marinus* teve sua população anual estimada em 6 a 70 indivíduos em diferentes anos em um local de forrageamento no Panamá (Zug e Zug, 1979), enquanto agregações reprodutivas de *B. typhonius* na Amazônia peruana envolvem apenas de 5 a 10 machos vocalizando (Aichinger, 1987). A variação no tamanho populacional de *B. rubescens* e *B. schneideri* refletiu o balanço entre o recrutamento de novos adultos na população e a probabilidade de sobrevivência dos indivíduos ao longo dos meses. Em *B. schneideri*, o tamanho da população mostrou uma queda na estação reprodutiva de 2006. Isto pode ser resultado do reduzido número de novos adultos ou sub-adultos entrando na população naquele ano ou de altas taxas de mortalidade dos estágios iniciais (larvas, imagos) nos últimos dois anos, desde que a sobrevivência mensal dos adultos manteve-se constante. De acordo com Grafe *et al.* (2004), o recrutamento de adultos na população de um sapo afro-tropical, *Hemisis marmoratus*, contribuiu 2-7 vezes mais que a sobrevivência de adultos para o crescimento populacional.

Assim como neste estudo, outras populações de *B. schneideri* em formações abertas do Brasil e Argentina também mostraram um período reprodutivo do final da estação seca até o início da chuvosa (Perotti, 1994; Prado *et al.*, 2005; Vaira, 2002). Este mesmo padrão, diferente da maioria das espécies de anuros que reproduzem na estação chuvosa (Aichinger,

1987; Moreira e Barreto, 1997; Prado *et al.*, 2005), pode ser visto em outras espécies de *Bufo* de área aberta, com o período reprodutivo ocorrendo principalmente durante a estação seca (*B. crucifer*, Toledo *et al.*, 2003; *B. marinus*, Zug e Zug, 1979). Este ciclo reprodutivo parece ser sincronizado de tal forma que a metamorfose ocorra durante períodos de grande umidade e abundância de insetos (estação chuvosa), permitindo uma rápida taxa de crescimento dos jovens recém-metamorfoseados, como registrado para *B. marinus* (Zug e Zug, 1979). No Cerrado, imagos começam a aparecer no início da estação chuvosa (Barreto e Moreira, 1996; observação pessoal), estendendo o período de crescimento dos jovens durante toda a estação chuvosa, período de maior abundância de insetos no Cerrado (Pinheiro *et al.*, 2002).

O padrão geral da estrutura populacional exibido pelas duas espécies foi bastante similar, mostrando taxas de sobrevivência, razão sexual, ciclo reprodutivo e tamanho populacional bem parecidos, ilustrando o alto conservatismo ecológico e morfológico documentado para o gênero *Bufo* (Pramuk, 2006), especialmente para espécies sujeitas às mesmas variações ambientais. Os dados não sugerem que estas espécies estejam sofrendo declínios populacionais na área de estudo, estando sujeitas, porém, a flutuações naturais normais documentadas também para várias outras espécies de anuros (Meyer *et al.*, 1998).

Biek *et al.* (2002) propôs que os poucos estudos demográficos para espécies que representem grupos taxonômicos ou de histórias de vida semelhantes podem fornecer importantes subsídios e servir de modelo para outras espécies com história de vida similar, em áreas com alta diversidade de espécies, poucos estudos de monitoramento e recurso limitado para pesquisa, dado a urgência da crise enfrentada pelos anfíbios e a escassez de dados adequados para todas as espécies. Logo, os resultados deste estudo podem servir de base para avaliação dos efeitos de fatores influenciando a demografia de bufonídeos Sul-americanos em ambientes marcadamente sazonais.

Referências Bibliográficas

- Aichinger, M. 1987. Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. *Oecologia* 71:583-592.
- Alford, R. A. e Richards, S. J. 1999. Global amphibian declines: A problem in applied ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30:133-165.
- Bailey, L. L., Kendall, W. L., Church, D. R. e Wilbur, H. M. 2004a. Estimating survival and breeding probability for pond-breeding amphibians: A modified robust design. *Ecology* 85:2456-2466.
- Bailey, L. L., Simons, T. R. e Pollock, K. H. 2004b. Spatial and temporal variation in detection probability of *Plethodon* salamanders using the robust capture-recapture design. *Journal of Wildlife Management* 68:14-24.
- Barreto, L. e Moreira, G. 1996. Seasonal variation in age structure and spatial distribution of a savanna larval anuran assemblage in central Brazil. *Journal of Herpetology* 30:87-92.
- Beebee, T. J. C. 1995. Amphibian breeding and climate. *Nature* 374:219-220.
- Beebee, T. J. C. e Griffiths, R. A. 2005. The amphibian decline crisis: A watershed for conservation biology? *Biological Conservation* 125:271-285.
- Biek, R., Funk, W. C., Maxell, B. A. e Mills, L. S. 2002. What is missing in amphibian decline research: Insights from ecological sensitivity analysis. *Conservation Biology* 16:728-734.
- Brown, L. J. 1997. An evaluation of some marking and trapping techniques currently used in the study of anuran population dynamics. *Journal of Herpetology* 31:410-419.
- Burnham, K. P. e Anderson, D. R. 2002. *Model Selection and Multi-Model Inference: A Practical Information Theoretic Approach*. Springer Verlag, Berlin.

- Casebere, D. R. e Taylor, D. H. 1976. Population dynamics in breeding populations of the American toad. *American Zoologist* 16:206-206.
- Cherry, M. I. e Francillon-Vieillot, H. 1992. Body size, age and reproduction in the leopard toad, *Bufo pardalis*. *Journal of Zoology* 228:41-50.
- Cooch, E. e White, G. C. 2006. Program MARK: A gentle introduction.
<http://www.phidot.org/software/mark/docs/book>.
- Eterovick, P. C. e Sazima, I. 2004. Amphibians from the Serra do Cipó. Ed. Puc Minas, Belo Horizonte, Brazil.
- Frétey, T., Cam, E., Le Garff, B. e Monnat, J. Y. 2004. Adult survival and temporary emigration in the common toad. *Canadian Journal of Zoology* 82:859-872.
- Gittins, S. P. 1983. Population dynamics of the common toad (*Bufo-Bufo*) at a lake in Mid-Wales. *Journal of Animal Ecology* 52:981-988.
- Grafe, T. U., Kaminsky, S. K., Bitz, J. H., Lüssow, H. e Linsenmair, K. E. 2004. Demographic dynamics of the afro-tropical pig-nosed frog, *Hemisus marmoratus*: effects of climate and predation on survival and recruitment. *Oecologia* 141:40-46.
- Holenweg Peter, A.-K. 2001. Survival in adults of the water frog *Rana lessonae* and its hybridogenetic associate *Rana esculenta*. *Canadian Journal of Zoology* 79:652-661.
- Houlahan, J. E., Findlay, C. S., Schmidt, B. R., Meyer, A. H. e Kuzmin, S. L. 2000. Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* 404:752-755.
- Ireland, D., Osbourne, N. e Berrill, M. 2003. Marking medium to large-sized anurans with Passive Integrated Transponder (PIT) tags. *Herpetological Review* 34:218-220.
- Johnson, J. B. e Omland, K. S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 19:101-108.
- Klink, C. A. e Machado, R. B. 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology* 19:707-713.

- Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J. e Anderson, D. R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case-studies. *Ecological Monographs* 62:67-118.
- Lips, K. R., Burrowes, P. A., Mendelson, J. R. e Parra-Olea, G. 2005. Amphibian population declines in Latin America: A synthesis. *Biotropica* 37:222-226.
- Martin, T. E., Clobert, J. e Anderson, D. R. 1995. Return rates in studies of life history evolution: are biases large? *Journal of Applied Statistics* 22:863-875.
- Mazerolle, M. J. 2006. Improving data analysis in herpetology: using Akaike's Information Criterion (AIC) to assess the strength of biological hypotheses. *Amphibia-Reptilia* 27:169-180.
- Merchan, M., Fidalgo, A. M. e Castroviejo, J. 2001. Biometría de *Bufo paracnemis* en Puerto Suárez, Bolivia. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española* 12:83-85.
- Meyer, A. H., Schmidt, B. R. e Grossenbacher, K. 1998. Analysis of three amphibian populations with quarter-century long time-series. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 265:523-528.
- Moreira, G. e Barreto, L. 1997. Seasonal variation in nocturnal calling activity of a savanna anuran community in central Brazil. *Amphibia-Reptilia* 18:49-57.
- Muths, E., Scherer, R. D., Corn, P. S. e Lambert, B. A. 2006. Estimation of temporary emigration in male toads. *Ecology* 87:1048-1056.
- Nichols, J. D. 1992. Capture-Recapture Models: using marked animals to study population dynamics. *Bioscience* 42:94-102.
- Nimer, E. 1989. *Climatologia do Brasil*. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE, Rio de Janeiro, Brasil.
- Oliveira, P. S. e Marquis, R. J. 2002. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York.

- Perotti, M. G. 1994. *Bufo paracnemis* (Sapo Rococo, Kururú Guazú, Sapo Buey). Male reproductive behavior. *Herpetological Review* 25:62-62.
- Pinheiro, F., Diniz, I. R., Coelho, D. e Bandeira, M. P. S. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology* 27:132-136.
- Pollock, K. H. 1991. Modeling capture, recapture, and removal statistics for estimation of demographic parameters for fish and wildlife populations - past, present, and future. *Journal of the American Statistical Association* 86:225-238.
- Prado, C. P. A., Uetanabaro, M. e Haddad, C. F. B. 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26:211-221.
- Pramuk, J. B. 2006. Phylogeny of South American *Bufo* (Anura: Bufonidae) inferred from combined evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 146:407-452.
- Reading, C. J. 1998. The effect of winter temperatures on the timing of breeding activity in the common toad *Bufo bufo*. *Oecologia* 117:469-475.
- Reading, C. J., Loman, J. e Madsen, T. 1991. Breeding pond fidelity in the common toad, *Bufo bufo*. *Journal of Zoology* 225:201-211.
- Ribeiro, R. 2005. Estrutura da comunidade de pequenos mamíferos e parâmetros populacionais de três espécies de roedores da estação ecológica de águas emendadas - Planaltina - DF. Departamento de Ecologia. Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Schmidt, B. R. 2003. Count data, detection probabilities, and the demography, dynamics, distribution, and decline of amphibians. *Comptes Rendus Biologies* 326:S119-S124.
- Schmidt, B. R., Schaub, M. e Anholt, B. R. 2002. Why you should use capture-recapture methods when estimating survival and breeding probabilities: on bias, temporary emigration, overdispersion, and common toads. *Amphibia-Reptilia* 23:375-388.

- Sinsch, U. 1992. Sex-biased site fidelity and orientation behaviour in reproductive natterjack toads (*Bufo calamita*). *Ethology Ecology & Evolution* 4:15-32.
- Storfer, A. 2003. Amphibian declines: future directions. *Diversity and Distributions* 9:151-163.
- Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B. E., Rodrigues, A. S. L., Fischman, D. L. e Waller, R. W. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306:1783-1786.
- Toledo, L. F., Zina, J. e Haddad, C. F. B. 2003. Distribuição espacial e temporal de uma comunidade de anfíbios anuros do município de Rio Claro, São Paulo, Brasil. *Holos Environment* 3:136-149.
- Vaira, M. 2002. Anurans of a subtropical montane forest in northwestern Argentina: ecological survey and a proposed list of species of conservation concern. *Biodiversity and Conservation* 11:1047-1062.
- White, G. C. e Burnham, K. P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120-139.
- Wiederhecker, H. C., Pinto, A. C. S., Paiva, M. S. e Colli, G. R. 2003. The demography of the lizard *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) in a highly seasonal Neotropical savanna. *Phyllomedusa* 2:9-19.
- Wilbur, H. M. 1980. Complex life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:67-93.
- Wood, K. V., Nichols, J. D., Percival, H. F. e Hines, J. E. 1998. Size-sex variation in survival rates and abundance of pig frogs, *Rana grylio*, in northern Florida wetlands. *Journal of Herpetology* 32:527-535.
- Woodward, B. 1982. Male persistence and mating success in woodhouses toad (*Bufo woodhousei*). *Ecology* 63:583-585.

- Young, B. E., Lips, K. R., Reaser, J. K., Ibáñez, R., Salas, A. W., Cedeño, J. R., Coloma, L. A., Ron, S., La Marca, E., Meyer, J. R., Muñoz, A., Bolaños, F., Chaves, G. e Romo, D. 2001. Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Conservation Biology* 15:1213-1223.
- Young, B. E., Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A. e Boucher, T. M. 2004. Disapearing jewels: The status of New World amphibians. Page 53. NatureServe, Arlington, EUA.
- Zug, G. R. e Zug, P. B. 1979. The marine toad, *Bufo marinus*: a natural history *resumé* of native populations. *Smithsonian Contributions to Zoology* 284:1-58.

Tabela 1. Modelos candidatos para sobrevivência aparente mensal (φ) e taxa de recaptura (p) para *Bufo schneideri*. AIC_c = Critério de informação de Akaike para pequenas amostras (menor valor significa melhor ajuste); ΔAIC_c = diferença entre o AIC_c do modelo atual e o melhor modelo (modelo 1); W_{AIC_c} = peso do ajuste para cada modelo; K = número de parâmetros estimados. Subscritos: (g), variação de grupo (jovem, macho, fêmea); (t), variação ao longo do tempo; (g*t), variação em ambos; (pluv) e (temp), variação explicada pela pluviosidade e temperatura média do mês atual; (pluv-1) e (temp-1), variação devido à pluviosidade e temperatura média do mês anterior; (mês) variação explicada pelo mês; e (.), o parâmetro é constante.

Modelo	AIC_c	ΔAIC_c	W_{AIC_c}	K	Desvio padrão
1. $\varphi(g) p(\text{mês})$	621.30	0.00	0.6623	15	457.07
2. $\varphi(.) p(\text{mês})$	622.65	1.35	0.3367	13	463.06
3. $\varphi(g) p(t)$	635.33	14.03	0.0006	28	438.41
4. $\varphi(t) p(\text{mês})$	656.13	34.83	0.0000	36	436.58
5. $\varphi(g) p(\text{temp})$	695.31	74.01	0.0000	5	553.32
6. $\varphi(g) p(\text{pluv} - 1)$	706.32	85.02	0.0000	5	564.33
7. $\varphi(g) p(\text{pluv})$	722.06	100.76	0.0000	5	580.06
8. $\varphi(g) p(\text{temp} - 1)$	722.38	101.08	0.0000	5	580.39
9. $\varphi(g) p(g)$	723.26	101.97	0.0000	6	579.15
10. $\varphi(g) p(g*t)$	743.46	122.16	0.0000	78	357.96
11. $\varphi(t) p(g*t)$	852.33	231.03	0.0000	99	334.07
12. $\varphi(g*t) p(t)$	894.55	273.25	0.0000	97	391.18
13. $\varphi(g*t) p(g)$	905.03	283.73	0.0000	78	519.53
14. $\varphi(g*t) p(g*t)$	1507.70	886.40	0.0000	147	318.64

Tabela 2. Estimativas de sobrevivência aparente mensal com erro padrão (SE) e 95% de intervalo de confiança para *Bufo schneideri* e *B. rubescens* baseado nos modelos selecionados (modelo 1 das Tabelas 1 e 3).

	Sobrevivência aparente mensal	SE	Intervalo de confiança 95%
<i>Bufo schneideri</i>			
Machos	0.91	0.02	0.87 - 0.94
Fêmeas	0.83	0.08	0.60 - 0.94
Jovens	0.87	0.03	0.79 - 0.92
<i>Bufo rubescens</i>			
Machos	0.88	0.02	0.83 - 0.92
Fêmeas	0.88	0.02	0.83 - 0.92

Tabela 3. Modelos candidatos para sobrevivência aparente anual (φ) e taxa de recaptura (p) para *Bufo schneideri*. AIC_c = Critério de informação de Akaike para pequenas amostras (menor valor significa melhor ajuste); ΔAIC_c = diferença entre o AIC_c do modelo atual e o melhor modelo (modelo 1); W_{AIC_c} = peso do ajuste para cada modelo; K = número de parâmetros estimados. Subscritos: (g), variação de grupo (jovem, macho, fêmea); (t), variação ao longo do tempo; (g*t), variação em ambos; e (.), o parâmetro é constante.

Modelo	AIC_c	ΔAIC_c	W_{AIC_c}	K	Desvio Padrão
1. $\varphi(.) p(.)$	105,56	0,00	0,4096	2	15,23
2. $\varphi(.) p(t)$	107,28	1,72	0,1734	3	14,76
3. $\varphi(t) p(.)$	107,28	1,72	0,1734	3	14,76
4. $\varphi(t) p(t)$	107,28	1,72	0,1734	3	14,76
5. $\varphi(g) p(.)$	109,87	4,31	0,0474	4	15,09
6. $\varphi(g) p(t)$	111,74	6,18	0,0186	5	14,64
7. $\varphi(g*t) p(t)$	116,21	10,65	0,0020	8	11,66
8. $\varphi(t) p(g*t)$	117,37	11,81	0,0011	8	12,82
9. $\varphi(g*t) p(g)$	118,49	12,93	0,0006	9	11,29
10. $\varphi(g) p(g*t)$	119,25	13,69	0,0004	9	12,05
11. $\varphi(g*t) p(g*t)$	121,23	15,67	0,0002	10	11,29

Tabela 4. Modelos candidatos para sobrevivência aparente (φ) e taxa de recaptura (p) para *Bufo rubescens*. AIC_c = Critério de informação de Akaike para pequenas amostras (menor valor significa melhor ajuste); ΔAIC_c = diferença entre o AIC_c do modelo atual e o melhor modelo (model 1); W_{AIC_c} = peso do ajuste para cada modelo; K = número de parâmetros estimados. Subscritos: (g), variação de grupo (jovem, macho, fêmea); (t), variação ao longo do tempo; (g*t), variação em ambos; (pluv) e (temp), variação explicada pela pluviosidade e temperatura média do mês atual; (pluv-1) e (temp-1), variação devido à pluviosidade e temperatura média do mês anterior; (mês) variação explicada pelo mês; e (.), o parâmetro é constante.

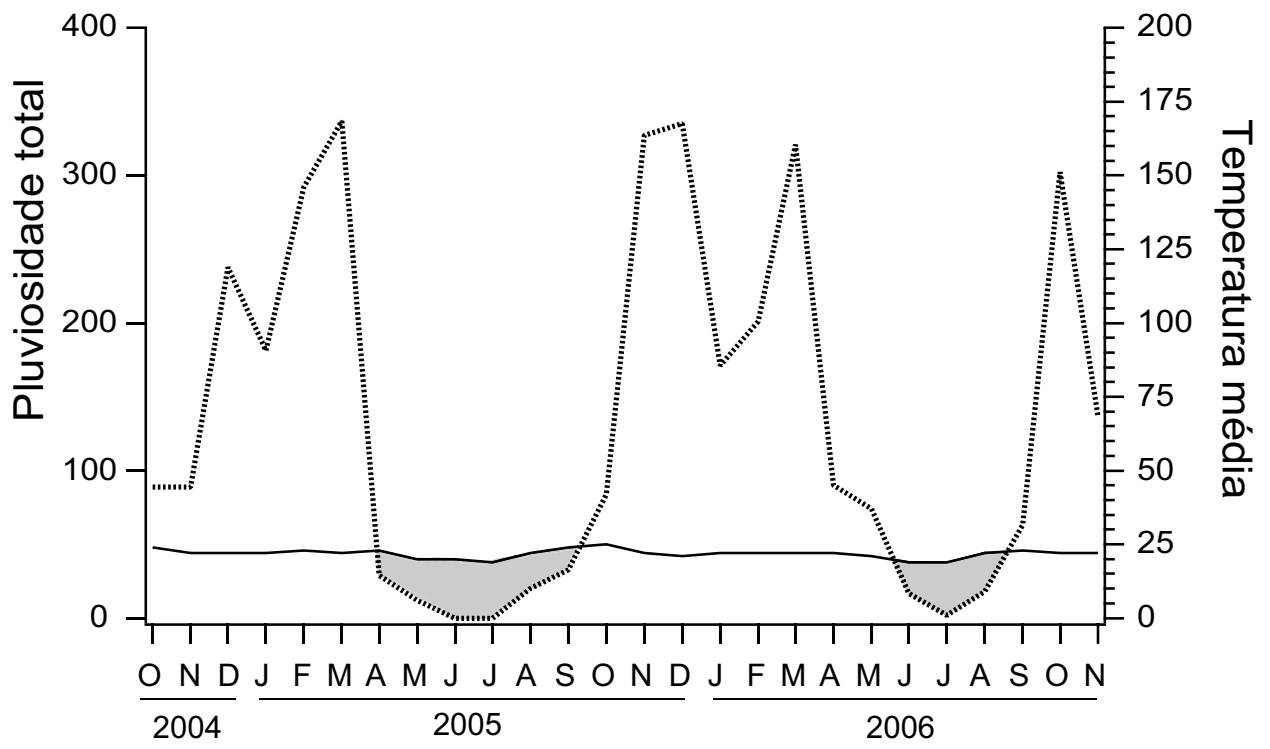
Modelo	AIC_c	ΔAIC_c	W_{AIC_c}	K	Desvio padrão
1. $\varphi(.) p(\text{pluv} -1 * \text{temp} -1)$	359.09	0.00	0.9703	5	221.99
2. $\varphi(.) p(\text{pluv} -1)$	366.20	7.11	0.0278	3	233.39
3. $\varphi(g) p(\text{pluv} -1 * \text{temp} -1)$	372.07	12.98	0.0015	6	232.77
4. $\varphi(.) p(\text{mês})$	374.29	15.20	0.0005	13	218.58
5. $\varphi(.) p(t)$	383.92	24.83	0.0000	26	191.92
6. $\varphi(g) p(t)$	386.88	27.78	0.0000	27	191.71
7. $\varphi(.) p(\text{pluv})$	388.27	29.17	0.0000	3	255.45
8. $\varphi(.) p(\text{temp} -1)$	401.24	42.15	0.0000	3	268.43
9. $\varphi(.) p(\text{temp})$	429.88	70.79	0.0000	3	297.07
10. $\varphi(g) p(g)$	431.69	72.60	0.0000	4	296.75
11. $\varphi(g) p(g*t)$	468.59	109.50	0.0000	52	168.19
12. $\varphi(g*t) p(g)$	555.96	196.87	0.0000	52	255.56
13. $\varphi(t) p(g*t)$	611.38	252.28	0.0000	73	152.47
14. $\varphi(g*t) p(t)$	616.19	257.10	0.0000	73	157.29
15. $\varphi(g*t) p(g*t)$	1054.90	695.81	0.00000	98	144.27

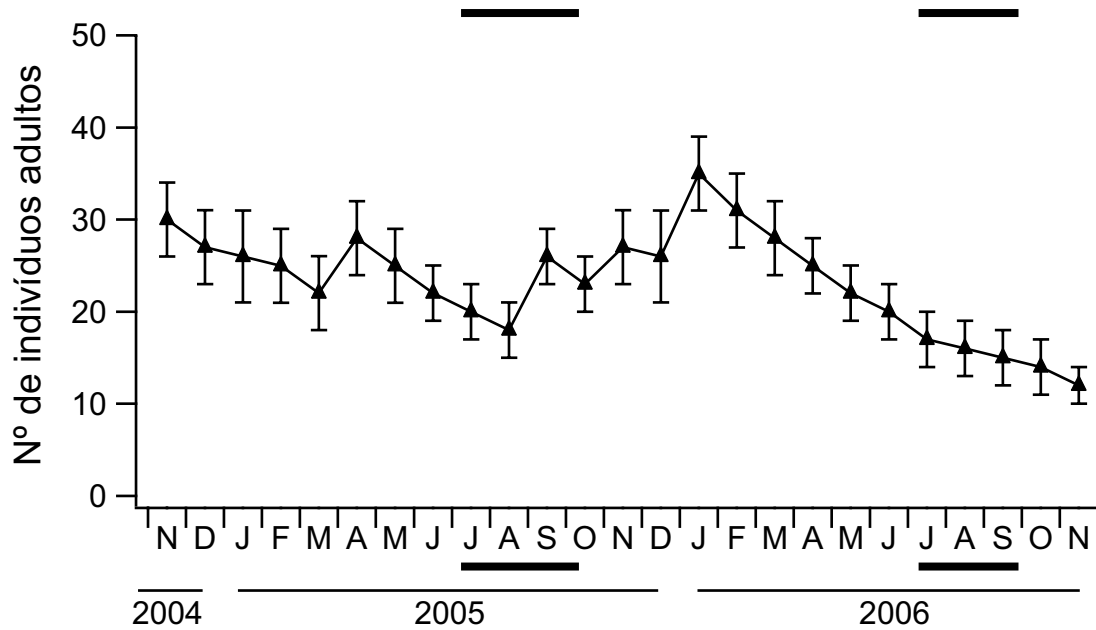
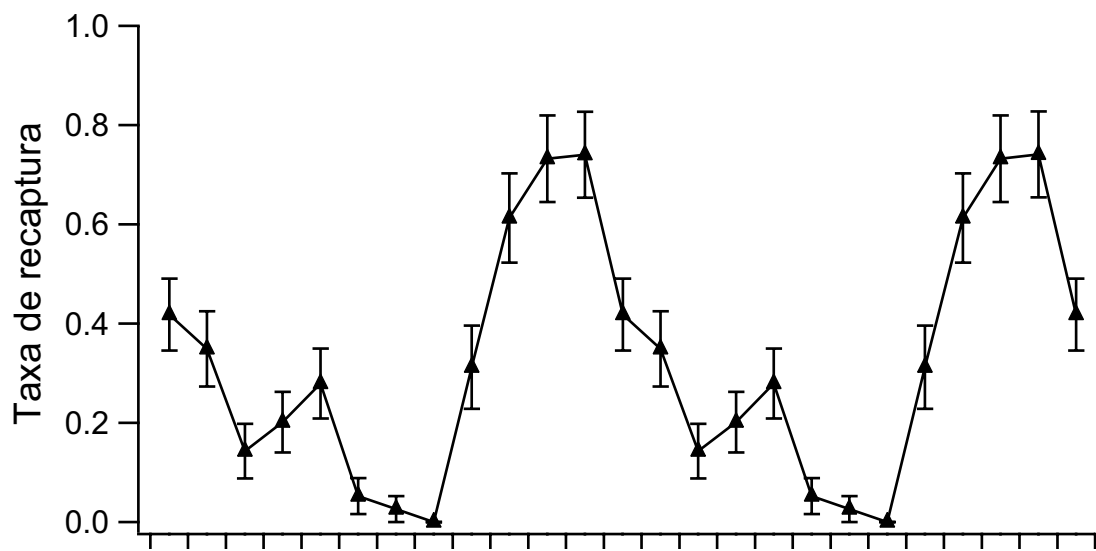
Legenda das Figuras

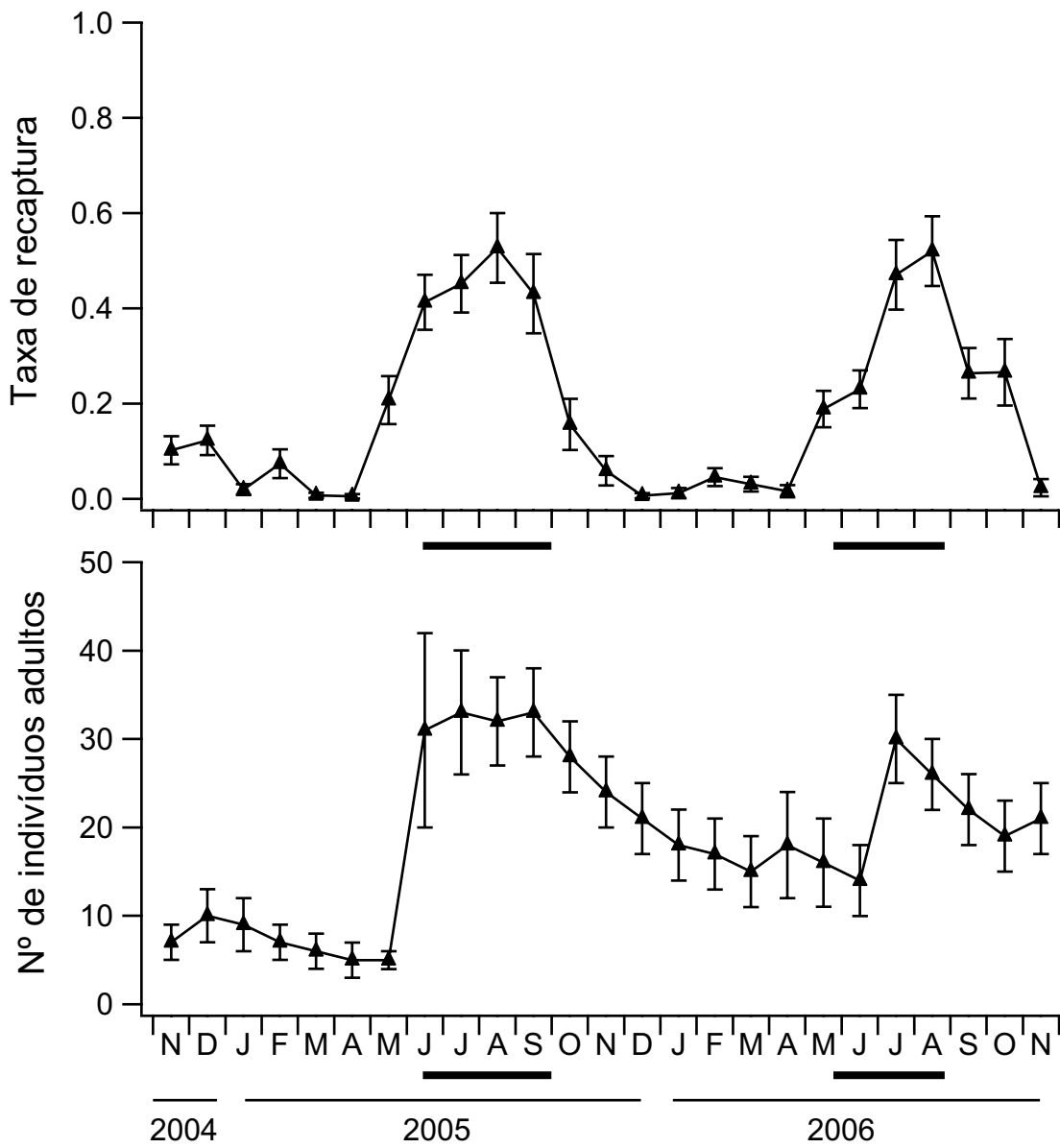
Figura 1. Pluviosidade total (linha tracejada) e temperatura média (linha contínua) mensal no Distrito Federal durante o período de estudo. A área cinza representa o período seco. (Fonte: INMET).

Figura 2. Estimativas mensais e erro padrão da probabilidade de recaptura (a) e tamanho populacional (b) de *Bufo schneideri* de novembro de 2004 a novembro de 2006. As barras pretas grossas mostram o período reprodutivo desta espécie.

Figura 3. Estimativas mensais e erro padrão da probabilidade de recaptura (a) e tamanho populacional (b) de *Bufo rubescens* de novembro de 2004 a novembro de 2006. As barras pretas grossas mostram o período reprodutivo desta espécie.







Apêndice 1. Histórias de captura dos indivíduos de *Bufo schneideri* em ordem cronológica de captura de outubro de 2004 a novembro de 2006. Os meses em que houve captura de cada indivíduo são representados por 1 e os meses em que os indivíduos não foram capturados são representados por 0.

PIT tag (identificação)	Histórias de captura	Grupo
456 601 0371	10000000000110000000001010	Macho
457 66C 524A	10000000000000000000000000	Macho
457 644 6B12	10000000000000000000000000	Macho
457 55F 3631	11000000001111000000011110	Macho
456 53A 6935	10000000000000000000000000	Macho
456 61A 002E	10000000000000000000000000	Macho
456 605 290C	10000000011000000000000000	Macho
457 674 745C	11100000011111000000000000	Macho
456 56D 460F	10101100011111000000011111	Macho
456 51E 7035	10000000000000000000000000	Macho
456 53E 5944	10000000000000000000000000	Macho
457 606 5E50	10000000000000000000000000	Macho
457 62D 223B	10000000000000000000000000	Macho
457 65A 0A1B	1000000000010000000000100	Macho
456 543 2915	1000000000110000000011000	Macho
456 60F 226D	1110000000101100000011000	Macho
456 610 6147	10000000000000000000000000	Macho
456 528 3B0D	10000000000000000000000000	Macho
457 56B 1F20	10000000000000000000000000	Jovem
457 505 3C7E	11000000000000000000000000	Jovem
457 64F 6A15	10000000000000000000000000	Jovem
457 632 1036	11110000000000000000000000	Macho
457 670 535E	10000000000000000000000000	Fêmea
457 640 3571	10110100000000000000000000	Macho
456 64A 1F16	01000011000011111100000000	Jovem
457 574 7758	01000100000000000000000000	Jovem

456 649 0B01	0100000000000000000000001110	Macho
456 524 1D7B	01100000011111000000011110	Macho
456 644 730C	0100000000000000000000000000	Macho
457 602 073E	00100000001111100000000000	Macho
456 567 3853	0001000000000000000000000000	Jovem
457 61F 682C	0000100000000000000000000000	Jovem
456 653 7531	0000100000000000000000000000	Jovem
456 626 4E1F	0000001000001000000000000000	Macho
457 577 5A57	00000010001111100000000000	Macho
457 664 2603	00000010000110111000000000	Jovem
457 652 366D	0000000100000000000000000000	Macho
457 579 013D	0000000000110000000000000000	Macho
457 57F 3705	0000000000111000000000000000	Macho
456 55B 4031	0000000000010100000000000000	Macho
457 672 175A	0000000000010000000000000000	Macho
456 667 1D7A	0000000000011000000000000000	Macho
456 640 482C	0000000000011000000000000000	Jovem
457 657 572C	0000000000010000000000000000	Fêmea
457 66C 291F	0000000000010000000000000000	Jovem
456 623 3B3A	0000000000010000000000000000	Macho
456 704 610C	0000000000010000000000000000	Jovem
456 623 7226	0000000000011110000000000000	Fêmea
456 553 2525	0000000000001111100000000000	Jovem
456 664 3075	0000000000001011100000000000	Fêmea
457 568 764C	0000000000000100100000000000	Fêmea
457 60F 6963	0000000000000110000000000000	Macho
457 66E 1826	0000000000000100010000000000	Fêmea
456 53B 0C62	0000000000000001001000000000	Jovem
456 55M 2020	0000000000000001001000000000	Jovem
456 55E 1434	000000000000000011000011000	Jovem
457 42M 1313	0000000000000000100000000000	Jovem
456 627 222D	0000000000000000100000000000	Jovem

456 57A 1A47	00000000000000011100000111	Jovem
456 646 0E10	00000000000000010110000011	Jovem
456 566 0F37	00000000000000011100001000	Jovem
457 617 7805	0000000000000001100000100	Jovem
457 569 1D73	000000000000000010001111	Macho
456 521 1711	0000000000000000000011111	Macho
456 619 034A	000000000000000000001111	Macho
456 556 0C5B	000000000000000000000100	Macho
456 547 370F	000000000000000000000110	Macho

Apêndice 2. Histórias de captura dos indivíduos de *Bufo rubescens* em ordem cronológica de captura de outubro de 2004 a novembro de 2006. Os meses em que houve captura de cada indivíduo são representados por 1 e os meses em que os indivíduos não foram capturados são representados por 0.

PIT tag (identificação)	Histórias de captura	Grupo
456 575 6F52	11000000100000000000000000	Fêmea
457 55E 7365	10000000000000000000000000	Fêmea
456 534 3E03	01000000000000000000000000	Fêmea
457 533 6322	01000010001100000000011100	Macho
457 57E 0376	01000000111100000000000000	Macho
457 577 5106	01000000111110000001010000	Macho
457 656 7202	01000000111000000000000000	Macho
457 62A 1E65	00000010000000000000000000	Fêmea
456 64F 5D43	00000000100000000000000000	Macho
457 53F 437A	00000000101000000000000000	Macho
456 647 0555	00000000110100000000000000	Macho
457 64B 3555	00000000100000000000000000	Macho
457 50C 1B33	00000000101000000000000000	Macho
456 611 5239	00000000100000000000000000	Macho
457 449 1C23	00000000101100000000000000	Macho
456 546 1E7D	00000000100000000000000000	Macho
457 629 4E11	00000000100000000000000000	Macho
456 528 1819	00000000100000000000000000	Macho
457 54F 5530	00000000011000000000000000	Macho
456 617 6401	00000000010000000000000000	Macho
456 60F 5F16	00000000011110000000011000	Macho
457 515 7F7C	00000000010000000000000000	Macho
456 60A 6B69	00000000011000000000000000	Macho
457 667 1023	00000000010000000000010000	Macho
456 526 013E	00000000011100000000000000	Macho
457 578 212A	00000000010000000000000000	Macho

ANEXO

Manuscrito submetido à revista Copeia

COPEIA

Factors affecting the population dynamics of two toads (Anura, Bufonidae) in a Neotropical
Savanna

MARIANA M. VASCONCELLOS AND GUARINO R. COLLI

Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília

Corresponding author: Prof. Guarino R. Colli, Departamento de Zoologia, Universidade de
Brasília, 70910-900 Brasília, Distrito Federal, Brazil

Running head: Demography of two Neotropical *Bufo*

Manuscript type: major article

Key words: *Bufo schneideri*, *Bufo rubescens*, demography, mark-recapture, Cerrado,

Program Mark

We studied the population dynamics of *Bufo schneideri* and *B. rubescens* during two years, using mark-recapture models to estimate demographic parameters and evaluate the effects of sex, age, and climate, in the Cerrado biome of central Brazil. Model selection, based on the Akaike's information criterion (AIC_c), was used to test hypotheses of variation in demographic parameters. The adult sex ratio was male-biased for both species and breeding took place in the dry season for *B. rubescens*, and in the transition from dry to wet season for *B. schneideri*. The recapture rate showed no differences between sexes, but varied extremely over months, being associated with rainfall and temperature of the previous month in *B. rubescens*, but with constant values for the same months in different years in *B. schneideri*, showing a cyclic pattern. Survival estimates were constant in time for both species, with age and sex affecting monthly survival in *B. schneideri*. Annual survival, only estimated for *B. schneideri*, was 0.51 for all individuals. The adult population size showed moderate values for both species, being larger during the breeding season (about 30 individuals). The similar demography of *B. rubescens* and *B. schneideri* illustrates the high ecological and morphological conservatism reported for the genus *Bufo*.

The global amphibian decline phenomenon (Beebee and Griffiths, 2005), associated with decreases and extinctions of populations in many regions of the world (Houlahan et al., 2000), has enormously increased the interest, need, and importance of amphibian monitoring studies. This interest is specially focused on the Neotropical region, where enigmatic declines have been more prominent (Stuart et al., 2004), with particular attention to Latin America, which bears the highest amphibian diversity but where amphibian population studies are meager (Lips et al., 2005; Young et al., 2001). These declines have intensively affected species of Bufonidae (true toads), one of the most threatened amphibian families of the New World, with 55% of its species extinct or threatened (Young et al., 2004).

In this context, estimates of basic demographic parameters considering factors that influence them are essential to improve the understanding of population dynamics and life history of toads (Schmidt et al., 2002). Many recent advances have been made in population modeling analysis, using capture-recapture models to accurately estimate demographic parameters, such as population size, and a separate estimation of survival and capture probabilities, providing important tools for the identification of population trends (Lebreton et al., 1992; Schmidt, 2003). The focus of these analyses has also been directed to model selection, used to test hypotheses of biological interest, identifying important sources of variation in life history features (Johnson and Omland, 2004; Lebreton et al., 1992; Nichols, 1992).

Amphibian populations with complex life cycles can be differently affected by several factors acting on different life stages, e.g., egg, larval, juvenile or adult (Wilbur, 1980). Nevertheless, Biek et al. (2002) demonstrated that survival in anuran post-metamorphic stages, specially juvenile and adult stages, can have a major impact on population growth rates, playing a special role in population dynamics. Zug & Zug (1979) estimated that, at the

most, 0.5% of the individuals of marine toads survive from egg to sexual maturity in their natural habitats. Indeed, demographic parameters of the terrestrial stage of toads may be influenced by many biotic and abiotic factors. Climate factors, mainly rainfall and temperature, strongly influence amphibian phenology (Aichinger, 1987; Beebee, 1995), causing seasonal variations in breeding activity and demographic parameters. Individual features, such as age, sex, mass, and genotype, can also promote variation in anuran survival probability (Holenweg Peter, 2001; Wood et al., 1998).

Bufo schneideri Werner, 1894 (= *B. paracnemis*) is a common, large toad broadly distributed in open areas of South America (Pramuk, 2006). Nevertheless, its biology is poorly known and studies are restricted to a few observations about the breeding behavior (Barreto and Moreira, 1996; Moreira and Barreto, 1997; Perotti, 1994), which occurs during the transition of dry to wet season (Moreira and Barreto, 1997) with a maximum time of larval development of two months (Barreto and Moreira, 1996). Likewise, little is known about the biology of *B. rubescens* Lutz, 1925 (= *B. rufus*), which has a restricted distribution in the states of Goiás and Minas Gerais in central Brazil (Pramuk, 2006) and breeds during the dry season (Eterovick and Sazima, 2004). The two species are closely related, pertaining to the *marinus* group (Pramuk, 2006), with females, generally, larger than males (Eterovick and Sazima, 2004; Merchan et al., 2001). Herein we evaluate the population dynamics of *B. schneideri* and *B. rubescens* during two years, estimating demographic parameters, and modeling the effects of sex, age, and climate, in the Cerrado biome of central Brazil.

MATERIALS AND METHODS

Study site and field methods.—The study was conducted in Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), a protected area in Distrito Federal, Brazil (15° 35' 22" S; 47° 41'

47° W). The area is in the core region of Cerrado (altitude of 900 m), a savannic biome considered a biodiversity hotspot for conservation priority (Myers et al., 2000). The Cerrado originally covered approximately 2 million km², or 22% of the Brazilian territory, and has suffered intense deforestation (for a review on the Cerrado biome, see Oliveira and Marquis, 2002). Climate is strongly predictable and seasonal, with a wet season from October to April receiving almost all of the 1500-2000 mm annual precipitation, and a dry season from May to September. Annual temperatures average 20-22°C, being relatively constant year-round (Nimer, 1989).

We monitored the populations of *Bufo schneideri* and *B. rubescens* over 26 months, from October 2004 to November 2006. Toads were captured at night by hand, along a transect of about 3.2 ha, at the margins of Lagoa Bonita, a lake used by both species to spawn. The sampling area remained constant throughout the study and the sampling effort was the same throughout the sampling period, consisting of one night per week. The sampling area was scanned visually, including the water and land next to the margins, to assure that males and females present in the area could be located.

Each captured toad was individually marked in the field with a passive integrated transponder (PIT) tag, inserted subcutaneously into the dorsal skin behind the parotoid gland, following Ireland et al. (2003). The PIT tag generated a 10-digit number when the captured toad was scanned with a hand reader (Biomark[®]). This marking technique has been proven to be effective in mark-recapture studies, due to no tag loss and no effect on survival (Brown, 1997), which are important assumptions on mark-recapture models (Pollock, 1991).

Animals were released in the same place they were captured, immediately after being measured (snout-vent length), weighted, and sexed. Sex determination was based on behavior and/or secondary sexual characters, including presence of the vocal sac and nuptial calluses

on adult males. The nuptial callus is more prominent during the breeding season, but its vestiges can be seen even in the non-breeding season. In addition, adult males emit calls when grabbed on their backs. All toads larger than the smallest calling male were classified as adults. We captured no toadlets, but each year during the breeding season we captured and marked a sample of juveniles of *Bufo schneideri*, large enough to be marked with PIT tags (larger than 60 mm). These were considered 1-year old juveniles, reaching sexual maturity in the next breeding season (unpublished data). Juveniles of *B. rubescens* were never seen before or during the breeding season (only toadlets that disperse right after reproduction), suggesting that sexual maturity is reached in one year, at least for males.

Demographic analysis.—Mark-recapture data (individual monthly capture histories) were used to estimate basic demographic parameters over the months: apparent survival (ϕ), recapture probability (p), and population size (N). We used the standard Cormack-Jolly-Seber (CJS) model for open populations, implemented in program MARK version 4.3 (White and Burnham 1999). The CJS model is based on the following assumptions: (1) every marked animal has the same probability of being recaptured during one sampling occasion, (2) every marked animal has the same probability of surviving from a particular sampling time to the next, (3) marks are not lost or missed, and (4) samples are instantaneous compared to the interval between them, with individuals released right after sampling (Pollock, 1991). Since we believe assumptions 3 and 4 were not violated, we tested assumptions 1 and 2 through a goodness-of-fit (GOF) test in the global model of each species, using the program RELEASE (Test 2 and Test 3) (Cooch and White, 2006). The most parameterized model, in which survival (ϕ) and recapture (p) rate varied by both group (g), 1-year old juvenile, adult male, adult female, and time (t), was used as a general global

model ($\phi(g^*t)p(g^*t)$). Because we captured no juvenile *Bufo rubescens*, only two groups were considered in its analyses (adult males and adult females).

Once the global model fitted the data, we fitted progressively simpler models with fewer parameters, following the procedures of model building and selection described in Lebreton et al. (1992), to get the best survival and recapture estimates and to test the significance of parameters in candidate models. We built several candidate models testing the effects of group (sex, age) and time in survival and recapture rates, and the effects of climatic factors, such as total rainfall and average temperature, both in the current month and in the previous month. Climatic data were obtained from Estação Meteorológica do IBGE, some kilometers away from the study site. Monthly rainfall and temperature were entered into the models as linear functions of recapture rate. Model selection was based on the Akaike's information criterion adjusted for small sample sizes (AIC_c) (for a review, see Burnham and Anderson, 2002). The best model is the one with the lowest AIC_c and the largest AIC_c weight (W_{AIC_c}), providing the strength of evidence for each model (Mazerolle, 2006).

Because our sampling started during the breeding peak of *B. schneideri* in 2004, we could monitor three reproductive events only for this species, enabling us to perform an annual demographic analysis (with three sampling events at minimum). Thus, we considered the first breeding (end of 2004) as our first mark effort, since we captured the majority of individuals during reproduction. Then, we clustered monthly capture histories of individuals on an annual basis for 2005 and 2006. The procedure of model selection as described above was also performed testing the variation of group (juveniles, males, and females) and time (years). The GOF tests could not be used to test the assumptions of CJS model for *B. schneideri* because it had only two recapture events.

Moreover, to estimate the monthly variation of population size, we used the Jolly-Seber (JS) model for open populations, implemented in module POPAN of program MARK (White and Burnham, 1999). The JS model extrapolates the estimates of the marked to the non-captured individuals, enabling the estimation of abundance parameters based on the survival of all individuals of the population and the estimation of incoming rate of new individuals at each sampling time, requiring a constant study area (Cooch and White, 2006).

RESULTS

Bufo schneideri.—We individually marked 67 individuals of *B. schneideri*, captured 359 times over 26 months: 22 1-yr-old juveniles, 39 adult males, and 6 adult females, giving a significantly male-biased sex ratio of 6.5:1 ($\chi^2_{[1]}$ with Yates continuity correction = 22.76, $p < 0.001$). Twenty-one toads were captured only once, being considered as transients, whereas about 69 % of the toads were recaptured at least once. The breeding season, based on reproductive evidences as calling aggregations, couples in amplexus, or recent clutches (egg strings), occurred from late July to early October in 2005 (12 weeks) and from late July to late September in 2006 (10 weeks). In 2004, we recorded calling aggregations during the first two weeks of October. The size of the smallest male ever calling was 106.5 mm, considered as the size at sexual maturity.

GOF tests detected no significant deviation from fit of the global model to the CJS model assumptions of equal catchability (Test 2, $\chi^2_{[24]} = 20.38, p = 0.67$) and homogeneous survival (Test 3, $\chi^2_{[23]} = 8.47, p = 0.998$). The global, fully parameterized model (model 14, Table 1) was used as a starting point to investigate factors influencing population dynamics. First, we constrained time or group variation from recapture or survival parameters of the general model, one at a time, reducing the number of parameters in the models (models 10-

13, Table 1). All these four constraint models performed better than the global model, based on the AIC_c , and the best of these preliminary models ($\varphi(g)p(g*t)$) suggests that survival did not vary monthly in this population. Starting from this model, setting survival varying only among groups, the AIC_c was improved if the recapture rate was also constrained (models 9 and 3, Table 1), with the model $\varphi(g)p(t)$ fitting much better, suggesting that recapture rate varied in time and not among groups.

Moreover, constraining the time variation of the recapture rate to the month variable, i.e., assuming equal recapture rates for the same months in different years, improved the fit of the model (model 1, Table 1). In addition, given the variation in environmental factors among the same months of different years (Fig. 1), models with a recapture rate dependent on the current and previous monthly rainfall and temperature were also evaluated, but they yielded a worse fit (models 5-8, Table 1).

Once a parsimonious model for recapture was achieved (monthly-dependent recapture rate), we might appropriately test for sources of variation in survival. The power of these tests is increased because fewer parameters are involved (Lebreton et al., 1992). The models with constant survival (model 2, Table 1) and time-varying survival (model 4, Table 1) had a worse fit than the best model (model 1, Table 1), with group effect on survival and monthly-dependent recapture rates ($\varphi(g)p(\text{month})$, $AIC_c = 621.3$, $W_{AIC_c} = 0.66$), indicating that survival differed among groups.

Recapture estimates varied extremely over the months, from 0.0 in June, when we never captured a toad, to 0.74 in October, at the end of the reproductive season, showing the same pattern over the years (Fig. 2). The apparent survival estimate showed no considerable variation among months, being modeled as constant in time. However, it was higher in adult

males and 1-yr old juveniles than in adult females (Table 2), but adult females also showed larger standard errors and confidence intervals.

In the annual analysis, we started model selection with the same global model as in the monthly analysis ($\phi(g^*t)p(g^*t)$), and the same procedure was conducted to achieve the most parsimonious model. In spite of GOF tests not being performed, we believed the data would not violate the assumptions of the CJS model on an annual basis, since it did not on a monthly basis. The best model selected by the lower AIC_c ($\phi(.)p(.)$) showed a constant recapture rate, demonstrating no difference in sampling effort in 2005 and 2006 or among groups, and an apparent survival also constant, not varying significantly among years or groups (Table 3). The estimate of annual recapture rate was 0.83 ± 0.15 ($\mu \pm SE$), with a 95% confidence interval between 0.39 and 0.97. The annual apparent survival rate was 0.51 ± 0.09 , with a 95% confidence interval between 0.33 and 0.68.

To estimate population size, we used the model with constant survival and monthly-dependent recapture rates, as the procedure of model selection showed above that this model for survival and recaptures had the best fit to the data. However, the probability of entrance of new individuals ($pent$), considering birth and immigration, parameter only considered in the Jolly-Seber model, was lived varying freely in time, because constraints on this parameter cannot show biological sense. The model $\phi(.)p(m\hat{s})pent(t)$, was used to calculate the population size each month as the effective population size, considering only adults and sub-adults, varying from 12 to 35 individuals (Fig. 2).

Bufo rubescens.—We individually marked 62 individuals of *B. rubescens*, captured 195 times over 26 months: 55 adult males and 7 adult females, giving a significantly male-biased sex ratio of 7.9:1 ($\chi^2_{[1]}$ with Yates continuity correction = 35.63, $p < 0.001$). We captured no

juveniles, because they were never seen before or during the breeding seasons. Twenty-two toads were captured only once, being considered as transients, whereas about 65 % of the toads were recaptured at least once. The breeding season, based on reproductive evidences as calling aggregations, couples in amplexus, or recent clutches (egg strings), took place from late June to September in 2005 (13 weeks), and from early July to late August in 2006 (8 weeks). The size of the smallest male was 76,9 mm, considered as the size at sexual maturity.

No significant deviation was detected from fit of the global model to the CJS assumptions of equal catchability (Test 2, $\chi^2_{[10]} = 5.10, p = 0.88$) and homogeneous survival (Test 3, $\chi^2_{[16]} = 12.58, p = 0.70$). The same framework used with *Bufo schneideri* was used in model building and selection for this species. First, we constrained time or group variation, one at a time, from recapture or survival parameters of the general model (model 15; Table 4), producing four preliminary models (models 11-14; Table 4), with model $\varphi(g)p(g*t)$ performing better. From this model, we also constrained the time or group variable from recapture rate (models 10 and 6; Table 4), with model $\varphi(g)p(t)$ performing better.

Opposite to *Bufo schneideri*, in *B. rubescens* the model with constant survival (model 5; Table 4) had a better fit than if survival varied between groups (model 6; Table 4), suggesting similar survival rates for adult males and females. In addition, constraining recapture rates to have monthly-dependent variation (model 4; Table 4) reduced the AIC_c , improving the model. As monthly rainfall and average temperature varied between years (Fig. 1), we built a model that constrained recapture rates to the rainfall and temperature of the current and previous month (models 7-9 and 2; Table 4). Indeed, *B. rubescens* showed recapture rates more associated with environmental factors, mainly total rainfall of the previous month (model 2, Table 4). So, we built a model accounting for the interaction of rainfall and average temperature of the previous month, which improved the AIC_c (model 1,

Table 4). Having found the most parsimonious model for recaptures, we appropriately retested the sources of variation in survival. The model with a group effect on survival had a worse fit than our best model with constant survival and recapture rates dependent on total rainfall and average temperature of the previous month ($\phi(.)p(\text{rain-1}*\text{temp-1})$, $AIC_c = 359.09$, $W_{AIC_c} = 0.97$), indicating that survival is constant between groups.

Recapture estimates varied among months (Fig. 3), being associated with total rainfall and average temperature of the previous month (Fig. 1). During the dry season, with less than 150 mm of rainfall and average temperature around 20°C in the previous months, recapture rates were high, peaking in August (end of the breeding season), whereas recapture rates were much lower in the rainy season (Fig. 3). Estimates of apparent survival, modeled as constant, showed no considerable differences through time or between sexes (Table 2).

To estimate population size, we used the model with constant survival and recapture rates varying according to rainfall and temperature of the previous month, considered as the best model in the model selection procedure. The probability of entrance of new individuals ($pent$), considering birth and immigration, was varied freely through time. The model $\phi(.)p(\text{pluv-1}*\text{temp-1})pent(t)$, was used to calculate the population size each month as the effective population size, considering adults only, varying from 14 to 33 individuals (Fig. 3). Population size estimates could not be accurately estimated from November to May, because of the few individuals captured in 2004 (7 individuals), given that sampling started right after the breeding season and captures were very low.

DISCUSSION

The variation in recapture rates reflected the monthly activity and permanence of both species in the study area (breeding site), considering that sampling effort was constant

throughout the study period. Recapture rates reached maximum values during the breeding season of both species, with higher values for *Bufo schneideri* than *B. rubescens*. This is likely a reflection of the differences in body size between the two species, with *B. rubescens* being much smaller than *B. schneideri*. Higher recapture probabilities were also documented for larger salamander species (Bailey et al., 2004b). Recent studies have focused on the importance of accounting for detection (recapture) probabilities, to reduce bias in survival probabilities (Martin et al., 1995; Schmidt, 2003), demonstrating that spatial and temporal variation in detection probabilities can reveal important biological traits of amphibian species (Bailey et al., 2004a, b).

Bufo rubescens displayed stronger seasonality in recapture rates, with a strong association with climate factors (rainfall and temperature), which could be explained by the detection of this species in the breeding site being restricted almost only to the dry months, when breeding occurs. However, this association occurred with a delay, being stronger with total rainfall and average temperature of the previous month. Likewise, in *B. bufo* the timing of arrival at breeding ponds was correlated with mean daily temperature over the 40 days before the arrival (Reading, 1998). Conversely, recapture rates of *B. schneideri* were weakly associated with climatic factors, with the month variable explaining the variation in recapture rates. Thus, annual variations in climate exert a minor effect on the annual cycle of this species, which is apparently fixed. The continued, mild recapture rate exhibited after breeding can also explain this pattern, demonstrating that this species has extended activity and can be detected over a long period, except early in the dry season (April-June). This cyclic activity pattern indicates that the seasonal and predictable climate of Cerrado affects the reproductive cycle of *B. schneideri*. Demographic studies with other vertebrate species in

Cerrado indicate the great influence of seasonality in the annual cycle of these animals (Ribeiro and Marinho-Filho, 2005; Wiederhecker et al., 2003).

The CJS model does not distinguish between mortality and permanent emigration from the study site, producing an estimate of apparent survival. Therefore, survival rates can be higher than reported if permanent emigration occurs in high levels. However, several studies demonstrated that toads in the genus *Bufo* show high fidelity to breeding ponds, with 79-96% of adults returning to the same pond in the next breeding season (Reading et al., 1991; Sinsch, 1992). Moreover, in Lagoa Bonita toads were heard calling only from the study site, with no other adjacent suitable breeding place. Therefore, the apparent survival estimates adequately represent monthly survival.

Even though there was group variation in monthly survival rates of *Bufo schneideri*, this was not the case with *B. rubescens*. This was due not only to lower juvenile survival, but also to lower survival of females in *B. schneideri*. Previous demographic studies in anurans indicate a lower survival probability of juveniles, which experience a higher predation rate before reaching maturity, given their small size and high sensibility to environmental constraints (Wood et al., 1998; Zug and Zug, 1979). In *B. schneideri*, these mortality factors seem to have affected juveniles less than we could expect, given the similarity of survival estimates of juveniles and adults. However, the large size of 1-yr old juveniles (80-100 mm) can explain this similarity. In *B. marinus*, growth and mortality rates are very high during the first year, after which growth and mortality rates slow down (Zug and Zug, 1979).

The main cause of group variation in monthly survival of *B. schneideri* was the great difference between adult males and females. However, the annual survival did not show this trend of group variation, with no great difference between males and females. This different approach by the two analyses can be due to the few females sampled causing larger

confidence intervals and standard errors in both analyses. Besides, this larger error was likely due to the fact that no females were recaptured in the breeding season of 2006, causing a bigger effect on the monthly analysis because of the larger number of sampling occasions (26). This could be reflecting temporary emigration from the breeding site due to reproduction avoidance in that year, a behavior previously observed in toads with high longevity (Muths et al., 2006), mainly in females (Frétey et al., 2004). Since we monitored the population for only two years, we were not able to test this reproduction avoidance in females. This behavior is least likely in females of *B. rubescens*, given that we recaptured most females in the second reproductive season.

Reliable annual adult survival rates, accounting for detection probabilities, have been estimated for only a few species of anurans, mainly in the temperate zone (Schmidt et al., 2002), ranging from 0.20 to 0.82 in many populations of *Bufo bufo* in Europe (Frétey et al., 2004; Gittins, 1983; Schmidt and Anholt, 1999; Schmidt et al., 2002). Our estimate of annual survival rate for *B. schneideri* (0.51) did not support the hypothesis that tropical anurans have lower survival rate than temperate anurans because of the continuous predation pressure caused by continuous activity (Duellman and Trueb, 1994).

Considering the total number of captured individuals, the sex ratio differed from 1:1 in both species. A male biased sex ratio is frequently found in populations of *Bufo* (Casebere and Taylor, 1976; Frétey et al., 2004; Gittins, 1983; Woodward, 1982; Zug and Zug, 1979). This can result from the greater permanence of males in breeding areas (Woodward, 1982) and delayed sexual maturity of females in species where females are larger than males (Cherry and Francillon-Vieillot, 1992; Gittins, 1983). These factors can account for the male-biased sex ratio of *B. rubescens* and *B. schneideri*, associated or not with differences in survival rates between the sexes. Likewise, Gittins (1983) and Frétey *et al.* (2004) found that

the male-biased sex ratio in populations of Mid-Wales and France may have resulted from the delayed maturity of female *B. bufo*, associated with their lower survival. However, having found very different sex ratios in populations of *B. marinus* from different habitats in Panama, Zug & Zug (1979) suggested that sex ratio is not species-specific, but largely determined by environmental variables encountered by each population.

The estimated population sizes of *Bufo rubescens* and *B. schneideri* revealed that the two species occur in moderate abundances in the study site. A similar pattern has been recorded among other species in the Neotropical region: *B. marinus* had its population size estimated in 6-70 individuals in different years in a feeding site in Panama (Zug and Zug, 1979), whereas breeding aggregations of *B. typhonius* in the Peruvian Amazon involved 5-10 calling males (Aichinger, 1987). The variation in population size in *B. rubescens* and *B. schneideri* reflected the balanced influence of recruitment of new adults in the population and the survival probability of individuals over the months. In *B. schneideri*, the population size showed a decrease in the breeding season of 2006. This could result from reduced numbers of new adults or sub-adults entering the population that year or from high mortality of earlier stages in the previous two years, since the monthly estimates of survival in adults are constant. According to Grafe et al. (2004), adult recruitment in the afro-tropical frog, *Hemisus marmoratus*, contributed 2-7 times more than adult survival to the population growth rate.

In agreement with our study, other populations of *B. schneideri* in open areas of Brazil and Argentina show a breeding period in late dry season until early wet season (Perotti, 1994; Prado et al., 2005; Toledo et al., 2003; Vaira, 2002). This same pattern, different from the majority of anuran species breeding in the rainy season (Aichinger, 1987; Moreira and Barreto, 1997; Prado et al., 2005), can be seen in other large species of *Bufo*

inhabiting open seasonal tropical areas, where breeding takes place mainly during the late dry season (*B. marinus*, Zug and Zug, 1979; *B. crucifer*, Toledo et al., 2003). This reproductive cycle appears to be timed, so that metamorphosis occurs during periods of high humidity and prey abundance, enabling the fast growth rate of toadlets, as reported for *B. marinus* (Zug and Zug, 1979). In Cerrado, toadlets appear in the early wet season (pers. observ.; Barreto and Moreira, 1996), extending their growth period to the whole wet season, the period of great insect abundance in Cerrado (Pinheiro et al., 2002).

The general demographic pattern found for both species, with similar monthly apparent survival, sex ratio, breeding cycle and population size, illustrates the high ecological and morphological conservatism reported for the genus *Bufo* (Pramuk, 2006), specially for species under the same environmental pressures. Our data gives no indication that *Bufo schneideri* and *B. rubescens* are declining in the study area, but rather, that they undergo natural fluctuations as reported in other amphibian populations (Meyer et al., 1998).

Biek et al (2002) advocated that the few demographic studies for species representing life-history or taxonomic groups can provide important insights and serve as models for other species with similar life-history patterns in areas with high species diversity, few monitoring studies, and limited research funding, given the urgency of the amphibian crisis and the paucity of adequate data. In this way, our results can serve as a baseline to evaluate the effect of factors influencing demographic traits in South American bufonids in strongly seasonal habitats.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank L. Veludo, C. Rocha, T. Guimarães, C. Cordeiro, L. Santos Júnior, and L. Franco for field assistance; and D. Mesquita and S. Stanul for critically reading the

manuscript. This work was supported by a Research Grant from Fundação O Boticário de Proteção à Natureza (Projeto 0696-2006/1), by a Graduate Fellowship from Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES to MMV and by a Research Fellowship from Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq to GRC (Proc. 305530/2004-6).

LITERATURE CITED

- AICHINGER, M. 1987. Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. *Oecologia*. 71:583-592.
- BAILEY, L. L., W. L. KENDALL, D. R. CHURCH, and H. M. WILBUR. 2004a. Estimating survival and breeding probability for pond-breeding amphibians: A modified robust design. *Ecology*. 85:2456-2466.
- BAILEY, L. L., T. R. SIMONS, and K. H. POLLOCK. 2004b. Spatial and temporal variation in detection probability of *Plethodon* salamanders using the robust capture-recapture design. *Journal of Wildlife Management*. 68:14-24.
- BARRETO, L., and G. MOREIRA. 1996. Seasonal variation in age structure and spatial distribution of a savanna larval anuran assemblage in central Brazil. *Journal of Herpetology*. 30:87-92.
- BEEBEE, T. J. C. 1995. Amphibian breeding and climate. *Nature*. 374:219-220.
- BEEBEE, T. J. C., and R. A. GRIFFITHS. 2005. The amphibian decline crisis: A watershed for conservation biology? *Biological Conservation*. 125:271-285.
- BIEK, R., W. C. FUNK, B. A. MAXELL, and L. S. MILLS. 2002. What is missing in amphibian decline research: Insights from ecological sensitivity analysis. *Conservation Biology*. 16:728-734.

- BROWN, L. J. 1997. An evaluation of some marking and trapping techniques currently used in the study of anuran population dynamics. *Journal of Herpetology*. 31:410-419.
- BURNHAM, K. P., and D. R. ANDERSON. 2002. *Model Selection and Multi-Model Inference: A Practical Information Theoretic Approach*. Springer Verlag, Berlin.
- CASEBERE, D. R., and D. H. TAYLOR. 1976. Population dynamics in breeding populations of the American toad. *American Zoologist*. 16:206-206.
- CHERRY, M. I., and H. FRANCILLON-VIEILLOT. 1992. Body size, age and reproduction in the leopard toad, *Bufo pardalis*. *Journal of Zoology*. 228:41-50.
- COOCH, E., and G. C. WHITE. 2006. *Program MARK: A Gentle Introduction*.
- DUELLMAN, W. E., and L. TRUEB. 1994. *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- ETEROVICK, P. C., and I. SAZIMA. 2004. *Amphibians from the Serra do Cipó*. Ed. PUC Minas, Belo Horizonte, Brazil.
- FRÉTEY, T., E. CAM, B. LE GARFF, and J. Y. MONNAT. 2004. Adult survival and temporary emigration in the common toad. *Canadian Journal of Zoology*. 82:859-872.
- GITTINS, S. P. 1983. Population dynamics of the common toad (*Bufo bufo*) at a lake in Mid-Wales. *Journal of Animal Ecology*. 52:981-988.
- GRAFE, T. U., S. K. KAMINSKY, J. H. BITZ, H. LÜSSOW, and K. E. LINSENMAIR. 2004. Demographic dynamics of the afro-tropical pig-nosed frog, *Hemisus marmoratus*: effects of climate and predation on survival and recruitment. *Oecologia*. 141:40-46.
- HOLENWEG PETER, A.-K. 2001. Survival in adults of the water frog *Rana lessonae* and its hybridogenetic associate *Rana esculenta*. *Canadian Journal of Zoology*. 79:652-661.
- HOULAHAN, J. E., C. S. FINDLAY, B. R. SCHMIDT, A. H. MEYER, and S. L. KUZMIN. 2000. Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature*. 404:752-755.

- IRELAND, D., N. OSBOURNE, and M. BERRILL. 2003. Marking medium to large-sized anurans with Passive Integrated Transponder (PIT) tags. *Herpetological Review*. 34:218-220.
- JOHNSON, J. B., and K. S. OMLAND. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*. 19:101-108.
- LEBRETON, J. D., K. P. BURNHAM, J. CLOBERT, and D. R. ANDERSON. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case-studies. *Ecological Monographs*. 62:67-118.
- LIPS, K. R., P. A. BURROWES, J. R. MENDELSON, and G. PARRA-OLEA. 2005. Amphibian population declines in Latin America: A synthesis. *Biotropica*. 37:222-226.
- MARTIN, T. E., J. CLOBERT, and D. R. ANDERSON. 1995. Return rates in studies of life history evolution: are biases large? *Journal of Applied Statistics*. 22:863-875.
- MAZEROLLE, M. J. 2006. Improving data analysis in herpetology: using Akaike's Information Criterion (AIC) to assess the strength of biological hypotheses. *Amphibia-Reptilia*. 27:169-180.
- MERCHAN, M., A. M. FIDALGO, and J. CASTROVIEJO. 2001. Biometría de *Bufo paracnemis* en Puerto Suárez, Bolivia. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*. 12:83-85.
- MEYER, A. H., B. R. SCHMIDT, and K. GROSSENBACHER. 1998. Analysis of three amphibian populations with quarter-century long time-series. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*. 265:523-528.
- MOREIRA, G., and L. BARRETO. 1997. Seasonal variation in nocturnal calling activity of a savanna anuran community in central Brazil. *Amphibia-Reptilia*. 18:49-57.
- MUTHS, E., R. D. SCHERER, P. S. CORN, and B. A. LAMBERT. 2006. Estimation of temporary emigration in male toads. *Ecology*. 87:1048-1056.

- MYERS, N., R. A. MITTERMEIER, C. G. MITTERMEIER, G. A. B. DA FONSECA, and J. KENT. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 403:853-858.
- NICHOLS, J. D. 1992. Capture-recapture models: using marked animals to study population dynamics. *Bioscience*. 42:94-102.
- NIMER, E. 1989. *Climatologia do Brasil*. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE, Rio de Janeiro, Brasil.
- OLIVEIRA, P. S., and R. J. MARQUIS. 2002. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York.
- PEROTTI, M. G. 1994. *Bufo paracnemis* (Sapo Rococo, Kururú Guazú, Sapo Buey). Male reproductive behavior. *Herpetological Review*. 25:62-62.
- PINHEIRO, F., I. R. DINIZ, D. COELHO, and M. P. S. BANDEIRA. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology*. 27:132-136.
- POLLOCK, K. H. 1991. Modeling capture, recapture, and removal statistics for estimation of demographic parameters for fish and wildlife populations - past, present, and future. *Journal of the American Statistical Association*. 86:225-238.
- PRADO, C. P. A., M. UETANABARO, and C. F. B. HADDAD. 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia*. 26:211-221.
- PRAMUK, J. B. 2006. Phylogeny of South American *Bufo* (Anura: Bufonidae) inferred from combined evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 146:407-452.
- READING, C. J. 1998. The effect of winter temperatures on the timing of breeding activity in the common toad *Bufo bufo*. *Oecologia*. 117:469-475.
- READING, C. J., J. LOMAN, and T. MADSEN. 1991. Breeding pond fidelity in the common toad, *Bufo bufo*. *Journal of Zoology*. 225:201-211.

- RIBEIRO, R., and J. MARINHO-FILHO. 2005. Estrutura da comunidade de pequenos mamíferos (Mammalia, Rodentia) da Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, Distrito Federal, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 22:898-907.
- SCHMIDT, B. R. 2003. Count data, detection probabilities, and the demography, dynamics, distribution, and decline of amphibians. *Comptes Rendus Biologies*. 326:S119-S124.
- SCHMIDT, B. R., and B. R. ANHOLT. 1999. Analysis of survival probabilities of female common toads, *Bufo bufo*. *Amphibia-Reptilia*. 20:97-108.
- SCHMIDT, B. R., M. SCHAUB, and B. R. ANHOLT. 2002. Why you should use capture-recapture methods when estimating survival and breeding probabilities: on bias, temporary emigration, overdispersion, and common toads. *Amphibia-Reptilia*. 23:375-388.
- SINSCH, U. 1992. Sex-biased site fidelity and orientation behaviour in reproductive natterjack toads (*Bufo calamita*). *Ethology Ecology & Evolution*. 4:15-32.
- STUART, S. N., J. S. CHANSON, N. A. COX, B. E. YOUNG, A. S. L. RODRIGUES, D. L. FISCHMAN, and R. W. WALLER. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*. 306:1783-1786.
- TOLEDO, L. F., J. ZINA, and C. F. B. HADDAD. 2003. Distribuição espacial e temporal de uma comunidade de anfíbios anuros do município de Rio Claro, São Paulo, Brasil. *Holos Environment*. 3:136-149.
- VAIRA, M. 2002. Anurans of a subtropical montane forest in northwestern Argentina: ecological survey and a proposed list of species of conservation concern. *Biodiversity and Conservation*. 11:1047-1062.
- WHITE, G. C., and K. P. BURNHAM. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*. 46:120-139.

- WIEDERHECKER, H. C., A. C. S. PINTO, M. S. PAIVA, and G. R. COLLI. 2003. The demography of the lizard *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) in a highly seasonal Neotropical savanna. *Phyllomedusa*. 2:9-19.
- WILBUR, H. M. 1980. Complex life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11:67-93.
- WOOD, K. V., J. D. NICHOLS, H. F. PERCIVAL, and J. E. HINES. 1998. Size-sex variation in survival rates and abundance of pig frogs, *Rana grylio*, in northern Florida wetlands. *Journal of Herpetology*. 32:527-535.
- WOODWARD, B. 1982. Male persistence and mating success in woodhouses toad (*Bufo woodhousei*). *Ecology*. 63:583-585.
- YOUNG, B. E., K. R. LIPS, J. K. REASER, R. IBÁÑEZ, A. W. SALAS, J. R. CEDEÑO, L. A. COLOMA, S. RON, E. LA MARCA, J. R. MEYER, A. MUÑOZ, F. BOLAÑOS, G. CHAVES, and D. ROMO. 2001. Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Conservation Biology*. 15:1213-1223.
- YOUNG, B. E., S. N. STUART, J. S. CHANSON, N. A. COX, and T. M. BOUCHER. 2004. Disappearing jewels: The status of New World amphibians, p. 53. *In*: NatureServe, Arlington, EUA.
- ZUG, G. R., and P. B. ZUG. 1979. The marine toad, *Bufo marinus*: a natural history *resumé* of native populations. *Smithsonian Contributions to Zoology*. 284:1-58.

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA, UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA, 70910-900 BRASÍLIA, DISTRITO FEDERAL, BRAZIL. E-mail: (MMV) marianamv@unb.br; (GRC) grcolli@unb.br. Send reprint requests to GRC.

TABLE 1. Candidate models of monthly apparent survival (φ) and monthly recapture rate (p) for *Bufo schneideri*. AIC_c = Akaike's information criterion for small samples (lower values meaning better model fit); ΔAIC_c = difference between the AIC_c of the current and the best model (model 1); W_{AIC_c} = weight of fit for each model; K = number of estimated parameters. Subscripts: (g), group variation (juvenile, male, female); (t), time variation; (g*t), variation in both; (rain) and (temp), variation in rainfall and average temperature of the current month; (rain-1) and (temp-1), variation in rainfall and average temperature of the previous month; (month), monthly variation; and (.), the parameter is held constant.

Model	AIC_c	ΔAIC_c	W_{AIC_c}	K	Deviance
1. $\varphi(g) p(\text{month})$	621.30	0.00	0.6623	15	457.07
2. $\varphi(.) p(\text{month})$	622.65	1.35	0.3367	13	463.06
3. $\varphi(g) p(t)$	635.33	14.03	0.0006	28	438.41
4. $\varphi(t) p(\text{month})$	656.13	34.83	0.0000	36	436.58
5. $\varphi(g) p(\text{temp})$	695.31	74.01	0.0000	5	553.32
6. $\varphi(g) p(\text{rain} - 1)$	706.32	85.02	0.0000	5	564.33
7. $\varphi(g) p(\text{rain})$	722.06	100.76	0.0000	5	580.06
8. $\varphi(g) p(\text{temp} - 1)$	722.38	101.08	0.0000	5	580.39
9. $\varphi(g) p(g)$	723.26	101.97	0.0000	6	579.15
10. $\varphi(g) p(g*t)$	743.46	122.16	0.0000	78	357.96
11. $\varphi(t) p(g*t)$	852.33	231.03	0.0000	99	334.07
12. $\varphi(g*t) p(t)$	894.55	273.25	0.0000	97	391.18
13. $\varphi(g*t) p(g)$	905.03	283.73	0.0000	78	519.53
14. $\varphi(g*t) p(g*t)$	1507.70	886.40	0.0000	147	318.64

TABLE 2. Apparent survival estimates with standard errors (SE), and 95% confidence intervals (CI) for *Bufo schneideri* and *B. rubescens* based on the best models (model 1) of Tables 1 and 3.

	Monthly apparent survival	SE	Lower 95% CI	Upper 95% CI
<i>Bufo schneideri</i>				
Males	0.91	0.019	0.867	0.941
Females	0.83	0.084	0.600	0.938
1-yr juveniles	0.87	0.033	0.790	0.922
<i>Bufo rubescens</i>				
Males	0.88	0.022	0.830	0.918
Females	0.88	0.022	0.830	0.918

TABLE 3. Candidate models of annual apparent survival (φ) and annual recapture rate (p) for *Bufo schneideri*. AIC_c = Akaike's information criterion for small samples (lower values meaning better model fit); ΔAIC_c = difference between the AIC_c of the current and the best model (model 1); W_{AIC_c} = weight of fit for each model; K = number of estimated parameters. Subscripts: (g), group variation (juvenile, male, female); (t), time variation; (g*t), variation in both; and (.), the parameter is held constant.

Model	AIC_c	ΔAIC_c	W_{AIC_c}	K	Deviance
1. $\varphi(.) p(.)$	105.56	0.00	0.4096	2	15.23
2. $\varphi(.) p(t)$	107.28	1.72	0.1734	3	14.76
3. $\varphi(t) p(.)$	107.28	1.72	0.1734	3	14.76
4. $\varphi(t) p(t)$	107.28	1.72	0.1734	3	14.76
5. $\varphi(g) p(.)$	109.87	4.31	0.0474	4	15.09
6. $\varphi(g) p(t)$	111.74	6.18	0.0186	5	14.64
7. $\varphi(g*t) p(t)$	116.21	10.65	0.0020	8	11.66
8. $\varphi(t) p(g*t)$	117.37	11.81	0.0011	8	12.82
9. $\varphi(g*t) p(g)$	118.49	12.93	0.0006	9	11.29
10. $\varphi(g) p(g*t)$	119.25	13.69	0.0004	9	12.05
11. $\varphi(g*t) p(g*t)$	121.23	15.67	0.0002	10	11.29

TABLE 4. Candidate models of monthly apparent survival (ϕ) and monthly recapture rate (p) for *Bufo rubescens*. AIC_c = Akaike's information criterion for small samples (lower values meaning better model fit); ΔAIC_c = difference between the AIC_c of the current and the best model (model 1); W_{AICw} = weight of fit for each model; K = number of estimated parameters. Subscripts: (g), group variation (male, female); (t), time variation; (g*t), variation in both; (rain) and (temp), variation in rainfall and average temperature of the current month; (rain-1) and (temp-1), variation in rainfall and average temperature of the previous month; (month), monthly variation; and (.), the parameter is held constant.

Model	AIC_c	ΔAIC_c	W_{AICw}	K	Deviance
1. $\phi(.) p(\text{rain-1*temp-1})$	359.09	0.00	0.9703	5	221.99
2. $\phi(.) p(\text{rain-1})$	366.20	7.11	0.0278	3	233.39
3. $\phi(g) p(\text{rain-1*temp-1})$	372.07	12.98	0.0015	6	232.77
4. $\phi(.) p(\text{month})$	374.29	15.20	0.0005	13	218.58
5. $\phi(.) p(t)$	383.92	24.83	0.0000	26	191.92
6. $\phi(g) p(t)$	386.88	27.78	0.0000	27	191.71
7. $\phi(.) p(\text{rain})$	388.27	29.17	0.0000	3	255.45
8. $\phi(.) p(\text{temp-1})$	401.24	42.15	0.0000	3	268.43
9. $\phi(.) p(\text{temp})$	429.88	70.79	0.0000	3	297.07
10. $\phi(g) p(g)$	431.69	72.60	0.0000	4	296.75
11. $\phi(g) p(g*t)$	468.59	109.50	0.0000	52	168.19
12. $\phi(g*t) p(g)$	555.96	196.87	0.0000	52	255.56
13. $\phi(t) p(g*t)$	611.38	252.28	0.0000	73	152.47
14. $\phi(g*t) p(t)$	616.19	257.10	0.0000	73	157.29
15. $\phi(g*t) p(g*t)$	1054.90	695.81	0.00000	98	144.27

FIGURE LEGENDS

Figure 1. Monthly rainfall (dashed line) and average temperature (continuous line) in Distrito Federal, Brazil, between October 2004 and November 2006. The gray area indicates the dry period (Source: INMET).

Figure 2. Monthly recapture (top) and population size (bottom) estimates with standard errors of *Bufo schneideri* from November 2004 to November 2006. Black bars represent the reproductive period of this species.

Figure 3. Monthly recapture (top) and population size (bottom) estimates and standard errors of *Bufo rubescens* from November 2004 to November 2006. Black bars represent the reproductive period of this species.

