

PROJETO DE DOUTORADO

Coevolução e especificidade entre anuros e dípteros hematófagos do gênero *Corethrella* no Sul do Brasil

INTRODUÇÃO

A teoria ecológica de comunidades prevê a coexistência de diversas espécies, formando uma rede complexa de interações interespecíficas (McCann, 2000). Tais interações não são aleatórias, mas produto de um conjunto de respostas ecológicas, bioquímicas, evolutivas e importante fonte de diversificação que criam dependência entre os organismos que se relacionam (Dunne, 2006). As interações que ocorrem entre populações de diferentes espécies variam de antagônicas a cooperativas, podendo ter efeitos positivos, negativos ou neutros sobre os indivíduos das espécies envolvidas. De tal forma, a organização e estabilidade das comunidades biológicas resultam também da mistura desses diferentes tipos de interrelações (McCann, 2000; Montoya et al., 2006).

A comunicação entre indivíduos da mesma ou de diferentes espécies coexistentes podem ocorrer de diferentes formas (e.g. pistas visuais, auditivas, químicas, táteis) e são utilizadas principalmente para atrair parceiros, estabelecer dominância, defender território e encontrar presas (Page et al., 2014). A comunicação deliberada pode chegar a um destinatário não intencional, como um predador ou parasita que encontra a presa guiada por sinais de comunicação intraespecífica (Dash & Bhattacharyya, 2017).

Anfíbios anuros são particularmente conhecidos por usarem um complexo sistema de comunicação sonora durante a sua atividade reprodutiva. Vocalizações são espécie-específica, utilizadas para atrair fêmeas da mesma espécie e manter seu território (Gerhardt & Huber, 2002; Wells, 2007). Além da preferência coespecífica em detrimento da heteroespecífica, fêmeas de anuros também preferem machos que emitem cantos mais complexos e com maior amplitude e duração (Ryan, 2009). Tal conspicuidade comunicativa aumenta a vulnerabilidade desses organismos às espécies

que interceptam esses sinais, como predadores e parasitas que identificam tais sinais sonoros e são atraídos por eles (para uma revisão mais detalhada ver Page et al., 2014).

Está bem indicado na literatura que insetos hematófagos do gênero *Corethrella* Coquillett (Diptera: Corethrellidae) parasitam espécies de anuros (McKeever, 1977; Borkent, 2008; Caldart et al., 2016). São vetores de *Trypanosoma*, parasitas intestinais de anuros (Johnson et al., 1993; Bernal & Pinto, 2016), e candidatos a transmissores do fungo *Batrachochytrium dendrobatidis* causador da quitridiomiose, relacionada ao declínio mundial de anuros (Bernal et al., 2011). Diferente de outros insetos hematófagos relacionados, como os da família Culicidae (pernilongos), espécies do gênero *Corethrella* parecem não serem atraídas por CO₂, tampouco por sinais químicos (Bernal & de Silva, 2015). Em contrapartida, são atraídos pela vocalização dos anuros (fonotaxia). Os cantos dos anuros machos atraem também as fêmeas adultas de *Corethrella*, que realizam repasto sanguíneo exclusivamente nas espécies desse grupo (Camp, 2006; Borkent, 2008). Bernal et al. (2006) testaram a especificidade pela vocalização e encontraram uma alta relação entre o canto de uma espécie de anuro (*Physalaemus pustulosus*) e a atratividade de *Corethrella*, reforçando a forte relação entre os grupos. Além disso, a congruência entre as suas filogenias e a simpatria pantropical demonstra a provável coevolução e sua relação ecológica (Borkent & Szadziwski, 1991), desde pelo menos o cretáceo inferior (Borkent, 2008).

A compreensão dessas interações é fundamental para o entendimento da evolução dessas espécies e estruturação de suas comunidades, embora poucos estudos tenham abordado essa temática (Hudson et al., 2006). Além disso, a interação entre *Corethrella* e seus hospedeiros anuros no Brasil é pouco conhecida (dos quatro estudos com corethrellídeos, dois apresentam descrição taxonômica (ver Amaral & Pinho, 2015; Caldart et al., 2016) e dois a relação ecológica dos grupos (ver Ambrosio-Assis, 2014; Legett et al., 2017). Pouco se sabe sobre a interação entre os grupos e se as fêmeas de *Corethrella* utilizam diferentes espécies de anuros. Alguns estudos tem sugerido que pode ocorrer algum nível de especificidade na interação entre insetos e anuros, enquanto outros indicam maior generalidade na escolha de hospedeiros. Estudo feito com a perereca *Hyla gratiosa*, que ocorre no sudeste dos Estados Unidos, indicou que seu

canto pode ser reconhecido por espécies de *Corethrella* que estão fora de sua distribuição (McKeever & French 1991a; Bernal et al., 2006; Borkent, 2008). Similarmente, estudo realizado no nordeste da Costa Rica, Bernal (2005) usando armadilha sonora (“frog-call trap”) com gravações da rã *Physalaemus pustulosus*, que não ocorre nessa região, coletou diversas espécies de *Corethrella*. Trabalhos de campo de Borkent (2008) no Panamá e em Brunei, entretanto, demonstraram que mesmo ocorrendo diversas espécies de *Corethrella* nessas regiões apenas *C. ranapungens* foi encontrada parasitando machos de *Hyla rosenbergi* e outras três espécies parasitando *Megophrys nasuta*. A espécie *C. ranapungens* alimenta-se dos anfíbios anuros *Hyla rosenbergi* e *Dendropsophus ebraccatus* no Panamá; entretanto, essas duas espécies de anuros estão amplamente distribuídas ao leste da América do Sul (i.e. a distribuição dos parasitas é mais restrita do que a dos hospedeiros) (Borkent, 2008). Mais recentemente, em um estudo realizado no Norte de Borneo, Grafe et al. (2018) encontram alta especificidade entre alguns grupos de insetos e anuros, sugerindo que possa ocorrer partição de hospedeiros entre as espécies de *Corethrella* e que há muitas relações interespecíficas não conhecidas envolvendo essa dinâmica coevolutiva.

O parasitismo pode afetar significativamente as populações de seus hospedeiros aumentando mortalidade, diminuindo fecundidade, crescimento, nutrição e alterando comportamento (Price, 1980; Lafferty et al., 2006). Espécies de parasitas podem também influenciar a distribuição temporal e espacial de seus hospedeiros, principalmente se forem abundantes e ecologicamente importantes (Dobson & Hudson, 1986; Mouritsen & Poulin, 2002), funcionando como uma força evolutiva reguladora na estrutura das comunidades. Em relação ao sistema parasita-hospedeiro entre *Corethrella* e anuros, estima-se que cada mosquito fêmea se alimente em média de 0,5µL de sangue por hora (Camp, 2006). Dessa forma, se um anuro da espécie *P. pustulosus* (com aproximadamente 0,15-0,19ml de sangue corporal) vocalizar durante 4 horas e for parasitado por 10 mosquitos durante esse período, isso equivaleria a aproximadamente 10-13% de redução de sangue corpóreo total (Bernal, 2015). Adicionalmente, observações de campo demonstraram que além da redução sanguínea os anuros

despendem energia tentando afastar esses mosquitos (De Silva et al., 2015), evidenciando altos gastos energéticos na tentativa de evitar esta interação.

Neste contexto, o entendimento das interações ecológicas entre parasitas e hospedeiros é um importante indicador da qualidade e estrutura do ecossistema (Hudson et al., 2006), sendo que a especificidade ou generalismo de parasitismo pode revelar grande diversidade de hospedeiros (Lafferty et al., 2008). Além disso, investigar a interação entre os organismos desse sistema pode nos ajudar a diminuir o risco de extinção de espécies de anfíbios anuros identificando as possíveis causas do declínio dessas espécies. Dessa maneira, o presente estudo tem como objetivo principal mapear as interações, traços funcionais e distribuição temporal e geográfica para investigar a coevolução dos grupos de anuros hospedeiros e seus parasitas *Corethrella*, tanto ao longo do tempo quanto entre as linhagens. A tese de doutorado será organizada em três capítulos complementares.

Capítulo 1: Estrutura da rede de interação antagônica de anuros e *Corethrella*

1.1 - Objetivo e hipótese

Objetivos

Geral: Determinar especificidade de *Corethrella* no parasitismo de anfíbios anuros.

Específicos: 1) Inferir grau de especialização e partição de hospedeiros por espécies de *Corethrella*; 2) comparar especialização e partição entre três regiões com histórias diferentes; 3) usar as redes para entender a ecologia dos mosquitos e se o parasitismo difere entre espécies com maior grau de endemismo ou com maior distribuição geográfica.

Hipótese

A especificidade é diferencial ao longo das linhagens, uma vez que as espécies passam por diferentes processos ao longo de sua história de vida e acumulam traços morfológicos, de vocalização, na distribuição e de defesa contra predadores e parasitas. Isso pode refletir em intensidade de interações desiguais por toda a extensão da filogenia dos grupos, revelando maior ou menor interação entre as espécies dependendo da história de vida conjunta.

1.2 - Material e Métodos

Área de estudo – Os dados serão coletados no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Parque Nacional de São Joaquim (PNSJ), Parque Estadual do Acaará (PAEAC) e no município de Florianópolis, estado de Santa Catarina, Brasil. O PAEST e PNSJ possuem vegetações características de Campos Gerais ou de altitude, as Matas de Araucárias, localizadas mais comumente nas encostas e nos vales, e a Floresta Pluvial Subtropical que ocupa o fundo dos vales e as Matas Nebulares (IBGE, 2012). Já o PAEAC e o Município de Florianópolis estão localizados na planície litorânea, inseridas na ecorregião Serra do Mar (Scaramuza et al., 2011). A escolha dessas áreas está baseada em processos históricos e biogeográficos diferenciados, definidas por um gradiente latitudinal proposto por Scaramuza et al. (2011) – no caso dos dois pontos litorâneos, PAEAC e Florianópolis, e por um gradiente longitudinal em relação aos dois pontos a oeste (PAEST e PNSJ) e os dois litorâneos (Ledru et al., 2017).

Coleta de Dados – As amostragens serão realizadas em ambientes lênticos e lóticos, distribuídas ao longo das quatro áreas descritas acima. Para cada espécie de anfíbio serão instaladas em cada área de estudo seis armadilhas do tipo CDC-modificada (*frog-call trap*; fig. 1a) com caixa de som acoplada tocando *playback* da vocalização de anfíbios anuros (McKeever & Hartberg 1980). Além dessas seis armadilhas, em cada área serão instaladas armadilhas-controle, nas quais tocará o *playback* de algum som de complexidade e amplitude próxima a dos cantos de anuros (e.g. a canção *The Dark Side of the Moon* da banda Pink Floyd). Cada armadilha distará pelo menos 30m entre si e

400 metros entre áreas (réplicas). As coletas iniciarão uma hora após o crepúsculo (horário de pico de atividade da maior parte das espécies de anuros) e cada armadilha ficará ligada por pelo menos 3 horas cada vez com uma vocalização de uma espécie de anuro. Pelo menos cinco campanhas serão realizadas em cada área, servindo como réplicas temporais. As vocalizações que servirão de iscas para as armadilhas serão selecionadas por revisão da literatura (fig. 1b). As espécies de *Corethrella* capturadas em uma armadilha reproduzindo o canto de uma espécie de anuro serão consideradas como uma interação parasita-hospedeiro.

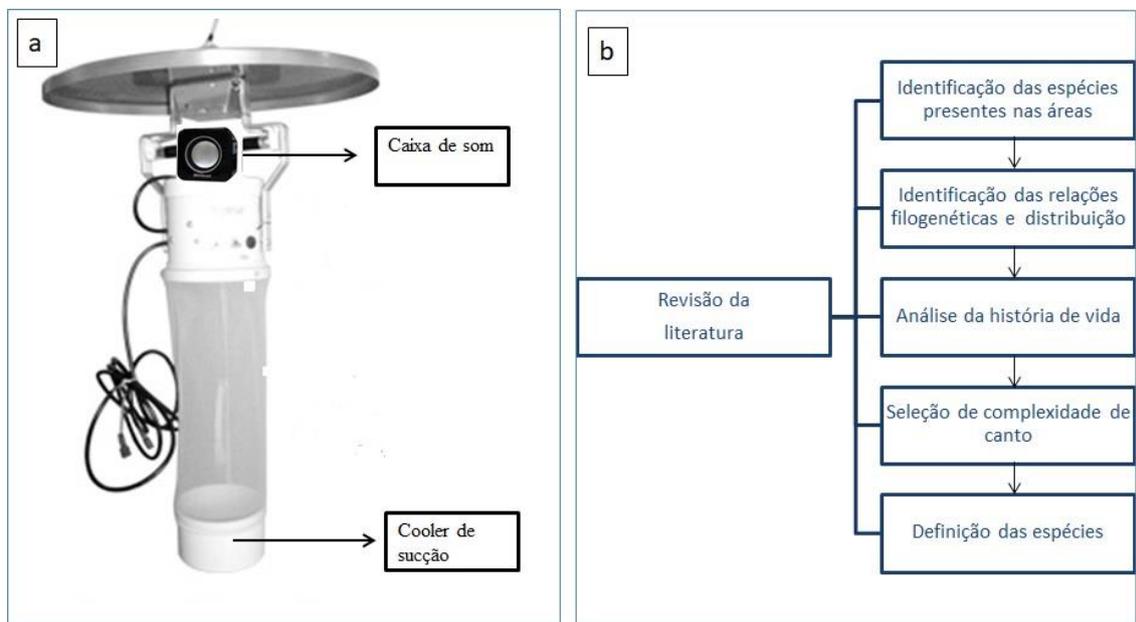


Figura 1. Armadilha CDC-modificada com caixa de som (a). Fluxograma para escolha de espécies (b).

Análise de dados – Primeiro será testado o efeito das espécies de anuros sobre a abundância e riqueza de *Corethrella* atraídos, serão construídos Modelos Lineares Generalizados (GLM) para dados de contagem (com distribuição de Poisson, quasi-Poisson ou binomial negativa). Em seguida, será construída uma matriz de interação com base na ocorrência de espécies de *Corethrella* nas armadilhas com diferentes cantos de anuros. Esta matriz será projetada como uma rede bipartida (e.g. Bocaletti et

al. 2006), na qual um conjunto de vértices representando as espécies de *Corethrella* serão conectados por arestas de peso a outro conjunto de vértices representando espécies de anuros. Serão testadas duas estruturas antagônicas de rede— aninhamento (métrica NODF, Almeida-Neto et al. 2008) e modularidade (métrica Q, Newman 2006)—e comparadas com acaso mediante modelos nulos (e.g. Bascompte et al. 2003). Ambas estruturas sugerem distribuição heterogênea do uso dos anuros pelas espécies de *Corethrella*. No entanto, aninhamento sugere a presença de algumas espécies de *Corethrella* mais generalistas (utilizam a maioria das espécies de anuros) e outras mais especialistas (utilizam as espécies de anuros mais comuns); por sua vez, modularidade sugere uma partição de recurso, com grupos de *Corethrella* utilizando conjuntos distintos de espécies de anuros. Por fim, será avaliada se a filogenia das espécies de *Corethrella* explica a estrutura da rede mediante teste de Mantel, correlacionando a distância filogenética (segundo a filogenia proposta por Borkent (2008) para corethrelideos e Pyron et al.(2018) para anuros) de *Corethrella* com a intensidade de uso das espécies de anuros (índice de similaridade entre incidência de *Corethrella* nas armadilhas). Todas as análises serão realizadas no software R. v.3.5.0 (R core team 2018).

1.3 - Resultados esperados

Espera-se que as espécies de *Corethrella* utilizem de forma diferente os hospedeiros dependendo da história de vida conjunta (e.g. espécies que ficaram isoladas em refúgios devem ser mais relacionadas do que aquelas que ficaram separadas). Adicionalmente, aquelas espécies de anuros que variam em distribuição (com maior ou menos grau de endemismo) provavelmente devam apresentar diferenças na abundância e especificidade de parasitismo - conforme discutido na introdução as espécies dos dois grupos se distribuem de forma desigual.

Capítulo 2: Variação no período de atividade de anfíbios anuros e sua relação com abundância e diversidade de *Corethrella*

2.1 - Objetivo e hipótese

Objetivo

Geral: Investigar a interação entre espécies *Corethrella* e seus hospedeiro anuros, examinando como a abundância e diversidade da comunidade desses insetos varia entre guildas de anuros com períodos de atividades distintos.

Específicos: 1) Inferir grau de especialização de hospedeiros anuros com diferentes períodos de atividade por espécies de *Corethrella*; 2) usar teste de diversidade para entender a diversidade de espécie de mosquitos em diferentes períodos do dia.

Hipótese

Diferentes espécies de anfíbios anuros tem período de atividade distinto e esta variação pode ser resultado do parasitismo, pressão de predação e competição. Entretanto, independente da causa, a hipótese é que as espécies de *Corethrella* parasitam preferencialmente espécies com atividade crepuscular e noturnas, uma vez que esses são o seu período de atividade e, portanto, apresenta uma relação histórica entre os anuros e corethrellideos.

2.2 - Material e Métodos

Coleta de Dados – As amostragem ocorrerão nas mesmas áreas descritas no capítulo 1, com diferença no desenho amostral. Muitas espécies de anuros apresentam período de atividade diferente, englobando espécies exclusivamente diurnas, noturnas ou crepusculares, algumas espécies vocalizam em dois desses períodos e outras que estão em atividade ao longo de todos esses momentos. Sendo assim, as 6 armadilhas contendo

a vocalização de anuros com diferentes períodos de atividade total serão aleatoriamente instaladas em três períodos do mesmo dia (diurno, noturno e crepuscular). Os *Playbacks* de vocalização dos anuros serão selecionados seguindo o banco de dados Amphibio 1.0 (Oliveira et al., 2017) e suas respectivas distribuições. Esse banco de dados contém dados de traços ecológicos de 6.000 espécies de anfíbios, incluindo o período total de atividade.

Análise de dados – Os mosquitos serão capturados ao longo dos três períodos de atividade (diurno, noturno e crepuscular), nas armadilhas com diferentes vocalizações de anuros. Serão comparadas as diferenças de abundância geral de insetos usando ANOVA ou GLM de amostras independentes. A diversidade será comparada usando o índice de Shannon e a uniformidade de Pielou (Hill, 1993). Serão construídas curvas de distribuição de abundância ordenada. Para explicar espécies raras, será utilizada curva de suavização de Beal a fim de estimar a probabilidade de ocorrência de cada espécie para cada tratamento (De Cáceres & Legendre, 2008). Todas as análises serão realizadas no software R v. 3.5.0 (R Core Team, 2018)

2.3 - Resultados esperados

Espera-se que as guildas de espécies (considerando que pertencem à mesma guilda as espécies que apresentam o mesmo período de atividade) apresentem diferenças no parasitismo por *Corethrella*. Mais especificamente, a expectativa é que as espécies com atividade exclusivamente diurnas sejam menos parasitadas ou não parasitadas e as espécies crepusculares sejam as mais parasitadas, já que esse é o período de maior atividade das espécies de insetos (Borkent, 2008).

Capítulo 3: Evolução de nicho climático de *Corethrella* e anfíbios Anuros: um olhar para a história de vida

3.1 - Objetivo e hipótese

Objetivo

Geral – Comparar, em larga escala, a evolução do nicho climático dos parasitas hematófagos *Corethrella* e anfíbios anuros.

Específicos – 1) descrever a estrutura geral do espaço de nicho climático dos grupos, *Corethrella* e anuros; 2) testar a variação nas taxas de evolução de nicho climático, tanto entre os clados como ao longo do tempo; 3) avaliar possível relação entre evolução do nicho climático e mudanças climáticas de larga escala ao longo das histórias de vida de *Corethrella* e anuros.

Hipótese

Diferentes linhagens tendem a manter o nicho climático de seus ancestrais, mas também podem ocupar novas áreas do nicho climático à medida que estes se tornam disponíveis durante a história evolutiva do clado. Portanto, a hipótese é que há alta heterogeneidade de nicho dentro dos táxons (*heterotachy*) do mesmo grupo (*Corethrella* e anuros), tanto ao longo do tempo quanto entre as linhagens, e que essas variações são semelhantes entre os grupos uma vez que os parasitas são dependentes de seus hospedeiros.

3.2 - Material e Métodos

Coleta de Dados – Este será um capítulo baseado em banco de dados. Conforme Jetz & Pyron (2018) a filogenia das espécies de anuros compreendem 7.238 espécies e a família Corethrellidea 117 espécies conhecidas (Borkent, 2008) distribuídas mundialmente. Dados de distribuição (em formato *shapefile*) dessas espécies serão obtidos a partir do banco de dados da *International Union for Conservation of Nature* (IUCN, 2012). Informações de 19 variáveis bioclimáticas e uma topográfica, com resolução espacial de 2.5° (~5 Km), serão retiradas do banco de dados WorldClim GIS

V. 2.0 (Hijmans et al., 2005). Estas serão combinadas com as *shapefiles* das espécies em ambiente R v. 3.5.0 (pacotes *raster* v. 2.3-24, *rgdal* v. 0.9-1, *maptools* v. 0.8-34 e *plyr* v. 1.0) (R core team 2018) a fim de extrair as suas coordenadas geográficas e valores de cada uma das 20 variáveis. Para permitir comparação entre variáveis com unidades diferentes, os valores da matriz das 20 variáveis serão transformados em *z-scores* (Abdi & Williams, 2010).

Análise de dados - Uma análise de PCA (*Principal Component Analysis*) será realizada com base na matriz de correlação entre as múltiplas variáveis de unidades diferentes, com o objetivo de diminuir a sua dimensionalidade. Com o auxílio do modelo *Broken Stick* (Jolliffe, 2011) a multidimensionalidade dos dados será reduzida aos componentes principais que expliquem em conjunto mais de 75% da variação dos dados.

Para descrever como os traços respondem às mudanças ao longo da história evolutiva e se ocorre, ou não, conservação de nicho através da existência de sinal filogenético, serão utilizado quatro modelos evolutivos: 1) *White Noise* (WN): modelo não filogenético de variação randômica, no qual há independência entre a similaridade das espécies e a sua relação filogenética; 2) *Model of Pagel*: baseado no parâmetro *lambda*, o qual revela se os padrões de covariância entre as espécies em uma determinada característica está previsto na filogenia, se consistente com o modelo de variância constante – *Brownian motion* (Pagel, 1999); 3) *Ornstein-Uhlenbeck* (OU): é um modelo de variação estabilizadora em que os valores das características são limitados a um determinado intervalo (Hansen, 1997); e 4) *Early Burst model* (EB), também chamado de modelo de aceleração-desaceleração (ACDC), descreve uma aceleração inicial seguida de uma diminuição exponencial da taxa evolutiva (Harmon *et al.* 2010).

As filogenias baseadas em Jetz & Pyron (2018) e Borkent (2008) serão utilizadas para testar os modelos evolutivos. No entanto, como as árvores propostas por estes autores são não-ultramétricas haverá a necessidade de equiparar as distâncias das diferentes espécies. Para tanto, será utilizado o pacote *ape* v.1.1 em ambiente R testando os modelos *correlated*, *relaxed* e *discrete* e repetindo as análises para cada um destes

modelos. Todas as análises serão realizadas com o auxílio do *software* R v. 3.5.0 (R Core Team, 2018).

3.3 - Resultados esperados

Espera-se que os autovetores da PCA dos dois grupos, *Corethrella* e anuros, estejam mais fortemente associados às mesmas variáveis bioclimáticas e com nichos climáticos igualmente conservados. Espera-se o mesmo entre os grupos, sendo que a maioria das linhagens do mesmo clado deve compartilhar biótopos semelhantes e que haja alta inter-relação nesse sistema coevolutivo.

CRONOGRAMA

	2019		2020		2021		2022		2023
	1º	2º	1º	2º	1º	2º	1º	2º	1º
Semestre									
Créditos (disciplinas externas)			X	X					
Revisão bibliográfica	X	X	X	X	X	X	X	X	
Coleta de dados	X	X	X	X					
Análises evolutivas (Cap. 2)	X	X	X						
Análises Cap. 1 e 3					X				
Defesa pré-projeto		X							
Sapeco (resultados parciais)			X						
Qualificação (Cap. 2)					X				
Doutorado sanduíche						X			
Relatório de atividades				X		X		X	
Redação			X	X	X	X	X	X	
Defesa Tese									X

VIABILIDADE DO PROJETO

O trabalho será realizado com suporte do programa Programa de Pesquisa em Biodiversidade de Santa Catarina/PPBio-SC (CNPq 457451/2012-9) e do Programa Ecológico de Longa Duração/PELD (Edital CNPq/Capes/FAPs/BC-Fundo Newton nº 15/2016), que fornecerá carro, gasolina e alimentação. As armadilhas CDC adaptadas serão emprestadas do Dr. Luiz Carlos Pinho, que será colaborador direto do trabalho.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDI, H.; WILLIAMS, L. J. Principal component analysis. **Wiley interdisciplinary reviews: computational statistics**, v. 2, n. 4, p. 433-459, 2010.
- AMARAL, A. P.; PINHO, L. C. New species and records of frog-biting midges from southern Brazil (Diptera: Corethrellidae). **Zootaxa**, v. 3946, n. 2, p. 274-284, 2015.
- AMBROZIO-ASSIS, A. **Atratividade da vocalização de espécies de anuros para Corethrella spp. (Diptera) no sul do Brasil**. 2014. Dissertação (Mestrado em Ecologia). Universidade Federal de Santa Catarina. 2014.
- BERNAL, E. X. Unraveling the ecology and Evolution of interspecific eavesdropping: lessons from frog-biting midges. In: NRES 2015 Spring Seminar Series, 2015. Illinois, USA. **Presentation**. 2015. Versão Eletrônica.
- BERNAL, X. E.; DE SILVA, P.. Cues used in host-seeking behavior by frog-biting midges (Corethrella spp. Coquillet). **Journal of Vector Ecology**, v. 40, n. 1, p. 122-128, 2015.
- BERNAL, X. E.; PINTO, C. M. Sexual differences in prevalence of a new species of trypanosome infecting túngara frogs. **International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife**, v. 5, n. 1, p. 40-47, 2016.

- BERNAL, X. E.; RAND, A. S.; RYAN, M. J.. Acoustic preferences and localization performance of blood-sucking flies (*Corethrella* Coquillett) to túngara frog calls. **Behavioral Ecology**, v. 17, n. 5, p. 709-715, 2006.
- BERNAL, X. E.; MCMAHON, T. A.; PINTO, C. M. Frog-biting midges (*Corethrella* spp) as vectors of *Trypanosoma* sp. and *Batrachochytrium dendrobatidis*. In: Conference: Entomological Society of America Annual Meeting, 2011, Reno, Nevada. **Resumos...** Nevada: ESA, 2011. Versão eletrônica.
- BERNAL, X.E. (2005). Potential differences in acoustic preferences in: *Corethrella* spp blood-sucking flies. Abstract, **Annual meeting of the Entomological Society of America**.
- BORKENT, A. The frog-biting midges of the world (*Corethrellidae*: Diptera). Purrujas de las ranas del Mundo (*Corethrellidae*: Diptera). **Zootaxa**, v. 1804, p. 1-456, 2008.
- BORKENT, A.; SZADZIEWSKI, R. The first records of fossil *Corethrellidae* (Diptera). **Insect Systematics & Evolution**, v. 22, n. 4, p. 457-463, 1991.
- CALDART, V. M.; SANTOS, M. B.; IOP, S.; PINHO, L. C.; CECHIN, S. Z. Hematophagous Flies Attracted to Frog Calls in a Preserved Seasonal Forest of the Austral Neotropics, with a Description of a New Species of (Diptera: *Corethrellidae*). **Zoological Science**, v. 33, p. 527-536, 2016.
- CAMP, J. V. **Host attraction and host selection in the family Corethrellidae (Wood and Borkent) (Diptera)**. 2006. Dissertação Mestrado, Georgia Southern University, Georgia, USA, ix + 76 pp. 2006.
- DASH, N. S.; BHATTACHARYYA, A. The Animal Communication System (ANICOMs): Some Interesting Observations. **INTERNATIONAL JOURNAL OF COMMUNICATION**, v. 27, n. 2, 2017.
- DE CACERES, M.; LEGENDRE, P. Beals smoothing revisited. **Oecologia**, v. 156, n.3, p. 657-669. 2008.
- DE SILVA, P.; NUTTER, B.; BERNAL, X. E. Use of acoustic signals in mating in an eavesdropping frog-biting midge. **Animal behaviour**, v. 103, p. 45-51, 2015.
- DOBSON, A. P.; HUDSON, P. J. Parasites, disease and the structure of ecological communities. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 1, n. 1, p. 11-15, 1986.



- DUNNE, J.A.. The network structure of food webs. In: **Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs** (eds Pascual, M. & Dunne, J.A.). Oxford University Press, Oxford, p. 27–86. 2006.
- GERHARDT, H. C.; HUBER, F.. **Acoustic communication in insects and anurans: common problems and diverse solutions**. University of Chicago Press, 2002.
- HANSEN, T. F. Stabilizing selection and the comparative analysis of adaptation. **Evolution**, v. 51, n. 5, p. 1341-1351, 1997.
- HARMON, L. J. et al. Early bursts of body size and shape evolution are rare in comparative data. **Evolution: International Journal of Organic Evolution**, v. 64, n. 8, p. 2385-2396, 2010.
- HIJMANS, R.J., S.E. CAMERON, J.L. PARRA, P.G. JONES AND A. JARVIS. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 25, p.1965-1978. 2005.
- HILL, M. Diversity and Evenness: a Unifying Notation and its Consequences. **Ecology**, v. 54, p. 427–432. 1973.
- HUDSON, P. J.; DOBSON, A. P.; LAFFERTY, K. D. Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? **Trends Ecol Evol**, v. 21, p. 381–385, 2006.
- IBGE - INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Rio de Janeiro, n. 1, p. 271, 2012.
- IUCN (2012). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. <http://www.iucnredlist.org>. Downloaded on September 11, 2018.
- JETZ, W.; PYRON, R. A. The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life. **Nature ecology & evolution**, v. 2, n. 5, p. 850, 2018.
- JOHNSON, R. N.; YOUNG, D. G.; BUTLER, J. F. Trypanosome transmission by *Corethrella wirthi* (Diptera: Chaoboridae) to the green treefrog, *Hyla cinerea* (Anura: Hylidae). **Journal of medical entomology**, v. 30, n. 5, p. 918-921, 1993.
- JOLLIFFE, I. **Principal component analysis**. In: International encyclopedia of statistical science. Springer, Berlin, Heidelberg, 2011. p. 1094-1096.

- LAFFERTY, K. D.; DOBSON, A. P.; KURIS, A. M. Parasites dominate food web links. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 103, n. 30, p. 11211-11216, 2006.
- LAFFERTY, K. D.; SHAW, J. C.; KURIS, A. M. Reef fishes have higher parasite richness at unfished Palmyra Atoll compared to fished Kiritimati Island. **Ecohealth**, v. 5, p. 338–345, 2008.
- LEDRU, M. P.; CARNAVAL, A.C; MIYAKI, C.Y.; “AF BIOTA” PROJECT PARTICIPANTS. Integrating paleoecology and phylogeography reveals congruent bioclimatic regions in the Brazilian Atlantic forest. **Past Global Changes Magazine**, n. 2, vol. 25, p. 92-93, 2017
- LEGETT, H. D.; BARANOV, V. A.; BERNAL, X. E. Seasonal variation in abundance and diversity of eavesdropping frog-biting midges (Diptera, Corethrellidae) in a neotropical rainforest. **Ecological Entomology**, v. 43, n. 2, p. 226-233, 2018.
- MCCANN, K. S. The diversity–stability debate. **Nature**, v. 405, n. 6783, p. 228, 2000.
- MCKEEVER, S. & FRENCH, F.E. Corethrella (Diptera: Corethrellidae) of eastern North America: laboratory life history and field responses to anuran calls. **Annals of the Entomological Society of America**, 84, 493–497. 1991a.
- MCKEEVER, S. Observations of Corethrella feeding on tree frogs (Hyla) [Insect pests]. **Mosquito News**, v. 37, p. 522–523. 1977.
- MONTOYA, J. M.; PIMM, S. L.; SOLÉ, R. V. Ecological networks and their fragility. **Nature**, v. 442, n. 7100, p. 259. 2006.
- MOURITSEN, K. N.; POULIN, R. Parasitism, community structure and biodiversity in intertidal ecosystems. **Parasitology**, v. 124, n. 7, p. 101-117, 2002.
- OLIVEIRA, B. F.; SÃO-PEDRO, V. A.; SANTOS-BARRERA, G.; PENONE, C.; COSTA, G. C. AmphiBIO, a global database for amphibian ecological traits. **Scientific data**, v. 4, p. 170123, 2017.
- PAGE, R. A.; RYAN, M. J.; BERNAL, X. E.. **Be loved, be prey, be eaten**. In: *Animal Behavior. Case Studies: Integration and Application of Animal Behavior*, edited by Yasukawa, K., New York: Praeger. v. 3, p. 123–154. 2014.



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

- PAGEL, M. Inferring the historical patterns of biological evolution. **Nature**, v. 401, n. 6756, p. 877, 1999.
- PRICE, P. W. **Evolutionary biology of parasites**. 1980. Princeton University Press, n1, v.8, 1980.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. **R Foundation for Statistical Computing**, Vienna, Austria. <URL <https://www.R-project.org/>>.
- RYAN, M. J. **Communication in frogs and toads**. In L. R. Squire (ed.), Encyclopedia of Neuroscience (pp. 1159–1166). Oxford, UK: Academic Press. 2009.
- SCARAMUZA, C. A. M. et al. Bioma Mata Atlântica-visão da biodiversidade da ecorregião Serra do Mar. **WWF Brasil**. Disponível em http://assets.wwfbr.panda.org/downloads/visao_conservacao_serra_do_mar.pdf, 2011.
- WELLS, K. D. **The Ecology and Behaviour of Amphibians**. (University of Chicago Press: Chicago.). 2007.