



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA E ZOOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

André Ambrozio de Assis

**ATRATIVIDADE DA VOCALIZAÇÃO DE ESPÉCIES DE ANUROS PARA
CORETHRELLA SPP. (DIPTERA) NO SUL DO BRASIL**

Florianópolis
2014

André Ambrozio de Assis

**ATRATIVIDADE DA VOCALIZAÇÃO DE ESPÉCIES DE ANUROS PARA
CORETHRELLA SPP. (DIPTERA) NO SUL DO BRASIL**

Dissertação submetida ao
Programa de Pós-Graduação em
Ecologia da Universidade Federal
de Santa Catarina para a obtenção
do grau de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Benedito
Cortês Lopes
Coorientador: Prof. Dr. Selvino
Neckel de Oliveira

Florianópolis
2014

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Ambrozio de Assis, André

Atratividade da vocalização de espécies de anuros para
Corethrella spp. (Diptera) no Sul do Brasil / André
Ambrozio de Assis ; orientador, Benedito Cortês Lopes ;
coorientador, Selvino Neckel de Oliveira. - Florianópolis,
SC, 2014.

82 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa
Catarina, Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-
Graduação em Ecologia.

Inclui referências

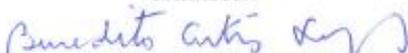
1. Ecologia. 2. Amphibia. 3. Corethrellidae. 4.
Fonotaxia. 5. Parasitismo. I. Lopes, Benedito Cortês. II.
Neckel de Oliveira, Selvino. III. Universidade Federal de
Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em Ecologia. IV.
Título.

"Atratividade da vocalização de espécies de anuros para *Corethrella* spp.
(Diptera) no Sul do Brasil"
por

André Ambrozio De Assis

Dissertação julgada e aprovada em sua forma final pelos membros titulares da Banca Examinadora (Port. 08/PPGECO/2014) do Programa de Pós-Graduação em Ecologia - UFSC, composta pelos doutores:

Orientador:



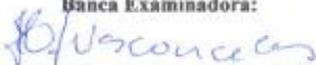
Dr(a) Benedito Cortés Lopes (ECZ/CCB/UFSC)

Coorientador:



Dr(a) Selvino Neckel de Oliveira (ECZ/CCB/UFSC)

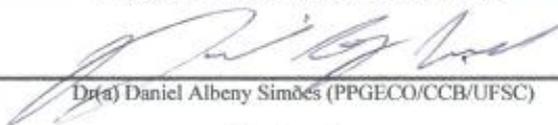
Banca Examinadora:



Dr(a) Heraldo Luis de Vasconcelos (Instituto de Biologia/UFU)



Dr(a) Luiz Carlos de Pinho (ECZ/CCB/UFSC)



Dr(a) Daniel Albeny Simões (PPGECO/CCB/UFSC)

Coordenadora:



Prof. Dra. Natalia Hanazaki
Coordenadora do Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Florianópolis, 21 de março de 2014.

AGRADECIMENTOS

À minha família, por sempre me apoiar, mesmo sem entender direito o que eu faço. Às vezes nem eu entendo! Vocês são demais.

Ao meu orientador, Benê, por aceitar me orientar, por estar sempre disponível e pelo auxílio no trabalho. Ao Selva, meu coorientador, pela ideia do trabalho, discussões, apoio (mesmo do seu jeito não-ortodoxo), oportunidades e confiança.

Ao Plaza Caldas da Imperatriz Resort & Spa, pelo auxílio logístico, fundamental na execução deste trabalho. Ao biólogo Fernando Brüggeman, por fazer essa parceria possível, e pelas conversas e ensinamentos sobre esse lugar incrível chamado Tabuleiro.

À Coral Angri e Mi Wachlevski por fornecerem alguns dos cantos utilizados neste trabalho. Ao Luiz Pinho e ao xará André Amaral, pela identificação das mosquinhas minúsculas. Ao Gustavo pela ajuda essencial nas análises estatísticas.

À Carol, Lhaura, Vinícios, Negão, Doug, Fefo e Eike pela ajuda em campo. Minhas costas agradecem profundamente!

Aos amigos do Laboratório de Ecologia de Anfíbios e Répteis, Carol, Kika, Barr, Coral, Negão, Coala, Doug, Lhaura e Vitão, pela parceria, conversas, campos, risadas e cafés, muitos cafés. Também ao Luís Felipe, gaúcho gente-bona, pelo grande aprendizado pelos campos afora.

Aos amigos da Bio-UFSC, da Molusco e da vida, vocês sabem quem são. Pelos bares, conversas, discussões, horas felizes e tudo mais. Ao pessoal do Curso de Campo Ecologia do Pantanal, foi um mês inesquecível.

À Carol, por me aguentar sempre, e, principalmente na finaleira do trabalho.

À Fundação do Meio Ambiente de Santa Catarina (FATMA) por autorizar este trabalho.

Admiranda tibi levium spectacula rerum.

(August Rösel von Rosenhof, 1758)

These foul and loathsome animals... are abhorrent because of their cold body, pale color, cartilaginous skeleton, filthy skin, fierce aspect, calculating eye, offensive smell, harsh voice, squalid habitation, and terrible venom; and so their creator has not exerted his powers to make many of them.

(Carolus Linnaeus, 1758)

RESUMO

A alteração das interações ecológicas representa um aspecto fundamental e comumente negligenciado da modificação antrópica de habitats naturais. Neste estudo investigamos experimentalmente o efeito da alteração da floresta sobre interação parasítica entre mosquitos do gênero *Corethrella* e anfíbios anuros em uma área de floresta atlântica no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, sul do Brasil. Durante o ano de 2013 realizamos dois experimentos com armadilhas tipo CDC, onde a fonte de luz foi substituída por um aparelho de som com a vocalização de seis espécies de anuros. O primeiro experimento consistiu em distribuir sistematicamente armadilhas em áreas de mata primária e secundária; no segundo, as armadilhas foram dispostas em duas alturas na mata secundária, no chão e a 2m. Capturamos quatro vezes mais coretreleídeos na mata secundária do que na primária, porém a riqueza e a composição foram similares entre os dois habitats. A maior abundância e menor especialização de *Corethrella* na mata secundária mostra que, para anfíbios, a alteração de seu ambiente natural pode trazer efeitos adversos, como aumento do parasitismo. Não encontramos diferença significativa na abundância, riqueza e composição entre as duas alturas das armadilhas na mata secundária, indicando que o micro-habitat de vocalização do anuro não influencia na interação parasítica. Nossos resultados mostram que áreas secundárias, comparadas com áreas preservadas, mantêm a diversidade e maior abundância de *Corethrella*, o que pode trazer impactos negativos para a anurofauna que persiste em tais áreas.

Palavras-chave: Amphibia; Corethrellidae; Fonotaxia; Mata Atlântica; Parasitismo

ABSTRACT

Call attractiveness of anuran species for *Corethrella* spp. (Diptera) in Southern Brazil. The alteration of ecological interactions is a fundamental and often overlooked aspect of anthropogenic modification of natural habitats. We experimentally investigated the effect of forest disturbance in the parasitic interaction between midges of the genus *Corethrella* and anuran amphibians in an area of Atlantic Rainforest in the Serra do Tabuleiro State Park, Southern Brazil. During 2013 we conducted two experiments with CDC traps, where the light source was replaced by a stereo with the vocalizations of six species of anurans. In the first experiment, traps were systematically distributed in areas of primary and secondary forest; in the second, the traps were placed in two heights in the secondary forest, at ground level and 2m high. We captured four times more corethrellids in the secondary forest than in the primary, but the richness and species composition were similar between the two habitats. The highest abundance and lower specialization of *Corethrella* in the secondary forest shows that for anurans, altering their natural environment may have adverse effects, such as increased parasitism. We found no significant difference in the abundance, richness and composition between the two heights of the traps in the secondary forest, indicating that the micro-habitat of the anuran vocalization does not influence the parasitic interaction. Our results show that secondary areas, when compared to primary, maintain the diversity and a greater abundance of *Corethrella*, which can have negative impacts on the anuran fauna that persists in such areas.

Key-words: Amphibia; Atlantic Rainforest; Corethrellidae; Parasitism; Phonotaxis

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	17
Figura I	20
RESUMO	23
INTRODUÇÃO	25
MATERIAIS E MÉTODOS	27
Área de estudo	27
Desenho experimental	27
Habitat e especificidade.....	28
Hábito	28
Variáveis Ambientais	29
Análise de dados.....	29
RESULTADOS	31
Habitat e especificidade.....	31
Variáveis ambientais	32
Hábito	33
Redes de interações	33
Vocalizações.....	33
DISCUSSÃO.....	35
CONSIDERAÇÕES FINAIS	43
CONCLUSÃO GERAL	45
AGRADECIMENTOS	47
REFERÊNCIAS	49
TABELAS	59
Tabela 1.....	59

Tabela 2.	60
Tabela 3.	61
LEGENDAS DAS FIGURAS	63
FIGURAS	65
Figura 1.....	65
Figura 2.....	66
Figura 3.....	66
Figura 4.....	68
Figura 5.....	69
Figura 6.....	70
Figura 7.....	71
Figura 8.....	72
Figura 9.....	73
Figura 10.....	74
Figura 11.....	75
Figura 12.....	76
Figura 13.....	77
ANEXOS.....	79
Anexo 1.	79
Anexo 2.	80
Anexo 3.	81
Anexo 4.	82

INTRODUÇÃO GERAL

O parasitismo pode ser considerado uma associação ecológica entre espécies, onde uma, o parasito, vive sobre ou dentro do corpo de outro, o hospedeiro (Anderson e May 1978; Krasnov et al. 2006a, 2006b). O parasito pode permanecer a maior parte de sua vida em associação com uma ou várias espécies de hospedeiros, ou ter apenas períodos curtos de contato, adotando um modo de vida livre durante a maior parte de seu desenvolvimento (Anderson e May 1978). Durante sua fase de vida parasítica, o organismo depende do hospedeiro para síntese de um ou mais nutrientes essenciais para seu próprio metabolismo. Tal relação normalmente é tida como obrigatória para o parasito e espoliativa para o hospedeiro (Anderson e May 1978; Lafferty e Kuris 1999).

Inúmeros fatores extrínsecos e intrínsecos afetam a preferência de um parasito pelos seus hospedeiros. Fatores inerentes são determinados pela fisiologia do parasito e por seleção genética, a qual é controlada por vantagens adaptativas que resultam de parasitar determinadas espécies (Poulin 1995; Krasnov et al. 2006a; Takken e Verhulst 2012). A preferência por hospedeiros, apesar de ter uma base genética, é caracterizada por uma alta plasticidade mediada pela densidade das espécies destes, que, pela sua abundância, se tornam uma fonte de nutrientes acessível (Krasnov et al. 2006b; Takken e Verhulst 2012). A associação entre parasitos hematófagos de vida livre e seus hospedeiros frequentemente são breves e sem especificidade, contudo o impacto em ambas as populações é significativo (Edman e Scott 1987; Lafferty e Kuris 1999).

Dentre os grupos de animais, o parasitismo é mais comum entre os insetos, tendo evoluído em diversas linhagens (Anderson e May 1978). Normalmente, apenas um dos estágios de vida do inseto, adulto ou juvenil, é o parasito. Dessa forma, os diferentes estágios de vida destes insetos exploram recursos alimentares e habitats distintos, estratégia que torna essas espécies mais competitivas. Dentro da ordem Diptera existem famílias inteiras que se alimentam do sangue de vertebrados, e em muitos casos apenas a fêmea realiza repasto sanguíneo, o que é necessário para a produção dos ovos (Anderson e May 1978; Bowen 1991). Dípteros hematófagos utilizam, em sua maioria, estímulos químicos e/ou visuais para encontrar seus hospedeiros, e, menos comumente, estímulos sonoros (Bowen 1991).

Neste contexto, a interceptação de sinais acústicos consiste na extração de informações do emissor por receptores não intencionados

(*eavesdropping*), que comumente são predadores ou parasitos (Ryan 1986; Burk 1988; Zuk e Kolluru 1998; Bernal et al. 2006, 2007a). Estes utilizam tais sinais para identificar e localizar suas presas e hospedeiros. Ao utilizar sinais sexuais alheios, como o canto de anfíbios anuros, parasitos e predadores impõem pressão seletiva nos emissores, a qual costuma ser contrária à seleção sexual. Existem reações de defesa para evitar tal interceptação (Zuk e Kolluru 1998; Bernal et al. 2007b), sendo que uma delas é o silêncio, ou seja, a falta de um comportamento, que pode influenciar no sucesso reprodutivo do hospedeiro (Burk 1988; Zuk et al. 1996; Dapper et al. 2011). Além disso, considerando que, para os hospedeiros, a hematofagia pode causar irritação, dor, perda de sangue considerável, infecção secundária, doenças e até mesmo morte, estes apresentam diversos comportamentos de defesa física, os quais afugentar ou inibir e até resultar na morte do parasito (Edman e Kale II 1971; Waage e Nondo 1982; Edman e Scott 1987).

Anfíbios anuros estão entre os vertebrados mais sonoros (Gerhardt e Bee 2007; Ryan 2009). Os repertórios vocais de anuros podem ser divididos em diversos tipos funcionais de cantos, como de anúncio, de corte, agressivo, de soltura e de agonia (Duellman e Trueb 1994; Wilczynski e Chu 2001; Wells 2007; Ryan 2009). Embora várias espécies de anuros tenham cantos simples, outras tantas produzem sinais acústicos complexos. Sua comunicação é moldada tanto pelo ambiente externo quanto pelas consequências evolutivas de mandar e receber sinais, que envolvem fatores como competição e pressão sexual, gasto energético e receptores indesejados (Burk 1988; Gerhardt e Bee 2007).

Por serem abundantes e funcionalmente importantes em inúmeros habitats, tanto terrestres quanto aquáticos, em regiões tropicais, subtropicais e temperadas, os anfíbios anuros constituem elementos vitais da biota do planeta (Duellman e Trueb 1994). Devido à sua importância ecológica, os anfíbios ocupam as mais diversas posições na cadeia trófica, desde presas e hospedeiros a predadores (Duellman e Trueb 1994). No Brasil, para a Mata Atlântica já foram descritas 529 espécies de anfíbios anuros (Frost 2013; Haddad et al. 2013), sendo que, para o Estado de Santa Catarina, foram registradas 110 espécies de anuros pertencentes a 12 famílias (Lucas 2008).

Além disso, anfíbios anuros possuem uma grande diversidade de formas, tamanhos e especializações. Isso se reflete em sua morfologia e biologia, como o hábito de vida – arborícola, terrícola, fossorial ou aquático (Duellman e Trueb 1994). Muitas espécies utilizam ambientes diferentes para a reprodução, em geral corpos d'água, podendo ficar em sua borda, na vegetação ciliar ou emergente

ou parcialmente submersos (Duellman e Trueb 1994; Bertoluci e Rodrigues 2002; Haddad et al. 2013).

Por sua vez, os mosquitos da família Corethrellidae (Diptera), com seu único gênero *Corethrella*, têm por característica notável fêmeas adultas que se alimentam de sangue de anfíbios anuros (Figura I). Essa família possui mais de 100 espécies que ocorrem em regiões tropicais e subtropicais (Borkent 2008; Borkent e Grafe 2012), suas larvas são importantes predadoras em ambientes aquáticos restritos, como bromélias, poças e ambientes hiporréicos, enquanto as fêmeas adultas precisam realizar repasto sanguíneo para maturar seus ovários. Contudo, as fêmeas não são atraídas por CO₂, como ocorre com outras famílias de dípteros, mas sim pelas vocalizações emitidas pelos machos de anfíbios anuros (fonotaxia) (McKeever 1977; McKeever e Hartberg 1980; Borkent 2008). Assim, apenas anuros machos são picados por mosquitos *Corethrella* do sexo feminino (McKeever 1977; McKeever e French 1991; Borkent 1993, 2008; Bernal et al. 2006) como visto em estudos feitos na América do Norte e Central (McKeever 1977; McKeever e French 1991, Bernal et al. 2006, 2007; Camp 2006; Borkent 2008; Silva et al. 2013) e na Ásia (Grafe et al. 2008, Borkent e Grafe 2013). Os machos de *Corethrella*, por sua vez, não possuem aparelho bucal especializado para hematofagia (McKeever e French 1991; Borkent 1993, 2008; McKeever e French 2000; Bernal et al. 2006; Grafe et al. 2008; Borkent e Grafe 2012).

Ao realizar repasto sanguíneo, algumas espécies de *Corethrella* veiculam protozoários, tais como tripanossomatídeos (Johnson et al. 1993; McKeever e French 2000). Evidências fósseis, cladísticas e morfológicas corroboram a hipótese que as fêmeas desse gênero se alimentam apenas do sangue de anuros, estando então intimamente ligadas aos seus hospedeiros (McKeever e French 1991; Borkent e Szadziewski 1992; Borkent 1993, 2008; McKeever e French 2000; Gilka e Szadziewski 2009). Por isso, acredita-se que *Corethrella*, anfíbios anuros e *Trypanosoma* possuem uma relação de coevolução antiga, possivelmente desde o início do Cretáceo (cerca de 60 milhões de anos atrás, antes da irradiação dos mamíferos) (Borkent e Szadziewski 1992; Borkent 2008).

A especificidade entre *Corethrella* e anuros, aparentemente, é baixa, tendo em vista que a distribuição entre as espécies pertencentes aos grupos não são congruentes e as espécies de *Corethrella*, em geral, são atraídas pelo canto de diferentes espécies de anuros (Borkent 2008).



Figura I – Macho do anuro *Bokermannohyla hylax* (Heyer, 1985) sendo parasitado por *Corethrella pillosa* Lane. Note o díptero realizando repasto sanguíneo em um disco adesivo do membro anterior esquerdo do anfíbio (círculo vermelho).

O Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PEST, Figura 1) apresenta uma grande diversidade de ambientes do bioma Mata Atlântica, incluindo formações pioneiras com influência marinha (restingas) e flúvio-marinha (manguezais), floresta ombrófila densa (manguezais e restingas), floresta ombrófila mista e estepe gramíneo-lenhosa (Klein 1981; FATMA 2012).

O PEST tem uma área de 84.000 hectares, e é a maior Unidade de Conservação de proteção integral do estado de Santa Catarina, sul do Brasil. Localizado na região leste do estado (entre as latitudes 27°41'09"S e 28°12'42"S, e entre as longitudes 48°49'20"O e 48°25'08"O) possui desde áreas em estado inicial de regeneração a áreas pristinas, ambas fundamentais para a manutenção da biodiversidade (Brüggeman 2012; FATMA 2012).

Este estudo tem como objetivo principal investigar a influência do habitat, do hospedeiro e da especificidade na interação parasítica entre mosquitos do gênero *Corethrella* e anfíbios anuros em uma área de floresta atlântica no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, Sul do Brasil. O trabalho está formatado de acordo com as normas do periódico que temos em vista para publicação do artigo.

**EFEITO DA ALTERAÇÃO DA FLORESTA SOBRE A INTERAÇÃO
PARASÍTICA ENTRE *CORETHRELLA* SPP.(DIPTERA) E ANFÍBIOS
ANUROS NO SUL DO BRASIL**

André Ambrozio-Assis^{1*}, Benedito Cortês Lopes^{1,2}, Selvino Neckel-Oliveira²

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Departamento de Ecologia e Zoologia, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, SC, Brasil

² Departamento de Ecologia e Zoologia, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, SC, Brasil

* Autor para correspondência: andreambrozio@gmail.com;
+554888193392

RESUMO

A alteração das interações ecológicas representa um aspecto fundamental e comumente negligenciado da modificação antrópica de habitats naturais. Neste estudo investigamos experimentalmente o efeito da alteração da floresta sobre interação parasítica entre mosquitos do gênero *Corethrella* e anfíbios anuros em uma área de floresta atlântica no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, sul do Brasil. Durante o ano de 2013 realizamos dois experimentos com armadilhas tipo CDC, onde a fonte de luz foi substituída por um aparelho de som com a vocalização de seis espécies de anuros. O primeiro experimento consistiu em distribuir sistematicamente armadilhas em áreas de mata primária e secundária; no segundo, as armadilhas foram dispostas em duas alturas na mata secundária, no chão e a 2m. Capturamos quatro vezes mais coretrelídeos na mata secundária do que na primária, porém a riqueza e a composição foram similares entre os dois habitats. A maior abundância e menor especialização de *Corethrella* na mata secundária mostra que, para anfíbios, a alteração de seu ambiente natural pode trazer efeitos adversos, como aumento do parasitismo. Não encontramos diferença significativa na abundância, riqueza e composição entre as duas alturas das armadilhas na mata secundária, indicando que o micro-habitat de vocalização do anuro não influencia na interação parasítica. Nossos resultados mostram que áreas secundárias, comparadas com áreas preservadas, mantêm a diversidade e maior abundância de *Corethrella*, o que pode trazer impactos negativos para a anurofauna que persiste em tais áreas.

Palavras-chave: Amphibia; Corethrellidae; Fonotaxia; Mata Atlântica; Parasitismo

INTRODUÇÃO

A alteração das interações ecológicas como a parasito-hospedeiro representa um aspecto fundamental e, em geral, negligenciado, da modificação de habitats naturais, como fragmentação e desmatamento (van der Putten et al. 2004; Hudson et al. 2006; Tylianakis et al. 2007). De acordo com Whiteman e Parker (2005), a ecologia parasitária pode se tornar uma ferramenta para o manejo de populações de vertebrados ameaçados por distúrbios antrópicos. A diversidade de ectoparasitos hospedeiro-específicos pode ser um indicador da diversidade de hospedeiros (Hechinger e Lafferty 2005; Hechinger et al. 2007; Lafferty et al. 2008), assim parasitos são potenciais indicadores de saúde do ecossistema (Hudson et al. 2006).

A família Corethrellidae (Diptera), com seu único gênero *Corethrella* Coquillett, é caracterizada por parasitar diversas espécies de anfíbios anuros das regiões tropicais e subtropicais (McKeever 1977; McKeever e French 1991; Borkent 1993, 2008; Bernal et al. 2006; Camp 2006). O desenvolvimento das larvas ocorre em ambientes aquáticos também usados pelos anfíbios, como bromélias e poças. Na fase adulta, fêmeas precisam realizar repasto sanguíneo para maturar seus ovários. Contudo, as fêmeas não são atraídas por CO₂, como ocorre com outras famílias de dípteros, mas sim pelas vocalizações emitidas pelos machos de anfíbios anuros (fonotaxia) que vivem em simpatria com elas (McKeever 1977; McKeever e Hartberg 1980; Borkent 2008).

Estudos realizados com coretreleídeos e anfíbios na América do Norte e Central (McKeever 1977; McKeever e French 1991, Bernal et al. 2006, 2007; Camp 2006; Borkent 2008; Silva et al. 2013) e na Ásia (Grafe et al. 2008, Borkent e Grafe 2013) indicam que a maioria das espécies de *Corethrella* parasitam mais de uma espécie de anuro. McKeever e French (1991) observaram que espécies de *Corethrella* da América do Norte eram atraídas, em diferentes graus, ao canto de oito espécies de anuros. Camp (2006) analisou sangue no estômago de fêmeas de coretreleídeos e observou pertencer a mais de uma espécie de hospedeiro. Da mesma maneira, Grafe e colaboradores (2008) também viram que a especificidade é baixa, porém os cantos de algumas espécies foram mais atrativos para os coretreleídeos de Bornéu.

Para o Brasil foram descritas 28 espécies de *Corethrella*, 21 dessas em regiões de Mata Atlântica, sendo a maioria (17) para o estado de São Paulo (Borkent 2008). A mata Atlântica abriga uma alta diversidade de anuros, 529 espécies (Haddad et al. 2013). No entanto,

estudos que descrevam sobre a possível interação das espécies de coretrélídeos e anuros brasileiros ainda são desconhecidos.

Diferentes padrões de riqueza, composição e abundância em comunidades são resultado das interações entre as espécies e o ambiente (Silvano e Pimenta 2003; Bastazini et al. 2007; Souza e Eterovick 2011). Os biomas brasileiros vêm sofrendo um contínuo processo de destruição e fragmentação (Fonseca 1985; Gascon et al. 2000). Estudos que abordam aspectos comparativos da composição e diversidade de anuros entre áreas próximas em diferentes estados de conservação mostram que, em geral, áreas de mata secundária possuem menor diversidade do que áreas menos alteradas (Heinen 1992; Bernarde et al. 1999; Neckel-Oliveira et al. 2000, Moraes et al. 2007). Além disso, a composição, abundância e padrões de dominância também são diferentes entre áreas preservadas e alteradas em uma mesma região. Fatores como estrutura da vegetação, disponibilidade de ambientes reprodutivos, tipos de corpos d'água e período desde a perturbação são alguns dos responsáveis pelas diferenças encontradas entre tais áreas (Heinen 1992). Ademais, como apontado por Moraes e colaboradores (2007), algumas espécies, devido a tolerâncias fisiológicas distintas, conseguem colonizar e se manter em áreas alteradas.

O conhecimento sobre as espécies de anuros, assim como de suas interações com parasitos ainda é incipiente para avaliarmos a estrutura e o funcionamento dessas comunidades. Ademais, a compreensão aprofundada dessas interações pode fornecer subsídios para o desenvolvimento de estratégias para conservação da biodiversidade.

Tendo isso em vista, este estudo tem como objetivo principal investigar a influência do habitat, do hospedeiro e da especificidade na interação parasítica entre mosquitos do gênero *Corethrella* e anfíbios anuros em uma área de floresta atlântica no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, Sul do Brasil. Especificamente, objetivamos: (a) testar as diferenças dos habitats (mata primária e secundária) e do canto emitido por seis espécies de anuros hospedeiros sobre a composição, riqueza e abundância de coretrélídeos; (b) testar o efeito do hábito da espécie de anuro (arborícola ou terrícola), do tamanho corporal e dos parâmetros das vocalizações sobre a atratividade das fêmeas de *Corethrella*; (c) testar a especificidade de *Corethrella* quanto às espécies de anfíbios selecionadas como iscas; (d) avaliar a estrutura da rede de interações parasito-hospedeiro nas matas primária e secundária.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

Realizamos os experimentos em uma área de Floresta Ombrófila Densa submontana pertencente ao Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (Figura 1). A área é um mosaico de floresta primária e secundária em diferentes estágios de regeneração. A porção de mata secundária é principalmente resultante do corte seletivo de madeira de lei que ocorreu na década de 1960, a qual resultou em uma floresta caracterizada por espécies como o jacatirão (*Miconia cinnamomifolia* (DC.) Naudin), e o xaxim (*Cyathea schanschi* Mart.), que forma densos agrupamentos no fundo dos vales. Já a porção de mata primária é caracterizada pela presença de canela-preta, *Ocotea catharinensis* Mez (Klein 1981; Albuquerque e Brüggemann 1996) e grande abundância de bromélias e orquídeas.

O clima da região, segundo o sistema de Köppen, é do tipo Cfa, mesotérmico úmido com chuvas distribuídas uniformemente ao longo do ano e com verão quente. A temperatura média anual é de 19,7°C, com ventos sudoeste e noroeste predominantes, e a precipitação pluviométrica total fica entre 1500 e 1600 milímetros (PMSAI 2013).

Desenho experimental

O experimento foi feito através da distribuição sistemática de armadilhas tipo CDC (Center for Disease Control) próximas a corpos d'água lóticos e lênticos em áreas de floresta primária e secundária. As armadilhas em uma mesma área de floresta distaram pelo menos 30 m entre si, e as duas áreas no mínimo 400 m entre si (Figura 1). As coletas iniciavam uma hora após o crepúsculo, sendo que cada armadilha permaneceu funcionando duas horas por dia. As armadilhas CDC foram adaptadas, onde a fonte de luz foi removida e em seu lugar foi acoplado um aparelho de som para reproduzir vocalizações de anuros (McKeever e Hartberg 1980; Toma et al. 2005; Bernal et al. 2006; Borkent 2008; Grafe et al. 2008). Cada armadilha consiste em uma ventoinha (*cooler* de computador), acoplada a um tubo coletor de PVC, e conectada a um aparelho de som (WS-908RL) que reproduz as vocalizações de anuros selecionadas. A ventoinha é energizada por uma bateria de 12 v, e uma proteção de alumínio é fixada sobre todo o conjunto e sobre a bateria, para proteção contra chuva (Figura 2). As reproduções das vocalizações foram ajustadas com o auxílio de um decibelímetro (SL-814 Digital Sound Level Meter).

Vocalizações de seis espécies pertencentes a duas famílias de anfíbios anuros (Hylidae e Leptodactylidae) foram selecionadas para serem usadas como iscas nas armadilhas CDC adaptadas (Figura 3). Essas espécies foram escolhidas por estarem entre as mais frequentemente encontradas em estudos prévios na região (Lucas 2008; Wachlevski 2011) e por serem predominantemente encontradas em áreas abertas e/ou florestas. *Hypsiboas bischoffi* (Boulenger, 1887), *Hypsiboas faber* (Wied-Neuwied, 1821) e *Hypsiboas poaju* Garcia, Peixoto e Haddad, 2008, da família Hylidae, são espécies arborícolas de tamanho médio a grande, com tamanhos entre 38-65 mm; 85-100 mm e 33-46 mm, sendo a média dos machos de 45 mm; 89 mm e 39 mm, respectivamente (Garcia et al. 2008; Kwet et al. 2010; Haddad et al. 2013). Já *Physalaemus cuvieri* Fitzinger, 1826, *Physalaemus lateristriga* (Steindachner, 1864) e *Physalaemus nanus* (Boulenger, 1888), da família Leptodactylidae, são espécies terrícolas de tamanho pequeno a médio, com tamanhos entre 24-32 mm; 32-35 mm e 17-22 mm, e a média dos machos 31 mm; 32 mm e 21 mm, respectivamente (Cassini et al. 2010; Kwet et al. 2010; Haddad et al. 2013). Para evitar diferenças regionais de parâmetros do canto das espécies, as armadilhas foram iscadas com vocalizações gravadas na região do Parque. Gravamos as vocalizações com gravador Marantz PMD660 acoplado a um microfone direcional Sennheiser ME66.

Habitat e especificidade

Para verificar a composição, abundância e riqueza de coretrelídeos atraídos pelo canto de anuros em função do habitat, colocamos cinco armadilhas em cada tipo de habitat, primário e secundário, reproduzindo o canto da mesma espécie de anuro, na mesma noite, simultaneamente. Realizamos três campanhas entre os meses de janeiro a abril de 2013. Cada armadilha ficou aberta 2 h por espécie por campanha, totalizando 6 h/armadilha por espécie de anfíbio, e 180 h para o conjunto de armadilhas na mata primária e 180 h para o conjunto de armadilhas na secundária. Os pontos de armadilhamento foram os mesmos para as campanhas, sempre em áreas com corpos d'água.

Hábito

Para testar o efeito do hábito da espécie de anuro, arborícola ou terrícola, na atratividade das fêmeas de *Corethrella*, colocamos cinco armadilhas no nível do solo e cinco entre 1,5 m e 2 m de altura, reproduzindo o canto da mesma espécie de anuro, na mesma noite e no mesmo habitat, na mata secundária. Escolhemos realizar este

experimento na mata secundária por ter tido maior sucesso de captura no experimento de anterior nesta área. Tal procedimento foi realizado com todas as espécies selecionadas, em outubro de 2013, totalizando 120 h de armadilhamento.

Os mosquitos *Corethrella* coletados foram sacrificados por congelamento, acondicionados em recipientes do tipo *ependorf* e fixados em álcool 80%. A análise e identificação se deram em laboratório com auxílio de microscópios estereoscópios Stemi 2000-C e Nikon SMZ745T. A identificação dos espécimes foi feita de acordo com a chave proposta por Borkent (2008). Foram preparadas lâminas de pelo menos um espécime de cada espécie, as quais foram analisadas em microscópio óptico Nikon Eclipse Ci-L. Este trabalho foi realizado mediante autorização de pesquisa nº 035/2012 GERUC/DPEC da Fundação do Meio Ambiente do Estado de Santa Catarina (FATMA).

Variáveis Ambientais

Caracterizamos a estrutura do habitat em cada um dos dez pontos amostrais, seguindo a metodologia de padronização proposta por Freitas et al. (2002), considerando variáveis que podem influenciar na interação parasítica entre coretrelídeos e anuros. Neste método, posicionam-se quatro estacas a 3 m de distância de uma estaca central, formando uma cruz alinhada com os pontos cardeais. Medimos as seguintes variáveis: porcentagem de cobertura de folhíço, porcentagem de cobertura de herbáceas, porcentagem de cobertura de rochas, porcentagem de água e abertura do dossel nas cinco estacas. Já as variáveis obstrução vertical a 50 cm, a 100 cm e a 150 cm de altura do solo foram mensuradas a partir do ponto central, em direção às demais estacas.

Realizamos as medidas utilizando um quadrado vazado de 0,25 m² (0,50 m x 0,50 m), com células de 5 cm x 5 cm, totalizando 100 quadrados abertos. Também quantificamos o número de bromélias epífitas e no solo visível a partir do ponto central. Por fim, os corpos d'água de cada ponto foram categorizados em lóticos ou lênticos e em temporários ou permanentes.

Análise de dados

Para testar se há diferenças entre as espécies de anuros e entre os habitats sobre a abundância e riqueza de *Corethrella* atraídos foram realizadas ANOVAS de dois fatores. Por se tratar de dados de contagem, utilizamos o Modelo Linear Generalizado (GLM) com distribuição de Poisson, o qual foi submetido à verificação do ajuste a esta distribuição.

Para esta primeira análise, o habitat foi categorizado em Primário e Secundário. Posteriormente, fizemos uma Análise de Componentes Principais (PCA) com as variáveis ambientais utilizadas para caracterizar cada um dos pontos amostrais nas duas áreas. Os dados foram transformados para ficarem na mesma escala. Utilizamos o eixo 1 do PCA como variável independente para repetir o procedimento dos dados categorizados, realizando ANOVA de dois fatores e GLM com distribuição de Poisson.

Para avaliar o efeito das espécies de anuros e dos habitats sobre a composição de espécies de *Corethrella*, construímos uma matriz de dissimilaridade, utilizando o índice de distância de Jaccard, a qual ordenamos através de uma Análise de Escalonamento Multidimensional (MDS).

Além disso, realizamos uma análise de redes para comparar a mata primária e a secundária através da estrutura das redes de interações e suas respectivas métricas, também para avaliar o efeito dos habitats sobre a interação entre as espécies de *Corethrella* e de anuros. Além disso, para estimar os intervalos de confiança das métricas escolhidas, aleatorizamos as amostras 1000 vezes através de *bootstrapping* sem reposição.

Já para testar o efeito do hábito da espécie de anuro na abundância e riqueza de *Corethrella*, empregamos ANOVA de dois fatores com medidas repetidas.

Os parâmetros acústicos das vocalizações foram medidos diretamente nos espectrogramas e oscilogramas das gravações usadas como iscas para atrair *Corethrella*. Consideramos os seguintes parâmetros: duração do canto (s); intervalo entre cantos (s); frequência fundamental (Hz); frequência dominante (Hz) e número de notas e/ou harmônicos. Realizamos as análises de som com o software Raven Pro 1.4 (Cornell Lab of Ornithology, Bioacoustics Research Program). Como os dados representavam unidades diferentes, com intervalos amplos, estes foram padronizados e convertidos em uma matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis, a qual ordenamos através de uma Análise de Escalonamento Multidimensional (MDS).

Todas as análises foram feitas no programa R (R Core Team 2013), utilizando os pacotes ‘MASS’, ‘lattice’, ‘car’, ‘vegan’, ‘plotrix’, ‘enaR’, ‘png’ e ‘bipartite’.

RESULTADOS

Habitat e especificidade

As vocalizações das seis espécies de anuros utilizadas como isca nas armadilhas atraíram 405 indivíduos de *Corethrella* pertencentes a nove espécies, sendo duas espécies novas para a ciência. Desses, 86 foram coletados na mata primária e 319 na secundária. *C. pillosa* Lane foi a espécie mais abundante, com 180 indivíduos capturados, seguida por *C. lopesi* Lane (110 indivíduos), *C. inca* Lane (53) e *C. amazonica* Lane (31). As demais espécies tiveram menos de 10 indivíduos cada uma (Tabela 1).

Todas as espécies coletadas são novos registros para o estado de Santa Catarina e para o Sul do Brasil. Além disso, *Corethrella inca* era conhecida apenas da localidade tipo, no Peru, e *C. amabilis* em duas localidades na Costa Rica (Borkent 2008). As espécies novas serão descritas por L. C. Pinho.

Considerando o conjunto de vocalizações das seis espécies de anuros foram capturados em média $1,10 \pm 3,35$ (média \pm erro padrão) indivíduos de *Corethrella* na mata primária e $4,14 \pm 3,73$ na mata secundária. De forma geral, independente do tipo de habitat, a vocalização de *Hypsiboas bischoffi* atraiu maior número de indivíduos, seguida de *Physalaemus cuvieri*, *P. lateristriga*, *H. poaju*, *P. nanus* e, por fim, *H. faber* (Figura 4, Anexo 1). A abundância de *Corethrella* diferiu significativamente entre habitats categorizados ($\chi^2=4,257$; $p<0,01$; GL=1) e entre as espécies de anuros hospedeiras ($\chi^2=97,937$; $p<0,001$; GL=5). A interação entre esses dois fatores, habitat categorizado e a espécie de hospedeiro, também afetou significativamente a abundância de *Corethrella* ($\chi^2=45,177$; $p<0,001$; GL=5). Proporcionalmente, a abundância média de *Corethrella* por espécie de anuro foi quase sete vezes maior na mata secundária do que na primária quando a isca foi o canto de *P. cuvieri*, já a menor diferença foi observada para *H. bischoffi*, sendo de 50% maior na mata secundária do que na primária (Figura 4).

Já em relação à riqueza, por habitat categorizado, foram capturados em média mais que o dobro de *Corethrella* na mata secundária do que na mata primária; e por espécie de anuro, independente do habitat, a vocalização de *Hypsiboas bischoffi* atraiu maior número de espécies, seguida de *Physalaemus cuvieri*, *P. lateristriga*, *H. poaju*, *P. nanus* e, por fim, *H. faber*. Contudo, a riqueza de *Corethrella* não foi influenciada pelo habitat categorizado ($\chi^2=0,263$; $p>0,608$; GL=1). Em contrapartida, a espécie de hospedeiro influenciou

significativamente a riqueza ($\chi^2=37,173$; $p<0,001$; $GL=5$). A interação entre os dois fatores, espécie de hospedeiro e habitat categorizado, também influenciou significativamente na riqueza de *Corethrella* amostrada ($\chi^2=11,983$; $p<0,01$; $GL=5$). Houve mais atratividade de *Corethrella*, quanto ao número de espécies, para todas as espécies de hospedeiros, na mata secundária. Proporcionalmente, a riqueza média de *Corethrella* teve o maior incremento quando a isca foi *P. cuvieri*, *P. lateristriga*, *P. nanus* e *H. poaju* (Figura 5, Anexo 2). Considerando ambos habitats, *H. bischoffi* e *P. lateristriga* atraíram seis espécies, *P. cuvieri*, *P. nanus* e *H. poaju* cinco e, por último, *H. faber*, quatro (Tabela 1).

Das nove espécies de *Corethrella*, três foram atraídas por somente uma vocalização: *C. infusca* Lane, espécie de bromélia, foi atraída somente pelo canto de *P. lateristriga* na mata secundária, *C. amabilis* Borkent, espécie de poça, e *C. sp. n.1* apenas pelo canto de *H. bischoffi* na mata primária. *C. blanda* Dyar, também de poça, foi atraída por duas vocalizações diferentes, enquanto *C. amazonica* e *C. sp. n.2* por quatro. *C. lopesi*, *C. pillosa* e *C. inca* foram atraídas por todas as vocalizações (Tabela 1).

Variáveis ambientais

Quanto à estrutura do habitat, a análise de componentes principais (PCA) mostrou uma clara separação entre as áreas categorizadas previamente como primária e secundária (Figura 6, Anexo 3). As principais características dos pontos da área primária foram porcentagem de cobertura de dossel, porcentagem de cobertura por folhíço e número de bromélias, enquanto que as da mata secundária foram as obstruções verticais nas três alturas e a porcentagem de cobertura de herbáceas.

Assim como para os habitats categorizados, a abundância de *Corethrella* diferiu significativamente entre habitats ao se considerar as variáveis ambientais, ou seja, habitats contínuos ($\chi^2=17,898$; $p<0,001$; $GL=1$) e entre as espécies de anuros hospedeiras ($\chi^2=118,636$; $p<0,001$; $GL=5$). A interação entre esses dois fatores, habitat contínuo e a espécie de hospedeiro, também afetou significativamente ($\chi^2=11,425$; $p<0,01$; $GL=5$) a abundância de *Corethrella* (Figura 7).

A riqueza de *Corethrella* não foi influenciada pelo habitat contínuo ($\chi^2=0,776$; $p=0,378$; $GL=1$), mas foi pela espécie de hospedeiro ($\chi^2=45,662$; $p<0,001$; $GL=5$) (Figura 8). A interação entre os dois fatores, diferentemente da análise com habitat categorizado, não foi significativa ($\chi^2=3,060$; $p=0,690$; $GL=5$).

Não houve segregação na composição de *Corethrella* entre os habitats e nem pelos hospedeiros (Figura 9).

Hábito

As vocalizações das seis espécies de anuros utilizadas como isca nas armadilhas no experimento de hábito atraíram 101 indivíduos de *Corethrella* pertencentes a cinco espécies, todas já encontradas no experimento de habitat. Desses, 56 foram coletados nas armadilhas no nível alto (1,5-2 m) e 45 no baixo (no nível do solo). Assim como no experimento anterior, *C. pillosa* foi a espécie mais abundante, com 63 indivíduos capturados, seguida por *C. inca* (18 indivíduos) e *C. lopesi* (14). Ademais, foram coletados cinco indivíduos de *C. amazonica* e um de *C. sp. n.2* (Tabela 2).

A abundância de *Corethrella* diferiu significativamente entre as espécies de anuros ($\chi^2=48,940$; $p<0,001$; $GL=5$), mas não entre as alturas ($\chi^2=2,020$; $p=0,605$; $GL=1$) e a interação entre as espécies e as alturas também não foi significativa ($\chi^2=16,580$; $p=0,067$; $GL=5$). Provavelmente, três espécies são responsáveis por esses resultados: *H. bischoffi*, *P. cuvieri* e *P. lateristriga* (Figura 10).

A riqueza de *Corethrella* apresentou o mesmo padrão da abundância, houve diferença significativa entre as espécies de anuros ($\chi^2=4,302$; $p<0,001$; $GL=5$), mas não entre as alturas ($\chi^2=0,067$; $p=0,739$; $GL=1$) e a interação entre as espécies e as alturas não foi significativa ($\chi^2=1,147$; $p=0,108$; $GL=5$) (Figura 11).

Redes de interações

Para as análises de rede, a mata primária exibiu maior vulnerabilidade, especialização do tipo H_2' (a nível de rede) e valor de aninhamento ponderado. Já a mata secundária apresentou maiores valores de conectância, densidade de ligação e generalidade do que a primária (Tabela 3, Figura 12). Os intervalos de confiança gerados através da aleatorização das amostras se sobrepuseram para todas as métricas, indicando que as diferenças entre as áreas não foram significativamente diferentes.

Vocalizações

Considerando os parâmetros biacústicos, houve uma separação entre as espécies de anuros (Figura 13). Dentre as espécies mais atrativas, *P. lateristriga* apresentou maiores valores de frequência dominante e duração do canto, enquanto *H. bischoffi* e *H. poaju* apresentaram maiores valores de frequência fundamental e menor

números de notas. Dentre as espécies que apresentaram maior atratividade, *P. cuvieri* apresentou os parâmetros com menores valores (Figura 13, Anexo 4).

DISCUSSÃO

Os resultados se mostraram consistentes para os habitats categorizados ou contínuos. A maior abundância de coretrelídeos na mata secundária do que na mata primária mostra que, para anfíbios, a alteração de seu ambiente natural pode trazer outros efeitos adversos fora a possível extinção local. Espécies que conseguem se manter nesses ambientes podem sofrer maior pressão de parasitismo (Lafferty e Kuris 1999; Lafferty e Holt, 2003; Bush et al. 2013). Para *Corethrella*, essa maior abundância provavelmente é um reflexo de maior disponibilidade de recursos, nas localidades amostradas, como microambientes para reprodução e hospedeiros. Espécies generalistas de anuros (p. ex. *H. bischoffi* e *P. cuvieri*) conseguem se estabelecer de forma dominante em áreas alteradas, por vezes com abundâncias maiores que em áreas preservadas (Haddad e Prado 2005; Moraes et al. 2007; Giaretta et al. 2008). Além disso, sabe-se que a abundância de parasitos é fortemente dependente da abundância de seu hospedeiro (Anderson e May 1978; Arneberg et al. 1998; Krasnov et al. 2006a).

Ao considerar as variáveis ambientais, as que separaram os habitats categorizados previamente são consistentes com o que se sabe para florestas em regeneração, com matas secundárias apresentando sub-bosque mais denso e maior abundância de herbáceas, enquanto que áreas preservadas apresentam maior cobertura de dossel, de folhiço e maior abundância de bromélias (Brown e Lugo 1990; Clark 1996; Guariguata e Ostertag 2001).

Hypsiboas bischoffi foi o anuro que atraiu maior abundância e riqueza nas duas áreas, possivelmente por ser uma espécie abundante na região, generalista, que ocupa tanto áreas abertas como fechadas, preservadas e alteradas (Conte e Rossa-Feres 2006, 2007; Cunha et al. 2010; Haddad et al. 2013). A interação entre os fatores (hospedeiro e habitat), tanto para abundância quanto para riqueza, indica que algumas espécies de anuros são mais parasitadas que outras. Por exemplo, *Physalaemus cuvieri*, uma espécie generalista, de áreas abertas (Moraes et al. 2007; Haddad et al. 2013), foi pouco atrativa na mata primária e atraiu a segunda maior abundância e riqueza na secundária. As outras duas espécies de anuros com alta atratividade são exclusivas de áreas florestadas, *Physalaemus lateristriga* e *Hypsiboas poaju*. A primeira é criptozóica, se reproduzindo em brejos ou lagos em áreas de mata (Cassini et al. 2010). Já a segunda, arborícola, utiliza como sítio de canto vegetação na margem de riachos de corredeiras (Garcia et al. 2008). Estes resultados reforçam a importância dos habitats preservados

para diminuir o efeito do parasitismo de *Corethrella* sobre anuros, o que pode influenciar na estruturação das comunidades de ecossistemas preservados.

Physalaemus nanus e *Hypsiboas faber*, a menor e maior espécie de hospedeiros, respectivamente, habitam áreas abertas ou bordas de mata, sendo que *P. nanus* também habita áreas florestadas (Haddad et al. 2013), foram as espécies que menos atraíram coretrelídeos das seis testadas. É possível que *P. nanus* tenha sido pouco atrativo pelo seu tamanho e características do canto, sendo que de todas as espécies de anuros utilizadas apresenta o canto menos conspícuo. Já *H. faber* apresenta características opostas, e provavelmente seu canto atraiu poucos coretrelídeos por ser uma espécie que só ocorre em áreas abertas, e este estudo foi realizado em áreas de floresta primária e secundária.

Em relação aos parasitos, estes interagem de maneiras complexas com fatores de estresse. Em alguns casos, a interação pode levar a efeitos negativos desproporcionais na população de hospedeiros. Em outros casos, tais fatores podem atenuar os efeitos do parasitismo (Lafferty e Kuris 1999). Assim, pelas mesmas razões que fatores de estresse degradam o ambiente, reduzem a diversidade de espécies ou diminuem as populações de hospedeiros, seu impacto em parasitos também pode ser negativo. A consequência dessas interações complexas, via de fato, leva a impactos consideráveis sobre a comunidade de hospedeiros (Lafferty e Kuris 1999). Bush et al. (2013) encontraram um efeito significativo negativo do tamanho do fragmento florestal na riqueza de espécies de ectoparasitos. Os autores viram que as mesmas espécies de aves, em fragmentos menores, abrigavam menor riqueza de ectoparasitos do que nos fragmentos maiores. Considerando habitats alterados e prístinos, Lafferty et al. (2008) viram que peixes em recifes de coral prístinos apresentaram maior diversidade parasitária do que peixes de áreas com intensa pressão de pesca. No entanto, nossos resultados indicaram o oposto, considerando que a riqueza foi semelhante nas matas primária e secundária.

A abundância de *Corethrella* parece seguir a tendência de espécies tropicais com poucas espécies comuns e muitas raras (Ricklefs e Schluter 1993), o que é consistente com abundâncias de *Corethrella* encontradas em outros estudos (Camp 2006; Borkent 2008; Grafe et al. 2008; Silva et al. 2013). Grafe et al. (2008) obtiveram frequência de 73% e 23% das duas espécies mais comuns, assim como Bernal et al. (2006) encontraram 73% de frequência da espécie mais comum. Neste estudo, as mais comuns foram *C. pillosa* (44%), *C. lopesi* (27%) e *C.*

inca (13%). Contudo, segundo Borkent (2008) pode haver outros fatores para tais diferenças de abundância, como tamanho populacional, localidade do habitat, capacidade de dispersão, capacidade e desempenho em buscar hospedeiro, tipos de vocalizações mais atrativos para determinada espécie de *Corethrella*.

Quando comparada com outros trabalhos que utilizaram a mesma metodologia, a abundância de *Corethrella* pode ser considerada baixa, enquanto a riqueza é semelhante. Considerando os dois experimentos deste trabalho, registramos nove espécies. Por exemplo, Borkent (2008) em uma área de floresta na Costa Rica, capturou mais de 1200 coretrélídeos, pertencentes a 12 espécies, em 2 horas, utilizando a vocalização de apenas uma espécie de anfíbio anuro, *Hyla gratiosa* Le Conte. Grafe et al. (2008) coletaram 2831 indivíduos de 11 espécies, com uma média de 37 *Corethrella*/hora em áreas de floresta em Bornéu, utilizando vocalizações de três espécies de anuros como isca.

Já no Panamá, em uma área de borda de floresta secundária, sete espécies foram coletadas com o canto de *Engystomops (Physalaemus) pustulosos* (Cope, 1864) e uma vocalização sintética baseada nessa espécie, sendo que a média de captura foi de 285 *Corethrella*/hora (Bernal et al. 2006). Camp (2006) obteve uma média bem menor de captura em uma área aberta nos Estados Unidos, com um total de 637 espécimes em quarenta noites de amostragem. Esses pertenciam a apenas duas espécies de *Corethrella*, que possivelmente são as únicas que ocorrem na área amostrada (Camp 2006; Borkent 2008). Toma e colaboradores (2005) encontraram menores abundâncias e riqueza, 131 espécimes pertencentes a duas espécies, em áreas de florestas subtropicais no Japão. Silva e colaboradores (2013) coletaram 600 indivíduos pertencentes a 13 espécies em nove noites de amostragem, com um total de seis horas de armadilhamento, utilizando o canto de três espécies de anuros, no Panamá.

Tal discrepância entre os resultados deste trabalho e dos trabalhos citados acima é provavelmente efeito de uma soma de fatores. A disponibilidade de recursos e microhabitats pode ser um fator limitante nesse caso. Além do mais, o clima é notadamente diferente, sendo que a sazonalidade é bem marcada na região sul do Brasil, com um período quente e outro frio, resultando em maior amplitude térmica. Deve-se considerar também que este estudo foi realizado próximo ao limite sul de distribuição de *Corethrella* na região neotropical, o qual se encontra na região de Buenos Aires, Argentina, latitude 34°S.

A semelhante composição de espécies de *Corethrella* na mata primária e secundária indica se tratar de um grupo tolerante, ou que a

distância entre as áreas não foi suficiente, podendo ser considerada uma área só. Estudos que comparam habitats em diferentes estágios de regeneração são inexistentes para *Corethrella*, contudo já foram realizados trabalhos com sucesso de captura alto (média de 142 espécimes a cada 30 minutos) em áreas de mata secundária (Bernal et al. 2006), e comparativos de diferentes tipos de habitats. Em uma área antrópica, em Porto Belo, Santa Catarina, foram capturados 280 espécimes em uma hora (observação pessoal, dados não publicados). Já Grafe e colaboradores (2008), apesar de não terem avaliado a composição nos habitats, compararam áreas de floresta com turfeiras (*peatswamp forest*) com floresta tropical de baixada (*lowland rainforest*) na Ásia, sendo que o sucesso de captura na segunda foi baixíssimo. Os autores postulam que tal resultado se deu devido à baixa disponibilidade de corpos d'água de tamanho reduzido, como fitotelmata, utilizados pelas larvas de *Corethrella*, na floresta tropical de baixada, ao contrário da floresta com turfeiras, que apresentou maior sucesso de captura.

Para anfíbios, diversos estudos mostram que áreas florestais secundárias dentro de uma mesma região possuem menor diversidade de espécies em relação a áreas florestais pouco perturbadas, além de ambas diferirem, de maneira geral, na composição e nos padrões de dominância e abundância de espécies da anurofauna (Machado et al. 1999; Neckel-Oliveira et al. 2000; Haddad e Prado 2005; Moraes et al. 2007; Giaretta et al. 2008). Isso é um reflexo da estrutura da cobertura vegetal, que influencia a temperatura, a intensidade luminosa e a umidade próxima ao solo. Ambientes alterados possuem vegetação mais esparsa e estão sujeitos a maior exposição solar, menos umidade e maiores temperaturas que áreas preservadas (Brown e Lugo 1990; Guariguata e Ostertag 2001; Moraes et al. 2007).

A semelhante composição de espécies de *Corethrella* por hospedeiro indica baixa especificidade, conforme encontrado por Camp (2006), Borkent (2008) e por Grafe et al. (2008). Contudo, nossos resultados mostram que 33% das espécies de *Corethrella* foram específicas, *C. amabilis*, *C. infuscata* e *C. sp. n. 1*. Tais espécies ocorreram em pequena abundância, *C. amabilis* e *C. sp. n. 1* na mata primária e *C. infuscata* na secundária, o que sugere que para os parasitos a alteração do habitat também pode ser negativa. Ainda, é possível que tal resultado indique que essas espécies são raras, e não específicas.

Hospedeiros sofrendo algum tipo de estresse ambiental podem ser menos capazes de se defender contra parasitos (Lafferty e Kuris 1999; Lafferty e Holt 2003). Sugere-se que, em tais situações, quanto maior a especificidade parasito-hospedeiro, menor o impacto no

hospedeiro, enquanto que quando a especificidade é baixa ou nula, o impacto nos hospedeiros tende a aumentar com o estresse (Lafferty e Holt 2003).

Se considerarmos a especificidade parasito-hospedeiro estritamente como o número de hospedeiros por parasitos, os parasitos deste estudo são generalistas. Contudo, se analisarmos de forma mais ampla, e incluirmos a abundância relativa do parasito em diferentes hospedeiros, como proposto por Poulin e Keeney (2007), podemos considerar uma maior especificidade, assim como registrado por Grafe et al. (2008), principalmente na mata primária.

Além disso, segundo Dick e Patterson (2007), a especificidade parasito-hospedeiro é influenciada pelo comportamento e ecologia tanto do parasito quanto do hospedeiro. Quando os parasitos são ativos e com alta vagilidade, a probabilidade de troca de hospedeiro é maior, o que leva à menor especificidade.

Ademais, cabe ressaltar que a especificidade a um hospedeiro é um fenômeno produzido pela interação parasito-hospedeiro. É indicativa de propriedades biológicas intrínsecas de ambos, assim como de propriedades emergentes de suas relações ecológicas e evolutivas. O grau de especificidade é o produto de associações históricas entre linhagens de parasitos e de hospedeiros (Poulin e Keeney, 2007). Determinantes ecológicos de especificidade de hospedeiros são difíceis de isolar, e podem incluir condições ambientais locais, distribuição geográfica do hospedeiro e até mesmo a massa do hospedeiro (Krasnov et al. 2004, 2005, 2006a). Determinar a especificidade de um parasito é um problema complexo, que envolve adaptações fisiológicas, evolutivas e comportamentais (Esbérard et al. 2005).

A ausência de relação do hábito do hospedeiro com a abundância e riqueza de coretrelídeos foi o oposto do observado por McKeever e French (1991). Estes autores encontraram maior abundância de *Corethrella* a 0,5 m (48%), sendo que abundância diminuiu com a altura (1 m – 28%, 2 m – 19% e 3 m – 4,6%). Segundo os autores, tal resultado era esperado para sua área de estudo, com maior abundância próxima ao substrato, onde a umidade é maior, há maior disponibilidade de sítios de repouso e menos movimento do ar. Com o aumento da altura, o ambiente fica menos adequado para coretrelídeos. Neste contexto, os anuros que cantam no dossel, por exemplo, devem ser menos parasitados por *Corethrella* (McKeever e French 1991). Para o nosso experimento, os resultados sugerem que os parasitos capturados não são suscetíveis a variações ambientais que possam ocorrer entre as

alturas avaliadas, o que talvez seja explicado pela estrutura ambiental das áreas amostradas.

Considerando as redes de interações, as espécies de *Corethrella* tenderam a parasitar menos espécies de hospedeiros na mata primária do que na mata secundária. Ou seja, em áreas alteradas os anuros seriam parasitados por mais espécies de *Corethrella*. *C. amazonica* foi atraída somente por *Physalaemus cuvieri* na mata primária e por esta e mais três espécies de anuros na secundária. Contudo, as métricas de redes não diferiram entre as áreas, indicando que as áreas são similares. Tylianakis e colaboradores (2007) encontraram diferenças significativas entre habitats com diferentes graus de antropização, principalmente quanto à vulnerabilidade e equitabilidade de interação, ao contrário de Passmore et al. (2012) que não encontraram diferenças nas métricas de florestas contínuas e fragmentos.

As vocalizações de *Hypsiboas bischoffi* e *P. cuvieri* atraíram mais coretrelídeos, possivelmente porque são espécies generalistas e abundantes na área de estudo. *Hypsiboas bischoffi* ocorre na vegetação e no solo próximo a corpos d'água lênticos e a segunda no solo, na beira de brejos e açudes em áreas abertas.

Além disso, *P. cuvieri* e *P. lateristriga* possuem vocalizações consideravelmente conspícuas. *Hypsiboas poaju*, que possui uma vocalização similar à de *H. bischoffi*, também foi relativamente atrativa. É possível que seja uma espécie importante para espécies de *Corethrella* exclusivas de áreas de mata. *Physalaemus nanus* é uma espécie de tamanho pequeno e com canto inconspícuo, o oposto de *Hypsiboas faber*, mas ambas foram pouco atrativas para os coretrelídeos.

McKeever e French (1991) não encontraram correlação entre a intensidade, frequência de repetição e duração do canto de oito espécies de anuros e seu grau de atratividade. Bernal e colaboradores (2006) viram que fêmeas de *Corethrella* preferem vocalizações complexas (mais de uma frequência) do que simples de *Engystomops pustulosus*, mas que sua capacidade de localização do hospedeiro não depende disso. A razão de tal preferência não está clara, mas Bernal et al. (2007a) mostraram que, no caso acima, predadores e parasitos obtêm mais informações sobre a densidade de suas presas, mas não quanto à qualidade, quando a vocalização é mais complexa.

Camp (2006) também notou que o canto complexo é mais atrativo que o simples, e postulou a existência de uma “imagem de busca” estereotipada, o que também poderia explicar a atratividade de vocalizações de anuros exóticos em uma região, conforme relatado por Borkent (2008). Já Grafe et al. (2008) sugerem que as espécies de

Corethrella em Bornéu são mais atraídas por cantos com menor frequência dominante (1,38 kHz) e maior amplitude (210–2280 Hz). Em *Culex territans* Walker, um mosquito hematófago da família Culicidae, a fonotaxia foi correlacionada com vocalizações de maior frequência (2,6–3,5 kHz), sendo que amplitude e duração do pulso também tiveram influência. Tal estudo observou o comportamento fonotático desse mosquito em relação a diversas espécies de anuros, nos Estados Unidos (Bartlett-Healy et al. 2008).

Neste estudo, não foi possível determinar se algum parâmetro por si só é responsável pela atratividade de *Corethrella*, provavelmente vários aspectos tanto do canto quanto do ambiente têm influência concomitantemente. Por exemplo, é possível que a densidade da floresta e a localização do emissor afetem a propagação do som.

Por último, vale ainda ressaltar que a presença de anuros vocalizando perto da armadilha pode prejudicar a capturabilidade, diminuindo o número de indivíduos coletados, assim como períodos úmidos e de chuva anterior às coletas aumentam o sucesso de captura (Borkent 2008).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Corethrella apresentou maior abundância na mata secundária do que na primária, contudo os dados de riqueza e os valores das métricas de rede indicam que a mata primária e a secundária são similares entre si, o que pode ser um reflexo da distância entre elas.

O hábito e o tamanho da espécie de hospedeiro não influenciaram na interação dos anuros com os parasitos, e não ficou claro se algum parâmetro das vocalizações é mais importante na atratividade de corethrelídeos. Desconsiderando as espécies de corethrelídeos raras, não houve especificidade parasito-hospedeiro na interação entre *Corethrella* e anuros no sul do Brasil, assim como para outros lugares.

Por fim, este estudo deixa em aberto muitas lacunas para futuros estudos. Trata-se de um campo de estudo vasto, com diversas oportunidades, tais como: a utilização de mais cantos de anuros como isca (bioacústica), a amostragem em diferentes fitofisionomias da mata atlântica e diferentes biomas do Brasil, a observação do comportamento de alimentação de *Corethrella* e do comportamento defensivo em anuros, impactos do parasitismo nas populações de anuros, relação com *Trypanosoma*, experimentos com anuros de dossel, aprofundar estudos com relação ao tamanho do hospedeiro, estudos de sistemática e de biogeografia de Corethrellidae, entre outros.

CONCLUSÃO GERAL

1. *Corethrella* foi mais abundante na área de mata secundária do que na primária. Os resultados foram consistentes para os habitats categorizados e contínuos, indicando que a alteração do habitat pode aumentar o parasitismo de anuros por *Corethrella*.
2. Os dados de riqueza e os valores das métricas de rede indicam que a mata primária e a secundária são similares entre si.
3. Das seis espécies de anuros utilizadas como isca, duas generalistas (*H. bischoffi* e *P. cuvieri*) e duas exclusivas de mata (*H. poaju* e *P. lateristriga*) foram as mais atrativas para os parasitos.
4. Não houve diferença na composição de espécies de *Corethrella* por habitat e nem por hospedeiro, o que indica se tratar de um grupo tolerante.
5. As estruturas das redes sugerem que em áreas alteradas os anuros são parasitados por mais espécies de *Corethrella*.
6. Não encontramos especificidade parasito-hospedeiro na interação entre *Corethrella* e anuros no sul do Brasil.
7. Quanto ao hábito, os resultados encontrados sugerem que os parasitos não distinguem entre diferenças pequenas (0-2 m) de altura.
8. O tamanho da espécie de hospedeiro não influenciou na interação com os parasitos, sendo que o menor e o maior hospedeiros foram os menos atrativos.
9. Nenhum parâmetro acústico por si só foi responsável pela atratividade de *Corethrella*.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Caroline B. Oswald e à Laura H. B. Dacol pelo auxílio em campo. Ao Prof. Dr. Luiz Carlos de Pinho e a André P. Amaral pelo auxílio na identificação dos parasitos. Ao Dr. Luiz Gustavo R. Oliveira-Santos pelo auxílio com as análises estatísticas. A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES concedeu bolsa de Mestrado durante o período de estudo e o Plaza Caldas da Imperatriz Resort & Spa, através do Biólogo Fernando M. Brüggeman, forneceu apoio logístico em campo.

REFERÊNCIAS

- Albuquerque JLB, Brüggemann FM (1996) Avifauna do Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, Santa Catarina, Brasil e as implicações para sua conservação. *Acta Biol Leopoldensia* 18:47–68.
- Anderson R, May R (1978) Regulation and stability of host-parasite population interactions: I. Regulatory processes. *J Anim Ecol* 47:219–247.
- Arneberg P, Skorping A, Grenfell B, Read AF (1998) Host densities as determinants of abundance in parasite communities. *Proc R Soc B* 265:1283–1289.
- Bartlett-Healy K, Crans W, Gaugler R (2008) Phonotaxis to amphibian vocalizations in *Culex territans* (Diptera: Culicidae). *Ann Entomol Soc Am* 101:95–103.
- Bastazini C, Munduruca J, Rocha P, Napoli M (2007) Which environmental variables better explain changes in anuran community composition? A case study in the restinga of Mata de São João, Bahia, Brazil. *Herpetologica* 64:459–471.
- Bernal XE, Page RA, Rand AS, Ryan MJ (2007a) Cues for Eavesdroppers: do frog calls indicate prey density and quality? *Am Nat* 169:409–415. doi: 10.1086/510729
- Bernal XE, Rand AS, Ryan MJ (2006) Acoustic preferences and localization performance of blood-sucking flies (*Corethrella* Coquillett) to túngara frog calls. *Behav Ecol* 17:709–715. doi: 10.1093/beheco/arl003
- Bernal XE, Stanley Rand A, Ryan MJ (2007b) Sexual differences in the behavioral response of túngara frogs, *Physalaemus pustulosus*, to cues associated with increased predation risk. *Ethology* 113:755–763. doi: 10.1111/j.1439-0310.2007.01374.x
- Bernarde PS, Kokubum MNC, Machado RA, Anjos L (1999) Uso de habitats naturais e antrópicos pelos anuros em uma localidade no Estado de Rondônia, Brasil (Amphibia: Anura). *Acta Amaz* 29:555–562.

- Bertoluci J, Rodrigues M (2002) Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic Rainforest anurans at Boracéia, Southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 23:161–167.
- Borkent A (1993) catalogue of fossil and extant Corethrellidae and Chaoboridae (Diptera), with a listing of references to keys, bionomic information and descriptions of each known life. *Entomol Scand* 24:1–24.
- Borkent A (2008) The frog-biting midges of the world (Corethrellidae: Diptera). *Zootaxa* 1804:1–456.
- Borkent A, Grafe TU (2012) The Frog-Biting Midges of Borneo—From Two to Eleven Species (Corethrellidae: Diptera). *Zootaxa* 3279:1–45.
- Borkent A, Szadziewski R (1992) The first records of fossil Corethrellidae (Diptera). *Entomol Scand* 22:457–463.
- Bowen MF (1991) The sensory physiology of host-seeking behavior in mosquitoes. *Annu Rev Entomol* 36:139–58. doi: 10.1146/annurev.en.36.010191.001035
- Brown S, Lugo A (1990) Tropical secondary forests. *J Trop Ecol* 6:1–32.
- Brüggegan FM (2012) Um olhar naturalista da Serra do Tabuleiro e região. 1 ed. Damérica, Santo Amaro da Imperatriz.
- Burk T (1988) Acoustic signals, arms races and the costs of honest signalling. *Florida Entomol* 71:400–409.
- Bush SE, Reed M, Maher S (2013) Impact of forest size on parasite biodiversity: implications for conservation of hosts and parasites. *Biodivers Conserv* 22:1391–1404. doi: 10.1007/s10531-013-0480-x
- Camp JV. (2006) Host attraction and host selection in the family Corethrellidae (Wood and Borkent) (Diptera). M.Sc. Thesis, Georgia Southern University, USA.
- Cassini CS, Cruz CAG, Caramaschi U (2010) Taxonomic review of *Physalaemus olfersii* (Lichtenstein & Martens, 1856) with revalidation of *Physalaemus lateristriga* (Steindachner, 1864) and description of two new related species (Anura: Leiuperidae). *Zootaxa* 2491:1–33.

- Clark D (1996) Abolishing virginity. *J Trop Ecol* 12:735–739.
- Conte CE, Rossa-feres DDC (2006) Diversidade e ocorrência temporal da anurofauna (Amphibia, Anura) em São José dos Pinhais, Paraná, Brasil. *Rev Bras Zool* 23:162–175.
- Conte CE, Rossa-Feres DDC (2007) Riqueza e distribuição espaço-temporal de anuros em um remanescente de Floresta de Araucária no sudeste do Paraná. *Rev Bras Zool* 24:1025–1037.
- Cunha AK, Oliveira I, Hartmann M (2010) Anurofauna da Colônia Castelhanos, na Área de Proteção Ambiental de Guaratuba, Serra do Mar paranaense, Brasil. *Biotemas* 23:123–134.
- Dapper A, Baugh A, Ryan M (2011) The sounds of silence as an alarm cue in túngara frogs, *Physalaemus pustulosus*. *Biotropica* 43:380–385.
- Dick CW, Patterson BD (2007) Against all odds: explaining high host specificity in dispersal-prone parasites. *Int J Parasitol* 37:871–6. doi: 10.1016/j.ijpara.2007.02.004
- Duellman WE, Trueb L (1994) *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Edman JD, Kale II HW (1971) Host Behavior: its influence on the feeding success of mosquitoes. *Ann Entomol Soc Am* 64:513–516.
- Edman JD, Scott TW (1987) Host defensive behaviour and the feeding success of mosquitoes. *Insect Sci Applic* 8:617–622. doi: 10.1017/S1742758400022694
- Esbérard CEL, Martins-Hatano F, Bittencourt EB, Bossi DEP, Fontes A, Lareschi M, Menezes V, Bergallo HG, Gettinger D (2005) A method for testing the host specificity of ectoparasites: give them the opportunity to choose. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 100:761–764.
- FATMA – Fundação do Meio Ambiente do Estado de Santa Catarina (2012). Unidade de Conservação, Parque Estadual da Serra do Tabuleiro. Disponível em: http://www.fatma.sc.gov.br/index.php?option=com_content&task=view&id=76&Itemid=157

- Fonseca G (1985) The vanishing Brazilian Atlantic Forest. *Biol Conserv* 34:17–34.
- Freitas S, Cerqueira R, Vieira M (2002) A device and standard variables to describe microhabitat structure of small mammals. *Brazilian J Biol* 62:795–800.
- Frost, DR (2013) Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.6 (9 January 2013). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Garcia P, Peixoto O, Haddad CFB (2008) A new species of *Hypsiboas* (Anura: Hylidae) from the Atlantic Forest of Santa Catarina, Southern Brazil, with comments on its conservation status. *South Am J Herpetol* 3:27–35.
- Gascon C (2000) Receding Forest Edges and Vanishing Reserves. *Science* 288:1356–1358. doi: 10.1126/science.288.5470.1356
- Gerhardt HC, Bee MA 2007. Recognition and localization of acoustic signals. In: Narins PM, Feng AS, Fay RR, Popper AN (eds) *Hearing and Sound Communication in Amphibians*. Springer Handbook of Auditory Research. Springer, New York, p.113–146
- Giaretta A, Menin M, Facure K, et al. (2008) Species richness, relative abundance, and habitat of reproduction of terrestrial frogs in the Triângulo Mineiro region, Cerrado biome, southeastern Brazil. *Iheringia Série Zoológica* 98:181–188.
- Grafe TU, Saat HBM, Hagen N, Kaluza B, Berudin ZBH, Wahab MABA (2008) Acoustic localisation of frog hosts by blood-sucking flies *Corethrella* Coquillet (Diptera: Corethrellidae) in Borneo. *Aust J Entomol* 47:350–354. doi: 10.1111/j.1440-6055.2008.00667.x
- Guariguata MR, Ostertag R (2001) Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *For Ecol Manage* 148:185–206. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00535-1

- Haddad CFB, Prado CPA (2005) Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *Bioscience* 55:207–217.
- Haddad CFB, Toledo LF, Prado CPA, Loebmann D, Gasparini JL, Sazima I (2013) *Guia dos Anfíbios da Mata Atlântica: Diversidade e Biologia*. Anolis Books, São Paulo.
- Hechinger RF, Lafferty KD (2005) Host diversity begets parasite diversity: bird final hosts and trematodes in snail intermediate hosts. *Proc Biol Sci* 272:1059–66. doi: 10.1098/rspb.2005.3070
- Hechinger RF, Lafferty KD, Huspeni TC, et al. (2007) Can parasites be indicators of free-living diversity? Relationships between species richness and the abundance of larval trematodes and of local benthos and fishes. *Oecologia* 151:82–92. doi: 10.1007/s00442-006-0568-z
- Heinen J (1992) Comparisons of the leaf litter herpetofauna in abandoned cacao plantations and primary rain forest in Costa Rica: some implications for faunal restoration. *Biotropica* 24:431–439.
- Hudson PJ, Dobson AP, Lafferty KD (2006) Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends Ecol Evol* 21:381–5. doi: 10.1016/j.tree.2006.04.007
- Johnson RN, Young DG, Butler JF (1993) Trypanosome transmission by *Corethrella wirthi* (Diptera: Chaoboridae) to the green treefrog, *Hyla cinerea* (Anura: Hylidae). *J Med Entomol* 30:918–21.
- Klein R (1981) Fisionomia, importância e recursos da vegetação do Parque Estadual da Serra do Tabuleiro. *Sellowia: Anais Botânicos do Herbário “Barbosa Rodrigues”*, 33.
- Krasnov B, Poulin R, Shenbrot G, Mouillot D, Khokhlova IS. (2005) Host specificity and geographic range in haematophagous ectoparasites. *Oikos* 108:449–456.
- Krasnov BR, Morand S, Mouillot D, et al. (2006a) Resource predictability and host specificity in fleas: the effect of host body mass. *Parasitology* 133:81–8. doi: 10.1017/S0031182006000059

- Krasnov BR, Shenbrot GI, Khokhlova IS, Allan DA. (2004) Relationship between host diversity and parasite diversity: flea assemblages on small mammals. *J Biogeogr* 31:1857–1866. doi: 10.1111/j.1365-2699.2004.01132.x
- Krasnov BR, Shenbrot GI, Khokhlova IS, Poulin R (2006b) Is abundance a species attribute? An example with haematophagous ectoparasites. *Oecologia* 150:132–40. doi: 10.1007/s00442-006-0498-9
- Kwet A, Lingnau R, Di-Bernardo M (2010) Pró-Mata: Anfíbios da Serra Gaúcha, sul do Brasil – Amphibien der Serra Gaúcha, Südbrasilien – Amphibians of the Serra Gaúcha, South of Brazil. Brasilien-Zentrum/Universität Tübingen, Tübingen, Deutschland; EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Lafferty KD, Holt RD (2003) How should environmental stress affect the population dynamics of disease? *Ecol Lett* 6:654–664. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00480.x
- Lafferty KD, Kuris AM (1999) How environmental stress affects the impacts of parasites. *Limnol Oceanogr* 44:925–931. doi: 10.4319/lo.1999.44.3_part_2.0925
- Lafferty KD, Shaw JC, Kuris AM (2008) Reef fishes have higher parasite richness at unfished Palmyra Atoll compared to fished Kiritimati Island. *Ecohealth* 5:338–45. doi: 10.1007/s10393-008-0196-7
- Lucas EM (2008) Diversidade e conservação de anfíbios anuros no Estado de Santa Catarina, sul do Brasil. PhD dissertation, Departamento de Ecologia, Universidade de São Paulo, Brazil.
- McKeever S (1977) Observations of *Corethrella* feeding on tree frogs (*Hyla*). *Mosq News* 37:522–523.
- McKeever S, French F (1991) *Corethrella* (Diptera: Corethrellidae) of eastern North America: laboratory life history and field responses to anuran calls. *Ann Entomol Soc Am* 84:493–497.
- McKeever S, French FE (2000) Corethrellidae (Diptera), vectors of present and perhaps some of the earliest anuran trypanosomes. *Third Annu. Virtual Conf. Vet. Med. Dis. Reptil. Amphib.*

- McKeever S, Hartberg W (1980) An effective method for trapping adult female *Corethrella* (Diptera: Chaoboridae). Mosq News 40:111–112.
- Moraes RA, Sawaya RJ, Barrela W (2007) Composição e diversidade de anfíbios anuros em dois ambientes de Mata Atlântica no Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, sudeste do Brasil. Biota Neotrop. 7(2):1-10.
- Neckel-Oliveira S, Magnusson WE, Lima AP (2000) Diversity and distribution of frogs in an Amazonian savanna in Brazil. Amphibia-Reptilia 21(3):317-326.
- Passmore HA, Bruna EM, Heredia SM, Vasconcelos HL. (2012) Resilient networks of ant-plant mutualists in Amazonian forest fragments. PLoS One 7:e40803. doi: 10.1371/journal.pone.0040803
- PMSAI – Prefeitura Municipal de Santo Amaro da Imperatriz (2013). Disponível em: <http://www.pmsai.sc.gov.br/>
- Poulin R (1995) Phylogeny, ecology, and the richness of parasite communities in vertebrates. Ecol Monogr 65:283–302.
- Poulin R, Keeney DB (2007) Host specificity under molecular and experimental scrutiny. Trends Parasitol. 24, 24–28.
- R Core Team (2013) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.project.org>
- Ricklefs RE, Schluter D. (1993) Species Diversity in Ecological Communities. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.
- Ryan MJ (1986) Factors Influencing the Evolution of Acoustic Communication: Biological Constraints. Brain, Behav Evol 28:70–82.
- Ryan MJ (2009) Communication in frogs and toads. In: Squire LR (ed.). Encyclopedia of Neuroscience. Academic Press, Oxford, USA, v. 2, p.1159-1166.
- Silva P, Jaramillo C, Bernal XE (2013) Feeding Site Selection by Frog-Biting Midges (Diptera: Corethrellidae) on Anuran Hosts. J Insect Behav 1–15. doi: 10.1007/s10905-013-9428-y

- Silvano DL, Pimenta BVS (2003) Diversidade de anfíbios na Mata Atlântica do Sul da Bahia. In: Prado PI, Landau EC, Moura RT, Pinto LPS, Fonseca GAB, Alger K (orgs). Corredor de Biodiversidade na Mata Atlântica do Sul da Bahia. IESB/CI/CABS/UFMG/UNICAMP, Ilhéus.
- Souza A, Eterovick P (2011) Environmental factors related to anuran assemblage composition, richness and distribution at four large rivers under varied impact levels in southeastern Brazil. *River Res Appl* 27:1023–1036. doi: 10.1002/rra
- Takken W, Verhulst NO (2013) Host preferences of blood-feeding mosquitoes. *Annu Rev Entomol* 58:433–53. doi: 10.1146/annurev-ento-120811-153618
- Toma T, Miyagi I, Higa Y, Okazawa T, Sasaki H (2005) Culicid and Chaoborid flies (Diptera: Culicidae and Chaoboridae) attracted to a CDC miniature frog call trap at Iriomote Island, the Ryukyu Archipelago, Japan. *Med Entomol Zool* 56:65–71.
- Tylianakis JM, Tscharntke T, Lewis OT (2007) Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature* 445:202–5. doi: 10.1038/nature05429
- Tylianakis JM, Tscharntke T, Lewis OT (2007) Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature* 445:202–205. doi: 10.1038/nature05429
- Van der Putten WH, de Ruiter PC, Martijn Bezemer T, et al. (2004) Trophic interactions in a changing world. *Basic Appl Ecol* 5:487–494. doi: 10.1016/j.baae.2004.09.003
- Waage JK, Nondo J (1982) Host behaviour and mosquito feeding success: an experimental study. *Trans R Soc Trop Med Hyg* 76:119–22.
- Wachlewski M (2011) Comunidades de anfíbios anuros em duas fitofisionomias do Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, Estado de Santa Catarina. PhD dissertation, Centro Biomédico, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil.
- Wells KD (2007) *The Ecology and behavior of amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.

- Whiteman NK, Parker PG (2005) Using parasites to infer host population history: a new rationale for parasite conservation. *Anim Conserv* 8:175–181. doi: 10.1017/S1367943005001915
- Wilczynski W, Chu J (2001) Acoustic communication, endocrine control, and the neurochemical systems of the brain. In: Ryan MJ (ed.). *Anuran Communication*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA; London, UK, p.23-35.
- Williams J, Edman J (1968) Occurrence of blood meals in two species of *Corethrella* in Florida. *Ann Entomol Soc Am* 61:1336.
- Zuk M, Kolluru GR (1998) Exploitation of sexual signals by predators and parasitoids. *Q Rev Biol* 73:415–438.

TABELAS

Tabela 1. Abundância das espécies de *Corethrella* por habitat (P = mata primária e S = mata secundária) e por anuro hospedeiro, no Parque Estadual da Serra Tabuleiro, SC, 2013. (C. não id. = espécimes danificados, não identificáveis até espécie).

Habitat	<i>H. bischoffi</i>		<i>H. faber</i>		<i>H. poaju</i>		<i>P. cuvieri</i>		<i>P. lateristriga</i>		<i>P. nanus</i>		Total
	P	S	P	S	P	S	P	S	P	S	P	S	
<i>C. lopesi</i> Lane	26	23	1	2	5	37	0	5	1	3	1	13	117
<i>C. pillosa</i> Lane	11	59	0	6	1	8	2	31	12	45	0	5	180
<i>C. inca</i> Lane	5	6	0	2	2	3	0	18	1	4	0	12	53
<i>C. amazonica</i> Lane	0	0	0	1	0	8	6	9	0	0	0	1	25
<i>C. amabilis</i> Borkent	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>C. blanda</i> Dyar	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	3
<i>C. infuscata</i> Lane	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>C. sp. n.1</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>C. sp. n.2</i>	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	5
<i>C. não id.</i>	0	0	2	9	2	0	0	0	0	2	0	1	16
Total (média)	49 (4,08)	88 (5,87)	3 (0,21)	20 (1,33)	10 (0,71)	57 (4,38)	9 (0,9)	63 (7,00)	14 (1,00)	58 (4,83)	1 (0,07)	33 (2,54)	405
Total Geral	137		23		67		72		72		34		

Tabela 2. Abundância das espécies de *Corethrella* por altura (A = 1,5-2 m e B = nível de solo) e por anuro hospedeiro, no Parque Estadual da Serra Tabuleiro, SC, 2013.

Altura	<i>H. bischoffi</i>		<i>H. faber</i>		<i>H. poaju</i>		<i>P. cuvieri</i>		<i>P. lateristriga</i>		<i>P. nanus</i>		Total
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	
<i>C. lopesi</i> Lane	5	5	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0	14
<i>C. pillosa</i> Lane	34	10	2	0	0	0	3	1	1	12	0	0	63
<i>C. inca</i> Lane	3	1	1	1	2	0	2	6	1	1	0	0	18
<i>C. amazonica</i> Lane	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	5
<i>C. sp. n.2</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Total (média)	42 (8,4)	16 (3,2)	3 (0,6)	1 (0,2)	2 (0,4)	2 (0,4)	7 (1,4)	12 (2,4)	2 (0,4)	14 (2,8)	0	0	101
Total Geral	48		4		4		19		16		0		

Tabela 3. Métricas utilizadas para comparar a estrutura das redes de parasito-hospedeiro (*Corethrella* spp. – anuros) por habitat, no Parque Estadual da Serra Tabuleiro, SC, 2013.

Métrica	Mata Primária	Mata Secundária
Conectância	0,35	0,67
Número de Compartimentos	1	1
Aninhamento	16,69	18,33
Aninhamento Ponderado	0,63	0,41
Densidade de Ligação	2,65	3,30
Equitabilidade de Interação	0,58	0,69
Generalidade	2,23	3,91
Vulnerabilidade	3,08	2,70
Especialização H_2'	0,41	0,21

LEGENDAS DAS FIGURAS

Figura 1. Área de estudo. Superior, à esquerda: localização do estado de Santa Catarina no Brasil e do Parque Estadual da Serra do Tabuleiro no estado. Superior, à direita: localização dos pontos amostrais no Parque. Inferior: Distribuição dos pontos amostrais no Parque (P = mata primária, S = mata secundária).

Figura 2. Armadilha CDC adaptada, sem fonte luminosa e com reproduzidor de som, utilizada para amostragem de *Corethrella* no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, SC, 2013.

Figura 3. Espécies de anuros cujas vocalizações foram utilizadas para atrair *Corethrella* no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, SC, 2013. Linha superior, da esquerda para direita: *Hypsiboas bischoffi*; *Hypsiboas faber*; *Hypsiboas poaju*. Linha inferior, da esquerda para a direita: *Physalaemus cuvieri*; *Physalaemus lateristriga*; *Physalaemus nanus*.

Figura 4. Médias estimadas da abundância de *Corethrella* por habitat e por espécie, utilizando GLM, no Parque Estadual da Serra Tabuleiro, SC, 2013. Barras representam erro padrão.

Figura 5. Médias estimadas da riqueza de *Corethrella* por habitat e por espécie, utilizando GLM (c), no Parque Estadual da Serra Tabuleiro, SC, 2013. Barras representam erro padrão.

Figura 6. Análise de componentes principais (PCA) das variáveis ambientais mensuradas para determinar a estrutura do habitat nos pontos amostrais de *Corethrella*, Parque Estadual da Serra Tabuleiro, SC, 2013 (planta = porcentagem de cobertura de herbáceas; obst1 = obstrução vertical a 50 cm de altura; obst2 = obstrução vertical a 100 cm de altura; obst3 = obstrução vertical a 150 cm de altura. p = pontos da área categorizada primária; s = pontos da área categorizada secundária).

Figura 7. Abundância de *Corethrella* pelas variáveis ambientais (PCA1) no Parque Estadual da Serra Tabuleiro, SC, 2013 (barras verdes = área primária; barras pretas = área secundária; dossel = porcentagem de cobertura de dossel; planta = porcentagem de cobertura de herbáceas; obst1 = obstrução vertical a 50 cm de altura; obst2 = obstrução vertical a 100 cm de altura; obst3 = obstrução vertical a 150 cm de altura).

Figura 8. Riqueza de *Corethrella* pelas variáveis ambientais (PCA1) no Parque Estadual da Serra Tabuleiro, SC, 2013 (barras verdes = área primária; barras pretas = área secundária; dossel = porcentagem de cobertura de dossel; planta = porcentagem de cobertura de herbáceas; obst1 = obstrução vertical a 50 cm de altura; obst2 = obstrução vertical a 100 cm de altura; obst3 = obstrução vertical a 150 cm de altura).

Figura 9. Dois primeiros eixos da análise MDS da composição das espécies de *Corethrella* por habitat (esquerda) e por hospedeiro (direita) no Parque Estadual da Serra Tabuleiro, SC, 2013.

Figura 10. Abundância de *Corethrella* por espécie de anuro e por altura da armadilha (hábito) no Parque Estadual da Serra Tabuleiro, SC, 2013.

Figura 11. Riqueza de *Corethrella* por espécie de anuro e por altura da armadilha (hábito) no Parque Estadual da Serra Tabuleiro, SC, 2013.

Figura 12. Redes de interações parasito-hospedeiro (*Corethrella* spp. - anuros) por habitat, Parque Estadual da Serra Tabuleiro, SC, 2013. Barras pretas em cima = espécies de *Corethrella*; embaixo = espécies de anuros. Para cada rede, a espessura das linhas cinza conectando as barras pretas representa a frequência da interação.

Figura 13. Dois primeiros eixos da análise MDS dos parâmetros bioacústicos dos cantos de seis espécies de anuros utilizados para atrair *Corethrella* no Parque Estadual da Serra Tabuleiro, SC, 2013 (dom = frequência dominante [Hz]; dur = duração do canto [s]; fund = frequência fundamental [Hz]; int = intervalo entre cantos [s]; nota = número de notas e/ou harmônicos).

FIGURAS

Figura 1.

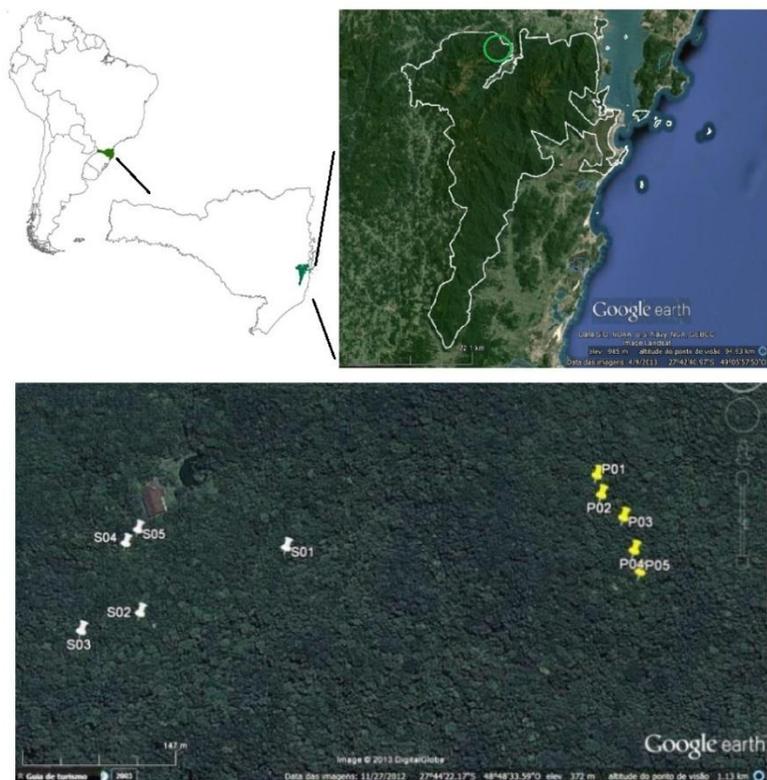


Figura 2.



Figura 3.



Figura 4.

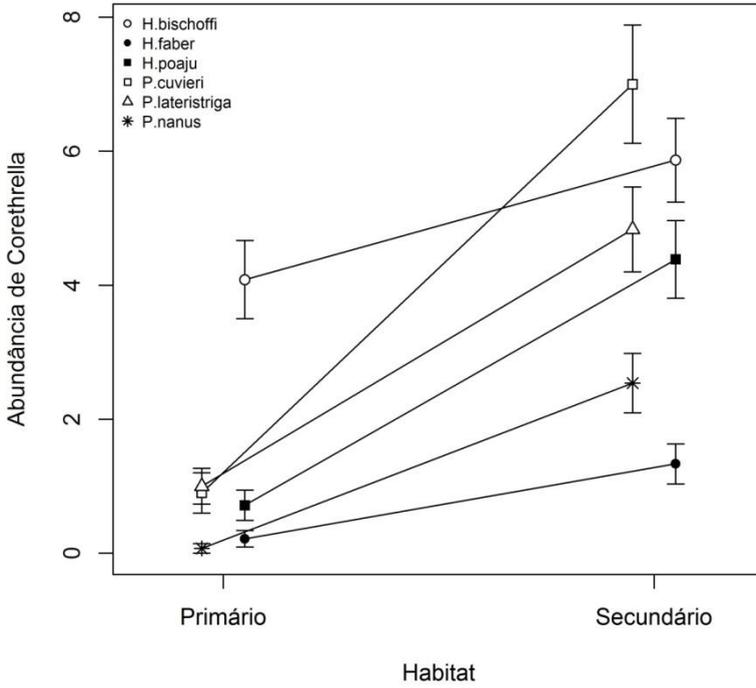


Figura 5.

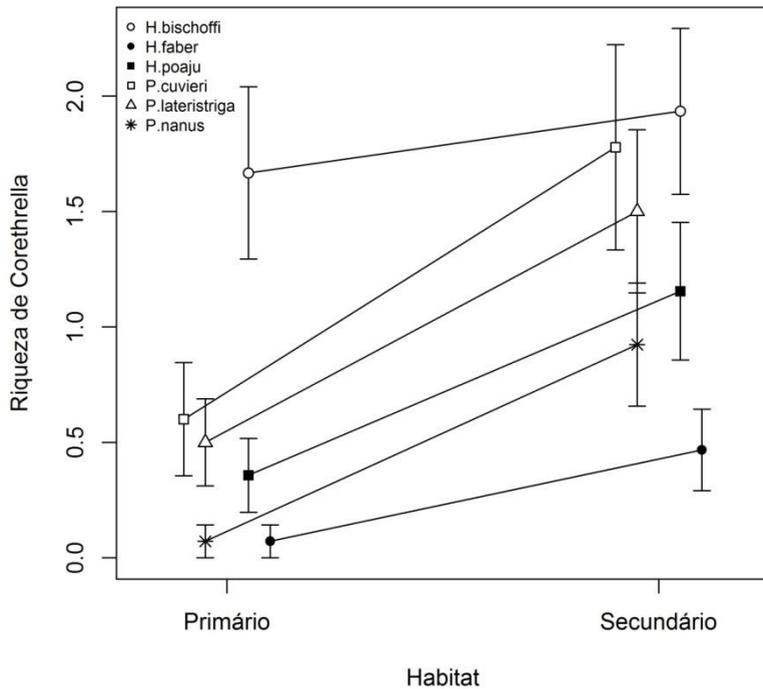


Figura 6.

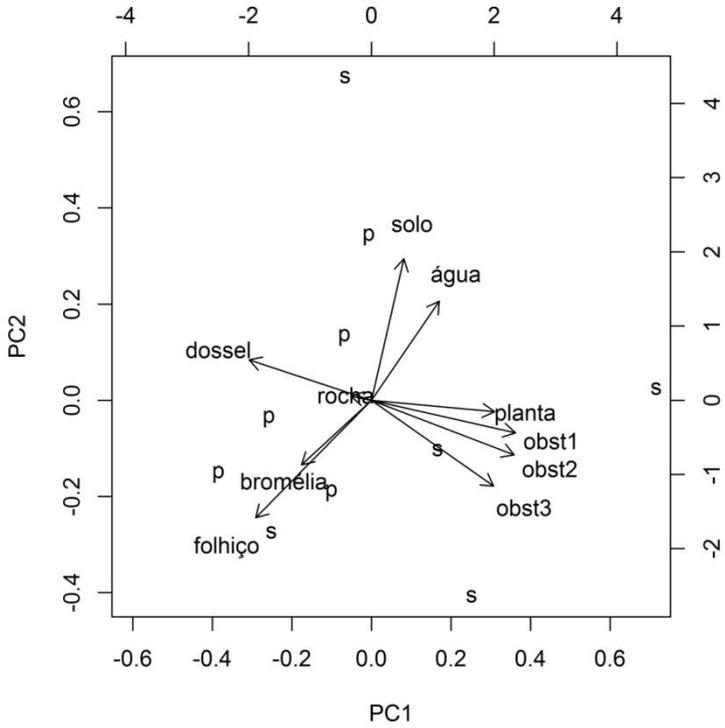


Figura 7.

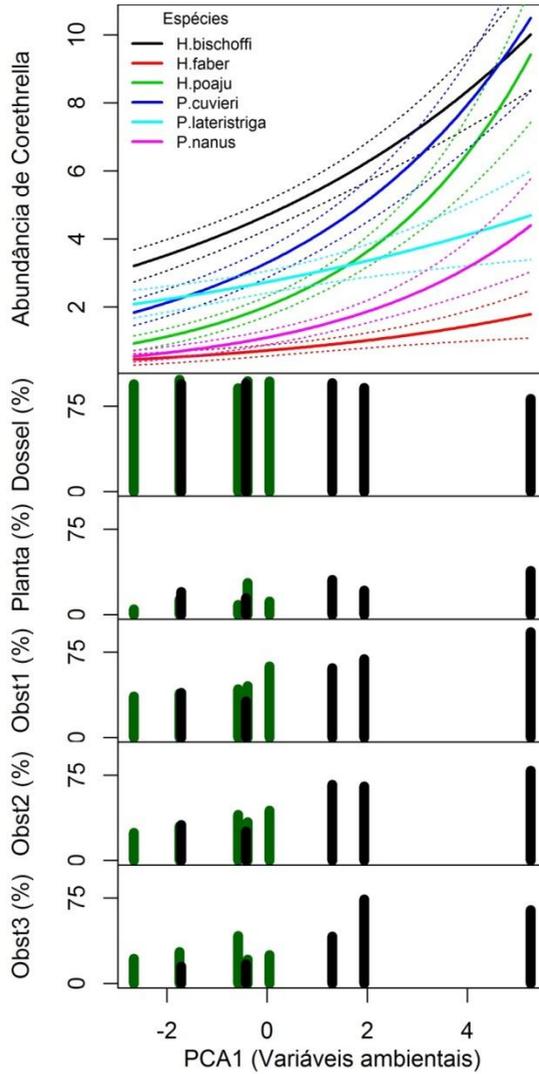


Figura 8.

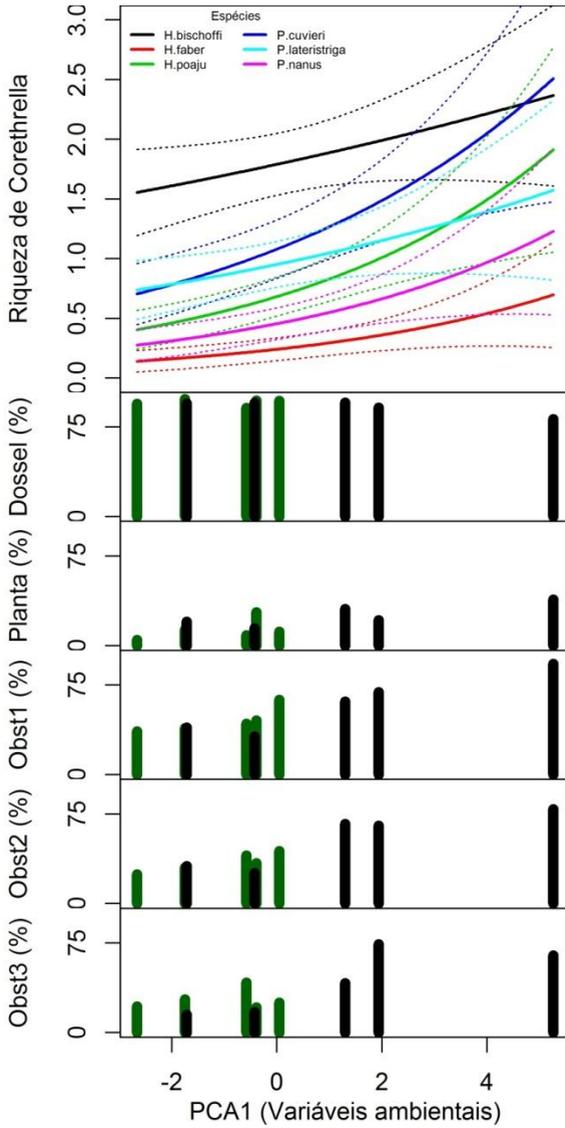


Figura 9.

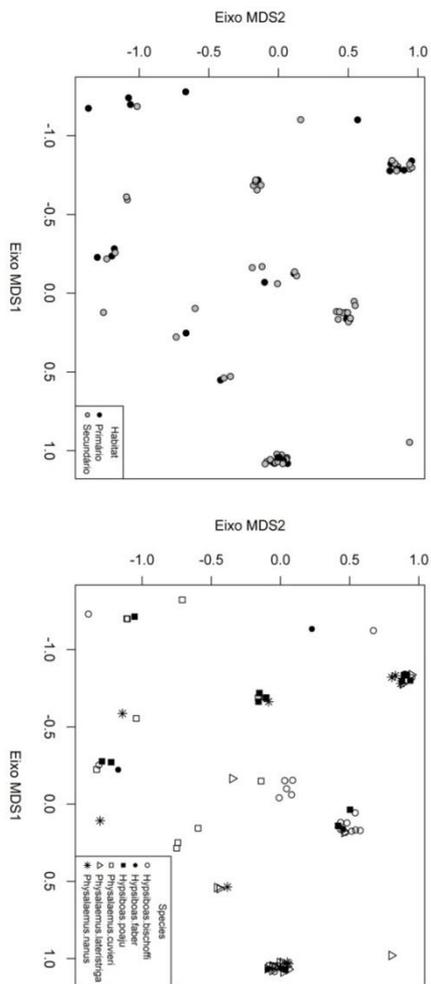


Figura 10.

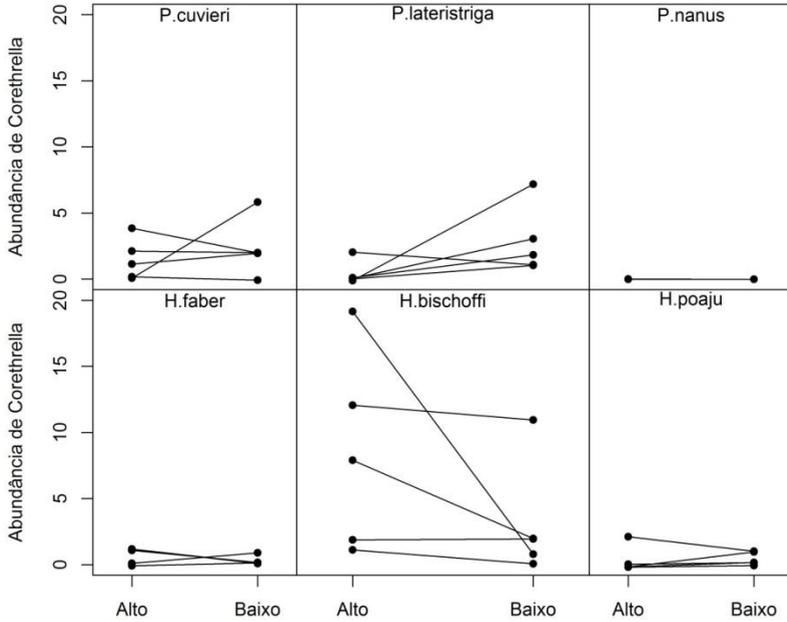


Figura 11.

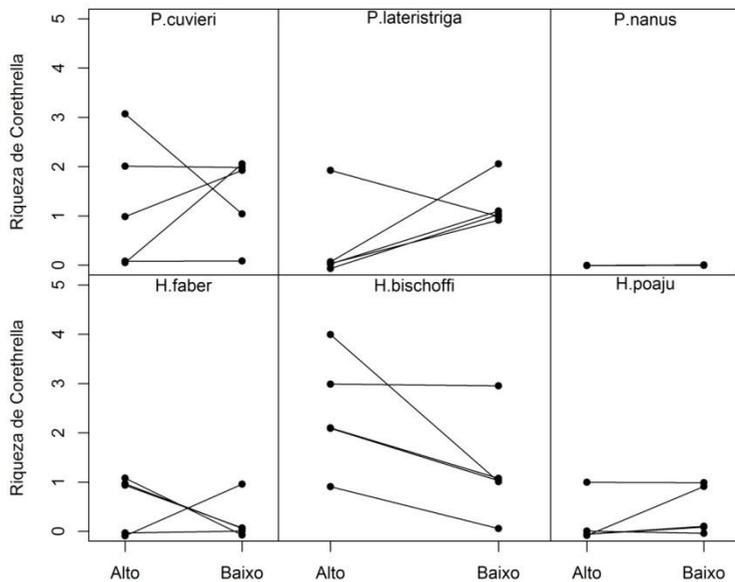


Figura 12.

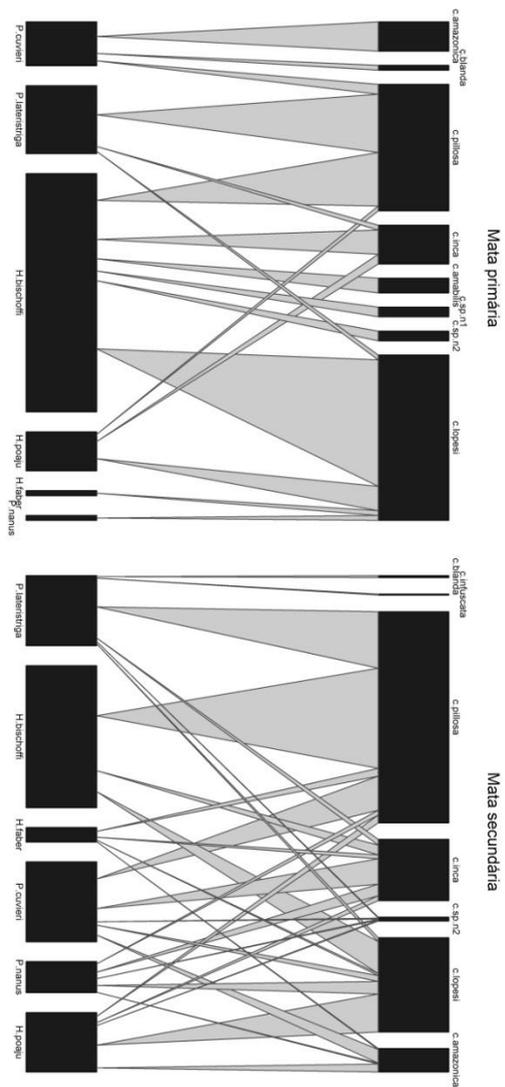
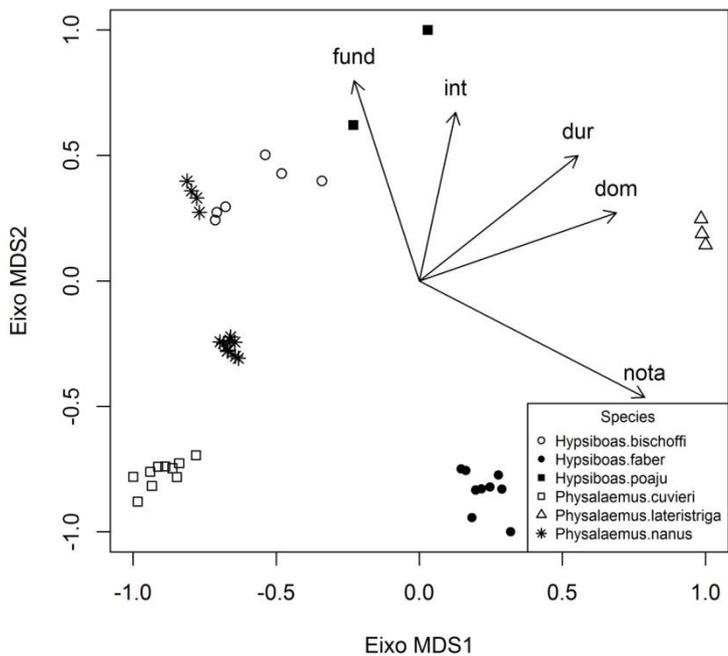
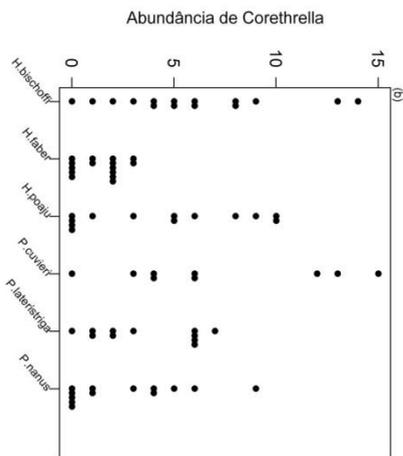
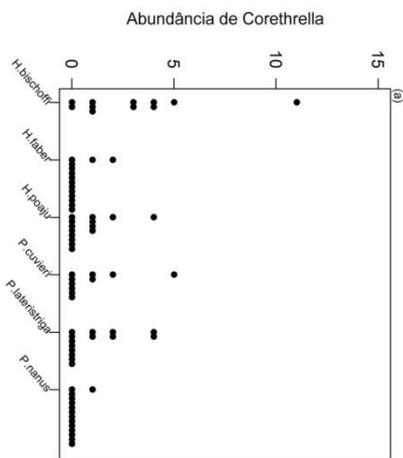


Figura 13.

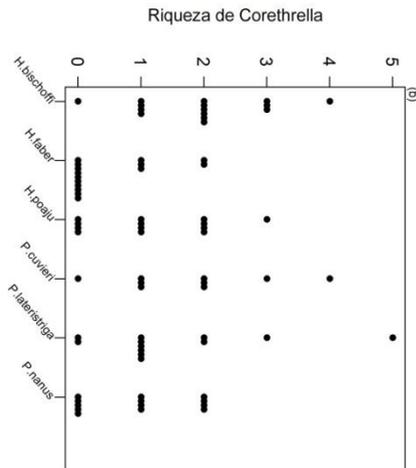
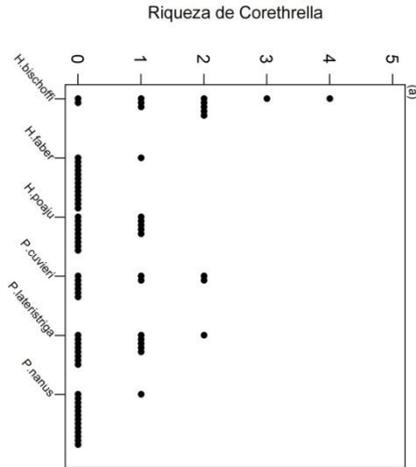


ANEXOS

Anexo 1. Abundância de *Corethrella* observada por habitat e por espécie, no Parque Estadual da Serra Tabuleiro, SC, 2013. a – mata primária, b – mata secundária.



Anexo 2. Riqueza de *Corethrella* observada por habitat e por espécie, no Parque Estadual da Serra Tabuleiro, SC, 2013. a – mata primária, b – mata secundária.



Anexo 3. Caracterização da estrutura dos habitats, porcentagem média dos cinco pontos amostrais por habitat, no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, SC, 2013. Obst 1, 2 de 3 – Obstrução vertical a 50, 100 e 150 cm de altura.

Habitat	Planta	Folhço	Rocha	Solo	Água	Dossel	Obst 1	Obst 2	Obst 3	Bromélia
Primário	13,2	55,2	5,9	16,7	9,0	95,5	45,0	34,4	27,4	36,0
Secundário	24,6	46,6	1,0	17,7	10,1	91,5	58,7	53,4	42,3	13,0

Anexo 4. Parâmetros bioacústicos das vocalizações de anuros utilizadas para atrair *Corethrella* no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, SC, 2013. Variáveis representadas por valores máximos-mínimos (média).

Espécie	Duração do Canto (s)	Intervalo entre Cantos (s)	Frequência Fundamental (Hz)	Frequência Dominante (Hz)	Nº de notas/harmônicos
<i>H. bischoffi</i>	0,061-0,910 (0,344)	0,431-4,044 (1,839)	1040,1-1326,1 (1177,5)	2288,2-2522,2(2414,5)	1-9 (4)
<i>H. faber</i>	0,015-0,093 (0,068)	0,009-0,148 (0,108)	312-520 (426,4)	2236,2-2912,3 (2475,4)	47-75 (61)
<i>H. poaju</i>	1,019-1,737 (1,276)	3,533-8,202 (5,868)	1508,1-1560,1 (1525,4)	2496,2-2600,2 (2548,2)	13-20 (16)
<i>P. cuvieri</i>	0,186-0,293 (0,247)	0,351-0,611 (0,437)	104-364 (179,4)	1924,2-2600,2 (2233,6)	4-5 (5)
<i>P. lateristriga</i>	2,167-2,274 (2,228)	1,206-1,496 (1,374)	147,1-183,9 (165,5)	7904,7-8008,7 (7930,7)	30-35 (32)
<i>P. nanus</i>	0,217-0,359 (0,267)	0,085-0,722 (0,398)	661,9-1699,6 (953,9)	2206,4-2586,3 (2407,3)	8-9 (8) / 1 (1)