

Fernando Silvério Ribeiro

**Determinantes e impactos da invasão por cachorros em
remanescentes florestais de Mata Atlântica**

Drivers and impacts of the invasion by free-ranging dogs in Atlantic
forest remnants

São Paulo
2023

Universidade de São Paulo
Instituto de Biociências
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Determinantes e impactos da invasão por cachorros em
remanescentes florestais de Mata Atlântica**

Drivers and impacts of the invasion by free-ranging dogs in Atlantic
forest remnants

Fernando Silvério Ribeiro

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São
Paulo, para a obtenção de Título de
Doutor em Ciências, na Área de Ecologia.

Orientadora: Renata Pardini

Versão corrigida

São Paulo
2023

Ficha Catalográfica

Ribeiro, Fernando Silvério

Determinantes e impactos da invasão por cachorros em remanescentes florestais de Mata Atlântica / Ribeiro Fernando Silvério ; orientadora Pardini Renata -- São Paulo, 2023.

70 p.

Tese (Doutorado) -- Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Ciências Biológicas (Ecologia).

1. Invasão biológica. 2. Canis familiaris. 3. Fragmentação de habitat. 4. Pressão de propágulo. 5. Padrões de atividade temporal. I. Pardini, Renata, orient. Título.

Comissão julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).



Prof(a). Dr(a). Renata Pardini
Orientadora

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001. Número do processo: 88882.327877/2015-01-USP-ECOLOGIA

Agradeço a:

FAPESP, pelo financiamento do Projeto Temático Interface (2013/23457-6), ao qual este trabalho é vinculado, e à CAPES, pela bolsa de doutorado concedida.

Instituto de Biociências da USP e Departamentos de Ecologia e Zoologia, pela infraestrutura concedida.

Jean Paul Metzger, por coordenar o Projeto Temático Interface e possibilitar a realização desse trabalho.

Paulo Inácio Prado, pela dedicação ao Programa e o amparo aos alunos.

Aos membros do comitê, Karl Mokross, Murilo Guimarães Rodrigues, Luiz Gustavo Oliveira Santos e Paulo Inácio Prado, pelas discussões, ideias e conselhos que contribuíram para o desenvolvimento deste trabalho.

Minha família, meus pais, minha esposa Luciana, João e Lipe. Sem vocês nada disso teria sentido.

E, especialmente, à Renata Pardini, minha orientadora. Por toda a dedicação à docência. Pelas aulas, palestras, seminários, reuniões. Por ter me ensinado tudo que sei sobre ciência. Mas também, e principalmente, pela amizade fora da academia. Pela preocupação e ajuda com minha vida pessoal. Por não me deixar desistir. Muito obrigado, Rê!

Obrigado!

ÍNDICE	
RESUMO	1
ABSTRACT	2
CAPÍTULO 1 – Introdução geral	3
REFERÊNCIAS	7
CAPÍTULO 2 - Disturbance or propagule pressure? Unravelling the drivers and mapping the intensity of invasion of free-ranging dogs across the Atlantic forest hotspot	10
ABSTRACT	11
INTRODUCTION	11
METHODS	14
RESULTS	20
DISCUSSION	25
REFERENCES	29
APPENDIX	35
CAPÍTULO 3 - Impactos sub-letais de predadores invasores – efeito da presença de cachorros na atividade temporal de mamíferos nativos em remanescentes de Mata Atlântica	48
RESUMO	49
INTRODUÇÃO	50
MÉTODOS	51
RESULTADOS	55
DISCUSSÃO	61
REFERÊNCIAS	64
CAPÍTULO 4 – Considerações finais	68
REFERÊNCIAS	70

RESUMO

Dentre as várias ameaças que a humanidade impõe à biodiversidade, o efeito das atividades humanas sobre os processos de invasão biológica é uma das mais importantes. Apesar do crescimento exponencial do número de estudos relacionados a invasões nas últimas décadas, ainda são raras abordagens integradoras, que abarquem várias dimensões - dos determinantes aos impactos e ao mapeamento de risco - dos processos de invasão biológica. Utilizando como sistema de estudo um *hotspot* de biodiversidade e uma das espécies invasoras mais impactantes e bem distribuídas do mundo - a Mata Atlântica e o cachorro, esta tese de doutoramento pretende contribuir para o avanço no entendimento dos determinantes e impactos de invasões biológicas e no mapeamento do risco relacionado a elas. Através de um delineamento amostral hierárquico que englobou 12 paisagens fragmentadas (2830 ha) e 96 pontos de amostragem em remanescentes florestais distribuídos em uma área de 300.000 ha na região Cantareira-Mantiqueira, do uso de armadilhas fotográficas, de censos completos da população de cachorros no entorno, da identificação individual dos cachorros registrados e dos horários de registro de espécies nativas e do cachorro, nesta tese investiguei: (1) a importância relativa e as potenciais sinergias entre dois determinantes-chave – pressão de propágulo e distúrbios – da invasão de remanescentes florestais por cachorros e, a partir destes resultados empíricos, mapeei o risco de invasão por cachorros em todo o domínio da Mata Atlântica; (2) a relevância da alteração nos padrões de atividade como respostas de espécies nativas a espécies invasoras. Os resultados indicam que a pressão de propágulo (densidade de cachorros criados no entorno dos remanescentes, com efeito positivo) e distúrbios na escala da paisagem (cobertura florestal, com efeito negativo) são determinantes igualmente importantes da invasão por cachorros, e apresentam efeitos aditivos e não sinérgicos. O mapeamento do risco de invasão de cachorros a partir dos efeitos destes determinantes indica que a combinação da alta densidade populacional humana e das altas taxas de desmatamento fazem da invasão de cachorros uma ameaça adicional e amplamente distribuída na Mata Atlântica. Quanto aos impactos sobre as espécies nativas, os resultados indicam que cachorros induzem respostas comportamentais em espécies nativas de natureza tanto espaciais – evitar áreas usadas por muitos cachorros, como temporais – evitar os horários em que cachorros estão mais ativos. Estas respostas – que correspondem a efeitos sub-letais da invasão de cachorros – não se restringem a espécies que compartilham o hábito diurno com os cachorros.

ABSTRACT

Among the multiple threats that humanity imposes on biodiversity, the effect of human activities on processes of biological invasion is one of the most drastic. Despite the exponential increase in the number of studies focusing on invasive species in the last decades, integrative approaches encompassing multiple dimensions – from the drivers to the impacts and spatial predictions of risk – of biological invasion processes are rare. Considering as study system a biodiversity hotspot and one of the most harmful and widespread invasive species – the Atlantic forest and free-ranging dogs, this PhD thesis aims at contributing to advance the understanding of the drivers and impacts of biological invasions and the mapping of their risk. Through a hierarchical sampling design encompassing 12 fragmented landscapes (2830 ha) and 96 sampling points in native forest remnants across 300.000 ha within the Cantareira-Mantiqueira region, the use of camera traps, complete censuses of free-ranging dog populations around remnants, individual identification of dogs and the time of records of native species and dogs, in this thesis I investigated: (1) the relative importance and potential synergies between two key drivers - propagule pressure and landscape disturbance – of the invasion of forest remnants by dogs and, from these empirical results, I mapped the risk of invasion by dogs across the entire Atlantic forest domain; (2) the relevance of native species shifting their activity patterns as a response to invasive species. Results indicate that propagule pressure (density of free-ranging dogs raised around forest remnants, with positive effects) and landscape disturbance (forest cover, with negative effects) are equally important drivers of dog invasion, presenting additive rather than synergic effects. The map of the risk of invasion by dogs obtained considering the effects of these drivers suggest that the combination of high human population density and high deforestation makes dog invasion an additional and pervasive threat in the Atlantic forest. Concerning the impacts on native species, results indicate that dogs trigger behavioral responses in native species, both spatial – avoiding forests used by many dogs, and temporal – avoiding periods of the day when dogs are more active. These responses – that correspond to sub-lethal effects of dog invasions – are not limited to native species that share diurnal habits with dogs.

CAPÍTULO 1

Introdução geral

As atividades humanas facilitam o estabelecimento, sobrevivência e dispersão de espécies invasoras, tornando os processos de invasão biológica uma das mais graves ameaças à biodiversidade atualmente (Bellard et al., 2016a). Hoje os impactos ecológicos, econômicos e sociais das invasões biológicas são observados globalmente (Pyšek & Richardson, 2010). Apesar do crescimento exponencial do número de estudos relacionados às invasões biológicas nas últimas décadas (Vaz et al. 2017), a frequência e intensidade das invasões vêm aumentando (Hulme, 2009), o que sugere que esse conhecimento não vem sendo utilizado no controle dessas invasões. Certamente, uma combinação de fatores, incluindo aspectos sociais e políticos (e.g. lacuna ciência-prática - Habel et al., 2013), contribui para esse quadro. Porém, do ponto de vista da relevância do conhecimento ecológico associado a invasões biológicas para a tomada de decisão, são raras abordagens integradoras (mas veja Gaertner et al., 2012), que abarquem várias dimensões dos processos de invasão biológica, dos determinantes aos impactos e ao mapeamento do risco de invasões.

Determinantes de invasões biológicas e mapeamento do risco de invasão

Historicamente, o principal foco dos estudos ecológicos sobre invasões biológicas tem sido entender os fatores que determinam o sucesso no estabelecimento e expansão de espécies invasoras (Lowry et al. 2013). Dada a relevância de invasões biológicas como sistemas de estudo para questões centrais da Ecologia (e.g. nicho, interações entre espécies e estruturação de comunidades; Ricklefs, 1987) diversas hipóteses foram formuladas e testadas usando esses sistemas, permitindo muitos avanços teóricos (Gurevitch et al., 2011). Porém, esses avanços não resultaram, na mesma medida, em avanços de ferramentas úteis para a prática, como o mapeamento do risco de invasão a partir da utilização do conhecimento ecológico sobre os determinantes de invasões biológicas.

Ao contrário, o mapeamento dos riscos de invasões biológicas vem sendo realizado principalmente através de modelagem de adequação ambiental (ou modelagem de nicho), que delimita a extensão geográfica onde as condições ambientais (e.g. climáticas) permitiriam a sobrevivência da espécie invasora (Jiménez-Valverde et al., 2011). Porém, este tipo de abordagem requer grande quantidade de dados sobre a distribuição da espécie em questão, e desconsidera tanto aspectos chave dos determinantes de invasões, e.g. a frequência e intensidade de eventos de introdução das espécies exóticas pela população humana (Simberloff, 2009), como o fato da distribuição original da espécie fornecer apenas informações parciais a respeito das condições nas quais uma espécie pode sobreviver (Bocsi et al., 2016).

Dado o vasto impacto das invasões biológicas (Pyšek & Richardson, 2010) e a relevância de controlar seus efeitos ecológicos, sociais e econômicos, previsões de risco de invasão, que indiquem as áreas

prioritárias para ações de manejo, são essenciais. Para tanto, é fundamental que as abordagens utilizadas considerem o conhecimento científico acumulado sobre os determinantes de invasões biológicas. Para uma ampla gama de espécies e regiões, dois determinantes têm sido apontados como fundamentais: a pressão de propágulos (número de indivíduos introduzidos, número de eventos de introdução e padrões espaciais e temporais de introdução; Simberloff, 2009) e os distúrbios (transformações ambientais em escala de tempo muito mais rápidas que as respostas evolutivas das espécies; Byers, 2002). Assim, estudos experimentais ou observacionais em escalas espaciais menores sobre os determinantes da invasão podem ser usados para a parametrização de modelos específicos para determinadas espécies (e.g. modelos de ocorrência e abundância) que posteriormente podem ser usados para a predição espacial dos riscos de invasão em escalas maiores.

Mudanças nos padrões de atividades: um dos mecanismos por trás dos impactos de espécies invasoras

Efeitos sub-letais das interações entre predadores e presas são fundamentais na estruturação de comunidades ecológicas (Sheriff et al., 2020). Ao longo das últimas duas décadas, o foco nos efeitos sub-letais levou ao desenvolvimento do arcabouço teórico das paisagens do medo, que podem ser entendidas como a variação espacial da percepção de uma população ao risco de predação. Esse arcabouço teórico pressupõe - como uma das principais respostas das espécies à predação - a estratégia comportamental de evitar períodos e locais cujo risco percebido seja mais alto (Gaynor et al., 2019). Se por um lado mudanças nos padrões de atividade podem diminuir o risco de predação, por outro lado, podem condicionar a realização de atividades essenciais a condições sub-ótimas, com consequências negativas para a aptidão dos indivíduos. É provável que esses efeitos sejam ainda mais importantes em populações de espécies nativas sob risco de predação de espécies invasoras, já que nesses casos não houve coevolução entre predadores e presas.

Na última década, o uso de armadilhas fotográficas para o registro de mamíferos – animais em geral difíceis de registrar comparados a outros grupos de vertebrados como aves - cresceu enormemente, abrindo possibilidades para múltiplos tipos de estudos ecológicos (Fischer, 2023). Entre eles, estudos dos padrões de atividade temporal que se multiplicaram na literatura (Frey et al., 2017). Esse método de estudo é relativamente barato e pouco invasivo comparado ao uso de rádios colares, e mais eficiente e menos trabalhoso comparado ao método de observações diretas (Bridges & Noss, 2011).

Além da popularização do uso das armadilhas fotográficas, estudos sobre os padrões de atividade foram fomentados por avanços nas análises de dados de horários de registro. Inicialmente o uso dos horários de registros das armadilhas fotográficas para a análise de padrões de atividade baseava-se

em uma escala linear e comparações das frequências de registros em classes (Jácomo et al., 2004). Mais recentemente, passou-se a usar funções circulares de densidade Kernel para a geração de curvas de atividade e a comparação de pares de curvas através do coeficiente de sobreposição (sobreposição entre duas funções de densidade) (Ridout & Linkie, 2009). Por fim, Oliveira-Santos et al. (2013) propuseram o uso de funções de densidade condicionais, seguindo a lógica já utilizada da análise de dados espaciais (e.g. uso de espaço, área de vida). Essa técnica permite análises mais detalhadas dos padrões de atividade, especialmente dos períodos em que a atividade se concentra.

No entanto, para além dos avanços técnicos permitidos pelas armadilhas fotográficas e dos desenvolvimentos na análise de horários de registro, estudos empíricos dos impactos da presença de espécies invasoras sobre o padrão de atividade de espécies nativas dependem de delineamentos amostrais que levem em conta a grande heterogeneidade das paisagens do medo. Assim, a investigação destes impactos depende de delineamentos que abarquem muitos sítios de amostragem que variem na presença, frequência ou abundância das espécies invasoras.

Cachorros como espécie invasora

A literatura apresenta múltiplas nomenclaturas (e.g. espécie exótica, introduzida, não nativa, *alien*) e definições relacionadas a espécies invasoras, o que gera inconsistências no uso destes termos (Latombe et al., 2019). É então importante que trabalhos sobre invasão biológica explicitem a definição que está sendo usada (Heger et al., 2013). Neste trabalho, consideramos cachorros criados soltos em áreas rurais como uma espécie invasora por não serem nativos destas regiões, terem sido levados até lá por ação humana, usarem áreas de vegetação nativa em suas áreas de vida frequentemente (Lima, 2020) e causarem impactos na fauna nativa (Bellard et al., 2016b).

No entanto, diferentemente de outras espécies invasoras que estabelecem populações nas áreas de vegetação nativa invadidas, na maior parte das regiões rurais onde cachorros fazem uso de remanescentes de vegetação nativa e geram impactos sobre as espécies nativas, suas populações dependem fortemente de subsídios humanos (i.e. não são estritamente ferais). Assim, embora distinto, o processo de invasão por cachorros criados soltos não é menos perigoso. Ao contrário, as populações de cachorros criados soltos são grandes por conta da associação com os seres humanos e se mantêm – independente das flutuações nos recursos, predadores ou doenças – por conta dos subsídios humanos (Newsome et al., 2015) e constante reposição pelas pessoas (Morters et al., 2014).

Apesar dessas especificidades, entendemos o cachorro como um excelente modelo para o estudo dos determinantes das invasões biológicas e paisagens do medo. É extremamente abundante e está

distribuído por praticamente todo o mundo (Gompper, 2014), sendo uma das espécies invasoras que causa mais impactos em espécies nativas (Bellard et al., 2016b). A estreita relação com a população humana permite que muitas informações sobre os cachorros sejam obtidas diretamente das pessoas, como, por exemplo, um censo da população. Registros de cachorros em armadilhas fotográficas, ao contrário da maioria dos mamíferos, podem ser individualizados, permitindo o uso de técnicas mais precisas para estimar a abundância de indivíduos frequentando remanescentes florestais (Royle, 2004). Ademais, o cachorro é uma espécie pouco elusiva, com atividade vocal intensa, o que facilita a previsão do risco de predação e as respostas das espécies nativas nas chamadas paisagens do medo (Gaynor et al., 2019).

Objetivos e organização da tese

Esta tese tem o objetivo geral de contribuir para o conhecimento a cerca dos determinantes e do mapeamento do risco, assim como dos impactos, de invasões biológicas, utilizando como modelo de estudo o cachorro em paisagens fragmentadas de Mata Atlântica. Além desta introdução geral (Capítulo 1), a tese é composta por mais três capítulos. O segundo capítulo investiga a importância relativa e sinergias entre dois determinantes-chaves dos processos de invasão biológica: pressão de propágulos e distúrbios. A partir dos resultados, apresenta um mapa de risco de invasão para toda a Mata Atlântica. O terceiro capítulo investiga um impacto sub-letal da invasão de cachorros, a mudança nos padrões de atividades das espécies nativas. Por fim, no quarto capítulo são apresentadas as considerações finais.

REFERÊNCIAS

- Bellard, C, Genovesi, P., & Jeschke, J. M. (2016). Global patterns in threats to vertebrates by biological invasions. *PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY B-BIOLOGICAL SCIENCES*, 283(1823), 20152454. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2454>
- Bellard, Céline, Cassey, P., & Blackburn, T. M. (2016). Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters*, 12(2), 20150623. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0623>
- Bocsi, T., Allen, J. M., Bellemare, J., Kartesz, J., Nishino, M., & Bradley, B. A. (2016). Plants' native distributions do not reflect climatic tolerance. *Diversity and Distributions*, 22(6), 615–624. <https://doi.org/10.1111/ddi.12432>
- Bridges, A.S., Noss, A.J. (2011). Behavior and Activity Patterns. In: O'Connell, A.F., Nichols, J.D., Karanth, K.U. (eds) *Camera Traps in Animal Ecology* (pp. 57–69). Springer, Tokyo. https://doi.org/10.1007/978-4-431-99495-4_5
- Byers, J. E. (2002). Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos*, 97(3), 449–458.
- Fischer, J. T. (2023). Camera trapping in ecology: A new section for wildlife research. *Ecology and*

- Evolution, 13(3). <https://doi.org/10.1002/ece3.9925>
- Frey, S., Fisher, J. T., Burton, A. C., & Volpe, J. P. (2017). Investigating animal activity patterns and temporal niche partitioning using camera-trap data: challenges and opportunities. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 3(3), 123–132. <https://doi.org/10.1002/rse2.60>
- Gaertner, M., Fisher, J., Sharma, G., & Esler, K. (2012). Insights into invasion and restoration ecology: Time to collaborate towards a holistic approach to tackle biological invasions. *NeoBiota*, 12, 57–76. <https://doi.org/10.3897/neobiota.12.2123>
- Gaynor, K. M., Brown, J. S., Middleton, A. D., Power, M. E., & Brashares, J. S. (2019). Landscapes of Fear: Spatial Patterns of Risk Perception and Response. *Trends in Ecology and Evolution*, 34(4), 355–368. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.01.004>
- Gompper, M. E. (2014). The dog-human-wildlife interface: assessing the scope of the problem. In: Gompper, M. E (Ed.) *Free-ranging dogs and wildlife conservation* (pp. 9–54). Oxford Univ. Press. Oxford. <http://dx.doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199663217.001.0001>
- Gurevitch, J., Fox, G. A., Wardle, G. M., Inderjit, & Taub, D. (2011). Emergent insights from the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. *Ecology Letters*, 14(4), 407–418. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01594.x>
- Habel, J. C., Gossner, M. M., Meyer, S. T., Eggermont, H., Lens, L., & Weisser, W. W. (2013). Mind the gaps when using science to address conservation concerns. *Biodiversity and Conservation*, 22(10), 2413–2427. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0536-y>
- Heger, T., Saul, W. C., & Trepl, L. (2013). What biological invasions “are” is a matter of perspective. *Journal for Nature Conservation*, 21(2), 93–96. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.11.002>
- Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: Managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46(1), 10–18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x>
- Jácomo, A. T. A., Silveira, L., & Diniz-Filho, J. A. F. (2004). Niche separation between the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*), the crab-eating fox (*Dusicyon thous*) and the hoary fox (*Dusicyon vetulus*) in central Brazil. *Journal of Zoology*, 262(1), 99–106. <https://doi.org/10.1017/S0952836903004473>
- Jiménez-Valverde, A., Peterson, A. T., Soberón, J., Overton, J. M., Aragón, P., & Lobo, J. M. (2011). Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biological Invasions*, 13(12), 2785–2797. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9963-4>
- Latombe, G., Canavan, S., Hirsch, H., Hui, C., Kumschick, S., Nsikani, M. M., ... Richardson, D. M. (2019). A four-component classification of uncertainties in biological invasions: implications for management. *Ecosphere*, 10(4). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2669>
- Lima, C. F. M. (2020). Interações eco-epidemiológicas entre cães domésticos e a fauna silvestre em agroecossistemas. (Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil). <https://doi.org/10.11606/T.10.2020.tde-08012021-093817>
- Lowry, E., Rollinson, E. J., Laybourn, A. J., Scott, T. E., Aiello-Lammens, M. E., Gray, S. M., ... Gurevitch, J. (2013). Biological invasions: A field synopsis, systematic review, and database of the literature. *Ecology and Evolution*, 3(1), 182–196. <https://doi.org/10.1002/ece3.431>
- Morters, M. K., Mckinley, T. J., Restif, O., Conlan, A. J. K., Cleaveland, S., Hampson, K., ... Wood, J. L.

- N. (2014). The demography of free-roaming dog populations and applications to disease and population control. *Journal of Applied Ecology*, *51*(4), 1096–1106.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.12279>
- Newsome, T. M., Dellinger, J. A., Pavey, C. R., Ripple, W. J., Shores, C. R., Wirsing, A. J., & Dickman, C. R. (2015). The ecological effects of providing resource subsidies to predators. *Global Ecology and Biogeography*, *24*(1), 1–11. <https://doi.org/10.1111/geb.12236>
- Oliveira-Santos, L. G. R., Zucco, C. A., & Agostinelli, C. (2013). Using conditional circular kernel density functions to test hypotheses on animal circadian activity. *Animal Behaviour*, *85*(1), 269–280.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.09.033>
- Pyšek, P., & Richardson, D. M. (2010). Invasive Species, Environmental Change and Management, and Health. *Annual Review of Environment and Resources*, *35*(1), 25–55.
<https://doi.org/10.1146/annurev-enviro-033009-095548>
- Ricklefs, R. E. (1987). Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science*, *235*(4785), 167–171. Retrieved from
<http://science.sciencemag.org/content/235/4785/167.abstract>
- Ridout, M. S., & Linkie, M. (2009). Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, *14*(3), 322–337.
<https://doi.org/10.1007/s11182-018-1503-6>
- Royle, J. A. (2004). N-Mixture Models for Estimating Population Size from Spatially Replicated Counts. *Biometrics*, *60*(March), 108–115. <https://doi.org/10.1111/j.0006-341X.2004.00142.x>
- Sheriff, M. J., Peacor, S. D., Hawlena, D., & Thaker, M. (2020). Non-consumptive predator effects on prey population size: A dearth of evidence. *Journal of Animal Ecology*, *89*(6), 1302–1316.
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.13213>
- Simberloff, D. (2009). The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *40*(1), 81–102.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304>
- Vaz, A. S., Kueffer, C., Kull, C. A., Richardson, D. M., Schindler, S., Muñoz-Pajares, A. J., ... Honrado, J. P. (2017). The progress of interdisciplinarity in invasion science. *Ambio*, *46*(4), 428–442.
<https://doi.org/10.1007/s13280-017-0897-7>

CAPÍTULO 2

Disturbance or propagule pressure? Unravelling the drivers and mapping the intensity of invasion of free-ranging dogs across the Atlantic forest hotspot

Capítulo publicado como Ribeiro, F. S., Nichols, E., Morato, R. G., Metzger, J. P., & Pardini, R. 2019. **Disturbance or propagule pressure? Unravelling the drivers and mapping the intensity of invasion of free-ranging dogs across the Atlantic forest hotspot**. *Diversity and Distribution*, 25(2), 191-204.

Disturbance or propagule pressure? Unravelling the drivers and mapping the intensity of invasion of free-ranging dogs across the Atlantic forest hotspot

ABSTRACT

Aim: Identifying the drivers of biological invasions is crucial to predict the risk of invasion across broad spatial scales, and to devise strategies to prevent invasion impacts. Here, we explore the relative importance and synergies between two key drivers – propagule pressure and landscape disturbance – in determining the invasion of native forest remnants by dogs, one of the most abundant, widely distributed, and harmful invasive species worldwide.

Location: Brazilian Atlantic Forest.

Methods: Combining a camera trap dataset (96 sites in forest remnants) and censuses of populations of dogs raised by humans across 12 landscapes (2,830 ha each), we used N-mixture models that account for imperfect detection to confront alternative hypotheses of invasion drivers. We then used this empirical evidence to predict the intensity of dog invasion across the Atlantic Forest hotspot.

Results: Propagule pressure (density of raised dogs, positive effect) and landscape disturbance (forest cover, negative effect) were equally important drivers of dog invasion, presenting additive rather than synergistic effects. Dogs invade forest remnants far from their homes, making the density of raised dogs the key component of propagule pressure (relative to dog spatial distribution). Forest cover was more important than either the length or density of forest edges, suggesting that both reduced area of forested barriers to long-distance movements, and increased proximity of forests to edges, facilitate dog access to forests. Across the Atlantic Forest, the combination of high human population density and extensive deforestation make dog invasion an additional and widespread threat.

Main conclusion: Combined with available maps of priority areas for biodiversity conservation, our spatial prediction of dog invasion can help target areas for integrated management actions. These actions should go beyond measures to control dog populations, and encompass the maintenance and restoration of native forests and strategic planning of afforestation through planted forests.

INTRODUCTION

Biological invasions are one of the principal threats to biodiversity on the planet (Bellard, Cassey, & Blackburn, 2016), influencing multiple levels of ecological organization (Mack et al., 2000). The intensification of human trade and transport (Seebens et al., 2015) contributes to both active and passive processes of introduction of potentially invasive species, leading to a global process of biotic homogenization (Liu et al., 2017). Given the widespread impacts of biological invasions, research on

the subject has rapidly expanded (Lowry et al., 2013), fostering both conceptual controversies and advances. Debates on what defines an invasive species (Pereyra, 2016) arose in part from the ecological variability across invasive species and invaded environments, and the diverse roles humans play across invasion processes, leading to the claim that a unique definition is neither feasible nor desirable (Heger et al., 2014). Despite these controversies, the field has rapidly progressed, especially in terms of hypotheses about the drivers and the associated mechanisms of invasions.

Largely, these hypotheses assume that invasion success is related to species characteristics (e.g., high reproductive rate, early maturation) (Kolar & Lodge, 2001; Sakai et al., 2001), habitat conditions that increase susceptibility to invasion (Davis et al., 2000; Shea & Chesson, 2002), and/or the number or the spatial distribution of introduced individuals or introduction events – collectively termed propagule pressure (Lockwood, Cassey, & Blackburn, 2005; Simberloff, 2009). Although scattered evidence can be found for many of those hypotheses (Catford et al., 2009), the importance of both propagule pressure (Blackburn et al., 2015; Lockwood et al., 2005; Simberloff, 2009) and disturbance (Byers, 2002; Crooks et al., 2010; Gantchoff & Belant, 2015; Jauni et al., 2015) have been frequently corroborated in a variety of studies.

Propagule pressure is related to the number of individuals released into a region and/or the number of introduction events (Lockwood et al. 2005). It also incorporates the spatial or temporal distribution of those individuals or events (Simberloff, 2009). Greater propagule pressure increases invasion success by increasing the chance of invasion (in a given area, and/or in a greater extension, of native habitat; Bossenbroek et al., 2001), reducing the negative impacts of stochastic processes or Allee effects on population dynamics, and/or increasing genetic variability (Blackburn et al., 2015). Disturbances in turn are defined as environmental changes that transform a system on timescales faster than the evolutionary responses of species (Byers, 2002). They vary widely in scale, ranging from local (e.g., canopy opening) to landscape disturbances (e.g., associated with native vegetation conversion at broader spatial scales; With, 2002). Disturbances facilitate invasion either by changing resources in a favourable way to invasive species (Davis et al., 2000), or by reducing native species abundance, and thus weakening the effects of negative interactions that native species may exert on invasive species (D'Antonio et al., 1999). In particular, landscape disturbances, such as habitat loss and fragmentation, affect species distribution and dispersal (Cornelius et al., 2017; Fahrig, 2003) and have been suggested to strongly facilitate and/or interact with biological invasions (Didham et al., 2007).

Although many studies support the importance of disturbance and propagule pressure as drivers of

invasions, relatively few have addressed these multiple drivers simultaneously (Lowry et al., 2013). Those that have often rely on limited quantifications of disturbance (commonly measured at the local scale, or as a binary variable; Britton-Simmons & Abbott, 2008; Clark & Johnston, 2009; Eschtruth & Battles, 2009; Maron et al., 2013) and/or of propagule pressure (commonly measured indirectly; Vilà & Ibáñez, 2011). These limitations narrow our understanding of the synergies and relative importance between drivers, restricting our ability to predict the risk of invasion at broad scales and identify actions to prevent invasions. We address these gaps by focusing on one of the most widespread and harmful invasive species worldwide – the dog (*Canis familiaris*) (Bellard et al., 2016; Doherty et al., 2017), and on a biodiversity hotspot – the Brazilian Atlantic Forest.

In rural areas around the globe, the estimated dog population is ~600 million individuals and most of them are free ranging (Gompper, 2014). These large, free-ranging populations that are neither feral nor strictly owned are responsible for most reported impacts of dogs on native species (Young et al., 2011). As dogs are strongly associated with humans, the process of invasion is somewhat distinctive. In contrast to wild or feral species, free-ranging dogs do not establish sustainable populations, rather their populations depend strongly on human subsidies. Yet, individual dogs range freely through the landscape, commonly using native vegetation patches (e.g., Lessa et al., 2016; Paschoal et al., 2016; Silva-Rodríguez & Sieving, 2012). In some areas, free-ranging dogs make up the most abundant carnivore in native vegetation (Paschoal et al., 2016), and their known impacts on wildlife include both lethal and sub-lethal effects of predator-prey interactions (Manor & Saltz, 2004; Silva-Rodríguez & Sieving, 2012; Young et al., 2011), interference and exploitative competition (Butler & du Toit, 2002; Vanak & Gompper, 2010), and disease transmission (Cleaveland et al., 2000; Curi et al., 2016).

We conducted an empirical study across 12 landscapes (2,830 ha each, varying from 10 to 50% in native forest cover), embedded in a 300,000-ha region of the Atlantic Forest biodiversity hotspot, to investigate the relative importance and synergies of key drivers - propagule pressure and landscape disturbance - on dog invasion in native forest remnants. We then model this empirical evidence to predict the intensity of invasion across the Atlantic Forest phytogeographical domain. To assess the relative importance and synergies of invasion drivers, we used a landscape study design (McGarigal & Cushman, 2002), combining a camera trap sampling within multiple forest remnants with a complete census of dogs raised by humans in each landscape. We considered measures of propagule pressure associated with both the number (density of raised dogs) and the spatial distribution (proportion of dogs raised near forests) of dogs, which should be positively related to dog invasion. We quantified landscape disturbance through metrics related to forest accessibility to dogs, considering both the distance of forests to edges (edge density between forest and open areas) - expected to increase dog

invasion, and the perimeter (edge length between forest and open areas) and area (forest cover) of forested barriers to long-distance movements - expected to decrease dog invasion. We then used N-mixture models that address imperfect detection (Royle, 2004), and compared alternative hypotheses (models) about the drivers of dog abundance in native forests that consider only propagule pressure, only landscape disturbance, their additive effect, or their interactive effect. To generate the map of invasion intensity, we then used the most parsimonious N-mixture model to predict dog invasion across Atlantic Forest landscapes that presented propagule pressure and landscape disturbance values within the range of the studied landscapes.

METHODS

Study region

The study was conducted in a 300,000-ha region in the Cantareira-Mantiqueira region of the Atlantic Plateau of São Paulo, Brazil (Figure 1), encompassing 10 municipalities. Mean annual rainfall is 1,513 mm and the mean of the minimum and maximum temperatures are 14.8°C and 27.7°C in the warm-wet season (October to March) and 11.3°C and 24.6°C in the cold-dry season (April to September) (www.cpa.unicamp.br). The region was originally covered by montane evergreen Atlantic Forest, although cattle pastures and eucalyptus forestry have now replaced much of the native vegetation.

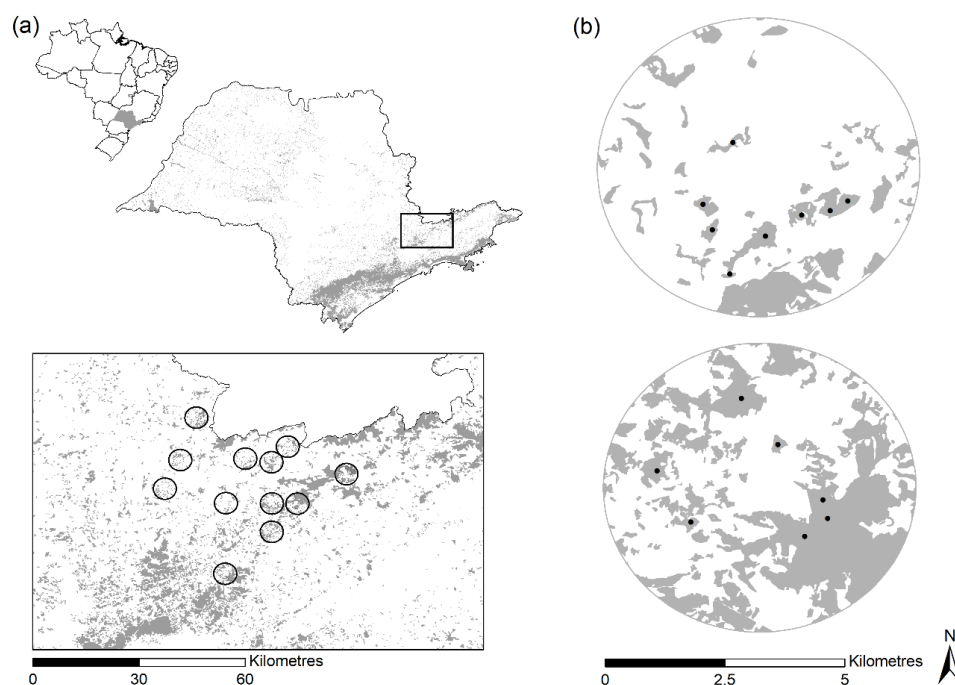


Figure 1 - Location of the study region and of the 12 focal landscapes. (a) Maps of Brazil and São Paulo state, highlighting the study region and the 12 focal landscapes. (b) Two of the focal landscapes, with high and low native forest cover, are shown in detail. Grey represents native forests remnants, and black dots the location of sampling sites.

The rural areas of the study region are densely populated (mean \pm standard deviation: 19.0 ± 19.2 people/ km²). Consequently, dog density is also high (11.6 ± 9.4 individuals/ km²; see Appendix S1 in Supporting Information, Figure S1.1). Approximately 75% of rural households raise dogs (range 1-21 individuals, 2.69 ± 1.99). Owners report that approximately 25% of dogs are castrated, 80% are vaccinated against rabies, but only 31% are vaccinated against other diseases, and 32% and 58% receive treatment for ecto- and endoparasites respectively (Biffi, 2017). According to owners, 41% of dogs frequently leave the household surroundings on their own, 15% frequently search for food outside the household, 12% enter frequently into native forest, and approximately 7% have already killed native animals, while 18% have already been injured by them (Biffi, 2017).

Sampling design

We conducted a landscape study, using landscapes as sampling units and, hence, measuring both dog invasion and invasion drivers at the landscape scale (McGarigal & Cushman, 2002; Fardila et al., 2017). Although required to study the effects of processes that occurs at the landscape scale (such as landscape disturbances), this approach is still uncommon in the literature (Fardila et al., 2017). We selected 12 focal landscapes (2830 ha) aiming at maximizing the variation in native forest cover while controlling for other variables (Appendix S1, Figure S1.1), and sampled each of them at eight native forest sites. As the size of the largest fragment is an important landscape characteristic non-linearly related to habitat cover (Fahrig, 2003), we selected the eight sampling sites within each landscape (96 sites in total) using a stratified random sampling based on the proportion of native forest in the landscape contained in the largest fragment (Figure 1; Appendix S1).

Dogs in native forests

At each sampling site we set a single camera trap (Trophy Cam HD 119537c, Bushnell), resulting in eight traps per landscape (Appendix S1). Data were collected between February and July 2015, and the cameras were active between 42-45 consecutive days (43.6 ± 0.7) at each sampling site. We sampled four landscapes simultaneously, and three groups of four landscapes consecutively. Due to occasional camera malfunctioning, final sampling effort varied between 293 and 351 camera days per landscape, totalling 4,006 cameras-days across all landscapes. We identified individual dogs photographed by the cameras using features of coat colour and body size (Appendix S1, Figure S1.2) and compared them with photographs of the dogs raised in the landscapes (see below).

Propagule pressure

To quantify the number of dogs raised by the human population, we first mapped the locations of all visible houses and roads in the 12 focal landscapes using Google Earth images (Digital Globe satellites 2015). During the camera trap sampling period, we visited the mapped houses (and checked for the existence of other houses by searching along accessible roads), and in each house we interviewed residents to obtain the number of raised dogs and photograph them. In a subset of eight of the 12 focal landscapes (1,512 dogs, 38% of the total), we applied a more detailed questionnaire to dog owners to obtain information on dog living conditions and management (see Study area; Biffi, 2017).

We quantified propagule pressure in each landscape in two ways, considering both the density and the spatial distribution (aggregation within five distances from forest) of raised dogs (Lockwood et al., 2005; Simberloff, 2009), totalling six variables. Higher density or aggregation of raised dogs near forests should increase dog invasion, as forest sites are surrounded by larger numbers of raised dogs or larger numbers of dogs are raised closer to forest sites, respectively (Figure 2a,b).

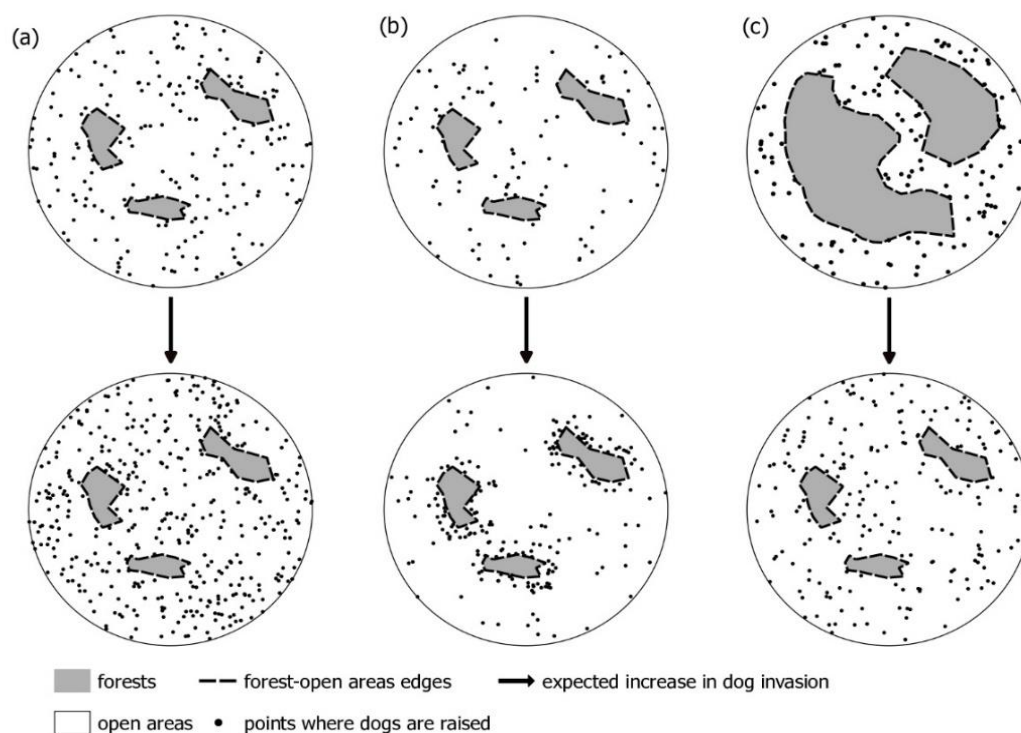


Figure 2 - Expected effects of propagule pressure (a-b) and landscape disturbance (c) variables on dog invasion. (a) As the density of raised dogs or (b) the aggregation (percentage) of dogs raised near forests increase, dog invasion increase. These propagule pressure variables are independent: it is possible to increase the density of raised dogs without increasing the aggregation (percentage) of dogs raised near forests, and vice-versa. (c) As forest cover decreases, edge length between forests and open areas decreases, but edge density (edge length divided by forest cover) increases, increasing dog invasion. These landscape disturbance variables are then interdependent. Moreover, as forest cover decreases, the absolute number of raised dogs in the landscape tends to increase because open areas where dogs are raised increase. However, this does not necessarily mean increased propagule pressure because the density of raised dogs and the number of dogs surrounding forest sites may be maintained (that is why we measured propagule pressure as density instead of the absolute number of raised dogs).

These measures were considered appropriate to quantify propagule pressure because: (1) populations of raised dogs around forest remnants (regardless of whether individuals are born there or brought from outside) are controlled by human demand (Morters et al., 2014); (2) given the particular characteristics of free-ranging dogs (neither feral nor strictly owned; see Introduction), we measure dog invasion as the number of raised dogs that use forest remnants, defining the invasion process as a subset of raised dogs including forest remnants in their home ranges; and (3) observations during the seven months of continuous field work indicate that the number of stray or feral dogs (i.e., not raised by humans) was low.

(a) density of raised dogs (Den). As the open areas (e.g., agropastoral areas) of these originally forested landscapes are where households and raised dogs are concentrated (Appendix S1, Figure S1.1), they can be understood as a vector of propagule pressure, and the areal extent of this vector varies as a function of forest cover. Thus, density of raised dogs in each landscape is a measure of propagule pressure independent of forest cover when calculated as the number of raised dogs divided by the area of the landscape occupied by open areas (Figure 2c). Density of raised dogs varied between 4 and 66 dogs/ km² among the 12 focal landscapes (Appendix S1, Figure S1.3).

(b) aggregation of raised dogs near native forests (Ag). To quantify the spatial component of propagule pressure, we calculated the proportion of dogs raised in each landscape within five distances (50, 100, 150, 200 and 250 m) from the nearest native forest. Aggregation near forest is independent from density of raised dogs (Figure 2a,b), and distance classes were chosen based on radio tracking studies that recorded most dog sightings within 250 m from households where they are raised (Ruiz-Izaguirre et al., 2015; Sepúlveda et al., 2015). The aggregation of raised dogs varied widely at each distance class among the 12 focal landscapes (50 m: 9-38%, 100 m: 14-70%, 150 m 25-88%, 200 m: 30-91%, 250 m: 35-98%) (Appendix S1, Figure S1.3).

Landscape disturbance

Dogs moving long distances prefer to move across open areas (Sepúlveda et al., 2015), suggesting that forests may act as barriers to these movements. Therefore, the higher the forest cover and the edge length between forests and open areas (i.e., the greater the area and the perimeter of potential barriers to dog movements) the more limited dog excursions through the landscape should be, decreasing the chance of a given forest site being reached by multiple dogs raised across the landscape, and thus the number of dogs per forest area in a landscape. When dogs do enter forests,

they are more common at forest edges than forest interiors (Srbek-Araujo & Chiarello, 2008). Hence, the greater the edge density (i.e., the proportion of edge length between forests and open areas in relation to forest cover), the more accessible forest interiors are to dogs, and the number of dogs per forest area in a landscape should increase. Although these metrics represent distinct aspects of landscape structure, their variation across landscapes is not independent. As forest cover is reduced below 50%, edge length decreases (Fahrig, 2003; Villard & Metzger, 2014) and edge density (edge length divided by forest cover) increases (Liu et al., 2004) (Figure 2c). Thus reductions in forest cover potentially lead to an increase in forest accessibility to dogs by decreasing the area (forest cover) and the perimeter (edge length) of forested barriers, and simultaneously decreasing the distance of forests to edges (edge density) (Figure 2c). As our focal landscapes contain not only native forests but also planted eucalyptus forests, we considered the possibility that forest plantations act in the same way as native forests (barriers) by calculating six variables to represent the expected effects of landscape disturbance on dog invasion.

(a) forest cover (FC). We calculated the proportion of each landscape covered by native forest (NFC) (range 10-48% among the 12 focal landscapes), and the proportion of each landscape covered by either native or planted forests (TFC) (range 20-67%; Appendix S1, Figure S1.3).

(b) edge length between forests and open areas (E). We calculated edge length between native forests and open areas (NE) (range 63-184 km among the 12 focal landscapes), and edge length between any forest (native or planted) and open areas (TE) (128-246 km; Appendix S1, Figure S1.3).

(c) edge density (ED). We calculated edge density between native forests and open areas (NED; edge length between native forests and open areas divided by native forest cover; range 73-363 km/ha among the 12 focal landscapes), and edge density between any forest (native or planted) and open areas (TED; edge length between any forest type and open areas divided by total forest cover; range 74-265 km/ha) (Appendix S1, Figure S1.3).

Sampling effort, seasons and blocks

Finally, we defined three temporal variables that could affect the detection of dogs in native forests.

(a) sampling effort. Sum of active days across the eight cameras in each landscape and sampling occasion.

(b) sampling season. Warm (February and March) and cool (between April and July). Dog activity is often reduced at high temperatures (Ruiz-Izaguirre et al., 2015).

(c) sampling blocks. Group or block of landscapes sampled simultaneously and thus subjected to similar weather conditions during sampling.

Data analysis

To evaluate dog invasion in forest remnants, we used single-season N-mixture abundance models (Royle, 2004). These models estimate two parameters from the count of individuals across sampling occasions (j) in each sampling unit (i): (λ_i) abundance in sampling unit i , and (p_{ij}) detection probability in sampling unit i and occasion j . We defined a sampling occasion as six consecutive days, resulting in seven consecutive occasions. In all occasions, we were able to distinguish how many individuals the cameras recorded. Given our landscape study (see Sampling design), we defined a sampling unit as each of the focal landscapes, pooling data from the eight cameras located in each landscape.

Given the small size of the area sampled by each camera compared to the size of dog home ranges, we interpreted the parameter abundance as the number of dogs in each landscape with home ranges overlapping at least one of the eight sampling sites (Joseph, Elkin, Martin, & Possingham, 2009). We assume that the closure assumption of single-season N-mixture models was met, given the short sampling period (42-45 consecutive days) compared to the longevity of dogs and to the low rates of gains and losses of individuals within such short period in rural dog populations reported elsewhere (Morters et al., 2014; Villatoro et al., 2016). The assumption that detection probability is constant across individual dogs is difficult to assert. However, assumption violation does not affect the estimates of the effects of covariables on abundance (Barker et al., 2018), which is the focus of our results and interpretations.

We defined six possibilities to model the parameter detection probability: one with constant detection, three with detection as a function of either sampling effort, sampling season or sampling block, and two with detection as an additive function of sampling effort and either sampling season or sampling block. We also defined 85 possibilities to model the parameter abundance, considering either abundance constant, as a function of each of the 12 variables individually (6 of propagule pressure and 6 of landscape disturbance), or as an additive or interactive function of two variables (considering all possible combinations between one variable of propagule pressure and one variable of landscape disturbance). We then combined the possibilities of modelling detection with those of modelling abundance, which resulted in a candidate model set with 510 models (Appendix S1, Table S1.1). All 12 propagule pressure and landscape disturbance variables were standardized, and collinearity between those used together in the same models were acceptably low (VIF < 3.1) (Appendix S1, Figure S1.4).

Models were compared using Akaike information criterion corrected for small samples (AICc),

considering that models with $AICc \leq 2$ in relation to the first-ranked, most parsimonious model are equally plausible (Burnham & Anderson, 2002). We then used Akaike weights (Burnham & Anderson, 2002) to compare the relative importance in determining the number of dogs using native forests among individual variables (sum of weights of models containing each variable), and among groups of variables, either propagule pressure or landscape disturbance (sum of weights of models containing any of the variables of each group). We also choose the most appropriate abundance distribution, assessed the goodness of fit of the models and examined the influence of the number and duration of sampling occasions on the results (Appendix S1; Tables S1.2, S1.3, and Figure S1.5). All analyses were performed in the R environment version 3.3.2 (R Development Core Team 2016), using the package “unmarked” (Fiske & Chandler, 2011).

Mapping the intensity of invasion across the Atlantic forest hotspot

We combined three spatial datasets – on native and planted forests and human population density - to calculate the covariates total forest cover and density of raised dogs (present in the most parsimonious N-mixture model; Table 1) across landscapes (2,750-ha each; similar in area to our focus landscapes) of the Atlantic Forest domain (Appendix S1). We then used the most parsimonious model to predict the number of dogs using forest remnants across Atlantic Forest landscapes. To generate reliable results, we restricted the prediction to Atlantic Forest landscapes with total forest cover and density of raised dogs within the range of variation of these covariates observed across our 12 focal landscapes.

RESULTS

We identified a total of 144 dogs using native forests across the 12 focal landscapes. Dogs were recorded in forests in all focal landscapes, and in 51 of the 96 sampling sites (53%). The number of detected dogs within forests ranged from 0 to 12 across sampling sites and from 5 to 27 across focal landscapes (Figure 3a-b). By comparing photographs from camera traps and census of raised dogs, we were able to identify the origin of 59 dogs (41%) of the 144 dogs detected in native forests. This relatively low proportion is due mainly to the difficulty of discerning details of individual characteristics in camera trap photos compared to photos from raised dogs taken during census, and the high number of raised dogs, many of which present similar characteristics. These 59 individuals were recorded in 272 events in native forests (the number of events represents the sum of the records of distinct individuals plus the records of the same individual in distinct days or distinct cameras). The distances of these excursions to native forests (straight-line distance from where dogs were raised and forest sites where they were detected) varied between 100 and 3043 m (mean \pm

standard deviation: 381.50 ± 309.42 ; Figure 3d).

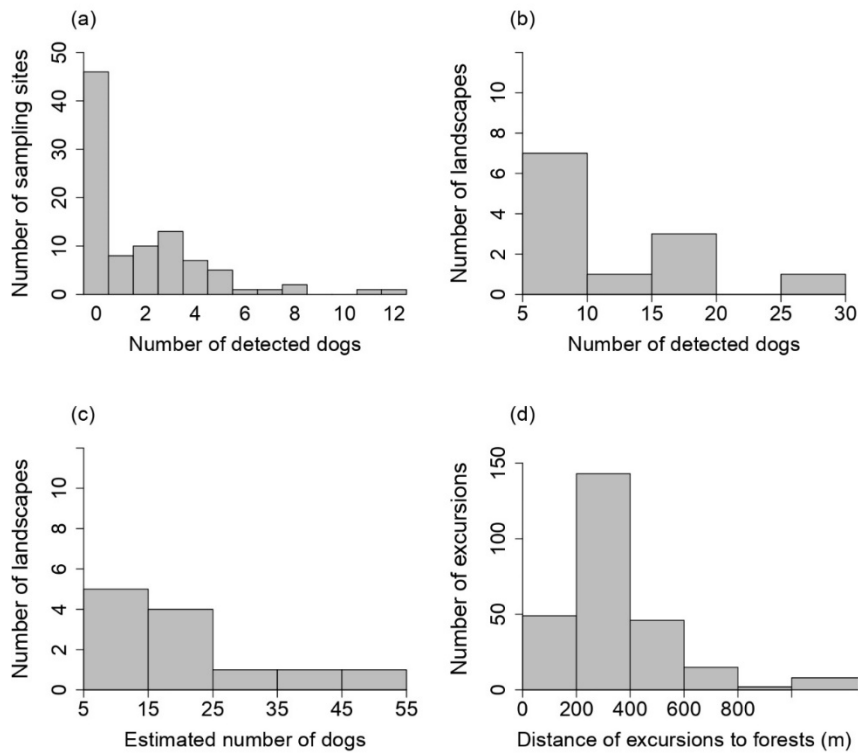


Figure 3 - Histograms of dog numbers and excursion distances across the 12 focal landscapes. Histograms of (a) the number of detected dogs per native forest site, (b) the number of detected dogs in native forest per landscape, (c) estimated number of dogs using native forests per landscape (parameter abundance λ from first-ranked model in Table 1), and (d) distances of excursions to forest (estimated by the straight line distance between where dogs were raised and sampling sites where they were detected) for 59 dogs for which origin was identified.

The only selected, most parsimonious model presented a high weight of evidence ($w_i=0.63$) and contained density of raised dogs and total forest cover (native and planted forests) as covariates of abundance (λ). It indicates that a higher number of dogs uses native forests in landscapes with higher densities of raised dogs, and lower total forest cover (Table 1; Appendix S1, Figure S1.6). Estimates (parameter λ) of dogs using native forests from this model varied from 7 to 46 individuals across landscapes (mean \pm standard deviation: 20.2 ± 13.3) (Figure 3c). The model also indicates that dog detection probability increases with sampling effort (mean \pm standard deviation 0.18 ± 0.03).

Table 1 - N-mixture models of the number of dogs using native forests as a function of propagule pressure and landscape disturbance. Models are ordered from the lowest to the highest AICc values, and only models with Akaike weights ≥ 0.01 , plus the first-ranked model with the abundance parameter constant (i.e., the first-ranked reference model), are presented. Information regarding the number of model parameters (K), Akaike information criterion corrected for small samples (AICc), AICc difference from the first-ranked model ($\Delta AICc$), Akaike weight (w_i), log likelihood (LL), intercept and covariates coefficients with standard errors is provided. λ : abundance, p: detection probability, + additive function, * interactive function, E: sampling effort, S: sampling season, Den: density of raised dogs, Ag50: proportion of raised dogs aggregated within 50 m from forests, TFC: total forest cover (native and planted), NFC: native forest cover, TE: edge length between any forest (native or planted) and open areas, NED: edge density between native forest and open areas, TED: edge density between any forest (native or planted) and open areas.

Model	K	AICc	$\Delta AICc$	w_i	LL	Intercept and coefficients for covariables of the parameter abundance λ			
						Intercept (SE)	Disturbance covariate (SE)	Propagule pressure covariate (SE)	Interaction (SE)
p(E) λ (TFC+Den)	5	347.17	0.00	0.635	-163.58	2.8129 (0.4109)	-0.3365 (0.0950)	0.5725 (0.0892)	-
p(E+S) λ (TFC+Den)	6	350.89	3.72	0.099	-161.04	3.0948 (0.5767)	-0.3458 (0.0877)	0.4752 (0.0942)	-
p(E) λ (TE+Den)	5	351.58	4.41	0.07	-165.79	2.8112 (0.3809)	-0.3886 (0.1454)	0.7191 (0.1265)	-
p(E) λ (NFC+Den)	5	352.29	5.12	0.049	-166.14	2.6623 (0.3332)	-0.2754 (0.1090)	0.5324 (0.0896)	-
p(E) λ (Den)	4	352.37	5.20	0.047	-169.33	2.5309 (0.2694)	-	0.4628 (0.0817)	-
p(E) λ (TED+Den)	5	353.73	6.57	0.024	-166.87	2.5932 (0.3078)	0.2292 (0.1022)	0.4702 (0.0840)	-
p(E) λ (NED+Den)	5	354.37	7.21	0.017	-167.19	2.5842 (0.3007)	0.1969 (0.0929)	0.4856 (0.0855)	-
p(E) λ (TE*Den)	6	354.87	7.71	0.013	-163.04	3.1805 (0.5152)	-0.4027 (0.1297)	0.9208 (0.1388)	-0.2293 (0.0946)
p(E) λ (TFC*Den)	6	355.26	8.10	0.011	-163.23	2.8502 (0.4245)	-0.3151 (0.0973)	0.6143 (0.1008)	-0.0781 (0.0919)
p(E+S) λ (.)	4	366.23	19.06	0.000	-176.26	2.4803 (0.2142)	-	-	-

All nine top-ranked models also contained density of raised dogs as a covariate of abundance (Table 1). In this group of models, the effects of landscape disturbance variables on the number of dogs using forests were as expected: a positive effect of edge density and a negative effect of forest cover and edge length. Models containing covariates considering any forest type (including both native and planted) performed better than models containing covariates considering only native forest (Table 1). However, the model containing native forest cover and density of raised dogs as covariates of abundance was the third-ranked model and was more plausible than the first-ranked model with abundance constant (i.e., the first-ranked reference model; Table 1).

Summed Akaike weights of models containing propagule pressure variables and of models containing variables of landscape disturbances were similar (Table 2), indicating that both drivers are equally important for dog invasion in native forests. Among propagule pressure variables, only models containing density of raised dogs had considerable weights (Table 2). Among landscape disturbance variables, models containing total forest cover had greater weights than the remaining variables (Table 2).

Table 2 - Summed Akaike weights of N-mixture models of the number of dogs using native forests as a function of different propagule pressure and landscape disturbance variables. The values represent a measure of the importance of covariates.

Propagule pressure	Summed ω_i
Density of raised dogs (Den)	0,999
Proportion of dogs aggregated within 50 m from native forests (Ag50)	<0,001
Proportion of dogs aggregated within 100 m from native forests (Ag100)	<0,001
Proportion of dogs aggregated within 150 m from native forests (Ag150)	<0,001
Proportion of dogs aggregated within 200 m from native forests (Ag200)	<0,001
Proportion of dogs aggregated within 250 m from native forests (Ag250)	<0,001
Total	0,999
Landscape disturbance	
Total forest cover (native and planted, TFC)	0,746
Native forest cover (NFC)	0,060
Edge length between any forest (native or planted) and open areas (TE)	0,085
Edge length between native forests and open areas (NE)	0,004
Edge density between any forest (native or planted) and open areas (TED)	0,026
Edge density between native forest and open areas (NED)	0,018
Total	0,939

By restraining the prediction to landscapes with propagule pressure and landscape disturbance values within the range of the 12 focal landscapes, we were able to predict the number of dogs per forest area (i.e. dogs using an area of forest equivalent to the area sampled by the 8 cameras in our focal landscapes) for 39% of the current Atlantic forest remnants (i.e., for 10,169 of the 47,043 landscapes that contained forest remnants; Figure 4). We estimate that at least 5-105 dogs use native forest remnants across Atlantic forest landscapes (mean \pm standard deviation: 17.18 \pm 10.61).

Fourteen percent of Atlantic forest remnants are within the 25% of landscapes predicted to have the smallest number of dogs per forest area (less than 12 dogs), while 8% are within the 25% of landscapes predicted to have the highest number (more than 18 dogs) (Figure 4).

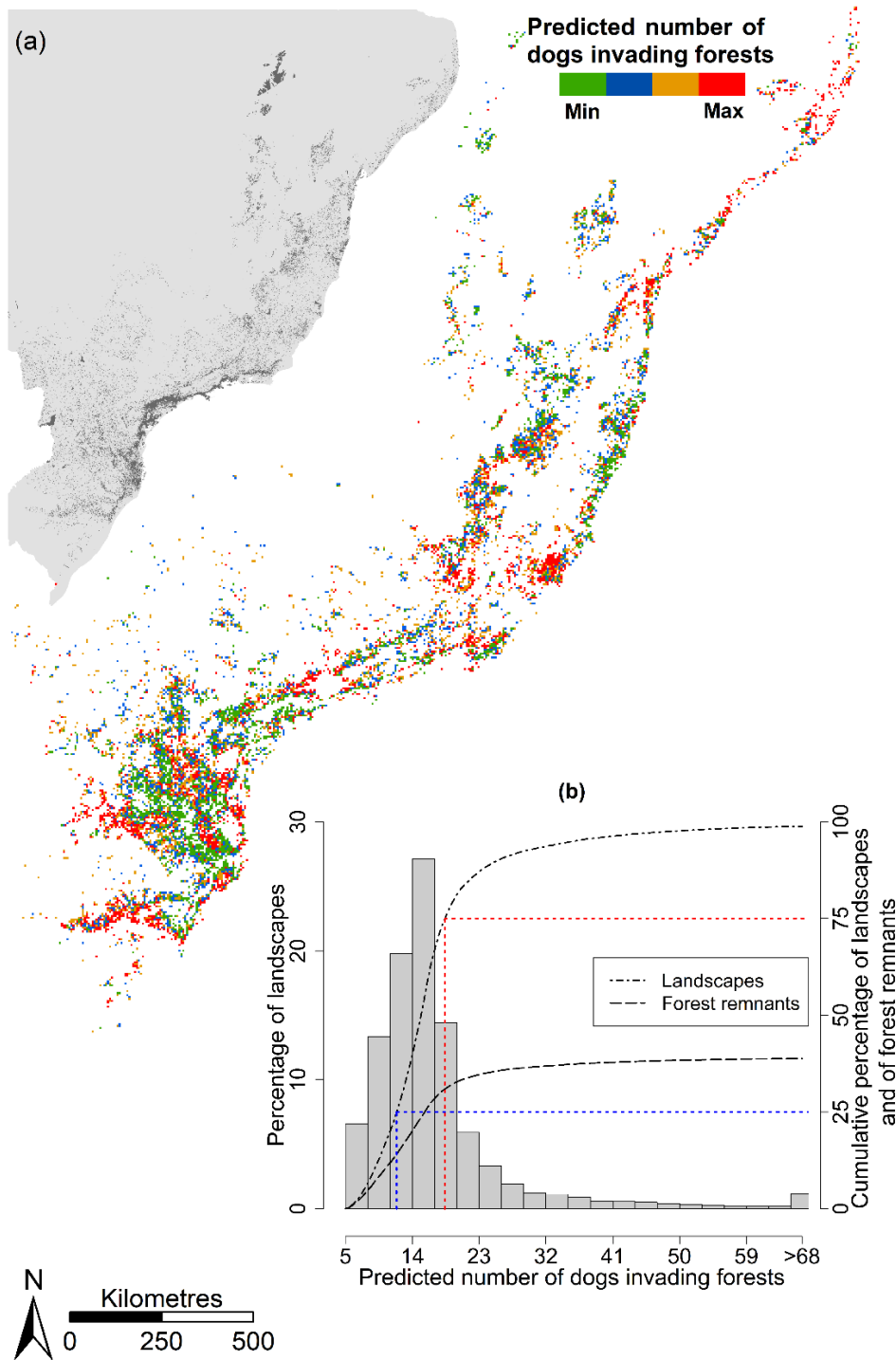


Figure 4 - Map of the intensity of dog invasion across the Atlantic Forest hotspot. (a) Distribution of current Atlantic Forest remnants (top left) and predicted number of dogs invading forest remnants across Atlantic Forest landscapes. (b) Percentage of landscapes (left axis, grey bars) and cumulative percentage (right axis, lines) of landscapes or forest remnants, across classes of predicted number of dogs invading forest remnants. The first (blue line) and the third (red line) quartiles of landscapes predicted to have the lowest and the highest number of dogs invading forest remnants are highlighted.

DISCUSSION

We combined a landscape-scale design, metrics of disturbance measured at broad spatial scales, and a direct quantification of propagule pressure to explore the relative importance and synergies between landscape disturbance and propagule pressure as drivers of invasions by dogs - a widely distributed invasive species that severely impacts native fauna (Doherty et al., 2017). Our results are in accordance with both theory and previous empirical studies that indicate that greater invasion intensity is associated with higher propagule pressure and disturbance (Jauni et al., 2015; Simberloff, 2009). Most importantly, our results indicate that landscape disturbance and propagule pressure are equally important drivers of dog invasions, and suggest that the effects of these drivers are additive rather than synergistic. Moreover, we found that the density of raised dogs was more important than their spatial distribution, and that forest cover was more important than the length or the density of forest edges, in determining dog invasion. Finally, we linked these results to spatial data on human population density and forest cover to generate a map of invasion intensity across the Atlantic Forest. Our results suggest that dog invasion is a pervasive threat in vast areas of this biodiversity hotspot.

Previous studies reporting evidence of positive interactions between propagule pressure and disturbance focused on local disturbances and on plants (Britton-Simmons & Abbott, 2008; Eschtruth & Battles, 2009; Warren et al., 2012) or sessile organisms (Clark & Johnston, 2009). In these cases, interactions should be expected because local disturbances can amplify propagule pressure effects by increasing the probability of propagule establishment and/or survival. In our system, landscape disturbances are unlikely to amplify propagule pressure effects, because while less forest cover at broad scales may facilitate access to native forests, it should not strongly influence dog survival, as dogs are subsidized by humans through food (Morters et al., 2014) and, at a lesser extent, veterinary care, effectively decoupling fitness effects from landscape disturbances. In contrast, for invasive species that are not subsidized by humans, it is indeed possible that broad scale disturbances may affect not only the access to native habitats, but also the survival or establishment of propagules, by altering the quality of the remaining habitat through edge effects (Laurance et al., 2007). Future studies should evaluate possible synergies between landscape disturbance and propagule pressure on the invasion of animal species not subsidized by humans.

Because we contrasted the relative influence of multiple, distinct measures of propagule pressure and disturbance, our results allow us to propose hypotheses concerning the processes underlying the effects of these drivers. Regarding propagule pressure, density of raised dogs was far more important than the spatial distribution of dogs in driving dog invasion. This is in agreement with both the fact

that dogs are able to perform long-distance movements (Ruiz-Izaguirre et al., 2015; Sepúlveda et al., 2015; our study) and the idea that larger populations of an invasive species are more likely to contain individuals possessing traits that facilitates invasion (Blackburn et al., 2015). Indeed, previous studies suggest that sex (males; Dürr et al. 2017; Sparkes et al., 2014), age (young adults; Van Bommel & Johnson, 2014), as well as breed and health conditions (Meek, 1999), are related to larger movements and home ranges of free-ranging dogs. Thus, irrespective of the distribution of the households where dogs are raised, the larger the density of dogs, the higher the number of dogs with attributes related to larger movements, and thus the higher the probability of native forests invasion.

Regarding the metrics used to quantify landscape disturbance, forest cover was a relevant driver of dog invasion, irrespective of the variation in factors, such as trails and roads, that may also facilitate the access to forest and were not controlled for. Particularly, forest cover was more important in explaining dog invasion than the length or the density of forest edges. As the reduction of forest cover within the range observed across our 12 focal landscapes implies a decrease in edge length and an increase in edge density (Liu et al., 2016; Neel et al., 2004), our results suggest that both mechanisms of increased accessibility of forests to dog are relevant to determine dog invasion. On the one hand, forest cover reduction decreases the area of forested barriers and should increase the accessibility of forest to a higher number of dogs raised across the landscapes, as dogs are known to perform long-distance excursions in open areas (Sepúlveda et al., 2015). On the other hand, forest cover reduction decreases the distances of forest to the edges, making forests more accessible to dogs, as they are more common at edges compared to forest interiors (Srbek-Araujo & Chiarello, 2008). However, testing these mechanisms directly depend on studies focusing on movement ecology, and estimating the distance travelled and path sinuosity of dogs across different landscapes. For invasive species that are not subsidized by humans, though, mechanisms underlying the negative effects of forest cover on invasions may encompass also demographic besides dispersal/ movement processes. In those cases, it is possible that the expansion of open areas caused by forest conversion increases habitat quality and resource availability, leading to larger and more connected populations of the invasive species across open areas (Umetsu & Pardini, 2007). This in turn could either increase rates of spillover from open areas into native forests (Tscharrntke et al., 2012), or facilitate source-sink dynamics between open areas and forests (Pulliam, 1988; Thomson, 2007), increasing invasion intensity.

Our study also suggests the potential importance of non-native forests as barriers to dog movements. Metrics that considered both planted (eucalyptus) and native forests performed better than metrics considering native forests alone. Thus, it may be possible to control dog invasions by

either the restoration of native forests or by planning the distribution of planted forests to increase the distance of native forest to open areas. However, studies comparing dog movements or dog invasion in landscapes with similar forest cover but different spatial distribution or different proportions of planted forests in relation to native forests are necessary to test this hypothesis. It is noteworthy though that the model considering native forest cover instead of total forest cover performed better than models with the parameter abundance constant, highlighting the positive relationship of native habitat loss and dog invasion.

To our knowledge, this is the first study to describe the invasion of dogs through estimates of abundance, and to predict the intensity of invasion over a large extent of a phytogeographical domain. These advancements were possible because of our landscape-scale design, identification of individual dogs, use of N-mixture models, and a complete census of dog populations. These characteristics of our empirical dataset allowed us to predict invasion using human population and forest cover data over large areas of the Atlantic forest. The numbers we obtained are impressive, both across the focal landscapes and across the Atlantic Forest in general. In the studied landscapes, we observed up to 27, and estimated up to 46, individual dogs invading forests in a single landscape. These numbers certainly make dogs the most abundant carnivore in native forests of the study region. Previous studies have also found that dogs are common in protected areas (Lessa et al., 2016), and are the most common carnivore species in other Atlantic Forest regions (Paschoal et al., 2016; Srbek-Araujo & Chiarello, 2008). Our prediction exercise indeed suggests that invasion by dogs is high across most Atlantic Forest landscapes, where dogs certainly represent one more widespread threat to wildlife beyond the well-known impacts of habitat loss (Beca et al., 2017) and hunting (Cullen et al., 2001).

Given that dogs negatively impact wildlife, these numbers are also alarming. Multiple lines of evidence from around the world link dogs to predation on wildlife across the spectrum of body sizes (e.g., rodents to deer; Young et al., 2011). The sub-lethal effects of predator-prey interactions may be even more damaging than direct mortality (Preisser et al., 2005), contributing to landscapes of fear (Laundré et al., 2010), and causing changes in physiology and behaviour, with potential implications for fitness (e.g., Sheriff et al., 2009; Silva-Rodríguez & Sieving, 2012). Such sub-lethal effects are likely to be more important when predators are subsidized by humans and have high population densities (Gompper & Vanak, 2008), or are highly vocal like dogs. Indeed, many owners reported that dogs chase native animals and/or have been injured by wildlife in our study region (Biffi, 2017). Other negative impacts of dogs on native animals include competition (Butler & du Toit, 2002; Vanak & Gompper, 2010) and disease transmission (Cleaveland et al., 2000; Curi et al., 2016). Given their

movements between domestic/agropastoral areas and native forests, dogs may occupy a relatively unique role in disease transmission both to wildlife and to humans (Macpherson, 2005), particularly given the low rates of reported preventative (vaccination) and therapeutic (parasite treatment) care of dogs by owners across our study region (Biffi, 2017).

Lastly, it is important to highlight that our study has limitations. As a trade-off of the landscape-scale design, which is rare, yet key for addressing landscape-level processes (Fardila et al., 2017), the sample size was relatively low (12 landscapes). This is because we invested in sampling multiple sites within each landscape for capturing heterogeneity within landscapes. This may have limited the power to detect synergies between drivers of dog invasion. However, as argued above, the absence of synergies between propagule pressure and landscape disturbance is indeed expected in the case of invasion by subsidized predators. In addition, although our analyses are robust for estimating the effects of covariates and therefore to evaluate the relative importance of drivers of dog invasion and to predict invasion intensity across the Atlantic Forest, the absolute estimates of the number of dogs in forests should be used with caution. This comes from the susceptibility of these estimates to the violation of the assumptions of N-mixture models. However, because the observed (not only the estimated) numbers of dogs are high, this limitation does not affect our conclusion that dogs represent a strong and widespread threat to native fauna.

Implications for conservation

Given the importance of forest cover on dog invasion, we suggest that conservation mechanisms stimulating the maintenance and restoration of native forests are more relevant for controlling dog invasion than currently recognized. Besides favouring native species through increased connectivity and population size, forests can also reduce the negative effects of biological invasions. In contrast, traditional alternatives (neutering and lethal control) that target the decrease of propagule pressure may be fruitless, as human-mediated immigration is a key factor controlling dog populations (Morters et al., 2014; Villatoro et al., 2016). Consequently, changes in the beliefs and attitudes toward dog management may be more effective to reduce the effects of propagule pressure. Population control strategies should then consider social components and be integrated with conservation and restoration of native forests and with an appropriate planning of the spatial distribution of planted forests to reduce dog invasion. Combined with already available maps of priority areas for biodiversity conservation, our spatial prediction of dog invasion can help targeting areas for these integrated and complementary management actions aiming at preventing the impact of dogs.

Our findings also raise the hypothesis that the direct effects of habitat loss and overexploitation on native fauna, especially large-bodied mammals, may have been overestimated. Besides being considered the most important threat to biodiversity (Foley et al., 2005), landscape disturbances, such as habitat loss and fragmentation, can also be an important driver of invasions, as demonstrated here, and part of the negative effects attributed to them may be indirectly mediated by dog invasion. The same may also be true for hunting pressure, an important threat to mammals (Gonzalez-Suarez & Revilla, 2014) that is associated with human population density and, therefore, to dog density. Most studies that investigate biodiversity decline are limited to the examination of individual threats (Murphy & Romanuk, 2014), but these threats are often correlated and interact with each other (Brook, Sodhi, & Bradshaw, 2008). Our results suggest caution in the assumption that our current understanding of the mechanisms related to fauna decline is complete, as dog invasion is associated with multiple recognized threats to wildlife.

REFERENCES

- Barker, R. J., Schofield, M. R., Link, W. A., & Sauer, J. R. (2018). On the reliability of N-mixture models for count data. *Biometrics*, *74*, 369–377. <https://doi.org/10.1111/biom.12734>
- Beca, G., Vancine, M. H., Carvalho, C. S., Pedrosa, F., Alves, R. S. C., Buscariol, D., ... Galetti, M. (2017). High mammal species turnover in forest patches immersed in biofuel plantations. *Biological Conservation*, *210*, 352–359. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.02.033>
- Bellard, C., Cassey, P., & Blackburn, T. M. (2016). Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters*, *12*, 20150623. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0623>
- Bellard, C., Genovesi, P., & Jeschke, J. M. (2016). Global patterns in threats to vertebrates by biological invasions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, *283*, 20152454. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2454>
- Biffi, V.L. (2017). *Individual traits, management and environmental context: which factors determine the chance of dogs visiting forest remnants?* (Master's thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil).
- Blackburn, T. M., Lockwood, J. L., & Cassey, P. (2015). The influence of numbers on invasion success. *Molecular Ecology*, *24*, 1942–1953. <https://doi.org/10.1111/mec.13075>
- Blackburn, T. M., Prowse, T. A. A., Lockwood, J. L., & Cassey, P. (2013). Propagule pressure as a driver of establishment success in deliberately introduced exotic species: Fact or artefact? *Biological Invasions*, *15*, 1459–1469. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0451-x>
- Bossenbroek, J. M., Kraft, C. E., & Nekola, J. C. (2001). Prediction of Long-Distance Dispersal Using Gravity Models. *Ecological Applications*, *11*, 1778–1788.
- Britton-Simmons, K. H., & Abbott, K. C. (2008). Short- and long-term effects of disturbance and propagule pressure on a biological invasion. *Journal of Ecology*, *96*, 68–77. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.0>
- Brook, B. W., Sodhi, N. S., & Bradshaw, C. J. A. (2008). Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution*, *23*, 453–460. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.03.011>

- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. New York, NY: Springer-Verlag.
- Butler, J. R. A., & du Toit, J. T. (2002). Diet of free-ranging domestic dogs (*Canis familiaris*) in rural Zimbabwe: implications for wild scavengers on the periphery of wildlife reserves. *Animal Conservation*, *5*, 29–37. <https://doi.org/10.1017/S136794300200104X>
- Byers, J. E. (2002). Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos*, *97*, 449–458. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970316.x>
- Catford, J. A., Jansson, R., & Nilsson, C. (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions*, *15*, 22–40. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x>
- Clark, G. F., & Johnston, E. L. (2009). Propagule pressure and disturbance interact to overcome biotic resistance of marine invertebrate communities. *Oikos*, *118*, 1679–1686. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17564.x>
- Cleaveland, S., Appel, M. G. J., Chalmers, W. S. K., Chillingworth, C., Kaare, M., & Dye, C. (2000). Serological and demographic evidence for domestic dogs as a source of canine distemper virus infection for Serengeti wildlife. *Veterinary Microbiology*, *72*, 217–227. [https://doi.org/10.1016/S0378-1135\(99\)00207-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1135(99)00207-2)
- Cornelius, C., Awade, M., Cândia-Gallardo, C., Sieving, K. E., & Metzger, J. P. (2017). Habitat fragmentation drives inter-population variation in dispersal behavior in a Neotropical rainforest bird. *Perspectives in Ecology and Conservation*, *15*, 3–9. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.02.002>
- Crooks, J. A., Chang, A. L., & Ruiz, G. M. (2010). Aquatic pollution increases the relative success of invasive species. *Biological Invasions*, *13*, 165–176. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9799-3>
- Cullen, L. J., Bodmer, R. E., & Valladares-Padua, C. (2001). Ecological consequences of hunting in Atlantic forest patches, Sao Paulo, Brazil. *Oryx*, *35*, 137–144. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3008.2001.00163.x>
- Curi, N. H. de A., Massara, R. L., de Oliveira Paschoal, A. M., Soriano-Araújo, A., Lobato, Z. I. P., Demétrio, G. R., ... Passamani, M. (2016). Prevalence and risk factors for viral exposure in rural dogs around protected areas of the Atlantic forest. *BMC Veterinary Research*, *12*, 1–10. <https://doi.org/10.1186/s12917-016-0646-3>
- D'Antonio, C.M., Dudley, T.L., Mack, M. (1999). Disturbance and biological invasions: direct effects and feedbacks. In Walker, L.R. (Ed.) *Ecosystems of disturbed ground* (pp. 429–468). Elsevier. New York, NY.
- Davis, M. a, Grime, J. P., Thompson, K., Davis, A., & Philip, J. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general of invasibility theory. *Journal of Ecology*, *88*, 528–534. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x>
- Didham, R. K., Tylianakis, J. M., Gemmill, N. J., Rand, T. A., & Ewers, R. M. (2007). Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology and Evolution*, *22*, 489–496. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.07.001>
- Doherty, T. S., Dickman, C. R., Glen, A. S., Newsome, T. M., Nimmo, D. G., Ritchie, E. G., ... Wirsing, A. J. (2017). The global impacts of domestic dogs on threatened vertebrates. *Biological Conservation*, *210*, 56–59. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.04.007>
- Dürr, S., Dhand, N. K., Bombara, C., Molloy, S., & Ward, M. P. (2017). What influences the home

- range size of free-roaming domestic dogs? *Epidemiology and Infection*, *145*, 1339–1350. <https://doi.org/10.1017/S095026881700022X>
- Eschtruth, A. K., & Battles, J. J. (2009). Assessing the relative importance of disturbance, herbivory, diversity, and propagule pressure in exotic plant invasion. *Ecological Monographs*, *79*, 265–280. <https://doi.org/10.1890/08-0221.1>
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *34*, 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Fardila, D., Kelly, L. T., Moore, J. L., & McCarthy, M. A. (2017). A systematic review reveals changes in where and how we have studied habitat loss and fragmentation over 20 years. *Biological Conservation*, *212*, 130–138. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.04.031>
- Fiske, I. J., & Chandler, R. B. (2011). unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of Statistical Software*, *43*, 1–23. <https://doi.org/10.1002/wics.10>
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., ... Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, *309*, 570–574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>
- Gantchoff, M. G., & Belant, J. L. (2015). Anthropogenic and environmental effects on invasive mammal distribution in northern Patagonia, Argentina. *Mammalian Biology*, *80*, 54–58. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2014.10.001>
- García-Díaz, P., Ross, J. V., Ayres, C., & Cassey, P. (2015). Understanding the biological invasion risk posed by the global wildlife trade: Propagule pressure drives the introduction and establishment of Nearctic turtles. *Global Change Biology*, *21*, 1078–1091. <https://doi.org/10.1111/gcb.12790>
- Gompper, M. E. (2014). The dog-human-wildlife interface: assessing the scope of the problem. In: Gompper, M. E. (Ed.) *Free-ranging dogs and wildlife conservation* (pp. 9–54). Oxford Univ. Press. Oxford. <http://dx.doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199663217.001.0001>
- Gompper, M. E., & Vanak, A. T. (2008). Subsidized predators, landscapes of fear and disarticulated carnivore communities. *Animal Conservation*, *11*, 13–14. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2008.00160.x>
- Gonzalez-Suarez, M., & Revilla, E. (2014). Generalized Drivers in the Mammalian Endangerment Process. *PLoS ONE*, *9*, e90292. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090292>
- Heger, T., Saul, W. C., & Trepl, L. (2013). What biological invasions “are” is a matter of perspective. *Journal for Nature Conservation*, *21*, 93–96. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.11.002>
- Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: Managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, *46*, 10–18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x>
- Humair, F., Edwards, P. J., Siegrist, M., & Kueffer, C. (2014). Understanding misunderstandings in invasion science: why experts don't agree on common concepts and risk assessments. *NeoBiota*, *20*, 1–30. <https://doi.org/10.3897/neobiota.20.6043>
- Jauni, M., Gripenberg, S., & Ramula, S. (2015). Non-native plant species benefit from disturbance: A meta-analysis. *Oikos*, *124*, 122–129. <https://doi.org/10.1111/oik.01416>
- Joseph, L. N., Elkin, C., Martin, T. G., & Possingham, H. P. (2009). Modeling abundance using N-mixture models: The importance of considering ecological mechanisms. *Ecological Applications*, *19*, 631–642. <https://doi.org/10.1890/07-2107.1>

- Kolar, C. S., & Lodge, D. M. (2001). Progress in invasion biology: Predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution*, *16*, 199–204. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02101-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02101-2)
- Laundré, J. W., Hernandez, L., & Ripple, W. J. (2010). The Landscape of Fear: Ecological Implications of Being Afraid. *The Open Ecology Journal*, *3*, 1–7. <https://doi.org/10.2174/1874213001003030001>
- Laurance, W. F., Nascimento, H. E. M., Laurance, S. G., Andrade, A., Ewers, R. M., Harms, K. E., ... Ribeiro, J. E. (2007). Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *PLoS ONE*, *2*, e1017. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001017>
- Lessa, I., Corrêa, T. C. S., Bergallo, H. G., Cunha, A., & Vieira, E. M. (2016). Domestic dogs in protected areas: a threat to Brazilian mammals? *Natureza & Conservação*, *14*, 46–56. <https://doi.org/10.1016/j.ncon.2016.05.001>
- Liu, C., He, D., Chen, Y., & Olden, J. D. (2017). Species invasions threaten the antiquity of China's freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions*, *23*, 556–566. <https://doi.org/10.1111/ddi.12541>
- Liu, Z., He, C., & Wu, J. (2016). The relationship between habitat loss and fragmentation during urbanization: An empirical evaluation from 16 world cities. *PLoS ONE*, *11*, e0154613. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154613>
- Lockwood, J. L., Cassey, P., & Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, *20*, 223–228. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.004>
- Lowry, E., Rollinson, E. J., Laybourn, A. J., Scott, T. E., Aiello-Lammens, M. E., Gray, S. M., ... Gurevitch, J. (2013). Biological invasions: A field synopsis, systematic review, and database of the literature. *Ecology and Evolution*, *3*, 182–196. <https://doi.org/10.1002/ece3.431>
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, *10*, 689–710. <https://doi.org/10.2307/2641039>
- Macpherson, C. N. L. (2005). Human behaviour and the epidemiology of parasitic zoonoses. *International Journal for Parasitology*, *35*, 1319–1331. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2005.06.004>
- Manor, R., & Saltz, D. (2004). The impact of free-roaming dogs on gazelle kid/female ratio in a fragmented area. *Biological Conservation*, *119*, 231–236. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.11.005>
- Maron, J. L., Waller, L. P., Hahn, M. A., Diaconu, A., Pal, R. W., Müller-Schärer, H., ... Callaway, R. M. (2013). Effects of soil fungi, disturbance and propagule pressure on exotic plant recruitment and establishment at home and abroad. *Journal of Ecology*, *101*, 924–932. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12108>
- McGarigal, K., & Cushman, S. A. (2002). Comparative Evaluation of Experimental Approaches To the Study of Habitat Fragmentation Effects. *Ecological Applications*, *12*, 335–345. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[0335:CEOEAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[0335:CEOEAT]2.0.CO;2)
- Meek, P. D. (1999). The movement, roaming behaviour and home range of free-roaming domestic dogs, *Canis lupus familiaris*, in coastal New South Wales. *Wildlife Research*, *26*, 847. <https://doi.org/10.1071/WR97101>
- Morters, M. K., Mckinley, T. J., Restif, O., Conlan, A. J. K., Cleaveland, S., Hampson, K., ... Wood, J. L. N. (2014). The demography of free-roaming dog populations and applications to disease and population control. *Journal of Applied Ecology*, *51*, 1096–1106. <https://doi.org/10.1111/1365->

- Murphy, G. E. P., & Romanuk, T. N. (2014). A meta-analysis of declines in local species richness from human disturbances. *Ecology and Evolution*, *4*, 91–103. <https://doi.org/10.1002/ece3.909>
- Neel, M. C., McGarigal, K., & Cushman, S. A. (2004). Behavior of class-level landscape metrics across gradients of class aggregation and area. *Landscape Ecology*, *19*, 435–455. <https://doi.org/10.1023>
- Paschoal, A. M. O., Massara, R. L., Bailey, L. L., Kendall, W. L., Jr, P. F. D., Hirsch, A., ... Paglia, A. P. (2016). Use of Atlantic Forest protected areas by free-ranging dogs: estimating abundance and persistence of use. *Ecosphere*, *7*, e01480. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1480>
- Pereyra, P. J. (2016). Revisiting the use of the invasive species concept: An empirical approach. *Austral Ecology*, *41*, 519–528. <https://doi.org/10.1111/aec.12340>
- Preisser, E. L., Bolnick, D. I., & Benard, M. F. (2005). Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator–prey interactions. *Ecology*, *86*, 501–509. <https://doi.org/10.1890>
- Pulliam, H. R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist*, *132*, 652–661. <https://doi.org/10.1086/284880>
- Rosenblad, K. C., & Sax, D. F. (2017). A new framework for investigating biotic homogenization and exploring future trajectories: oceanic island plant and bird assemblages as a case study. *Ecography*, *40*, 1040–1049. <https://doi.org/10.1111/ecog.02652>
- Royle, J. A. (2004). N-Mixture Models for Estimating Population Size from Spatially Replicated Counts. *Biometrics*, *60*, 108–115. <https://doi.org/10.1111/j.0006-341X.2004.00142.x>
- Ruiz-Izaguirre, E., van Woersem, A., Eilers, K. H. A. M., van Wieren, S. E., Bosch, G., van der Zijpp, A. J., & de Boer, I. J. M. (2015). Roaming characteristics and feeding practices of village dogs scavenging sea-turtle nests. *Animal Conservation*, *18*, 146–156. <https://doi.org/10.1111/acv.12143>
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, M., Molofsky, J., With, K. A., ... Weller, S. G. (2001). The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *32*, 305–332.
- Seebens, H., Essl, F., Dawson, W., Fuentes, N., Moser, D., Pergl, J., ... Blasius, B. (2015). Global trade will accelerate plant invasions in emerging economies under climate change. *Global Change Biology*, *21*, 4128–4140. <https://doi.org/10.1111/gcb.13021>
- Sepúlveda, M., Pelican, K., Cross, P., Eguren, A., & Singer, R. (2015). Fine-scale movements of rural free-ranging dogs in conservation areas in the temperate rainforest of the coastal range of southern Chile. *Mammalian Biology*, *80*, 290–297. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2015.03.001>
- Shea, K., & Chesson, P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, *17*, 170–176. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(02\)02495-3](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(02)02495-3)
- Sheriff, M. J., Krebs, C. J., & Boonstra, R. (2009). The sensitive hare: Sublethal effects of predator stress on reproduction in snowshoe hares. *Journal of Animal Ecology*, *78*, 1249–1258. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01552.x>
- Silva-Rodríguez, E. A., & Sieving, K. E. (2012). Domestic dogs shape the landscape-scale distribution of a threatened forest ungulate. *Biological Conservation*, *150*, 103–110. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.03.008>
- Simberloff, D. (2009). The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *40*, 81–102.

<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304>

- Sparkes, J., Körtner, G., Ballard, G., Fleming, P. J. S., & Brown, W. Y. (2014). Effects of sex and reproductive state on interactions between free-roaming domestic dogs. *PLoS ONE*, *9*, e116053. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116053>
- Srbek-Araujo, A. C., & Chiarello, A. G. (2008). Domestic dogs in Atlantic forest preserves of south-eastern Brazil: a camera-trapping study on patterns of entrance and site occupancy rates. *Brazilian Journal of Biology*, *68*, 771–779. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842008000400011>
- Thomson, D. M. (2007). Do source-sink dynamics promote the spread of an invasive grass into a novel habitat? *Ecology*, *88*, 3126–3134. <https://doi.org/10.1890/06-1463.1>
- Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P., ... Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews*, *87*, 661–685. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x>
- Umetsu, F., & Pardini, R. (2007). Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats - Evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. *Landscape Ecology*, *22*, 517–530. <https://doi.org/10.1007/s10980-006-9041-y>
- Van Bommel, L., & Johnson, C. N. (2014). Where do livestock guardian dogs go? Movement patterns of free-ranging Maremma sheepdogs. *PLoS ONE*, *9*, e111444. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111444>
- Vanak, A. T., & Gompper, M. E. (2010). Interference competition at the landscape level: The effect of free-ranging dogs on a native mesocarnivore. *Journal of Applied Ecology*, *47*, 1225–1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01870.x>
- Vilà, M., & Ibáñez, I. (2011). Plant invasions in the landscape. *Landscape Ecology*, *26*, 461–472. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9585-3>
- Villard, M. A., & Metzger, J. P. (2014). Beyond the fragmentation debate: A conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology*, *51*, 309–318. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12190>
- Villatoro, F. J., Sepúlveda, M. A., Stowhas, P., & Silva-Rodríguez, E. A. (2016). Urban dogs in rural areas: Human-mediated movement defines dog populations in southern Chile. *Preventive Veterinary Medicine*, *135*, 59–66. <https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2016.11.004>
- Warren, R. J., Bahn, V., & Bradford, M. A. (2012). The interaction between propagule pressure, habitat suitability and density-dependent reproduction in species invasion. *Oikos*, *121*, 874–881. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20174.x>
- With, K. A. (2002). The landscape ecology of invasive spread. *Conservation Biology*, *16*, 1192–1203. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01064.x>
- Young, J. K., Olson, K. A., Reading, R. P., Amgalanbaatar, S., Young, J. K., Olson, K. A., ... Berger, J. (2011). Is wildlife going to the dogs? Impacts of feral and free-roaming dogs on wildlife populations. *BioScience*, *61*, 125–132. <https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.2.7>

APPENDIX S1 - Details of the sampling design, data collection, data analysis, and results

Sampling design

We selected landscapes that varied principally in their forest cover while controlling for potentially confounding factors, using the approach of Pasher et al. (2013). To avoid confounding factors, we constrained the selection of each of the 12 circular landscapes between 800 and 1200 m above sea level with either ferric red latosol or argisol soil, and with cattle pasture and, to a lesser extent, eucalyptus plantations as the dominant anthropogenic land-use. We further avoided major interstate highways, water reservoirs and large urban areas from selected landscapes. The 12 focus landscapes varied not only in forest cover but also in the number and density of raised dogs (Figure S1.1).

To select the eight sampling sites in each landscape, we used a stratified random sampling based on the proportion of native forest in the landscape contained in the largest fragment. The percentage of sampling sites randomly located in the largest fragment was then established by the percentage of native forest cover contained within this fragment. The remaining sampling sites were randomly distributed among fragments greater than 2.5 ha. We constrained the location of all eight sampling sites within 1260 ha around the centre of each landscape (to avoid sampling sites to be located at the edge of focal landscapes; Figure 1), always maintaining a 300 m minimum distance between them. The location of the eight sampling sites was initially randomly drawn from points within the edge between forest fragments and open areas, and then sampling sites were established within forest fragments as far as possible from the edges in the smaller fragments or up to ~300 m from the edges in the larger fragments (Figure 1). The distances from the sampling sites to the nearest edge varied between 14 and 313 m.

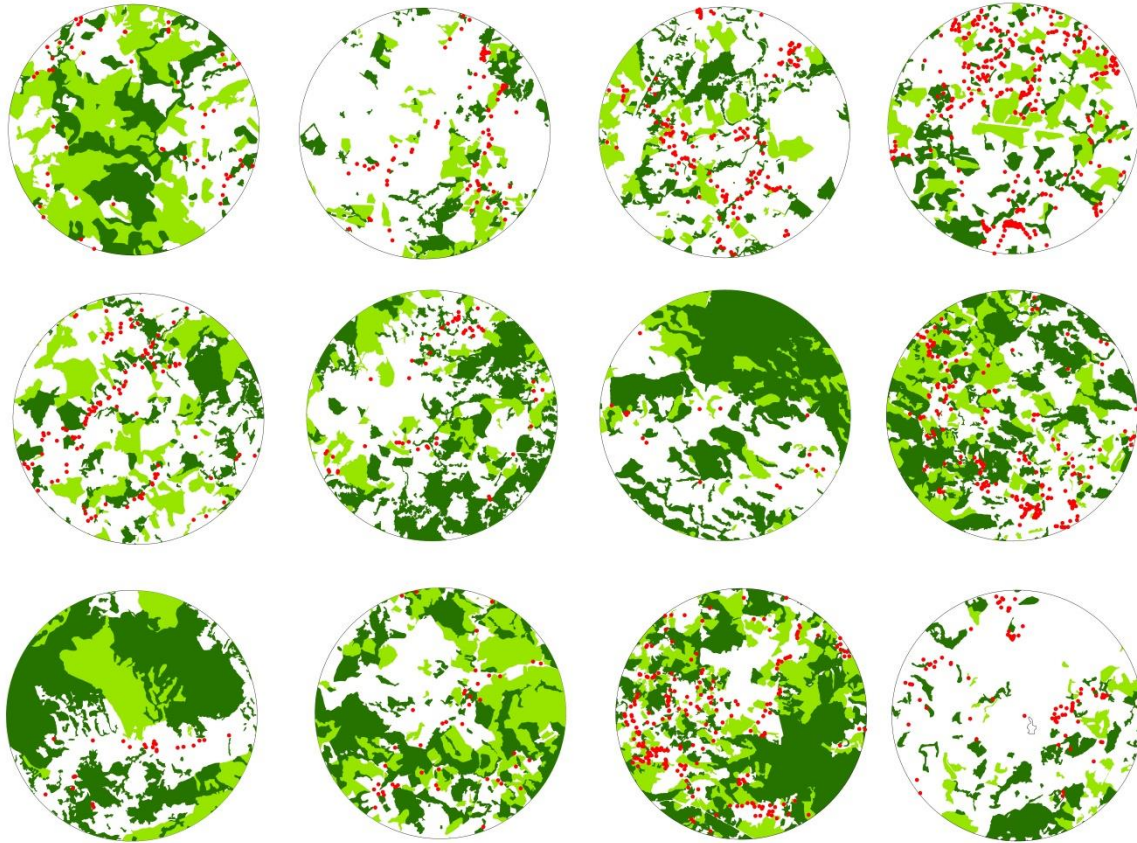


Figure S1.1 - Land use and distribution of households where dogs were raised (red points) in the 12 focal landscapes. Dark green: native forest remnants; Light green: eucalyptus plantations; White: modified open areas (i.e. pasture and agriculture).

Data collection - Camera traps setup and identification of dogs

In front of each camera trap we placed small amounts of baits (sardine, bacon, banana and salt), both on the ground and in perforated PVC pipes suspended ~1 to 2 meters from the ground, to avoid bait consumption and increase their attraction period. We replaced the baits weekly. A previous pilot study conducted in two of the focal landscapes indicated that baits increase dog detectability with no influence on occupancy or abundance, as observed in Gerber et al. (2012). The comparison of photographs from camera traps and from censuses of raised dogs (see main text) allowed the identification of origin of dogs using forests (Figure S1.2).



Figure S1.2 - Two examples of dogs recorded in native forests remnants (left) and posteriorly recognized in photographs from the dog census in all households of the focal landscapes (right).

Data collection – Propagule pressure and landscape disturbance variables

All 12 variables measured to represent propagule pressure and landscape disturbance varied considerably across the 12 focus landscapes (Figure S1.3), and were not collinear (Figure S1.4).

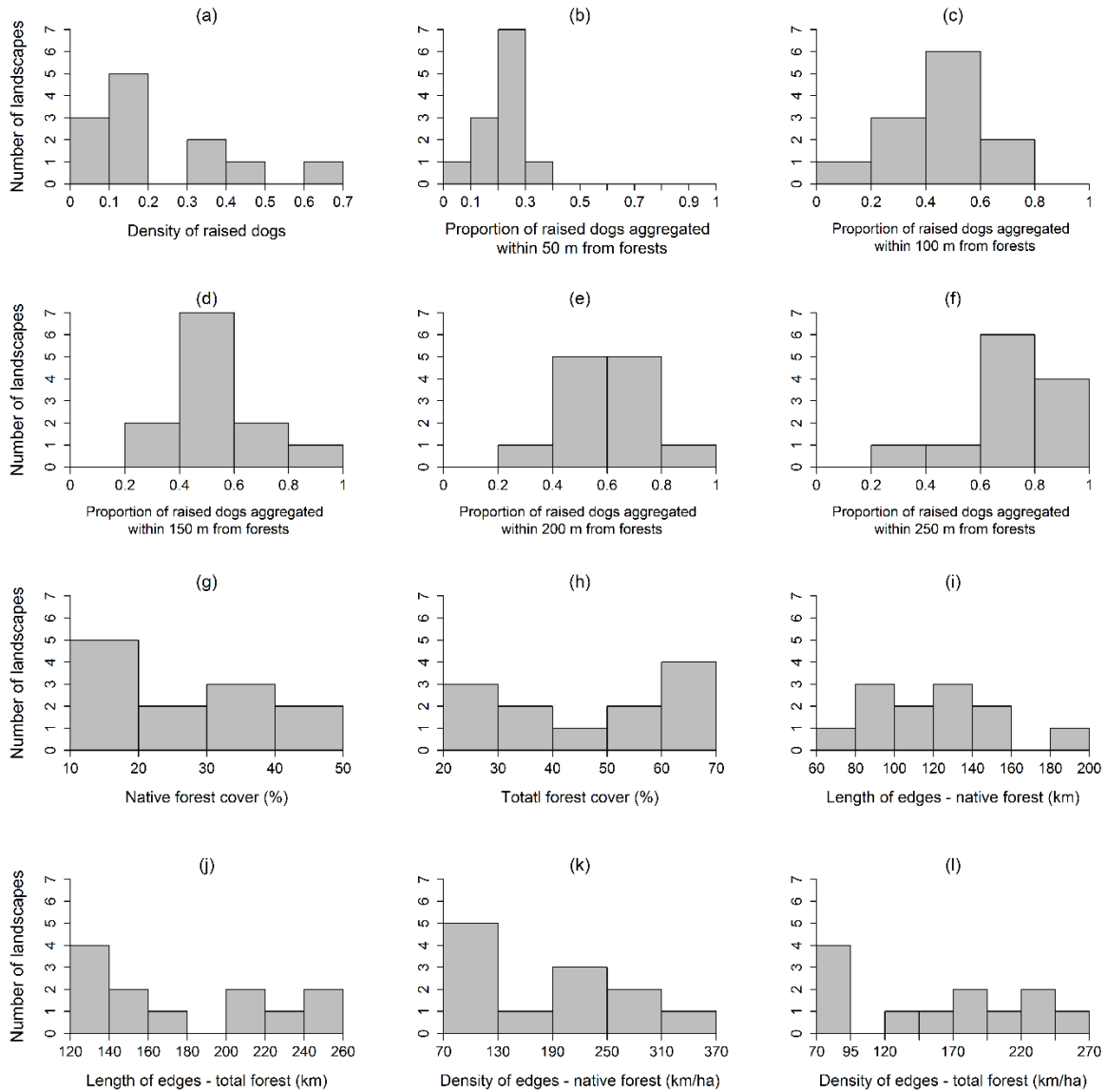


Figure S1.3 - Histograms of propagule pressure variables (a-f) and of landscape disturbance variables (g-l) across the 12 focal landscapes. (a) Density of raised dogs (individuals/ha); Proportion of raised dogs aggregated within (b) 50 m from forests, (c) 100 m from forests, (d) 150 m from forests, (e) 200 m from forests, (f) 250 m from forests; (g) Native forest cover; (h) Total forest cover (native and planted); Edge length between (i) native forests and open areas, and (j) any forest (native or planted) and open areas; Edge density between (k) native forest and open areas, and (l) any forest (native or planted) and open areas.

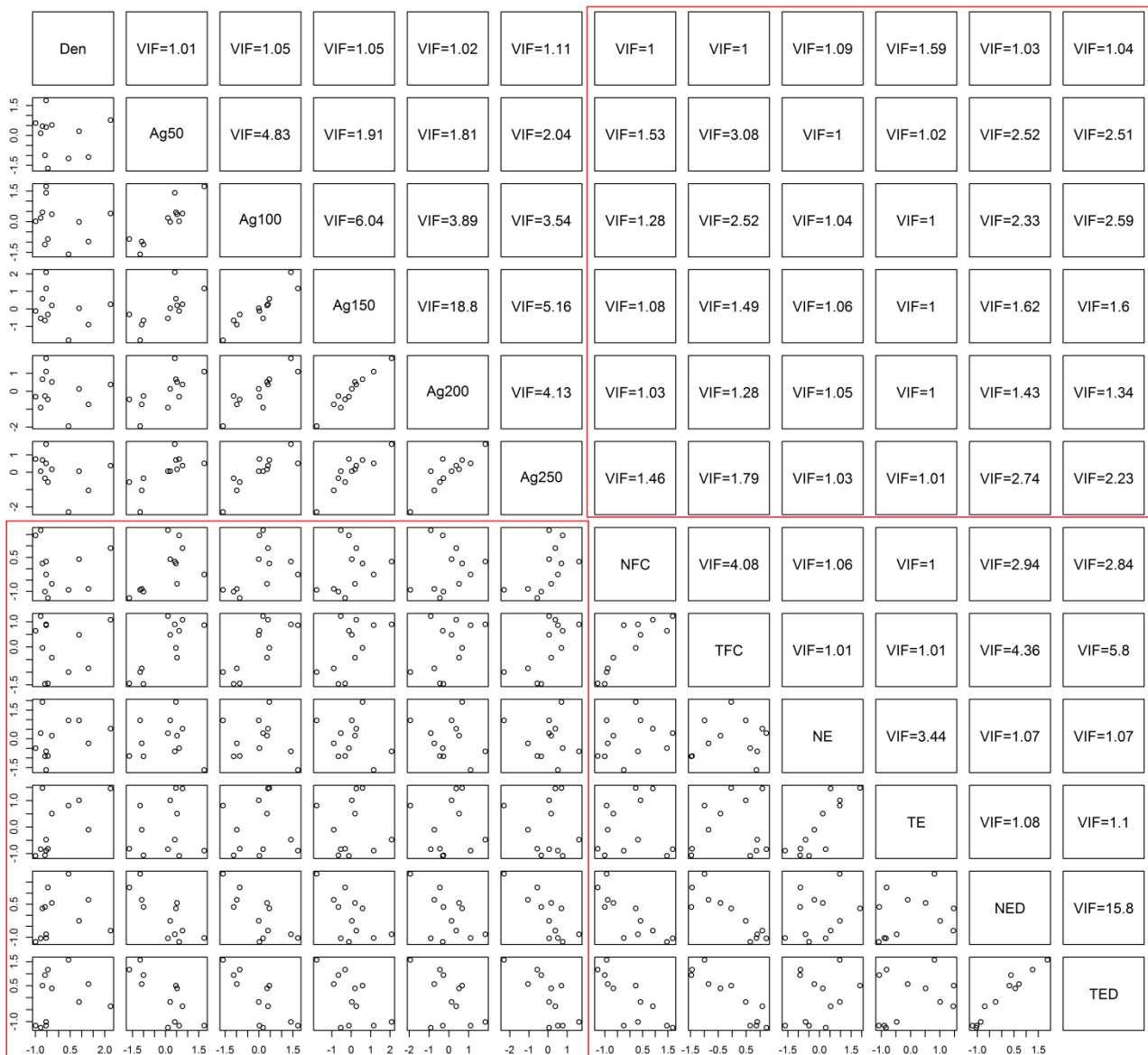


Figure S1.4 - Correlation graphs and collinearity (VIF) between variables of propagule pressure and landscape disturbance across the 12 focal landscapes. VIFs (upper right quadrant) and correlations (lower left quadrant) between variables included together in the models are highlighted. Den: density of raised dogs, Ag50: proportion of raised dogs aggregated within 50 m from forests, Ag100: proportion of raised dogs aggregated within 100 m from forests, Ag150: proportion of raised dogs aggregated within 150 m from forests, Ag200: proportion of raised dogs aggregated within 200 m from forests, Ag250: proportion of raised dogs aggregated within 250 m from forests, NFC: native forest cover, TFC: total forest cover (native and planted), NE: edge length between native forests and open areas, TE: edge length between any forest (native or planted) and open areas, NED: edge density between native forest and open areas, TED: edge density between any forest (native or planted) and open areas.

Data analysis – N-mixture models

The logic of the construction of the set of candidate N-mixture models to estimate the number of dogs in forest remnants across the 12 focal landscapes is shown in Table S1.1.

Table S1.1 - Structure of the set of candidate N-mixture models. Detection probability p was modelled as a function of different combinations of three covariates: sampling effort, sampling season and sampling blocks. We considered at most two covariables of detection probability in the same model, sampling effort with either sampling season or sampling blocks. Abundance λ was modelled as a function of 12 covariates (six of propagule pressure and six of landscape disturbance). We considered at most two covariables of abundance in the same model, one propagule pressure covariate and one covariate of landscape disturbance. We then combined all possibilities of modelling detection probability with all possibilities of modelling abundance, resulting in 510 candidate models.

	Covariates
Possibilities of modelling detection probability	$p(.)$
	$p(\text{effort})$
	$p(\text{season})$
	$p(\text{blocks})$
	$p(\text{effort}+\text{season})$
	$p(\text{effort}+\text{blocks})$
Possibilities of modelling abundance	$\lambda(.)$
	$\lambda(\text{propagule pressure})$
	$\lambda(\text{landscape disturbance})$
	$\lambda(\text{propagule pressure}+\text{landscape disturbance})$
	$\lambda(\text{propagule pressure}*\text{landscape disturbance})$

N-mixture models can accommodate three kinds of abundance distributions: Poisson, Negative Binomial and Zero Inflated Poisson. To choose the most appropriate distribution, we fit models as described in the main text, using each of the three distributions. For each of them, we used the model with the highest log likelihood to assess the goodness of fit with a parametric bootstrap (10,000 samples) and chi square statistics. Given that there was no evidence of lack of fit (in all cases p -bootstrap=0.20), we compared them through AICc (Kéry et al., 2005), and proceeded to use the Poisson distribution in all subsequent analyses (Table S1.2).

Table S1.2 - Comparison of the N-mixture models of the number of dogs using native forests as a function of propagule pressure and landscape disturbance using Poisson (Poi), Negative Binomial (NB) and Zero Inflated Poisson (ZIP) distributions. For each distribution, the model with the highest log likelihood is shown. K: number of parameters; AICc: Akaike information criterion corrected for small samples; Δ AICc: AICc difference from the first-ranked model; ω_i : Akaike weights; E: sampling effort; TFC: total forest cover (native and planted); Den: density of raised dogs.

Models	K	AICc	ΔAICc	ω_i	Coefficients	
					TFC (SE)	Den (SE)
Poi : $p(E) \lambda(\text{TFC}+\text{Den})$	5	347.17	0	0.94	-0.3370 (0.0950)	0.5730 (0.0892)
NB: $p(E) \lambda(\text{Den})$	5	352.83	5.66	0.05	-	0.5390 (0.1490)
ZIP : $p(E) \lambda(\text{TFC}+\text{Den})$	6	355.98	8.81	0.01	-0.3370 (0.0892)	0.5730 (0.0892)

Similarly, to evaluate if differences in sampling occasion duration and quantity influenced results, we fitted and compared N-mixture models as described in the main text, considering six different durations of sampling occasions (3, 4, 5, 6, 7 and 8 days) and the best abundance distribution (Poisson). The results of AICc model selection were qualitatively similar (Table S1.3). The first-ranked model was the same and the effects of covariates (positive or negative effects) were maintained for all definitions of sampling occasions. Comparing the abundance estimates from the first-ranked models, the model using 6-days sampling occasions presented the most conservative numbers (Figure S1.5).

Table S1.3 - Results of the selection of N-mixture models of the number of dogs using native forests as a function of propagule pressure and landscape disturbance, varying the duration of sampling occasions (3 to 8 days). Models are ordered from the lower to the higher AICc values and only models with Akaike weights ≥ 0.01 are presented. For each model, information regarding the number of parameters (K), Akaike information criterion corrected for small samples (AICc), AICc difference from the first-ranked model (Δ AICc), Akaike weight (ω_i), log likelihood (LL), and intercept and covariates coefficients with standard errors is provided. E: sampling effort, S: sampling season, B: sampling blocks, Den: density of raised dogs, TFC: total forest cover (native and planted), NFC: native forest cover, TE: edge length between any forest (native or planted) and open areas, NED: edge density between native forest and open areas, TED: edge density between any forest (native or planted) and open areas.

Sampling occasion duration	Models	K	AICc	Δ AICc	ω_i	LL	Intercept (SE)	Coefficients		
								Landscape disturbance covariate (SE)	Propagule pressure covariate (SE)	Interaction (SE)
3 days	p(E) λ (TFC+Den)	5	633.35	0.00	0.389	-306.67	3.1315 (0.3802)	-0.3071 (0.0859)	0.5510 (0.0801)	-
	p(E+S) λ (TFC+Den)	6	633.94	0.59	0.290	-302.57	3.5430 (0.5281)	-0.3167 (0.0775)	0.4385 (0.0830)	-
	p(E) λ (TE+Den)	5	635.28	1.93	0.148	-307.64	3.1830 (0.3863)	-0.4054 (0.1288)	0.7195 (0.1122)	-
	p(E+B) λ (TFC+Den)	7	638.26	4.91	0.033	-298.13	3.5308 (0.2035)	-0.5728 (0.1230)	0.3886 (0.0885)	-
	p(E) λ (Den)	4	638.86	5.52	0.025	-312.58	2.8530 (0.2821)	-	0.4547 (0.0740)	-
	p(E) λ (NFC+Den)	5	639.43	6.08	0.019	-309.72	2.9772 (0.3258)	-0.2344 (0.0979)	0.5110 (0.0802)	-
	p(E) λ (TE*Den)	6	639.51	6.16	0.018	-305.35	3.3774 (0.2361)	-0.3968 (0.1152)	0.8597 (0.1150)	-0.1804 (0.0830)
	p(E+S) λ (NFC+Den)	6	639.66	6.31	0.017	-305.43	3.3886 (0.4965)	-0.2709 (0.0856)	0.3971 (0.0835)	-
	p(E+S) λ (Den)	5	640.22	6.87	0.013	-310.11	3.0180 (0.3512)	-	0.3762 (0.0806)	-
p(E+S) λ (TE+Den)	6	640.44	7.09	0.011	-305.82	3.3396 (0.4648)	-0.3807 (0.1297)	0.6429 (0.1193)	-	
4 days	p(E) λ (TFC+Den)	5	497.22	0.00	0.397	-238.61	3.0958 (0.4217)	-0.2865 (0.0866)	0.5401 (0.0796)	-
	p(E+S) λ (TFC+Den)	6	498.73	1.51	0.186	-234.96	3.4700 (0.6476)	-0.3002 (0.0787)	0.4383 (0.0824)	-
	p(E) λ (TE+Den)	5	498.87	1.65	0.173	-239.44	3.1242 (0.4134)	-0.3763 (0.1295)	0.6999 (0.1121)	-
	p(E) λ (Den)	4	500.94	3.73	0.062	-243.61	2.8007 (0.3011)	-	0.4544 (0.0750)	-
	p(E) λ (NFC+Den)	5	501.83	4.62	0.039	-240.92	2.9390 (0.3556)	-0.2295 (0.0984)	0.5059 (0.0802)	-
	p(E+S) λ (Den)	5	502.56	5.35	0.027	-241.28	2.8838 (0.3632)	-	0.3786 (0.0828)	-

	p(E+S) λ (NFC+Den)	6	502.72	5.51	0.025	-236.96	3.2740 (0.5441)	-0.2695 (0.0882)	0.3993 (0.0843)	-
	p(E) λ (TED+Den)	5	503.55	6.34	0.017	-241.78	2.8761 (0.3347)	0.1827 (0.0940)	0.4571 (0.0762)	-
	p(E) λ (NED+Den)	5	504.08	6.87	0.013	-242.04	2.8660 (0.3285)	0.1568 (0.0863)	0.4694 (0.0772)	-
	p(E) λ (TE*Den)	6	504.32	7.10	0.011	-237.76	3.3520 (0.3921)	-0.3773 (0.1177)	0.8272 (0.1194)	-0.1596 (0.085)
	p(E+S) λ (TE+Den)	6	504.46	7.25	0.011	-237.83	3.2027 (0.4821)	-0.3501 (0.1320)	0.6257 (0.1210)	-
	p(E+B) λ (TFC+Den)	7	504.63	7.42	0.010	-231.32	3.5323 (0.2221)	-0.5374 (0.1245)	0.3954 (0.0857)	-
	p(E) λ (NE+Den)	5	504.66	7.44	0.010	-242.33	2.8998 (0.3304)	-0.1658 (0.1031)	0.5041 (0.0800)	-
5 days	p(E) λ (TFC+Den)	5	417.43	0.00	0.481	-198.72	3.3400 (0.5482)	-0.2695 (0.0835)	0.5078 (0.0768)	-
	p(E) λ (TE+Den)	5	419.56	2.13	0.166	-199.78	3.3335 (0.5194)	-0.3405 (0.1255)	0.6527 (0.1091)	-
	p(E) λ (Den)	4	420.48	3.05	0.105	-203.38	2.9472 (0.3502)	-	0.4305 (0.0738)	-
	p(E+S) λ (TFC+Den)	6	421.00	3.56	0.081	-196.10	3.7059 (0.4006)	-0.2785 (0.0771)	0.4146 (0.0820)	-
	p(E) λ (NFC+Den)	5	422.13	4.70	0.046	-201.07	3.1196 (0.4312)	-0.2067 (0.0951)	0.4741 (0.0778)	-
	p(E) λ (TED+Den)	5	422.99	5.56	0.030	-201.49	3.0516 (0.4042)	0.1799 (0.0911)	0.4310 (0.0747)	-
	p(E+S) λ (Den)	5	423.84	6.41	0.019	-201.92	3.0966 (0.4240)	-	0.3657 (0.0815)-	-
	p(E) λ (NED+Den)	5	423.86	6.43	0.019	-201.93	3.0212 (0.3871)	0.1467 (0.0842)	0.4420 (0.0757)	-
	p(E) λ (NE+Den)	5	424.77	7.34	0.012	-202.38	3.0524 (0.3887)	-0.1432 (0.1008)	0.4741 (0.0788)	-
	p(E+S) λ (NFC+Den)	6	425.25	7.82	0.010	-198.22	3.5496 (0.6749)	-0.2406 (0.0846)	0.3774 (0.0826)	-
6 days	p(E) λ (TFC+Den)	5	347.17	0.00	0.635	-163.58	2.8129 (0.4109)	-0.3365 (0.095)	0.5725 (0.0892)	-
	p(E+S) λ (TFC+Den)	6	350.89	3.72	0.099	-161.04	3.0948 (0.5767)	-0.3458 (0.0877)	0.4752 (0.0942)	-
	p(E) λ (TE+Den)	5	351.58	4.41	0.070	-165.79	2.8112 (0.3809)	-0.3886 (0.1454)	0.7191 (0.1265)	-
	p(E) λ (NFC+Den)	5	352.29	5.12	0.049	-166.14	2.6623 (0.3332)	-0.2754 (0.1090)	0.5324 (0.0896)	-
	p(E) λ (Den)	4	352.37	5.20	0.047	-169.33	2.5309 (0.2694)	-	0.4628 (0.0817)	-
	p(E) λ (TED+Den)	5	353.73	6.57	0.024	-166.87	2.5932 (0.3078)	0.2292 (0.1022)	0.4702 (0.084)	-
	p(E) λ (NED+Den)	5	354.37	7.21	0.017	-167.19	2.5842 (0.3007)	0.1969 (0.0929)	0.4856 (0.0855)	-

	p(E) λ (TE*Den)	6	354.87	7.71	0.013	-163.04	3.1805 (0.5152)	-0.4027 (0.1297)	0.9208 (0.1388)	-0.2293 (0.0946)
	p(E) λ (TFC*Den)	6	355.26	8.10	0.011	-163.23	2.8502 (0.4245)	-0.3151 (0.0973)	0.6143 (0.1008)	-0.0781 (0.0919)
7 days	p(E) λ (TFC+Den)	5	339.35	0.00	0.353	-159.67	3.5082 (0.2650)	-0.2892 (0.0820)	0.5799 (0.0769)	-
	p(E+S) λ (TFC+Den)	6	339.54	0.20	0.320	-155.37	3.7136 (0.2191)	-0.2929 (0.0781)	0.4633 (0.0831)	-
	p(E) λ (TE+Den)	5	341.32	1.97	0.131	-160.66	3.4940 (0.2623)	-0.3909 (0.1259)	0.7473 (0.1107)	-
	p(E+S) λ (NFC+Den)	6	343.35	4.00	0.048	-157.28	3.7574 (0.2340)	-0.2625 (0.0818)	0.4231 (0.0809)	-
	p(E) λ (NFC+Den)	5	344.62	5.27	0.025	-162.31	3.4459 (0.5182)	-0.2363 (0.0915)	0.5463 (0.0757)	-
	p(E) λ (Den)	4	344.74	5.39	0.024	-165.51	3.1393 (0.3741)	-	0.4850 (0.0705)	-
	p(E+S) λ (Den)	5	345.00	5.65	0.021	-162.5	3.4500 (0.5113)	-	0.3980 (0.0758)	-
	p(E) λ (TE*Den)	6	345.29	5.94	0.018	-158.25	3.4229 (0.1885)	-0.3750 (0.1194)	0.8898 (0.1225)	-0.187 (0.0867)
	p(E+S) λ (TE+Den)	6	345.98	6.63	0.013	-158.59	3.6364 (0.2507)	-0.3550 (0.1294)	0.6574 (0.1204)	-
p(E) λ (TED+Den)	5	346.28	6.93	0.011	-163.14	3.3081 (0.4648)	0.1933 (0.0867)	0.4912 (0.0713)	-	
8 days	p(E) λ (TFC+Den)	5	267.25	0.00	0.447	-123.63	3.5209 (0.4100)	-0.2593 (0.0837)	0.5614 (0.0783)	-
	p(E) λ (Den)	4	269.35	2.10	0.156	-127.82	2.9750 (0.4197)	-	0.4766 (0.0747)	-
	p(E) λ (TE+Den)	5	270.04	2.79	0.111	-125.02	3.3759 (0.6944)	-0.3138 (0.1321)	0.6880 (0.1166)	-
	p(E+S) λ (TFC+Den)	6	271.08	3.83	0.066	-121.14	3.7034 (0.2849)	-0.2641 (0.0801)	0.4703 (0.0855)	-
	p(E) λ (NFC+Den)	5	271.32	4.06	0.059	-125.66	3.3056 (0.6480)	-0.2047 (0.0953)	0.5282 (0.0787)	-
	p(E) λ (TED+Den)	5	271.97	4.72	0.042	-125.99	3.1704 (0.5486)	0.1789 (0.0908)	0.4812 (0.0748)	-
	p(E+S) λ (Den)	5	272.45	5.20	0.033	-126.23	3.1581 (0.5237)	-	0.4088 (0.0820)	-
	p(E) λ (NED+Den)	5	272.56	5.31	0.031	-126.28	3.1184 (0.5084)	0.1516 (0.0838)	0.4934 (0.0764)	-
	p(E+S) λ (NFC+Den)	6	274.26	7.01	0.013	-122.73	3.7287 (0.3487)	-0.2338 (0.0845)	0.4339 (0.0832)	-
p(E) λ (NE+Den)	5	274.33	7.08	0.013	-127.16	3.0842 (0.4857)	-0.1204 (0.1044)	0.5137 (0.0806)	-	

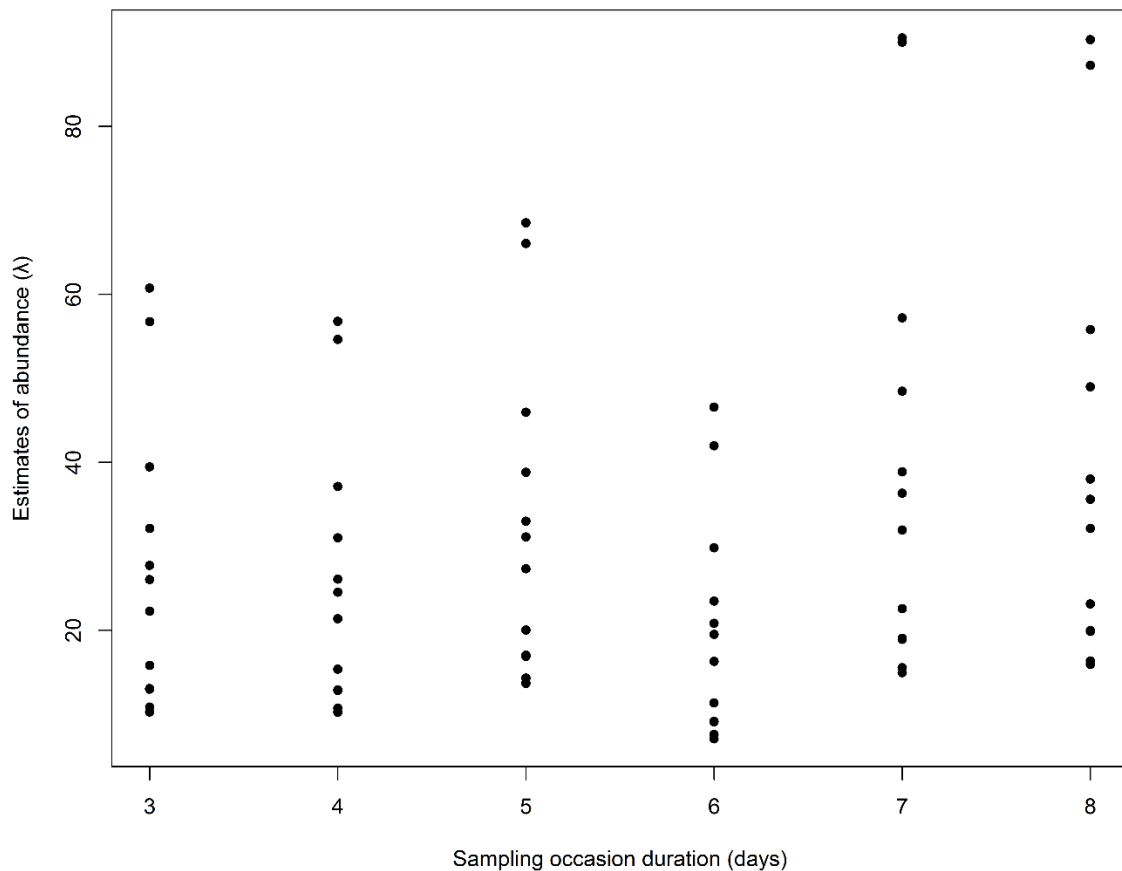


Figure S1.5 - Number of dogs using native forests in each of the 12 focal landscapes, as estimated from the parameter abundance (λ) from the first-ranked N-mixture models considering different sampling occasion durations.

Data analysis – Predicting the intensity of invasion across the Atlantic forest domain

We combined three spatial datasets to calculate the covariates total forest cover and density of raised dogs in open areas, which were present in the first-ranked N-mixture model (Table 1), and be able to predict the intensity of invasion by dogs across Atlantic forest landscapes:

- (1) human population data from the 2010 Brazilian official census (ftp://geoftp.ibge.gov.br/recortes_para_fins_estatisticos/grade_estatistica/censo_2010/) at a resolution of 200 x 200 m for urban areas, and 1000 x 1000 m for rural areas;
- (2) a map of Atlantic forest remnants (data from 2014 and 2015) from satellite imagery (OLI/LANDSAT 8) at a 1:50,000 scale, provided by Fundação SOS Mata Atlântica (<http://mapas.sosma.org.br/>);
- (3) a map of plantation forests in Brazil (data from 2013-2014) from satellite imagery (primarily

Landsat) at variable scales, provided by Transparent World and Global Forest Watch (<http://data.globalforestwatch.org/>).

We re-projected all maps to the South America Equal Area Conic projection. We then rasterized each layer (50 x 50 m pixels), with integer values of human population (dividing human population per cell by number of pixels per cell) and values of 0 or 1 for non-forest and native forests/ planted forests, respectively. We then divided the Atlantic forest phytogeographical domain into 2,750 ha landscapes (5.25 x 5.25 km; similar in area to our focal landscapes), and selected the 47,043 landscapes that contain forest remnants. We calculated the density of raised dogs in open areas in each of these landscapes by estimating the dog population from the human population, considering the relationship determined in our empirical dataset ($r=0.98$, $p<0.001$, $b=0.68$ dog per person), and dividing the estimated dog population by the amount of open area in the landscape.

Results – Effects of covariates on the number of dogs using native forest across landscapes

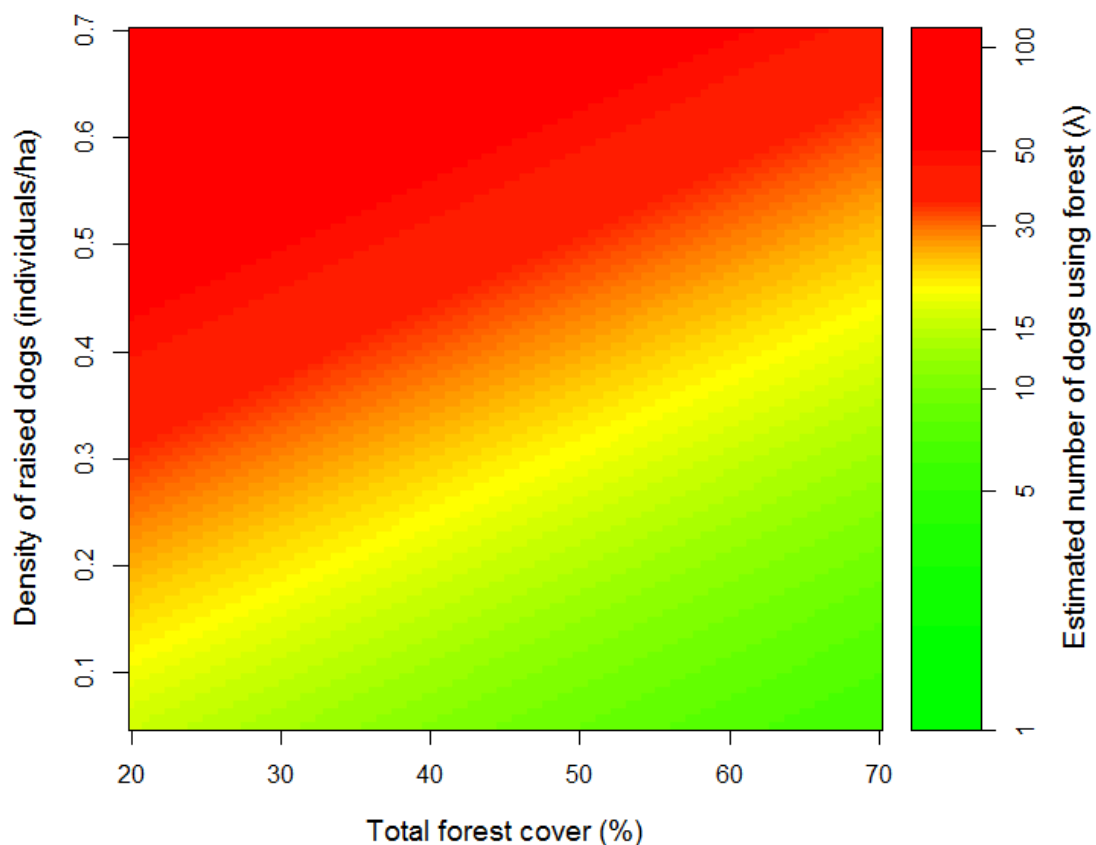


Figure S1.6 - Relationship between the estimated number of dogs using native forests (parameter abundance λ) and the covariates density of raised dogs and total forest cover from the first-ranked N-mixture model (Table 1).

References

- Gerber, B. D., Karpanty, S. M., & Kelly, M. J. (2012). Evaluating the potential biases in carnivore capture-recapture studies associated with the use of lure and varying density estimation techniques using photographic-sampling data of the Malagasy civet. *Population Ecology*, *54*, 43–54. <https://doi.org/10.1007/s10144-011-0276-3>
- Kéry, M., Royle, J. A., & Schmid, H. (2005). Modeling avian abundance from replicated counts using binomial mixture models. *Ecological Applications*, *15*(4), 1450–1461. <https://doi.org/10.1890/04-1120>
- Pasher, J., Mitchell, S. W., King, D. J., Fahrig, L., Smith, A. C., & Lindsay, K. E. (2013). Optimizing landscape selection for estimating relative effects of landscape variables on ecological responses. *Landscape Ecology*, *28*, 371–383. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9852-6>

CAPÍTULO 3

Impactos sub-letais de predadores invasores – efeito da presença de cachorros na atividade temporal de mamíferos nativos em remanescentes de Mata Atlântica

RESUMO

Predadores invasores impactam espécies nativas de várias maneiras. Para além dos bem conhecidos efeitos letais da predação, interações predador-presa podem levar a efeitos sub-letais, alterando a fisiologia e/ou o comportamento de presas nativas. Em todo o mundo, cachorros criados soltos em zonas rurais são considerados uma das espécies invasoras que mais causam ameaças a vertebrados nativos. Seu comportamento altamente vocal sugere que efeitos sub-letais são mecanismos importantes por trás dos impactos sobre espécies nativas. Partindo de uma extensa base de dados coletados com armadilhas fotográficas em 96 pontos de amostragem em remanescentes de Mata Atlântica distribuídos em 300.000 ha do corredor Cantareira-Mantiqueira, investigamos os efeitos de cachorros sobre a atividade de três espécies de mamíferos carnívoros nativos, duas diurnas (irara, *Eira barbara*, e quati, *Nasua nasua*) e uma noturna (cachorro-do-mato, *Cerdocyon thous*). Partimos da hipótese de que as mudanças nos padrões de atividade serão mais fortes nas espécies diurnas (pois o cachorro apresenta atividade diurna) e onde a abundância do cachorro é maior. A partir de modelos de abundância *N-mixture* que consideram a detecção imperfeita, estimamos a abundância do cachorro em cada um dos 96 sítios e - utilizando a técnica de *k-means clustering* - agregamos os pontos de amostragem onde cada uma das três espécies nativas ocorre em três classes de abundância do cachorro – baixa, média e alta. Ajustamos os registros de horário das fotografias a distribuições contínuas circulares flexíveis para estimar - para cada espécie estudada - curvas de atividade nas três classes de abundância de cachorros. Para cada espécie nativa, comparamos as curvas de atividade entre as classes de abundância de cachorro e, para cada classe, a sua curva com a curva de atividade do cachorro. As três espécies nativas – mas principalmente o quati - foram registradas menos vezes e em um menor número de pontos na classe de alta abundância de cachorro. Além disto, embora suas curvas de atividade não tenham diferido estatisticamente - e os coeficientes de sobreposição condicionados à *isopleth* de 95% tenham sido altos - entre as classes de abundância dos cachorros, os coeficientes de sobreposição condicionados à *isopleth* de 50%, indicam mudanças nos núcleos de atividade de todas as espécies com o aumento na abundância de cachorros. A sobreposição das curvas de atividade de cada espécie nativa com aquela do cachorro indica que as mudanças nos padrões de atividade da irara e do cachorro do mato nas classes mais altas de abundância do cachorro se dão no sentido de diminuir a sobreposição com a atividade do cachorro. Os nossos resultados indicam, então, que cachorros induzem respostas comportamentais em espécies nativas de natureza tanto espaciais – evitar áreas usadas por muitos cachorros, como temporais – evitar os horários quanto cachorros estão mais ativos. Estas respostas – que correspondem a efeitos sub-letais da invasão de cachorros – parecem ser perversiva ao não se restringem a espécies que compartilham o hábito diurno com os cachorros.

INTRODUÇÃO

Dentre as várias ameaças que a humanidade impõe à biodiversidade, o efeito das atividades humanas sobre os processos de invasão biológica é uma das mais importantes (Bellard et al., 2016). Ao facilitar o estabelecimento, sobrevivência e dispersão de espécies invasoras, contribuímos para a geração de inúmeros impactos ecológicos, econômicos e sociais, que hoje atingem escalas globais (Pyšek & Richardson, 2010). Muitas são as maneiras pelas quais espécies invasoras podem afetar negativamente espécies nativas, como predação, competição, hibridização e transmissão de doenças (Mooney & Cleland, 2001). Dentre essas, estudos empíricos indicam que a predação é a mais importante (Mollot et al., 2016). Além do conhecido efeito letal (morte da presa pelo predador), interações predador-presa ainda podem gerar uma série de efeitos sub-letais (Clinchy et al., 2013). Esses efeitos, desencadeados na presa pela percepção da presença de um predador, podem afetar as taxas de natalidade e sobrevivência de populações, seja por alterações comportamentais ou fisiológicas (Clinchy et al., 2013). Assim, é evidente que efeitos sub-letais de predadores devem atuar juntamente aos efeitos letais na estruturação das comunidades sob efeito de espécies invasoras.

Um efeito sub-letal potencialmente importante da interação predador-presa é a mudança nos padrões de atividade da presa (Fraser et al., 2004). Além da predação, a competição também pode levar a mudanças nos padrões de atividade (Harrington et al., 2009), de forma que espécies invasoras têm o potencial de alterar os padrões de atividade em presas e/ou competidores. Se por um lado mudanças nos padrões de atividade podem facilitar a persistência das espécies nativas, por evitar a competição e/ou a predação, por outro podem acarretar menor tempo investido em atividades essenciais, como forrageamento (Kiesecker & Blaustein, 1997) e descanso (Gingold et al., 2009), ou condicionar a realização dessas atividades a condições (e.g. condições de iluminação) não ideais (Peichl, 2005). Assim, podem reduzir a aptidão dos indivíduos de espécies nativas e, no longo prazo, levar a reduções do tamanho populacional.

Apesar da base teórica que indica a importância desses efeitos, e de novas tecnologias (e.g. armadilhas fotográficas, colares GPS) que facilitam a coleta de dados necessária, o número de trabalhos que investigam como e se espécies invasoras impactam espécies nativas através da alteração de seus padrões temporais de atividade ainda é bastante reduzido (mas veja Farris et al. 2015; Gingold et al., 2009; Zapata-Ríos & Branch 2016). Neste trabalho, através de amostragem com armadilhas fotográficas em 96 pontos localizados em remanescentes florestais de Mata Atlântica, pretendemos avançar o conhecimento dos mecanismos pelos quais espécies invasoras impactam espécies nativas, especificamente investigando como cachorros afetam o padrão de atividade de espécies nativas.

Para isso, inicialmente, utilizamos os registros de cachorros e modelos *N-mixture* (Royle, 2004) que consideram a detecção imperfeita para estimar a abundância de cachorros em cada ponto de amostragem e os agregamos em três classes: baixa, média e alta abundância. A partir da construção e comparação das curvas de atividade do cachorro e de três espécies de mamíferos carnívoros nativos, duas diurnas (irara, *Eira barbara*, e quati, *Nasua nasua*) e uma noturna (cachorro-do-mato, *Cerdocyon thous*) entre estas classes, investigamos a hipótese de que as mudanças nos padrões de atividade são mais fortes nas espécies diurnas (pois o cachorro apresenta atividade diurna) e onde a abundância do cachorro é maior.

MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado em uma área de cerca de 300.000 ha na região Cantareira-Mantiqueira do Planalto Atlântico de São Paulo (Figura 1a) para qual há informações anteriores sobre, não apenas o número, densidade e distribuição de cachorros criados ou subsidiados pela população humana, mas também sobre os fatores-chaves que melhor explicam a abundância de cachorros que invadem ou usam os remanescentes florestais (Ribeiro et al., 2019). Esta região, composta por ondulações e colinas, era previamente coberta por floresta ombrófila densa montana, substituída em boa parte por pastagens e plantações de eucalipto, e hoje reduzida a fragmentos em diferentes estágios de regeneração. A precipitação média anual é de 1.513 mm e a média das temperaturas mínimas e máximas é de 14,8°C e 27,7°C na época mais quente (outubro a março) e de 11,3 °C e 24,6 °C na época mais fria (abril a setembro) (www.cpa.unicamp.br).

Nesta região, as áreas rurais são densamente povoadas ($19,0 \pm 19,2$ pessoas/km²) e, conseqüentemente a densidade de cachorros também é alta ($11,6 \pm 9,4$ indivíduos/km²), já que aproximadamente 75% das propriedades rurais criam cachorros (Ribeiro et al., 2019). Conseqüentemente, cachorros são frequentemente registrados nas matas da região, sendo tão mais abundantes quanto maior a densidade de cachorros no entorno e menor a cobertura florestal (Ribeiro et al., 2019).

Assim como em outras áreas de Mata Atlântica sujeitas a pressões antrópicas, como desmatamento, caça e invasão por cachorros, a comunidade de mamíferos silvestres é relativamente simplificada (Rios et al., 2022). Espécies de maior porte e com maior exigência ecológica são raras, como a onça-parda e o cateto, ou localmente extintas, como a onça-pintada, a anta e o queixada. Porém, carnívoros de médio porte como a irara, o cachorro-do-mato e o quati ainda são relativamente abundantes.

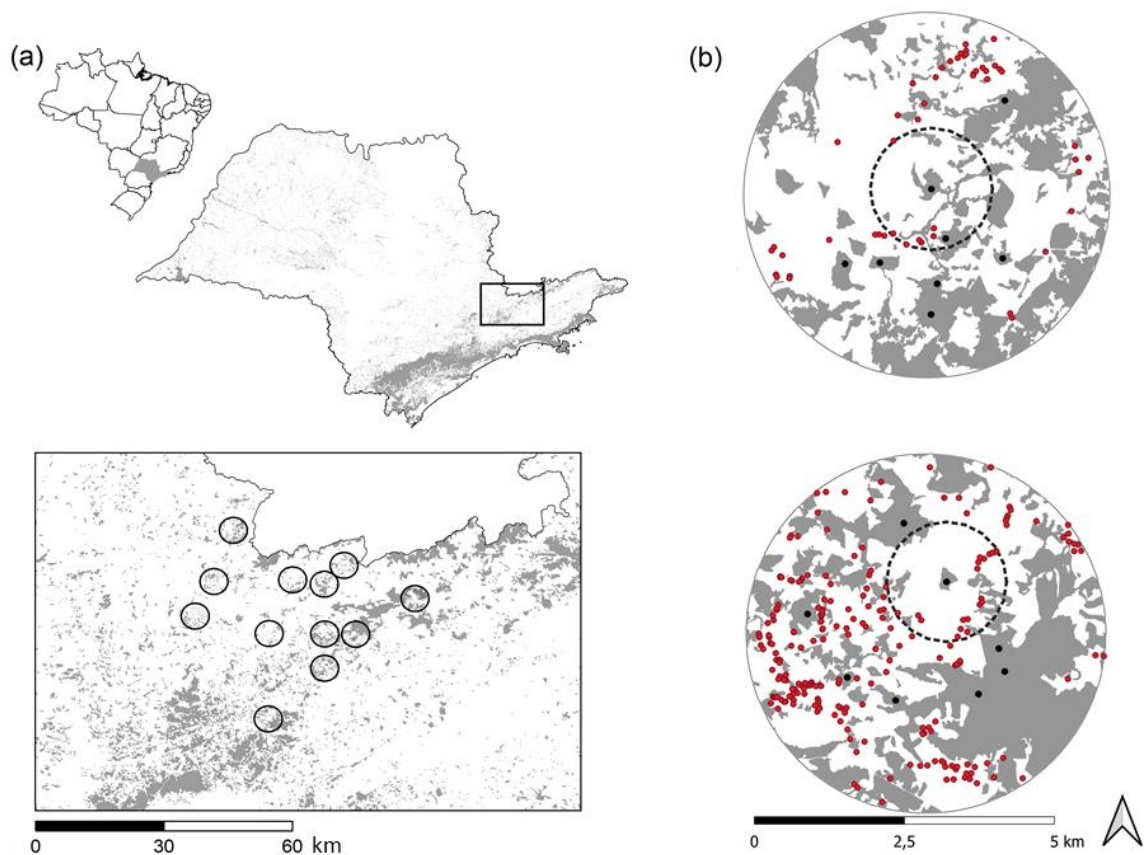


Figura 1 – (a) Localização da região de estudo no Estado de São Paulo, Brasil, e das 12 paisagens amostradas no corredor Cantareira-Mantiqueira; (b) Mapas de uso da terra de duas paisagens, mostrando a cobertura de floresta nativa (em cinza), a distribuição de residências que criam cachorros (em vermelho), os oito pontos de amostragem com armadilhas fotográficas (em preto) e exemplos das circunferências de 1 km de raio em volta deles onde foram computadas as variáveis para estimar a abundância de cachorros.

Delineamento amostral

Utilizamos os dados de armadilhas fotográficas localizadas em 96 pontos de amostragem escolhidos para investigar os determinantes da invasão de cachorros em paisagens fragmentadas (Ribeiro et al., 2019). Assim, os dados provêm de um desenho amostral hierárquico, que compreendeu a escolha de 12 paisagens circulares com 3 km de raio (2830 ha), com grande variação de cobertura florestal, mas similares quanto à altitude, solos e tipo de matriz antrópica. Dentro de cada paisagem, selecionamos oito pontos de amostragem através de uma amostragem aleatória estratificada baseada no tamanho do maior fragmento de floresta nativa de cada paisagem. A quantidade de pontos de amostragem alocados aleatoriamente no maior fragmento de cada paisagem foi proporcional à porcentagem de cobertura florestal nativa que este fragmento representa. Os demais pontos de amostragem foram distribuídos aleatoriamente entre os demais fragmentos de cada paisagem maiores que 2,5 ha.

Dessa maneira, os 96 pontos de amostragem, aqui tratados como unidades amostrais, apresentam grande variação nos determinantes chave da invasão de cachorros - cobertura florestal e densidade de cachorros criados no entorno (Ribeiro et al., 2019; Figura 1b). Nas circunferências de 1 km de raio ao redor dos 96 pontos de amostragem, a cobertura florestal nativa variou de 3 a 78% e a densidade de cachorros criados nas áreas abertas não-florestadas variou de 0 a 112 indivíduos/km².

Cachorros e mamíferos nativos em remanescentes florestais

Instalamos uma armadilha fotográfica em cada ponto de amostragem e, em frente a cada câmera colocamos pequenas quantidades de iscas (sal, banana, sardinha e bacon) para aumentar a possibilidade de detecção das espécies e, conseqüentemente a acurácia das curvas de atividade (Lashley et al., 2018).

Cada câmera ficou ativa entre 42 e 45 dias consecutivos em cada ponto (43.6 ± 0.7), totalizando 4.006 câmeras-dia. A amostragem foi realizada entre fevereiro e julho de 2015, com pontos de quatro paisagens sendo amostrados consecutivamente. Isso resultou em pontos sendo amostrados em duas estações distintas, a estação quente (fevereiro a março) e a fria (abril a julho).

Os cachorros registrados foram individualizados com base em características como cor, tamanho, pelagem e padrão de manchas. O número de cachorros registrados nas unidades amostrais variou entre 0 e 12, totalizando 144 indivíduos.

Estimativa da abundância de cachorros

Para estimar a abundância de cachorros invasores em cada ponto de amostragem utilizamos modelos de abundância (*N-mixture models*), derivados de modelos de ocupação (Royle, 2004). Esses modelos estimam dois parâmetros, abundância (λ) e probabilidade de detecção (p), a partir da contagem de indivíduos em cada sessão de amostragem em cada unidade amostral. Definimos como sessão de amostragem um período de seis dias, totalizando sete sessões de seis dias cada, sendo que em todas as sessões de amostragem as fotografias permitiram diferenciar quantos indivíduos foram registrados.

Para definir as covariáveis dos parâmetros abundância e detecção, utilizamos como base os resultados de estudo anterior realizado na mesma região sobre os determinantes da invasão de cachorros em paisagens fragmentadas de Mata Atlântica (Ribeiro et al., 2019). Como covariáveis da detecção, consideramos o esforço amostral (dias de amostragem por câmara em cada ponto de amostragem), época de amostragem (quente e fria) e paisagem de amostragem (pontos localizados

na mesma paisagem). Como covariáveis da abundância, consideramos a densidade de cachorros criados nas áreas não florestadas no entorno, e a cobertura florestal nativa ou total (florestas nativas mais florestas de eucalipto). Todas as covariáveis foram calculadas em um raio de 1 km ao redor de cada ponto de amostragem.

Definimos oito maneiras de modelar o parâmetro detecção: uma como uma função constante, três como uma função de uma única covariável (esforço amostral, época de amostragem ou paisagem) e, por fim, quatro com funções aditivas de todas as combinações dessas mesmas covariáveis. Também definimos oito maneiras de modelar o parâmetro abundância: uma como uma função constante, três como uma função de uma única covariável (cobertura florestal nativa, cobertura florestal total e densidade de cachorros criados nas áreas não florestadas), duas como funções aditivas de uma covariável de cobertura florestal (nativa ou total) e densidade de cachorros e outras duas como funções interativas entre uma covariável de cobertura florestal (nativa ou total) e densidade de cachorros. Em todos os modelos utilizamos a distribuição Poisson inflada de zeros para modelar a abundância. Combinando as possibilidades de modelar os dois parâmetros, ficamos com um total de 64 modelos. Comparamos os modelos com o critério de informação de Akaike (AIC) e usamos o modelo melhor ranqueado para estimar, a partir de métodos empíricos bayesianos, o parâmetro abundância para cada um dos 96 pontos de amostragem. Utilizamos o software *R* e o pacote *unmarked* (Fiske & Chandler, 2011) para realizar essas análises.

Padrões de atividade

Para representar o padrão de atividade das espécies, utilizamos os registros obtidos com as armadilhas fotográficas. Para cada imagem, identificamos a espécie, a data, o local e o horário do registro. Consideramos como registros independentes apenas os registros realizados com um intervalo igual ou maior do que 30 minutos de outro registro da mesma espécie em um mesmo ponto de amostragem. Para que registros obtidos em diferentes condições de duração do dia e da noite (i.e. diferentes latitudes e/ou estações de amostragem) fossem comparáveis com maior precisão, usamos o método de “dupla ancoragem” (Vazquez et al., 2019). Fixamos o nascer e o pôr do sol ($\pi/2$ e $3\pi/2$), consideramos dia e noite como tendo a mesma duração e transformamos cada registro em radianos a partir do seu desvio relativo em relação a esses pontos fixos. Ajustamos os horários de detecção de todos os registros de interesse (mesma espécie em determinados locais) a uma distribuição circular flexível e utilizamos uma função Kernel de densidade probabilística para gerar as curvas de atividade (Oliveira-Santos et al., 2013). Para a construção das curvas de atividade utilizamos o pacote *circular* (Agostinelli & Lund, 2022) do software *R*.

Efeitos do cachorro sobre os padrões de atividade de espécies nativas

Para investigar se a abundância de cachorros influencia o padrão de atividade das espécies de mamíferos nativos, nós primeiro categorizamos os pontos de amostragem onde cada espécie de mamífero nativo foi registrada com base nas estimativas de abundância de cachorros. Para isso agregamos os pontos de amostragem para cada espécie nativa em três classes distintas (baixa, média e alta) de abundância de cachorros, usando a estratégia do *k-means clustering* (Hartigan & Wong, 1979) usando o pacote *stats* do R. Este procedimento maximiza a variação na abundância de cachorros entre as classes (baixa, média e alta) de pontos de amostragem em que cada espécie ocorre, ao passo que minimiza a variação na abundância de cachorros dentro de cada classe.

Para cada espécie nativa, geramos então curvas de atividade considerando os registros separadamente para cada classe de abundância de cachorro e as comparamos através de coeficientes de sobreposição (Oliveira-Santos et al., 2013), condicionados a duas *isopleths* (95% e 50%). As *isopleths* representam o menor intervalo do dia em que 95% ou 50% da atividade da espécie ocorre e correspondem, respectivamente, ao padrão de atividade e ao núcleo de atividade das espécies. O coeficiente de sobreposição corresponde à área compartilhada entre as funções de densidade de probabilidade e pode variar de 0 (não há sobreposição de atividade temporal) a 1 (há sobreposição total). Por fim, testamos a probabilidade de que os registros de cada espécie nas diferentes classes de abundância de cachorro provenham de uma mesma distribuição através da comparação entre seus coeficientes de sobreposição e uma distribuição nula de coeficientes de sobreposição gerada por *bootstrap* (1000 repetições) usando os pacotes *circular* (Agostinelli & Lund, 2022) e *activity* (Rowcliffe, 2022) do R.

Para compreender como as eventuais mudanças no padrão de atividade de cada espécie nativa entre as classes de abundância de cachorro se relacionam ao padrão de atividade do cachorro, comparamos visualmente e calculamos os coeficientes de sobreposição das curvas de atividade de cada espécie nativa em cada classe de abundância de cachorros com a curva da atividade do cachorro.

RESULTADOS

Nos 96 pontos de amostragem, registramos pelo menos 18 espécies de mamíferos nativos de médio ou grande porte (Tabela 1). O cachorro foi registrado em todas as 12 paisagens e em 51 pontos, com um total de 298 registros independentes.

Tabela 1- Espécies de mamíferos nativos registradas nas armadilhas fotográficas nos 96 pontos de amostragens em remanescentes florestais de Mata Atlântica. Para cada espécie nativa e para o cachorro, são apresentados o número de registros independentes, o número de dias-câmera com registros, e o número de pontos de amostragem com registros. Espécies estão ordenadas do maior para o menor número de registros independentes.

Espécie	# registros independentes	# dias-câmera com registros	# pontos com registros
<i>Cerdocyon thous</i>	856	451	36
<i>Eira barbara</i>	758	567	68
<i>Canis familiaris</i>	298	243	51
<i>Nasua nasua</i>	135	60	18
<i>Dasyus sp.</i>	50	48	30
<i>Procyon concolor</i>	34	27	9
<i>Leopardus sp.</i>	28	24	21
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	19	12	4
<i>Cuniculus paca</i>	17	13	7
<i>Cabassous sp.</i>	8	8	8
<i>Leopardus pardalis</i>	6	6	4
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	4	4	4
<i>Mazama guazoubira</i>	4	4	3
<i>Dicotyles taczaj</i>	3	3	2
<i>Puma concolor</i>	2	2	2
<i>Coendou prehensilis</i>	2	2	1
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	1	1	1
<i>Tamandua tetradactyla</i>	1	1	1
<i>Galictis sp.</i>	1	1	1

A variação da abundância de cachorros entre os pontos de amostragem foi mais bem explicada pelo modelo com as covariáveis cobertura florestal nativa e densidade de cachorros criados no entorno (Tabela 2), indicando que quanto menor é a cobertura florestal nativa e maior a densidade de cachorros criados no entorno dos remanescentes florestais, maior é a abundância de cachorros dentro desses remanescentes. Os outros três modelos considerados igualmente plausíveis ($\Delta AICc < 2$) também tem como covariável de abundância a densidade de cachorros e, dois deles, a cobertura florestal nativa. Os quatro modelos mais bem ranqueados acumulam um alto peso de evidência (CumWt = 0.67) (Tabela 2). A partir do modelo melhor ranqueado, as estimativas de abundância de cachorros entre os 96 pontos de amostragem variaram de 0 a 22 indivíduos (4.90 ± 5.05).

Tabela 2 – Resultados da seleção de modelos *N-mixture* para estimar a abundância de cachorros nos 96 pontos de amostragem em remanescentes de Mata Atlântica. Os modelos igualmente plausíveis ($\Delta AICc < 2$) estão ordenados do menor para o maior AICc. São apresentadas informações do número de parâmetros (K), critério de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc), diferença de AICc entre os modelos e o modelo melhor ranqueado ($\Delta AICc$), peso de evidência (ω_i), *log likelihood* (LL) e valores dos coeficientes das covariáveis do parâmetro abundância com seus respectivos erros-padrão. Den: densidade de cachorros criados, CFN: cobertura florestal nativa, ES: esforço amostral, EP: época de amostragem, P: paisagem de amostragem.

Modelo	K	AICc	$\Delta AICc$	ω_i	LL	Coeficientes covariáveis λ	
						CFN	Den
p(ES+P) λ (CFN+Den)	17	1110.73	0.00	0.24	-534.39	-0.19 (0.09)	0.28 (0.08)
p(ES+P) λ (Den)	16	1111.67	0.94	0.15	-536.35	-	0.31 (0.08)
p(ES+EP+P) λ (Den)	17	1111.68	0.95	0.15	-534.87	-	0.30 (0.08)
p(ES+EP+P) λ (CFN+Den)	18	1111.94	1.22	0.13	-533.47	-0.16 (0.09)	0.27 (0.08)

Dentre as espécies nativas, três espécies de carnívoros, irara (*Eira barbara*), cachorro-do-mato (*Cerdocyon thous*) e quati (*Nasua nasua*), foram registradas com frequência suficiente para cálculo das curvas de atividade e análise dos padrões de atividade (Tabela 1). Entre estas três espécies, o número de registros independentes e o número de pontos em que ocorrem são progressivamente menores quanto mais alta a abundância dos cachorros (irara e quati) ou bem mais baixa na classe de alta abundância de cachorro em comparação às outras duas (cachorro-do-mato; Tabela 3).

Tabela 3 – Para as três espécies nativas com registros suficientes para analisar os padrões de atividade, são apresentados o número de pontos de amostragem com registros e o número de registros independentes nas três classes de abundância de cachorros, assim como os valores mínimos e máximos de abundância de cachorros em cada uma das classes de abundância (baixa, média e alta).

Espécie nativa	Classe de abundância do cachorro	Mínimo e máximo estimativa de abundância de cachorro	# Pontos de amostragem com registro	# Registros independentes
Irara	Baixa	0 a 3	35	458
	Média	4 a 9	28	271
	Alta	10 a 17	5	29
Cachorro-do-mato	Baixa	0 a 2	12	359
	Média	4 a 11	18	365
	Alta	12 a 22	6	132
Quati	Baixa	0 a 2	13	124
	Média	3 a 7	4	9
	Alta	10	1	2

O cachorro, considerando todos os pontos onde foi registrado, apresentou atividade preferencialmente diurna, com um grande pico de atividade no período do crepúsculo matutino e outro pico durante a tarde (Figura 2). Sua atividade diminui consideravelmente próximo ao anoitecer

e segue baixa ao longo da noite. A curva de atividade do cachorro nos pontos onde a espécie coocorre com a irara ou com o cachorro do mato foi semelhante ao padrão geral. Já entre as espécies nativas, a irara apresentou padrão de atividade diurno e o cachorro-do-mato padrão noturno. O quati, embora preferencialmente diurno, tem parte considerável de sua atividade no período noturno, especialmente nos pontos da classe de baixa abundância de cachorros, onde há um pico de atividade durante a madrugada (Figura 2).

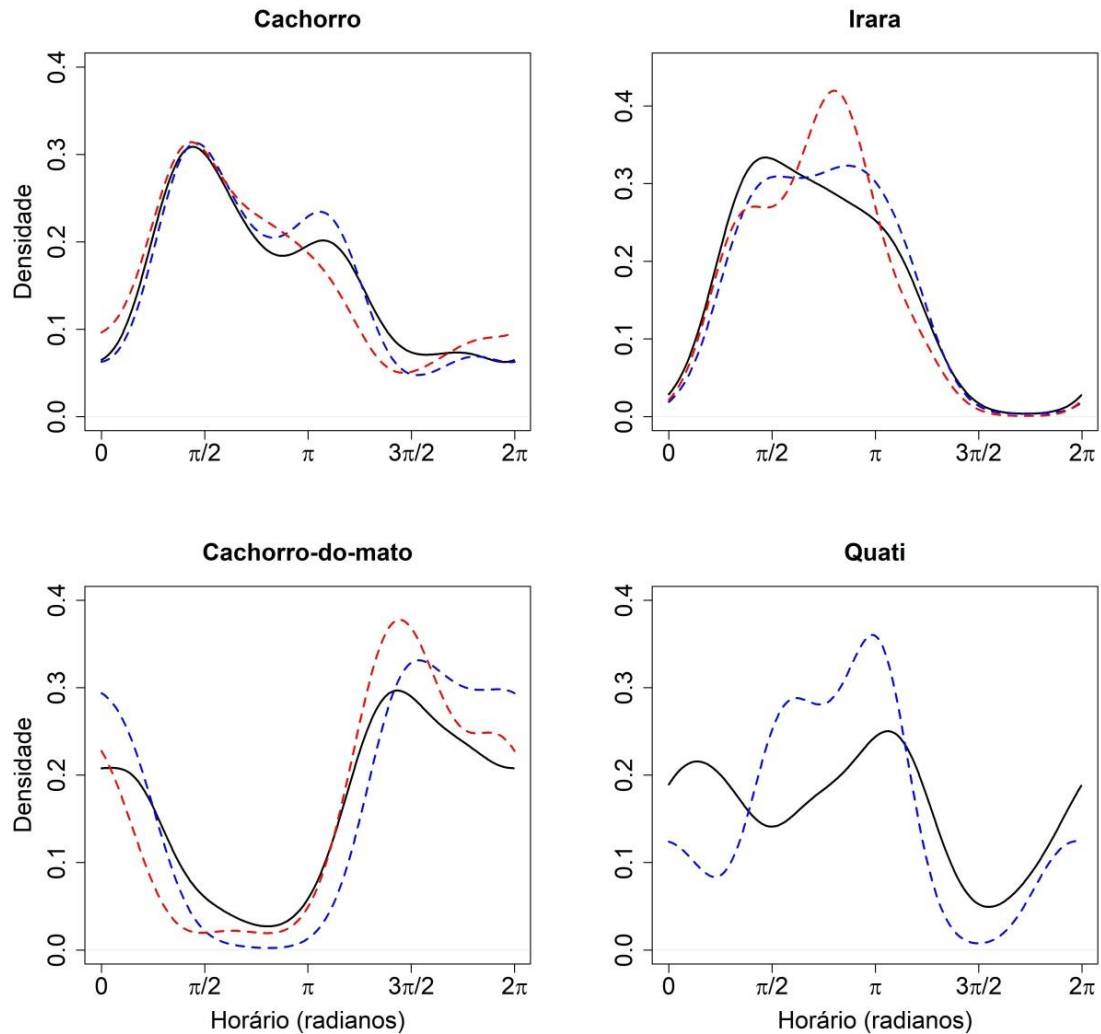


Figura 2 - Curvas de atividade para as três espécies nativas e para o cachorro. Para o cachorro, em preto a curva que inclui todos os registros independentes, em azul a curva apenas com os registros dos pontos em que coocorre com a irara, e em vermelho a curva apenas com os registros dos pontos em que coocorre com o cachorro-do-mato. Para as espécies nativas, em preto a curva com os registros nos pontos da classe com baixa abundância de cachorros, em azul da classe com média abundância de cachorros (irara e cachorro do mato) ou da classe com média e alta abundância de cachorros (quati; unidas devido ao número insuficiente de registros), e em vermelho da classe com alta abundância de cachorros (irara e cachorro do mato).

Para nenhuma das três espécies nativas, as curvas de atividade foram estatisticamente diferentes entre as classes de abundância de cachorros (Tabela 4). De fato, considerando a *isopleth* de 95%, os

coeficientes de sobreposição das curvas de atividade das espécies nativas entre as classes de abundância de cachorro são relativamente altos para todas as espécies (Tabela 5).

No entanto, para todas as espécies nativas, os coeficientes de sobreposição das curvas de atividade entre as classes de abundância de cachorros, quando condicionados às *isopleths* de 50%, são bem menores (Tabela 5; Figura 2), indicando que as principais diferenças à medida que se aumenta a abundância de cachorros estão nos núcleos de atividade das espécies nativas. Para a irara, o núcleo de atividade é menos semelhante quando se compara as classes baixa/ alta e baixa/ média do que quando se compara as classes média/ alta de abundância de cachorros (Tabela 5). Já para o cachorro-do-mato, o padrão é o oposto: o núcleo de atividade é menos semelhante quando se compara as classes média/ alta e baixa/ média do que quando se compara as classes baixa/ alta de abundância de cachorros (Tabela 5).

Tabela 4 – Resultados do teste de randomização para investigar se as curvas de atividade das três espécies nativas entre as classes com baixa, média e alta abundância de cachorros provêm de uma mesma distribuição.

Espécies/Classes de abundância de cachorros	p		
	Baixa/ alta	Baixa/ média	Média/ alta
Irara	0.28	0.11	0.44
Cachorro-do-mato	0.25	0.17	0.19
Quati	0.31		x

Tabela 5 – Coeficientes de sobreposição das curvas de atividade das três espécies nativas entre as classes com baixa, média e alta abundância de cachorros.

Espécies/Classe de abundância de cachorros	Coeficientes de sobreposição					
	<i>Isopleth</i> 50%			<i>Isopleth</i> 95%		
	Baixa/ alta	Baixa/ média	Média/ alta	Baixa/ alta	Baixa/ média	Média/ alta
Irara	0.53	0.68	0.85	0.89	0.93	0.90
Cachorro-do-mato	0.87	0.68	0.60	0.88	0.84	0.84
Quati	0.46		x	0.75		x

A sobreposição das curvas de atividade de cada espécie nativa com aquela do cachorro indica que as mudanças nos padrões de atividade das espécies nativas nas classes mais altas de abundância do cachorro se dão no sentido de diminuir a sobreposição com a atividade do cachorro, seja dos padrões gerais de atividade (todas as espécies) ou dos núcleos de atividade (irara e cachorro do mato) (Tabela 6). Por outro lado, o quati tem maior sobreposição de seu núcleo de atividade com o núcleo de atividade do cachorro na classe de média/alta abundância de cachorros (Tabela 6).

Tabela 6 - Coeficientes de sobreposição entre as curvas de atividade de cada uma das três espécies nativas e a do cachorro nas classes com baixa, média e alta abundância de cachorros.

Classes de abundância de cachorros/Espécies	Coeficientes de sobreposição					
	Irara		Cachorro-do-mato		Quati	
	<i>Isopleth</i> 50%	<i>Isopleth</i> 95%	<i>Isopleth</i> 50%	<i>Isopleth</i> 95%	<i>Isopleth</i> 50%	<i>Isopleth</i> 95%
Baixa	0.75	0.85	0	0.44	0.19	0.76
Média	0.45	0.81	0	0.32	0.36	0.71
Alta	0.32	0.77	0	0.34		

A principal mudança na atividade da irara entre as classes de abundância de cachorros se dá pelo deslocamento de seu núcleo de atividade (Figura 3). Nos pontos classificados como baixa abundância, o pico de atividade ocorre por volta do crepúsculo matutino, correspondendo ao período de maior atividade do cachorro. Nas classes de média e alta abundância, o pico é deslocado para próximo ao meio-dia, período em que há uma queda na atividade dos cachorros, e esse pico é bem mais acentuado na classe de alta abundância de cachorros. O quati também apresenta pico de atividade próximos ao meio-dia, que aumenta na classe de média/alta abundância de cachorros (Figuras 3). Já o cachorro-do-mato tem o pico de atividade no crepúsculo vespertino, que se acentua conforme aumenta a classe de abundância de cachorros (Figura 3). Além disso, a seleção por períodos diurnos no ciclo de atividade do cachorro-do-mato diminui nas classes de média e alta abundância de cachorros em comparação com a classe de baixa abundância.

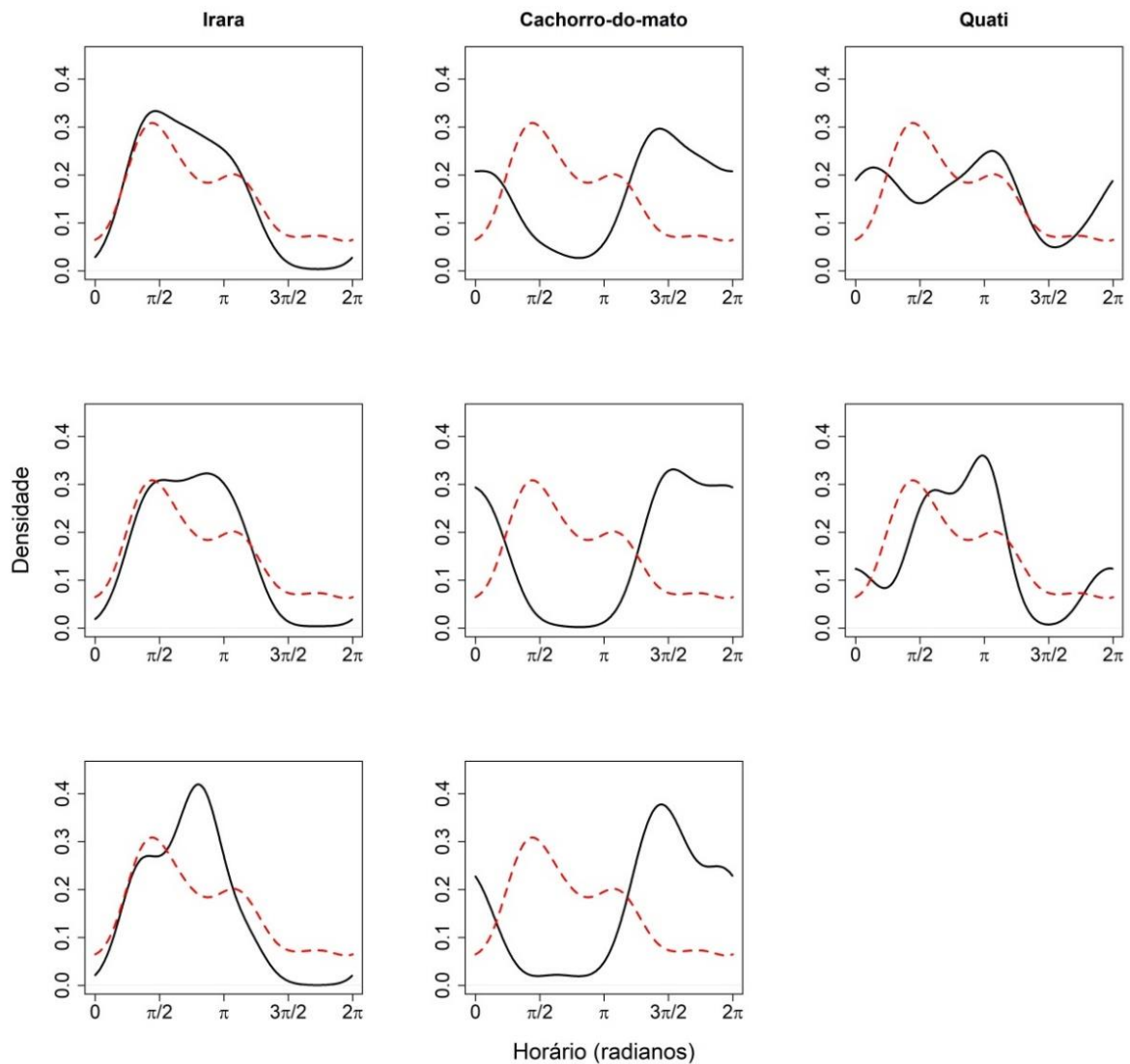


Figura 3 - Curva de atividade do cachorro (em vermelho, todos os registros independentes) sobreposta às curvas de atividade das espécies nativas (em preto) obtidas em pontos de classes diferentes de abundância de cachorros (baixa abundância de cachorro – no topo; média abundância de cachorro – no meio; alta abundância de cachorro – em baixo). Para o quati, no meio está a curva agrupando as classes média e alta de abundância dos cachorros devido ao número insuficiente de registros.

DISCUSSÃO

O impacto da predação de espécies nativas por predadores invasores é bem conhecido, porém interações sub-letais entre espécies nativas e predadores invasores são menos estudadas. Através de uma extensa amostragem de remanescentes florestais da Mata Atlântica com ampla variação na intensidade de invasão por cachorros, nós investigamos os efeitos da invasão de cachorros sobre o padrão de atividade de três mesopredadores nativos. Nossos resultados indicam a alta sobreposição da atividade do cachorro com a atividade das espécies nativas diurnas (irara e quati). Indicam também uma tendência de deslocamento dos núcleos de atividade de duas espécies nativas – uma

diurna (irara), e uma noturna (cachorro do mato), de modo a diminuir a sobreposição com a atividade do cachorro nos locais onde há maior abundância de cachorros. Já o quati, parece evitar os remanescentes com alta abundância de cachorros. Nos próximos parágrafos iremos discutir os padrões de atividade das espécies, as mudanças induzidas pelos cachorros nesses padrões e, por fim, as implicações de nossos resultados para a conservação.

Os padrões gerais de atividade do cachorro, da irara e do cachorro-do-mato que encontramos neste estudo foram semelhantes aos de trabalhos anteriores. O cachorro teve atividade preferencialmente diurna, e esse padrão é encontrado em diferentes regiões do mundo (Farris et al., 2015), incluindo outras regiões de Mata Atlântica (Bianchi et al., 2020; Silva et al., 2018). Cachorros também podem apresentar preferência por períodos crepusculares e noturnos, mas essa parece ser uma característica mais associada a cachorros ferais e/ou cachorros que dependam da caça para sua sobrevivência (Mella-Méndez et al., 2019; Zapata-Ríos & Branch, 2016). Na região de estudo, não encontramos evidências da existência de cachorros ferais e os cachorros registrados nos remanescentes florestais são criados em propriedades no entorno desses remanescentes (Ribeiro et al., 2019). Também como observado em outros trabalhos, a irara apresentou padrão de atividade diurno (Massara et al., 2016; Rowcliffe et al., 2014) e, o cachorro-do-mato, noturno (Massara et al., 2016; Penido et al., 2017). Por outro lado, o quati, apesar de preferencialmente diurno, teve parte considerável de sua atividade no período noturno, o que não é usual (Dutra et al., 2023).

Nossos resultados indicam que as três espécies nativas, independente do seu padrão de atividade (diurno ou noturno) tendem a evitar a presença do cachorro, seja espacialmente (evitando locais com muitos cachorros) ou temporalmente (evitando os horários em que o cachorro está mais ativo). Estudos anteriores encontraram maior variedade de respostas, concluindo que muitas espécies nativas não alteram a atividade na presença de cachorros (Bianchi et al., 2020; Zapata-Ríos & Branch, 2016). Porém, esses estudos limitaram-se a comparação do padrão geral de atividade das espécies, o que pode encobrir mudanças importantes em intervalos específicos da curva de atividade. Outra limitação desses estudos é considerar apenas duas classes para as comparações (e.g. áreas com muitos registros e áreas com poucos registros de cachorros), o que potencialmente agrupa dados obtidos em situações bastante diferentes, diminuindo a sensibilidade das comparações.

Vimos que a irara tem grande sobreposição de atividade com o cachorro, resultado já observado em outro estudo na Mata Atlântica (Bianchi et al., 2020). Porém, essa sobreposição tende a diminuir conforme aumenta a abundância de cachorros e, ao considerarmos o núcleo de atividade das espécies, a sobreposição tem queda bastante acentuada. Assim, podemos afirmar que há evidência de que o cachorro induz mudanças na atividade da irara. Onde há muitos cachorros, a irara, embora

continue ativa durante o dia, passa a concentrar boa parte de sua atividade no período em que se observa queda na atividade do cachorro.

O quati não apresentou evidências claras de respostas temporais ao cachorro. Assim como acontece com a irara, a sobreposição do padrão geral de atividade com o cachorro é alta (apesar de uma pequena queda quando aumenta a abundância de cachorros) e, ao contrário do esperado, os núcleos de atividade têm maior sobreposição na classe de média/alta abundância de cachorros. A menor sobreposição dos núcleos de atividade do quati e do cachorro na classe de baixa abundância de cachorros tem relação com o inesperado pico de atividade noturno do quati nestes pontos. Uma possível explicação para esse pico de atividade noturna é a maior presença de machos solitários nesses pontos. Em uma espécie congênere (*Nasua narica*) foi mostrado que machos solitários têm maior atividade noturna do que bandos (Valenzuela & Ceballos, 2000). Se por um lado o cachorro parece não impactar de maneira evidente os padrões de atividade do quati, por outro lado, a presença de cachorros parece limitar fortemente a ocorrência da espécie. O quati foi registrado em apenas cinco pontos onde as estimativas de abundância de cachorros foram maiores do que dois indivíduos.

O cachorro-do-mato foi a única espécie em nosso estudo com padrão de atividade noturno. Portanto, a comparação da sobreposição da atividade do cachorro-do-mato com o cachorro fica restrita aos padrões gerais de atividade, já que os núcleos de atividade (noturno e diurno) nunca se sobrepõem. O padrão geral de atividade do cachorro-do-mato nos pontos da classe de baixa abundância de cachorros mostra uma pequena atividade diurna. Como esperado, é essa atividade diurna que é alterada em pontos com mais cachorros, praticamente cessando e diminuindo a sobreposição de atividade com o cachorro. A mudança mais evidente na sobreposição de atividade ocorre da classe de baixa abundância para a classe de média abundância, indicando que abundâncias intermediárias de cachorros são suficientes para limitar a atividade diurna do cachorro-do-mato.

Implicações para conservação

Considerando que o cachorro é o carnívoro mais abundante em remanescentes florestais em paisagens rurais na Mata Atlântica (Guedes et al., 2021; Ribeiro et al. 2019), nossos resultados sugerem que os efeitos sub-letais da invasão de cachorros sobre as espécies nativas devem ser pervasivos nesse bioma, pelo menos sobre espécies nativas de carnívoros de médio porte que persistem nestas paisagens. Outros biomas também devem estar sujeitos a impactos semelhantes, já que as características da Mata Atlântica que facilitam a invasão de cachorros (altas taxas de desmatamento e alta densidade de cachorros) são encontradas em muitas outras regiões no Brasil e

no mundo. Uma vez que cachorros são animais altamente vocais cuja presença é facilmente notada, seu sucesso de predação pode não ser alto, mas sua presença deve facilmente intensificar nas espécies nativas a percepção do risco, conceito central na teoria de paisagens do medo (Gaynor et al., 2019). Como consequência desse risco, nossos resultados indicam que espécies de mamíferos nativos – de atividade diurna ou noturna - modificam temporalmente ou espacialmente sua atividade. Essa alteração forçada pode desencadear diversos impactos: quebras nos ritmos circadianos, com importantes consequências fisiológicas; menores taxas de natalidade e forrageamento entre outros (Bumgarner & Nelson, 2021). Mesmo que espécies não percebam o cachorro como um risco, o efeito do cachorro sobre outras espécies ainda pode impactá-la significativamente (e.g. menor disponibilidade de presas). Assim, é possível que os múltiplos impactos diretos e indiretos dos efeitos sub-letais de cachorros sejam mais importantes que seus efeitos letais em paisagens fragmentadas e, portanto, cruciais para entender os efeitos da invasão de cachorros na estruturação de comunidades invadidas.

Nossos resultados então sugerem que – para além dos efeitos letais da predação por cachorros que não são desprezíveis (Doherty et al., 2017) – as paisagens de medo que estes animais geram em áreas nativas e em seu entorno devem ser consideradas ao planejar formas de minimizar os impactos desta espécie invasora tão comum e tão bem distribuída. Dadas as relações com os seres humanos, o controle populacional de cachorros é em geral pouco aceito e provavelmente ineficiente ou insuficiente, visto que a reposição populacional se dá principalmente pela imigração mediada pelas pessoas (Morters et al., 2014; Villatoro et al., 2016), e a atividade de cachorros é associada ao acompanhamento de seus tutores (dos Santos et al., 2018). Além de estratégias associadas ao planejamento de paisagens (Ribeiro et al., 2019), nossos resultados reiteram a importância de intervenções que foquem na mudança comportamental dos tutores, de maneira a diminuir a chance de que cachorros sejam criados soltos ou acompanhem seus tutores em áreas nativas (Ribeiro, 2020). De fato, intervenções com tutores de cachorros, como a exposição a vídeos educativos e o comprometimento ativo e público dos tutores (adesivo fixado na propriedade), se mostraram efetivas para que os tutores alterem o manejo dos cachorros, evitando que eles invadam remanescentes florestais (Ribeiro, 2020). No entanto, dado que a intenção de manter o manejo após o término de intervenções pontuais é baixa (Ribeiro, 2020), mitigar os efeitos das paisagens de medo criadas por cachorros exigirá o planejamento de intervenções e campanhas que sejam sustentadas ao longo do tempo.

REFERÊNCIAS

Agostinelli, C., Lund, U. (2022). R package 'circular': Circular Statistics (version 0.4-95).

<https://r-forge.r-project.org/projects/circular/>

- Bellard, C., Leroy, B., Thuiller, W., Rysman, J. F., & Courchamp, F. (2016). Major drivers of invasion risks throughout the world. *Ecosphere*, 7(3), 1–14. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1241>
- Bianchi, R. C., Olifiers, N., Riski, L. L., Gouvea, J. A., Cesário, C. S., Fornitano, L., ... Gompper, M. E. (2020). Dog activity in protected areas: behavioral effects on mesocarnivores and the impacts of a top predator. *European Journal of Wildlife Research*, 66(3). <https://doi.org/10.1007/s10344-020-01376-z>
- Bumgarner JR, Nelson RJ. (2021). Light at Night and Disrupted Circadian Rhythms Alter Physiology and Behavior. *Integrative and Comparative Biology*. 61(3):1160-1169. <http://doi:10.1093/icb/icab017>.
- Clinchy, M., Sheriff, M. J., & Zanette, L. Y. (2013). Predator-induced stress and the ecology of fear. *Functional Ecology*, 27(1), 56–65. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12007>
- Doherty, T. S., Dickman, C. R., Glen, A. S., Newsome, T. M., Nimmo, D. G., Ritchie, E. G., ... Wirsing, A. J. (2017). The global impacts of domestic dogs on threatened vertebrates. *Biological Conservation*, 210(December 2016), 56–59. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.04.007>
- Dos Santos, C. L. A., Le Pendu, Y., Giné, G. A. F., Dickman, C. R., Newsome, T. M., & Cassano, C. R. (2018). Human behaviors determine the direct and indirect impacts of free-ranging dogs on wildlife. *Journal of Mammalogy*, 99(5), 1261–1269. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyy077>
- Dutra, J., Ramos Pereira, M. J., Horn, P., Graves, V., & Tirelli, F. P. (2023). Sympatric procyonids in the Atlantic Forest: revealing differences in detection, occupancy, and activity of the coati and the crab-eating raccoon in a gradient of anthropogenic alteration. *Mammalian Biology*, 103(3), 289–301. <https://doi.org/10.1007/s42991-023-00349-4>
- Farris, Z. J., Gerber, B. D., Karpany, S., Murphy, A., Andrianjakarivelo, V., Ratelolahy, F., & Kelly, M. J. (2015). When carnivores roam: Temporal patterns and overlap among Madagascar’s native and exotic carnivores. *Journal of Zoology*, 296(1), 45–57. <https://doi.org/10.1111/jzo.12216>
- Fiske, I. J., & Chandler, R. B. (2011). unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of Statistical Software*, 43(August 2011), 1–23. <https://doi.org/10.1002/wics.10>
- Fraser, D. F., Gilliam, J. F., Akkara, J. T., Albanese, B. W., & Snider, S. B. (2004). Night feeding by guppies under predator release: Effects on growth and daytime courtship. *Ecology*, 85(2), 312–319. <https://doi.org/10.1890/03-3023>
- Gaynor, K. M., Brown, J. S., Middleton, A. D., Power, M. E., & Brashares, J. S. (2019). Landscapes of Fear: Spatial Patterns of Risk Perception and Response. *Trends in Ecology and Evolution*, 34(4), 355–368. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.01.004>
- Gingold, G., Yom-Tov, Y., Kronfeld-Schor, N., & Geffen, E. (2009). Effect of guard dogs on the behavior and reproduction of gazelles in cattle enclosures on the Golan Heights. *Animal Conservation*, 12(2), 155–162. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2009.00235.x>
- Guedes, J. J. M., de Assis, C. L., Feio, R. N., & Quintela, F. M. (2021). The impacts of domestic dogs (*Canis familiaris*) on wildlife in two brazilian hotspots and implications for conservation. *Animal Biodiversity and Conservation*, 44(1), 45–58. <https://doi.org/10.32800/abc.2021.44.0045>
- Harrington, L. A., Harrington, A. L., Yamaguchi, N., Thom, M. D., Ferreras, P., Windham, T. R., &

- Macdonald, D. W. (2009). The impact of native competitors on an alien invasive: Temporal niche shifts to avoid interspecific aggression? *Ecology*, *90*(5), 1207–1216. <https://doi.org/10.1890/08-0302.1>
- Hartigan, J. A. ., & Wong, M. . A. . (1979). Algorithm AS 136 : A K-Means Clustering Algorithm Author. *Journal of the Royal Statistical Society: Series C (Applied Statistics)*, *28*(1), 100–108.
- Kiesecker, J. M., & Blaustein, A. R. (1997). Population Differences in Responses of Red-Legged Frogs (*Rana Aurora*) to Introduced Bullfrogs. *Ecology*, *78*(6), 1752–1760.
- Lashley, M. A., Cove, M. V., Chitwood, M. C., Penido, G., Gardner, B., Deperno, C. S., & Moorman, C. E. (2018). Estimating wildlife activity curves: Comparison of methods and sample size. *Scientific Reports*, *8*(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-22638-6>
- Massara, R. L., Paschoal, A. M. O., Bailey, L. L., Doherty, P. F., & Chiarello, A. G. (2016). Ecological interactions between ocelots and sympatric mesocarnivores in protected areas of the Atlantic Forest, southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, *97*(6), 1634–1644. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw129>
- Mella-Méndez, I., Flores-Peredo, R., Pérez-Torres, J., Hernández-González, S., González-Uribe, D. U., & del Socorro Bolívar-Cimé, B. (2019). Activity patterns and temporal niche partitioning of dogs and medium-sized wild mammals in urban parks of Xalapa, Mexico. *Urban Ecosystems*, *22*(6), 1061–1070. <https://doi.org/10.1007/s11252-019-00878-2>
- Mollot, G., Pantel, J. H., & Romanuk, T. N. (2016). *The Effects of Invasive Species on the Decline in Species Richness: A Global Meta-Analysis. Advances in Ecological Research* (1st ed., Vol. 56). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.10.002>
- Mooney, H. A., & Cleland, E. E. (2001). The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *98*(10), 5446–5451. <https://doi.org/10.1073/pnas.091093398>
- Morters, M. K., Mckinley, T. J., Restif, O., Conlan, A. J. K., Cleaveland, S., Hampson, K., ... Wood, J. L. N. (2014). The demography of free-roaming dog populations and applications to disease and population control. *Journal of Applied Ecology*, *51*(4), 1096–1106. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12279>
- Oliveira-Santos, L. G. R., Zucco, C. A., & Agostinelli, C. (2013). Using conditional circular kernel density functions to test hypotheses on animal circadian activity. *Animal Behaviour*, *85*(1), 269–280. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.09.033>
- Peichl, L. (2005). Diversity of mammalian photoreceptor properties: Adaptations to habitat and lifestyle? *Anatomical Record - Part A Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology*, *287*(1), 1001–1012. <https://doi.org/10.1002/ar.a.20262>
- Penido, G., Astete, S., Jácomo, A. T. A., Sollmann, R., Tôrres, N., Silveira, L., & Filho, J. M. (2017). Mesocarnivore activity patterns in the semiarid Caatinga: Limited by the harsh environment or affected by interspecific interactions? *Journal of Mammalogy*, *98*(6), 1732–1740. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx119>
- Pyšek, P., & Richardson, D. M. (2010). Invasive Species, Environmental Change and Management, and Health. *Annual Review of Environment and Resources*, *35*(1), 25–55. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-033009-095548>
- Ribeiro, F. S., Nichols, E., Morato, R. G., Metzger, J. P., & Pardini, R. (2019). Disturbance or propagule

- pressure? Unravelling the drivers and mapping the intensity of invasion of free-ranging dogs across the Atlantic forest hotspot. *Diversity and Distributions*, 25(2), 191–204. <https://doi.org/10.1111/ddi.12845>
- Ribeiro, I. T. (2020). Comprometimento ativo e público para evitar a presença de cachorros em fragmentos de Mata Atlântica: teste de um nudge para incentivar comportamentos para a conservação da biodiversidade. (Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil). <https://doi.org/10.11606/D.106.2020.tde-15092020-201533>
- Rios, E., Benchimol, M., De Vleeschouwer, K., & Cazetta, E. (2022). Spatial predictors and species' traits: evaluating what really matters for medium-sized and large mammals in the Atlantic Forest, Brazil. *Mammal Review*, 52(2), 236–251. <https://doi.org/10.1111/mam.12276>
- Rowcliffe, J. M. (2022). Activity: AnimalActivity Statistics. R package version 1.3.2. <https://CRAN.R-project.org/package=activity>
- Rowcliffe, J. M., Kays, R., Kranstauber, B., Carbone, C., & Jansen, P. A. (2014). Quantifying levels of animal activity using camera trap data. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11), 1170–1179. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12278>
- Royle, J. A. (2004). N-Mixture Models for Estimating Population Size from Spatially Replicated Counts. *Biometrics*, 60(March), 108–115. <https://doi.org/10.1111/j.0006-341X.2004.00142.x>
- Silva, K. V. K. de A., Kenup, C. F., Kreischer, C., Fernandez, F. A. S., & Pires, A. S. (2018). Who let the dogs out? Occurrence, population size and daily activity of domestic dogs in an urban Atlantic Forest reserve. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 16(4), 228–233. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.09.001>
- Valenzuela, D., & Ceballos, G. (2000). Habitat selection, home range, and activity of the white-nosed coati (*Nasua narica*) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Mammalogy*, 81(3), 810–819. <https://doi.org/10.1093/jmammal/81.3.810>
- Vazquez, C., Rowcliffe, J. M., Spoelstra, K., & Jansen, P. A. (2019). Comparing diel activity patterns of wildlife across latitudes and seasons: Time transformations using day length. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(12), 2057–2066. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13290>
- Villatoro, F. J., Sepúlveda, M. A., Stowhas, P., & Silva-Rodríguez, E. A. (2016). Urban dogs in rural areas: Human-mediated movement defines dog populations in southern Chile. *Preventive Veterinary Medicine*, 135, 59–66. <https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2016.11.004>
- Zapata-Ríos, G., & Branch, L. C. (2016). Altered activity patterns and reduced abundance of native mammals in sites with feral dogs in the high Andes. *Biological Conservation*, 193, 9–16. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.10.016>

CAPÍTULO 4

Considerações finais

Nesta tese, usei a Mata Atlântica e o cachorro para contribuir com o entendimento dos determinantes de invasões e de como usá-los para o mapeamento de risco de invasão. Usando o mesmo modelo de estudo, também investiguei a relevância de impactos sub-letais associados a paisagens de medo criadas por espécies invasoras.

Os resultados ressaltam que a invasão por cachorros é um processo intenso e pervasivo em biomas como a Mata Atlântica, muito desmatados e com alta densidade populacional humana. Também lançam dúvidas sobre o atual entendimento das ameaças às espécies nativas, especialmente às espécies de mamíferos de maior porte. Distúrbios como perda e fragmentação de habitat, considerados como as principais causas de extinção destas espécies (Foley et al., 2005), são também importantes determinantes de invasões e parte significativa dos impactos associados a eles podem ser na realidade mediados pela invasão de cachorros. O mesmo pode acontecer com a pressão de caça, outra ameaça considerada importante para mamíferos (Gonzalez-Suarez & Revilla, 2014) e que é associada à densidade populacional humana - e, portanto, à densidade de cachorros, visto que a pressão de propágulos na forma da densidade de cachorros criados no entorno é também um determinante chave da invasão de remanescentes por cachorros.

A análise dos padrões de atividade de espécies nativas e do cachorro indicou que paisagens de medo criadas por cachorros devem representar um mecanismo importante por trás dos impactos desta espécie invasora comum e amplamente distribuída. Os resultados indicam que esse impacto sub-letal acontece sobre espécies comumente registradas em paisagens fragmentadas, sejam elas diurnas ou noturnas. Por conta disso, é possível que estes impactos sejam mais relevantes e importantes do que impactos letais dos cachorros sobre a fauna nativa.

Do ponto de vista do planejamento de estratégias de conservação que visem minimizar os impactos pervasivos do cachorro, os resultados indicam as áreas da Mata Atlântica onde o risco de invasão é mais alto. Também sugerem que mecanismos de preservação e restauração de florestas são mais relevantes para o controle dessas invasões do que atualmente reconhecido. Além de beneficiar espécies nativas aumentando a conectividade e o tamanho populacional, florestas também podem atenuar os impactos de invasões biológicas. Uma vez que alternativas tradicionais de controle populacional de cachorros, como castração e eutanásia, podem não ser eficientes, já que migrações intermediadas por ação humana (Morters et al., 2014; Villatoro et al., 2016) são um fator chave determinando a dinâmica das populações de cachorros, intervenções de longo prazo com foco em mudanças comportamentais associadas ao manejo dos cachorros por seus tutores, são essenciais para controlar a invasão de remanescentes florestais (Ribeiro, 2020) e minimizar os efeitos das paisagens de medo e impactos sub-letais criados pelos cachorros em paisagens rurais.

REFERÊNCIAS

- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., ... Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *SCIENCE*, *309*(5734), 570–574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>
- Gonzalez-Suarez, M., & Revilla, E. (2014). Generalized Drivers in the Mammalian Endangerment Process. *PLOS ONE*, *9*(2), e90292. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090292>
- Morters, M. K., Mckinley, T. J., Restif, O., Conlan, A. J. K., Cleaveland, S., Hampson, K., ... Wood, J. L. N. (2014). The demography of free-roaming dog populations and applications to disease and population control. *Journal of Applied Ecology*, *51*(4), 1096–1106. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12279>
- Ribeiro, I. T. (2020). Comprometimento ativo e público para evitar a presença de cachorros em fragmentos de Mata Atlântica: teste de um nudge para incentivar comportamentos para a conservação da biodiversidade. (Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil). <https://doi.org/10.11606/D.106.2020.tde-15092020-201533>
- Villatoro, F. J., Sepúlveda, M. A., Stowhas, P., & Silva-Rodríguez, E. A. (2016). Urban dogs in rural areas: Human-mediated movement defines dog populations in southern Chile. *Preventive Veterinary Medicine*, *135*, 59–66. <https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2016.11.004>