

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

FERNANDO JOSÉ FERNEDA FREITAS

RELAÇÃO ENTRE AVES E COCCÍDIOS: A COLORAÇÃO DA PLUMAGEM
PERMITE PREDIZER A INFECÇÃO PELOS PARASITOS?

CURITIBA,

2018

FERNANDO JOSÉ FERNEDA FREITAS

RELAÇÃO ENTRE AVES E COCCÍDIOS: A COLORAÇÃO DA PLUMAGEM
PERMITE PREDIZER A INFECÇÃO PELOS PARASITOS?

Dissertação apresentada como requisito parcial à
obtenção do título de mestre, Programa de Pós-
Graduação em Zoologia, Setor de Ciências
Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Lilian Tonelli Manica
Co-orientadora: Prof^a. Dr^a. Karla Magalhães
Camião

CURITIBA,

2018

Universidade Federal do Paraná. Sistema de Bibliotecas.
Biblioteca de Ciências Biológicas.
(Telma Terezinha Stresser de Assis –CRB/9-944)

Freitas, Fernando José Ferneda

Relação entre aves e coccídios: a coloração da plumagem permite predizer a infecção pelos parasitos?/ Fernando José Ferneda Freitas. – Curitiba, 2018. 39 p. : il. ; 30cm.

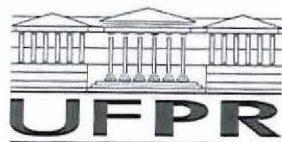
Orientadora: Lilian Tonelli Manica

Co-orientadora: Karla Magalhães Campião

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. Aves. 2. Parasitismo. 3. Coccidio. I. Título. II. Manica, Lilian Tonelli. III. Campião, Karla Magalhães. IV. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

CDD (20. ed.) 598.2



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SETOR SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ZOOLOGIA

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ZOOLOGIA da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da Dissertação de Mestrado de **FERNANDO JOSÉ FERNEDA FREITAS** intitulada: **Relação entre aves e coccídios: a coloração da plumagem permite prever a infecção pelos parasitos?**, após terem inquirido o aluno e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de mestre está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

Curitiba, 28 de Setembro de 2018.

LILIAN TONELLI MANICA

Presidente da Banca Examinadora (UFPR)

EMÍLIO LEITE DE ARAÚJO MONTEIRO FILHO

Avaliador Interno (UFPR)

MARIA ALICE DOS SANTOS ALVES

Avaliador Externo (UERJ)

Àqueles cujas mentes ficam pulando entre realidades,
uma vez que não se adaptam bem à essa.

AGRADECIMENTOS

À professora Dr^a. Lilian Tonelli Manica, por ter aceitado me orientar. Tem sido uma árdua jornada de conhecimento acadêmico e, sem dúvida, autoconhecimento. Obrigado por ter pacientemente me acolhido. À professora Dr^a. Karla Magalhães Campião, por ter aceitado tão gentilmente me coorientar. Ambas são inspiradoras. Agradeço por todo apoio na construção do projeto, na forma de conduzir as amostragens e as análises.

Aos meus amigos e colegas de campo Gabriel e Rafael, pois esse trabalho não seria possível sem vocês. As risadas sempre estavam lá, mesmo com as tribulações. Obrigado por não desistirem de mim na parcela nove. Aos demais colegas do Laboratório de Ecologia Comportamental e Ornitologia pelo companheirismo, em especial à amiga Stephanie pelo extenso apoio em campo e ao Victor, por todos os ensinamentos e muita paciência durante as análises estatísticas. Agradeço também aos outros estudantes que nos auxiliaram na coleta dados: Aline, Amanda, Elvira, Glauber, Israel, Lorraine, Mayara, Priscila e Thays. Sua ajuda foi fundamental.

À professora Dr^a. Márcia Marques por nos incorporar ao Programa de Pesquisa em Biodiversidade Rede Mata Atlântica e ao próprio programa, pelo financiamento e por ter incluído a pesquisa aves, proporcionando a ótima oportunidade de estudo que tivemos para o trabalho atual. À Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental por ter disponibilizado sua área em Antonina, para nosso estudo.

Às professoras Dr^a. Juliana Maurer e Dr^a. Selma Baggio por cederem um espaço no Núcleo Paranaense de Pesquisa Científica e Educacional de Plantas Mediciniais, para que eu pudesse processar as amostras. Agradeço também aos alunos Fábio, Raquely e Monique por me ensinarem e ajudarem a manejar os equipamentos, especialmente a centrífuga.

À professora Dr^a. Regina Macedo do Laboratório de Comportamento Animal da Universidade de Brasília por ter cedido o espectrofotômetro a fim de que eu pudesse medir a coloração das penas. À Renata Alquezar por ter transportado o aparelho de Brasília até nós e ao Pedro Diniz pela ajuda com o protocolo.

Ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia pela aprendizagem e aos meus colegas de turma do programa, em especial à Nicole e ao Leonardo, por terem sido bastante compreensivos comigo enquanto cursávamos as disciplinas.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela concessão da bolsa à mim e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pelo auxílio financeiro provido à Dr^a. Lilian Tonelli Manica.

Aos meus amigos e colegas de casa: Amanda, Bianca, Daniel, Jessica, Pedro e Stephanie. Mesmo com revezamentos de moradias, esses foram os que mais me aguentaram nos dias ruins (que foram vários). Agradeço por toda paciência e compreensão de vocês.

À minha família por toda sustentação que vem me garantindo desde que comecei a jornada acadêmica. Aos meus queridos amigos, muitos fisicamente distantes de mim agora, mas que sempre carrego comigo e cujo amparo e palavras de conforto tem sido indispensáveis.

Por fim, sobrelevo meu agradecimento àqueles que acreditaram em mim durante o mestrado, mesmo quando eu mesmo não conseguia. Obrigado!

*“Qualquer sonho digno de ser sonhado é um
sonho pelo qual vale a pena lutar.”*

Charles Xavier

RESUMO

A expressão de características sexuais secundárias extravagantes prevê boa saúde em uma diversidade de animais. De acordo com a hipótese de Hamilton e Zuk, tais características estão relacionadas com a resistência a parasitos e, embora sejam custosas para produzir, funcionam como sinais atrativos no momento da escolha de um parceiro sexual. Nesse contexto, a coloração da plumagem das aves é um sinal importante que pode indicar a presença de parasitos e a condição de saúde do indivíduo. Nós testamos se a coloração da plumagem dorsal de oito espécies de aves da Mata Atlântica se relaciona com a probabilidade de parasitismo por coccídios. Capturamos um total de 143 indivíduos usando redes de neblina, os identificamos com anilhas e coletamos amostras de fezes e penas dorsais. Observamos as fezes ao microscópio óptico e encontramos 2.300 oocistos de coccídios presentes em 47 indivíduos de oito espécies de aves. Extraímos as variáveis de coloração das penas por meio do espectrofotômetro. Convertimos nosso conjunto de variáveis colorimétricas correlacionadas entre si em um conjunto de variáveis não correlacionadas usando uma análise de componentes principais e relacionamos esses componentes com a presença de parasitos por meio de modelos lineares generalizados. Os dois primeiros componentes (PC1 e PC2) foram suficientes para explicarem mais de 80% da variação dos dados, contudo, nosso modelo mostrou que a interação entre PC2 e espécie foi a única relacionada à probabilidade de infecção pelos parasitos. Isso indicou que a relação entre as variáveis de coloração representadas por PC2 e a probabilidade de infecção varia entre as espécies, sendo apenas significativa para *Schiffornis virescens*. PC2 se correlacionou com a variável brilho, então inferimos que indivíduos dessa espécie com maior brilho na plumagem dorsal tem menor probabilidade de estarem infectados por parasitos. É possível que o obtido para *S. virescens* reflita a ação dos coccídios em interromperem a absorção de nutrientes pelo hospedeiro, afetando a pigmentação das penas e consequentemente sua coloração. Esse resultado também está de acordo com o proposto por Hamilton e Zuk, então esperamos que machos com maior brilho na plumagem sejam preferíveis pelas fêmeas, em detrimento daqueles com menor brilho. Por fim, ressaltamos a importância de trabalhos como esse, que explorem características sexuais secundárias como sinalizadoras de boa saúde e resistência a parasitos, assim como encorajamos estudos vindouros a testarem se tais sinalizadores influenciam o sucesso reprodutivo de *S. virescens* infectados e não infectados.

Palavras-chave: Coloração da plumagem. Parasitismo. Seleção sexual mediada por parasitos. Aves da Mata Atlântica.

ABSTRACT

The expression of extravagant secondary sexual traits is an honest indicator of good health in a diversity of animals. According to Hamilton and Zuk's hypothesis, such traits are related to parasites resistance and act as attractive signals for mate choice, despite high production costs. In this context, bird plumage coloration is an important sign that can indicate the presence of parasites and individual health condition. Here, we tested whether the dorsal plumage coloration of eight Atlantic Forest bird species is related to the likelihood of coccidia parasitism. We captured 143 individuals using mist nets, from which we also collected fecal samples and dorsal feathers. We observed feces under the optical microscope and found 2,300 coccidia oocysts in 47 individuals of eight bird species. We extracted color variables from the feathers using a spectrophotometer. We converted our set of correlated color variables into a set of uncorrelated variables using a principal components analysis and we related these components to parasites presence using generalized linear models. The first two components (PC1 and PC2) were sufficient to explain more than 80% of data variation, however, our model showed that the interaction between PC2 and species was the only one related to parasite infection probability. This result indicated that the relationship between the color variables represented by PC2 and parasite infection probability varies among species. *Post hoc* analyses indicated significant relationship only for *Schiffornis virescens*. PC2 correlated with the brightness variable, so individuals of *S. virescens* with higher brightness in the dorsal plumage are less likely to be infected by parasites. This result may reflect the effect of the coccidia in interrupting nutrients absorption by the host, affecting the feathers pigmentation and consequently their coloration. This result is also consistent with the proposed by Hamilton and Zuk, therefore we expect that males with greater plumage brightness are preferred by females over those with less plumage brightness. Finally, we emphasize the importance of such studies that explore secondary sexual traits as signs of health condition and resistance to parasites, and also we encourage future studies to test whether such signs influence the reproductive success of infected and uninfected *S. virescens* individuals.

Key-words: Plumage coloration. Parasitism. Parasite-mediated sexual selection. Atlantic Forest Birds.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Oocistos de coccídios vistos ao microscópio óptico pelas objetivas de 10X (A) e 40X (B).	14
Figura 2: Espécies de Passeriformes utilizadas como modelos no presente estudo, realizado na Reserva Natural Guaricica, PR: <i>Basileuterus culicivorus</i> (A), <i>Dendrocincla turdina</i> (B), <i>Leptopogon amaurocephalus</i> (C), <i>Philydor atricapillus</i> (D), <i>Schiffornis virescens</i> (E), <i>Trichothraupis melanops</i> (F), <i>Turdus albicollis</i> (G), <i>Xiphorhynchus fuscus</i> (H).	15
Figura 3: Mapa da área de estudo. A: Delimitação do Brasil e área ocupada pela Floresta Atlântica, destacada em cinza escuro. B: Delimitação da Reserva Natural Guaricica, PR, e remanescentes florestais destacados em cinza escuro. C: Os pontos pretos indicam dez parcelas referentes ao método padronizado do Programa de Pesquisa em Biodiversidade na Mata Atlântica (PPBio-MA) e os pontos brancos representam quatro locais amostrais adicionais nas trilhas de acesso às parcelas (Fonte: De La Torre 2018).	17
Figura 4: Probabilidade de <i>Schiffornis virescens</i> apresentar oocistos de coccídios em relação aos valores de PC2, que representam a combinação de variáveis colorimétricas. Maiores valores de PC2 indicam maiores valores de brilho, menores valores de PC2 indicam menores valores de brilho.	25

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Tamanho amostral, prevalência (em porcentagem) e intensidade média (\pm desvio padrão) de infecção por oocistos de coccídios nas espécies de aves estudadas na Reserva Natural Guaricica, PR. N: número de indivíduos.	21
Tabela 2: Resultado das análises de componentes principais (PCA) das variáveis colorimétricas para os dorsos das espécies de aves amostradas na Reserva Natural Guaricica, PR. Os valores apresentados incluem a proporção de variação de cada componente principal (PC) e os coeficientes de cada variável colorimétrica em cada PC.	22
Tabela 3: Resultados do modelo binomial da probabilidade de infecção por parasito em relação à interação entre PC1 e PC2 e identidade da espécie de ave amostrada na Reserva Natural Guaricica, PR. São apresentados as estimativas e os erros padrões (ep) das variáveis do modelo, os testes de razão de verossimilhança (LRT) e suas probabilidades estatísticas (p). Em negrito: $p < 0,05$.	24

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	12
MATERIAL E MÉTODOS	15
Espécies do estudo	15
Área de estudo e coleta de dados	16
Procedimentos em laboratório	17
Análises estatísticas.....	19
RESULTADOS	20
DISCUSSÃO	25
REFERÊNCIAS	29
APÊNDICES	38
Tabela 1A: Matriz de correlação de Pearson entre as variáveis colorimétricas, considerando todos os indivíduos das oito espécies analisadas.	38

INTRODUÇÃO

Em muitas espécies animais os machos dispõem de vocalizações, ornamentos e colorações corporais elaborados e extravagantes os quais estão ausentes nas fêmeas (Darwin 1871, Schall e Staats 1997). A expressão dessas características prevê boa saúde em uma variedade de animais, pois estão relacionadas à recuperação e resistência a doenças (Lindström e Lundström 2000, Roulin et al. 2001, Hill e Farmer 2005) e capacidade de sobreviver a uma epidemia (Van Oort e Dawson 2005). Tais características sexuais secundárias, embora sejam custosas para produzir, funcionam como sinais atrativos para as fêmeas no momento da escolha de um parceiro sexual (Darwin 1871), pois apenas machos com boa saúde seriam capazes de ostentá-las (Zahavi 1975). Dessa forma, os machos escolhidos seriam mais vigorosos e tal benefício passado para sua prole (Zahavi 1975; Zahavi 1977). Entretanto, esse tipo de seleção poderia favorecer a fixação desses “bons genes” na população, reduzindo a herança de variações na aptidão e, assim, relaxando a força da seleção sexual (Smith 1978).

Para explicar o paradoxo da evolução de ornamentos e redução da variabilidade ao longo das gerações, Hamilton e Zuk (1982) propõem que as características sexuais secundárias dos machos estão relacionadas com resistência a parasitos. Ciclos de coadaptação entre parasito-hospedeiro se sucedem e resultam em variações contínuas na aptidão. Dessa maneira, tais características sexuais dos machos provêm sinais às fêmeas a respeito daqueles resistentes à variedade parasitária ocorrente e sobre o seu potencial de produzir uma prole também resistente e com maior chance de sobrevivência (Costa e Macedo 2005, Martin e Johnsen 2007).

Nas aves, a plumagem está entre as características ornamentais melhor estudadas (Hill et al. 2005) e pode fornecer indicações sobre a condição de saúde desse grupo (Silva et al. 2017). A coloração da plumagem dos machos é considerada um modelo para o entendimento dos mecanismos de seleção sexual (Hill e McGraw 2006) já que, em muitas espécies, as fêmeas escolhem como parceiros os machos que exibem a plumagem mais conspícua (Andersson 1994, Hill 2006). De acordo com a hipótese de Hamilton e Zuk, os

machos parasitados apresentam plumagem menos conspícua do que aqueles não parasitados (Balenger e Zuk 2014). Porém, uma condição para que isso ocorra é que os parasitos apresentem uma ação negativa na expressão e desenvolvimento da coloração das penas (Aguilar et al. 2008).

A coloração é apresentada em dois tipos: estrutural e pigmentar (Grether et al. 2004, Molnár et al. 2013). Chamamos de coloração estrutural aquela produzida pela incidência da luz nas microestruturas das penas; pode ser estável, independentemente do movimento da luz, ou variar de acordo com esse movimento, com a superfície da pena e com o observador (Prum 1999). São notadamente ultravioleta, violeta, roxo, azul e verde (Doucet 2002). Já a coloração pigmentar é produzida pela deposição de pigmentos nas penas. Os pigmentos podem ser carotenoides, adquiridos exclusivamente pela dieta e responsáveis pela produção de amarelo, laranja e vermelho; e melanina, sintetizado pelo próprio organismo e responsável pela produção de marrom, cinza e preto, além de padrões complexos na plumagem (Brush 1978, Griffith et al. 2006, Gálvan et al. 2017). Ambos os tipos de coloração têm sido amplamente estudados como indicadores de boa condição corporal e resistência a parasitos (Doucet e Montgomerie 2003, Hill et al. 2005, McGraw e Hill 2006, Svobodová et al. 2016). Adicionalmente, carotenoides e melanina tem sido relacionados a funções antioxidantes e estimuladores do sistema imune (Møller et al. 2000, Grunst et al. 2014, Dias et al. 2015, revisado em Koch e Hill 2018).

As aves estão associadas a uma grande diversidade de parasitos que influenciam negativamente a condição corporal dos hospedeiros e possivelmente os mecanismos fisiológicos associados à produção ou manutenção da coloração da plumagem (Sepp et al. 2012, Magalhães et al. 2014, Fleskes et al. 2017). Entre os ectoparasitos mais comuns estão piolhos, pulgas, carrapatos e dípteros (Boyd 1951) e entre os endoparasitos, os coccídios (Filo Apicomplexa, Figura 1) são os mais comuns, principalmente os gêneros *Eimeria* e *Isospora* (Berto et al. 2011, Lopes et al. 2013, de Oliveira et al. 2017). São protozoários que se desenvolvem diretamente no trato gastrointestinal e liberam seus oocistos junto com as fezes do hospedeiro. Uma vez no ambiente, os oocistos esporulam (forma infectante) e são ingeridos por outras aves, enquanto essas se alimentam (Hadley 1916). Eles retiram

nutrientes essenciais para a sobrevivência do hospedeiro, além de prejudicarem sua capacidade de absorção, podendo levar à morte em casos severos (Friend e Franson 1999).

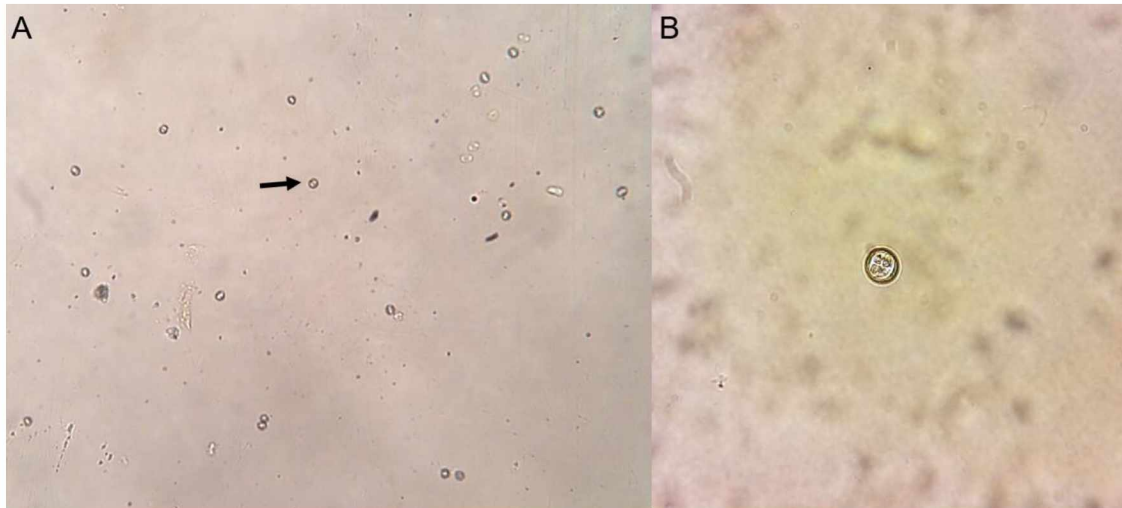


Figura 1: Oocistos de coccídios vistos ao microscópio óptico pelas objetivas de 10X (A) e 40X (B).

Estudos prévios testaram a influência de coccídios na saúde e no comportamento reprodutivo de aves (Hórak et al. 2004; Hill et al. 2005; Aguilar et al. 2008; Pap et al. 2009; Pap et al. 2013) e indicaram que há ainda uma incerteza sobre o impacto de uma infecção parasitária sobre a plumagem, sendo que alguns estudos mostram efeitos negativos (Doucet e Montgomerie 2003; Hill et al. 2005) e outros, nenhum efeito (Hill e Brawner 1998). Sendo assim, o objetivo do presente estudo é testar se a probabilidade de ocorrência de coccídios nas aves pode ser predita pela coloração da sua plumagem. Para isso, utilizamos dados de oito espécies de Passeriformes de sub-bosque na Mata Atlântica: *Basileuterus culicivorus* (Deppe 1830) (pula-pula), *Dendrocincla turdina* (Lichtenstein 1820) (arapaçu-liso), *Leptopogon amaurocephalus* Tschudi 1846 (cabeçudo), *Philydor atricapillus* (Wied 1821) (limpa-folha-coroadado), *Schiffornis virescens* (Lafresnaye 1838) (flautim), *Trichothraupis melanops* (Vieillot 1818) (tiê-de-topete), *Turdus albicollis* Vieillot 1818 (sabiá-coleira) e *Xiphorhynchus fuscus* (Vieillot 1818) (arapaçu-rajado) (Figura 2). A cor predominante na plumagem dorsal varia entre as espécies: verde-oliváceo em *B. culicivorus*, *L. amaurocephalus* e *S. virescens*; marrom e tons de terra em

D. turdina, *T. albicollis* e *X. fuscus*; laranja-acobreado em *P. atricapillus* e cinza-oliváceo em *T. melanops*.

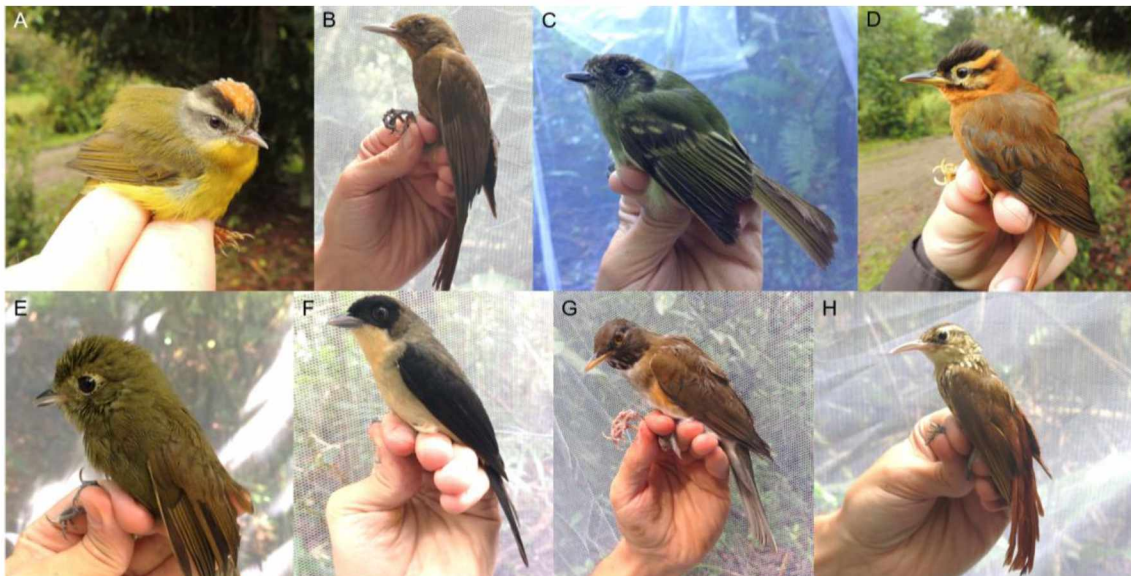


Figura 2: Espécies de Passeriformes utilizadas como modelos no presente estudo, realizado na Reserva Natural Guaricica, PR: *Basileuterus culicivorus* (A), *Dendrocincla turdina* (B), *Leptopogon amaurocephalus* (C), *Philydor atricapillus* (D), *Schiffornis virescens* (E), *Trichothraupis melanops* (F), *Turdus albicollis* (G), *Xiphorhynchus fuscus* (H).

MATERIAL E MÉTODOS

Espécies do estudo

Selecionamos as oito espécies de Passeriformes pois foram aquelas que apresentaram um número mínimo de indivíduos infectados por coccídios (três, ver métodos e resultados) para proceder com as análises estatísticas. Indivíduos destas espécies vivem no interior da mata e são onívoros, mas nota-se maior frequência de insetivoria em algumas espécies (*B. culicivorus*, *D. turdina*, *L. amaurocephalus*, *P. atricapillus* e *X. fuscus*) e de frugivoria em outras (*S. virescens*, *T. melanops* e *T. albicollis*) (Sick 2001). Essas espécies habitam principalmente o sub-bosque, porém seus hábitos de forrageamento não se restringem a esse estrato florestal; *B. culicivorus*, *P. atricapillus*, *T. melanops* e *T. albicollis* descem ao solo para buscarem alimento e, para as duas últimas há relatos de acompanharem correções de formigas a fim de

apanharem artrópodes em fuga. *Dendrocincla turdina* e *X. fuscus* são escaladoras de tronco, de onde obtêm sua principal fonte de recursos alimentares, que se constitui de larvas e artrópodes que vivem sob a madeira. Ademais, *B. culicivorus*, *L. amaurocephalus*, *P. atricapillus*, *S. virescens*, *T. melanops* e *X. fuscus* podem compor bandos mistos, o que também observamos em campo (Sick 2001).

Área de estudo e coleta de dados

Realizamos a coleta de dados na Reserva Natural Guaricica (25°19'15" S e 45°42'24" O, área total 8.600 ha), no município de Antonina, Estado do Paraná. A área de estudo é constituída por zonas preservadas de Floresta Atlântica, mais especificamente, floresta ombrófila densa (Vanhoni e Mendonça 2008).

Seguimos o método RAPELD adotado pelo Programa de Pesquisa em Biodiversidade na Mata Atlântica (PPBio-MA). Esse método fundamenta-se em pesquisas ecológicas de longa duração, porém permite levantamentos rápidos para avaliação da biodiversidade em áreas diferentes. Com esse respaldo, fizemos as coletas de dados em dez parcelas permanentes de 1 ha e distantes 1 km entre si (Figura 3), sendo cada parcela estabelecida dentro de um mesmo coeficiente altitudinal, no qual um corredor central com 1,5 m de largura percorre uma extensão total de 250 m (Magnusson et al. 2005). Amostramos cada parcela uma vez por bimestre, durante quatro bimestres, entre novembro de 2016 e julho de 2017. Adicionalmente durante as campanhas, amostramos em quatro trilhas de acesso às parcelas. Para capturar as aves, abrimos cinco redes de neblina (12 m X 2,5 m, malha de 36 mm) por sete horas, tanto nas parcelas quanto nas trilhas. Totalizando 336 horas-rede; 12 dias de amostragem em novembro (primavera), 12 entre janeiro e fevereiro (verão), 13 entre abril e maio (outono) e 11 dias entre julho e agosto (inverno).

Identificamos em nível de espécie, sempre que possível, os indivíduos capturados e os marcamos com anilhas metálicas fornecidas pelo CEMAVE/ICMBio. Cada indivíduo foi acondicionado em sacos de algodão, onde permanecia até que defecasse, por um período máximo de 30 minutos. Para as análises de coccídios, selecionamos amostras de fezes com, no

mínimo, 2 g. Guardamos as fezes em um tubo de centrífuga do tipo Falcon (15 ml), com 7,5 ml de solução de dicromato de potássio ($K_2Cr_2O_7$) aquoso (2-2,5%) e, durante uma semana, as mantivemos em temperatura ambiente a fim de permitir a esporulação dos oocistos dos coccídios (Duszynski e Wilber 1997).

Conjuntamente, coletamos cerca de seis penas do dorso e seis do ventre e as armazenamos, imediatamente após a coleta, em envelopes opacos para abrigá-las da luz. Ainda com o indivíduo em mãos, definimos se o indivíduo estava em processo de muda inspecionando todo o corpo em busca de penas em desenvolvimento (quando dentro do folículo) (Prum 1999). Para as penas de voo, só consideramos que estavam em muda quando essas tinham correspondentes do outro lado do corpo de forma simétrica, garantindo assim, que não tratasse de muda acidental. Desse modo, conseguiríamos averiguar se a infecção pelos parasitos se associa de alguma maneira à muda regular dos indivíduos.

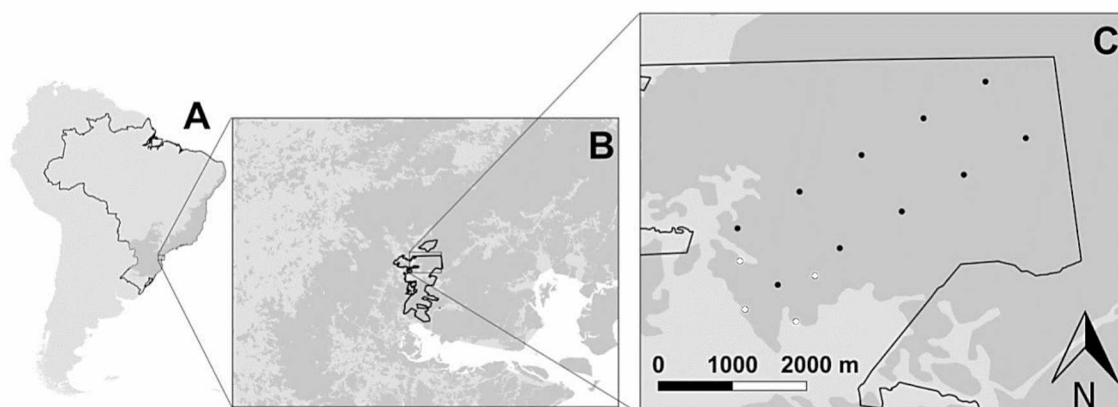


Figura 3: Mapa da área de estudo. A: Delimitação do Brasil e área ocupada pela Floresta Atlântica, destacada em cinza escuro. B: Delimitação da Reserva Natural Guaricica, PR, e remanescentes florestais destacados em cinza escuro. C: Os pontos pretos indicam dez parcelas referentes ao método padronizado do Programa de Pesquisa em Biodiversidade na Mata Atlântica (PPBio-MA) e os pontos brancos representam quatro locais amostrais adicionais nas trilhas de acesso às parcelas (Fonte: De La Torre 2018).

Procedimentos em laboratório

Após a semana reservada para a esporulação dos oocistos, processamos as amostras de fezes seguindo o protocolo adaptado de Duszynski e Wilber (1997), no Núcleo Paranaense de Pesquisa Científica e

Educacional de Plantas Mediciniais (NUPPLAMED), laboratório do Departamento de Bioquímica da Universidade Federal do Paraná. Buscamos por oocistos averiguando toda a área da lamínula por meio do microscópio óptico (objetivas de 100X e 400X) e contamos a quantidade de parasitos em cada amostra de cada indivíduo. Calculamos a prevalência por meio da razão entre o número de indivíduos de uma espécie infectados por coccídios e o número total de indivíduos examinados dessa espécie; e a intensidade média de infecção com base na razão entre o número total de coccídios encontrados em uma espécie e o número de indivíduos dessa espécie infectados pelos parasitos (Bush et al. 1997).

Analisamos a coloração das penas utilizando um espectrofotômetro Ocean Optics USB4000 acoplado à uma fonte de luz de xenônio pulsado (Ocean Optics, Dunedin, FL, USA). Tal fonte de luz provê iluminação no espectro visível das aves, que compreende comprimentos de onda entre 300 e 700 nm. Arranjamos as penas de maneira que houvesse sobreposição das barbas, assim como observado naturalmente nas aves, e as posicionamos sobre um cartão preto não-refletor durante a medição, para garantir que o fundo não interferisse nas leituras. Utilizamos uma sonda de fibra óptica encaixada em 90° no segurador de sonda e fizemos três leituras da refletância por indivíduo, movendo a sonda aproximadamente 2 mm entre as três. No programa SpectraSuite®, padronizamos uma média de 50 curvas de refletância tomadas a cada intervalo de 80 ms, por leitura, a fim de diminuirmos o ruído. Conseguimos as medidas de refletância relativas ao padrão branco (WS-1-SS) e à referência preta (i. e., o cartão preto).

A partir da média dessas três leituras de refletância, utilizamos o pacote “pavo” (Maia et al. 2013) implementado no ambiente R v.3.5.0 (R Core Team, 2018) para produzir modelos visuais. Estes modelos levam em conta a sensibilidade visual das aves (Vorobyev e Osorio 1998) e nos permitiram extrair cinco variáveis colorimétricas: brilho (refletância média em todos os comprimentos de onda), saturação (contribuição de uma faixa espectral para o brilho), matiz [comprimento de onda na refletância máxima, separada aqui nos ângulos theta (θ) e phi (Φ), que juntos descrevem matiz no espaço de cor tetraédrico das aves, Endler & Mielke, 2005], croma da coloração produzida por carotenoides (daqui em diante, “croma do carotenoide”, refletância entre 450 e

700 nm dividida por 700 nm) e croma da coloração na faixa do ultravioleta (daqui em diante, “croma do UV”, refletância entre 300-400 nm) (Maia et al. 2013). Utilizamos estas variáveis para testar diferenças entre indivíduos infectados e não-infectados, conforme descrito a seguir.

Análises estatísticas

Todas as análises foram realizadas no ambiente R v.3.5.0 (R Core Team 2018). Para converter nosso conjunto de variáveis colorimétricas correlacionadas entre si (Tabela 1A) em um conjunto de variáveis ortogonais não correlacionadas utilizamos uma análise de componentes principais (PCA) (Quinn e Keough 2002) para cada espécie separadamente. Para esta análise, utilizamos o pacote “stats” (R Core Team 2018). Para representarmos as medidas de coloração dos indivíduos, selecionamos apenas os componentes principais (PC) cuja a soma da proporção de variação fosse maior que 80%.

Utilizando o pacote “lme4” (Bates et al. 2015) construímos um modelo linear generalizado com distribuição binomial para testar a relação entre a probabilidade de infecção por parasitos (presença ou ausência) e os PCs das variáveis colorimétricas. Incluímos a interação entre os PCs e a identidade da espécie para testar se a probabilidade de infecção pode ser predita pela coloração do indivíduo diferentemente para cada espécie. Incluímos também no modelo binomial a variável “muda” para controlar possíveis efeitos relativos a este processo na chance de infecção por parasitos. Validamos o modelo binomial utilizando a função “binnedplot” no pacote “arm” (Gelman & Su, 2018) que nos permite agrupar e analisar os resíduos médios.

Testamos a normalidade de todas as variáveis utilizando o teste de Shapiro-Wilk e gráficos de frequência. Para todos os testes adotamos o valor de significância de 0,05. Testamos a significância das variáveis em todos os modelos utilizando testes de razão de verossimilhança, cuja estatística LRT possui distribuição aproximada de um qui-quadrado.

RESULTADOS

Capturamos 143 indivíduos distribuídos nas oito espécies amostradas e encontramos 2.300 oocistos de coccídios presentes em 47 desses indivíduos (Tabela 1). *Trichothraupis melanops* foi a espécie que apresentou maior prevalência (57%) seguida por *L. amaurocephalus* (55%), enquanto que *T. albicollis* e *X. fuscus* exibiram as menores (ambas com 19%). *Dendrocincla turdina* apresentou uma prevalência intermediária entre as espécies (33%), entretanto destacou-se pela alta intensidade média de infecção (453,3 oocistos/hospedeiro), ao passo que *T. albicollis* e *X. fuscus* mostraram as menores médias (2,0 e 1,7 oocistos/hospedeiro, respectivamente). *Basileuterus culicivorus*, *P. atricapillus* e *S. virescens* apresentaram prevalências intermediárias (38, 40 e 33%, respectivamente), quando comparadas às outras espécies e intensidades médias baixas (9,4; 3,0 e 8,5 oocistos/hospedeiro, respectivamente), quando comparadas à *D. turdina*, que também exibiu prevalência intermediária.

Tabela 1: Tamanho amostral, prevalência (em porcentagem) e intensidade média (\pm desvio padrão) de infecção por oocistos de coccídios nas espécies de aves estudadas na Reserva Natural Guaricica, PR. N: número de indivíduos.

Espécie	N total	N infectados	Prevalência (%)	Intensidade média (oocistos/hospedeiro \pm dp)
<i>Basileuterus culicivorus</i>	13	5	38	9,4 \pm 12,38
<i>Dendrocincla turdina</i>	9	3	33	453,3 \pm 643,35
<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	9	5	55	17,8 \pm 30,06
<i>Philydor atricapillus</i>	10	4	40	3,0 \pm 0,0
<i>Schiffornis virescens</i>	18	6	33	8,5 \pm 10,69
<i>Trichothraupis melanops</i>	21	12	57	59,8 \pm 118,53
<i>Turdus albicollis</i>	42	8	19	2,0 \pm 1,41
<i>Xiphorhynchus fuscus</i>	21	4	19	1,7 \pm 0,5

Para o dorso, nas PCAs de todas as espécies, o primeiro e o segundo componentes (PC1 e PC2, respectivamente) foram suficientes para explicarem mais de 80% da variação dos dados (Tabela 2). PC1 se relacionou mais fortemente com os coeficientes de saturação, matiz (θ e Φ) e ambos os cromas para todas as espécies; enquanto PC2 se relacionou com brilho para todas as espécies, exceto *D. turdina* para a qual se relacionou mais com saturação.

Tabela 2: Resultado das análises de componentes principais (PCA) das variáveis colorimétricas para os dorsos das espécies de aves amostradas na Reserva Natural Guaricica, PR. Os valores apresentados incluem a proporção de variação de cada componente principal (PC) e os coeficientes de cada variável colorimétrica em cada PC.

Espécie		Componentes da PCA	
		PC1	PC2
<i>Basileuterus culicivorus</i>	Proporção de variação	80%	10%
	Brilho	-0,31	0,91
	Saturação	-0,44	-0,15
	Matiz (θ)	0,42	0,14
	Matiz (Φ)	-0,41	-0,27
	Croma de carotenoide	-0,42	0,08
	Croma do ultravioleta	-0,42	-0,19
<i>Dendrocincla turdina</i>	Proporção de variação	80%	17%
	Brilho	0,42	-0,10
	Saturação	-0,11	-0,96
	Matiz (θ)	-0,44	0,18
	Matiz (Φ)	0,45	-0,09
	Croma de carotenoide	0,45	-0,02
	Croma do ultravioleta	0,45	0,15
<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	Proporção de variação	70%	24%
	Brilho	-0,01	-0,81
	Saturação	-0,47	-0,01
	Matiz (θ)	0,45	-0,27
	Matiz (Φ)	-0,47	-0,10
	Croma de carotenoide	-0,44	0,25
	Croma do ultravioleta	-0,39	-0,44
<i>Philydor atricapillus</i>	Proporção de variação	79%	16%
	Brilho	0,22	0,85
	Saturação	-0,43	0,30
	Matiz (θ)	-0,43	0,30
	Matiz (Φ)	0,45	0,01
	Croma de carotenoide	0,45	-0,10
	Croma do ultravioleta	0,42	0,27
<i>Schiffornis virescens</i>	Proporção de variação	82%	12%
	Brilho	-0,27	0,94
	Saturação	-0,44	-0,07
	Matiz (θ)	0,42	0,13
	Matiz (Φ)	-0,43	-0,15
	Croma de carotenoide	-0,43	-0,27
	Croma do ultravioleta	-0,43	0,02
<i>Trichothraupis melanops</i>	Proporção de variação	72%	16%
	Brilho	0,21	0,87
	Saturação	0,40	0,11
	Matiz (θ)	-0,43	0,35

Espécie		Componentes da PCA	
		PC1	PC2
<i>Turdus albicollis</i>	Matiz (Φ)	0,45	0,03
	Croma de carotenoide	0,43	-0,31
	Croma do ultravioleta	0,46	0,08
	Proporção de variação	75%	14%
	Brilho	-0,26	0,91
	Saturação	-0,34	-0,33
	Matiz (θ)	0,45	0,18
<i>Xiphorhynchus fuscus</i>	Matiz (Φ)	-0,46	-0,01
	Croma de carotenoide	-0,44	-0,21
	Croma do ultravioleta	-0,44	0,05
	Proporção de variação	85%	8%
	Brilho	0,33	-0,94
	Saturação	0,38	0,15
	Matiz (θ)	-0,43	-0,19
	Matiz (Φ)	0,43	0,19
	Croma de carotenoide	0,42	0,13
	Croma do ultravioleta	0,43	0,08

A interação entre PC2 e espécie foi a única variável relacionada à probabilidade de infecção por parasito (Tabela 3), indicando que a relação entre as variáveis de coloração dorsal e a probabilidade de infecção varia entre as espécies. Ao fazermos modelos binomiais separados para cada espécie, detectamos que apenas em *S. virescens* a probabilidade de infecção reduz com o aumento dos valores de PC2 ($-1,80 \pm 0,99$; Figura 4). Esse resultado indica que indivíduos desta espécie com plumagem dorsal mais brilhante tem menos chances de apresentarem parasitos.

Tabela 3: Resultados do modelo binomial da probabilidade de infecção por parasito em relação à interação entre PC1 e PC2 e identidade da espécie de ave amostrada na Reserva Natural Guaricica, PR. São apresentados as estimativas e os erros padrões (ep) das variáveis do modelo, os testes de razão de verossimilhança (LRT) e suas probabilidades estatísticas (p). Em negrito: $p < 0,05$.

	Estimativa \pm ep	LRT ^c	p ^c
Variáveis preditoras			
Muda das penas		0,07	0,79
Presença ^a	0,12 \pm 0,49	-	0,79
PC1 x espécie ^b		9,17	0,24
<i>Dendrocincla turdina</i>	-0,53 \pm 1,16	-	-
<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	0,18 \pm 0,59	-	-
<i>Philydor atricapillus</i>	-0,43 \pm 0,55	-	-
<i>Schiffornis virescens</i>	-0,17 \pm 0,44	-	-
<i>Trichothraupis melanops</i>	0,31 \pm 0,41	-	-
<i>Turdus albicollis</i>	-0,15 \pm 1,30	-	-
<i>Xiphorynchus fuscus</i>	-1,59 \pm 1,03	-	-
PC2 x espécie ^b		18,86	0,01
<i>Dendrocincla turdina</i>	-3,42 \pm 3,02	1,13	0,26
<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	-0,54 \pm 1,55	3,49	0,73
<i>Philydor atricapillus</i>	-5,71 \pm 3,00	3,79	0,06
<i>Schiffornis virescens</i>	-3,74 \pm 1,61	4,90	0,02
<i>Trichothraupis melanops</i>	-2,57 \pm 1,36	1,57	0,06
<i>Turdus albicollis</i>	-2,33 \pm 2,92	0,08	0,42
<i>Xiphorynchus fuscus</i>	-2,10 \pm 2,01	0,02	0,30

a: Valores relativos à ausência de muda das penas; b: Valores relativos a *Basileuterus culicivorus*, espécie considerada como nível de referência no modelo e c: valores relativos às espécies no termo "PC2 x espécie" foram calculados em modelos binomiais separadamente relacionando a probabilidade de infecção e o PC2 para cada espécie de ave.

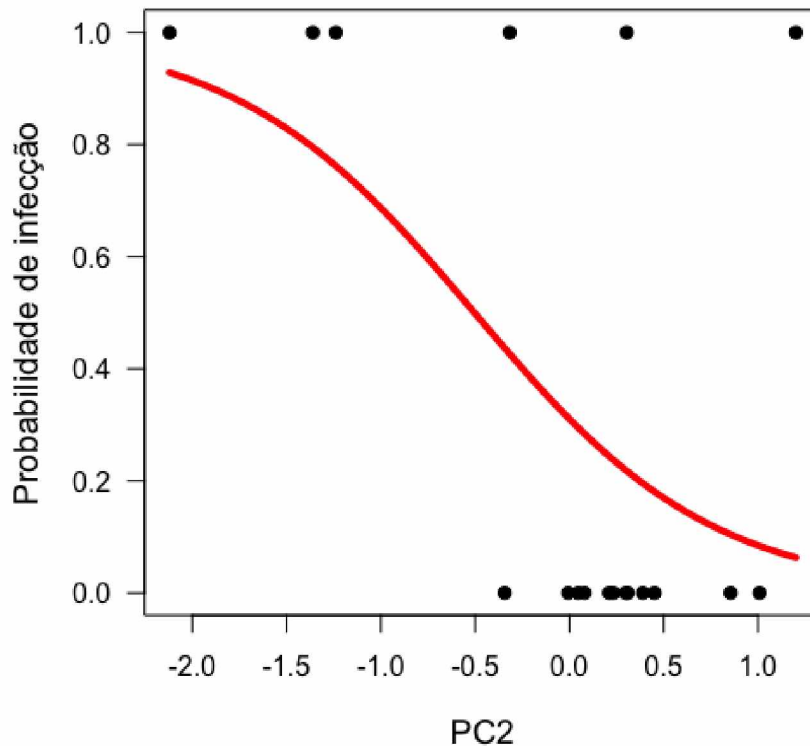


Figura 4: Probabilidade de *Schiffornis virescens* apresentar oocistos de coccídios em relação aos valores de PC2, que representam a combinação de variáveis colorimétricas. Maiores valores de PC2 indicam maiores valores de brilho, menores valores de PC2 indicam menores valores de brilho.

DISCUSSÃO

O resultado que encontramos no presente estudo para *S. virescens*, de indivíduos com maior brilho nas penas dorsais terem menor probabilidade de infecção por coccídios, é consistente com os achados por Hamilton e Zuk (1982), os quais indicam que características sexuais secundárias, tais como o brilho da plumagem, podem ser sinais de resistência a parasitos. Resultado semelhante foi mostrado em *Carpodacus mexicanus*, cujos machos experimentalmente infectados por coccídios apresentaram plumagem menos vermelha, saturada e brilhante do que aqueles não infectados (Brawner et al. 2000). Em *Carduelis chloris*, o brilho da plumagem também pode ser usado para prever a taxa de depuração de uma infecção viral (Lindström e Lundström 2000). Outros estudos de natureza similar encontraram relações negativas entre infecção por coccídios (e outros parasitos) e a coloração da plumagem, mostrando que indivíduos infectados ostentavam penas menos

brilhantes e saturadas, além de prejudicar a capacidade reflexiva da coloração estrutural (Zuk et al. 1990, Hõrak et al. 2004, Hill et al. 2005).

O principal espectro de refletância das penas dorsais de *S. virescens* concentra-se na faixa do amarelo. Esta cor é resultante da ingestão, metabolização e deposição de carotenoides nas penas, sendo esses pigmentos ligados a funções antioxidantes e do sistema imune (Sepp et al. 2011, Sepp et al. 2012, Dias et al. 2015). Dessa forma, a relação negativa entre a infecção por coccídios e o brilho da plumagem que encontramos nessa espécie pode ser explicada pelo fato dos parasitos habitarem o epitélio intestinal das aves e interromperem diretamente a absorção de nutrientes como os carotenoides e, conseqüentemente, comprometerem a pigmentação proveniente deles (Tyczkowski et al. 1991, Hõrak et al. 2004). Ademais, os carotenoides são melhor realocados para coloração quando não estão sendo usados pelo sistema imune para combater doenças e parasitos (Sepp et al. 2011). Alternativamente, há a possibilidade da infecção por coccídios ser consequência de um sistema imune previamente debilitado. Infecções oportunistas são comuns em aves e tal imunossupressão pode ser causada por diversos fatores, entre eles, má nutrição, infecções parasitárias frequentes e mesmo coinfeções (revisado por Chege, 2016). Nesse caso, a relação observada entre o brilho da plumagem e a infecção por coccídios não seria direta. Apoiados em ambas as considerações, podemos inferir que o brilho da plumagem de *S. virescens* é um bom indicativo do estado de saúde desse hospedeiro.

Baseados na hipótese da seleção sexual mediada por parasitos (Hamilton e Zuk 1982), podemos esperar que machos de *S. virescens* que apresentam maior brilho da plumagem e tenham menor probabilidade ou intensidade de infecção por coccídios sejam selecionados pelas fêmeas durante o período reprodutivo (Knight et al. 2018). Entretanto, machos que apresentam brilho da plumagem menos conspícuo, independentemente de estarem infectados, teriam menos chances de serem selecionados. Por conseguinte, sugerimos novos estudos que utilizem as variáveis colorimétricas da plumagem e testem essa hipótese para *S. virescens*, partindo da comparação do sucesso reprodutivo entre machos infectados e não infectados.

Curiosamente, quando comparada às outras espécies, *S. virescens* apresentou uma intensidade média de infecção relativamente baixa ($8,5 \pm 10,69$). Esse fato pode explicar nossos resultados de duas formas distintas. Primeiro, é possível que a espécie seja mais sensível à infecção, sendo a baixa intensidade o suficiente para revelar o efeito dos parasitos sobre a coloração da sua plumagem. Dada abundância de evidências corroborando esta hipótese em outras espécies (Hill e Brawner 1998, Brawner et al. 2000, Hõrak et al. 2004, Costa e Macedo 2005, Hill e Doucet 2005, Pap et al. 2013), consideramos que encontramos algum suporte para que o brilho da plumagem preveja a presença de parasitos em *S. virescens* também. Porém, não podemos descartar que a perda de brilho na plumagem pode ocorrer devido a outro fator não mensurado neste estudo. Por exemplo, o valor de intensidade média foi pouco informativo sobre os efeitos dos parasitos na coloração das aves, como vemos em *D. turdina*. Tal espécie apresentou o maior valor para essa métrica ($453,3 \pm 643,35$) e mesmo assim não observamos nenhuma relação entre a infecção por coccídios e a coloração de sua plumagem. Em suma, a estrita definição da relação de causa e efeito entre coccídios e coloração da plumagem será melhor esclarecida apenas após o desenvolvimento de estudos experimentais controlados desta espécie.

Para *S. virescens*, o brilho foi a única variável colorimétrica que apresentou uma relação significativa com a probabilidade de apresentar parasitos. É possível que os demais parâmetros de coloração (saturação, matiz e cromas) não sejam bons sinais preditores de infecção por coccídios, embora outros estudos tenham tido sucesso em mostrar efeitos negativos de uma infecção parasitária sobre saturação, matiz e cromas em aves e outros vertebrados (Brawner et al. 2000, Hõrak et al. 2004, Costa & Macedo 2005, Van Oort e Dawson 2005, Martin e Johnsen 2007, Rodrigo et al. 2016).

Estudos com hemoparasitos também encontraram relação negativa entre infecção pelos parasitos e brilho da plumagem. Em machos adultos de *Ptilonorhynchus violaceus*, o brilho das plumagens dorsal e ventral foi o melhor preditor da infecção por *Haemoproteus* sp., sendo os mais brilhantes menos parasitados (Doucet e Montgomerie 2003). Além disso, constataram que machos jovens exibindo croma do ultravioleta mais conspícuo tinham menos parasitos. Já num estudo com ectoparasitos, encontraram que a carga

parasitária de ácaros de pena é um bom preditor do brilho (entre outras variáveis colorimétricas) da plumagem de *Serinus serinus*, sendo os indivíduos com maior carga parasitária os que tinham a plumagem mais conspícua (Trigo e Mota 2016).

Trichothraupis melanops ostentou a maior prevalência de parasitos (57%). Essa espécie vive no sub-bosque da mata e é principalmente frugívora, se alimentando ocasionalmente de artrópodes (Sick 2001). Desce ao solo em busca de alimento, também pode compor bandos mistos no sub-bosque e estrato arbóreo superior e forragear acompanhada de outras espécies (Aleixo 1997, Sick 2001). A transmissão dos coccídios é facilitada pelo contato próximo com aves infectadas, que estejam depositando oocistos dos parasitos junto com suas fezes. Logo, é esperado que tais comportamentos de forrageamento e agregação tornem *T. melanops* mais suscetível à aquisição destes parasitos. Esses dados são consistentes com a literatura, aves que forrageiam em bando tem uma prevalência de coccídios maior, quando comparadas às que o fazem sozinhas ou em duplas (McQuiston et al. 2000, Knight et al. 2018). Todavia, mesmo com a alta prevalência, a não relação entre a infecção pelos parasitos e as variáveis colorimétricas nessa espécie pode ser devido à resposta imunológica de cada indivíduo ao parasitismo. Em um estudo com *Carduelis chloris*, verificaram que indivíduos com a plumagem ventral mais brilhante são capazes de apresentar uma resposta imune mais forte contra antígenos e revelaram melhor estado de saúde (Saks et al. 2003).

Leptopogon amaurocephalus, que exibe uma prevalência similar (55%) também compõe bandos mistos e pode estar sujeita às mesmas chances de adquirir os parasitos. Fora isso, o ninho de *L. amaurocephalus* é bem elaborado feito a partir de musgos e fibras, tem formato oval e fica suspenso por galhos ou barrancos, contando apenas com uma pequena abertura (Sick 2001); isso assegura ao mesmo tempo um ambiente propício para que as aves adultas e ninhegos tenham contato direto com as fezes. O comportamento de limpeza de ninhos é comum em aves, por mais que esteja voltado a evitar ectoparasitos (revisado por Bush e Clayton 2018), é possível que os benefícios de tal comportamento se estendam a parasitos transmitidos pelas fezes. Analogamente, *T. albicollis* e *X. fuscus* apresentaram as menores taxas de prevalência (ambos com 19%). *Turdus albicollis* territorialista, à vista disso, o

contato com outros indivíduos, mesmo coespecíficos, é baixo, vivendo sozinho ou em pares (Sick 2001). *Xiphorynchus fuscus* é uma espécie escaladora de troncos e é deles que retira seu alimento, que está sob a madeira (Sick 2001). Esse hábito por si já dificulta o contato entre a ave e as fezes.

Em conclusão, nossos resultados indicaram que o brilho da plumagem dorsal está relacionado com a probabilidade de infecção por coccídios em *S. virescens* e é, possivelmente, um bom indicador do estado de saúde de indivíduos dessa espécie. Não encontramos nenhuma relação entre as demais variáveis colorimétricas (saturação, matiz e cromas) e infecção, para qualquer espécie. Apesar de diversos estudos abordando a influência de parasitos sobre pigmentação da plumagem de aves da América do Norte, são escassos os que explicam os mecanismos pelos quais os parasitos afetariam as variáveis colorimétricas da plumagem, principalmente em aves da Mata Atlântica. Isso posto, sugerimos que estudos vindouros trabalhem sob essa perspectiva, assim como sejam realizados experimentos que permitam elucidar a relação de causa e efeito dos parasitos intestinais. Ainda, ressaltamos a importância de trabalhos que explorem características sexuais secundárias como sinalizadoras de boa saúde e resistência a parasitos.

REFERÊNCIAS

Aleixo A. 1997. Composition of mixed-species bird flocks and abundance of flocking species in a semideciduous forest of southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia*. 5(1):11-18.

Andersson M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton (NJ): Princeton University Press.

Aguilar TM, Maia R, Santos ESA, Macedo RH. 2008. Parasite levels in blue-black grassquits correlate with male displays but not female mate preference. *Behavioral Ecology*. 19:292-301.

Balenger SL, Zuk M. 2014. Testing the Hamilton–Zuk Hypothesis: Past, Present, and Future. *Integrative and Comparative Biology*. 1-13.

Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*. 67(1):1-48.

Berto BP, Flausino W, McIntosh D, Teixeira-Filho WL, Lopes CWG. 2011. Coccidia of New World passerine birds (Aves: Passeriformes): a review of *Eimeria* Schneider, 1875 and *Isospora* Schneider, 1881 (Apicomplexa: Eimeriidae). *Systematic Parasitology*. 80:159-204.

Boyd EM. 1951. The external parasites of birds: a review. *The Wilson Bulletin*. 63(4):363-369.

Brawner WR III, Hill GE, Sundermann CA. 2000. Effects of coccidial and mycoplasmal infections on carotenoid-based plumage pigmentation in male house finches. *The Auk*. 117(4):952-963.

Brush AH. 1978. Avian Pigmentation. In: Brush AH, editor. *Chemical zoology*. Vol. 10: Aves. New York (NY): Academic Press. p. 141-161.

Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology*. 83(4):575-583.

Bush SE, Clayton DH. 2018. Anti-parasite behaviour of birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 373:20170196.

Chege SM. 2016. Opportunistic Infections of Avians. In: Hurst CJ, editor. *The Rasputin Effect: When Commensals and Symbionts Become Parasitic*. Cham (CH): Springer International Publishing Switzerland. p. 221-260.

Costa FJV, Macedo RH. 2005. Coccidian oocyst parasitism in the blue-black grassquit: Influence on secondary sex ornaments and body condition. *Animal Behaviour*. 70:1401-1409.

da Silva PR, da Silva AM, de Melo C. 2017. Male Helmeted Manakins (*Antilophia galeata*) with More Colorful Crowns Have Better Body Conditions. *The Wilson Journal of Ornithology*. 129(1):158-163.

Darwin, C. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London (UK): John Murry.

De La Torre GM. 2018. Effects of hemoparasites and body condition in plumage coloration of *Turdus albicollis* [dissertação de mestrado]. [Curitiba (Brasil)]: Universidade Federal do Paraná.

de Oliveira PS, Ferreira MA, da Silva LM, Rodrigues MB, Cardozo SV, Berto BP. 2017. Diversity and distribution of coccidia of wild birds in an Atlantic forest fragment area in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Veterinary Parasitology*. 26(4):457-464.

Dias RI, Manica LT, Gressler D, Bell JA, Fecchio A. 2015. Plumage coloration, body condition and immunological status in Yellow-billed Cardinals (*Paroaria capitata*). *Ethology Ecology & Evolution*. 28(4):462-476.

Doucet SM. 2002. Structural plumage coloration, male body size, and condition in the Blue-Black Grassquit. *The Condor*. 104:30-38.

Doucet SM, Montgomerie R. 2003. Structural plumage colour and parasites in satin bowerbirds *Ptilonorhynchus violaceus*: implications for sexual selection. *Journal of Avian Biology*. 34:237-242.

Duszynski DW, Wilber PG. 1997. A Guideline for the Preparation of Species Descriptions in the Eimeriidae. *The Journal of Parasitology*. 83(2):333-336.

Endler JA, Mielke PW Jr. 2005. Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biological Journal of the Linnean Society*. 86:405-431.

Fleskes JP, Ramey AM, Reeves AB, Yee JL. 2017. Body Mass, Wing Length, and Condition of Wintering Ducks Relative to Hematozoa Infection. *Journal of Fish and Wildlife Management*. 8(1):89-100.

Friend M, Franson C, editores técnicos. 1999 *Manual of Wildlife Diseases: General Field Procedures and Diseases of Birds*. Washington (DC): USGS, Biological Resources Division, National Wildlife Health Center. Information and technology report 1999-001.

Galván I, García-Campa J, Negro JJ. 2017. Complex Plumage Patterns Can Be Produced Only with the Contribution of Melanins. *Physiological and Biochemical Zoology*. 90(5):600-604.

Gelman A, Su YS. 2018. *arm: Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models*. R package version 1.10-1. [Citado em agosto de 2018]. <https://CRAN.R-project.org/package=arm>

Grether GF, Kolluru GR, Nersissian K. 2004. Individual colour patches as multicomponent signals. *Biological Reviews*. 79:583-610.

Griffith SC, Parker TH, Olson VA. 2006. Melanin-versus carotenoid- based sexual signals: is the differences really so black and red? *Animal Behavior*. 71:749-763.

Grunst AS, Salgado-Ortiz J, Rotenberry JT, Grunst ML. 2014. Phaeomelanin- and carotenoid-based pigmentation reflect oxidative status in two populations of the yellow warbler (*Setophaga petechia*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 68:669-680.

Hadley PB. 1916. Coccidia in subepithelial infections of the intestines of birds. *Journal of Bacteriology*. 2:73-78.

Hamilton WD, Zuk M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites? *Science*. 218:384-387.

Hill GE, Brawner WR III. 1998. Melanin-based plumage coloration in the house finch is unaffected by coccidial infection. *Proceeding of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 265:1105-1109.

Hill GE, Doucet SM, Buchholz R. 2005. The effect of coccidial infection on iridescent plumage coloration in wild turkeys. *Animal Behaviour*. 69:387-394.

Hill GE, Farmer KL. 2005. Carotenoid-based plumage coloration predicts resistance to a novel parasite in the house finch. *The Science of Nature - Naturwissenschaften*. 92:30-34.

Hill GE, McGraw KJ. 2006. *Bird Coloration. Vol. 2: Function and Evolution*. Cambridge (MA): Harvard University Press.

Hörak P, Saks L, Karu U, Ots I, Surai PF, McGraw KJ. 2004. How coccidian parasites affect health and appearance of greenfinches. *Journal of Animal Ecology*. 73:935-947.

Knight A, Ewen JG, Brekke P, Santure AW. 2018. The Evolutionary Biology, Ecology and Epidemiology of *Coccidia* of Passerine Birds. *Advances in Parasitology*. 99:35-60.

Koch R, Hill GR. 2018. Do carotenoid- based ornaments entail resource trade-offs? An evaluation of theory and data. *Functional Ecology*. 1-13.

Lindström K, Lundström J. 2000. Male greenfinches (*Carduelis chloris*) with brighter ornaments have higher virus infection clearance rate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 48:44-51.

Lopes BB, Berto BP, Ferreira I, Luz HR, Lopes CWG. 2013. Coccidial distribution from passerines in na área of Atlantic Forest in Marambaia Island, Rio de Janeiro, Brazil. *Coccidia*. 1(1):10-16.

Magalhães RB, Diniz P, Macedo RH. 2014. Plumage Coloration is Related to Body Condition and Ectoparasitism in Blue-black Grassquits. *The Wilson Journal of Ornithology*. 126(3):581-584.

Magnusson WE, Lima AP, Luizão R, Luizão F, Costa FRC, de Castilho V, Kinupp VF. 2005. RAPELD: A modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. 5(2):1-6.

Maia R, Eliason CM, Bitton PP, Doucet SM, Shawkey MD. 2013. pavo: an R package for the analysis, visualization and organization of spectral data. *Methods in Ecology and Evolution*. 4:906-913.

Martin CH, Johnsen S. A field test of the Hamilton-Zuk hypothesis in the Trinidadian guppy (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 61:1897-1909.

McGraw KJ, Hill GE. 2006. Differential effects of endoparasitism on the expression of carotenoid- and melanin-based ornamental coloration. *Proceeding of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 267:1525-1531.

McQuiston TE. 2000. The Prevalence of Coccidian Parasites in Passerine Birds from South America. *Transactions of the Illinois State Academy of Science*. 93(3):221-227.

Møller AP, Biard C, Blount JD, Houston DC, Ninni P, Saino N, Surai PF. 2000. Carotenoid-dependent signals: indicators of foraging efficiency, immunocompetence or detoxification ability? *Avian Biology Research*. 11:137-159.

Molnár O, Bajer K, Mészáros B, Török J, Herczeg G. 2013. Negative correlation between nuptial throat colour and blood parasite load in male European green lizards supports the Hamilton-Zuk hypothesis. *The Science of Nature - Naturwissenschaften*. 100:551-558.

Montgomerie R. 2006. Analyzing colors. In: Hill GE, McGraw KJ, editores. *Bird Coloration*. Vol. 1: Mechanisms and measurements. Cambridge (MA): Harvard University Press. p. 90-147.

Pap PL, Vágási CI, Czirják GA, Titilincu A, Pintea A, Barta Z. 2009. Carotenoids modulate the effect of coccidian infection on the condition and immune response in moulting house sparrows. *The Journal of Experimental Biology* 212:3228-3235.

Pap PL, Vágási CI, Barbos L, Marton A. 2013. Chronic coccidian infestation compromises flight feather quality in house sparrows *Passer domesticus*. *Biological Journal of the Linnean Society*. 108:414-428.

Prum RO. 1999. Development and Evolutionary Origin of Feathers. *Journal of Experimental Zoology*. 285:291-306.

Quinn G, Keough M. 2002. Principal components and correspondence analysis. In: Quinn, G. & Keough, M. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. New York (NY): Cambridge University Press. p. 443-472.

R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [Citado em agosto de 2018]. <https://www.R-project.org/>.

Rodrigo MP, Javier M, Santiago M. 2016. Structural- and carotenoid-based throat colour patches in males of *Lacerta schreiberi* reflect different parasitic diseases. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 70:2017-2025.

Roulin A, Riols C, Dijkstra C, Ducrest AL. 2001. Female plumage spottiness signals parasite resistance in the barn owl (*Tyto alba*). *Behavioral Ecology*. 12:103-110.

Saks L, Ots I, Hõrak P. 2003. Carotenoid-based plumage coloration of male greenfinches reflects health and immunocompetence. *Oecologia*. 134:301-307.

Schall JJ, Staats CM. 1997. Parasites and the evolution of extravagant male characters: *Anolis* lizards on Caribbean islands as a test of the Hamilton-Zuk hypothesis. *Oecologia*. 111:543-548.

Sepp T, Karu U, Blount JD, Sild E, Männiste M, Hõrak P. 2011. Effects of carotenoids, immune activation and immune suppression on the intensity of chronic coccidiosis in greenfinches. *Experimental Parasitology*. 127:651-657.

Sepp T, Karu U, Blount JD, Sild E, Männiste M, Hõrak P. 2012. Coccidian Infection Causes Oxidative Damage in Greenfinches. *PLoS ONE*. 7(5):1-8.

Sick H. 2001. *Ornitologia Brasileira*. Rio de Janeiro (RJ): Editora Nova Fronteira.

Smith JM. 1978. *The evolution of sex*. New York (NY): Cambridge University Press.

Svobodová J, Gabrielová B, Hyršl P, Albrecht T, Vinker M. 2016. Melanin and carotenoid ornaments are related to the individual condition in free-living grey partridges (*Perdix perdix*). *Journal of Ornithology*. 157(4):1007-1015.

Trigo S, Mota PG. 2016. Carotenoid-based plumage colouration is predicted by age and parasites in the male European serin. *Journal of Avian Biology*. 47:409-416.

Tyczkowski JK, Schaeffer JL, Hamilton PB. 1991. Measurement of malabsorption of carotenoids in chickens with pale-bird syndrome. *Poultry Science*. 70:2275-2279.

Vanhoni F, Mendonça F. 2008 O clima no litoral do Estado do Paraná. *Revista Brasileira de Climatologia*. 3:49-63.

Van Oort H, Dawson RD. 2005. Carotenoid ornamentation of adult male Common Redpolls predicts probability of dying in a salmonellosis outbreak. *Functional Ecology*. 19:822-827.

Vorobyev M, Osorio D. 1998. Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proceeding of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 265:351-358.

Vorobyev M, Osorio D, Bennett ATD, Marshall N, Cuthill I. 1998. Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*. 183:621-633.

Zahavi A. 1975. Mate selection: a selection for handicap. *Journal of Theoretical Biology*. 53:205-214.

Zahavi A. 1977. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology*. 67:603-605.

Zuk M, Thornhill R, Ligon JD, Johnson K. 1990. Parasites and mate choice in red jungle fowl. *American Zoologist*. 30:235-244.

APÊNDICES

Tabela 1A: Matriz de correlação de Pearson entre as variáveis colorimétricas, considerando todos os indivíduos das oito espécies analisadas.

Variável	Brilho	Saturação	Matiz (θ)	Matiz (Φ)	Croma do carotenoide	Croma do ultravioleta
Brilho	1	-	-	-	-	-
Saturação	0,09	1	-	-	-	-
Matiz (θ)	-0,07	-0,73	1	-	-	-
Matiz (Φ)	0,69	0,46	-0,49	1	-	-
Croma do carotenoide	0,24	0,68	-0,89	0,70	1	-
Croma do ultravioleta	0,69	0,48	-0,49	0,98	0,71	1