

Monitoreo a largo plazo de poblaciones de Ranita de Darwin (*Rhinoderma darwinii*) en la Cordillera de Nahuelbuta. Resultados periodo 2014-2018.

Long-term monitoring of Darwin's frog populations (*Rhinoderma darwinii*) from the Nahuelbuta range. Period 2014-2018

Andrés Valenzuela-Sánchez^{1,2,3*}, Soledad Delgado-Oyarzún¹, Claudio Soto-Azat³

¹ONG Ranita de Darwin, Valdivia & Santiago, Chile

²Instituto de Ciencias Ambientales y Evolutivas, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile

³Centro de Investigación para la Sustentabilidad, Facultad de Ciencias de la Vida, Universidad Andres Bello, Santiago, Chile

Resumen

La ranita de Darwin del Sur (*Rhinoderma darwinii*) es una especie En Peligro endémica del bosque templado austral de Chile y Argentina. Debido a su particular modo reproductivo (i.e., los machos crían los renacuajos dentro del saco vocal durante todo el desarrollo larvario hasta la metamorfosis), esta especie ha sido ampliamente estudiada en campos como la biología del desarrollo. Sin embargo, el conocimiento sobre la ecología poblacional de *R. darwinii* es escaso. Por este motivo, desde 2014 iniciamos un programa de monitoreo a largo plazo en diversas poblaciones de *R. darwinii* a lo largo de su distribución geográfica. En este trabajo presentamos los principales hallazgos de este programa para el periodo 2014-2018 en dos poblaciones cercanas a Contulmo, Cordillera de Nahuelbuta. Nuestros resultados muestran que estas poblaciones locales son relativamente pequeñas (alrededor de 20 individuos) y los individuos presentan una baja probabilidad de sobrevivencia aparente anual (alrededor del 25%). Uno de los factores que pueden explicar la alta mortalidad observada es la enfermedad fúngica conocida como quitridiomycosis. En efecto, los individuos de estas poblaciones infectados con el hongo quitrido tuvieron una probabilidad de sobrevivencia anual cercana a cero. La estructura etaria de estas poblaciones muestra una inusualmente alta proporción de individuos juveniles, lo que sugiere la existencia de compensación demográfica (reclutamiento compensatorio) en respuesta a las altas tasas de mortalidad experimentada por los adultos, un proceso demográfico observado en otras poblaciones de anfibios en respuesta a la quitridiomycosis. La continuidad de este proyecto a largo plazo nos permitirá evaluar de manera más robusta la importancia de esta enfermedad infecciosa y otros factores (e.g., variación climática) sobre la sobrevivencia, fecundidad y dinámica poblacional de *R. darwinii*.

Palabras claves: anfibios, *Batrachochytrium dendrobatidis*, captura-recaptura, conservación, monitoreo

Introducción

La ranita de Darwin del Sur (*Rhinoderma darwinii*) es una especie endémica del bosque

Autor de correspondencia

Andrés Valenzuela-Sánchez, ONG Ranita de Darwin, Río Copiapó 230, Valdivia, Chile.

✉avalenzuela@ranitadedarwin.org

templado austral de Chile y Argentina (Soto-Azat *et al.* 2013a). Esta especie está categorizada como En Peligro de extinción tanto por el Reglamento de Clasificación de Especies (Ministerio del Medioambiente, Chile) como por la Lista Roja de la Unión internacional para la Conservación de la Naturaleza (Soto-Azat *et al.* 2015).

Rhinoderma darwinii es una especie de anfibio

Abstract

The Endangered Southern Darwin's frog (*Rhinoderma darwinii*) is a forest-specialist and fully terrestrial amphibian endemic to the South American temperate forest. Due to its particular reproductive mode (i.e., larvae are brooded in the male's vocal sac until metamorphosis), the biology of this species has been extensively studied in fields such as developmental biology. However, our current knowledge about the population dynamics of *R. darwinii* is scarce. Since 2014 we began a long-term monitoring program at several *R. darwinii* populations across the entire distributional range of this species, including two populations from Contulmo in the Nahuelbuta Range, Chile. In this work we present the main findings concerning these two populations for the period 2014-2018. Our results show that the size of these local populations is small (around 20 individuals), and the apparent annual survival probability of individuals is low (around 25%). One of the factors that could explain the low survival probability is the fungal disease chytridiomycosis. Indeed, *R. darwinii* frogs from these two populations infected with the chytrid fungus have an annual survival probability near to zero. The age structure of these populations was highly biased towards juveniles, which suggest these population can exhibit demographic compensation (compensatory recruitment) in response to the high mortality risk due to this emerging infectious disease. This long-term monitoring program will allow us to test this hypothesis, and to better understand the role that other factors (e.g., climatic variation) might play on the dynamics of *R. darwinii* populations.

Keywords: amphibians, *Batrachochytrium dendrobatidis*, capture-recapture, conservation, monitoring

completamente terrestre, esto significa que no requiere de cuerpos de agua (como pozas o ríos) para completar su ciclo de vida (Crump 2002). Esta especie vive asociada al bosque templado austral y su abundancia es mayor en poblaciones habitando dentro de bosque nativo maduro con una alta complejidad estructural (Valenzuela-Sánchez *et al.* 2019a).

El macho de *R. darwinii* cría a los renacuajos en su saco vocal durante todo el desarrollo larvario, siendo la única especie de anfibio en el mundo con este particular modo reproductivo conocido como neomelia (Goicoechea *et al.* 1986). Los adultos de la especie tienen una alta fidelidad de sitio (Crump 2002; Valenzuela-Sánchez *et al.* 2014), con desplazamientos interanuales que alcanzan tan solo los 3.64 m en promedio (Valenzuela-Sánchez *et al.* 2019b). Los juveniles de la especie son los que realizan los eventos de dispersión, teniendo una capacidad de dispersión muy limitada (la máxima distancia de dispersión anual se estima en alrededor de 150m; Valenzuela-Sánchez *et al.* 2019b), lo que podría limitar la capacidad de esta especie para ajustar su distribución geográfica frente al escenario cambio climático presente y futuro (Uribe-Rivera *et al.* 2017).

Desde el año 2014, en un esfuerzo colaborativo entre la ONG Ranita de Darwin (www.ranitadedarwin.org) y el Centro de Investigación para la Sustentabilidad de la Universidad Andrés Bello, hemos monitoreado dos poblaciones locales *R. darwinii* (distanciadas por ~3 km) ubicadas en la Cordillera de Nahuelbuta. Este estudio se ha llevado a cabo dentro del Monumento Natural Contulmo (MNC) y la Reserva Forestal Contulmo (RFC), dos áreas que son administradas por la Corporación Nacional Forestal (CONAF) de Chile. El objetivo general de este estudio es comprender de mejor manera la dinámica poblacional de esta especie, de forma de proporcionar información clave para su monitoreo, manejo y conservación. En concordancia con este objetivo, en este artículo presentamos los principales hallazgos para el periodo comprendido entre 2014-2018.

Materiales y métodos

Descripción general del estudio

En cada sitio seleccionamos una parcela rectangular dentro del bosque (área de la parcela, MNC = 0.14 ha; RFC = 0.25 ha) conteniendo una población local de *R. darwinii*. En cada parcela, hemos realizado la captura-recaptura de los individuos durante nueve ocasiones primarias de captura (*sensu* Pollock 1982), distribuidas entre marzo de 2014 y diciembre de 2017 (Fig. 1A). Una

ocasión primaria de captura es definida como una visita a terreno, dentro de la cual cada parcela es recorrida por dos investigadores durante 1 hora diaria, durante cuatro días consecutivos, en busca de individuos de *R. darwinii* (Valenzuela-Sánchez *et al.* 2017). Más detalles sobre el método de búsqueda, manejo y muestreo de los animales, y análisis estadísticos de captura-recaptura han sido publicados anteriormente (Valenzuela-Sánchez *et al.* 2017, 2019a).

Durante el periodo de estudio hemos capturado 80 y 92 individuos diferentes en MNC y RFC, respectivamente. Solo 11% y 12% de los individuos capturados en MNC y RFC, respectivamente, han sido recapturados durante una nueva ocasión primaria de captura.

Resultados y Discusión

Número de individuos activos durante cada periodo primario de captura

Utilizando el historial de captura-recaptura de los individuos dentro de una ocasión primaria (*i.e.*, dentro de los 4 días consecutivos de búsqueda) podemos estimar la probabilidad de capturar los individuos activos (*i.e.*, individuos que están disponibles para ser capturados y que no se encuentran, por ejemplo, en hibernación o estivación) durante cada visita a terreno (Fig. 1B). Esto es útil para poder estimar correctamente el número de individuos activos presentes en cada sitio (*i.e.*, abundancia o tamaño poblacional; Kéry & Schaub 2012), ya que, aunque estos animales se encuentren activos, no todos serán encontrados durante nuestra búsqueda (Schmidt 2010).

La probabilidad de captura dentro de cada periodo primario varió ampliamente entre los sitios y a lo largo del tiempo, sin un patrón claro. Por ejemplo, durante marzo de 2014, la probabilidad de captura fue mayor en RFC que en MNC, mientras que en marzo de 2016 ocurrió lo opuesto. Esto sugiere que la probabilidad de encontrar un individuo que se encuentra activo depende de factores sitio-específicos que no serían fáciles de predecir a priori. Por este motivo, no es recomendable utilizar simples conteos de ranas (*i.e.*, no corregidos por probabilidad de captura)

como un indicador de la abundancia de la especie, ya que esto podría llevar a conclusiones erróneas (Valenzuela-Sánchez *et al.* 2019a).

En la Figura 1C mostramos el número estimado de individuos de *R. darwinii* activos en cada sitio durante cada ocasión primaria de captura, los cuales fueron obtenidos tomando en cuenta la probabilidad de detección de los animales utilizando un modelo cerrado de captura-recaptura (Kéry & Schaub 2012). En general, se puede apreciar que el número de individuos activos en cada sitio se ha mantenido relativamente constante a lo largo del estudio. Sin embargo, ambas poblaciones locales de *R. darwinii* son muy pequeñas, rondando alrededor de los 20 individuos activos.

Distribución etaria dentro de cada periodo primario de captura

Además de la abundancia, la estructura etaria es una característica muy importante de las poblaciones (Scheele *et al.* 2016). *Rhinoderma darwinii* es una especie con una estrategia de historia de vida relativamente lenta para su tamaño corporal (Valenzuela-Sánchez *et al.* 2017), esto significa que los individuos normalmente viven varios años (algunos individuos pueden vivir >10 años; A. Valenzuela-Sánchez, datos no publicados) pero tienen una baja fecundidad. Por ejemplo, el tamaño de la ovipostura en esta especie es generalmente menor a 20 huevos (Valenzuela-Sánchez *et al.* 2014). En comparación con otros anfibios, por ejemplo, con las especies del género *Rhinella* (*e.g.*, sapo de rulo) que tienen oviposturas de cientos o miles de huevos, la fecundidad de *R. darwinii* es baja. Esta característica de la especie hace que la sobrevivencia de los adultos sea muy importante para el crecimiento poblacional, ya que mientras más años viva un adulto, más oportunidades tendrá este de reproducirse y mayor será el número de nuevos individuos aportará a la población (Valenzuela-Sánchez *et al.* 2017). Teóricamente, también debería existir una mayor proporción de individuos adultos que de jóvenes en la población. En concordancia con esto, en otras poblaciones de *R. darwinii* fuera de la Cordillera de Nahuelbuta hemos observado que un 70% de los individuos corresponderían a adultos y solo un 30% a juveniles (A. Valenzuela-Sánchez, datos no publicados).

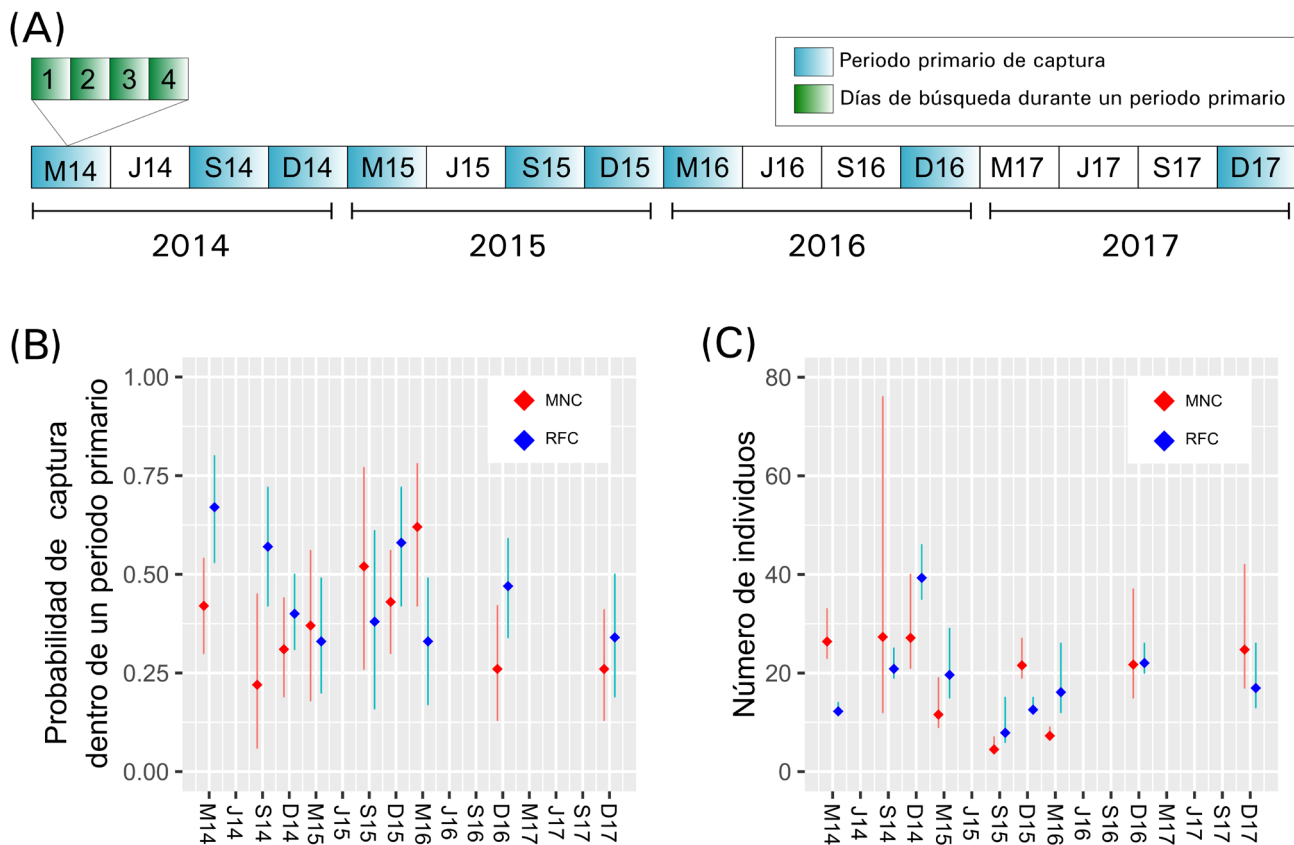


Figura 1. (A) Probabilidad de captura y (B) número de individuos dentro de un periodo primario en dos poblaciones locales de *Rhinoderma darwinii* en el Monumento Natural Contulmo (MNC) y Reserva Forestal Contulmo (RFC), Chile. Las barras representan el intervalo de confianza bayesiano del 95%. Los estimados fueron obtenidos utilizando un modelo de captura-recaptura cerrado (modelo M0) y estadística Bayesiana.

Basados en rasgos reproductivos-morfológicos (e.g., presencia de saco vocal en machos, hembras grávidas) y de comportamiento (*i.e.*, canto), hemos determinado que los individuos de *R. darwinii* de MNC y RFC alcanzan, en promedio, la adultez a los 25 mm de largo hocico-cloaca (LHC). Basados en esta información, nuestros resultados muestran que tanto en MNC como en RFC las poblaciones están compuestas por una muy baja proporción de individuos adultos (Fig. 2&3). En RFC parece existir una distribución de la estructura etaria que consta de solo dos componentes bien delimitados: juveniles de 1 año y adultos de gran tamaño (>30 mm LHC); en esta población detectamos una muy baja proporción de individuos de tamaño intermedio (*i.e.*, adultos de corta edad), lo que sugiere que la sobrevivencia de los juveniles es extremadamente baja y que la mayoría de estos no sobrevive hasta la adultez.

Probabilidad de sobrevivencia de las ranitas de Darwin en MNC y RFC

Nuestros datos de captura-recaptura también permiten la estimación de la probabilidad de sobrevivencia aparente de los individuos entre dos ocasiones primarias de captura utilizando el modelo de captura-recaptura de Cormack-Jolly-Seber (Kéry and Schaub 2012; Lebreton *et al.* 1992). Esta probabilidad de sobrevivencia es estimada en base a la probabilidad de recaptura, la que no debe confundirse con la probabilidad de captura dentro de una ocasión primaria. La probabilidad de recaptura es la probabilidad de volver a encontrar en una ocasión primaria un individuo que fue capturado en la ocasión primaria anterior o en ocasiones primarias previas. De esta forma, esta probabilidad está compuesta por la probabilidad de detectar un individuo dentro de la ocasión primaria y por la probabilidad de que este individuo esté disponible para ser efectivamente

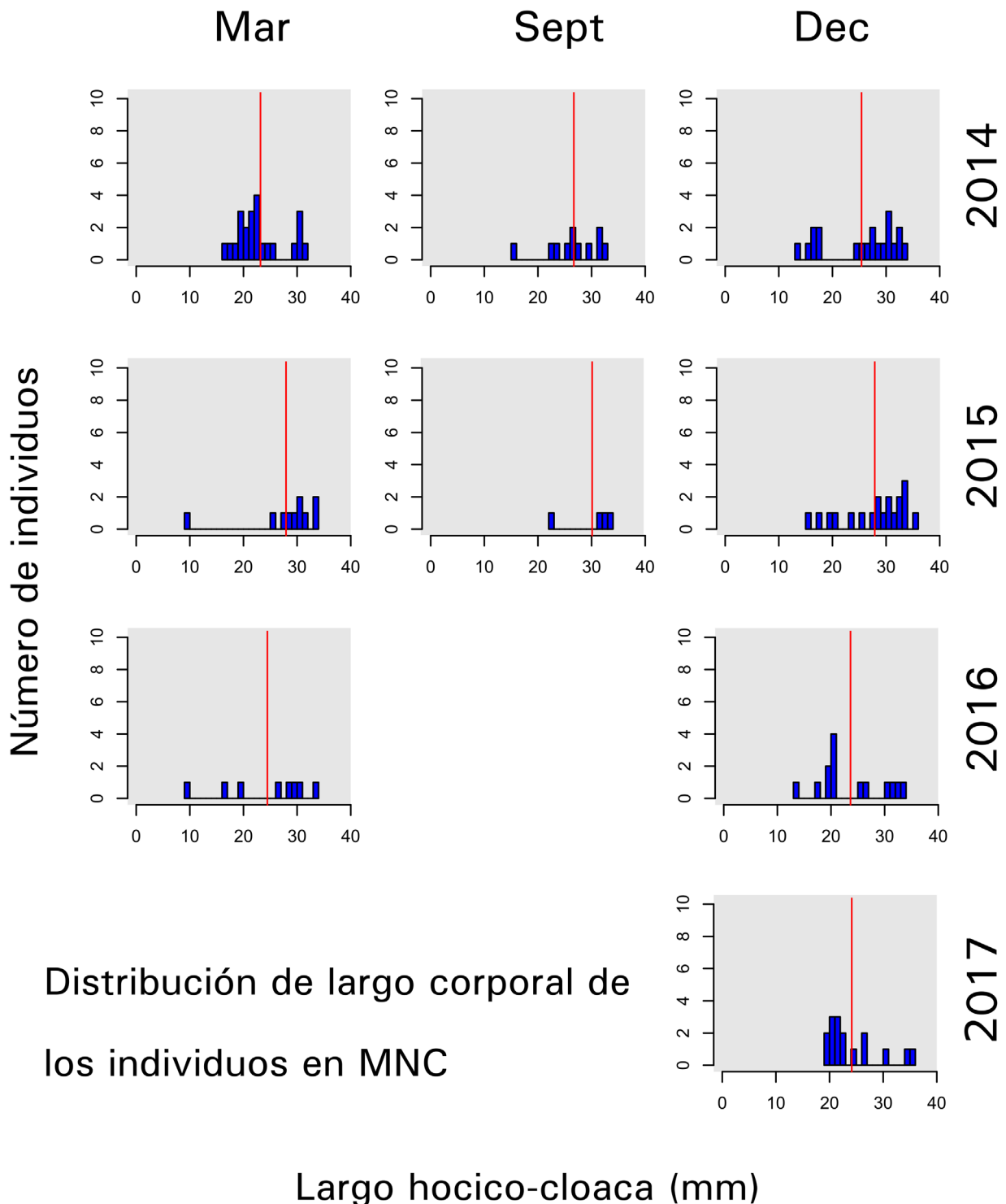


Figura 2. Distribución del largo corporal de individuos de *Rhinoderma darwini* capturados en el Monumento Natural Contulmo (MNC) durante diferentes periodos primarios de captura. La línea roja vertical representa la media.

capturado (*i.e.*, que no haya emigrado a otro sitio o que no se encuentre inactivo hibernando o estivando).

En esta sección, presentamos resultados generales para MNC y RFC, sin distinción de

juveniles y adultos. En Valenzuela-Sánchez *et al.* (2017) hemos descrito que la probabilidad de recaptura y sobrevivencia es similar en MNC y RFC. Por otra parte, la probabilidad de sobrevivencia es ligeramente menor en juveniles que en adultos (Valenzuela-Sánchez *et al.* 2017).

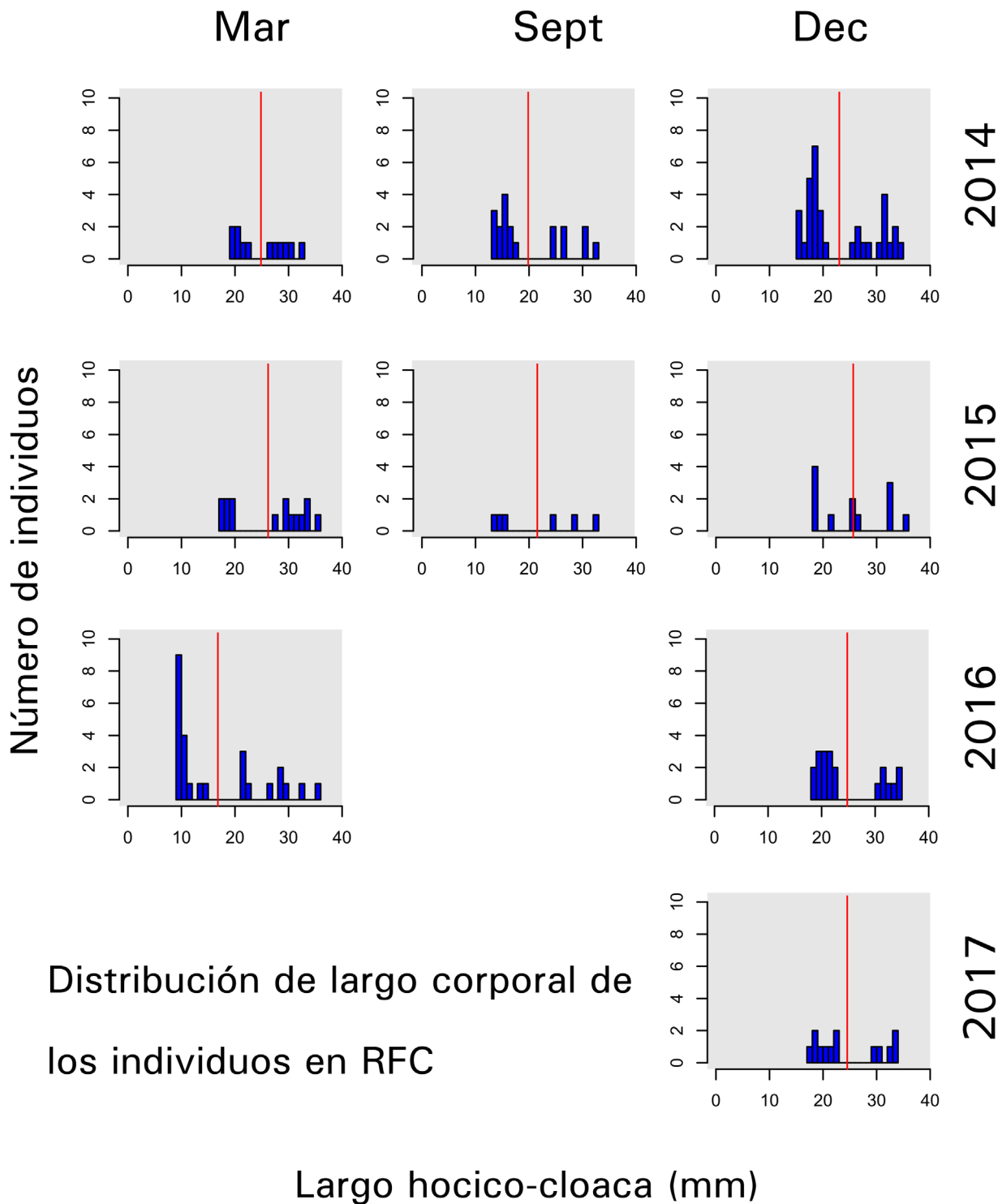


Figura 3. Distribución del largo corporal de individuos de *Rhinoderma darwini* capturados en la Reserva Forestal Contulmo (RFC) durante diferentes periodos primarios de captura. La línea roja vertical representa la media.

El primer aspecto importante es que la probabilidad de recaptura muestra una clara variación temporal (Fig. 4A); esta fue siempre mayor durante diciembre que durante los otros meses del año. Esto sugiere que durante septiembre y marzo una mayor proporción de los individuos de

la población no se encuentran disponibles para ser capturados, probablemente porque se encuentran hibernando o estivando. Esta información es muy útil para mejorar la relación costo-eficiencia durante el monitoreo poblacional. Según nuestros datos, diciembre es la mejor fecha del año para

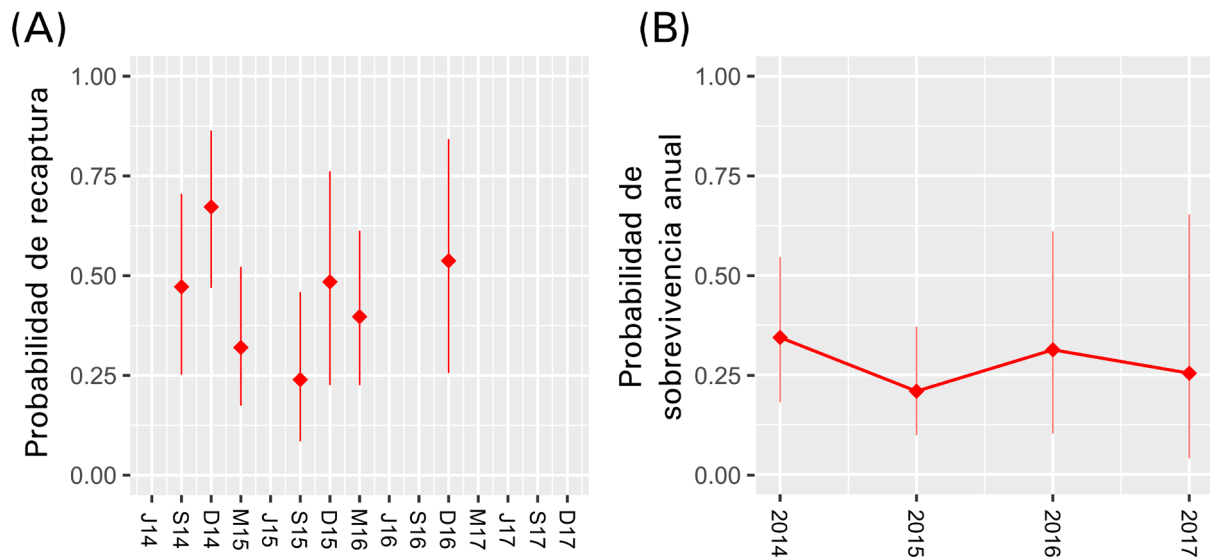


Figura 4. (A) Probabilidad de recaptura y (B) probabilidad de sobrevivencia anual en individuos de *Rhinoderma darwinii* capturados en el Monumento Natural Contulmo (MNC) y Reserva Forestal Contulmo (RFC), Chile. Las barras representan el intervalo de confianza bayesiano del 95%. Los estimados fueron obtenidos utilizando un modelo de captura-recaptura abierto (modelo Cormack-Jolly-Seber) y estadística Bayesiana.

realizar el muestreo de las poblaciones de *R. darwinii* en MNC y RFC, ya que es el momento donde un mayor porcentaje de la población es efectivamente observada. Por este motivo, para hacer un uso eficiente de nuestros recursos, desde 2017 hemos seleccionado solo este periodo del año para continuar con el monitoreo a largo plazo de poblaciones de ranita de Darwin.

La probabilidad de sobrevivencia, expresada aquí en una escala anual, fue relativamente estable a lo largo del periodo de estudio (Fig. 4B), manteniéndose en torno a 0.25. A modo de ejemplo, esta probabilidad de sobrevivencia significa que aproximadamente 1 de cada 20 juveniles alcanzaría la adultez (en promedio 2 años de vida en estas poblaciones) y solo 1 de cada 250 juveniles alcanzaría los 4 años. Esta baja sobrevivencia, que es varias veces menor a la observada en otras poblaciones de la especie (ver Valenzuela-Sánchez *et al.* 2017), explicaría la aparente ausencia de adultos de corta edad en RFC.

Factores que afectan la sobrevivencia de las ranitas de Darwin en MNC y RFC: quitridiomycosis

La quitridiomycosis es una enfermedad fúngica de la piel de los anfibios causada por

el hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* y *B. salamandrivorans* (Scheele *et al.* 2019). En Chile, el hongo *B. dendrobatidis* está presente a lo largo de todo el país. Las cepas o variedades de este hongo que hemos podido aislar desde Chile, indican que en nuestro país se encuentra presente el linaje pandémico global, un grupo del hongo que sería altamente virulento (Valenzuela-Sánchez *et al.* 2018). Este linaje del hongo surgió durante el siglo XX en el este de Asia y desde esa época, asistido por la actividad humana, se ha dispersado a lo largo de todo el mundo, incluido Chile (O’hanlon *et al.* 2018).

En base a un análisis de animales de museo, Soto-Azat *et al.* (2013b) proveen evidencia de que *B. dendrobatidis* podría haber sido introducido a nuestro país alrededor de 1970, una sugerencia reafirmada por el análisis genómico de las cepas presentes en Chile (Valenzuela-Sánchez *et al.* 2018). Esta fecha es coincidente con la desaparición de la ranita de Darwin del Norte (*R. rufum*) y con el inicio de la extinción local de varias poblaciones locales de *R. darwinii*. Los individuos de *R. darwinii* pueden desarrollar la quitridiomycosis, como lo demuestran hallazgos histológicos de animales con signos de la enfermedad capturados en vida silvestre (Soto-Azat *et al.* 2013b).

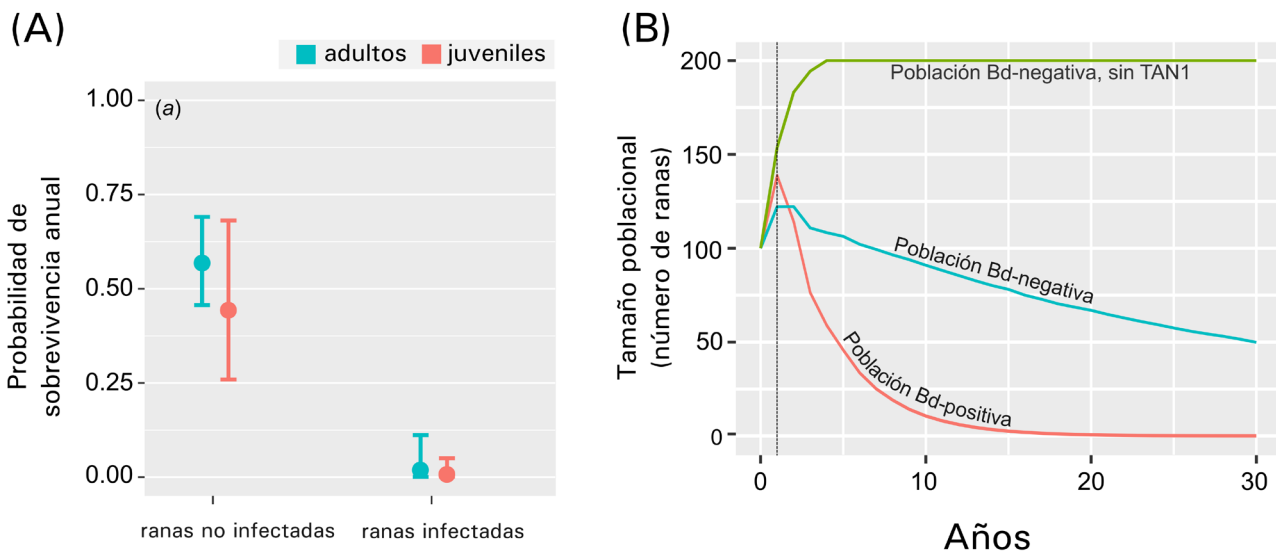


Figura 5. (A) Probabilidad de supervivencia anual en individuos de *Rhinoderma darwinii* infectados y no infectados con el hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd; causante de la quitridiomycosis de los anfibios) capturados en poblaciones silvestres en el sur de Chile. En (B) se muestran predicciones del tamaño de poblaciones con (rojo) y sin el hongo (celeste y verde). Modificado de Valenzuela-Sánchez *et al.* (2017).

Nuestros hallazgos muestran que los individuos de RFC y MNC infectados con el hongo *B. dendrobatidis* (a.k.a., hongo quitrido) tienen una probabilidad de sobrevivir que es cercana a cero (Fig. 5A). De esta forma, la presencia de la quitridiomycosis podría explicar la baja probabilidad de supervivencia promedio observada en estas poblaciones.

Modelos predictivos poblacionales indican que esta disminución en la probabilidad de supervivencia podría llevar a la extinción local de poblaciones de la especie en el mediano a largo plazo (>10 años luego de la introducción del hongo; Fig. 5B). Sin embargo, el gran número de juveniles en las poblaciones de MNC y RFC sugieren que podría existir algún nivel de compensación demográfica mediante un aumento en la fecundidad en los individuos presentes en estas poblaciones. Este tipo de respuesta que puede llevar a un reclutamiento compensatorio ha permitido la permanencia de otras poblaciones de anfibios en el mundo afectados por la quitridiomycosis (e.g., Muths *et al.* 2011; Lampo *et al.* 2017). La continuación de nuestro programa de monitoreo a largo plazo en estas y otras poblaciones de *R. darwinii* nos permitirán evaluar de manera más robusta esta hipótesis.

Conclusiones

Este programa ha permitido generar información clave para el monitoreo, manejo y conservación de *R. darwinii* en dos áreas protegidas de la Cordillera de Nahuelbuta y otras zonas del bosque templado austral. Nuestros resultados indican que durante diciembre-enero sería la mejor fecha del año para llevar a cabo el monitoreo de poblaciones de *R. darwinii* en la zona de Contulmo, Cordillera de Nahuelbuta.

En comparación con las diferentes poblaciones de *R. darwinii* que hemos monitoreado a lo largo de Chile, las ubicadas en la Cordillera de Nahuelbuta presentan un alto riesgo de extinción. La baja probabilidad de supervivencia, pequeños tamaños poblacionales y la estructura etaria de las poblaciones indican la existencia de altas tasas de mortalidad (probablemente mucho más altas que las naturales) en los individuos de *R. darwinii* en esta zona geográfica. La evidencia existente sugiere que la quitridiomycosis podría ser un factor importante detrás de esta situación. Preocupantemente, la prevalencia de esta enfermedad es mayor en poblaciones de *R. darwinii* ubicadas en la Cordillera de Nahuelbuta que en otras poblaciones de *R. darwinii* a lo largo de Chile (Soto-Azat *et al.* 2013b; Valenzuela-Sánchez *et al.* 2017). Es probable que los adultos en RFC y MNC estén tratando de compensar

la baja probabilidad de sobrevivencia mediante un aumento en la fecundidad (plasticidad en rasgos de historia de vida) que podría llevar a un reclutamiento compensatorio y a la permanencia de las poblaciones de *R. darwinii* incluso en presencia de la quitridiomycosis; esta hipótesis debe ser evaluada empíricamente para una mejor comprensión de los efectos de esta enfermedad infecciosa en *R. darwinii*.

Finalmente, esperamos que la continuidad de este programa de monitoreo a largo plazo permita determinar el papel que juegan otros factores (e.g. variaciones climáticas) sobre la dinámica poblacional de *R. darwinii*. Sin embargo, también argumentamos que la evidencia disponible sugiere que la quitridiomycosis es una amenaza importante para las poblaciones de *R. darwinii*. Por lo tanto, proponemos que es el momento indicado para comenzar el manejo de esta enfermedad infecciosa en poblaciones silvestres de esta especie en la Cordillera de Nahuelbuta y otros lugares dentro de su distribución, con la finalidad de asegurar la persistencia de estas poblaciones en el largo plazo. Aún existen diversos aspectos claves de la dinámica poblacional de esta especie, y de su interacción con *B. dendrobatidis*, que necesitan ser comprendidos de mejor manera; la utilización de experimentos observacionales y manipulativos en un esquema de manejo adaptativo (Nichols *et al.* 2015) parecen ser la mejor solución para lidiar con las incertezas existentes y para proporcionar una solución eficiente al problema. El proyecto EMERGE (<https://www.ranitadedarwin.org/emerge>) es un primer paso en esta dirección.

Agradecimientos

La captura y manipulación de animales se realizó mediante lo estipulado en los permisos 5666/2013, 230/2015, 212/2016 y 1695/2018 del Servicio Agrícola y Ganadero de Chile. Este proyecto fue posible gracias a las autorizaciones N°026/2013, N°11/2015 IX (y su ampliación), N°12/2016 IX y N°04/2018 IX otorgados por CONAF a los investigadores de este proyecto. Estamos particularmente agradecidos con los guardaparques del MNC, liderados por el Sr. Juan Carlos Correa, por su crucial apoyo durante el desarrollo de este proyecto. Estamos muy agradecidos también con

el Sr. Marcelo Saavedra, Sr. Rodrigo Valdés y Sr. Mauricio Pedraza por su importante apoyo durante este proyecto.

Referencias

- Crump ML (2002) Natural history of Darwin's frog, *Rhinoderma darwinii*. Herpetological Natural History 9: 21–30.
- Goicoechea, O., Garrido, O. & Jorquera, B. (1986). Evidence for a trophic paternal-larval relationship in the frog *Rhinoderma darwinii*. Journal of Herpetology. 20, 168–178.
- Kéry M, Schaub M (2012) Bayesian population analysis using WinBUGS. A hierarchical perspective. Academic Press, Waltham, USA.
- Lampo M, Señaris C, García CZ (2017) Population dynamics of the critically endangered toad *Atelopus cruciger* and the fungal disease chytridiomycosis. PLoS ONE 12: e0179007.
- Lebreton J-D, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies. Ecological Monographs 62: 67–118.
- Muths E, Scherer RD, Pilliod DS (2011) Compensatory effects of recruitment and survival when amphibian populations are perturbed by disease. Journal of Applied Ecology 48: 873–879.
- Nichols JD, Johnson FA, Williams BK, Boomer GS (2015) On formally integrating science and policy: walking the walk. Journal of Applied Ecology 52: 539–543
- O'Hanlon SJ, Rieux A, Farrer RA, Rosa GM, Waldman B, Bataille A, ... Fisher MC (2018) Recent Asian origin of chytrid fungi causing global amphibian declines. Science 360: 621–627.
- Pollock KH (1982) A Capture-Recapture Design Robust to Unequal Probability of Capture. Journal of Wildlife Management 46: 752–757.
- Scheele BC, Hunter DA, Banks SC, Pierson JC, Skerratt LF, Webb R, Driscoll DA (2016) High adult mortality in disease-challenged frog populations increases vulnerability to drought. Journal of Animal Ecology 85: 1453–1460.
- Scheele BC, Pasmans F, Skerratt LF, Berger L, Martel A, Beukema W, ... Canessa S (2019). Amphibian fungal panzootic causes catastrophic and ongoing loss of biodiversity. Science 363:

- 1459–1463.
- Schmidt BR (2010) Estimating the impact of disease in species threatened by amphibian chytrid fungus: Comment on Murray *et al.* Conservation Biology 24: 897–899.
- Soto-Azat C, Valenzuela-Sánchez A, Collen B, Rowcliffe MC, Veloso A, Cunningham AA (2013a) The population decline and extinction of Darwin's frogs. PLoS ONE 8: e66957.
- Soto-Azat C, Valenzuela-Sánchez A, Clarke BT, Busse K, Ortiz JC, Barrientos C, Cunningham AA (2013b) Is chytridiomycosis driving Darwin's frogs to extinction? PLoS ONE 8: e79862.
- Soto-Azat C, Valenzuela-Sánchez A, Ortiz JC, Díaz-Páez H, Castro C, Charrier A, Correa C, Cuevas C, Lobos G, Mendez MA, Penna M, Peñafiel-Ricaurte A, Rabanal F, Vélez-R CM, Vidal MA, Angulo A (2015) ASG Chile leads update of the extinction risk of Chilean amphibians for the IUCN red list of threatened species. FrogLog 23: 6–7.
- Uribe-Rivera DE, Soto-Azat C, Valenzuela-Sánchez A, Bizama G, Simonetti JA, Pliscoff P (2017) Dispersal and extrapolation on the accuracy of temporal predictions from distribution models for the Darwin's frog. Ecological Applications 27: 1633–1645.
- Valenzuela-Sánchez A, Cayuela H, Schmidt BR, S, Cunningham AA, Soto-Azat C (2019b) Slow natal dispersal across a homogeneous landscape suggests the use of mixed movement behaviours during dispersal in the Darwin's frog. Animal Behaviour 150: 77–86.
- Valenzuela-Sánchez A, Harding G, Cunningham AA, Chirgwin C, Soto-Azat C (2014) Home range and social analyses in a mouth brooding frog: Testing the co-existence of paternal care and male territoriality. Journal of Zoology 294: 215–223.
- Valenzuela-Sánchez A, O'Hanlon SJ, Alvarado-Rybak M, Uribe-Rivera DE, Cunningham AA, Fisher MC, Soto-Azat C (2018) Genomic epidemiology of the emerging pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* from native and invasive amphibian species in Chile. Transboundary and Emerging Diseases 65: 309–314.
- Valenzuela-Sánchez A, Schmidt BR, Pérez C, Altamirano T, Toledo V, Pérez I, Teiller S, Cunningham AA, Soto-Azat C (2019a) Assessing habitat quality when forest attributes have opposing effects on abundance and detectability: A case study on Darwin's frogs. Forest Ecology and Management 432: 942–948.
- Valenzuela-Sánchez A, Schmidt BR, Uribe-Rivera DE, Costas F, Cunningham AA, Soto-Azat C (2017) Cryptic disease-induced mortality may cause host extinction in an apparently stable host–parasite system. Proceedings of the Royal Society B 284: 20171176.