

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA "JÚLIO DE MESQUITA FILHO" INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS – RIO CLARO



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE

MODELAGEM HIERÁRQUICA BAYESIANA DE COMUNIDADES DE ANFÍBIOS E DE SEU FUNGO PATOGÊNICO (*Batrachochytrium dendrobatidis*) EM RIACHOS DA MATA ATLÂNTICA

JOSÉ WAGNER RIBEIRO JUNIOR

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Biodiversidade.

Julho - 2018

JOSÉ WAGNER RIBEIRO JUNIOR

MODELAGEM HIERÁRQUICA BAYESIANA DE COMUNIDADES DE ANFÍBIOS E DE SEU FUNGO PATOGÊNICO (*Batrachochytrium dendrobatidis*) EM RIACHOS DA MATA ATLÂNTICA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Biodiversidade.

Orientador: Prof. Dr. Tadeu de Siqueira Barros

Rio Claro – SP

597.6 Ribeiro Junior, José Wagner
R484m Modelagem hierárquica Bayesiana de comunidades de anfíbios e seu fungo patogênico (Batrachochytrium dendrobatidis) em riachos da Mata Atlântica / José Wagner
Ribeiro Junior. - Rio Claro, 2018
116 f. : il., figs., gráfs., tabs., mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro Orientador: Tadeu de Siqueira Barros

1. Anfíbio. 2. Mata Atlântica. 3. Batrachochytrium dendrobatidis. 4. Paisagem. 5. Detecção imperfeita. I. Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI - Biblioteca da UNESP Campus de Rio Claro/SP - Ana Paula Santulo C. de Medeiros / CRB 8/7336

ERRATA

Ribeiro Junior, J. W. Modelagem hierárquica Bayesiana de comunidades de anfíbios e seu fungo patogênico (*Batrachochytrium dendrobatidis*) em riachos da Mata Atlântica. 2018. 116 p. Tese (Doutorado em Ecologia e Biodiversidade) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2018.

Incluir errata nos Agradecimentos (página 4).

Onde se lê: "Agradeço a Bolsa de Doutorado concedida pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), processo nº 2014/07113-8. Igualmente agradeço a Bolsa Estágio de Pesquisa no Exterior (BEPE) que me permitiu estabelecer parcerias importantes para confecção dessa tese, processo nº 2016/07469-2, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP)."

Leia-se: "Agradeço a'Bolsa de Doutorado concedida pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) e Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) no âmbito do Convênio FAPESP/CAPES: processo nº 2014/07113-8, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP). Igualmente agradeço a Bolsa Estágio de Pesquisa no Exterior (BEPE) que me permitiu estabelecer parcerias importantes para confecção da tese: processo nº 2016/07469-2, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP). O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior-Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001."

Orientador Aprovado "Ad Referendum" do Conselho

18

Dr. Tadeu de Siqueira Barros Coordenador

assinatura do aluno(a)

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA



Câmpus de Rio Claro



CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: MODELAGEM HIERÁRQUICA BAYESIANA DE COMUNIDADES DE ANFÍBIOS E DE SEU FUNGO PATOGÊNICO (Batrachochytrium dendrobatidis) EM RIACHOS DA MATA ATLÂNTICA

AUTOR: JOSÉ WAGNER RIBEIRO JUNIOR ORIENTADOR: TADEU DE SIQUEIRA BARROS

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE, área: BIODIVERSIDADE pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. TADEU DE SIQUEIRA BARROS Departamento de Ecología / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

Prof. Dr. FERNANDO RODRIGUES DA SILVA Departamento de Ciências Ambientais / Universidade Federal de São Carlos - Campus de Sorocaba / SP

Priscila bornes de towerd Silver

Profa. Dra. PRISCILA LEMES DE AZEVEDO SILVA Pós Doutoranda do Departamento de Zoologia / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

Jn.S

Prof. Dr. VICTOR SATORU SAITO Departamento de Ciências Ambientais / Universidade Federal de São Carlos - SP

Prof. Dr. LUIS CESAR SCHIESARI Departamento de Gestão Ambiental / Universidade de São Paulo - SP

Rio Claro, 20 de julho de 2018

Instituto de Biociências - Câmpus de Rio Claro -Avenida 24-A, n. 1515, 13506900, Rio Claro - São Paulo http://www.rc.unesp.brCNPJ: 48.031.918/0018-72.

Dedico esta tese de doutoramento para meus queridos pais Cacilda Pina Ribeiro e José W. Ribeiro que me apoiaram incondicionalmente durante a minha jornada, e aos meus avós Elvira, Bertinho, Rosa e Miguel pelos bons valores ensinados e o carinho que me deram. Vocês são meus heróis.

AGRADECIMENTOS

Sonho que se sonha só. É só um sonho que se sonha só. Mas sonho que se sonha junto é realidade (Raul Seixas).

Meus mais sinceros agradecimentos e reconhecimento ao meu orientador Tadeu (Prof. Dr. Tadeu Siqueira). Agradeço por estar sempre de portas abertas, por incentivar as minhas ideias e pesquisa, pelas discussões que me fizeram crescer muito, por me ajudar a desenvolver minhas habilidades de escrita científica e por todo apoio. Divido com você todos os méritos desse doutorado. Você é um excelente pesquisador e orientador. Muito obrigado!

I am very grateful to Prof. Dr. Elise F. Zipkin for receiving me at her lab in Michigan for the research internship abroad for a year. Elise has helped me a lot to develop my skills with hierarchical models and scientific write. Thanks Elise for the partnership.

Agradeço ao Gui Becker (Prof. Dr. Guilherme Becker) pela colaboração em várias fases do meu doutorado, por participar da qualificação, revisar pedido de financiamento, pela parceria com o capítulo do *Bd*, pelas reuniões por Skype e pela revisão do meu primeiro artigo. Obrigado Gui.

Sou muito grato ao Miltinho (Prof. Dr. Milton C. Ribeiro) pela colaboração e fornecimento dos dispositivos de gravação acústica (Song Meter 3) usados durante a amostragem dos anuros.

Agradeço ao Prof. Dr. Célio F. B. Haddad por receber os espécimes coletados em sua coleção, pelo auxílio nas identificações dos anfíbios, por ceder arquivos digitais de vocalização e pela parceria no capítulo do *Bd*.

Agradeço ao Prof. Dr. Luís Felipe de Toledo por auxiliar com o qPCR, por ceder gravações de anfíbios da Fonoteca Neotropical Jacques Vielliard e pela parceria no capítulo sobre o *Bd*.

Agradeço ao Prof. Dr. Fernando Rodrigues da Silva pela participação na minha qualificação e pelos ótimos questionamentos e sugestões.

Obrigado aos Professores Dra. Lilian Casatti e Dr. Fabio O. Roque por gentilmente revisarem um pedido de auxílio da Rufford Foundation.

Ao meu grande amigo e pesquisador Gabriel L. Brejão (Sapão) por estar presente em praticamente todas as fases do meu doutorado. Muito obrigado por tudo Sapão.

Um enorme obrigado aos amigos e colegas que disponibilizaram parte do seu tempo para me acompanhar na fase de campo. Vocês tornaram a árdua tarefa de acessar os riachos da Mata Atlântica um pouco mais agradável. Muito obrigado aos incansáveis Neliton Lara (Larik), Bruna P. de Azevedo (Siga Bem), Juan Domini (Bonsai), Ricardo Brassaloti (Hadija), Carlos Sanches (Carlinhos), Maurício Tassoni-Filho (Prisionêro), Felipe Frigeri (K-broxa), Ricieri Cioci, Victor Saito, Amanda Oliveira (Triler), Rafael Alves (Urucum), Julia Castro e Danielle Petsch.

Deixo o meu mais profundo agradecimento e admiração aos meus colegas de laboratório (Victor, Edineusa e Neliton) que sempre foram gentis e me ajudaram no que precisei. Agradeço também todos os amigos e colegas pelas discussões sobre meu projeto, especialmente Cristiane Millán, Ricardo Brassaloti, Raul Pereira, Maurício Vancine, Larissa Sugai e Carol Carvalho. Meus sinceros agradecimentos e reconhecimento pelo apoio prestado por todos os docentes, funcionários e discentes do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biodiversidade do Instituto de Biociências da UNESP-RC.

Agradeço a Mariana L. Lyra e Andréa Mesquita por me ensinarem a extrair e amplificar o DNA dos *swab*, e Carol Lambertini por me auxiliar com o qPCR.

Obrigado aos colegas pesquisadores (João Giovanelli, Fábio de Sá, Carlos Henrique Nunes-de-Almeida, Leo Ramos Malagoli, Julio Cesar Costa e Larissa Sugai) que disponibilizaram algum tempo para escutar as gravações e me auxiliaram nas identificações dos cantos.

Thanks to all my colleagues at the Zipkin Lab (Alex, Alli, Christie, Grace, Sarah, Matt and Sam) for all your cooperation, help, and especially for being patient with me. Thanks folks!

Agradeço a Bolsa de Doutorado concedida pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), processo nº 2014/07113-8. Igualmente agradeço a Bolsa Estágio de Pesquisa no Exterior (BEPE) que me permitiu estabelecer parcerias importantes para confecção dessa tese, processo nº 2016/07469-2, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP).

Muito obrigado a todos os proprietários de terra e agricultores que gentilmente permitiram que eu conduzisse minha pesquisa em suas propriedades. Agradeço também ao suporte dado

pelo Instituto Manacá e todos seus membros (representados nos nomes de Mariana Landis e Pietro Scarascia) que me permitiram amostrar na Fazenda Elguero. Meu forte reconhecimento ao apoio prestado pelos funcionários do Parque Estadual Carlos Botelho.

Aquele agradecimento especial aos amigos que sempre fizeram a minha caminhada mais feliz e prazerosa (mesmo que muitas vezes de longe).

Muito obrigado Neliton (Larik) e Juliana (Banderas) por todos os ótimos momentos que passamos dividindo a casa em Piracicaba e por compartilharem a maioria dos momentos que passei desde que entrei no doutorado. Valeu pela paciência e os ouvidos.

Agradeço a Siga (Bruna P. de Azevedo), esse ser humaninho lindo, que apareceu em minha vida durante meu doutorado e desde então tem me apoiado em tudo. Muito obrigado Siga pelo companheirismo, paciência, amor, carinho, ajuda no campo, revisões de textos, etc. Como foi importante sua companhia durante essa jornada.

Obrigado a todos meus familiares por sempre me apoiarem, vocês me fortalecem. Somos uma família incrível.

Agradeço as pessoas mais especiais do mundo (PAI, MÃE E IRMÃ) pelo apoio incondicional em todos os momentos da vida. Como foi importante saber que eu podia buscar meus sonhos sem medo, pois vocês estariam sempre à disposição caso precisasse de ajuda. Sou muito grato por tudo, essa tese é um pouquinho de vocês também. "E com o carimbo positivo da ciência que aprova e classifica. O que é que a ciência tem? Tem lápis de calcular. Que é mais que a ciência tem? Borracha pra depois apagar."

Todo mundo explica - Raul Seixas

"It takes sixty-five thousand errors before you are qualified to make a rocket."

Wernher von Braun

Art. 225. Todos têm direito ao meio ambiente ecologicamente equilibrado, (...) impondo-se ao poder público e à coletividade o dever de defendê-lo e preservá-lo para as presentes e futuras gerações.

§ 1° VII - proteger a fauna e a flora, vedadas, na forma da lei, as práticas que coloquem em risco sua função ecológica, provoquem a extinção de espécies ou submetam os animais a crueldade.

Constituição da República Federativa do Brasil, 1988

RESUMO

A Mata Atlântica brasileira se encontra altamente fragmentada e conta com menos de 15% da sua cobertura original, todavia, essas florestas ainda abrigam uma das maiores diversidades de anfíbios com alta proporção de espécies endêmicas e raras. As espécies enfrentam diversas ameaças como perda de habitat e doenças infecciosas nesse bioma. Dessa forma, é alto o interesse para entender como os anfíbios estão distribuídos na paisagem e respondem aos gradientes ambientais. Neste trabalho, nós usamos modelagem hierárquica bayesiana para investigar a probabilidade de ocorrência das espécies e comunidades de anfíbios e de seu fungo patogênico (Batrachochytrium dendrobatidis, Bd) em riachos da Mata Atlântica. No primeiro capítulo, nós investigamos como as espécies e comunidades de anfíbios respondem as covariáveis da paisagem (i.e., cobertura florestal nativa, agricultura, área da microbacia, densidade de riachos e inclinação do terreno), enquanto consideramos a detecção imperfeita das espécies. Nossos resultados demonstraram que a probabilidade de ocupação ao nível de comunidade foi positivamente relacionada com a cobertura florestal ao redor dos riachos (buffer 200 m), enquanto a agricultura teve um efeito negativo. Além disso, nossos resultados enfatizaram que a probabilidade de ocorrência ao nível de comunidade é maior em zonas ripárias de riachos menores com topografia mais plana, embora algumas espécies mostraram uma associação com riachos maiores. No segundo capítulo, nós avaliamos a contribuição relativa das variáveis locais do riacho, da bacia hidrográfica e de variáveis espaciais sobre a ocorrência dos anfíbios associados a riachos através de Modelagem Hierárquica de Comunidades de Espécies (MHCE). Nesse capítulo, nós consideramos a estrutura espacial hierárquica do sistema estudado e testamos quatro modelos representando possíveis vias de dispersão (i.e., dispersão terrestre, dispersão através do curso d'água e dispersão pelas duas vias). As comunidades de anfíbios estiveram principalmente relacionadas aos fatores locais do riacho e às características da bacia de drenagem, e essas relações foram mediadas pelos atributos das espécies. Encontramos baixo suporte ao papel da dispersão limitada ou excessiva influenciando a distribuição das espécies em nosso estudo. No último capítulo, nós avaliamos como a probabilidade de ocupação e detecção do fungo *B. dendrobatidis*, está relacionada com variáveis abiótica e bióticas. Nossas principais descobertas foram que a proporção de riachos da Mata Atlântica abrigando anfíbios infectados por Bd é alta (estimativa média = 75% dos riachos). Não contabilizar a falha de detectar o Bd subestima o número de riachos com animais infectados. A probabilidade de os riachos abrigarem anfíbios infectados por Bd foi positivamente relacionada com a densidade de riachos e inversamente relacionada com diversidade de anfíbios. Espécies reprodutoras terrestres demonstram maior prevalência de *Bd*. A cobertura florestal é positivamente relacionada com a prevalência de *Bd*, portanto a probabilidade de detectar o patógeno é maior em áreas mais prístinas.

ABSTRACT

The Atlantic Forest is highly fragmented with less than 15% of its original cover remaining, however these fragmented forests harbour one of the most diverse amphibian communities with high proportion of endemic and rare species. The amphibians face many threats in this biome, such as habitat loss and infectious diseases. Thus, there is a high interested on understanding how the amphibians respond to the environmental gradients and how they are distributed on the landscape. Here, we used Bayesian hierarchical model to study the occurrence probability of amphibian species and communities and its pathogenic fungus (Batrachochytrium dendrobatidis, Bd) on Atlantic Forest streams. On the first chapter we assessed both species- and community-level responses of amphibians to important landscapescale characteristics (*i.e.*, forest cover, agriculture, catchment area, stream density, and slope). Our results showed that mean occupancy probability at the community level was positively related with the forest cover around the streams (buffer 200 m), while the agriculture had a negative effect. Furthermore, our results emphasized that many amphibian species have the highest occurrence probabilities in riparian zones with small catchment area within flat landscapes, although some species were associated with wider streams. On the second chapter, we evaluate the relative contribution of both stream and watershed-level characteristics, and the spatial component on the occurrence of stream-dwelling amphibians through Hierarchical Modelling of Species Communities (HMSC). We considered the hierarchical spatial structure of the studied system to test four models representing different dispersion ways (terrestrial, watercourse and both ways). Amphibians communities were related with both local and watershed-scale characteristics that were mediated by species traits. There was low support of relationship between the spatial component (i.e., dispersal limitation and mass effects) and species distribution in our study. On the last chapter, we evaluated how the occupancy and detection probabilities of the fungus *B. dendrobatidis* is related with biotic and abiotic variables. Our mains findings showed a high proportion of Atlantic Forest streams harbouring amphibians infected by Bd (mean = 75% of streams). Not accounting for imperfect detection underestimated the number of streams with infected animals. Occupancy probability of Bd was positively related with stream density and inversely related with amphibians diversity. Terrestrialbreeding species had a higher prevalence of Bd, thereafter. The forest cover is positively related with *Bd* prevalence; therefore, the detection probability of pathogen is higher in pristine areas.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1.1 – Principais ameaças enfrentadas pelas populações de anfíbios ao longo do globo. A perda de habitat e doenças infecciosas são responsáveis por aproximadamente 79% dos declínios populacionais dos anfíbios em ambientes terrestres e de água doce (aproximadamente 51% está relacionado a perda de habitat e 26% com doenças infecciosas). Fonte: Living Planet Figura 2.1 – Map of land cover types and locations of 50 headwater streams that were surveyed for amphibians in São Paulo state, southeastern Brazil (latitude 23° 59.710 - 24° 8.106 S; Figura 2.2 – The estimated number of amphibian species in our sampling region in Brazil's Atlantic Forest. Solid blue line represents estimated mean richness (51 species), blue dotted lines represent the 95% credible interval (38-79 species), and the red long dashed represents the Figura 2.3 – Estimated beta coefficients for community-level mean occurrence probabilities (posterior means with 95% and 50% Bayesian credible intervals) in Brazil's Atlantic Forest streams. Black bars show relationships in which the 50% credible intervals (CI) overlap zero, gray bars indicate that the 50% CI does not overlap zero but the 95% CI does, and bright red Figura 2.4 – Species-level mean occurrence probabilities (posterior means with 95% and 50%) Bayesian credible intervals for each site-specific covariate) in Brazil's Atlantic Forest streams. Black bars show relationships in which the 50% credible intervals (CI) overlap zero, gray bars indicate that the 50% CI does not overlap zero but the 95% CI does, and bright red bars indicate that the 95% CI does not overlap zero. The round brackets are the number of occasions each Figura 2.5 – Relationships between survey date and estimated community-level detection probability (with shaded 95% credible intervals) for the two survey methods: Standardized Acoustic and Visual Transect Sampling (SAVTS; active approach; light gray), and Automated Acoustic Recorders (AAR; passive approach; dark gray)......42 Figura 3.1 - a) Mapa com os 50 riachos amostrados e a cobertura do solo na região do estudo, sudeste do Brasil. As linhas tracejadas pretas representam as bacias. b) representação de uma bacia com 5 pontos amostrais com as microbacias delineadas para cada um dos riachos

Figura 3.2 - Partição da variância explicada dos preditores lineares do modelo (Lij). A variância foi particionada variáveis ambientais associadas aos riachos (47,7%) e microbacia (44,9%; componente fixo; LijF) e componente aleatório (7,4%; LijR). APLALB = Aplastodiscus albosignatus; BOACAI = Boana caipora; BOKCIR = Bokermannohyla circumdata; BOKHYL = Bokermannohyla hylax; CROCAR = Crossodactylus caramaschii; HYLCAR = Hylodes cardosoi; HYLLAT = Hylodes gr. lateristrigatus; OLOBRI = Ololygon brieni; PHACOC; Phasmahyla cochranae; VITURA = Vitreorana uranoscopa......64 Figura 3.3 – Efeito dos coeficientes da regressão padronizados em cada espécie. APLALB = Aplastodiscus albosignatus; BOACAI = Boana caipora; BOACUR = Bokermannohyla circumdata; BOKHYL = Bokermannohyla hylax; CROCAR = Crossodactylus caramaschii; HYLCAR = Hylodes cardosoi; HYLLAT = Hylodes gr. lateristrigatus; OLOBRI = Ololygon Figura 3.4 – Relação dos atributos ecológicos das espécies com as covariáveis ambientais...67 **Figura 3.5** – Gráfico com a distribuição de probabilidade a posteriori do parâmetro ρ que indica correlação filogenética. Linha vertical tracejada indica a estimativa média das posteriores do parâmetro (0,64), enquanto que as linhas verticais pontilhadas indicam o intervalo de Figura 4.1 – Study area with 49 sampling sites in the Atlantic Forest, southeastern, Brazil..80 Figura 4.2 – Histogram of posterior distribution of sampled sites occupied by *Bd* infected frogs in Atlantic Forest streams. Vertical dotted line describes the number of sampling sites at which Bd was detected (26 sites), dashed line shows posterior mean (37.5 sites), and two-dash lines Figura 4.3 – Response of occupancy probability rate of *Bd* to stream density (length of stream network (m) within a buffer), forest cover (%), and amphibian species richness (number of Figura 4.4 – Density plot of the posterior distribution for *Bd* infection prevalence (detection probability p) for Aquatic Index groups in Atlantic Forest streams. Terrestrial species with terrestrial eggs (AI-0); arboreal species with an aquatic larval (AI-1); terrestrial species with Figura 4.5 – Predicted number of amphibians required to be 95% certain to collect a positive sample in a stream when Bd is present for the three aquatic index groups in two distinct natural forest cover: left panel is a sampling site with 30% of natural forest cover and right panel a sampling site with 100% of natural forest cover. The dashed lines represent the 95% probability

of detect *Bd* when it is present in a stream. We made the predictions using a binomial argument:

LISTA DE TABELAS

Tabela 2.1 - Correlation matrix (Kendall's tau coefficient) of the landscape covariates retained Tabela 2.2 – Estimated mean, standard deviation (SD), and 95% credible intervals (lower limit = CI-2.5%, and upper limit = CI-97.5%) for occurrence probabilities at species-level in 50 independent headwater streams in the Brazil's Atlantic Forest. Reproduction = the main reproduction habitat of species; Phyto = species associated with phytotelmata (e.g., bromeliad, bamboo); Non-aq = amphibians with terrestrial development. Habitat represents species forest Tabela 2.3 – Estimated mean, standard deviation (SD), and 95% credible intervals (CI) for the community-level mean covariate effects on occupancy and detection models......35 Tabela 2.4 - Estimated means, and 95% credible intervals (reported with brackets) for covariate effects on amphibian occupancy probabilities at species-level in 50 independent Tabela 2.5 - Estimated means, and 95% credible intervals (reported with brackets) for covariate effects on amphibian detection probabilities at species-level in 50 independent headwater streams in the Brazil's Atlantic Forest. Date-Ln = linear effect of Julian date; Date-Tabela 2.6 – Estimated mean, standard deviation (SD), and 95% credible intervals (lower limit = CI-2.5%, and upper limit = CI-97.5%) for detection probabilities using active (SAVTS) and passive (AAR) methods at species-level in 50 independent headwater streams in the Brazil's Tabela 3.1 - Atributos das espécies de anfíbios associados aos riachos de Mata Atlântica Tabela 3.2 – Partição da variância explicada separada para cada uma das covariáveis ambientais preditoras (componente fixo) e pelo componente aleatório. APLALB = Aplastodiscus albosignatus; BOACAI = Boana caipora; BOKCIR = Bokermannohyla *circumdata*; BOKHYL = *Bokermannohyla hylax*; CROCAR = *Crossodactylus caramaschii*; HYLCAR = Hylodes cardosoi; HYLLAT = Hylodes gr. lateristrigatus; OLOBRI = Ololygon brieni; PHACOC; Phasmahyla cochranae; VITURA = Vitreorana uranoscopa. D de Tjur = coeficiente de discriminação D de Tjur......65

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO	15			
2.	EFFECTS OF AGRICULTURE AND TOPOGRAPHY ON TROPICAL AMPHIBIAN	N			
SI	PECIES AND COMMUNITIES	20			
	2.1 ABSTRACT	21			
	2.2 INTRODUCTION	22			
	2.3 METHODS	25			
	2.4 RESULTS	32			
	2.5 DISCUSSION	48			
3.	ANFÍBIOS ASSOCIADOS A RIACHOS DE MATA ATLÂNTICA RESPONDEM AC)S			
Fl	LTROS AMBIENTAIS LOCAIS E DA BACIA DE DRENAGEM	52			
	3.1 RESUMO	53			
	3.2 INTRODUÇÃO	54			
	3.3 MÉTODOS	57			
	3.4 RESULTADOS	63			
	3.5 DISCUSSÃO	68			
4.	ASSESSING INFECTION RISK IN TROPICAL AMPHIBIANS WHILE ACCOUNT	ING			
FC	OR IMPERFECT DETECTION OF BATRACHOCHYTRIUM DENDROBATIDIS	74			
	4.1 ABSTRACT	75			
	4.2 INTRODUCTION	76			
	4.3 METHODS	79			
	4.4 RESULTS	83			
	4.5 DISCUSSION	87			
5.	CONCLUSÃO	91			
R	REFERÊNCIAS				
A	APÊNDICES				

1. INTRODUÇÃO

O atual crescimento populacional humano e aceleração socioeconômica é responsável por mudanças significantes no globo terrestre. O crescimento populacional aumenta as demandas por áreas agriculturáveis, cidades, malhas viárias, entre outras coisas que conduzem ameaças a fauna silvestre ao redor do globo, como mudanças da cobertura natural da terra, disseminação de doenças infecciosas para os animais silvestres, sobre-exploração, poluição dos ambientes e mudanças climáticas. Esse período de acelerada mudança da terra causada pelo ser humano (conhecida como Antropoceno) tem como uma das principais consequências uma acelerada perda de biodiversidade, que vem ocorrendo em taxas muitas vezes maiores do que os registros históricos (ALROY, 2015; CEBALLOS et al., 2015). A União Internacional para a Conservação da Natureza (*i.e.*, International Union for Conservation of Nature - IUCN) vem avaliando o estado de conservação de mais de 90.000 espécies e coloca os anfíbios entre um dos grupos sob maior grau de ameaça, sendo este o grupo de vertebrados mais ameaçado (IUCN, 2017). As seis principais ameaças que os anfíbios enfrentam são: perda de habitat, doenças infecciosas, espécies invasoras, sobre-exploração, poluição e mudanças climáticas (Figura 1.1; COLLINS; CRUMP, 2009; IUCN, 2017).





Os anfíbios são um grupo com ciclo de vida complexo ocupando tanto habitat aquático quanto o terrestre, o que faz deles especialmente vulneráveis as mudanças na paisagem. Apesar de serem afetados por diferentes tipos de ameaças (Figura 1.1), a perda de habitat (i.e., desmatamentos, fragmentação, quebra de habitats terrestre e aquático) é de longe a principal ameaça que os anfíbios enfrentam (BECKER et al., 2007; COLLINS; CRUMP, 2009; STUART et al., 2004). Entretanto, nem todas as espécies respondem negativamente a perda de habitat, sendo que algumas espécies inclusive se beneficiam da mudança do habitat, como por exemplo transformação de habitats florestais para habitats estruturalmente menos complexos como áreas de agricultura (MENDENHALL et al., 2014, 2016). O tipo de matriz (i.e., cobertura de vegetação não natural) que circunda os habitats florestais pode influenciar diferentemente as espécies. Por exemplo, para espécies especialistas em floresta, a matriz geralmente é um ambiente de baixa permeabilidade para dispersão, afetando a persistência das populações dentro dos fragmentos florestais, enquanto que para espécies generalistas, a matriz pode beneficiar suas ocorrências (DRISCOLL et al., 2013; POPESCU; HUNTER, 2011; PREVEDELLO; VIEIRA, 2010). Para espécies especialistas em floresta o efeito da matriz sobre as comunidades deve aumentar com aumento de diferença de complexidade entre habitat florestal e a matriz. Por exemplo, áreas abertas de agricultura como pastagens devem ter um impacto maior nas espécies, enquanto que áreas de silvicultura (florestas plantadas) podem ser menos impactantes por apresentarem uma estrutura mais estratificada verticalmente (POPESCU; HUNTER, 2011). Todavia, a cobertura do solo não é a o único fator que pode afetar a distribuição das espécies e estruturar as comunidades. Características da paisagem que facilitam a dispersão das espécies (e.g., conectividade de habitats reprodutivos), que dificultam o movimento das espécies (e.g., topografia), ou que estejam relacionadas com micro-habitats aquáticos como área da microbacia também devem ser importantes características que afetam a probabilidade uma espécie ocorrer em um determinado local.

Entre os anfibios, espécies que se reproduzem em riachos (a partir daqui chamadas de anfibios associados a riachos) de região montanhosas são consideradas ecologicamente mais especializadas e sensíveis a atividades humanas na paisagem (ETEROVICK et al., 2005; HERO; GASCON; MAGNUSSON, 1998; LIPS; REEVE; WITTERS, 2003). Por viverem em um ambiente naturalmente hierárquico, os anfibios associados a riachos apresentam desafios extras em estudos ecológicos, mas também podem ser considerados um bom modelo para entendimento de como os fatores abióticos em diferentes escalas espaciais estruturam essas

comunidades, pois as espécies desse grupo podem responder as características locais do segmento do canal (ligados ao habitat reprodutivo) e as características da bacia de drenagem. Ainda existe muita discussão se as respostas dessas espécies e o grau de ameaça delas estão relacionados com seus atributos ecológicos (HERO; GASCON; MAGNUSSON, 1998; LIPS; REEVE; WITTERS, 2003; RIPPLE et al., 2017). Adicionalmente, a dispersão é um processo importante que pode agir juntamente com os requerimentos ambientais das espécies moldando suas distribuições. Por exemplo, se as espécies tiverem alta taxa de dispersão é esperado que ocorra homogeneização da biodiversidade, pois indivíduos vão conseguir ocupar ambientes sub ótimos (i.e., efeito de massa). Por outro lado, se houver taxa de dispersão baixa as espécies podem deixar de ocorrer em ambientes favoráveis por simplesmente não chegarem até essas áreas (*i.e.*, limitação de dispersão; DURÃES et al., 2016; LEIBOLD et al., 2004; WINEGARDNER et al., 2012). Em sistemas lóticos, como rios e riachos, os anfíbios podem apresentar múltiplas vias de dispersão como por via terrestre e através do curso d'água (GRANT et al., 2010). Sendo assim, o componente espacial que represente a dispersão das espécies em modelos estatísticos pode capturar essas diferentes vias. Portanto. considerar concomitantemente a influência dos fatores abióticos locais e da paisagem, e diferentes componentes espaciais (e.g., terrestre linear e dentro das bacias hidrográficas) pode trazer entendimentos mais amplos dos fatores que influenciam a distribuição dessas espécies.

Além da perda de habitat, uma segunda ameaça aos anfibios vem ganhando destaque e preocupando os pesquisadores nas últimas quatro décadas (COLLINS; CRUMP, 2009; FISHER et al., 2012; SKERRATT et al., 2007), as doenças emergentes como a causada pelo fungo *Batrachochytrium dendrobatidis* (*Bd*; considerada a segunda maior ameaça para os anfibios; Figura 1.1). O *Bd* é capaz de levar populações ao declínio mesmo em ambientes prístinos e é apontado como o principal agente conduzindo declínios populacionais e extinções de espécies de anfibios nesses ambientes (BERGER et al., 2016; COLLINS; CRUMP, 2009; DIRENZO et al., 2017; SKERRATT et al., 2007). Na Mata Atlântica, declínios e extinções de anfibios foram associados com o ressurgimento espaço-temporal do *Bd* iniciado no fim da década 70 (CARVALHO; BECKER; TOLEDO, 2017) e os anfibios desse bioma vem convivendo com o esse fungo desde pelo menos o fim do século XIX (RODRIGUEZ et al., 2014). Devido a possibilidade de mudanças na patogenicidade e/ou vulnerabilidade dos hospedeiros dispararem novos declínios populacionais e extirpações de espécies de anfibios na Mata Atlântica do Brasil, é imperativo entender qual o papel de fatores abióticos e bióticos na ocorrência do *Bd*.

A Mata Atlântica do Brasil foi reduzida para menos de 15% de sua cobertura original e grande parte dos remanescentes florestais é formada por pequenos fragmentos (RIBEIRO et al., 2009). Todavia, essas florestas remanescentes ainda abrigam uma grande diversidade de anfibios com alta proporção de espécies endêmicas e raras (HADDAD et al., 2013; JENKINS; PIMM; JOPPA, 2013; VILLALOBOS et al., 2013). Portanto é de grande interesse entender como os anfibios associados a esse bioma estão distribuídos e qual o papel dos gradientes ambientais influenciando essas espécies e comunidades. Por abrigar muitas espécies raras, estudos interessados em investigar a resposta dessas espécies aos gradientes ambientais devem se beneficiar de uma abordagem estatística que permita investigar a resposta das comunidades como um todo, ao mesmo tempo que acessa a resposta de cada espécie incluindo as raras, além de conseguir avaliar possíveis fatores de confusão causados pelo processo amostral. Por exemplo, a IUCN relata que a perereca-de-vidro (*Vitreorana eurygnatha*), uma espécie habitante de riachos da Mata Atlântica, parece estar enfrentando declínios em algumas áreas, mas que esses declínios podem ser apenas reflexo do processo amostral (GARCIA; PIMENTA, 2010).

Modelagem hierárquica bayesiana é uma abordagem flexível que permite incorporar vários níveis de complexidade do estudo, incluindo hierarquias do desenho amostral, e separar efeitos que podem se confundir (KÉRY; ROYLE, 2015; KÉRY; SCHAUB, 2012; OVASKAINEN; KNEGT; DELGADO, 2016; ROYLE; DORAZIO, 2008). Por exemplo, a preocupação com problemas causados pela falha de detecção das espécies vem aumentado ao longo dos últimos 15 anos (KÉRY; SCHAUB, 2012; MACKENZIE et al., 2002; ROYLE; DORAZIO, 2008), principalmente pelo processo amostral poder enviesar as estimativas dos parâmetros ecológicos de interesse (e.g., ocorrência e abundância). Através de abordagem de modelagem hierárquica é possível especificar dois modelos: um para os parâmetros ecológicos que usualmente são de interesse primário (e.g., ocorrência e abundância), mas que não são diretamente observados e um segundo modelo para os dados observados que é relacionado ao parâmetro ecológico de interesse, mas é influenciado e distorcido pelo processo amostral (DORAZIO; ROYLE, 2005; KÉRY; ROYLE, 2015; MACKENZIE et al., 2002). Igualmente é possível utilizar todos os dados coletados para fazer inferências sobre as espécies raras; por exemplo conseguir fazer estimativa dos parâmetros para espécies que tenham sido encontradas em apenas um sítio amostral (KÉRY; ROYLE, 2015; OVASKAINEN et al., 2017). Sendo assim, essa abordagem pode auxiliar a compreender melhor como os anfíbios e seu fungo patogênico Bd estão distribuídos espacialmente, e desatar possíveis processos amostrais que possam enviesar os resultados.

Na presente tese nós utilizamos modelagem hierárquica bayesiana de comunidades de anfibios e de seu fungo patogênico (*Batrachochytrium dendrobatidis*) em riachos da Mata Atlântica. A tese está estruturada em três capítulos. I) No segundo capítulo, nós quantificamos as respostas das espécies e comunidades de anfibios a importantes características da paisagem (*i.e.*, cobertura florestal nativa, agricultura, área da microbacia, densidade de riachos e inclinação do terreno), enquanto contabilizamos a detecção imperfeita das espécies. II) No capítulo 3, nós avaliamos a contribuição relativa das variáveis locais do riacho, da bacia hidrográfica e de variáveis espaciais sobre a ocorrência dos anfibios associados a riachos através de Modelagem Hierárquica de Comunidades de Espécies (MHCE). Nesse capítulo, nós consideramos a estrutura hierárquica do sistema estudado e do nosso desenho amostral, e testamos quatro modelos representando possíveis vias de dispersão (*i.e.*, dispersão terrestre, dispersão através do curso d'água e dispersão pelas duas vias). III) No capítulo 4, nós utilizamos um modelo de ocupação que considera a detecção imperfeita de *Bd* para estabelecer ligações entre as variáveis ambientais, preditores biológicos e probabilidade de detecção e ocorrência do fungo patogênico.

2. EFFECTS OF AGRICULTURE AND TOPOGRAPHY ON TROPICAL AMPHIBIAN SPECIES AND COMMUNITIES

Ribeiro, J. W., Siqueira, T., Brejão, G. L., & Zipkin, E. F. (2018). Effects of agriculture and topography on tropical amphibian species and communities. Ecological Applications: https://doi.org/10.1002/eap.1741.

2.1 ABSTRACT

Habitat loss is the greatest threat to the persistence of forest-dependent amphibians, but it is not the only factor influencing species occurrences. The composition of the surrounding matrix, structure of stream networks, and topography are also important landscape characteristics influencing amphibian distributions. Tropical forests have high diversity and endemism of amphibians, but little is known about the specific responses of many of these species to landscape features. In this paper, we quantify the response of amphibian species and communities to landscape-scale characteristics in streams within the fragmented Brazilian Atlantic Forest. We surveyed amphibian communities during a rainy season in 50 independent stream segments using Standardized Acoustic and Visual Transect Sampling (active) and Automated Acoustic Recorders (passive) methods. We developed a hierarchical multi-species occupancy model to quantify the influence of landscape-scale characteristics (forest cover, agriculture, catchment area, stream density and slope) on amphibian occurrence probabilities while accounting for imperfect detection of species using the two survey methods. At the community level, we estimated an overall mean positive relationship between amphibian occurrence probabilities and forest cover, and a negative relationship with agriculture. Catchment area and slope were negatively related with amphibian community structure (95% credible interval [CI] did not overlap zero). The species-level relationships with landscape covariates were highly variable but showed similar patterns to those at the community-level. Species detection probabilities varied widely and were influenced by the sampling method. For most species, the active method resulted in higher detection probabilities than the passive approach. Our findings suggest that small streams and flat topography lead to higher amphibian occurrence probabilities for many species in Brazil's Atlantic Forest. Our results combined with land use and topographic maps can be used to make predictions of amphibian occurrences and distributions beyond our study area. Such projections can be useful to determine where to conduct future research and prioritize conservation efforts in human-modified landscapes.

2.2 INTRODUCTION

The conversion of native forest to human-modified landscapes reduces and fragments natural habitats and is a major driver of biodiversity loss at multiple scales (COLLINS; CRUMP, 2009; NEWBOLD et al., 2015). Native forest loss directly affects the characteristics of terrestrial and aquatic habitats by changing microclimate conditions and decreasing water quality and vegetation diversity (CLÉMENT et al., 2017; EWERS; BANKS-LEITE, 2013; MATOS et al., 2017). For example, forest areas act as buffers for the above-ground microclimate (EWERS; BANKS-LEITE, 2013) providing more stable habitats for terrestrial fauna. The amount of forest cover within a landscape is typically used as a proxy of habitat availability for forest specialist species (FAHRIG, 2013; QUESNELLE; LINDSAY; FAHRIG, 2015). As such, we might expect a direct decline of species abundance and richness with reductions in the proportion of forest fragments (ALMEIDA-GOMES; ROCHA, 2014; FAHRIG, 2013; QUESNELLE; LINDSAY; FAHRIG, 2013; QUESNELLE; LINDSAY; FAHRIG, 2015).

The composition of the surrounding matrix differentially influences species occurrences within forest fragments by affecting population persistence, intra- and inter-specific interactions, habitat connectivity, dispersal success, edging crossing, and movement behavior (DRISCOLL et al., 2013; POPESCU; HUNTER, 2011; PREVEDELLO; VIEIRA, 2010). For instance, open areas can be less permeable for forest specialist species than more vertically stratified uses, such as silviculture (POPESCU; HUNTER, 2011). Yet, landscape cover is not the only factor influencing species occurrence and abundance. Landscapes with dense stream networks may have higher local occurrences of aquatic and semiaquatic species because they increase habitat availability and connectivity between habitats (DURÃES et al., 2016; FICETOLA et al., 2011; FICETOLA; PADOA-SCHIOPPA; DE BERNARDI, 2009). Moreover, topographic features, such as slope, influence the movement of individuals (LOWE et al., 2006; WESTGATE; DRISCOLL; LINDENMAYER, 2012) and are linked with habitat characteristics such as soil composition, stream depth and width, and vegetation structure (ALLAN; CASTILLO, 2007; KINUPP; MAGNUSSON, 2005). These features can cause a gradient of habitat suitability, which influences the distribution of many species (KELLER et al., 2009; MENIN et al., 2007; PARRIS; MCCARTHY, 1999).

Amphibians have complex life cycles, occupying both aquatic and terrestrial habitats, making them especially vulnerable to habitat loss as compared to other terrestrial vertebrates

(COLLINS; CRUMP, 2009; HOFFMANN et al., 2010). Nearly one third of amphibian species are formally classified as threatened, with forest loss being the greatest threat to their persistence (IUCN, 2017). Deforestation affects forest specialist amphibians by directly causing habitat loss and indirectly decreasing habitat quality (FICETOLA et al., 2011; QUESNELLE; LINDSAY; FAHRIG, 2015), creating habitat-splits (i.e., disconnection of forest and aquatic habitats; BECKER et al., 2007), reducing connectivity (METZGER et al., 2009) and decreasing individual movement and dispersal success (POPESCU; HUNTER, 2011). Forest loss can also impact amphibians by operating synergistically with other factors, such as climate change (BROOK; SODHI; BRADSHAW, 2008; COLLINS; CRUMP, 2009). Studies focused on tropical amphibian species are critically needed because tropical forests harbor the highest diversity and most of the threatened species worldwide (HOF et al., 2011; HOFFMANN et al., 2010) and are continual diminished and fragmented (HANSEN et al., 2013). However, most studies examining the relationship between landscape characteristics and amphibians of riparian zones are primarily focused on temperate systems (FICETOLA et al., 2011; FICETOLA; PADOA-SCHIOPPA; DE BERNARDI, 2009; QUESNELLE; LINDSAY; FAHRIG, 2015; SURASINGHE; BALDWIN, 2015).

It can be difficult to determine the impacts of habitat loss on amphibians because the detection probabilities of amphibian species during sampling events are nearly always imperfect (MACKENZIE et al., 2002; WALLS et al., 2014; ZIPKIN; GRANT; FAGAN, 2012). Many studies investigating the effects of landscape characteristics on amphibian populations and communities fail to consider that observational data may be biased due to detection errors in field surveys (BECKER et al., 2007; FERRANTE et al., 2017; FICETOLA et al., 2011; FICETOLA; PADOA-SCHIOPPA; DE BERNARDI, 2009; QUESNELLE; LINDSAY; FAHRIG, 2015; SURASINGHE; BALDWIN, 2015). If detection error is not properly incorporated, parameter estimates in models may be biased and results can be misleading (RUIZ-GUTIÉRREZ; ZIPKIN, 2011; TINGLEY; BEISSINGER, 2013). The hierarchical multi-species occupancy model is a powerful modelling framework that allows estimation of both species-specific and community-level processes, while accounting for biases during the observational process (DORAZIO et al., 2010; DORAZIO; ROYLE, 2005). Multi-species occupancy models can additionally estimate occurrence probabilities of rare and inconspicuous species with few or even zero records (DORAZIO et al., 2010; KÉRY; ROYLE, 2015; ZIPKIN; DEWAN; ROYLE, 2009), which is especially advantageous in tropical systems that harbor high anuran diversity and many rare species (VILLALOBOS et al., 2013).

Here, we developed a hierarchical multi-species occupancy model to investigate the influence of landscape characteristics on amphibian occurrence probabilities in Brazil's Atlantic Forest streams. Atlantic Forest streams have high diversity and endemism of amphibians (HADDAD et al., 2013), but this tropical forest is drastically reduced to about 12% of its original area with more than 80% of its remaining area distributed as small fragments (less than 50 ha; RIBEIRO et al., 2009). We quantified both species- and community-level responses of amphibians to important landscape-scale characteristics (forest cover, agriculture, catchment area, stream density and slope) across 50 independent headwater drainages. Due to the tremendous body of research demonstrating a negative impact of forest loss on amphibian forest specialist species and communities (e.g., FICETOLA et al., 2011; HERRMANN et al., 2005; QUESNELLE; LINDSAY; FAHRIG, 2015; VILLASEÑOR et al., 2017), we hypothesized that forest cover would be positively related with forest specialist amphibians in Atlantic Forest streams. Similarly, we expected a positive relationship between amphibian occurrence probabilities and the density of stream networks, which is a proxy of aquatic habitat availability and connectivity (DURÃES et al., 2016; FICETOLA; PADOA-SCHIOPPA; DE BERNARDI, 2009). Alternatively, we hypothesized that the amount of agricultural lands surrounding the sampling sites would reduce habitat availability and negatively influence species and communities (ALMEIDA-GOMES; ROCHA, 2014; DIXO; METZGER, 2010). Because a steep slope may affect amphibian dispersal by demanding more energy to move between places compared to flat areas (LOWE et al., 2006; WESTGATE; DRISCOLL; LINDENMAYER, 2012), we also hypothesized that species would respond negatively to slope. Catchment area is a proxy for many local habitat characteristics, such as stream physical habitats, that have been shown to have both positive and negative effects on individual amphibian species (ETEROVICK; BARATA, 2006; KELLER et al., 2009; KONOPIK; STEFFAN-DEWENTER; GRAFE, 2015; PARRIS; MCCARTHY, 1999; RIBEIRO; LIMA; MAGNUSSON, 2012; VILLASEÑOR et al., 2017). Therefore, we did not have a specific expectation as to the direction of catchment area effect on amphibians in Brazil's Atlantic Forest streams, although we expected this could be an important environmental covariate to some species.

2.3 METHODS

Study area

The Alto Paranapanema basin is in the São Paulo State Crystalline Plateau, southeastern Brazil, and covers approximately 22,700 km² (KRONKA et al., 2005). This region harbors one of the most extensive areas of Brazil's Atlantic Forest remnants, including several contiguous reserve areas as part of Carlos Botelho State Park, Intervales State Park, Nascentes do Paranapanema State Park, and Xituê Ecological Station (approximately 40,000 hectares of protected forest; KRONKA et al., 2005; RIBEIRO et al., 2009). The study region is characterized by a tropical wet climate with rainy season during southern's spring and summer (Oct-March) with annual mean precipitation and temperature of approximately 1,600 mm and 20 °C, respectively.

We conducted anuran surveys in 50 sites. Each site was in an independent headwater stream within the Carlos Botelho State Park or in surrounding forest fragments in the mountainous region within 5 km of the park (range from 23° 59.710 S to 24° 8.106 S and from 47° 56.900' W to 48° 7.432' W; Figure 2.1). The predominant land cover in the study area is the Atlantic Forest (primary and secondary native forest), comprising approximately 69% of the region (Figure 2.1). Our sampling sites have minimal variation in elevation, ranging from 688 to 813 m. The primary anthropogenic disturbances in our study area are silviculture of exotic plantations (mainly trees of genus *Pinus* and *Eucalyptus;* 19% of the region; Figure 2.1). Our study area contains a small proportion of rural construction, villages, lentic water, and non-identifiable cover use (less than 1%).

Anuran data sampling

We surveyed anuran communities during a single rainy season, from October 2015 to March 2016 (total length was 165 days). All surveyed streams were flowing during this period. We used two survey methods: an active approach of Standardized Acoustic and Visual Transect Sampling (SAVTS) and a passive method using Automated Acoustic Recorders (AAR; Parris 2004). Most sites (96%) were surveyed a total of five times: two with the active method and three with the passive method (two sites were surveyed just once with the active method due to logistical issues). The minimum distance between sampling sites was 250 m, which we assumed to be sufficient for independence for tropical amphibian communities (MENDENHALL et al., 2014), and the maximum distance was approximately 17,500 m.



Figure 2.1 – Map of land cover types and locations of 50 headwater streams that were surveyed for amphibians in São Paulo state, southeastern Brazil (latitude 23° 59.710 - 24° 8.106 S; longitude 47° 56.900' - 48° 7.432' W).

For the active method (SAVTS), we established a 100 m transect segment in which two to three people systematically walked (J. W. Ribeiro Jr participated in all survey events) and recorded all observed individuals within approximately 10 m on each side. During each sampling event, we visually searched for amphibians in the stream channel, surrounding vegetation and ground, and recorded all calling individuals (FICETOLA et al., 2011; KONOPIK; STEFFAN-DEWENTER; GRAFE, 2015; PARRIS, 2004). The amphibian species observed during SAVTS were identified in the field when possible, and the specimens that we could not identify in the field were collected, euthanized, preserved in 10% buffered formalin and deposited in the Célio F. B. Haddad anuran collection (CFBH-Institute of Biosciences, São Paulo State University, Rio Claro, Brazil) for later identification in comparison to museum specimens. Every site (except for two) was surveyed twice with the active method (from dusk to 1 am) with a minimum effort of two person-hours searching per sampling occasion.

For the passive survey, we placed an AAR (Song Meter SM3, Wildlife Acoustics, Inc., Maynard, USA) approximately 1.5 m above the ground in the middle of a transect segment at each of 50 sampling sites (ALIX et al., 2014; PARRIS, 2004; WALLS et al., 2014). Most tropical amphibians are vocally active during early evening, however some stream-dwelling amphibians of the Brazil's Atlantic Forest are active diurnally (HADDAD et al., 2013). Therefore, we programmed the AAR to record 5-min periods each hour from 16 h to 23 h (four periods in daytime and four in nighttime) for three days (WALLS et al., 2014). We considered the eight periods recorded during a given day as a single sampling event (40 min length total), such that each site had three replicate survey events (one on each of the three days in which the AAR was present).

We identified amphibian advertisement calls to species by listening to the audio-recorded files and visually investigating the spectrograms using the software Raven Pro version 1.4 (BIOACOUSTICS RESEARCH PROGRAM, 2011). The audio files were identified through comparison to those from published calls of species when available. We also used audio files recorded during the field sampling and from other scientific collections to assist in identification of AAR-recorded calls.

Environmental Data Sampling

We delineated catchment perimeter and stream channel using a topography map produced by the Brazilian Institute of Geography and Statistics based on the scale 1:50,000. We defined the catchment area above each sampling site using the furthest downstream point from each transect. Hence, catchment area is the complete surface area that contributes to the stream channel in the downstream point from each sampling site (range 4.9-480 ha; ALLAN; CASTILLO, 2007).

We classified land use and cover using EMPLASA aerial photographs with a scale of 1:25,000 (EMPLASA, 2011) into six categories: native vegetation, silviculture, agriculture, lentic water system, buildings, and non-identifiable area. We also used the EMPLASA images to identify main paved and unpaved roads. The terrain slope was derived from the Digital Elevation Model raster image (30-m resolution) from Shuttle Radar Topography Mission (SRTM). For each site, we estimated land use, stream density, and mean reach slope within a 200 m radius buffer (Figure 2.1). We used a 200 m radius buffer because SEMLITSCH and BODIE (2003) showed that the overall core terrestrial habitat for amphibians ranged from 159

to 290 m from the edge of the aquatic site, and we expected that the effect of land use on stream quality and amphibian occurrence would be influential at this scale (ALIX et al., 2014; FICETOLA et al., 2011; VILLASEÑOR et al., 2017). Some studies have shown that species respond to habitat loss at much greater spatial scales, multiple times that of their dispersal distances (*e.g.*, FAHRIG, 2013). As such, we additionally ran our model with covariates estimated within a 500 m radius buffer (2.5 times bigger than 200 m), but found comparatively weaker relationships between our response variables and forest cover (Appendix 1). Thus, our analyses suggest that a 200 m radius is an appropriate scale for amphibians, which is consistent with other studies (ALIX et al., 2014; FICETOLA et al., 2011; SEMLITSCH; BODIE, 2003). All geoprocessing analyses were carried out in ArcGIS 10.3.1 (ESRI, 2015).

We obtained precipitation data from the meteorological station in the city of São Miguel Arcanjo, located approximately 25 km away from the study area, which we hypothesized could have influenced detection during sampling. The station collects meteorological data each hour and is maintained by the National Institute of Metrology (INMET), Brazil. We summed each survey day's full 24 hours of precipitation to use as a covariate of daily precipitation (range from 0 to 39 mm/day).

To avoid bias due to collinearity of covariates, we checked for correlations between all covariates using Kendall's tau coefficient (SOKAL; ROHLF, 1994). Because silviculture was strongly correlated with forest cover (r = -0.64), we removed silviculture as a covariate. Forest cover was weakly correlated to agriculture (r < -0.25), suggesting that collinearity between these covariates was not a source of bias in our model (Table 2.1). All covariates used in our model had low pairwise correlations (< 0.42; see Table 2.1). Forest cover ranged from 30.9 to 100% and agriculture ranged from 0 to 64.5% in our sampling sites (200 m radius buffer). Reach slope in each buffer varied from 8.2 to 31.3%. Stream density was defined as the stream length (m) within 200 m buffer and ranged from 26.2 to 89.2 m/ha. Roads, lentic water, buildings and non-identifiable area were rare landscape features in our study area, and were thus not included in our model.

Spatial autocorrelation can reduce precision and predictive power in statistical models when it occurs in both response and predictor variables (LEGENDRE et al., 2002). Spatial autocorrelation in species occurrence or abundance is often linked to spatial correlations in covariates themselves (*e.g.*, habitat type). As such, we carefully chose the covariates for our model. Even so, we evaluated any potential spurious effects of spatial correlations on species occurrence and richness patterns using spline correlograms on the raw data (using only species that were observed in at least 5% of sites). The spline correlogram is a nonparametric covariance function that estimates spatial dependence as a continuous function of distance (BJØRNSTAD, 2016; BJØRNSTAD; FALCK, 2001). We followed BURTON et al. (2012) who used detection data to evaluate spatial autocorrelation in a hierarchical multi-species modeling framework. The confidence intervals of all spline correlograms included zero across all distances suggesting no evidence of spatial correlation on species observations or richness (see Appendix 2). Thus, spatial autocorrelation was unlikely to be a source of bias in our analysis and was not further considered.

	Forest	Agriculture	Catchment area	Stream density	Slope
Forest	-	-0.24	-0.07	0.12	0.40
Agriculture		-	-0.05	0.11	-0.41
Catchment area			-	0.01	-0.03
Stream density				-	0.05
Slope					-

Table 2.1 – Correlation matrix (Kendall's tau coefficient) of the landscape covariates retained for the multi-species occupancy model.

Multi-species model

We built a hierarchical multi-species occupancy model to investigate the relationships between landscape characteristics and occurrence probabilities of individual species, while accounting for detection biases during the survey process (DORAZIO; ROYLE, 2005; ZIPKIN; DEWAN; ROYLE, 2009). As with all occupancy models, we distinguish absence at a site from a missed detection (false negative) through repeated sampling over a timeframe during which the community is closed (KÉRY; ROYLE, 2015; MACKENZIE et al., 2002). We assume that our survey period (six months) was sufficiently short such that there were no extinction or colonization events in the local communities (*i.e.*, no changes to species occupancy across all survey events). We assumed all species were correctly identified with AAR because 1) audiorecorded files were exhaustively investigated and compared with other audio files, 2) all audio files were checked by the same researcher minimizing bias introduced by observer skill, and 3) we recorded species calling during transect sampling to assist with identifications (which allowed us to link the field identification with audio-recorded identification).

We denoted the presence of species *i* at site *j* as a binary latent state variable where $z_{i,j} = 1$ if the species was present and zero otherwise. The occurrence probability of species *i* at site *j* $(\psi_{i,j})$ was then modeled as a Bernoulli random process: $z_{i,j} \sim Bernoulli(\psi_{i,j})$. A species *i* could only be detected $(y_{i,j,k} = 1)$ during sampling if it occurred at the site *j* $(z_{i,j} = 1)$. The probability that species *i* was observed at site *j* during the *k*th survey period $(p_{i,j,k})$ was modelled as a Bernoulli random variable conditional on occurrence: $y_{i,j,k}|z_{i,j} \sim Bernoulli(z_{i,j} \cdot p_{i,j,k})$. Thus, if a species was absent at a site $(z_{i,j} = 0)$ then the detection probability of that species was necessarily zero. To estimate the occurrence probability of each species at each site $(\psi_{i,j})$, we included site-specific covariates using a logit link function:

$$logit(\psi_{i,j}) = a0_i + a1_i * forest_j + a2_i * agriculture_j + a3_i * catchment area_j + a4_i * stream density_i + a5_i * slope_j.$$

The parameters a1-a5 were the individual effects of forest cover, agriculture, catchment area, stream density, and slope, respectively, on species-specific occupancy. Note that each of the parameters were indexed by species (*i*) and were thus estimated separately for all species in the community. Similarly, we incorporated the effect of survey type (active vs. passive), survey date, and precipitation on species-specific detection probabilities ($p_{i,j,k}$) using a logit link function:

$$logit(p_{i,i,k}) = b0_{i,type} + b1_i * date_{i,k} + b2_i * date_{i,k}^2 + b3_i * precipitation_{i,k}.$$

The intercept, parameter $b0_{i,type}$, was the detection probability (on the logit scale) for each species depending on the survey type (*i.e.*, SAVTS or AAR). The coefficients *b1* and *b2* were the linear and quadratic effects of Julian date (we assumed the first day as the beginning of southern hemisphere spring), and *b3* was the effect of daily precipitation. Because precipitation influences the calling activity of many anurans (HEARD; CANESSA; PARRIS, 2015), it can play an important role for detection probability of species (JOHNSON et al., 2016). We standardized all continuous covariates for both ecological and survey processes to have a mean of zero and a standard deviation equal to one (KÉRY; ROYLE, 2015; ZIPKIN; DEWAN; ROYLE, 2009). We used community-level distributions (*i.e.*, a hyper-distributions) to link the species-specific parameters, such that each of the species-specific effects (*a0–a5* and *b0–b3*) came from common, community-level, normal distributions with a mean and variance that was estimated along with the species parameters (*e.g.*, $a0_i \sim N(\mu_{a0}, \sigma_{a0}^2)$; KÉRY; ROYLE, 2015). This approach allows us to "borrow strength" across all species in the community and additionally produces community level parameters (*e.g.*, mean and variance), which can be used to summarize an overall community response to individual covariates.

The hierarchical multi-species occupancy model allows for inference on species not detected during surveys through data augmentation (DORAZIO; ROYLE, 2005; KERY; ROYLE, 2015). The goal of data augmentation is to estimate the true (unobserved, latent) species richness of the community, N. Species richness can be equal to or bigger than the number of observed species, n such that $N \ge n$. To estimate N, we augmented the data with 120 potential species (nz) to the *n* observed species by adding in 120 all zero encounter histories. This creates a supercommunity of M = n + nz possible species. The value of M is not critical to estimate N as long as it is greater than the possible value of species in the region (DORAZIO et al., 2006); we chose M much greater than the number of potential species in the region (ARAUJO; MATSUKUMA; SANTOS, 2013; FORLANI et al., 2010). We assumed that $N \sim uniform(0, M)$ and added an additional random variable (ω_i) to our model such that $z_{i,i} \sim Bernoulli(\omega_i \cdot \psi_{i,j})$ where $\omega_i \sim Bernoulli(\Omega)$. We then estimated Ω along with all the other parameters in our model. Thus, if species *i* was a member of the community then $\omega_i = 1$, otherwise, it was a fixed zero and the probability that it occurred at any of the *j* sampling locations was zero (KÉRY; ROYLE, 2015; ZIPKIN; DEWAN; ROYLE, 2009). The use of community level distributions on individual species parameters allows estimates of occurrence, detection, and covariate effects for unobserved species through data augmentation.

We fit our multi-species community occupancy model using a Bayesian approach with JAGS version 4.2.0 (PLUMMER, 2016) called from R version 3.3.1 (R CORE TEAM, 2016) and the jagsUI package version 1.4.4 (KELLNER, 2016; see Data S1 for JAGS and R code; all data is publicly available at https://github.com/Xuletajr/Community-occupancy-model-amphibians-atlantic-forest-streams). We ran the model using three Markov chains with 50,000 iterations, burn-in of 30,000 iterations, 10,000 for adaptation phase and thinned by 20. We used non-informative prior distributions for community-level model parameters. We evaluated the convergence of Markov chains using R-hat statistic values (< 1.1) and by visually inspecting the chains for each monitored parameter (see Data S1 for JAGS and R code; is publicly available at https://github.com/Xuletajr/Community-occupancy-model-amphibians-atlantic-forest-streams).

2.4 RESULTS

We observed 36 amphibian species across all sampled sites (Table 2.2). Most observed species were classified as forest specialists (29 species), while only seven were categorized as habitat generalists (HADDAD et al., 2013; Table 2.2). Our community model estimated a mean richness of 51 species in the study area (95% credible interval [CI]: 38–79; Figure 2.2).



Figure 2.2 – The estimated number of amphibian species in our sampling region in Brazil's Atlantic Forest. Solid blue line represents estimated mean richness (51 species), blue dotted lines represent the 95% credible interval (38-79 species), and the red long dashed represents the observed number of species (36 species).

Community-level occupancy

The mean response of the community (*i.e.*, the mean of the community-level distribution) was negative to slope, catchment area and agriculture, and positive to forest cover and stream density at the landscape scale (Figure 2.3; Table 2.3). Catchment area and slope had a significant negative relationship with amphibian occupancy probability at the community-level (*i.e.*, 95% credible intervals, CI, did not overlap zero; Figure 2.3; Table 2.3). For forest cover, the 95% CI of the community-level parameter slightly overlapped zero, yet most values of the posterior distribution (83%) were positive, suggesting forest loss can negatively impact amphibians. For agriculture, the 95% CI of the community-level parameter slightly overlapped zero, but most values of the posterior distribution (92%) were negative, suggesting that matrix type can influence the communities, albeit differentially by species (Figure 2.3). Community-level estimates for stream density were positive, but with more than 25% of CI s less than zero, indicating more variable responses of amphibians to this covariate (Figure 2.3).
Table 2.2 – Estimated mean, standard deviation (SD), and 95% credible intervals (lower limit = CI-2.5%, and upper limit = CI-97.5%) for occurrence probabilities at species-level in 50 independent headwater streams in the Brazil's Atlantic Forest. Reproduction = the main reproduction habitat of species; Phyto = species associated with phytotelmata (*e.g.*, bromeliad, bamboo); Non-aq = amphibians with terrestrial development. Habitat represents species forest specialists (forest dependency) and generalists.

Species	Reproduction	Habitat	mean	sd	Credibl	Credible interval	
					2.5%	97.5%	
Aplastodiscus perviridis	Pond	Forest	0.073	0.152	0.001	0.623	
Dendropsophus elegans	Pond	Open	0.087	0.163	0.002	0.703	
Dendropsophus microps	Pond	Forest	0.086	0.156	0.002	0.635	
Hypsiboas bischoffi	Pond	Open	0.296	0.205	0.067	0.887	
Hypsiboas faber	Pond	Both	0.365	0.237	0.072	0.942	
Macrogenioglottus alipioi	Pond	Forest	0.087	0.134	0.006	0.514	
Paratelmatobius sp.	Pond	Forest	0.66	0.104	0.456	0.861	
Phyllomedusa distincta	Pond	Forest	0.273	0.275	0.021	0.971	
Physalaemus lateristriga	Pond	Forest	0.182	0.137	0.033	0.575	
Proceratophrys boiei	Pond	Forest	0.716	0.087	0.538	0.877	
Rhinella icterica	Pond	Both	0.608	0.225	0.221	0.986	
Rhinella ornata	Pond	Both	0.242	0.166	0.06	0.737	
Scinax hayii	Pond	Forest	0.108	0.18	0.002	0.761	
Scinax cf. imbegue	Pond	Open	0.158	0.212	0.008	0.882	
Dendrophryniscus brevipollicatus	Phyto	Forest	0.398	0.286	0.056	0.986	
Fritziana cf. fissilis	Phyto	Forest	0.674	0.076	0.516	0.82	

Fritziana cf. ohausi	Phyto	Forest	0.292	0.204	0.072	0.897
Ololygon perpusilla	Phyto	Forest	0.179	0.06	0.081	0.312
Aplastodiscus albosignatus	Stream	Forest	0.617	0.075	0.468	0.761
Bokermannohyla circumdata	Stream	Forest	0.916	0.087	0.683	0.999
Bokermannohyla hylax	Stream	Forest	0.49	0.091	0.323	0.681
Crossodactylus caramaschii	Stream	Forest	0.869	0.066	0.729	0.978
Hylodes cardosoi	Stream	Forest	0.027	0.041	0.001	0.112
Hylodes gr. lateristrigatus	Stream	Forest	0.241	0.074	0.11	0.398
Hypsiboas caipora	Stream	Forest	0.018	0.026	0	0.083
Ololygon brieni	Stream	Forest	0.503	0.185	0.235	0.94
Phasmahyla cochranae	Stream	Forest	0.032	0.023	0.004	0.089
Vitreorana uranoscopa	Stream	Forest	0.487	0.083	0.329	0.654
Adenomera marmorata	Non-aq	Both	0.929	0.039	0.836	0.985
Brachycephalus sp.	Non-aq	Forest	0.05	0.034	0.009	0.127
Cycloramphus acangatan	Non-aq	Forest	0.041	0.043	0.004	0.139
Haddadus binotatus	Non-aq	Forest	0.62	0.249	0.16	0.995
Ischnocnema guentheri	Non-aq	Forest	0.849	0.075	0.694	0.98
Ischnocnema cf. hoehnei	Non-aq	Forest	0.089	0.165	0.002	0.685
Ischnocnema aff. parva	Non-aq	Forest	0.1	0.181	0.002	0.795
Ischnocnema cf. spanios	Non-aq	Forest	0.139	0.195	0.008	0.819



Figure 2.3 – Estimated beta coefficients for community-level mean occurrence probabilities (posterior means with 95% and 50% Bayesian credible intervals) in Brazil's Atlantic Forest streams. Black bars show relationships in which the 50% credible intervals (CI) overlap zero, gray bars indicate that the 50% CI does not overlap zero but the 95% CI does, and bright red bars indicate that the 95% CI does not overlap zero.

Hyper-parameter	Mean	SD	95% CI
Occupancy parameters			
Forest	0.13	0.14	-0.13; 0.42
Agriculture	-0.20	0.15	-0.49; 0.10
Catchment area	-0.48	0.22	-0.95; -0.10
Stream density	0.07	0.11	-0.16; 0.30
Slope	-0.42	0.17	-0.76; -0.10
Detection parameters			
Date (linear)	-0.06	0.13	-0.33; 0.20
Date (square)	-0.36	0.12	-0.59; -0.14
Rain	0.06	0.09	-0.11; 0.23

Table 2.3 – Estimated mean, standard deviation (SD), and 95% credible intervals (CI) for the community-level mean covariate effects on occupancy and detection models.

Species-level occupancy

Mean species-level estimates of occurrence probability varied widely, ranging from 0.02 to 0.93 (Table 2.2). Most species had a negative relationship with catchment area, with posterior probability distributions of four observed species not overlapping zero (*Adenomera marmorata*, *Crossodactylus caramaschii*, *Hylodes* gr. *lateristrigatus*, and *Paratelmatobius* sp.), and a positive relationship with four arboreal habit species (only *Vitreorana uranoscopa* 95% CI did not overlap zero; Figure 2.4; Table 2.4). Most species responded negatively to slope, with three (*Paratelmatobius* sp., *Physalaemus lateristriga*, and *Proceratophrys boiei*) having 95% CIs that did not overlap zero (Figure 2.4; Table 2.4). Eighty-one percent of observed species were negatively related to agriculture, but only *Fritziana* cf. *fissilis* had a 95% CI that did not overlap zero (Figure 2.4). Most species in which the 75% CI did not overlap zero (Figure 2.4). Most species had negative estimates in which the 75% CI did not overlap zero (Figure 2.4). Most species had negative mean relationship with forest cover and stream density, but relationships were generally small and weak (with more than 25% of CIs less than zero; Figure 2.4; Table 2.4).



Figure 2.4 – Species-level mean occurrence probabilities (posterior means with 95% and 50% Bayesian credible intervals for each site-specific covariate) in Brazil's Atlantic Forest streams. Black bars show relationships in which the 50% credible intervals (CI) overlap zero, gray bars indicate that the 50% CI does not overlap zero but the 95% CI does, and bright red bars indicate that the 95% CI does not overlap zero. The round brackets are the number of occasions each species was observed

Species	Forest	Agriculture	Catchment area	Stream density	Slope
	0.10	0.08	-0.66	0.02	-0.62
Aplastodiscus perviridis	(-0.68 to 0.86)	(-0.72 to 1.03)	(-2.37 to 0.7)	(-0.61 to 0.62)	(-1.81 to 0.3)
	0.12	-0.07	-0.65	0.18	-0.52
Dendropsophus elegans	(-0.65 to 0.9)	(-0.9 to 0.87)	(-2.33 to 0.7)	(-0.43 to 0.85)	(-1.58 to 0.4)
	0.16	-0.06	-0.62	0.07	-0.40
Dendropsophus microps	(-0.6 to 0.95)	(-0.87 to 0.84)	(-2.28 to 0.73)	(-0.57 to 0.7)	(-1.41 to 0.57)
	0.42	-0.12	-0.56	0.33	-0.37
Hypsiboas bischoffi	(-0.23 to 1.19)	(-0.85 to 0.66)	(-1.95 to 0.59)	(-0.22 to 0.98)	(-1.22 to 0.43)
	0.17	-0.11	-0.48	0.14	-0.73
Hypsiboas faber	(-0.52 to 0.88)	(-0.87 to 0.77)	(-1.86 to 0.78)	(-0.43 to 0.72)	(-1.79 to 0.14)
	0.35	-0.31	-0.41	-0.07	-0.05
Macrogenioglottus alipioi	(-0.3 to 1.19)	(-1.24 to 0.46)	(-1.84 to 0.8)	(-0.75 to 0.51)	(-0.93 to 0.96)
	0.09	-0.05	-0.97	-0.07	-0.79
Paratelmatobius sp.	(-0.52 to 0.69)	(-0.73 to 0.77)	(-2.22 to -0.1)	(-0.62 to 0.47)	(-1.62 to -0.12)
	0.05	-0.36	-0.43	-0.01	-0.20
Phyllomedusa distincta	(-0.72 to 0.77)	(-1.34 to 0.48)	(-1.94 to 0.92)	(-0.64 to 0.59)	(-1.16 to 0.79)

Table 2.4 – Estimated means, and 95% credible intervals (reported with brackets) for covariate effects on amphibian occupancy probabilities at species-level in 50 independent headwater streams in the Brazil's Atlantic Forest.

Dhun al a annual at anistaire a	-0.08	0.00	-0.47	0.11	-1.08
Physalaemus lateristriga	(-0.92 to 0.57)	(-0.7 to 0.86)	(-1.82 to 0.7)	(-0.46 to 0.7)	(-2.32 to -0.19)
Processation have beigi	0.07	0.01	-0.45	-0.22	-0.78
Troceratophrys bolet	(-0.52 to 0.6)	(-0.67 to 0.89)	(-1.24 to 0.34)	(-0.82 to 0.3)	(-1.62 to -0.12)
Phinolla istorica	0.12	-0.16	-0.76	0.13	-0.72
κπιπειια ιcierica	(-0.56 to 0.8)	(-0.87 to 0.64)	(-2.3 to 0.6)	(-0.46 to 0.73)	(-1.78 to 0.17)
Dhinolla omata	0.39	-0.18	-0.95	0.13	-0.40
Kninella ornala	(-0.2 to 1.15)	(-0.93 to 0.56)	(-2.53 to 0.21)	(-0.41 to 0.71)	(-1.2 to 0.38)
Soinar havii	0.22	-0.26	-0.60	0.08	-0.37
Seinax nayn	(-0.52 to 1.03)	(-1.17 to 0.56)	(-2.28 to 0.76)	(-0.54 to 0.72)	(-1.35 to 0.61)
Soingr of imbagua	0.04	-0.16	-0.76	0.22	-0.60
Scinux CI. Imbegue	(-0.72 to 0.74)	(-0.99 to 0.71)	(-2.44 to 0.55)	(-0.37 to 0.91)	(-1.65 to 0.35)
Dandronhmusicaus provincellicatus	0.15	-0.40	0.26	0.15	-0.22
Denarophryniscus brevipoliiculus	(-0.6 to 0.91)	(-1.37 to 0.45)	(-0.73 to 1.39)	(-0.46 to 0.8)	(-1.14 to 0.75)
Exitziana of fissilis	0.28	-0.68	-0.13	0.04	0.03
<i>TTu2tuna</i> C1. <i>Jissitis</i>	(-0.25 to 0.85)	(-1.45 to -0.09)	(-0.76 to 0.53)	(-0.42 to 0.49)	(-0.62 to 0.75)
_	0.11	-0.48	-0.48	0.03	-0.35
Fritziana cf. ohausi	(-0.57 to 0.78)	(-1.37 to 0.24)	(-1.76 to 0.71)	(-0.49 to 0.55)	(-1.21 to 0.5)

	0.18	-0.25	0.02	0.29	-0.14
Ololygon perpusilla	(-0.39 to 0.76)	(-0.95 to 0.38)	(-0.79 to 0.85)	(-0.2 to 0.84)	(-0.83 to 0.59)
Inlastadianus albasianatus	0.00	-0.28	-0.12	0.03	-0.49
Aplusiouiscus aloosignalus	(-0.53 to 0.5)	(-0.83 to 0.24)	(-0.74 to 0.49)	(-0.44 to 0.47)	(-1.09 to 0.11)
Rokarmannohyla circumdata	0.15	-0.28	-0.21	0.10	-0.31
Bokermannonyta circumaata	(-0.58 to 0.86)	(-1.18 to 0.64)	(-1.18 to 1.07)	(-0.53 to 0.72)	(-1.3 to 0.66)
Rokermannohyla hylar	0.38	-0.60	-0.10	0.13	0.09
<i>Δοκει παπιοηγία πγία</i> χ	(-0.16 to 0.99)	(-1.41 to 0.02)	(-0.78 to 0.55)	(-0.32 to 0.6)	(-0.54 to 0.92)
Crossodactvlus caramaschii	0.04	-0.04	-1.17	0.12	-0.72
erossouaeiytus eurumusenn	(-0.62 to 0.66)	(-0.78 to 0.78)	(-2.4 to -0.22)	(-0.43 to 0.69)	(-1.67 to 0.06)
Hylodes cardosoi	0.29	-0.28	-0.69	-0.01	-0.24
	(-0.4 to 1.09)	(-1.17 to 0.56)	(-2.31 to 0.59)	(-0.69 to 0.58)	(-1.16 to 0.75)
Hylades or lateristrigatus	0.18	-0.13	-1.77	0.17	0.04
nytoues gr. tutor ist igatus	(-0.36 to 0.72)	(-0.74 to 0.47)	(-3.5 to -0.47)	(-0.26 to 0.63)	(-0.57 to 0.73)
Hypsihoas caipora	0.23	-0.27	0.77	0.08	-0.41
	(-0.46 to 0.99)	(-1.19 to 0.53)	(-0.2 to 1.8)	(-0.55 to 0.72)	(-1.51 to 0.57)
Ololvgon brieni	0.04	0.11	-0.55	0.08	-0.45
story gon or rom	(-0.59 to 0.65)	(-0.55 to 0.94)	(-1.75 to 0.56)	(-0.43 to 0.58)	(-1.22 to 0.26)
Phasmahyla cochranae	-0.04	-0.37	-0.67	0.04	-0.39

	(-0.81 to 0.62)	(-1.25 to 0.37)	(-2.14 to 0.44)	(-0.54 to 0.58)	(-1.31 to 0.48)
17:1	0.09	-0.36	1.23	0.09	-0.35
Vitreorana uranoscopa	(-0.43 to 0.61)	(-0.98 to 0.19)	(0.21 to 2.65)	(-0.35 to 0.55)	(-0.94 to 0.24)
1 day aw aya w ayw ayata	0.32	0.12	-0.77	-0.03	-0.61
Adenomera marmorala	(-0.28 to 1.02)	(-0.57 to 1.09)	(-1.52 to -0.08)	(-0.64 to 0.53)	(-1.49 to 0.14)
Durchusserbalus	0.12	-0.42	-0.77	0.13	-0.48
Brachycephalus sp.	(-0.56 to 0.78)	(-1.36 to 0.31)	(-2.32 to 0.36)	(-0.43 to 0.69)	(-1.35 to 0.31)
	0.08	0.09	-0.84	-0.12	-0.73
Cycloramphus acangatan	(-0.64 to 0.76)	(-0.67 to 0.94)	(-2.57 to 0.4)	(-0.8 to 0.41)	(-1.87 to 0.11)
II. II. I I	-0.06	-0.06	-0.67	0.08	-0.55
Haaaaaus binotatus	(-0.98 to 0.66)	(-0.78 to 0.79)	(-2.29 to 0.76)	(-0.54 to 0.66)	(-1.65 to 0.4)
	0.12	-0.28	-0.02	0.16	-0.29
Ischnochema guenthert	(-0.5 to 0.73)	(-0.98 to 0.5)	(-1.06 to 1.36)	(-0.4 to 0.79)	(-1.08 to 0.51)
	0.00	0.21	-0.60	-0.01	-0.57
Ischnochema cI. hoennei	(-0.8 to 0.72)	(-0.58 to 1.2)	(-2.29 to 0.81)	(-0.66 to 0.58)	(-1.66 to 0.34)
	-0.02	-0.29	-0.49	0.06	-0.03
Ischnocnema att. parva	(-0.83 to 0.66)	(-1.26 to 0.58)	(-2.05 to 0.78)	(-0.58 to 0.69)	(-0.95 to 1.08)
	-0.02	-0.35	-0.65	-0.05	-0.43
Ischnochema cl. spanios	(-0.83 to 0.65)	(-1.28 to 0.45)	(-2.18 to 0.64)	(-0.76 to 0.53)	(-1.39 to 0.47)

Detection process

At the community-level, the active SAVTS (mean detection = 0.34; 95% CI: 0.19-0.50) was a more effective sampling method than the passive AAR (mean detection = 0.08; 95% CI: 0.02-0.18). Average community detection probability peaked slightly before the middle of the rainy season (Figure 2.5; Table 2.3), which occurs around the 73rd day after the beginning of spring. Daily precipitation had little influence on detection probabilities at both the community-and species-levels, except for *Proceratophrys boiei*, which was positively linked with daily precipitation and with 95% CI not overlapping zero (Table 2.5).

Average species detection probabilities were highly variable and influenced by the sampling method. Mean species detection probabilities ranged from 0.07 to 0.80 using SAVTS and from 0.01 to 0.88 with the AAR method (Table 2.6). The SAVTS method produced significantly higher detection probabilities for six species compared to the AAR method (*Hypsiboas bischoffi, Paratelmatobius* sp., *Rhinella icterica, Bokermannohyla circumdata, Haddadus binotatus*, and *Ischnocnema guentheri*), while the reverse was true for only two species (*Hylodes* gr. *lateristrigatus*, and *Adenomera marmorata*; Table 2.6). The 95% CIs for species detection probabilities were overlapping for the remaining 28 species, but average detection was higher for the active SAVTS method for most species, which is consistent with the community level-results (Table 2.6)



Figure 2.5 – Relationships between survey date and estimated community-level detection probability (with shaded 95% credible intervals) for the two survey methods: Standardized Acoustic and Visual Transect Sampling (SAVTS; active approach; light gray), and Automated Acoustic Recorders (AAR; passive approach; dark gray)

Species	Date_ln	Date_Sq	Precipitation
Aplastodiscus perviridis	-0.15 (-1.14 to 0.85)	-0.43 (-1.33 to 0.41)	-0.03 (-0.62 to 0.49)
Dendropsophus elegans	-0.08 (-1.06 to 0.92)	-0.53 (-1.47 to 0.29)	0.03 (-0.57 to 0.63)
Dendropsophus microps	-0.06 (-1.12 to 0.95)	-0.52 (-1.48 to 0.36)	0.05 (-0.56 to 0.66)
Hypsiboas bischoffi	0.21 (-0.54 to 1.01)	-0.43 (-1.07 to 0.16)	-0.06 (-0.65 to 0.44)
Hypsiboas faber	0.22 (-0.52 to 0.99)	-0.35 (-1.02 to 0.26)	0.22 (-0.26 to 0.72)
Macrogenioglottus alipioi	0.10 (-0.82 to 1.07)	-0.19 (-0.96 to 0.63)	0.23 (-0.32 to 0.88)
Paratelmatobius sp.	-0.32 (-0.82 to 0.12)	-0.12 (-0.52 to 0.28)	-0.08 (-0.45 to 0.25)
Phyllomedusa distincta	0.10 (-0.68 to 1.01)	-0.21 (-0.89 to 0.48)	0.09 (-0.49 to 0.67)
Physalaemus lateristriga	-0.16 (-0.88 to 0.53)	-0.23 (-0.92 to 0.49)	0.23 (-0.21 to 0.72)
Proceratophrys boiei	0.28 (-0.17 to 0.73)	-1.06 (-1.56 to -0.6)	0.39 (0.09 to 0.74)
Rhinella icterica	-0.14 (-0.82 to 0.47)	-0.52 (-1.15 to 0.04)	-0.13 (-0.68 to 0.31)
Rhinella ornata	-0.08 (-0.79 to 0.64)	-0.28 (-0.88 to 0.34)	0.15 (-0.34 to 0.69)
Scinax hayii	-0.15 (-1.1 to 0.82)	-0.57 (-1.5 to 0.23)	0.04 (-0.57 to 0.65)
Scinax cf. imbegue	-0.27 (-1.21 to 0.64)	-0.66 (-1.59 to 0.11)	0.1 (-0.46 to 0.69)
Dendrophryniscus brevipollicatus	0.30 (-0.47 to 1.14)	-0.52 (-1.24 to 0.12)	0.01 (-0.59 to 0.57)
Fritziana cf. fissilis	-0.24 (-0.68 to 0.17)	-1 (-1.5 to -0.56)	0.03 (-0.32 to 0.37)
Fritziana cf. ohausi	-0.38 (-1.32 to 0.42)	-0.4 (-1.16 to 0.34)	0.23 (-0.22 to 0.69)

Table 2.5 – Estimated means, and 95% credible intervals (reported with brackets) for covariate effects on amphibian detection probabilities at species-level in50 independent headwater streams in the Brazil's Atlantic Forest. Date-Ln = linear effect of Julian date; Date-Sq = square effect of Julian date.

Ololygon perpusilla	-0.33 (-1.07 to 0.35)	0.01 (-0.54 to 0.55)	0.08 (-0.36 to 0.5)
Aplastodiscus albosignatus	-1.12 (-1.62 to -0.66)	0.08 (-0.35 to 0.51)	-0.04 (-0.38 to 0.31)
Bokermannohyla circumdata	0.10 (-0.39 to 0.6)	-0.26 (-0.7 to 0.17)	-0.1 (-0.54 to 0.28)
Bokermannohyla hylax	0.44 (-0.04 to 0.96)	-0.24 (-0.67 to 0.17)	-0.17 (-0.63 to 0.24)
Crossodactylus caramaschii	-0.24 (-0.61 to 0.13)	0.31 (-0.03 to 0.64)	0.22 (-0.06 to 0.52)
Hylodes cardosoi	0.07 (-0.96 to 1.13)	-0.15 (-0.95 to 0.74)	0.09(-0.54 to 0.68)
Hylodes gr. lateristrigatus	-0.22 (-0.8 to 0.34)	-0.1 (-0.63 to 0.45)	0.1 (-0.37 to 0.55)
Hypsiboas caipora	0.09 (-0.88 to 1.13)	-0.16 (-1.02 to 0.73)	0.04 (-0.6 to 0.63)
Ololygon brieni	0.29 (-0.28 to 0.88)	-0.04 (-0.52 to 0.45)	-0.1 (-0.57 to 0.33)
Phasmahyla cochranae	-0.73 (-1.75 to 0.08)	-0.17 (-1.03 to 0.74)	0.11 (-0.45 to 0.69)
Vitreorana uranoscopa	0.29 (-0.22 to 0.79)	-0.48 (-0.9 to -0.07)	0.19 (-0.16 to 0.58)
Adenomera marmorata	0.01 (-0.4 to 0.45)	-0.75 (-1.17 to -0.35)	-0.2 (-0.54 to 0.13)
Brachycephalus sp.	-0.28 (-1.19 to 0.61)	-0.5 (-1.36 to 0.29)	-0.11 (-0.74 to 0.43)
Cycloramphus acangatan	-0.02 (-0.92 to 0.85)	-0.14 (-0.86 to 0.59)	0.16 (-0.42 to 0.8)
Haddadus binotatus	0.63 (-0.09 to 1.48)	-0.56 (-1.19 to 0.03)	0.05 (-0.44 to 0.49)
Ischnocnema guentheri	-0.33 (-0.76 to 0.08)	-0.2 (-0.56 to 0.17)	0.25 (-0.03 to 0.55)
Ischnocnema cf. hoehnei	-0.11 (-1.12 to 0.87)	-0.61 (-1.57 to 0.2)	0.06 (-0.56 to 0.64)
Ischnocnema aff. parva	-0.34 (-1.41 to 0.58)	-0.39 (-1.26 to 0.44)	0.04 (-0.6 to 0.64)
Ischnocnema cf. spanios	0.38 (-0.49 to 1.47)	-0.14 (-0.87 to 0.62)	0.16 (-0.41 to 0.79)

		Active	(SAVTS)		Passive (AAR)			
	mean	SD	CI-2.5%	CI-97.5%	mean	SD	CI-2.5%	CI-97.5%
Aplastodiscus perviridis	0.2	0.182	0.006	0.662	0.224	0.233	0.004	0.822
Dendropsophus elegans	0.186	0.167	0.007	0.624	0.182	0.188	0.004	0.681
Dendropsophus microps	0.394	0.264	0.029	0.917	0.045	0.084	0	0.306
Hypsiboas bischoffi	0.419	0.191	0.115	0.812	0.012	0.019	0	0.065
Hypsiboas faber	0.198	0.128	0.036	0.52	0.083	0.067	0.012	0.255
Macrogenioglottus alipioi	0.232	0.168	0.018	0.633	0.202	0.158	0.014	0.586
Paratelmatobius sp.	0.604	0.101	0.403	0.793	0.132	0.042	0.064	0.228
Phyllomedusa distincta	0.247	0.192	0.024	0.718	0.016	0.034	0	0.101
Physalaemus lateristriga	0.361	0.166	0.09	0.714	0.069	0.062	0.007	0.24
Proceratophrys boiei	0.712	0.081	0.543	0.851	0.524	0.068	0.385	0.655
Rhinella icterica	0.369	0.156	0.132	0.731	0.006	0.009	0	0.033
Rhinella ornata	0.399	0.177	0.104	0.764	0.063	0.049	0.007	0.195
Scinax hayii	0.316	0.226	0.023	0.814	0.037	0.07	0	0.248
Scinax cf. imbegue	0.342	0.22	0.038	0.831	0.023	0.042	0	0.142

Table 2.6 – Estimated mean, standard deviation (SD), and 95% credible intervals (lower limit = CI-2.5%, and upper limit = CI-97.5%) for detection probabilitiesusing active (SAVTS) and passive (AAR) methods at species-level in 50 independent headwater streams in the Brazil's Atlantic Forest.

Dendrophryniscus brevipollicatus	0.268	0.165	0.051	0.646	0.012	0.021	0	0.071
Fritziana cf. fissilis	0.807	0.065	0.666	0.912	0.59	0.064	0.458	0.706
Fritziana cf. ohausi	0.07	0.066	0.004	0.249	0.232	0.128	0.05	0.522
Ololygon perpusilla	0.391	0.135	0.161	0.673	0.398	0.115	0.188	0.629
Aplastodiscus albosignatus	0.697	0.09	0.51	0.851	0.497	0.077	0.348	0.649
Bokermannohyla circumdata	0.427	0.095	0.253	0.631	0.004	0.006	0	0.021
Bokermannohyla hylax	0.58	0.106	0.365	0.773	0.311	0.072	0.183	0.461
Crossodactylus caramaschii	0.431	0.083	0.276	0.601	0.239	0.051	0.147	0.351
Hylodes cardosoi	0.605	0.248	0.112	0.967	0.057	0.094	0	0.35
Hylodes gr. lateristrigatus	0.075	0.052	0.008	0.208	0.753	0.087	0.552	0.895
Hypsiboas caipora	0.627	0.234	0.148	0.972	0.064	0.106	0	0.391
Ololygon brieni	0.344	0.134	0.126	0.634	0.063	0.036	0.016	0.154
Phasmahyla cochranae	0.634	0.196	0.217	0.934	0.579	0.213	0.162	0.923
Vitreorana uranoscopa	0.684	0.088	0.496	0.836	0.741	0.064	0.603	0.854
Adenomera marmorata	0.308	0.073	0.176	0.463	0.873	0.035	0.793	0.932
Brachycephalus sp.	0.172	0.144	0.008	0.534	0.62	0.185	0.228	0.917
Cycloramphus acangatan	0.552	0.248	0.1	0.952	0.036	0.063	0	0.216

Haddadus binotatus	0.22	0.116	0.066	0.513	0.008	0.012	0	0.043
Ischnocnema guentheri	0.697	0.078	0.536	0.837	0.206	0.045	0.127	0.304
Ischnocnema cf. hoehnei	0.354	0.244	0.025	0.878	0.041	0.077	0	0.261
Ischnocnema aff. parva	0.327	0.235	0.017	0.84	0.043	0.084	0	0.302
Ischnocnema cf. spanios	0.265	0.195	0.021	0.726	0.028	0.052	0	0.176

2.5 DISCUSSION

Habitat loss is the greatest threat to the persistence of amphibians (IUCN 2016) and several studies have found that amphibian richness and forest specialist species are positively related to the amount of forest cover (ALMEIDA-GOMES; ROCHA, 2014; FICETOLA et al., 2011; HERRMANN et al., 2005; QUESNELLE; LINDSAY; FAHRIG, 2015). Likewise, we found a positive relationship between amphibian communities and forest cover in riparian zones of Brazil's Atlantic Forest. Moreover, our results show that streams surrounded by agriculture may have comparatively lower amphibian occurrence probabilities, indicating the importance of the surrounding matrix. The area surrounding forest fragments, and how it is used, is a key element that determines whether a fragment can support species (FERRANTE et al., 2017; MELO et al., 2013). Most observed species (80%) in our study are forest specialists (Table 2.2) that are expected to avoid open areas, such as agricultural lands (ALMEIDA-GOMES; ROCHA, 2014; DIXO; METZGER, 2010). Many amphibians require about 200 m of terrestrial habitat surrounding aquatic environments to maintain suitable habitats for refuge, overwintering and foraging (SEMLITSCH; BODIE, 2003). Matrix type can further impact dispersal success, edge crossing, and movement behavior of individuals, which in turn influences population abundance, species occurrences, and metapopulation dynamics of plants, invertebrates, and vertebrates (PREVEDELLO; VIEIRA, 2010). For instance, our multi-species occupancy model shows that treefrog species associated with streams (i.e., Aplastodiscus albosignatus, Phasmahyla cochranae and V. uranoscopa) respond weakly to forest cover (posterior mean estimates 0, -0.04, and 0.09, respectively), but strongly to agriculture (posterior mean estimates -0.28, -0.37 and -0.36, respectively; Figure 2.4; Table 2.4). These results suggest some species may not always respond to forest cover amount per se, but the type of anthropogenic land use surrounding focal forest fragments.

Although our findings highlight the positive influence of forest cover and negative impact of agriculture on amphibian communities and on most individual species, the effects of these land uses were generally small and weak for many species including both forest specialists and habitat generalist ones (with more than 25% of CIs overlapping zero), indicating a diffuse response of amphibians to these landscape features (only for *Fritziana* cf. *fissilis* the agriculture parameter did not overlap zero; Figure 2.3; Figure 2.4). The study area occurs in a highly forested region and it is possible that we did not obtain a large enough sample size for locations with low forest cover. Additionally, high connectivity between fragments can facilitate movement and dispersal among forest remnants mitigating effects of forest habitat loss (DRISCOLL et al., 2013; MELO et al., 2013). Dispersal between breeding sites dramatically decreases extinction risk for American toad (*Anaxyrus americanus*) populations, demonstrating a critical process to the persistence of metapopulations through source-sink dynamics (WILLSON; HOPKINS, 2013). Source-sink dynamics can maintain species in suboptimal sites (sink habitats), or even outside their environmental range, through constant and intense dispersal from high-quality source habitats (DURÃES et al., 2016; WILLSON; HOPKINS, 2013). Through this process, riparian zones along the edge of continuous forest (*i.e.*, suboptimal environmental) may be maintaining amphibian populations and communities by way of dispersal from source habitats (*i.e.*, forested habitats). Metzger et al. (2009) showed that the abundance of forest amphibian species in the Brazil's Atlantic Forest was positively related to the connectivity between fragments, while forest cover alone had no influence, suggesting that movement is key to maintaining amphibians within tropical fragments.

There was little evidence that stream density is an important covariate for amphibian species and communities in this forest dominated landscape. Stream density is likely more important in highly fragmented landscapes where this variable may be negatively related with habitat split, as low stream density may reduce the likelihood of connection between forest remnants and the hydrological network. Habitat split is triggered by deforestation that disconnects aquatic and forested habitat forcing amphibian species with aquatic reproduction to move from forest fragments to breeding sites through open areas (BECKER et al., 2007, 2010). This is one of the main threats for aquatic-breeding amphibians in tropical fragmented landscapes (BECKER et al., 2007, 2010).

Our results indicate that many amphibian species have the highest occurrence probabilities in riparian zones with small catchment area within flat landscapes. Catchment area and slope are proxies of many habitat characteristics, including physical in-stream characteristics and variations in riparian vegetation composition and structure (ALLAN; CASTILLO, 2007; COSTA, 2006; KINUPP; MAGNUSSON, 2005; RICHARDS; JOHNSON; HOST, 1996). For example, catchment area was strongly correlated with stream width in our study (Kendall's tau coefficient 0.63). Stream size (width, depth and volume), presence of waterfalls, and stream slope influence species and communities of both tadpole and adult amphibians in tropical forests because they provide different microhabitats (ETEROVICK; BARATA, 2006; KELLER et al., 2009; PARRIS; MCCARTHY, 1999; RIBEIRO; LIMA; MAGNUSSON, 2012). Slope may negatively affect amphibian dispersal because high slopes lead to higher energetic costs for moving compared to flat locations with low slope values

(LOWE et al., 2006; WESTGATE; DRISCOLL; LINDENMAYER, 2012). For example, stream slope positively influenced the genetic distance of stream salamanders *Gyrinophilus porphyriticus*, indicating that high slope may inhibit the dispersal of individuals (LOWE et al., 2006). In addition, variations in topography are directly linked with variations in vegetation composition in tropical forests (COSTA, 2006; KINUPP; MAGNUSSON, 2005), which can indirectly influence amphibian species distributions. Riparian understory and tree vegetation provide calling microhabitat and shelter for many species of amphibians and act as a buffer for microclimatic conditions (KELLER et al., 2009; PARRIS; MCCARTHY, 1999).

Detection probabilities of all amphibian species were less than one and varied widely between species, influenced by both survey type (active versus passive) and survey date (Table 2.5, 2.6). Many studies on tropical amphibian species assume that surveys conducted within one breeding season are sufficient to avoid consideration of species detectability (FERRANTE et al., 2017; METZGER et al., 2009; PARDINI et al., 2009). However, our results show that detection probability is far below perfect for all species and variable across the rainy season (*i.e.*, the amphibian breeding season). Our results suggest that the active method (SAVTS) is more effective than the passive one (AAR) to sample amphibians in streams and riparian zones. This was an expected outcome because the active method has the advantage of sampling species through both aural and visual surveys, allowing us to detect individuals that were not vocally active such as females, froglets, and individuals resting on leaves, branches, and litter. One third of the observed species were detected only visually with SAVTS and were never recorded calling in our sampling sites during the study period. The active sampling approach we used, SAVTS, is a common and well-established method (KELLER et al., 2009; PARRIS, 2004; RIBEIRO; LIMA; MAGNUSSON, 2012), while the passive method, AAR, is a more recent approach to survey anurans (RIBEIRO; SUGAI; CAMPOS-CERQUEIRA, 2017; WALLS et al., 2014). Although our results suggest SAVTS is a superior method to survey amphibians in tropical riparian zones, this method is limited by the number of available specialists to conduct field surveys. Therefore, AAR is a potential alternative to enhance the number of sampled sites in a region and/or the number of visits to each site. AAR devices can easily be programmed to record more hours in a day and/or more days during the rainy season without massively increasing field efforts. However, there are data processing concerns with the use of AAR devices, as it generates numerous recording files that require active listening or development of automated species identification algorithms (RIBEIRO; SUGAI; CAMPOS-CERQUEIRA,

2017). Additionally, potentially lower levels of detection necessitate that appropriate analytical models be used with passive survey approaches (*e.g.*, occupancy modeling).

The hierarchical multi-species model is a valuable approach that can model the true occurrence state while accounting for the survey process. Our modeling framework allowed us to estimate the mean response of amphibian communities in addition to species-specific responses to environmental gradients in riparian zones of the Atlantic Forest, without excluding those species that were rare. Our findings suggest that the reduction of forest cover surrounding tropical streams decreases mean occupancy probability at the community-level. However, riparian forest fragments may also retain an important fraction of species because some species were not as influenced by forest cover amount. Riparian forest fragments in a forested dominated landscape can help maintain amphibian diversity, highlighting an important strategy for preserving amphibian diversity in human-modified landscapes (ALMEIDA-GOMES; ROCHA, 2014; MENDENHALL et al., 2014; PARDINI et al., 2009; RODRÍGUEZ-MENDOZA; PINEDA, 2010). Yet, fragments surrounded by agriculture may negatively impact the occurrence probabilities of some species, something that should be considered when developing conservation plans in human-modified landscapes. The negative effects of the surrounding matrix increase with structural differences between the matrix and the focal habitat fragment (PREVEDELLO; VIEIRA, 2010). Thus, we can expect that changes in land use, for instance, from silviculture to agricultural activities are likely to decrease the occurrence probabilities of many amphibian species in riparian fragments because of increased structural differences between fragments and the matrix. Additionally, we showed that slope and catchment area are important environmental covariates influencing the occurrence probabilities of tropical amphibians. Our results combined with land use and topographic maps (which can be produced by Digital Elevation Model raster images, freely available for download [e.g., Topodata database]) can be used to make predictions of amphibian occurrences and distributions in the larger Atlantic Forest. Such projections can be useful to determine where to conduct future research and prioritize conservation efforts.

3. ANFÍBIOS ASSOCIADOS A RIACHOS DE MATA ATLÂNTICA RESPONDEM AOS FILTROS AMBIENTAIS LOCAIS E DA BACIA DE DRENAGEM

Ribeiro, J. W. e Siqueira, T.

3.1 RESUMO

Os riachos de regiões montanhosas tropicais são ambientes únicos que abrigam alta diversidade e endemismo de anfíbios. Por apresentarem uma estrutura hierárquica, os riachos trazem desafios extras para o entendimento dos fatores que estruturam suas comunidades, pois os processos ecológicos que determinam a ocorrência da fauna semiaquática podem operar através das características locais do segmento do canal e pelas características da bacia de drenagem. Além disso, as espécies dessas comunidades podem ter suas dispersões limitadas pela distância entre os habitats ou por apresentar uma via de dispersão no curso d'água para evitar a alta complexidade desse sistema. Aqui, nós avaliamos a contribuição relativa das variáveis locais (riacho), da bacia hidrográfica e de variáveis espaciais sobre a ocorrência dos anfíbios associados a riachos de Mata Atlântica através de Modelagem Hierárquica de Comunidades de Espécies (MHCE). Nossos resultados demonstraram que características dos riachos e da bacia são fatores centrais influenciando a distribuição dos anfíbios associados aos riachos da Mata Atlântica, e que as respostas aos fatores ambientais estão relacionadas aos atributos das espécies que são representações das suas tolerâncias fisiológicas. Os atributos das espécies apresentaram sinal filogenético de conservadorismo de nicho. Nossos resultados demonstraram baixo suporte ao papel do componente espacial na distribuição das espécies anuros associados aos riachos.

3.2 INTRODUÇÃO

Riachos e suas zonas ripárias são ambientes dinâmicos que abrigam comunidades únicas que contribuem para aumentar regionalmente a diversidade da vida silvestre (SABO et al., 2005). A fauna semiaquática que se abriga nestes ambientes, como a composta por sapos e salamandras, necessita tanto do ambiente aquático quanto do terrestre (QUESNELLE; LINDSAY; FAHRIG, 2015; SEMLITSCH; BODIE, 2003). Os ambientes lóticos, como rios e riachos, possuem uma estrutura hierárquica que traz desafios extras para o entendimento dos fatores que estruturam suas comunidades, pois os processos ecológicos que determinam a ocorrência da fauna semiaquática podem operar através das características locais do segmento do canal (como estruturas físicas e químicas dos riachos) e pelas características da bacia de drenagem (como topografia e cobertura do solo; ALLAN, 2004; LINDHOLM et al., 2018; TONKIN et al., 2018). Mas, mesmo sob condições ambientais favoráveis, uma espécie pode estar ausente em um local simplesmente por limitação de dispersão. Por outro lado, alta dispersão das espécies pode homogeneizar a biodiversidade (DURÃES et al., 2016) permitindo inclusive que espécies ocorram em ambientes não favoráveis (i.e., efeito de massa; LEIBOLD et al., 2004; WINEGARDNER et al., 2012). Nos estudos empíricos de ecologia de metacomunidades, as relações das espécies com variáveis ambientais são geralmente vistas como um indicativo de seleção determinística via filtros ambientais (*i.e.*, gradientes abióticos; sensu KRAFT et al., 2015) operando sobre as comunidades, enquanto que estruturas espaciais são tratadas como representantes de processos de dispersão, principalmente dispersão limitada (LANDEIRO; WALDEZ; MENIN, 2014; LINDHOLM et al., 2018; MELCHIOR; ROSSA-FERES; SILVA, 2017; SAITO et al., 2015). Porém, por possuírem uma vida associada tanto aos habitats terrestres quanto aos aquáticos, espécies semiaquáticas podem apresentar dispersão por via terrestre, dispersar pelo curso d'água seguindo fluxo dos riachos, ou uma mescla dessas duas vias (TONKIN et al., 2018).

Riachos tropicais de regiões montanhosas como a Mata Atlântica abrigam alta diversidade e endemismo de anfíbios (HADDAD et al., 2013). Contudo, essa fauna está entre uma das mais ameaçadas do mundo, com vários registros de declínio e extinções, havendo uma ampla discussão se atributos dessas espécies estão relacionados com as respostas às variáveis ambientais e com a sensibilidade ambiental que essas espécies apresentam (LIPS; REEVE; WITTERS, 2003; RIPPLE et al., 2017; WILLIAMS; HERO, 1998). Alguns estudos investigaram a influência de características dos riachos nas comunidades de anfíbios associados aos riachos tropicais (AFONSO; ETEROVICK, 2007; ETEROVICK; FERNANDES, 2001;

KELLER et al., 2009), enquanto outros focaram em variáveis quantificadas em escalas espaciais mais amplas como área de drenagem e paisagem (RIBEIRO et al., 2018; VASUDEVAN; KUMAR; CHELLAM, 2006). Todavia, avaliar concomitantemente o papel de variáveis ambientais relacionados aos riachos e paisagem sobre a ocorrência de espécies e comunidades de anfíbios associados a riachos, e se os atributos desses anfíbios estão relacionados com suas respostas as características do habitat pode fornecer um entendimento mais amplo e completo de como essas espécies estão respondendo aos fatores abióticos (Ficetola et al. 2011). Por exemplo, Ribeiro et al. (2018) demonstraram que a área da bacia de drenagem influencia espécies de anfíbios em riachos da Mata Atlântica, mas não puderam desatar se essa relação estava se dando através da escala da paisagem ou se era pela área da bacia representar características locais do habitat como largura do riacho. Além disso, as espécies dessas comunidades podem ter suas dispersões limitadas pela distância entre os habitats ou por apresentar uma via de dispersão no curso d'água para evitar a alta complexidade topográfica da região.

Recentemente, modelos de distribuição conjunta de espécies para estudos de comunidades (i.e., joint species distribution models) têm sido desenvolvidos para investigar questões em ecologia de comunidades como regras de montagem de comunidades, redes de associações de espécies, limitação de dispersão e seleção determinística via filtro ambiental (Pollock et al. 2014, D'Amen et al. 2017, Ovaskainen et al. 2017, Little and Altermatt 2018). Uma das principais vantagens destes modelos é a capacidade de inclusão de todas as espécies amostradas em sua estrutura analítica, inclusive as raras, o que pode ser recomendado para investigar comunidades com alta proporção de espécies endêmicas e raras como comunidades de anfíbios da Mata Atlântica. Estes modelos multi-espécies utilizam em sua formulação pelo menos uma variável preditora latente (*i.e.*, não observada) que especifica a correlação entre as espécies da comunidade, resultando em estimativas mais precisas dos parâmetros do modelo para espécies raras através da "força de empréstimo" (i.e., borrowing strength) das espécies comuns (Ovaskainen and Soininen 2011, Pollock et al. 2014, Warton et al. 2015). Além disso, variáveis preditoras latentes podem ser utilizadas para captar estruturas espaciais na distribuição das espécies e padrões de coocorrência das espécies que podem ser resultados de interações biológicas ou resposta a covariáveis não medidas (OVASKAINEN et al., 2016a, 2017). Ovaskainen et al. (2017) integraram os modelos de distribuição conjunta de espécies em uma modelagem hierárquica de comunidades de espécies (MHCE; i.e., Hierarchical Modelling of Species Communities - HMSC) através de abordagem Bayesiana. Os MHCE permitem incorporar a resposta das espécies aos gradientes ambientais considerando estruturas espaciais e temporais do desenho amostral, adicionalmente considerando que as respostas das espécies às características do habitat podem estar relacionadas com seus atributos e história evolutiva.

No presente estudo, nós avaliamos a contribuição relativa das variáveis locais do riacho, da bacia hidrográfica e de variáveis espaciais sobre a ocorrência dos anfíbios associados a riachos de Mata Atlântica através de Modelagem Hierárquica de Comunidades de Espécies (MHCE). Nós esperávamos que as distribuições dos anfíbios associados aos riachos fossem predominantemente influenciadas por variáveis abióticas, pois estudos prévios demonstraram que anfíbios com reprodução aquática respondem primariamente a fatores ambientais (Parris 2004, Landeiro et al. 2014). Além disso, as espécies desse grupo são consideradas especialistas; espécies especialistas devem ter maior associação ambiental do que espacial (LINDHOLM et al., 2018; PANDIT; KOLASA; COTTENIE, 2009). Considerando a estrutura hierárquica do sistema estudado e do nosso desenho amostral (Figura 3.1), nós testamos quatro modelos com diferentes variáveis latentes, representando diferentes cenários de estrutura espacial: i) nenhuma estrutura espacial explícita, ii) estrutura espacial linear (distância Euclidiana), que esperamos representar dispersão terrestre das espécies, iii) estrutura espacial na bacia hidrográfica, que deve representar dispersão das espécies via curso d'água, e iv) estrutura espacial linear mais estrutura espacial na bacia hidrográfica, que representa dispersão via terrestre e via curso d'água. Visto que anfíbios associados a riachos podem apresentar dispersão tanto através do curso d'água quanto por via terrestre (Grant et al. 2010), nós esperávamos que o modelo iv apresentasse o maior poder explicativo entre os modelos testados. Adicionalmente, nós testamos se as respostas das espécies às variáveis ambientais estavam relacionadas com seus atributos (e.g., hábito terrestre ou arborícola, tamanho e extensão de ocorrência) e com a história evolutiva dessa comunidade. Nós esperávamos que a resposta às variáveis ambientais estivesse relacionada com os atributos das espécies e que apresentasse conservadorismo de nicho, pois os fortes ruídos produzidos pelas correntes dos riachos têm se mostrado agente seletivo de alguns atributos (como tamanho de corpo pequeno e cantos em alta frequência) que tendem a ser filogeneticamente conservados em anuros (CARVAJAL-CASTRO; VARGAS-SALINAS, 2016). Por fim, examinamos padrões de ocorrência das espécies após considerar os efeitos dos fatores ambientais abióticos sobre as mesmas. Devido a vocalização dos anuros ser um fator importante para comunicação e reprodução e que espécies associadas a riachos tropicais costumam vocalizar em uma faixa de frequência mais estreita (CARVAJAL-CASTRO; VARGAS-SALINAS, 2016), nós esperávamos que as espécies que vocalizassem no mesmo período do dia apresentassem algum grau de coocorrência negativa para reduzir o mascaramento de sinais acústicos entre as espécies.



Figura 3.1 – a) Mapa com os 50 riachos amostrados e a cobertura do solo na região do estudo, sudeste do Brasil. As linhas tracejadas pretas representam as bacias. b) representação de uma bacia com 5 pontos amostrais com as microbacias delineadas para cada um dos riachos representado pela linha tracejada preta. c) Representação de uma microbacia.

3.3 MÉTODOS

Delineamento e amostragem de anfibios

O estudo foi conduzido em 50 riachos de uma região montanhosa do Estado de São Paulo nos municípios de São Miguel Arcanjo e Capão Bonito, sudeste do Brasil (Figura 3.1). Essa região montanhosa possui alta pluviosidade anual variando 1600-1900 mm, tem clima de zona subtropical umida (ALVARES et al., 2013) e constituí um dos maiores contínuos remanescente de Mata Atlântica (RIBEIRO et al., 2009). Essa região de floresta tropical montana apresenta alta diversidade e endemismo de anfíbios (ARAUJO; MATSUKUMA; SANTOS, 2013; FORLANI et al., 2010; RIBEIRO et al., 2018).

Para otimizar a amostragem, nós conduzimos campanhas de campo durante a época reprodutiva da maioria dos anfíbios na região que se entende de outubro a março que representa o período de maior temperatura e pluviosidade. Os sapos foram amostrados através de duas metodologias complementares: gravadores autônomos (amostragem passiva) e amostragem auditiva e visual ativa ao longo de um transecto de 100 m acompanhando o curso do riacho (HEYER et al., 1994; PARRIS, 2004; RIBEIRO et al., 2018). Em cada riacho conduzimos duas amostragens ativas independentes (exceto para dois riachos que por questões logísticas foram amostrados apenas uma vez) e gravamos trechos de 5 min a cada hora das 16:00 até às 23:00 h por três dias. Detalhes complementares sobre o delineamento amostral e amostragem dos anuros podem ser encontrados em Ribeiro et al. (2018).

Atributos das espécies e filogenia

Nós selecionamos três atributos dos anfíbios que foram utilizados em estudos anteriores que investigaram o grau de ameaça dos anfíbios relacionados com atributos ecológicos ((Williams and Hero 1998, Lips et al. 2003, Ripple et al. 2017): i) se os adultos possuem hábito arborícola ou terrestre, ii) o tamanho das espécies, e iii) extensão de ocorrência (*i.e., range size*). Nós consideramos arborícolas as espécies de pererecas das famílias Centrolenidae, Hylidae e Phyllomedusidae, enquanto que consideramos terrestres as espécies de Hylodidae (Tabela 3.1). Nós estimamos o tamanho médio das espécies medindo o tamanho focinho-cloaca dos indivíduos amostrados (Tabela 3.1). Para a espécie *Phasmahyla cochranae* que nós só obtivemos a medida de um indivíduo durante o campo, utilizamos o valor do tamanho da espécie disponível no Guia de Anfíbios da Mata Atlântica (HADDAD et al., 2013) para complementar nosso tamanho amostral e evitar possíveis vieses causados por só ter uma amostra.

	Hábito	Tamanho (mm)	Área de ocorrência (km ²)
Aplastodiscus albosignatus	Arborícola	39,9	61.471,5
Boana caipora	Arborícola	33,6	210,2
Bokermannohyla circumdata	Arborícola	59,4	38.102,2
Bokermannohyla hylax	Arborícola	54,7	61.948,6
Crossodactylus caramaschii	Terrestre	21,8	35.363,0
Hylodes cardosoi	Terrestre	41,7	2.467,3
Hylodes gr. lateristrigatus	Terrestre	25,3	8.110,6
Ololygon brieni	Arborícola	37,0	44.230,8
Phasmahyla cochranae	Arborícola	32,7	64.153,7
Vitreorana uranoscopa	Arborícola	25,1	589.138,3

Tabela 3.1 – Atributos das espécies de anfíbios associados aos riachos de Mata Atlântica utilizados no modelo.

Para estimar a extensão de ocorrência de cada espécie nós utilizamos os dados espaciais (*shapefiles*) disponíveis no website da Lista Vermelha da União Internacional para a Conservação da Natureza e dos Recursos Naturais (IUCN 2017). Embora a extensão de ocorrência não seja um atributo ecológico em si, ela deve estar relacionada com outros importantes atributos ecológicos das espécies que não estão disponíveis na literatura como fecundidade e tolerância térmica. Para estimar a extensão total de ocorrência de cada espécie nós seguimos Ripple et al. (2017) e utilizamos projeção de Mollweide que pode alterar as formas do polígono, mas tem a vantagem de conservar o tamanho das áreas. As estimativas de extensão de ocorrência das espécies foram conduzidas no R utilizando os pacotes "rgdal" e "sp" ((BIVAND; KEITT; ROWLINGSON, 2018; PEBESMA et al., 2018). Nós apresentamos no Apêndice 3 informações adicionais de como adquirimos dados espaciais para as espécies *Boana caipora* (dados espaciais disponíveis na IUCN) e para *Hylodes* gr. *lateristrigatus* que não teve sua identificação até o nível de espécie confirmada.

Para avaliar se havia sinal filogenético no nicho ecológico das espécies, nós compilamos um filograma (Apêndice 4) baseado na hipótese filogenética em larga escala de Amphibia que inclui mais de 2800 espécies proposta por Pyron & Wiens (2011a). Nós cortamos uma árvore filogenética para extrair apenas os táxons terminais (espécie) observados em nosso estudo utilizando o pacote "ape" no R (PARADIS; CLAUDE; STRIMMER, 2004). Em casos onde espécies registradas no nosso estudo não foram contempladas na árvore filogenética, nós substituímos essas espécies por táxons irmãos (MARTINS et al., 2015). Os dados da hipótese filogenética proposta por Pyron & Wiens (2011a) estão disponíveis no repositório Dryad (https://doi.org/10.5061/dryad.vd0m7; PYRON; WIENS, 2011b).

Covariáveis ambientais

Nós medimos 9 covariáveis ambientais abióticas representando características físicoquímica dos riachos e da paisagem: largura, profundidade, substrato, turbidez, cobertura florestal nativa, área de agricultura, silvicultura (*i.e.*, plantios de *Pinus* e *Eucaliptus*), inclinação da bacia, altitude e área da bacia. Nós caracterizamos a largura de cada riacho fazendo seis medidas equidistantes (a cada 20 m) de uma margem a outra do riacho. A proporção de substrato foi estimada visualmente em uma área de aproximadamente 1 m² no meio riacho em seis pontos equidistantes. Nós categorizamos o substrato em cinco categoria: areia (0,25-2 mm), cascalho (2-16 mm), seixo (16-64 mm), matacão (64-264 mm) e bloco (>256 mm; (GERHARD, 2005). Para caracterizar a diversidade de substrato de cada riacho, nós utilizamos o índice de Shannon. Nós estimamos a turbidez média com três medidas equidistantes de 50 m por riacho utilizando uma sonda multiparamétrica Horiba U-50 (HORIBA, Ltd). Para evitar vieses das covariáveis caracterizando os riachos, evitamos tomar medidas após chuvas fortes para que não houvesse alteração nos valores de largura e turbidez, e não prejudicasse a caracterização do substrato.

A medida de altitude foi tomada no ponto a jusante do transecto em cada riacho com GPS portátil. Nós utilizamos a área da bacia estimada por Ribeiro et al. (2018) que a definiram como toda a superfície de terra contribuindo para captação de água para o ponto a jusante do transecto estabelecido para amostrar os anfíbios em cada um dos riachos. Nós utilizamos o mapa de cobertura vegetal gerado por Ribeiro et al. (2018) para estimar a proporção de floresta nativa, agricultura e silvicultura em cada uma dessas microbacias. Para cada uma das microbacias estimamos a inclinação média da bacia utilizando imagem raster (Modelo Digital de Elevação) com resolução espacial de 30 x 30 m cada pixel.

Para evitar colinearidade entre as covariáveis ambientais abióticas preditoras do modelo, nós avaliamos correlações entre elas através do coeficiente de correlação *tau* de Kendall (nível de corte: $\tau = 0,50$; SOKAL; ROHLF, 1994). Houve correlação entre cobertura florestal e inclinação média da bacia ($\tau = 0,54$), cobertura florestal e silvicultura ($\tau = 0,58$), e de largura do riacho e área do catchment ($\tau = 0,63$). Dessa forma, excluímos silvicultura, inclinação média da bacia e área da bacia das análises para evitar colinearidade. Nós retemos como preditoras do nosso modelo seis covariáveis, sendo três covariáveis associadas a bacia (cobertura florestal, área de agricultura e altitude) e três covariáveis locais descritoras dos riachos (largura, turbidez e diversidade de substrato de cada riacho).

Modelagem Hierárquica de Comunidades de Espécies (MHCE)

Nós seguimos um modelo Bayesiano de Modelagem Hierárquica de Comunidades de Espécies (MHCE) proposto por Ovaskainen et al. (2017), mas que tem sido desenvolvido e utilizado por diversos estudos interessados em modelar a distribuição das espécies em comunidades biológicas (OVASKAINEN et al., 2016b; OVASKAINEN; SOININEN, 2011; POLLOCK et al., 2014; WARTON et al., 2015). A MHCE é uma abordagem eficiente para estimar como cada espécie responde as variáveis ambientais e introduzir estruturas aleatórias relacionadas ao desenho amostral do estudo (como por exemplo estruturas aninhadas ou estruturas espaciais). Abaixo apresentamos os principais passos utilizados na MHCE seguindo a estruturação estatística apesentadas em Ovaskainen et al. (2017).

A probabilidade de uma espécie *i* ocorrer no riacho *j* foi modelada como modelo linear generalizado utilizando a função de ligação probit: $Pr(y_{ij} = 1) \sim probit(L_{ij})$, onde L_{ij} descreve os preditores lineares da ocorrência das espécies. O preditor linear do modelo é soma do efeito fixo (covariáveis preditoras representadas por L_{ij}^F) com um componente aleatória (L_{ij}^R) . Sendo assim, o efeito das covariáveis preditoras na probabilidade de uma espécie ocorrer em um riacho (efeito fixo L_{ij}^F) pode ser descrito na escala probit como: $PR(y_{i,j} =$ 1) ~ *Intercepto_i* + β_{1i} * *Floresta_j* + β_{2i} * *Agricultura_j* + β_{3i} * *Altitude_j* + β_{4i} * *Largura_j* + β_{5i} * *Turbidez_j* + β_{6i} * *Substrato_j* , em que os coeficientes da regressão β_{1i} - β_{6i} denotam as respostas de cada espécie de anfíbio *i* para cada uma das seis covariáveis ambientais preditoras do modelo.

Nós consideramos quatro cenários diferentes para o componente aleatório do modelo que podem nos informar sobre possíveis processos influenciando a distribuição das espécies. O primeiro cenário considera um efeito aleatório no sítio, que é geralmente utilizado para representar covariáveis ambientais abióticas que não foram mensuradas, mas que podem ser importantes para distribuição das espécies. No segundo modelo, consideramos a distância Euclidiana representando uma estrutura espacial linear explícita, ou seja, a proximidade dos sítios amostrais que poderia influenciar a distribuição das espécies. No terceiro modelo, consideramos o efeito aleatório na bacia (Figura 3.1b), pois espécies semiaquáticas como os anfíbios podem ter sua via dispersão principal através do curso d'água (GRANT et al., 2010). Portanto, se os anfíbios dispersarem principalmente pelo curso d'água, esperamos que a probabilidade de os anfíbios ocorrerem nos riachos dentro de uma mesma bacia será maior do que entre riachos de bacias diferentes. Por fim, fizemos um cenário considerando a possibilidade de ter uma estrutura espacial linear (distância Euclidiana) e na bacia, pois a dispersão dos anfíbios pode se dar pelas duas vias. O poder explicativo de cada modelo foi estimado pelo coeficiente de discriminação D, que é um análogo do coeficiente R^2 para modelos de regressão com variáveis respostas binárias (OVASKAINEN et al., 2017; TJUR, 2009). Consideramos o modelo mais plausível aquele que apresentou maior valor de coeficiente de discriminação.

As estimativas de associação entre pares de espécies após terem sido controlados os efeitos fixos (covariáveis ambientais) foram geraras utilizando a matriz de variânciacovariância do componente aleatório do modelo L_{ij}^R . Por exemplo, o componente aleatório L_{ij}^R ao nível da unidade amostral foi definido como $\varepsilon_i^S \sim N(0, \Omega^S)$, sendo que Ω^S representa matriz residual de variância-covariância entre as espécies. A variância representa a variação aleatória atribuído à espécie *i* (diagonal da matriz), enquanto que covariância descreve o tanto de covariação entre duas espécies (elementos fora da diagonal da matriz). Esses elementos da diagonal e fora da diagonal da matriz de variância-covariância foram utilizados para gerar uma matriz de correlação que descreve a associação entre pares de espécies. Essa matriz de correlação tem valores que vão de -1 a 1 e mede o tanto que duas espécies são encontradas frequentemente mais juntas (valores positivos) ou mais separadas (valores negativos) do que esperado ao acaso. Valores próximo a 0 representam que a ocorrência de duas espécies se dá independentemente uma da outra.

Para permitir que os coeficientes da regressão de cada espécie (resposta as covariáveis ambientais) estivessem ligados à comunidade, foi assumido que um vetor com os coeficientes

da regressão de cada espécie *i* ($\beta_{i.}$) viesse de uma distribuição normal multivariada: $\beta_{i.} \sim N(\mu_{i.}, V)$. Sendo assim, o vetor $\mu_{i.}$ representa o nicho esperado de cada espécie e V é a matriz de variância-covariância que representa variação desse nicho. Para nosso estudo assumimos que os atributos das espécies estão relacionados ao nicho de cada espécie ($\mu_{i.}$). A força do sinal filogenético foi modelada na estrutura de covariância V da distribuição normal multivariada apresentada acima. A força do sinal filogenético foi designada pelo parâmetro ρ que pode variar de 0 a 1. $\rho = 0$ designa ausência total de sinal filogenético no nicho ambiental das espécies, enquanto que $\rho = 1$ indica que o nicho ambiental das espécies é totalmente estruturado pela filogenia da comunidade, sugerindo que espécies mais próximas filogeneticamente apresentam nichos mais similares do que o esperado ao acaso (*i.e.*, conservadorismo de nicho).

Nós fizemos toda a análise MHCEs no ambiente R versão 3.3.1 (R CORE TEAM, 2016) utilizando o pacote "HSMC" versão 2.1-1 (disponível em: https://github.com/guiblanchet/HMSC; OVASKAINEN et al., 2017). Os parâmetros do modelo foram estimados através de uma abordagem Bayesiana através de Métodos de Monte Carlo via Cadeias de Markov (MCMC) assumindo distribuições a *priori* não informativas (*i.e.*, valores padrão do pacote "HMSC"). Todas as covariáveis ambientais e os atributos das espécies contínuos foram padronizados para ter médio 0 e desvio padrão 1. Nós rodamos o modelo com 1.500.000 interações descartando as 1.480.000 primeiras e espaçando a cada 20.

3.4 RESULTADOS

Nós registramos um total de 10 espécies de anuros associados aos riachos da Mata Atlântica (Figura 3.2). Dos quatro modelos que consideramos com diferentes componentes aleatórios, o modelo com os sítios amostrais como efeito aleatório foi o que apresentou o maior poder de explicação (coeficiente de discriminação D de Tjur = 0,39). Portanto, consideramos que esse foi o melhor modelo e todos os resultados apresentados foram baseados nele. O segundo melhor modelo foi o que incorporamos estrutura espacial linear como efeito aleatório (D de Tjur = 0,37). Os modelos que incorporaram o efeito aleatório da bacia hidrográfica sozinha ou da bacia hidrográfica juntamente com efeito aleatório representando estrutura espacial linear apresentaram menor poder de explicação (D de Tjur = 0,31 e 0,33, respectivamente). O poder explicativo do modelo foi fortemente variável entre as espécies, com coeficiente de discriminação variando de 0,12 até 0,92 (Tabela 3.2).

A partição de variância dos preditores lineares do modelo demonstrou que as comunidades respondem principalmente aos fatores ambientais locais (47,7%) e pelas covariáveis da microbacia (44,9%; Figura 3.2), enquanto que a variação atribuída ao efeito aleatório espacial foi de apenas 7,4% (Figura 3.2). As covariáveis relacionadas ao riacho que mais contribuíram para explicar o padrão de distribuição da comunidade foram a largura do riacho (0,20) e a turbidez da água (0,168). Já em relação a bacia hidrográfica, a altitude foi a que mais contribuiu para explicar a distribuição das espécies (0,20), seguida pela cobertura florestal nativa na bacia (0,143; Tabela 3.2). A proporção de agricultura na bacia foi a covariável que menos contribuiu para distribuição das espécies (0,09; Tabela 3.2).



Figura 3.2 – Partição da variância explicada dos preditores lineares do modelo (L_{ij}). A variância foi particionada variáveis ambientais associadas aos riachos (47,7%) e microbacia (44,9%; componente fixo; L_{ij}^F) e componente aleatório (7,4%; L_{ij}^R). APLALB = *Aplastodiscus albosignatus*; BOACAI = *Boana caipora*; BOKCIR = *Bokermannohyla circumdata*; BOKHYL = *Bokermannohyla hylax*; CROCAR = *Crossodactylus caramaschii*; HYLCAR = *Hylodes cardosoi*; HYLLAT = *Hylodes* gr. *lateristrigatus*; OLOBRI = *Ololygon brieni*; PHACOC; *Phasmahyla cochranae*; VITURA = *Vitreorana uranoscopa*.

Tabela 3.2 – Partição da variância explicada separada para cada uma das covariáveis ambientais preditoras (componente fixo) e pelo componente aleatório. APLALB = *Aplastodiscus albosignatus*; BOACAI = *Boana caipora*; BOKCIR = *Bokermannohyla circumdata*; BOKHYL = *Bokermannohyla hylax*; CROCAR = *Crossodactylus caramaschii*; HYLCAR = *Hylodes cardosoi*; HYLLAT = *Hylodes* gr. *lateristrigatus*; OLOBRI = *Ololygon brieni*; PHACOC; *Phasmahyla cochranae*; VITURA = *Vitreorana uranoscopa*. *D* de *Tjur* = coeficiente de discriminação *D* de *Tjur*.

	Floresta	Agricultura	Altitude	Largura	Turbidez	Substrato	Aleatório	D de Tjur
APLALB	9,2	5,3	31,8	6,6	22,8	13,8	10,6	0,27
BOACAI	11	14,6	22	22,9	17,6	10,4	1,5	0,92
BOKCIR	24,7	6,5	21	4,6	20,9	9,6	12,8	0,26
BOKHYL	26,1	3,8	38,4	3,4	21	3,2	4	0,33
CROCAR	8,2	10,1	5,4	39,5	6,8	27,8	2,3	0,38
HYLCAR	29,3	12,7	15,8	7,6	23,9	8,9	1,7	0,12
HYLLAT	4,3	4,5	27,2	34,8	14,7	11	3,6	0,41
OLOBRI	9,8	13,4	15,8	8,9	25,4	9,1	17,7	0,23
РНАСОС	17,7	14,4	35,8	8,6	9,3	11,1	3,2	0,21
VITURA	3,1	4,7	2,7	63,3	5,3	3,8	17,1	0,82
	-							
Comunidade	14,3	9,0	21,6	20,0	16,8	10,9	7,4	0,39

A ocorrência da maioria das espécies apresentou relação positiva com altitude, incluindo *Aplastodiscus albosignatus*, *Bokermannohyla hylax* e *Hylodes* gr. *Lateristrigatus*, que tiveram 95% da probabilidade a posteriori do parâmetro positivo não sobrepondo o zero (Figura 3.3). Por outro lado, a diversidade de substratos no leito do riacho e a turbidez da água foram negativamente relacionadas com a maioria das espécies (Figura 3.3). A largura do riacho apresentou uma relação positiva com as pererecas *Vitreorana uranoscopa* (média = 2,9, Intervalo de Credibilidade [CI_{95%}] = 0,71 – 6,89) e *Boana caipora* (0,84, CI_{95%} = 0,19 – 0,55), e relação negativa com as rãs *Crossodactylus caramaschii* (-0,95, CI_{95%} = -0,32 – -1,71) e *H.* gr. *lateristrigatus* (-0,81, CI_{95%} = -0,19 – -1,45 ; Figura 3.3). A perereca *B. hylax* e a rã *Hylodes cardosoi* tiveram resposta positiva para proporção de cobertura florestal na bacia.



Figura 3.3 – Efeito dos coeficientes da regressão padronizados em cada espécie. APLALB = *Aplastodiscus albosignatus*; BOACAI = *Boana caipora*; BOACUR = *Bokermannohyla circumdata*; BOKHYL = *Bokermannohyla hylax*; CROCAR = *Crossodactylus caramaschii*; HYLCAR = *Hylodes cardosoi*; HYLLAT = *Hylodes* gr. *lateristrigatus*; OLOBRI = *Ololygon brieni*; PHACOC; *Phasmahyla cochranae*; VITURA = *Vitreorana uranoscopa*.

Nossas análises demonstraram que 50% da variação do nicho ambiental das espécies pode ser atribuído aos seus atributos. A relação detalhada dos atributos com as covariáveis ambientais estão disponíveis no Figura 3.4. O parâmetro ρ , que indica correlação filogenética após contabilizar a variação explicada pelas características das espécies, sugere suporte para a hipótese do conservadorismo de nicho com a média da distribuição posteriori de 0,64. Todavia, o intervalo de credibilidade de 95% do parâmetro ρ demonstrou que há ampla incerteza em torno da média (CI_{95%} = 0,06 – 0,99; Figura 3.5). A medida de associação entre pares de espécies (matriz de correlação) sugere que não há padrão de associação de espécies, pois as probabilidades posteriores de 95% de todos os pares de espécies possíveis (45 pares de espécies) variaram de -0,99 até 0,99.



Figura 3.4 - Relação dos atributos ecológicos das espécies com as covariáveis ambientais.



Figura 3.5 – Gráfico com a distribuição de probabilidade a posteriori do parâmetro ρ que indica correlação filogenética. Linha vertical tracejada indica a estimativa média das posteriores do parâmetro (0,64), enquanto que as linhas verticais pontilhadas indicam o intervalo de credibilidade inferior e superior (CI_{95%} = 0,06 – 0,99).

3.5 DISCUSSÃO

A seleção ambiental, via filtros abióticos, e a dispersão são processos importantes da distribuição das espécies e estruturadores das comunidades (LEIBOLD et al., 2004; VELLEND, 2010; WINEGARDNER et al., 2012). Nossas análises demonstraram que características ambientais dos riachos e da bacia de drenagem são fatores centrais influenciando a distribuição dos anfíbios associados aos riachos da Mata Atlântica, e que essa relação entre espécies e ambiente é mediada por atributos ecológicos das espécies que apresentam conservadorismo de nicho. Por outro lado, nossos resultados demonstraram baixo suporte ao papel da dispersão limitada ou excessiva influenciando a distribuição das espécies anuros associados aos riachos.

O modelo com o melhor poder de explicação foi o que considerou variáveis ambientais do riacho e da bacia como componente fixo e os sítios amostrais no componente aleatório, e explicou aproximadamente 40% da variação. Embora, adicionar o componente espacial em nosso sistema de estudo (distância espacial linear, bacias e as duas juntas) não tenha melhorado o poder de explicação do modelo, considerar a distância espacial linear resultou em um poder de explicação muito próximo ao do melhor modelo, sugerindo alguma estrutura espacial relacionada com a distribuição das espécies. Tem sido proposto que um sinal do componente espacial na distribuição das espécies pode ocorrer através de duas vias principais: por
autocorrelação espacial dos gradientes ambientais (e.g., gradientes climáticos costumam apresentar forte autocorrelação espacial) e por dispersão limitada ou excessiva dos indivíduos (COTTENIE, 2005; DINIZ-FILHO et al., 2012; LANDEIRO; WALDEZ; MENIN, 2014). A autocorrelação espacial dos gradientes ambientais causa maior similaridade entre comunidades mais próximas (i.e., decaimento de distância nas comunidades) através de seleção ambiental determinística, pois locais mais próximos têm características ambientes similares. A dispersão limitada provoca decaimento de similaridade entre comunidades independente de gradientes ambientais simplesmente pela maior probabilidade dos indivíduos dispersarem para áreas mais próximas, enquanto que dispersão excessiva pode causar homogeneização das comunidades adjacentes independente dos gradientes abióticos (HEINO et al., 2015). Portanto, sob um cenário em que as espécies tivessem forte limitação de dispersão, seria esperado que a inclusão do componente espacial aumentasse o poder de explicação do modelo, pois além das distribuições das espécies estarem ligadas com os gradientes ambientais locais e da bacia, estariam restritas à algumas partes do gradiente ambiental da região - o que não foi demonstrado pelos nossos resultados. A proximidade do poder de explicação do modelo considerando o sítio ou a distância linear como componente aleatório nos sugere que a variável latente do modelo está captando alguma variável ambiental não medida que provavelmente esteja estruturada espacialmente (i.e., autocorrelação espacial dos gradientes ambientais). Por exemplo, um estudo com anfíbios associados a riachos na Austrália encontrou que cerca de 10% da variação na composição de espécies de anfíbios estava relacionada aos fatores ambientais espacialmente estruturados (PARRIS, 2004).

Nossos resultados corroboram estudos que demonstraram que comunidades de anfibios com reprodução aquática são predominantemente estruturadas filtros abióticos (KELLER et al., 2009; LANDEIRO; WALDEZ; MENIN, 2014; PARRIS, 2004). Estudos com anfibios em regiões tropicais têm demonstrado que a importância dos componentes ambiental e espacial na estruturação das comunidades depende da escala do estudo, do sistema estudado e da história de vida (ERNST; RÖDEL, 2005; LANDEIRO; WALDEZ; MENIN, 2014; MELCHIOR; ROSSA-FERES; SILVA, 2017). Por exemplo, comunidades de anfibios com reprodução terrestre na floresta amazônica apresentam forte estruturação espacial, enquanto que anfibios com reprodução aquática apresentam relação mais forte com gradientes ambientais (LANDEIRO; WALDEZ; MENIN, 2014). Além disso, é esperado que a influência da dispersão sobre as comunidades deve aumentar com escala espacial de estudo, conforme demonstrado para girinos de poças da Mata Atlântica (MELCHIOR; ROSSA-FERES; SILVA, 2017). Isso

deve acontecer pois em extensões espaciais grandes, por exemplo dezenas de quilômetros, taxa de dispersão das espécies entre riachos deve ser insuficiente para que os indivíduos cheguem até novos habitats mais distantes. Embora desconhecemos informações quantitativas sobre a dispersão dos anfíbios entre riachos e bacias da Mata Atlântica, é possível que a escala do nosso estudo não tenha sido suficiente para que haja limitação de dispersão entre sítios amostrais, dado que os anuros são capazes de dispersar por mais de 10 km (SMITH; GREEN, 2005). Outra possibilidade é de os anfíbios associados aos riachos tenham muitas gerações ao longo do ano, aumentando as probabilidades de dispersar e alcançar novas áreas com ambiente ótimo, conforme demonstrado para insetos aquáticos (SAITO et al., 2015). Girinos de algumas espécies de rã-da-corredeira (Hylodidade) são encontrados durante todos os meses do ano nos riachos (ALMEIDA-GOMES et al., 2012; FATORELLI et al., 2015) e algumas espécie apresentam alta taxa anual de recrutamento juvenil (PATTO; PIE, 2001; STRUETT, 2018), o que sugere reprodução contínua e várias gerações ao longo do ano aumentando o número de eventos de dispersão.

Características abióticas locais relacionadas ao ambiente de reprodução e características da paisagem podem mediar a distribuição de espécies de anfíbios (FICETOLA et al., 2011; SURASINGHE; BALDWIN, 2015). As covariáveis da bacia de drenagem que mais contribuíram para as comunidades de anfíbios em nosso estudo foram a altitude (0,20) e a cobertura florestal nativa (0,14), enquanto que as covariáveis locais que mais contribuíram foram a largura do riacho (0,20) e turbidez da água (0,17). O tamanho do riacho tem se mostrado uma variável importante representando micro-habitat para anfíbios (KONOPIK; STEFFAN-DEWENTER; GRAFE, 2015; PARRIS, 2004; PARRIS; MCCARTHY, 1999). As espécies variam no uso dos riachos dependendo de sua largura, sendo que algumas espécies de pererecas (e.g., Centrolenidae) usam preferencialmente riachos maiores, enquanto que as rãs utilizam riachos menores (MELO; GAREY; ROSSA-FERES, 2018; RIVERA; FOLT, 2018). Similarmente encontramos algumas espécies de pererecas com maior probabilidade de ocorrência em riachos maiores, enquanto que algumas rãs apresentaram maior probabilidade de ocorrer em riachos menores. Tem sido predito que anfíbios evitam corpos d'água permanentes e grandes para reduzir a predação de ovos e girinos por vertebrados como peixes (MAGNUSSON; HERO, 1991). Portanto, espera-se que espécies que se reproduzem em corpos d'água maiores apresentem características para reduzir a predação como ovos depositados na vegetação e girinos que são impalatáveis ou que vivem enterrados. Embora não haja informações disponíveis em relação a palatabilidade de ovos e girinos para as espécies em nossos estudos, algumas características das pererecas que apresentaram relação positiva com tamanho do riacho sugerem que essas espécies possuem especializações para evitar predação – *e.g.*, os girinos da perereca-de-vidro (*Vitreorana uranoscopa*) possuem especialização para viverem enterrados no substrato arenoso do riacho (ANTUNES; FAIVOVICH; HADDAD, 2008; MELO; GAREY; ROSSA-FERES, 2018).

As covariáveis da bacia (*e.g.*, cobertura florestal) podem influenciar diretamente a ocorrência das espécies ou indiretamente através de mudanças causadas nas características do riacho como mudanças na qualidade da água e disponibilidade de habitats (ALLAN, 2004; FICETOLA et al., 2011). RIBEIRO et al. (2018) encontram baixa evidência de relação entre cobertura florestal (medida estimada em buffer de 200 m) e as mesmas 10 espécies investigadas em nosso estudo, enquanto que pelo menos duas espécies tiveram resposta positiva (IC_{95%} não sobrepondo zero) nosso estudo. A relação encontrada em nosso estudo pode ser um indicativo que a cobertura florestal a montante do riacho (medida estimada para bacia de drenagem) esteja influenciando indiretamente as espécies através de mudanças nas características da água. FICETOLA et al. (2011) demonstraram tanto efeito direto da paisagem quanto indireto através de mudanças de características da água (*i.e.*, concentração de fosfato e condutividade) sob comunidade de anfíbios em uma região temperada. Sendo assim, estudos futuros em riachos tropicais devem tentar desatar efeitos direto e indiretos da paisagem sobre os anfíbios.

Nossos resultados demonstraram que pelo menos 50% da variação do nicho ambiental das espécies foi atribuído aos atributos hábito das espécies (terrestre versus arborícola), tamanho corporal e extensão de ocorrência. Tem sido proposto que espécies arborícolas possuem maior tolerância fisiológica (*e.g.*, dessecação e temperatura) do que espécies terrestre-fossoriais (SCHEFFERS; WILLIAMS, 2018). Sendo assim espera-se que o hábito das espécies esteja fortemente relacionado com suas respostas aos gradientes abióticos. As pererecas tendem a apresentar maior tolerância à dessecação do que rãs. Além disso, as pererecas do nosso estudo foram em média maiores do que as rãs, e espécies maiores possuem maior resistência a dessecação (TRACY; CHRISTIAN AND; RICHARD TRACY, 2010). A extensão de ocorrência não é um atributo em si das espécies, mas deve estar relacionado com requerimentos das espécies como tolerância térmica e história de vida, representando os nichos das espécies. Portando, podemos esperar que espécies com extensão de ocorrência menores tenham nichos mais estreitos (*i.e.*, são mais especializadas). RIPPLE et al. (2017) demonstraram que o grau de ameaça das espécies de anfíbios é inversamente relacionado com a extensão de ocorrência reforçando que a extensão de ocorrência capta a sensibilidade ambiental das espécies. Nós

encontramos sinal filogenético nos atributos que analisamos, sugerindo suporte para a hipótese do conservadorismo de nicho. Esse resultado era esperado, uma vez que anfíbios que se reproduzem próximo aos riachos apresentam conservadorismo de nicho para o tamanho de corpo em escala local e que os outros atributos devem estar relacionados com tolerância fisiológicas como temperatura e o nicho climático dos anfíbios também possui sinal filogenético conservado (CARVAJAL-CASTRO; VARGAS-SALINAS, 2016; HOF; RAHBEK; ARAÚJO, 2010).

O MHCE tem se mostrado uma abordagem eficiente para investigar padrões de coocorrência agregativos e segregativos entre as espécies, detectando com mais frequência interações bióticas do que análises clássicas como o *C-score* (D'AMEN et al., 2017). Todavia, nossos resultados, contrários às nossas expectativas, não sugerem padrões de ocorrência positivos ou negativos entre pares de espécies, sugerindo que as distribuições das espécies são primordialmente influenciadas pelos preditores lineares do modelo e não por possíveis interações das espécies. Embora seja proposto que adultos de anfíbios apresentem padrão de segregação espacial durante a temporada reprodutiva para diminuir a interferência acústica entre as espécies, MOREIRA & MALTCHIK (2012) não encontraram evidência para segregação de anfíbios reproduzindo em poças conforme encontrado em nosso estudo com comunidades de riachos. Anuros podem diminuir a interferência entre espécies em um sítio reprodutivo através de outros mecanismos como vocalizar em horários diferentes, ocupar diferentes micro-habitats e terem fenologias distintas.

Uma das principais vantagens de modelagem de ocupação multi-espécies, como o MHCE empregado em nosso estudo, é produzir estimativas do efeito das variáveis ambientais para todas as espécies da comunidade, incluindo as raras (OVASKAINEN et al., 2017). Por exemplo, a perereca *Boana caipora* foi registrada em apenas um sítio amostral durante nosso estudo. Mesmo assim, nosso modelo foi capaz de relacionar a probabilidade de ocorrência dessa espécie com as covariáveis ambientais, e inclusive estimou que a largura do riacho influencia positivamente a ocorrência dessa espécie (média = 0,84, CI_{95%} = 0,19 – 0,55; *D* de *Tjur* = 0,92). Essa perereca é endêmica da Serra de Paranapiacaba com apenas seis populações conhecidas até o momento (ANTUNES; FAIVOVICH; HADDAD, 2008; RIBEIRO et al., 2018) e apresenta a menor extensão de ocorrência entre as espécies que registramos (estimativa feita em nosso estudo ~ 210 km²; veja Apêndice 3). A Mata Atlântica é um bioma que abriga alta diversidade e endemismo de anfíbios, sendo dominada por espécies raras ou com estreitas extensões de ocorrência com alto interesse para conservação (HADDAD et al., 2013;

VILLALOBOS et al., 2013). Sendo assim, modelagem de ocupação multi-espécies pode ser uma abordagem útil para monitorar a ocorrência (ou abundância) dos anfíbios nesse bioma e entender como essas comunidades respondem aos gradientes ambientais.

Dispersão limitada e excessiva podem agir juntamente com a seleção ambiental determinística na montagem das comunidades (LEIBOLD et al., 2004; VELLEND, 2010; WINEGARDNER et al., 2012), mas em suma, nós demonstramos que as comunidades de anfíbios associados a riachos da Mata Atlântica respondem principalmente à processos determinísticos relacionados aos nichos das espécies. Nosso estudo demonstrou que tanto fatores locais do riacho quanto as características da bacia de drenagem são importantes agentes influenciando a distribuição dos anuros. As respostas aos fatores ambientais estão relacionadas aos atributos das espécies que são representações das suas tolerâncias fisiológicas conservadas ao longo da história evolutiva dos anfíbios. Tem sido crescente o reconhecimento da importância do habitat terrestre e aquático para a persistência de espécies semiaquáticas (FICETOLA et al., 2011; QUESNELLE; LINDSAY; FAHRIG, 2015; SEMLITSCH; BODIE, 2003), e que características abióticas locais agem juntamente com características em escala mais ampla moldando as comunidades.

4. ASSESSING INFECTION RISK IN TROPICAL AMPHIBIANS WHILE ACCOUNTING FOR IMPERFECT DETECTION OF BATRACHOCHYTRIUM DENDROBATIDIS

Ribeiro, J. W., Siqueira, T., DiRenzo, G. V., Lambertini, C., Toledo, L. F., Haddad, C. F. B. & Becker, C. G. Assessing infection risk in tropical amphibians while accounting for imperfect detection of Batrachochytrium dendrobatidis. To be submitted to Biological Conservation.

4.1 ABSTRACT

Emerging infectious diseases threaten biodiversity. Disease ecologists that work on these issues need to confront the realism of imperfect observation data, which ultimately undermines conservation action. Given the possibility that changes in the pathogenicity and/or in the host susceptibility could trigger new amphibian populations declines or species extirpations, it is imperative to understand the role of abiotic and biotic factors on *Bd* dynamics in tropical landscapes to improve future management actions. Here, we tested the effects of abiotic and biotic variables on the risk of *Batrachochytrium dendrobatidis* infections in tropical amphibians from Brazil's Atlantic Forest. We used occupancy model that account for imperfect *Bd* detection to establish concrete links among environmental variables, biological predictors and *Bd* infection probability to 49 streams in the Brazilian Atlantic Forest. Our model indicates that the number of streams harboring *Bd* infected frogs was largely underestimated by the observed data. Contrary to our predictions, our results indicate that terrestrial-breeding species show higher infection prevalence than aquatic-breeding species. In agreement with our predictions, we found a positive relationship between *Bd* occupancy probability and stream density, and a negative relationship between *Bd* occupancy probability and amphibian species richness.

4.2 INTRODUCTION

The number of emerging wildlife diseases has dramatically increased over the past decades, causing population declines and species extinctions across a wide variety of taxa (DASZAK; CUNNINGHAM; HYATT, 2000; FISHER et al., 2012; JONES et al., 2008). However, it is likely that the reported number of observed emerging infectious diseases is underestimated because of recent trends in the number of undocumented emerging infectious pathogens (FISHER et al., 2012). Because of the obvious obstacles of field sampling and pathogen screening methods, researchers base their disease monitoring and forecasting models on partial population sampling. Thus, disease is often undetected at sampling sites even when present; a process that impacts the understanding of spatial disease dynamics (ADAMS et al., 2010; LACHISH et al., 2012; MILLER et al., 2012). Although most studies on wildlife disease use statistical methods and mechanistic approaches to understand how the environment shapes disease risk, few have explicitly incorporated the inherent imperfect detection of pathogens in their analyses (e.g., CANESSA; MARTEL; PASMANS, 2014; COLVIN et al., 2015; LACHISH et al., 2012; MCCLINTOCK et al., 2010). Species and population risk assessment based on biotic and abiotic predictors of the frog-killing fungus Batrachochytrium dendrobatidis (hereafter Bd), for instance, has largely ignored imperfect pathogen detection (but see CANESSA; MARTEL; PASMANS, 2014; DIRENZO et al., 2018; MILLER et al., 2012; MOSHER et al., 2017). Therefore, incorporating imperfect pathogen detection in wildlife disease studies is a clear advancement for both theoretical and applied disease ecology that provides more precise estimates of pathogen prevalence and infection intensity.

The amphibian chytrid is among the first described fungal pathogens to cause mortality to a vertebrate species of worldwide concern (BERGER et al., 2016; DIRENZO et al., 2017; SKERRATT et al., 2007). *Bd* has been detected on over 700 species across all three extant orders of amphibians (BECKER et al., 2016a; JAMES et al., 2015; OLSON et al., 2013; OLSON; RONNENBERG, 2014). In Brazil, country with the highest amphibian diversity, *Bd* has been present since the late 1800's (RODRIGUEZ et al., 2014), but in Brazil's Atlantic Forest amphibian declines and extinctions were linked to a spatiotemporal upsurge of *Bd* starting in the late 1970's (CARVALHO; BECKER; TOLEDO, 2017). The chytrid fungus is widely distributed in the Brazil's Atlantic Forest (JAMES et al., 2015), coexisting with one of the most diverse amphibian faunas globally (HADDAD; PRADO, 2005). The Atlantic Forest amphibians have a wide variety of reproductive strategies (see HADDAD; PRADO, 2005),

which are known to impact host responses to chytrid infections (BECKER et al., 2016b; GRÜNDLER et al., 2012; MESQUITA et al., 2017). It has been hypothesized that terrestrialbreeding amphibians, typically direct-developing amphibians, emerged as a response to minimize risk of aquatic pathogen infections (TODD, 2007). For example, these terrestrialbreeding amphibians are less likely exposed to waterborne chytrids and thus have lower *Bd* prevalence than species with aquatic larvae (BREM; LIPS, 2008; KRIGER; HERO, 2007a). Once exposed to *Bd*, however, terrestrial-breeding frogs are highly susceptible to develop chytridiomycosis due to lack of adaptive immunity (which includes microbiome assembly) against the pathogen (MESQUITA et al., 2017). Thus, host life history and water dependency are expected to impact *Bd* detection probabilities and be a proxy for *Bd* prevalence and infection intensity for amphibian communities (BECKER et al., 2014; LAMBERTINI et al., 2017; LIPS; REEVE; WITTERS, 2003; MESQUITA et al., 2017).

The chytrid fungus may not be randomly distributed within (prevalence) and across (occurrence rate) amphibian communities across a landscape (BECKER; ZAMUDIO, 2011; KRIGER; HERO, 2007a). Amphibian disease risk may increase with the availability of water bodies in the landscape (e.g., drainage density; (RUGGERI et al., 2018) because Bd is a waterborne pathogen and fungal zoospores persist in water for several weeks, making perennial water sources an environmental reservoir for the pathogen (CHESTNUT et al., 2014; JOHNSON; SPEARE, 2003; KILPATRICK; BRIGGS; DASZAK, 2010; LONGCORE; PESSIER, 1999). Survival, growth, reproduction and dispersal of *Bd* are strongly constricted by climatic conditions such as milder temperatures (optimal growth 17-25 °C) and high humidity (PIOTROWSKI; ANNIS; LONGCORE, 2004; VOYLES et al., 2017; WOODHAMS et al., 2008). Thus, variation in topography complexity, elevation and latitude are expected to predict Bd infection dynamics at local scales because these gradients are linked with local microclimatic variation (BECKER et al., 2016b; BREM; LIPS, 2008; JAMES et al., 2015; KRIGER et al., 2007b). Similarly, highly forested areas promote Bd occurrence and increase prevalence because native forests act as microclimate buffer for Bd persistence (BECKER et al., 2012; BECKER; ZAMUDIO, 2011; SCHEELE et al., 2015). However, forest cover may also affect amphibian diversity positively, and some empirical studies and epidemiological models have indicated that local biodiversity mitigates disease risk on an area through the dilution effect (BECKER et al., 2014; KEESING; HOLT; OSTFELD, 2006; SEARLE et al., 2011). Therefore, forest cover can influence the occurrence of *Bd* through two opposing routes: directly favoring its occurrence by providing optimal microclimates and indirectly harboring more diverse communities of amphibians which could reduce disease risk. Nevertheless, forest cover and local host diversity are often tightly autocorrelated (LONG; BRUNO; DUFFY, 2007), which makes it difficult to disentangle the contributions of biotic and abiotic forces on the risk of chytridiomycosis (*e.g.*, BECKER et al., 2016b). Given the possibility that changes in the pathogenicity and/or in the host susceptibility could trigger new amphibian populations declines or species extirpations, it is imperative to understand the role of abiotic and biotic factors on *Bd* dynamics in tropical landscapes to improve future management actions.

Here, we used an occupancy model that account for imperfect *Bd* detection to establish concrete links among environmental variables, biological predictors and *Bd* infection probability. Specifically, our hierarchical model differs from traditional statistical approaches by allowing us to estimate the degree of uncertainty of *Bd* occurrence across sites. Incorporating imperfect detection probabilities in spatial disease ecology provides a more precise estimation of pathogen distribution, allows the disentanglement of the covariates related to the ecological and observational process which are typically confounded, and provides unbiased covariate relationships to ecological processes (KÉRY, 2011; KÉRY; SCHAUB, 2012; MACKENZIE et al., 2002). Specifically, we tested the effects of (i) abiotic (stream density and natural forest cover) and (ii) biotic variables (amphibian species richness and host life history traits) on the risk of *Bd* infections in tropical amphibians from Brazil's Atlantic Forest. We hypothesized that more forested areas would show higher *Bd* detection probability than highly fragmented areas, because high natural forest cover harbor higher proportion of infected frogs with higher disease load (BECKER et al., 2017; BECKER; ZAMUDIO, 2011) and provides a cooler environment for *Bd* to grow (PIOTROWSKI; ANNIS; LONGCORE, 2004).

In terms of biotic and abiotic predictors, we expected to find that higher *Bd* infection risk in natural areas of close canopy and high stream density because (i) high canopy density of natural forests provides suitable microclimate for *Bd* (BECKER et al., 2012; BECKER; ZAMUDIO, 2011) and (ii) streams can serve as environmental reservoirs for waterborne chytrids (JOHNSON; SPEARE, 2003; SCHEELE et al., 2015). According to the dilution effect hypothesis (BECKER et al., 2014), natural forest habitats could reduce disease risk because natural environments tend to harbor higher diversity of amphibian species (BECKER et al., 2007, 2012, 2016b). Our sampling design allows for robust analyses because forest cover and amphibian richness are weakly correlated in our study area (RIBEIRO et al., 2018). Thus, we expected to find an unconfounded relationship between amphibian species richness, landcover and *Bd* occurrence. Finally, we expected to find that direct-developing amphibian species had lower disease prevalence, but higher infection intensities than aquatic-breeding species, because direct-developing amphibians do not require water bodies to complete their life-cycle, and thus are less likely to develop adaptive immunity to waterborne chytrids (as previously reported by Mesquita et al. (2017).

4.3 METHODS

Study area

The study was carried out in the Carlos Botelho State Park and adjacent forest fragments in the Paranapiacaba plateau, State of Sao Paulo, Brazil (Figure 4.1). The Park's headquarter (24° 3' 22.94" S, 47° 59' 37.08" W) is located in the Upper Paranapanema basin. This region harbors one of the largest remaining areas of Atlantic Forest with more than 35,000 hectares of protected forest (KRONKA et al., 2005; RIBEIRO et al., 2009). The vegetation is predominantly composed by Montane Ombrophilous Dense Forest (KRONKA et al., 2005) surround by exotic forest of pines and eucalyptus (*i.e.*, silviculture), agricultural areas (*i.e.*, vineyard, cattle, pasture, and orchards), and rural buildings. The region presents a humid subtropical hot summer and typically a dry winter, but years without a dry season may also occur (ALVARES et al., 2013). The average annual temperature is 20 °C (ranging 18-22 °C) with annual precipitation over 1600 mm (ALVARES et al., 2013). This region exhibits high biodiversity with more than 110 amphibian species; most of these species use riparian habitats for foraging and breeding (ARAUJO; MATSUKUMA; SANTOS, 2013; RIBEIRO et al., 2018).

Bd data

We selected 50 headwater streams and established a 100 m transect in each of them. Due to logistic difficulties, however, we did not collect swab samples in one stream. Thus, we considered 49 streams for our analyses (Figure 4.1). We surveyed amphibians using a standardized acoustic and visual sampling protocol along each 100 m transect (HEYER et al., 1994; RIBEIRO et al., 2018). Each transect was sampled at least once in both diurnal and nocturnal periods by two or three researchers that walked slowly along transects searching for frogs visually and audibly in their microhabitats, such as bromeliads, stream banks, rocks, vegetation, leaf-litter, and burrows. When we encountered an amphibian, we captured and swabbed frogs. We handled each individual frog using disposable gloves to avoid cross-

contamination among samples. We used sterile swabs to sample frog skin following protocol by Kriger et al. (2006). Then, we released each individual in the same collecting location. Field sampling occurred during the rainy season from November 2015 to March 2016.



Figure 4.1 – Study area with 49 sampling sites in the Atlantic Forest, southeastern, Brazil.

We collected and handled each individual frog using disposable gloves, thus avoiding cross-contamination among samples. We used sterile swabs to sample frog epidermis following the protocol described by Kriger et al. (2006). We stored swab samples in 1.5 ml polypropylene tubes and refrigerated samples until DNA extraction. We followed the protocol presented by BOYLE et al. (2004) and extracted *Bd* DNA from each swab using the PrepMan Ultra[®] (Applied Biosystems). We quantified *Bd* infection loads (zoospore genome equivalents ZGE) in each swab sample trough qPCR analysis with TaqMan assays (Applied Biosystems) and used dilution standards of 0.1, 1, 10, 100, and 1000 ZGE using *Bd* strain CLFT 159. This strain most likely matches the number of ITS copies on the *Bd* strain we used (Longo et al. 2013). Samples exhibiting *Bd* load equal or greater than one were assumed to be positive for *Bd* infection (KRIGER et al., 2006, 2007).

Biotic and abiotic covariates

We calculated the amount of natural forest cover and non-natural forest cover using aerial photographs with 1 m of spatial resolution (EMPLASA, 2011). We generated stream networks using digital elevation models and calibrated with a topography map produced by the Brazilian Institute of Geography and Statistics (1:50,000 scale; https://www.ibge.gov.br/). We extracted information of stream density, forest edge and forest cover within a buffer of 200 m surrounding each sampled stream and defined stream density as the total length of the stream network in meters within a buffer (m/buffer; as in RUGGERI et al., 2018). All geographic information data was calculated using software ArcGIS version 10.3.1 (ESRI, 2015). We used the species richness estimated by Ribeiro et al. (2018) – a study carried out in the same focal streams – as a fine-scale measure of local amphibian diversity. We assessed collinearity among all covariates using Kendall's tau coefficient (SOKAL; ROHLF, 1994). To avoid collinearity, we did not forest edge in the analysis because it was correlated with forest cover ($\tau = -0.84$). All covariates retained were weakly correlated ($\tau < 0.12$), suggesting that covariates were independent from one another. Because altitude variation is linked with microclimate variation that may influence amphibian occurrence, we selected sampling sites with minimal variation in elevation (mean = 741.7; SD = 30.99) to avoid the influence of elevation on our response variables.

Bd occurrence models and prevalence

We used a hierarchical logistic modeling framework (also known as site-occupancy models) first presented by MACKENZIE et al. (2002) to estimate *Bd* occurrence and prevalence. The hierarchical logistic model allows the simultaneously estimation of the probability of site occupancy by a target species (in our case *Bd*), while accounting for false absences, and this framework has been slightly modified several times to successfully estimate *Bd* detection probability or *Bd* prevalence within a site (ADAMS et al., 2010; DIRENZO et al., 2018; LACHISH et al., 2012; MCCLINTOCK et al., 2010). Here, we assumed that *Bd* occurs in a site if at least one infected frog occurred at that site. Thus, we denoted the occurrence of *Bd* in stream *j* as $z_j = 1$, and if *Bd* was not detected, then the stream *j* was denoted as $z_j = 0$. We assumed that true *Bd* occupancy is a binary random variable: $z_j \sim Bernoulli(\Psi_j)$; where Ψ_j is *Bd* occupancy probability at stream *j*. We related *Bd* stream occupancy probability (Ψ_j) to forest cover, stream density, and species richness (defined above) using a logit link function (ADAMS et al., 2010; KÉRY; SCHAUB, 2012), such that:

$$logit(\Psi_i) = a0 + a1 * Forest cover_i + a2 * Stream density_i + a3 * Species richness_i;$$

where a0 represents the intercept and a1 to a3 represents the regression coefficients (*i.e.*, the effect of the covariates on Bd) on the logit scale. We standardized all continuous covariates by subtracting the mean and dividing by the standard deviation.

We used each amphibian captured at each stream as our replicate survey k at each stream *j* to estimate *Bd* detection probability and prevalence (KÉRY; SCHAUB, 2012; MACKENZIE et al., 2002). We assumed that each sampled amphibian (*i.e.*, swab samples) was an independent detection/non-detection observation of *Bd* in a sampling stream (ADAMS et al., 2010). If an individual amphibian k was *Bd*-infected swab at stream *j*, we denoted $y_{j,k} = 1$, and 0 otherwise. Thus, the probability to observe an infected amphibian k at stream *j* ($p_{j,k}$) is a Bernoulli random process conditional on *Bd* occupancy on at least one infected frog at stream *j*: $y_{j,k} \sim Bernoulli(p_{j,k} * z_j)$. The *Bd* detection probability ($p_{j,k}$) is analogous to the prevalence of *Bd* (ADAMS et al., 2010). We modeled *Bd* detection probability at a stream as function of the aquatic index of the sampled amphibian (AI) and forest cover on the logit scale, using:

$logit(p_{j,k}) = \beta + b0 * Aquatic index_j + b1 * Forest cover_j.$

The aquatic index is a measure of amphibian species water dependency and has been used to relate the probability an amphibian species will be infected by *Bd* in amphibian communities (BECKER et al., 2014; LIPS; REEVE; WITTERS, 2003; MESQUITA et al., 2017). We classified amphibian species into three distinct groups: terrestrial species with terrestrial eggs (AI-0), arboreal species with an aquatic larval phase (AI-1), and terrestrial species with an aquatic larval phase (AI-2; (BECKER et al., 2014; LIPS; REEVE; WITTERS, 2003; MESQUITA et al., 2017). To quantify effects, we calculated the differences between parameters related to aquatic index at each MCMC iteration following Ruiz-Gutiérrez et al. (2010). We computed the proportion of iterations where one parameter was greater than the other. We report these values as the probability of parameter x > parameter z, written as Pr(x > z). We considered effects with small posterior means or with a large degree of parameter overlap to be either unimportant to the process being modeled, or to have been estimated too imprecisely to draw conclusive inference.

We estimated the model parameters using a Bayesian framework and non-informative priors for the parameters following the suggestions by Lunn et al. (2012; normal distribution with a mean of zero and standard deviation of 3.68). We ran the model in the JAGS version

4.2.0 (PLUMMER, 2016) employed on R version 3.3.1 (R CORE TEAM, 2016) with "jagsUI" package version 1.4.4 (KELLNER, 2016). We fit the model with three Markov chain Monte Carlo and 1,020,000 iterations, burnin the first 1,000,000 iterations, thinning by 20, and an adaptive phase of 1,000,000 iterations. We checked the convergence of all the parameters using the R-hat statistic, where values < 1.1 indicate convergence, and we inspected MCMC traceplots for well-mixing of the chains.

Bd infection intensity

We used *Bd* ZGE of each infected individual as index of *Bd* infection intensity (KRIGER et al., 2006, 2007) to assess the effect of aquatic index and forest cover on *Bd* infection intensity. First, we tried a hierarchical *N*-mixture model that accounts for imperfect *Bd* detection to estimates infection intensity (DIRENZO et al., 2018; MILLER et al., 2012), but the parameters did not converge. Thus, we caution that *Bd* infection intensity should not be interpreted as the "true" infection intensity, but instead as a relative measure of infection intensity. Using the relative *Bd* infection intensity should not be a problem to our main interest in assessing the effect of aquatic index on *Bd* infection intensity because we do not expect that there are large biases in the observed trend between groups, allowing relative comparisons between them.

Therefore, we used two linear mixed effects model with $log_{10} Bd$ infection intensity as the response variable and aquatic index as fixed effects and the number of amphibian species as a random effect. Then, we created another linear mixed effect model with $log_{10} Bd$ infection intensity as the response variable and forest cover as a binary fixed effect (*i.e.*, highly forested >= 70% of natural cover, and non-highly forested < 70%), and the number of amphibian species as a random effect. However, both models failed the homogeneity of variance test (ZUUR et al., 2009). Therefore, we used the non-parametric Kruskal-Wallis test to assess the effect of aquatic index and forest cover on *Bd* infection intensity (SOKAL; ROHLF, 1994).

4.4 RESULTS

We collected a total of 339 frog swabs in 49 headwaters streams in the Brazil's Atlantic Forest. The number of individuals surveyed (*i.e.*, swab sampled) per sampling site ranged from 1 to 10 amphibians (mean = 6.9; sd = 3.25). We recorded *Bd*-positive frogs in 26 streams, with the naïve occurrence (*i.e.*, the proportion of streams at which *Bd* was detected) as 0.531. Our

occupancy model, however, estimated that *Bd* occurred at 37.5 streams (95% credible interval $[CI_{95\%}] = 30-46$; Figure.4.2), indicating that *Bd* occupancy probability was 0.80 on average $(CI_{95\%} = 0.583 - 0.975\%)$. In agreement with our predictions, we found a moderately positive relationship between *Bd* occupancy probability and stream density (mean = 0.53, CI_{95%} = -0.49– 1.71; Figure 4.3), with most of parameter posterior distribution including positive values (85%). Also, as predicted, we found a moderately negative relationship between *Bd* occupancy probability and amphibian species richness (mean = -0.69, CI_{95%} = -1.88–0.4; Figure 4.3), with most of parameter posterior containing negative values (90%). There was a weak positive association between forest cover and *Bd* occupancy probability with most of posterior distribution of the forest cover parameter overlapping zero (Figure.4.3; mean = 0.06, CI_{95%} = -1.35–1.40), with only 56% of parameter posterior distribution containing positive values.



Figure 4.2 – Histogram of posterior distribution of sampled sites occupied by *Bd* infected frogs in Atlantic Forest streams. Vertical dotted line describes the number of sampling sites at which *Bd* was detected (26 sites), dashed line shows posterior mean (37.5 sites), and two-dash lines indicate the 95% credible interval (30–46 sites).

Our qPCR analyses showed that 46 out of 336 frogs were infected with *Bd*, resulting in a naïve *Bd* prevalence (proportion of observed infected frogs) of 13.6%. The prevalence differed among host species depending on their aquatic index. The mean prevalence of terrestrial-breeding species (AI-0; mean = 33.5%, CI_{95%} = 17.7-52.4%) was more than two-fold the mean prevalence of arboreal species (AI-1; mean = 14.1%, CI_{95%} = 7.7-22.9%) and the terrestrial species with aquatic larvae (AI-2; mean = 17.8%, CI_{95%} = 10.4-27.2%). Terrestrial-breeding

species had a higher probability to be infected than arboreal species ($Pr(b0_{AI-0} > b0_{AI-1}) = 0.987$) and terrestrial species with aquatic larvae ($Pr(b0_{AI-0} > b0_{AI-2}) = 0.961$; Figure 4.4). There was high overlap of *Bd* infection prevalence between terrestrial species with aquatic larvae and arboreal species with aquatic larvae ($Pr(b0_{AI-2} > b0_{AI-1}) = 0.771$). The mean posterior distribution for the forest cover parameter showed a positive relationship with *Bd* prevalence (mean = 0.302, CI_{95%} = -0.124–0.721), with most of parameter posterior distribution including positive values (92%).



Figure 4.3 – Response of occupancy probability rate of Bd to stream density (length of stream network (m) within a buffer), forest cover (%), and amphibian species richness (number of species) in Atlantic Forest streams.

We used the average detection probability to predict the number of amphibians required to be 95% certain that a positive sample is detected in a stream where Bd occurs for three aquatic index groups. We predicted that the number of swabs collected for two sampling stream types with distinct natural forest cover: 100% of natural forest cover and with 30% natural forest cover. Our results show for these two sites with contrasting forest cover 15 swabs are needed to be 95% certain of Bd occurrence at a stream with 100% of natural forest cover, whereas at

least 40 swabs are needed to reach the same level of certainty in a stream with 30% of natural forest cover (Figure 4.5).

Bd infection intensity was highly variable ranging from 1 to 18,846 ZGE (mean = 719.8; standard deviation = 2,866.1). On average terrestrial species with an aquatic larval had higher *Bd* infection intensities (mean = 1,124.3; standard deviation = 4,049.2) followed by terrestrial-breeding species (mean = 451.4; standard deviation = 770.2), and arboreal species with an aquatic larval (mean = 276; standard deviation = 997.2). However, we found that host aquatic index did not predict *Bd* infection intensities ($x^2 = 2.862$; df = 2, *P* = 0.24), and neither did forest cover ($x^2 = 0.105$; df = 1, *p* = 0.75).



Figure 4.4 – Density plot of the posterior distribution for *Bd* infection prevalence (detection probability p) for Aquatic Index groups in Atlantic Forest streams. Terrestrial species with terrestrial eggs (AI-0); arboreal species with an aquatic larval (AI-1); terrestrial species with aquatic larvae (AI-2).



Figure 4.5 – Predicted number of amphibians required to be 95% certain to collect a positive sample in a stream when Bd is present for the three aquatic index groups in two distinct natural forest cover: left panel is a sampling site with 30% of natural forest cover and right panel a sampling site with 100% of natural forest cover. The dashed lines represent the 95% probability of detect Bd when it is present in a stream. We made the predictions using a binomial argument: $1 - (1 - p)^n$, where *n* indicates the number of amphibians tested and *p* is Bd detection probability (ADAMS et al., 2010; KÉRY; SCHAUB, 2012; DIRENZO et al., 2018). We used the average predicted Bd detection probability for *p* may be assumed, for instance using upper or lower bound of the credible interval.

4.5 DISCUSSION

Monitoring wildlife disease across landscapes is key for supporting conservation strategies in response to disease-associated declines (MÖRNER et al., 2002), but since diseases are imperfectly detected (*i.e.*, observation process), it is important to adopt modeling frameworks that explicitly incorporate this uncertainty to accurately estimate the "true" ecological process (*i.e.*, occupancy or abundance; CONVERSE et al., 2017; MCCLINTOCK et al., 2010). Our model indicates that the number of streams harboring *Bd* infected frogs was largely underestimated by the observed data. Our estimations highlight that *Bd* is likely present at 44.2% more streams than the naïve occurrence in the landscape we studied. Contrary to our predictions, our models indicate that terrestrial-breeding species show higher infection prevalence than aquatic-breeding species, while the posterior distribution for *Bd* prevalence of terrestrial-breeding species was large (see Figure 4.4). Although there is support for a wide distribution of *Bd* across our sampling streams (about three-quarter of sampling sites), our results suggest non-random pathogen occurrence and varying detection likelihood throughout the landscape.

Studies on wildlife disease face several levels of uncertainty, which can be dealt with hierarchical occupancy models to make precise inferences about disease dynamics across space and time, and thus supporting management ((DIRENZO et al., 2018; LACHISH et al., 2012; MCCLINTOCK et al., 2010; MILLER et al., 2012). Our occupancy model accounts for *Bd* detection uncertainties and make explicit inferences on *Bd* spatial occurrence. In agreement with previous studies (BECKER et al., 2012; BECKER; ZAMUDIO, 2011), we have found a positive relationship between forest cover and *Bd* prevalence. Our results also point to higher *Bd* prevalence (detection probabilities) in natural forested areas, where amphibian densities tend to be higher. Therefore, if *Bd* is present, fewer samples are needed to collect a *Bd* positive sample in highly forested areas than in fragments (see Figure 4.5). Moreover, our results suggest that true *Bd* prevalence differs among amphibian species with varying life histories (AI).

There are many instances supporting the hypothesis that terrestrial-breeding amphibians have lower Bd prevalence than aquatic-breeding species (BREM; LIPS, 2008; KRIGER; HERO, 2007), because terrestrial-breeding amphibians have less contact with aquatic environments (i.e., environmental reservoirs of Bd zoospores) and die quickly after coming into contact with the Bd fungus (MESQUITA et al., 2017). But contrary to this, our results point to higher Bd prevalence in terrestrial-breeding species compared to aquatic-breeding species. The primary difference between our study and others was that our sampling was strictly conducted along riparian zones and streams, which are environments expected to favour exposure to waterborne chytrids, whereas others sample riparian and terrestrial habitats. Thus, it is likely that riparian environments play a central role on host-pathogen dynamics of direct-developing amphibian species. Because local direct-developing amphibians have higher susceptibility to Bd than species undergoing aquatic larval development when experimentally exposed to the fungus (MESQUITA et al., 2017), climatic and anthropogenic changes (e.g., extreme drought and deforestation) that influence these frogs to move to riparian areas may pose a significant risk for this group. For instance, droughts have been linked to outbreaks of chytridiomycosis through increasing aggregations of amphibian hosts along streams (MESQUITA et al., 2017). Future studies are needed to investigate whether terrestrial-breeding amphibians exhibit strong seasonal and fine-scale spatial variations in disease risk.

Perennial water bodies are natural environmental reservoirs for *Bd*, therefore their higher availability (measured as stream density in our study) could increase *Bd* disease risk in the landscape (RUGGERI et al., 2018). *Bd* zoospores can remain viable in water bodies for several weeks and on moist creek sand beds for up to three months (JOHNSON; SPEARE, 2003, 2005).

Therefore, landscapes with high density of streams, such as those in the Atlantic Forest coastal mountains, can act as Bd reservoirs and facilitate spillover among species, because the movement of infected frogs from breeding grounds to overwintering sites potentially carries the fungus to new environments. In temperate systems, Scheele et al. (2015) showed that the probability of Bd to occur in temporary ponds increases with proximity from perennial water bodies, such as streams, highlighting their contribution to transmission. In tropical systems, there are a high proportion of pond-breeding and terrestrial-breeding frogs dwelling in riparian zones (RIBEIRO et al., 2018), host species that could carry chytrids from lotic environments to others.

Some studies have shown that *Bd* occurrence and prevalence are positively correlated with natural forest cover (BECKER; ZAMUDIO, 2011; SCHEELE et al., 2015), because highly forested areas provide optimal micro-climate characteristics (*e.g.*, mild temperatures, high humidity) for *Bd* growth, development and dispersal (PIOTROWSKI; ANNIS; LONGCORE, 2004). However, although we have found a positive relationship between *Bd* prevalence and forest cover, there is no evidence for forest cover influencing *Bd* occurrence in Atlantic Forest streams. The weak relationship between forest cover and *Bd* occurrence that we found can be related to the continuous dissemination of *Bd* by infected frogs in fragments with suboptimal environmental conditions to the pathogen, since all streams are within or close to an extensive protected forested area. Moreover, because highly forested areas are often linked with higher richness of amphibians (BECKER et al., 2007; FICETOLA; PADOA-SCHIOPPA; DE BERNARDI, 2009), the effect of forest cover on *Bd* could also be confounded by host diversity (BECKER et al., 2016b), although the observed weak correlation between land cover and amphibian species richness reduces the likelihood of this potentially confounding effect in our system.

Biodiversity often reduces disease risk through mechanisms that fall under the umbrella of the dilution effect hypothesis (CIVITELLO et al., 2015). Congruent with the dilution effect hypothesis (KEESING; HOLT; OSTFELD, 2006), our results point to lower *Bd* occupancy probabilities in more diverse amphibian communities. Our study indicates that five species lost at a local community (*i.e.*, from 18 to 13 amphibian species) can increase *Bd* occupancy probability around 45% on average (occupancy probability from 0.566 to 0.821). Similar to our results, recent experimental studies have shown similar patterns pointing to a negative effect of biodiversity on *Bd* infections, supporting the role of biodiversity in minimizing the risk of chytridiomycosis in amphibian communities (BECKER et al., 2014; SEARLE et al., 2011;

VENESKY et al., 2014). Nonetheless, positive relationships between *Bd* infections and frog diversity has already been found for both aquatic and terrestrial breeding frogs in the wild (BECKER; ZAMUDIO, 2011). This difference should reflect the scale at which host diversity is measured, since relationships between host diversity and transmission success are expected to be scale-dependent with (COHEN et al., 2016; JOHNSON; OSTFELD; KEESING, 2015). For example, we used a fine-scale measure of local amphibian diversity estimated in a 100-m stream transect (RIBEIRO et al., 2018) and at the scale in which the dilution effect is likely to occur (*i.e.*, local scale process; COHEN et al., 2016; JOHNSON; OSTFELD; KEESING, 2015), while Becker & Zamudio (2011) obtained coarser measures of amphibian species richness from GIS shapefiles of IUCN's Global Amphibian Assessment. The dilution effect is expected to operate at fine-scale because the mechanisms by which biodiversity may mediate disease risk (*e.g.*, pathogen transmission and disease incidence) are at scale which interactions occur between the individuals within the community ((JOHNSON; OSTFELD; KEESING, 2015; KEESING; HOLT; OSTFELD, 2006).

We underscore that site occupancy models that account for uncertainty in observational process (imperfect detection) granted more precise estimations of Bd occurrence, allowing us to evaluate the role of abiotic and biotic variables on pathogen distribution and disease risk. There is increasing evidence showing that the chytrid fungus is widely distributed geographically and has caused amphibian declines and species extirpations worldwide (CARVALHO; BECKER; TOLEDO, 2017; DIRENZO et al., 2017; O'HANLON et al., 2018; SKERRATT et al., 2007). Disease risk within and among amphibian communities is associated with a myriad of biotic and abiotic factors, and thus uncertainty can be introduced at a number of levels (BECKER; ZAMUDIO, 2011; KRIGER; HERO, 2007b; RUGGERI; TOLEDO; CARVALHO-E-SILVA, 2018). In conclusion, our models revealed that the chytrid fungus is widely distributed in tropical streams and that high concentration of streams within catchments increases the chance of occurrence. We demonstrate that the local diversity of amphibians can mitigate the occurrence of Bd, thus, anthropogenic pressures that decrease amphibian diversity (e.g., pollution and amphibian overexploitation) may indirectly favour disease risk presenting a threat for persistence of local amphibians. In addition, our occupancy model outcomes aid in the estimation of the minimum sampling effort (i.e., number of frogs to be swabbed) to detect *Bd* in sampling site where it occurs, guiding cost-efficient disease risk monitoring programs.

5. CONCLUSÃO

Em suma, nós apresentamos estimativas de probabilidade de ocorrência dos anfíbios e de seu fungo patogênico (Bd) nos riachos da Mata Atlântica. Os resultados do capítulo 1 indicam que a cobertura florestal ao redor dos riachos (buffer 200 m) é positivamente relacionada com a probabilidade de ocupação média ao nível de comunidade, mas que nem todas as espécies respondem a cobertura florestal per se e podem ocorrer em fragmentos menores. Portanto os fragmentos de florestas ripários podem reter uma importante fração das espécies dessas comunidades e ajudar a manter a diversidade de anfíbios em paisagens modificadas pelo homem. Todavia, fragmentos circundados por agricultura têm um efeito negativo na probabilidade de ocorrência de algumas espécies enfatizando que o tipo de matriz deve ser importante para permanência dessas espécies dentro dos fragmentos. Adicionalmente, encontramos que a probabilidade de ocorrência ao nível de comunidade é maior em zonas ripárias de riachos menores com topografia mais plana, embora algumas espécies mostraram uma associação com riachos maiores. Esses resultados apresentam um desafio para conservação dos anfíbios em paisagens modificadas pelo ser humano, pois áreas mais planas são geralmente as preferidas para agricultura e riachos menores devem ser sistemas menos estáveis mudando rapidamente suas características quando expostos às pressões antrópicas.

Todas as espécies registradas ao longo do nosso estudo apresentam probabilidades de detecção menores do que 1 e há ampla variação na probabilidade de detecção entre elas. Nossas descobertas mostram que as probabilidades de detecção das espécies variaram com método amostral e dia de amostragem (efeito quadrático com pico de detecção aproximadamente 75 dias após início da primavera). Ao considerar todas espécies da comunidade (incluindo as amostradas apenas visualmente) a metodologia ativa através de transecto visual e auditivo é mais eficiente do que gravadores de som autônomos. Todavia, a eficiência entre os métodos amostrais é praticamente inexistente ao se considerar apenas as espécies vocalmente ativa (dados não publicados), sendo assim gravadores autônomos podem ser uma alternativa interessante para aumentar a cobertura espacial e temporal dos monitoramentos de anfíbios.

No capítulo 2 demonstramos que as comunidades de anfíbios associadas a riachos respondem principalmente aos fatores locais do riacho e as características da bacia de drenagem, sendo que essas respostas aos fatores ambientais estão relacionadas aos atributos das espécies. Os atributos selecionados em nosso estudo devem ser uma representação da tolerância fisiológica das espécies (*e.g.*, hábito, tamanho e extensão de ocorrência), e alguns estudos

demonstraram que essas características são conservadas ao longo da história evolutiva dos anfíbios. Pelas nossas descobertas, há baixo suporte ao papel da dispersão limitada ou excessiva influenciando a distribuição das espécies de anuros associados aos riachos de Mata Atlântica na escala do nosso estudo, embora seja importante ressaltar que nós fizemos inferências da dispersão das espécies através de análise indireta. Embora, análises indiretas e correlativas sejam mais simples de se conduzir e podem trazer importantes conhecimentos sobre o sistema estudado, há uma grande necessidade de estudos acessando diretamente a dispersão de anfíbios associados a riachos tropicais para melhorar o entendimento dos cenários em que podemos esperar dispersão limitada ou excessiva para esse grupo.

No último capítulo demonstramos que a proporção de riachos da Mata Atlântica abrigando anfíbios infectados com *Batrachochytrium dendrobatidis* (*Bd*) é alta (estimativa média = 75% dos riachos). Não considerar que sapos infectados podem não ser amostrados (detecção imperfeita de *Bd*) gera estimativas subestimada da distribuição do patógeno nos riachos. Além disso, áreas com maior densidade de riachos aumenta a probabilidade de ocorrência do *Bd*, enquanto que a riqueza estimada de anfíbios no riacho diminui a probabilidade de o fungo ocorrer. Esses resultados enfatizam que a diversidade de sapos pode desempenhar um papel importante controlando a ocorrência do fungo, e impactos que reduzam a diversidade de anfíbios pode favorecer a ocorrência do fungo.

Contrariando as expectativas, nossos resultados sugerem que espécies com menor dependência aquática (*i.e.*, reprodutores terrestres) demonstram maior prevalência de *Bd* (maior probabilidade de detectar o fungo) nesse sistema ripário. Nosso estudo foi estritamente conduzido na zona ripária que são ambientes que favorecem a infecção por *Bd*, enquanto que a maioria dos estudos que investigaram essa relação amostraram os reprodutores terrestres longe dos riachos. Essa diferença entre nosso estudo e os demais levanta novos questionamentos de se os reprodutores terrestres exibem risco sazonal e espacial em escala fina de se infectarem com o *Bd*, o que deve ser investigado em estudos futuros. Adicionalmente, mostramos que a cobertura florestal é positivamente associada com a prevalência de *Bd*, portanto a probabilidade de detectar o patógeno é maior em áreas mais prístinas. Portanto, estudos interessados em comparar a ocorrência do fungo com processo amostral, já que, segundo os nossos resultados, é necessário amostrar quase duas vezes mais sapos em áreas alteradas para se ter o mesmo grau de certeza de encontrar um sapo infectado quando presente.

REFERÊNCIAS

ADAMS, Michael J. et al. Using occupancy models to understand the distribution of an amphibian pathogen, Batrachochytrium dendrobatidis. **Ecological Applications**, v. 20, p. 289–302, 2010.

AFONSO, Lilian G.; ETEROVICK, Paula Cabral. Spatial and temporal distribution of breeding anurans in streams in southeastern Brazil. **Journal of Natural History**, v. 41, p. 949–963, 2007. ALIX, Diane M. et al. Evaluating the effects of land use on headwater wetland amphibian

assemblages in coastal Alabama. Wetlands, v. 34, p. 917–926, 2014.

ALLAN, J. David. Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, v. 35, p. 257–284, 2004.

ALLAN, J. David; CASTILLO, María M. Stream ecology: structure and function of running waters. Dordrecht: Springer, 2007.

ALMEIDA-GOMES, Mauricio et al. Population dynamics of tadpoles of Crossodactylus gaudichaudii (Anura: Hylodidae) in the Atlantic Rainforest of Ilha Grande, southeastern Brazil. **Journal of Natural History**, v. 46, p. 2725–2733, 2012.

ALMEIDA-GOMES, Mauricio; ROCHA, Carlos Frederico Duarte. Landscape connectivity may explain anuran species distribution in an Atlantic forest fragmented area. Landscape Ecology, v. 29, p. 29–40, 2014.

ALROY, John. Current extinction rates of reptiles and amphibians. Proceedings of the National Academy of Sciences, v. 112, p. 201508681, 2015.

ALVARES, Clayton Alcarde et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, p. 711–728, 2013.

ANTUNES, André Pinassi; FAIVOVICH, Julian; HADDAD, Célio Fernando Baptista. A New Species of Hypsiboas from The Atlantic Forest of Southeastern Brazil (Amphibia: Anura: Hylidae). **Copeia**, v. 2008, p. 179–190, 2008.

ARAUJO, Cybele de Oliveira; MATSUKUMA, Ciro Koiti; SANTOS, Selma Maria de Almeida. Composição taxonômica e distribuição de anuros no Alto e Médio Paranapanema, estado de São Paulo. **Biota Neotropica**, v. 13, p. 241–258, 2013.

BECKER, C. Guilherme et al. Habitat split and the global decline of amphibians. Science, v. 318, p. 1775–7, 2007.

BECKER, C. Guilherme et al. Habitat split as a cause of local population declines of amphibians with aquatic larvae. **Conservation Biology**, v. 24, p. 287–94, 2010.

BECKER, C. Guilherme et al. Disease risk in temperate amphibian populations is higher at

closed-canopy sites. PLoS ONE, v. 7, p. e48205, 2012.

BECKER, C. Guilherme et al. Partitioning the net effect of host diversity on an emerging amphibian pathogen. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 281, p. 20141796, 2014.

BECKER, C. Guilherme et al. Historical dynamics of Batrachochytrium dendrobatidis in Amazonia. **Ecography**, v. 39, p. 954–960, 2016. a.

BECKER, C. Guilherme et al. Deforestation, host community structure, and amphibian disease risk. **Basic and Applied Ecology**, v. 17, p. 72–80, 2016. b.

BECKER, C. Guilherme et al. Land cover and forest connectivity alter the interactions among host, pathogen and skin microbiome. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 284, p. 20170582, 2017.

BECKER, C. Guilherme; ZAMUDIO, Kelly R. Tropical amphibian populations experience higher disease risk in natural habitats. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 108, p. 9893–8, 2011.

BERGER, Lee et al. History and recent progress on chytridiomycosis in amphibians. Fungal Ecology, v. 19, p. 89–99, 2016.

BIOACOUSTICSRESEARCHPROGRAM. Raven Pro: Interactive sound analysis software (version 1.4). IthacaThe Cornell Lab of Ornithology, 2011. Disponível em: http://www.birds.cornell.edu/raven>

BIVAND, R.; KEITT, T.; ROWLINGSON, B. rgdal: bindings for the Geospatial Data Abstraction Library. R package version 1.2-18, 2018. Disponível em: https://cran.r-project.org/package=rgdal

BJØRNSTAD, Ottar N. Package "ncf". Spatial nonparametric covariance functions, 2016. BJØRNSTAD, Ottar N.; FALCK, Wilhelm. Nonparametric spatial covariance functions: Estimation and testing. Environmental and Ecological Statistics, v. 8, p. 53–70, 2001.

BOYLE, Donna G. et al. Rapid quantitative detection of chytridiomycosis (Batrachochytrium dendrobatidis) in amphibian samples using real-time Taqman PCR assay. **Diseases Of Aquatic Organisms**, v. 60, p. 141–148, 2004.

BREM, Forrest M. R.; LIPS, Karen R. Batrachochytrium dendrobatidis infection patterns among Panamanian amphibian species, habitats and elevations during epizootic and enzootic stages. **Diseases of Aquatic Organisms**, v. 81, p. 189–202, 2008.

BROOK, Barry W.; SODHI, Navjot S.; BRADSHAW, Corey J. A. Synergies among extinction drivers under global change. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 23, p. 453–460, 2008.

BURTON, A. Cole et al. Hierarchical multi-species modeling of carnivore responses to

hunting, habitat and prey in a West African protected area. **PLoS ONE**, v. 7, p. e38007, 2012. CANESSA, Stefano; MARTEL, An; PASMANS, Frank. Designing screening protocols for amphibian disease that account for imperfect and variable capture rates of individuals. **Ecological Applications**, v. 24, p. 1204–1212, 2014.

CARVAJAL-CASTRO, Juan David; VARGAS-SALINAS, Fernando. Stream noise, habitat filtering, and the phenotypic and phylogenetic structure of Neotropical anuran assemblages. **Evolutionary Ecology**,v. 30, p. 451–469, 2016.

CARVALHO, Tamilie; BECKER, C. Guilherme; TOLEDO, Luís Felipe. Historical amphibian declines and extinctions in Brazil linked to chytridiomycosis. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 284, p. 20162254, 2017.

CEBALLOS, Gerardo et al. Accelerated modern human – induced species losses: entering the sixth mass extinction. **Sciences Advances**, v. 1, p. e1400253, 2015.

CHESTNUT, Tara et al. Heterogeneous occupancy and density estimates of the pathogenic fungus Batrachochytrium dendrobatidis in Waters of North America. **PLoS ONE**, v. 9, p. e106790, 2014.

CIVITELLO, David J. et al. Biodiversity inhibits parasites: Broad evidence for the dilution effect. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, p. 8667–8671, 2015.

CIVITELLO, David J.; ROHR, Jason R. Disentangling the effects of exposure and susceptibility on transmission of the zoonotic parasite Schistosoma mansoni. Journal of Animal Ecology, v. 83, p. 1379–1386, 2014.

CLÉMENT, Francis et al. Landscape diversity and forest edge density regulate stream water quality in agricultural catchments. **Ecological Indicators**, v. 72, p. 627–639, 2017.

COHEN, Jeremy M. et al. Spatial scale modulates the strength of ecological processes driving disease distributions. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, p. E3359–E3364, 2016.

COLLINS, James P.; CRUMP, Martha L. Extinction in our times. Global amphibian decline. Oxford: Oxford University Press, 2009.

COLVIN, Michael E. et al. Occupancy modeling for improved accuracy and understanding of pathogen prevalence and dynamics. **Plos one**, v. 10, p. e0116605, 2015.

CONVERSE, Sarah J. et al. A model to inform management actions as a response to Chytridiomycosis-associated decline. **EcoHealth**, v. 14, p. S144–S155, 2017.

COSTA, Flávia R. C. Mesoscale gradients of herb richness and abundance in central Amazonia. **Biotropica**, v. 38, p. 711–717, 2006.

COTTENIE, Karl. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. **Ecology Letters**, v. 8, p. 1175–1182, 2005.

D'AMEN, Manuela et al. Disentangling biotic interactions, environmental filters, and dispersal limitation as drivers of species co-occurrence. **Ecography**, p. doi:10.1111/ecog.03148, 2017.

DASZAK, Peter; CUNNINGHAM, Andrew A.; HYATT, Alex D. Emerging Infectious Diseases of Wildlife-- Threats to Biodiversity and Human Health. **Science**, v. 287, p. 443–449, 2000.

DINIZ-FILHO, José Alexandre Felizola et al. Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. **Oikos**, v. 121, p. 201–210, 2012.

DIRENZO, Graziella V. et al. Disassembly of a tadpole community by a multi-host fungal pathogen with limited evidence of recovery. **Ecological Applications**, v. 27, p. 309–320, 2017. DIRENZO, Graziella V. et al. Imperfect pathogen detection from non-invasive skin swabs biases disease inference. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 9, p. 380–389, 2018.

DIXO, Marianna; METZGER, Jean Paul. The matrix-tolerance hypothesis: an empirical test with frogs in the Atlantic Forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, p. 3059–3071, 2010.

DORAZIO, Robert M. et al. Estimating species richness and accumulation by modeling species occurrence and detectability. **Ecology**, v. 87, p. 842–854, 2006

DORAZIO, Robert M. et al. Models for inference in dynamic metacommunity systems. **Ecology**, v. 91, p. 2466–2475, 2010.

DORAZIO, Robert M.; ROYLE, J. Andrew. Estimating size and composition of biological communities by modeling the occurrence of species. Journal of the American Statistical Association, v. 100, p. 389–398, 2005.

DRISCOLL, Don A. et al. Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. **Trends** in **Ecology and Evolution**, v. 28, p. 605–613, 2013.

DURÃES, Lucas et al. Simulating the role of connectivity in shaping stream insect metacommunities under colonization cycle dynamics. **Ecological Modelling**, v. 334, p. 19–26, 2016.

EMPLASA. Projeto de Atualização Cartográfica do Estado de São Paulo: Projeto Mapeia São Paulo, São Paulo.

ERNST, Raffael; RÖDEL, Mark-Oliver. Anthropogenically Induced Changes of Predictability in Tropical Anuran Assemblages. **Ecology**, v. 86, p. 3111–3118, 2005.

ESRI. ArcGIS Professional GIS for the desktop, version 10.3.1. Redlands, 2015.

ETEROVICK, Paula Cabral et al. Amphibian Declines in Brazil: An Overview. **Biotropica**, v. 37, p. 166–179, 2005.

ETEROVICK, Paula Cabral; BARATA, Izabela M. Distribution of Tadpoles Within and Among Brazilian Streams: the Influence of Predators, Habitat Size and Heterogeneity. **Herpetologica**, v. 62, p. 365–377, 2006.

ETEROVICK, Paula Cabral; FERNANDES, G. Wilson. Tadpole distribution within montane meadow streams at the Serra do Cipó, southeastern Brazil: ecological or phylogenetic constraints? **Journal of Tropical Ecology**, v. 17, p. 683–693, 2001.

EWERS, Robert M.; BANKS-LEITE, Cristina. Fragmentation impairs the microclimate buffering effect of tropical forests. **PloS one**, v. 8, p. e58093, 2013.

FAHRIG, Lenore. Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. **Journal of Biogeography**, v. 40, p. 1649–1663, 2013.

FATORELLI, Pedro et al. Population dynamics of Hylodes uai tadpoles (Anura, Hylodidae) in a tropical forest stream, Southeastern Brazil. **Journal of Herpetology**, v. 49, p. 23–27, 2015.

FERRANTE, Lucas et al. The matrix effect: how agricultural matrices shape forest fragment structure and amphibian composition. **Journal of Biogeography**, v. 44, p. 1911-1922, 2017.

FICETOLA, Gentile Francesco et al. Landscape-stream interactions and habitat conservation for amphibians. **Ecological Applications**, v. 21, p. 1272–1282, 2011.

FICETOLA, Gentile Francesco; PADOA-SCHIOPPA, Emilio; DE BERNARDI, Fiorenza. Influence of landscape elements in riparian buffers on the conservation of semiaquatic amphibians. **Conservation Biology**, v. 23, p. 114–123, 2009.

FISHER, Matthew C. et al. Emerging fungal threats to animal, plant and ecosystem health. **Nature**, v. 484, p. 186–194, 2012.

FORLANI, Maurício da Cruz et al. Herpetofauna do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 10, p. 265–309, 2010.

GARCIA, Paulo; PIMENTA, Bruno. Vitreorana eurygnatha. The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T55013A11238132. Downloaded on 10 July 2018, 2010. Disponível em: http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-2.RLTS.T55013A11238132.en

GERHARD, Pedro. Comunidades de peixes de riachos em função da paisagem da bacia do rio corumbataí, estado de São Paulo. 2005. Universidade de São Paulo, 2005.

GRANT, Evan H. Campbell et al. Use of multiple dispersal pathways facilitates amphibian persistence in stream networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 107, p. 6936–6940, 2010.

GRÜNDLER, Michael C. et al. Interaction between breeding habitat and elevation affects prevalence but not infection intensity of Batrachochytrium dendrobatidis in Brazilian anuran assemblages. **Diseases Of Aquatic Organisms**, v. 97, p. 173–184, 2012.

HADDAD, Célio Fernando Baptista et al. Guia dos anfíbios da Mata Atlântica: diversidade e biologia. São Paulo: Anolisbook, 2013.

HADDAD, Célio Fernando Baptista; PRADO, Cynthia P. A. Reproductive Modes in Frogs and Their Unexpected Diversity in the Atlantic Forest of Brazil. **BioScience**, v. 55, p. 207–217, 2005.

HANSEN, Matthew C. et al. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. **Science**, v. 342, p. 850–853, 2013.

HEARD, Geoffrey W.; CANESSA, Stefano; PARRIS, Kirsten M. Interspecific variation in the phenology of advertisement calling in a temperate Australian frog community. **Ecology and Evolution**, v. 5, p. 3927–3938, 2015.

HEINO, Jani et al. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: Patterns, processes and prospects. **Freshwater Biology**, v. 60, p. 845–869, 2015.

HERO, Jean-Marc; GASCON, Claude; MAGNUSSON, William Ernest. Direct and indirect effects of predation on tadpole community structure in the Amazon rainforest. **Australian Journal of Ecology**, v. 23, p. 474–482, 1998.

HERRMANN, H. L. et al. Effects of landscape characteristics on amphibian distribution in a forest-dominated landscape. **Biological Conservation**, v. 123, p. 139–149, 2005.

HEYER, W. Ronald et al. Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians. Washington: Smithsonian Institution Press, 1994.

HOF, Christian et al. Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. **Nature**, v. 480, p. 516–519, 2011.

HOF, Christian; RAHBEK, Carsten; ARAÚJO, Miguel B. Phylogenetic signals in the climatic niches of the world's amphibians. **Ecography**, v. 33, p. 242–250, 2010.

HOFFMANN, Michael et al. The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. **Science**, v. 330, p. 1503–1509, 2010.

IUCN. The IUCN red list of threatened species. Version 2017-3. http://www.iucnredlist.org> Downloaded on 27 March 2018, 2017.

JAMES, Timothy Y. et al. Disentangling host, pathogen, and environmental determinants of a recently emerged wildlife disease: Lessons from the first 15 years of amphibian chytridiomycosis research. **Ecology and Evolution**, v. 5, p. 4079–4097, 2015.

JENKINS, Clinton N.; PIMM, Stuart L.; JOPPA, Lucas N. Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 110, p. E2602-10, 2013.

JOHNSON, Bethany A. et al. Anuran occupancy and breeding site use of aquatic systems in a managed pine landscape. **Forest Ecology and Management**, v. 368, p. 45–54, 2016.

JOHNSON, Megan L.; SPEARE, Richard. Survival of Batrachochytrium dendrobatidis in water: quarantine and disease control implications. **Emerging infectious diseases**, v. 9, p. 922–925, 2003.

JOHNSON, Megan L.; SPEARE, Richard. Possible modes of dissemination of the amphibian chytrid Batrachochytrium dendrobatidis in the environment. **Diseases of Aquatic Organisms**, v. 65, p. 181–186, 2005.

JOHNSON, Pieter T. J.; OSTFELD, Richard S.; KEESING, Felicia. Frontiers in research on biodiversity and disease. **Ecology Letters**, v. 18, p. 1119–1133, 2015.

JONES, Kate E. et al. Global trends in emerging infectious diseases. **Nature**, v. 451, p. 990–993, 2008.

KEESING, Felicia; HOLT, Robert D.; OSTFELD, Richard S. Effects of species diversity on disease risk. **Ecology Letters**, v. 9, p. 485–498, 2006.

KELLER, Alexander et al. The importance of environmental heterogeneity for species diversity and assemblage structure in Bornean stream frogs. **Journal of Animal Ecology**, v. 78, p. 305–314, 2009.

KELLNER, Ken. jagsUI: A Wrapper Around rjags to Streamline JAGS Analyses. R package version 1.3.1., 2016. Disponível em: ">https://github.com/kenkellner/jagsUI.>

KÉRY, Marc. Towards the modelling of true species distributions. **Journal of Biogeography**, v. 38, p. 617–618, 2011.

KÉRY, Marc; ROYLE, J. Andrew. Applied hierarchical modeling in ecology: Analysis of distribution, abundance and species richness in R and BUGS. 1st Edition ed. Amsterdam: Academic Press, 2015.

KÉRY, Marc; SCHAUB, Michael. Bayesian population analysis using WinBUGS: A hierarchical perpective. Amsterdam: Academic Press, 2012.

KILPATRICK, A. Marm; BRIGGS, Cheryl J.; DASZAK, Peter. The ecology and impact of chytridiomycosis : an emerging disease of amphibians. **Trends in ecology & evolution**, v. 25, p. 109–118, 2010.

KINUPP, V. F.; MAGNUSSON, William Ernest. Spatial patterns in the understorey shrub

genus Psychotria in central Amazonia: effects of distance and topography. **Journal of Tropical Ecology**, v. 21, p. 363–374, 2005.

KONOPIK, Oliver; STEFFAN-DEWENTER, Ingolf; GRAFE, T. Ulmar. Effects of logging and oil palm expansion on stream frog communities on Borneo, Southeast Asia. **Biotropica**, v. 47, p. 636–643, 2015.

KRAFT, Nathan J. B. et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, v. 29, p. 592–599, 2015.

KRIGER, Kerry Matthew et al. Techniques for detecting chytridiomycosis in wild frogs: comparing histology with real-time Taqman PCR. **Diseases Of Aquatic Organisms**, v. 71, p. 141–148, 2006.

KRIGER, Kerry Matthew et al. On the biological relevance of a single Batrachochytrium dendrobatidis zoospore : a reply to Smith (2007). **Diseases Of Aquatic Organisms**, v. 73, p. 257–260, 2007.

KRIGER, Kerry Matthew; HERO, Jean-Marc. The chytrid fungus Batrachochytrium dendrobatidis is non-randomly distributed across amphibian breeding habitats. **Diversity and Distributions**, v. 13, p. 781–788, 2007. a.

KRIGER, Kerry Matthew; HERO, Jean-Marc. Large-scale seasonal variation in the prevalence and severity of chytridiomycosis. **Journal of Zoology**, v. 271, p. 352–359, 2007. b.

KRONKA, Francisco J. N. et al. **Inventário florestal da vegetação natural do estado de São Paulo**. São Paulo: Imprensa Oficial, Secretaria do Meio Ambiente, Instituto Florestal, 2005.

LACHISH, Shelly et al. Site-occupancy modelling as a novel framework for assessing test sensitivity and estimating wildlife disease prevalence from imperfect diagnostic tests. **Methods** in **Ecology and Evolution**, v. 3, p. 339–348, 2012.

LAMBERTINI, Carolina et al. Spatial distribution of Batrachochytrium dendrobatidis in South American caecilians. **Diseases of Aquatic Organisms**, v. 124, p. 109–116, 2017.

LANDEIRO, Victor Lemes; WALDEZ, Fabiano; MENIN, Marcelo. Spatial and environmental patterns of Amazonian anurans: differences between assemblages with aquatic and terrestrial reproduction, and implications for conservation management. **Brazilian Journal of Nature Conservationn**, v. 12, p. 42–46, 2014.

LEGENDRE, Pierre et al. The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. **Ecography**, v. 5, p. 601–615, 2002.

LEIBOLD, Mathew A. et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, p. 601–613, 2004.

LINDHOLM, Marja et al. Different species trait groups of stream diatoms show divergent responses to spatial and environmental factors in a subarctic drainage basin. **Hydrobiologia**, v. 816, p. 213–230, 2018.

LIPS, Karen R.; REEVE, John D.; WITTERS, Lani R. Ecological traits predicting amphibian Population Declines in Central America. **Conservation Biology**, v. 17, p. 1078–1088, 2003.

LITTLE, Chelsea J.; ALTERMATT, Florian. Do priority effects outweigh environmental filtering in a guild of dominant freshwater macroinvertebrates? **Proceedings of the Royal Society B**, v. 285, p. 216267, 2018.

LONG, Zachary T.; BRUNO, John F.; DUFFY, J. Emmett. Biodiversity mediates productivity through different mechanisms at adjacent trophic levels. **Ecology**, v. 88, p. 2821–2829, 2007.

LONGCORE, Joyce E.; PESSIER, Allan P. Batrachochytrium dendrobatidis gen. et sp. nov., a chytrid pathogenic to amphibians. **Mycologia**, v. 91, p. 219–227, 1999.

LOWE, Winsor H. et al. Linking direct and indirect data on dispersal: isolation by slope in a headwater stream Salamander. **Ecology**, v. 87, p. 334–339, 2006.

LUNN, David et al. **The BUGS book: a practical introduction to Bayesian analysis**. Boca Raton: Chapman & Hall/CRC, 2012.

MACKENZIE, Darryl I. et al. Estimating site occupancy rate when detection probabilities are less than one. **Ecology**, v. 83, p. 2248–2255, 2002.

MAGNUSSON, William Ernest; HERO, Jean-Marc. Predation and the Evolution of Complex Oviposition Behaviour in Amazon Rainforest Frogs. **Oecologia**, v. 86, p. 310–318, 1991.

MARTINS, Clarissa de Araújo et al. What shapes the phylogenetic structure of anuran communities in a seasonal environment? The influence of determinism at regional scale to stochasticity or antagonistic forces at local scale. **Plos One**, v. 10, p. e0130075, 2015.

MATOS, Fabio Antonio R. et al. Effects of landscape configuration and composition on phylogenetic diversity of trees in a highly fragmented tropical forest. **Journal of Ecology**, v. 105, p. 265–276, 2017.

MCCLINTOCK, Brett T. et al. Seeking a second opinion: uncertainty in disease ecology. **Ecology Letters**, v. 13, p. 659–674, 2010.

MELCHIOR, Lara G.; ROSSA-FERES, Denise de Cerqueira; SILVA, Fernando Rodrigues da. Evaluating multiple spatial scales to understand the distribution of anuran beta diversity in the Brazilian Atlantic Forest. **Ecology and Evolution**, v. 7, p. 2403–2413, 2017.

MELO, Felipe P. L. et al. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 28, p. 461–468, 2013.

MELO, Lilian S. O.; GAREY, Michel V.; ROSSA-FERES, Denise C. Looking for a place: how are tadpoles distributed within tropical ponds and streams? **Herpetology Notes**, v. 11, p. 379–386, 2018.

MENDENHALL, Chase D. et al. Countryside biogeography of Neotropical reptiles and amphibians. Ecology, v. 95, p. 856–870, 2014.

MENDENHALL, Chase D. et al. Quantifying and sustaining biodiversity in tropical agricultural landscapes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, p. 14544–14551, 2016.

MENIN, Marcelo et al. Topographic and edaphic effects on the distribution of terrestrially reproducing anurans in Central Amazonia: mesoscale spatial patterns. Journal of Tropical Ecology, v. 23, p. 539–547, 2007.

MESQUITA, Andréa F. C. et al. Low resistance to chytridiomycosis in direct-developing amphibians. Scientific Reports, v. 7, n. 1, p. 16605, 2017.

METZGER, Jean Paul et al. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1166–1177, 2009.

MILLER, David A. W. et al. Estimating patterns and drivers of infection prevalence and intensity when detection is imperfect and sampling error occurs. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, p. 850–859, 2012.

MOREIRA, Leonardo Felipe Bairos; MALTCHIK, Leonardo. Assessing patterns of nestedness and co-occurrence in coastal pond anuran assemblages. **Amphibia Reptilia**, v. 33, p. 261–271, 2012.

MÖRNER, T. et al. Surveillance and monitoring of wildlife diseases. **Review Scientifique et Technique Office Internationale des Epizooties**, v. 21, p. 67–76, 2002.

MOSHER, Brittany A. et al. Design- and model-based recommendations for detecting and quantifying an amphibian pathogen in environmental samples. **Ecology and Evolution**, v. 7, p. 10952–10962, 2017.

NEWBOLD, Tim et al. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. **Nature**, v. 520, p. 45–50, 2015.

O'HANLON, Simon J. et al. Recent Asian origin of chytrid fungi causing global amphibian declines. **Science**, v. 360, p. 621–627, 2018.

OLSON, Deanna H. et al. Mapping the Global Emergence of Batrachochytrium dendrobatidis, the Amphibian Chytrid Fungus. **PLoS ONE**, v. 8, p. e56802, 2013.

OLSON, Deanna H.; RONNENBERG, Kathryn L. Global Bd mapping project: 2014 update.

FrogLog, v. 22, p. 17–21, 2014.

OVASKAINEN, Otso et al. Using latent variable models to identify large networks of speciesto-species associations at different spatial scales. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 7, p. 549–555, 2016. a.

OVASKAINEN, Otso et al. Uncovering hidden spatial structure in species communities with spatially explicit joint species distribution models. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 7, p. 428–436, 2016. b.

OVASKAINEN, Otso et al. How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software. **Ecology Letters**, v. 20, p. 561-576, 2017.

OVASKAINEN, Otso; KNEGT, Henrik Johan; DELGADO, Maria del Mar. Quantitative ecology and evolutionary biology: Integrating models with data. Oxford,: Oxford University Press, 2016.

OVASKAINEN, Otso; SOININEN, Janne. Making more out of sparse data: hierarchical modeling of species communities. **Ecology**, v. 92, p. 289–295, 2011.

PANDIT, Shubha N.; KOLASA, Jurek; COTTENIE, Karl. Contrasts between habitat generalists and specialists: an empirical extension to the basic metacommunity framework. **Ecology**, v. 90, 2253–2262, 2009.

PARADIS, Emmanuel; CLAUDE, Julien; STRIMMER, Korbinian. APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. **Bioinformatics**, v. 20, p. 289–290, 2004.

PARDINI, Renata et al. The challenge of maintaining Atlantic forest biodiversity: A multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agro-forestry mosaic in southern Bahia. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1178–1190, 2009.

PARRIS, Kirsten M. Environmental and spatial variables influence the composition of frog assemblages in sub-tropical eastern Australia. **Ecography**, v. 27, p. 392–400, 2004.

PARRIS, Kirsten M.; MCCARTHY, Michael A. What influences the structure of frog assemblages at forest streams? **Australian Journal of Ecology**, v. 24, p. 495–502, 1999.

PATTO, Claudio E. G.; PIE, Marcio R. Notes on the population dynamics of Hylodes asper in Southeastern Brazil (Anura: Leptodactylidae). **Journal of Herpetology**, v. 35, p. 684–686, 2001.

PEBESMA, Edzer et al. **sp: Classes and methods for spatial data. R package version 1.2-7**, 2018. Disponível em: https://r-forge.r-project.org/projects/rspatial/

PIOTROWSKI, Jeffrey S.; ANNIS, Seanna L.; LONGCORE, Joyce E. Physiology of

Batrachochytrium dendrobatidis, a chytrid pathogen of amphibians. **Mycologia**, v. 96, p. 9–15, 2004.

PLUMMER, Martyn. JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs SamplingViennaProceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing, , 2016.

POLLOCK, Laura J. et al. Understanding co-occurrence by modelling species simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM). **Methods in Ecology and Evolution**, v. 5, p. 397–406, 2014.

POPESCU, Viorel D.; HUNTER, Malcolm L. Clear-cutting affects habitat connectivity for a forest amphibian by decreasing permeability to juvenile movements. **Ecological Applications**, v. 21, p. 1283–1295, 2011.

PREVEDELLO, Jayme Augusto; VIEIRA, Marcus Vinícius. Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, p. 1205–1223, 2010.

PYRON, R. Alexander; WIENS, John J. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 61, p. 543–583, 2011. a.

PYRON, R. Alexander; WIENS, John J. Data from: A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. Dryad Digital Repository. 2011. b. Disponível em: https://doi.org/10.5061/dryad.vd0m7>.

QUESNELLE, Pauline E.; LINDSAY, Kathryn E.; FAHRIG, Lenore. Relative effects of landscape-scale wetland amount and landscape matrix quality on wetland vertebrates: A meta-analysis. **Ecological Applications**, v. 25, p. 812–825, 2015.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing.** R Foundation for Statistical Computing, Viena, 2016. Disponível em: https://www.r-project.org/>

RIBEIRO, José Wagner et al. Effects of agriculture and topography on tropical amphibian species and communities. **Ecological Applications**, p. doi: 10.1002/eap.1741, 2018.

RIBEIRO, José Wagner; LIMA, Albertina Pimentel; MAGNUSSON, William Ernest. The Effect of Riparian Zones on Species Diversity of Frogs in Amazonian Forests. **Copeia**, v. 2012, p. 375–381, 2012.

RIBEIRO, José Wagner; SUGAI, Larissa Sayuri Moreira; CAMPOS-CERQUEIRA, Marconi. Passive acoustic monitoring as a complementary strategy to assess biodiversity in the Brazilian
Amazonia. Biodiversity and Conservation, v. 26, p. 2999–3002, 2017.

RIBEIRO, Milton Cezar et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1141–1153, 2009.

RICHARDS, Carl; JOHNSON, Lucinda B.; HOST, George E. Landscape-scale influences on stream habitats and biota. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 53, p. 295–311, 1996.

RIPPLE, William J. et al. Extinction risk is most acute for the world's largest and smallest vertebrates. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 114, p. 10678–10683, 2017. RIVERA, Nelson; FOLT, Brian. Community assembly of glass frogs (Centrolenidae) in a Neotropical wet forest: A test of the river zonation hypothesis. **Journal of Tropical Ecology**, v. 34, p. 108–120, 2018.

RODRÍGUEZ-MENDOZA, Clara; PINEDA, Eduardo. Importance of riparian remnants for frog species diversity in a highly fragmented rainforest. **Biology letters**, v. 6, p. 781–784, 2010. RODRIGUEZ, David et al. Long-term endemism of two highly divergent lineages of the amphibian-killing fungus in the Atlantic Forest of Brazil. **Molecular Ecology**, v. 23, p. 774–787, 2014.

ROYLE, J. Andrew; DORAZIO, Robert M. Hierarchical modeling and inference in ecology: The analysis of data from populations, metapopulations and communities. Amsterdam: Academic Press, 2008.

RUGGERI, Joice et al. Amphibian chytrid infection is influenced by rainfall seasonality and water availability. **Diseases of Aquatic Organisms**, v. 127, p. 107–115, 2018.

RUGGERI, Joice; TOLEDO, Luís Felipe; CARVALHO-E-SILVA, Sergio Potsch De. Stream tadpoles present high prevalence but low infection loads of Batrachochytrium dendrobatidis (Chytridiomycota). **Hydrobiologia**, v. 806, p. 303–311, 2018.

RUIZ-GUTIÉRREZ, Viviana; ZIPKIN, Elise F. Detection biases yield misleading patterns of species persistence and colonization in fragmented landscapes. **Ecosphere**, v. 2, p. art61, 2011. RUIZ-GUTIÉRREZ, Viviana; ZIPKIN, Elise F.; DHONDT, André A. Occupancy dynamics in a tropical bird community: unexpectedly high forest use by birds classified as non-forest species. **Journal of Applied Ecology**, v. 47, p. 621–630, 2010.

SABO, John L. et al. Riparian zones increase regional species richness by harboring different, not more, species. **Ecology**, v. 86, p. 56–62, 2005.

SAITO, Victor Satoru et al. Dispersal traits drive the phylogenetic distance decay of similarity

in Neotropical stream metacommunities. **Journal of Biogeography**, v. 42, p. 2101-2111, 2015. SCHEELE, B. C. et al. Landscape context influences chytrid fungus distribution in an endangered European amphibian. **Animal Conservation**, v. 18, p. 480–488, 2015.

SCHEFFERS, Brett R.; WILLIAMS, Stephen E. Mountain passes are high in the tropics - but not for arboreal species. **Frontiers in Ecology and the Environment**, p. doi: 10.1002/fee.1764 C, 2018.

SEARLE, Catherine L. et al. A dilution effect in the emerging amphibian pathogen Batrachochytrium dendrobatidis. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 108, p. 16322-16326, 2011.

SEMLITSCH, Raymond D.; BODIE, J. Russell. Biological criteria for buffer zones around wetlands and riparian habitats for amphibians and reptiles. **Conservation Biology**, v. 17, p. 1219–1228, 2003.

SKERRATT, Lee Francis et al. Spread of Chytridiomycosis Has Caused the Rapid Global Decline and Extinction of Frogs. **EcoHealth**, v. 4, p. 125–134, 2007.

SMITH, M. Alex; GREEN, David M. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? **Ecography**, v. 28, p. 110–128, 2005.

SOKAL, Robert R.; ROHLF, F. James. **Biometry: The principles and practices of statistics in biological research**. San Francisco: W.H. Freeman and Company, 1994.

STRUETT, Michelle Micarelli. Dinâmica populacional de Hylodes heyeri Haddad, Pombal & Bastos 1996 (Anura, Hylodidae). 2018. Universidade Federal do Paraná, 2018.

STUART, Simon N. et al. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. **Science**, v. 306, p. 1783–6, 2004.

SURASINGHE, Thilina D.; BALDWIN, Robert F. Importance of riparian forest buffers in conservation of stream biodiversity: responses to land uses by stream-associated salamanders across two southeastern temperate ecoregions. **Journal of Herpetology**, v. 49, p. 83–94, 2015. TINGLEY, Morgan W.; BEISSINGER, Steven R. Cryptic loss of montane avian richness and high community turnover over 100 years. **Ecology**, v. 94, p. 598–609, 2013.

TJUR, Tue. Coefficients of determination in logistic regression models—A new proposal: The coefficient of discrimination. **The American Statistician**, v. 63, p. 366–372, 2009.

TODD, Brian D. Parasites lost? An overlooked hypothesis for the evolution of alternative reproductive strategies in amphibians. **The American Naturalist**, v. 170, p. 793–799, 2007.

TOLEDO, Luís Felipe et al. Rarity as an indicator of endangerment in neotropical frogs.

Biological Conservation, v. 179, p. 54-62, 2014.

TONKIN, Jonathan D. et al. The role of dispersal in river network metacommunities: patterns, processes, and pathways. **Freshwater Biology**, v. 63, p. 141–163, 2018.

TRACY, Christopher R.; CHRISTIAN AND, Keith A.; RICHARD TRACY, C. Not just small, wet, and cold: Effects of body size and skin resistance on thermoregulation and arboreality of frogs. **Ecology**, v. 91, p. 1477–1484, 2010.

VASUDEVAN, Karthikeyan; KUMAR, Ajith; CHELLAM, Ravi. Species turnover : the case of stream amphibians of rainforests in the Western Ghats , southern India. **Biodiversity and Conservation**, v. 15, p. 3515–3525, 2006.

VELLEND, Mark. Conceptual synthesis in community ecology. The Quarterly Review of Biology, v. 85, p. 183–206, 2010.

VENESKY, Matthew D. et al. Linking manipulative experiments to field data to test the dilution effect. **Journal of Animal Ecology**, v. 83, p. 557–565, 2014.

VILLALOBOS, Fabricio et al. Is rich and rare the common share? Describing biodiversity patterns to inform conservation practices for South American anurans. **PloS One**, v. 8, p. e56073, 2013.

VILLASEÑOR, Nélida R. et al. The relative importance of aquatic and terrestrial variables for frogs in an urbanizing landscape: Key insights for sustainable urban development. Landscape and Urban Planning, v. 157, p. 26-35, 2017.

VOYLES, Jamie et al. Diversity in growth patterns among strains of the lethal fungal pathogen Batrachochytrium dendrobatidis across extended thermal optima. **Oecologia**, v. 184, p. 363– 373, 2017.

WALLS, Susan C. et al. Anuran site occupancy and species richness as tools for evaluating restoration of a hydrologically-modified landscape. **Wetlands Ecology and Management**, v. 22, p. 625–639, 2014.

WARTON, David I. et al. So many variables: Joint modeling in community ecology. **Trends** in Ecology and Evolution, v. 30, p. 766–779, 2015.

WESTGATE, Martin J.; DRISCOLL, Don A.; LINDENMAYER, David B. Limited influence of stream networks on the terrestrial movements of three wetland-dependent frog species. **Biological Conservation**, v. 153, p. 169–176, 2012.

WILLIAMS, Stephen E.; HERO, Jean-Marc. Rainforest frogs of the Australian Wet Tropics: guild classification and the ecological similarity of declining species. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 265, p. 597–602, 1998.

WILLSON, John D.; HOPKINS, William A. Evaluating the effects of anthropogenic stressors on source-sink dynamics in pond-breeding amphibians. **Conservation Biology**, v. 27, p. 595–604, 2013.

WINEGARDNER, Amanda K. et al. The terminology of metacommunity ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 27, p. 253–254, 2012.

WOODHAMS, Douglas C. et al. Life-history trade-offs influence disease in changing climates: strategies of an amphibian pathogen. **Ecology**, v. 89, p. 1627–1639, 2008.

WWF. Living planet report 2016. Risk and resilience in a new era. Gland: WWF International, 2016.

ZIPKIN, Elise F.; DEWAN, Amielle; ROYLE, J. Andrew. Impacts of forest fragmentation on species richness: A hierarchical approach to community modelling. **Journal of Applied Ecology**, v. 46, p. 815–822, 2009.

ZIPKIN, Elise F.; GRANT, Evan H. Campbell; FAGAN, William F. Evaluating the predictive abilities of community occupancy models using AUC while accounting for imperfect detection. **Ecological Applications**, v. 22, p. 1962–1972, 2012.

ZUUR, Alain F. et al. Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York: Springer, 2009.

APÊNDICES

Apêndice 1 – Some studies have shown that species respond to habitat loss at much greater spatial scales, multiple times that of their dispersal distances (*e.g.*, FAHRIG, 2013). To test this hypothesis, we additionally ran our model with covariates estimated within 500 m radius buffers (2.5 times bigger than 200 m). We presented below the estimated beta coefficients for community-level mean occurrence probabilities (posterior means with 95% and 50% Bayesian credible intervals) in Brazil's Atlantic Forest streams using 500 m radius buffers. Black bars show relationships in which the 50% credible intervals (CI) overlap zero, gray bars indicate that the 50% CI does not overlap zero, but the 95% CI does, and bright red bars indicate that the 95% CI does not overlap zero. There was comparatively weaker relationship between forest cover and amphibians at community-level. Thus, this result suggests that species do not respond to habitat loss at much greater spatial scales than 200 m radius, which is consistent with other studies (ALIX et al., 2014; FICETOLA et al., 2011; SEMLITSCH; BODIE, 2003).



Literature cited

ALIX, Diane M. et al. Evaluating the effects of land use on headwater wetland amphibian assemblages in coastal Alabama. **Wetlands**, [s. l.], v. 34, n. 5, p. 917–926, 2014.

FAHRIG, Lenore. Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. **Journal of Biogeography**, [s. l.], v. 40, n. 9, p. 1649–1663, 2013.

FICETOLA, Gentile Francesco et al. Landscape-stream interactions and habitat conservation for amphibians. **Ecological Applications**, [s. l.], v. 21, n. 4, p. 1272–1282, 2011.

SEMLITSCH, Raymond D.; BODIE, J. Russell. Biological criteria for buffer zones around wetlands and riparian habitats for amphibians and reptiles. **Conservation Biology**, [s. l.], v. 17, n. 5, p. 1219–1228, 2003.



Apêndice 2 – Spline correlograms for detections of each species (*i.e.*, observation of a species) and site richness as a function of distance between sampling streams.







Apêndice 3 – Para duas das espécies registradas não foram possíveis baixar os dados espaciais da IUCN. Para a perereca Boana caipora não há dados espaciais disponíveis na IUCN, dessa forma nós utilizamos os dados de ocorrência disponíveis no artigo de descrição da espécie (Antunes et al. 2008), juntamente com nosso registro para gerar seu polígono de ocorrência utilizando o programa livre Quantum Gis (Quantum GIS Development Team 2016). Já Hylodes gr. lateristrigatus não teve sua identificação até o nível de espécie confirmada inviabilizando que baixássemos um único polígono que representasse sua distribuição. Dessa forma, adotamos a medida de baixar polígonos de todas as espécies de Hylodes do grupo lateristrigatus e estimar a média dessas áreas para representar a área de extensão dessa espécie. Nós encontramos, ao todo, polígonos de 17 espécies do grupo lateristrigatus e consideramos a média de todas as espécies para nosso modelo final. Todavia, as espécies desse grupo apresentaram uma ampla variação de extensão de ocorrência o que poderia mascarar algum padrão (extensão de ocorrência média = 8110,6; desvio padrão = 16340,2). Para checar possíveis vieses proveniente da nossa escolha refizemos a análise excluindo as espécies com extensão de ocorrência demasiadamente grandes (3 espécies com ocorrência > 10.000 km^2) e refizemos em outro cenário desconsiderando as espécies com extensão de ocorrência muito restritas (4 espécies com ocorrência < 200 km²). Os resultados dos três cenários foram similares sugerindo que nossa escolha para a extensão de ocorrência dessa espécie não foi uma fonte de vieses para nosso modelo. Apresentamos abaixo as 17 espécies de Hylodes do grupo lateristrigatus e suas respectivas áreas de ocorrência (Tabela A1).

Espécie	Área de ocorrência (km2)
Hylodes amnicola	78,2
Hylodes babax	1128,3
Hylodes charadranaetes	1179,6
Hylodes fredi	165,0
Hylodes heyeri	13562,1
Hylodes lateristrigatus	66981,8
Hylodes magalhaesi	1550,7
Hylodes meridionalis	9777,4

Tabela A1 – Espécies de *Hylodes* do grupo *lateristrigatus* utilizados para estimar a área de ocorrência de *Hylodes* gr. *lateristrigatus*.

Hylodes ornatus	5852,8
Hylodes otavioi	1664,9
Hylodes perplicatus	4686,5
Hylodes phyllodes	23039,1
Hylodes pipilans	99,0
Hylodes regius	1278,6
Hylodes sazimai	4956,7
Hylodes uai	1760,4
Hylodes vanzolinii	119,8
Média	8110,6
Desvio padrão	16340,2

Apêndice 4 – Filograma das espécies registradas no nosso estudo baseado na hipótese filogenética de Amphibia proposta por Pyron & Wiens (2011a).

