

Efeitos de parasitos nos elementos da exibição de cortejo de machos de tangará (*Chiroxiphia caudata*, Passeriformes: Pipridae)

Mestrando: Pablo Fernandes Rêgo Nóra

Curso: Programa de Pós-graduação em Zoologia - UFPR

Turma: Mestrado, 1/2023

Orientadora: Lilian Tonelli Manica

Projeto apresentado ao Instituto Água e Terra
para obtenção de autorização de pesquisa nos
Mananciais da Serra, Piraquara, PR

1. Introdução:

O sistema de acasalamento em "lek" é definido como aquele onde os machos se reúnem em uma área de exibição comunitária com o propósito de atrair e cortejar fêmeas. Este tipo de acasalamento já foi descrito em várias espécies de insetos, peixes, anfíbios, algumas espécies de mamíferos, mas principalmente em aves (Emlen & Oring, 1977). O acasalamento em lek ocorre em espécies cujos habitats apresentam recursos amplamente distribuídos e, portanto, reduzida disputa por estes (Höglund & Alatalo, 1995). Assim, os machos podem agregar-se em determinadas áreas de exibição, para as quais as fêmeas são atraídas. Esse sistema de acasalamento é amplamente disseminado em aves (Höglund & Alatalo, 1995), nas quais algumas espécies apresentam exibições de acasalamento muito estereotipadas e complexas. Um exemplo clássico desse comportamento ocorre na família Pipridae, tais como as espécies *Corupipo gutturalis* (Davis, 1982; Prum, 1986), *Manacus manacus* (Olson & McDowell, 1983), *Machaeropterus deliciosus* (Willis, 1966; Bostwick, 2000) e *Pipra fasciicauda* (Robbins, 1983; 1985).

Em diversas aves, o sucesso reprodutivo dos machos não se restringe somente às características ornamentais, mas também à capacidade de as evidenciar através de sinais multimodais, i.e. sinais que envolvem várias modalidades sensoriais (e.g. Barske *et al.*, 2011; Partan & Marler, 1999; Mitoyen *et al.*, 2019). Os elementos de um sinal multimodal podem exibir diferentes graus de redundância em seus significados. A presença de redundância, serve como um mecanismo de garantia de compreensão da mensagem em ambientes ruidosos, atuando como “sinais de reserva” (Møller & Pomiankowski, 1993; Partan & Marler, 1999; Mitoyen *et al.*, 2019). Em contraste, componentes não redundantes oferecem a vantagem de transmitir um volume maior de informações por unidade de tempo, ou seja, múltiplas mensagens (Partan & Marler, 1999). Em algumas espécies a seleção favoreceu a evolução de sinais multimodais em machos, pois aumenta o sucesso reprodutivo (Mitoyen *et al.*, 2019). Isso implica em

uma combinação de vários atributos sensoriais, como padrões intensos de cores, vocalizações, sinais vibracionais e químicos, além de um exagerado display visual estereotipado (e.g. Møller & Pomiankowski, 1993; Manica *et al.*, 2016; Vicente & Halloy, 2017; Mitoyen *et al.*, 2019; Shogren & Boyle, 2021; Stritih-Peljhan & Virant-Doberlet, 2021; Dalziell & Welbergen, 2022; Ota & Soma, 2022; Prior *et al.*, 2022). As exibições multimodais apresentam alguns benefícios, além de aprimorar a eficiência do sinal, tais como: fornecer múltiplas informações sobre as qualidades dos machos, desencadear diferentes respostas das fêmeas, alcançar diferentes receptores, sinalizar em diferentes escalas ambientais, sinalizar uma boa coordenação neuromuscular e a interação entre os componentes produz novas informações (e.g. Beletsky 1983; Gibson, 1996; Mateos & Carranza, 1999; Pedroso *et al.*, 2013; Wignall & Herberstein, 2013; Kozak & Uetz, 2016; Vicente & Halloy, 2017; Ronald *et al.*, 2018; Mitoyen *et al.*, 2019; Schaedler *et al.*, 2021; Moody *et al.*, 2022). Dessa forma, muitos atributos sexuais secundários em machos evoluem por conta da seleção sexual, ou seja, pela preferência da fêmea por características como o desempenho motor (Byers *et al.*, 2010). Este desempenho motor se refere ao vigor, que é a capacidade de um indivíduo de realizar repetidamente ações motoras energeticamente custosas (Byers *et al.*, 2010). Em diversas espécies, os indivíduos desempenham displays que requerem grande investimento energético, como o voo e a vocalização em algumas espécies de aves (Barske *et al.*, 2011). Com isso, em muitas espécies, os ornamentos dos machos são acompanhados por exibições motoras visíveis, e os ornamentos frequentemente surgem secundariamente como uma maneira de realçar a habilidade ou vigor aparente do macho (Byers *et al.*, 2010).

Além das complexas interações entre ornamentos, displays e os sinais multimodais, é essencial considerar como o parasitismo pode influenciar na sinalização e afetar essa dinâmica evolutiva. Os parasitos são organismos adaptados para explorar recursos em seus hospedeiros, competindo internamente por esses recursos ou consumindo tecidos vivos e causando efeitos negativos em seus hospedeiros (Nerissa Ramnath, 2009; Hananeh *et al.*, 2022). Os hemosporídeos (Sporozoa: Haemosporida) são um agrupamento de protistas que parasitam diversos organismos, incluindo anfíbios, répteis, aves e mamíferos, utilizando insetos dípteros (Insecta: Diptera) hematófagos como vetores para sua disseminação. Nas aves, a progressão dos parasitos hemosporídeos envolve uma dualidade de hospedeiros: aves atuando como hospedeiros intermediários, e os vetores Diptera, servindo como hospedeiros definitivos (Valkiūnas, 2005; Santiago-Alarcon *et al.*, 2012). Essa relação hospedeiro-parasito é exemplificada pelas famílias de mosquitos Culicidae, os transmissores do gênero *Plasmodium*, causador da malária aviária; as famílias Hippoboscidae e Ceratopogonidae, vetores do gênero *Haemoproteus*; e o subgênero *Akiba* da família Simuliidae, responsável pela disseminação do gênero *Leucocytozoon* (Santiago-Alarcon *et al.*, 2012).

Durante a alimentação, os vetores inserem esporozoítos nas aves hospedeiras, desencadeando a formação de estágios assexuados por meio de divisão mitótica nas células dos tecidos do hospedeiro (Valkiūnas, 2005; Santiago-Alarcon *et al.*, 2012). É pertinente destacar que quatro gêneros principais de hemosporídeos são observados em aves: *Plasmodium*, *Haemoproteus*, *Parahaemoproteus* e

Leucocytozoon (Santiago-Alarcon *et al.*, 2012; Galen *et al.*, 2018). Os parasitos hemosporídeos infectam as células sanguíneas e podem afetar a condição corporal (Valkiūnas *et al.*, 2006), o sucesso reprodutivo (Marzal *et al.*, 2005) e a sobrevivência (Møller & Nielsen, 2007), podendo levar à extinção do hospedeiro em casos extremos além de influenciar a qualidade da prole (Bielański *et al.*, 2017).

Ectoparasitos também têm impactos em seus hospedeiros, que não podem ser reconhecidos como patologia, mas reduzem o valor adaptativo do hospedeiro (Møller *et al.*, 1990). Estes são custos, geralmente, associados às estratégias de defesa do hospedeiro. O exemplo mais proeminente é o abandono de ninhos ativos por aves em resposta à alta densidade de ectoparasitas (Møller *et al.*, 1990; Lehmann, 1993). As aves hospedam uma variedade de ectoparasitas que abrange insetos como piolhos (Phthiraptera), pulgas (Siphonaptera), percevejos (Hemiptera) e moscas (Diptera) (Marshall, 1981). Além de aracnídeos como carrapatos e ácaros (Acari) (Møller *et al.*, 1990; Proctor & Owens, 2000). Devido à alta carga parasitária, as aves são um dos grupos mais estudados em relação à influência dos parasitos no valor adaptativo e na atratividade de seus hospedeiros (Valkiūnas, 2005; Bielański *et al.*, 2017; De La Torre *et al.*, 2020). Além dos efeitos diretos na saúde e na sobrevivência, os parasitos podem influenciar características sexuais secundárias dos indivíduos, como displays de exibição do hospedeiro durante a reprodução (Marzal *et al.*, 2005; Romano *et al.*, 2019). Tais displays podem atuar como indicadores honestos da resistência genética dos machos a doenças e parasitos, sendo importantes para a seleção sexual (Hamilton & Zuk, 1982; Merino *et al.*, 2000; Bosholn *et al.*, 2016; Romano *et al.*, 2019).

Dentre as aves, os piprídeos são um grupo diverso que engloba cerca de 55 espécies; são comumente encontrados em florestas de toda a região neotropical (Winkler *et al.*, 2020). Com hábitos frugívoros e habitantes dos sub-bosques (Blake & Loiselle, 2002). Na maioria das espécies dessa família, as fêmeas e os machos jovens possuem plumagem verde-oliva, enquanto os machos adultos têm cores vivas como amarelo, vermelho, azul, branco e preto (Sick *et al.*, 1997). A maioria das aves é poligâmica, e os machos de muitas espécies são bem conhecidos pelo comportamento de cortejo em lek. Após a cópula, apenas as fêmeas constroem os ninhos, incubam os ovos e cuidam dos filhotes (Sick *et al.*, 1997).

Os tangarás (*Chiroxiphia caudata*) são piprídeos que apresentam um notável dicromatismo sexual. As fêmeas têm uma aparência discreta com penas completamente verdes, enquanto os machos adultos ostentam uma plumagem vistosa, com asas, cabeça e cauda pretas, além de uma plumagem corporal azulada e uma coroa avermelhada. Os machos jovens, por sua vez, se assemelham às fêmeas (Mallet-Rodrigues & Dutra, 2012). Os machos adultos realizam um display cooperativo com dois a seis indivíduos em um poleiro de exibição que frequentemente é defendido pelo macho alfa (Foster, 1981; Ribeiro *et al.*, 2019). Ao preceder o comportamento cooperativo de display, um único macho pode vocalizar de um poleiro de cerca de 3 a 12 metros de altura, nas proximidades da arena (Foster, 1981). Esse chamado é repetido de 9 a 20 vezes por minuto e pode durar de poucos minutos a meia hora (Foster, 1981). Em duetos e coros, os machos normalmente vocalizam por aproximadamente 0,92 minutos.

embora essa média possa variar, em média, até 0.63 minutos. Essas estatísticas foram derivadas de 9 observações, abrangendo, em média, 18% de um período total de 5 minutos, com um desvio padrão de 13%. Às vezes, dois machos podem alternar-se na produção dos sons para atrair a fêmea à área de exibição (Schaedler *et al.*, 2019). Quando uma fêmea chega, o primeiro macho a avistá-la emite um chamado frenético para alertar e reunir os demais machos ao redor da área de exibição (Foster, 1981). Na exibição cooperativa, dois ou mais machos realizam movimentos de voo coordenados em direção à fêmea, acompanhados de vocalizações. O macho mais próximo da fêmea salta, paira no ar e emite vocalizações, depois voa para a última posição no galho. O segundo macho se curva em reverência à fêmea, voa ao lado dela enquanto vocaliza, e então retorna ao final da fila. Esse padrão se repete com os outros machos na fila, até que o macho alfa emita uma vocalização alta enquanto paira no ar e bate as asas, encerrando a exibição cooperativa (Foster, 1981; Ribeiro *et al.*, 2019).

Diante do exposto, aqui estudaremos as demandas conflitantes para machos de tangará na produção e manutenção de caracteres sexuais secundários e na defesa contra parasitos, ambos altamente custosos para o organismo. Assim, para equilibrar os recursos disponíveis, o organismo deve alocá-los de forma estratégica. Se o organismo alocar mais recursos para a reprodução, ele pode ter menos recursos para a defesa contra parasitos, logo, aumentará a suscetibilidade de infecções parasitária, do qual pode ter efeito na sua reprodução e sobrevivência (Allander, 1997). Buscaremos preencher lacunas no conhecimento acerca da relação entre parasito-hospedeiro e seus impactos nas características sexuais secundárias e condições físicas, uma vez estudos sobre parasitismo em aves são restritos à distribuição, prevalência e parasitemia (e.g. Fecchio *et al.*, 2011; 2022; Lacorte *et al.*, 2013; Lutz *et al.*, 2015; Marroquin-Flores *et al.*, 2017; Ellis *et al.*, 2020; Dantas-Torres *et al.*, 2021). Poucos estudos investigaram comunidades de hemossporídeos no nível individual (e.g. Rooyen *et al.*, 2013) e apenas alguns estudos que testaram a relação dos sinais honestos e parasitismo em espécies com o sistema em lek (e.g. Boyce, 1990; Höglund *et al.*, 1992; Gilman *et al.*, 2007; Bosholn *et al.*, 2016). Portanto, antecipamos que machos de tangarás com parasitos exibirão um desempenho inferior no display, terão piores condições corporais e coloração da plumagem quando comparados a indivíduos saudáveis. Em outras palavras, se os sinais de exibição dos tangarás refletem de maneira honesta sua condição física, é provável que indivíduos com melhor saúde apresentem maior desempenho e menor presença de parasitas. Sinais honestos evoluem devido à seleção que favorece um investimento eficiente e otimizado na expressão do sinal, minimizando os custos de sinalização (Penn & Számadó, 2020).

2. Métodos

Utilizaremos dados previamente coletados por membros do LECO (Laboratório de Ecologia Comportamental e Ornitologia) do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná no período de 2014 a 2019 e novos dados que serão coletados durante as próximas estações reprodutivas dos tangarás, no período de setembro de 2023 a março de 2024 e setembro a dezembro de 2024 (Foster,

1981; Zima *et al.*, 2017). A área de estudo está localizada nos Mananciais da Serra - Parque Estadual Pico Marumbi, Piraquara, PR (48°59'O e 25°29'S), a uma altitude média de 1009 ± 24 metros (Reginato & Goldenberg, 2007). Este local corresponde aos últimos remanescentes de floresta bem preservada na região metropolitana de Curitiba, PR, onde há o encontro de duas formações vegetais: a Floresta Ombrófila Mista e a Floresta Ombrófila Densa Montana (Reginato & Goldenberg, 2007). De acordo com a classificação de Köppen, o clima é cfb, que indica um clima subtropical úmido com clima oceânico, sem estação seca e verão temperado, que ocorre em áreas de grande altitude, como a região de Curitiba e Ponta Grossa (Aparecido *et al.*, 2016).

As descrições da coleta de dados a seguir se referem tanto aos métodos utilizados entre 2015 a 2019 quanto àqueles a serem utilizados em 2023 e 2024.

Identificaremos a localização dos poleiros de exibição utilizados pelos tangarás a partir de busca ativa em áreas onde os machos estejam vocalizando ou realizando exibições comportamentais (Ribeiro *et al.*, 2019). A captura dos indivíduos será feita com quatro a oito redes de neblina, cujos comprimentos variam de 6 a 12 metros. As redes serão estrategicamente posicionadas a uma distância aproximada de 10 a 15 metros em relação aos poleiros de exibição, estando em conformidade com as diretrizes estabelecidas pelo CEMAVE/ICMBio (Sousa & Serafini, 2020). Após a captura, as aves serão identificadas individualmente por meio de quatro anilhas coloridas, duas em cada tarso, em combinações únicas. Essas anilhas permitirão a identificação dos indivíduos tanto à distância quanto nos vídeos registrados. Durante a captura, registraremos os atributos morfológicos: massa corporal, obtida por meio de uma balança digital, comprimentos do tarso, asa e cauda, registrados com um paquímetro. Para a coleta da amostra sanguínea, será obtido aproximadamente 70 µL de sangue por meio de uma punção na veia braquial, utilizando agulhas 13 x 0,45 mm. Essa amostra será usada tanto para a criação de um esfregaço de sangue quanto para a preservação do material genético em uma solução tampão. Coletaremos 4 a 5 penas de quatro áreas do corpo (dorso superior e inferior, peito e coroa). Estas penas serão usadas posteriormente em análises de coloração de plumagem. Para isso, utilizaremos um espectrofotômetro com uma fonte de luz de xenônio. Cada região terá suas penas alocadas em uma superfície preta. Faremos leituras das quatro áreas coletadas em cada indivíduo, obtendo a média de três replicatas para cada um. Em seguida, extrairemos variáveis de coloração, como brilho, saturação e matiz (segundo Schaedler *et al.*, 2019).

Para coletar ectoparasitos como ácaros, piolhos e pulgas, analisaremos o corpo da ave nas regiões, como coroa, nuca, dorso, asa, cauda, ventre, perna, barriga e peito em busca destes ectoparasitos. Utilizaremos álcool etílico a 70% para a fixação dos parasitos, viabilizando sua preservação após a coleta. No manuseio dos exemplares utilizaremos pinças de precisão ou um pincel fino imerso em álcool, seguindo os procedimentos descritos por Marshall (1981). Em dias subsequentes às capturas, registraremos vídeos dos poleiros para identificar os padrões comportamentais relacionados à reprodução. Utilizaremos filmagens provenientes de câmeras posicionadas a uma distância mínima de 5 metros dos poleiros e, além disso, utilizaremos gravadores de som digitais autônomos para capturar

as vocalizações em torno das áreas de exibição. As atividades de filmagem e gravação sonora ocorrerão simultaneamente das 6 às 12 horas, de duas a três vezes por semana. Mediremos o diâmetro de cada poleiro com um paquímetro para utilizá-lo como escala para converter todas as dimensões obtidas a partir das imagens estáticas (Ribeiro *et al.*, 2019). Posteriormente, no laboratório, realizaremos a triagem dos vídeos para identificação de quatro parâmetros:

- 1- Altura do voo vertical: distância entre o poleiro e o bico do macho quando este atinge um ângulo de 90° no ponto mais alto do voo vertical.
- 2- Duração do voo vertical: representa o tempo necessário para o macho alcançar sua altitude máxima de voo.
- 3- Distância até a fêmea: medida pela distância entre a projeção horizontal do bico do macho, quando atinge a altura máxima de voo, e o centro do corpo da fêmea.
- 4- Velocidade: calculada como a relação entre a distância percorrida pelo macho, desde a decolagem até o pouso, e a duração do voo.

Para estas análises, utilizaremos programas de edição de vídeo, como o Windows Movie Maker, bem como o software de análises acústicas Raven Pro versão 1.6.4 no processamento das gravações sonoras.

Utilizaremos as amostras de sangue em análises moleculares com o propósito de detectar a presença de hemoparasitos (segundo De La Torre *et al.*, 2020). Extrairemos o DNA do parasito hemosporídeo das amostras utilizando o kit de extração The Wizard® Genomic DNA Purification Kit. Para a amplificação será utilizado um fragmento de DNA de 478 pb do citocromo b de hemosporídeos usando uma PCR (Reação em Cadeia da Polimerase) aninhada. Utilizaremos os primers HaemNF e HaemR3 para a primeira reação e os primers HaemF e HaemR2 na reação aninhada (De La Torre *et al.*, 2020). Quanto à análise filogenética dos hemosporídeos aviários, adotaremos o protocolo idêntico ao apresentado por De La Torre *et al.* (2020). Nele, as sequências de DNA dos hemoparasitas serão alinhadas e ajustadas, utilizando o software ChromasPro (Technelysium Pty Ltd Helensvale, Austrália), antes de serem comparadas com linhagens disponíveis nos bancos de dados GenBank e MalAvi. As análises laboratoriais serão realizadas em colaboração com o Laboratório de Malária da Universidade Federal de Minas Gerais, coordenado pela Profa. Dra. Érika Braga.

A avaliação das lâminas seguirá o protocolo estabelecido por Valkiūnas (2005). As preparações serão realizadas em lâminas de vidro, onde uma gota de sangue será aplicada. A solução de coloração para a visualização dos hemoparasitas em aves será obtida misturando 10 ml da solução estoque padrão com 100 ml de solução tampão fosfatada, ajustada para pH 7,2. A análise das preparações será iniciada com uma objetiva de imersão em óleo de 40x, acompanhada por uma ocular de 10x, permitindo a identificação rápida de parasitas menores (*Plasmodium spp.*) e maiores (*Leucocytozoon spp.*). A investigação detalhada da morfologia e identificação das espécies de hemoparasitas será realizada em alta ampliação. Para quantificar a parasitemia, a contagem efetiva de parasitas por 1.000 ou 10.000

eritrócitos será executada em campos selecionados aleatoriamente a partir de um filme sanguíneo delgado.

Uma vez que as análises de extração de DNA tenham sido concluídas, procederemos à aplicação de testes estatísticos utilizando modelos lineares mistos para determinar se a presença de infecções parasitárias tem impacto sobre as exibições em lek. Para essa finalidade, utilizaremos os parâmetros registrados em vídeo para avaliar o desempenho dos machos durante suas exibições. Com isso, a variável independente será binária, presença ou ausência de ectoparasitos e endoparasitos, enquanto as variáveis dependentes serão os parâmetros morfométricos, a coloração da plumagem e os elementos de exibição de cortejo, como altitude de voo, duração de voo, distância até a fêmea e velocidade. Utilizaremos uma análise de componentes principais para combinar as variáveis dependentes e reduzir a dimensionalidade dos dados. Nos modelos mistos, utilizaremos os componentes que, em conjunto, explicarem pelo menos 70% da variação dos dados.

Cronograma:

Atividades	2023											2024											2025				
	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M		
Participação nas disciplinas	X	X	X	X	X									X	X	X	X										
Elaboração do delineamento experimental do projeto	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X																	
Produção escrita da dissertação											X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Revisão bibliográfica	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Coleta em campo								X	X	X	X	X	X														
Análise molecular														X	X	X	X	X									
Análise das filmagens														X	X	X	X	X	X	X	X						
Análise dos resultados																		X	X	X	X	X	X				
Defesa da dissertação																										X	

Orçamento:

O projeto "Dançarinos emplumados: a evolução das exibições de acasalamento em lek nas aves" possui os recursos necessários para sua realização disponibilizados pelo CNPq.

Referências bibliográficas

ALLANDER, K. Reproductive investment and parasite susceptibility in the Great Tit. **Functional Ecology**, v. 11, n. 3, p. 358–364, 1997.

APARECIDO, L. E. D. O.; ROLIM, G. D. S.; RICHETTI, J.; SOUZA, P. S. D.; JOHANN, J. A. Köppen, Thornthwaite and Camargo climate classifications for climatic zoning in the State of Paraná, Brazil. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 40, n. 4, p. 405–417, 2016.

BARSKE, J.; SCHLINGER, B. A.; WIKELSKI, M.; FUSANI, L. Female choice for male motor skills. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 278, n. 1724, p. 3523–3528, 2011.

BELETSKY, L. D. Aggressive and Pair-bond Maintenance Songs of Female Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). **Zeitschrift für Tierpsychologie**, v. 62, n. 1, p. 47–54, 1983.

BIELAŃSKI, W.; BIEDRZYCKA, A.; ZAJĄC, T.; ĆMIEL, A.; SOLARZ, W. Age-related parasite load and longevity patterns in the sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus*. **Journal of Avian Biology**, v. 48, n. 7, p. 997–1004, 2017.

BLAKE, J. G.; LOISELLE, B. A. Manakins (Pipridae) in Second-Growth and Old-Growth Forests: Patterns of Habitat Use, Movement, and Survival. (J. Brawn, Org.) **The Auk**, v. 119, n. 1, p. 132–148, 2002.

BOSHOLN, M.; FECCHIO, A.; SILVEIRA, P.; BRAGA, É. M.; ANCIÃES, M. Effects of avian malaria on male behaviour and female visitation in lekking blue-crowned manakins. **Journal of Avian Biology**, v. 47, n. 4, p. 457–465, 2016.

BOSTWICK, K. S. Display Behaviors, Mechanical Sounds, and Evolutionary Relationships of The Club-Winged Manakin (*Machaeropterus Deliciosus*). **The Auk**, v. 117, n. 2, p. 465–478, 2000.

BOYCE, M. S. The Red Queen Visits Sage Grouse Leks. **American Zoologist**, v. 30, n. 2, p. 263–270, 1990.

BYERS, J.; HEBETS, E.; PODOS, J. Female mate choice based upon male motor performance. **Animal Behaviour**, v. 79, n. 4, p. 771–778, 2010.

DANTAS-TORRES, F.; BRAZ, A. R. D. S.; SALES, K. G. D. S.; *et al.* Tick infestation on birds in an urban Atlantic Forest fragment in north-eastern Brazil. **Experimental and Applied Acarology**, v. 85, n. 2–4, p. 305–318, 2021.

DALZIELL, A. H.; WELBERGEN, J. A. Male Superb Lyrebirds (*Menura novaehollandiae*) perform an ornate multimodal display immediately following copulation. **Ibis**, v. 164, n. 3, p. 809–815, 2022.

DAVIS, T. A FLIGHT-SONG DISPLAY OF WHITE-THROATED MANAKIN. **A FLIGHT-SONG DISPLAY OF WHITE-THROATED MANAKIN**, 1982.

DE LA TORRE, G. M.; FREITAS, F. F.; FRATONI, R. D. O.; *et al.* Hemoparasites and their relation to body condition and plumage coloration of the White-necked thrush (*Turdus albicollis*). **Ethology Ecology & Evolution**, v. 32, n. 6, p. 509–526, 2020.

ELLIS, V. A.; FECCHIO, A.; RICKLEFS, R. E. Haemosporidian parasites of Neotropical birds: Causes and consequences of infection. **The Auk**, v. 137, n. 4, p. ukaa055, 2020.

EMLEN, S. T.; ORING, L. W. Ecology, Sexual Selection, and the Evolution of Mating Systems. **Science**, v. 197, n. 4300, p. 215–223, 1977.

FECCHIO, A.; LIMA, M. R.; SILVEIRA, P.; BRAGA, É. M.; MARINI, M. Â. High prevalence of blood parasites in social birds from a neotropical savanna in Brazil. **Emu - Austral Ornithology**, v. 111, n. 2, p. 132–138, 2011.

FECCHIO, A.; DIAS, R. I.; FERREIRA, T. V.; *et al.* Host foraging behavior and nest type influence prevalence of avian haemosporidian parasites in the Pantanal. **Parasitology Research**, v. 121, n. 5, p. 1407–1417, 2022.

FOSTER, M. S. Cooperative behavior and social organization of the Swallow-tailed Manakin (*Chiroxiphia caudata*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 9, n. 3, p. 167–177, 1981.

GALEN, S. C.; BORNER, J.; MARTINSEN, E. S.; *et al.* The polyphyly of *Plasmodium*: comprehensive phylogenetic analyses of the malaria parasites (order Haemosporida) reveal widespread taxonomic conflict. **Royal Society Open Science**, v. 5, n. 5, p. 171780, 2018.

GIBSON, R. M. Female choice in sage grouse: the roles of attraction and active comparison. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 39, n. 1, p. 55–59, 1996.

GILMAN, S.; BLUMSTEIN, D. T.; FOUFOPOULOS, J. The Effect of Hemosporidian Infections on White-Crowned Sparrow Singing Behavior. **Ethology**, v. 113, n. 5, p. 437–445, 2007.

HANANEH, W. M.; RADHI, A.; MUKBEL, R. M.; ISMAIL, Z. B. Effects of parasites coinfection with other pathogens on animal host: A literature review. **Veterinary World**, p. 2414–2424, 2022.

HAMILTON, W. D.; ZUK, M. Heritable True Fitness and Bright Birds: A Role for Parasites? **Science**, v. 218, n. 4570, p. 384–387, 1982.

HÖGLUND, J.; ALATALO, RAUNOV.; LUNDBERG, A. The effects of parasites on male ornaments and female choice in the lek-breeding black grouse (*Tetrao tetrix*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 30, n. 2, 1992.

HÖGLUND, J.; ALATALO, R. V. **Leks**. Princeton, N.J: Princeton University Press, 1995.

KOZAK, E. C.; UETZ, G. W. Cross-modal integration of multimodal courtship signals in a wolf spider. **Animal Cognition**, v. 19, n. 6, p. 1173–1181, 2016.

LACORTE, G. A.; FÉLIX, G. M. F.; PINHEIRO, R. R. B.; et al. Exploring the Diversity and Distribution of Neotropical Avian Malaria Parasites – A Molecular Survey from Southeast Brazil. (G. Snounou, Org.) **PLoS ONE**, v. 8, n. 3, p. e57770, 2013.

LEHMANN, T. Ectoparasites: Direct impact on host fitness. **Parasitology Today**, v. 9, n. 1, p. 8–13, 1993.

LUTZ, H. L.; HOCHACHKA, W. M.; ENGEL, J. I.; et al. Parasite Prevalence Corresponds to Host Life History in a Diverse Assemblage of Afrotropical Birds and Haemosporidian Parasites. (T. Spielmann, Org.) **PLOS ONE**, v. 10, n. 4, p. e0121254, 2015.

MALLET-RODRIGUES, F.; DUTRA, R. Acquisition of definitive adult plumage in male Blue Manakins *Chiroxiphia caudata*. **Cotinga**, v. 34, n. 1, p. 24-27, 2012.

MANICA, L. T.; GRAVES, J. A.; PODOS, J.; MACEDO, R. H. Multimodal flight display of a neotropical songbird predicts social pairing but not extrapair mating success. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 70, n. 12, p. 2039–2052, 2016.

MARROQUIN-FLORES, R. A.; WILLIAMSON, J. L.; CHAVEZ, A. N.; et al. Diversity, abundance, and host relationships of avian malaria and related haemosporidians in New Mexico pine forests. **PeerJ**, v. 5, p. e3700, 2017.

MARSHALL, A. G. **The ecology of ectoparasitic insects**. London; New York: Academic Press, 1981.

MARZAL, A.; LOPE, F. D.; NAVARRO, C.; MÜLLER, A. P. Malarial parasites decrease reproductive success: an experimental study in a passerine bird. **Oecologia**, v. 142, n. 4, p. 541–545, 2005.

MATEOS, C.; CARRANZA, J. Effects of male dominance and courtship display on female choice in the ring-necked pheasant. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 45, n. 3–4, p. 235–244, 1999.

MERINO, S.; MORENO, J.; JOSÉ SANZ, J.; ARRIERO, E. Are avian blood parasites pathogenic in the wild? A medication experiment in blue tits (*Parus caeruleus*). **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 267, n. 1461, p. 2507–2510, 2000.

MILINSKI, M. Bill Hamilton, sexual selection, and parasites. **Behavioral Ecology**, v. 12, n. 3, p. 264–266, 2001.

MITOYEN, C.; QUIGLEY, C.; FUSANI, L. Evolution and function of multimodal courtship displays. (R. Bshary, Org.) **Ethology**, v. 125, n. 8, p. 503–515, 2019.

MOODY, N. M.; VIVLAMORE, E. K.; FUXJAGER, M. J. Woodpecker drum evolution: An analysis of covariation in elements of a multicomponent acoustic display among and within species. **Evolution**, v. 76, n. 7, p. 1469–1480, 2022.

MØLLER, A. P.; ALLANDER, K.; DUFVA, R. Fitness Effects of Parasites on Passerine Birds: A Review. In: J. Blondel; A. Gosler; J.-D. Lebreton; R. McCleery (Orgs.); **Population Biology of Passerine Birds**. p.269–280, 1990. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

MØLLER, A. P.; POMIANKOWSKI, A. Why have birds got multiple sexual ornaments? **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 32, n. 3, 1993.

MØLLER, A. P.; NIELSEN, J. T. MALARIA AND RISK OF PREDATION: A COMPARATIVE STUDY OF BIRDS. **Ecology**, v. 88, n. 4, p. 871–881, 2007.

NERISSA RAMNATH, K.-M. Behavioral Effects of Parasitism in Animals. **Journal of Exotic Pet Medicine**, v. 18, n. 4, p. 254–265, 2009.

OLSON, D. H.; MCDOWELL, M. K. A Comparison of White-Bearded Manakin (*Manacus manacus*) Populations and Lek Systems in Suriname and Trinidad. **The Auk**, v. 100, n. 3, p. 739–742, 1983.

OTA, N.; SOMA, M. Vibrational Signals in Multimodal Courtship Displays of Birds. In: P. S. M. Hill; V. Mazzoni; N. Stritih-Peljhan; M. Virant-Doberlet; A. Wessel (Orgs.); **Biotremology: Physiology, Ecology, and Evolution**. v. 8, p.237–259, 2022. Cham: Springer International Publishing.

PARTAN, S.; MARLER, P. Communication Goes Multimodal. **Science**, v. 283, n. 5406, p. 1272–1273, 1999.

PEDROSO, S. S.; BARBER, I.; SVENSSON, O.; FONSECA, P. J.; AMORIM, M. C. P. Courtship Sounds Advertise Species Identity and Male Quality in Sympatric *Pomatoschistus spp.* Gobies. (A. P. Klimley, Org.) **PLoS ONE**, v. 8, n. 6, p. e64620, 2013.

PENN, D. J.; SZÁMADÓ, S. The Handicap Principle: how an erroneous hypothesis became a scientific principle. **Biological Reviews**, v. 95, n. 1, p. 267–290, 2020.

PRIOR, N. H.; BENTZ, E. J.; OPHIR, A. G. Reciprocal processes of sensory perception and social bonding: an integrated social-sensory framework of social behavior. **Genes, Brain and Behavior**, v. 21, n. 3, p. e12781, 2022.

PROCTOR, H.; OWENS, I. Mites and birds: diversity, parasitism and coevolution. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 15, n. 9, p. 358–364, 2000.

PRUM, R. O. The displays of the White-throated Manakin *Corapipo gutturalis* in Suriname. **Ibis**, v. 128, n. 1, p. 91–102, 1986.

REGINATO, M.; GOLDENBERG, R. Análise florística, estrutural e fitogeográfica da vegetação em região de transição entre as Florestas Ombrófilas Mista e Densa Montana, Piraquara, Paraná, Brasil. **Hoehnea**, v. 34, n. 3, p. 349–360, 2007.

RIBEIRO, M. C.; MARTENSEN, A. C.; METZGER, J. P.; *et al.* The Brazilian Atlantic Forest: A Shrinking Biodiversity Hotspot. In: F. E. Zachos; J. C. Habel (Orgs.); **Biodiversity Hotspots**. p.405–434, 2011. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

RIBEIRO, P. H. L.; GUARALDO, A. C.; MACEDO, R. H.; MANICA, L. T. Variation within and between courts in visual components of Swallow-tailed Manakin (*Chiroxiphia caudata*) display. **Journal of Ornithology**, v. 160, n. 2, p. 485–496, 2019.

ROBBINS, Mark B. THE DISPLAY REPERTOIRE OF THE BAND-TAILED MANAKIN (*Pipra fasciicauda*). **Wilson. Bull.**, v. 95, n. 3, p. 321-504, 1983.

ROBBINS, M. B. Social Organization of the Band-Tailed Manakin (*Pipra fasciicauda*). **The Condor**, v. 87, n. 4, p. 449–456, 1985.

RONALD, K. L.; FERNÁNDEZ-JURICIC, E.; LUCAS, J. R. Mate choice in the eye and ear of the beholder? Female multimodal sensory configuration influences her preferences. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 285, n. 1878, p. 20180713, 2018.

ROMANO, A.; NODARI, R.; BANDI, C.; *et al.* Haemosporidian parasites depress breeding success and plumage coloration in female barn swallows *Hirundo rustica*. **Journal of Avian Biology**, v. 50, n. 2, 2019.

ROOYEN, J. V.; LALUBIN, F.; GLAIZOT, O.; CHRISTE, P. Avian haemosporidian persistence and co-infection in great tits at the individual level. **Malaria Journal**, v. 12, n. 1, p. 40, 2013.

SANTIAGO-ALARCON, D.; PALINAUSKAS, V.; SCHAEFER, H. M. Diptera vectors of avian Haemosporidian parasites: untangling parasite life cycles and their taxonomy. **Biological Reviews**, v. 87, n. 4, p. 928–964, 2012.

SCHAEDLER, L. M.; RIBEIRO, P. H. L.; GUARALDO, A. C.; MANICA, L. T. Acoustic signals and repertoire complexity in Swallow-tailed Manakins (*Chiroxiphia caudata*, Aves: Pipridae). **Bioacoustics**, v. 29, n. 2, p. 182–196, 2020.

SCHAEDLER, L. M.; RIBEIRO, P. H. L.; MANICA, L. T. Phenotype networks reveal differences between practice and courtship displays in swallow-tailed manakins. **Animal Behaviour**, v. 171, p. 29–39, 2021.

SHELDON, B. C.; VERHULST, S. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 11, n. 8, p. 317–321, 1996.

SHOGREN, E. H.; BOYLE, W. A. Spread the word: male manakins advertise the presence of display sites with neighbouring competitors. **Animal Behaviour**, v. 177, p. 147–158, 2021.

SOUSA, Antônio Emanuel Barreto Alves de; SERAFINI, Patrícia Pereira (org.). **MANUAL DE ANILHAMENTO DE AVES SILVESTRES**. 3. ed. Brasília: Cemave/Icmbio, 2020. 113 p.

SICK, H.; HAFFER, J.; ALVARENGA, H. F.; PACHECO, J. F.; BARRUEL, P. **Ornitologia brasileira**. Ed. rev. e ampliada por José Fernando Pacheco ed. Rio de Janeiro: Editora Nova Fronteira, 1997.

STRITIH-PELJHAN, N.; VIRANT-DOBERLET, M. Vibrational signalling, an underappreciated mode in cricket communication. **The Science of Nature**, v. 108, n. 5, p. 41, 2021.

VALKIŪNAS, G. **Avian malaria parasites and other haemosporidia**. Boca Raton: CRC Press, 2005.

VALKIŪNAS, G.; ŽIČKUS, T.; SHAPOVAL, A. P.; IEZHOVA, T. A. Effect of *Haemoproteus belopolskyi* (Haemosporida: Haemoproteidae) on Body Mass of the Blackcap *Sylvia atricapilla*. *Journal of Parasitology*, v. 92, n. 5, p. 1123–1125, 2006.

VICENTE, N. S.; HALLOY, M. Interaction between visual and chemical cues in a *Liolaemus* lizard: a multimodal approach. **Zoology**, v. 125, p. 24–28, 2017.

WIGNALL, A. E.; HERBERSTEIN, M. E. The Influence of Vibratory Courtship on Female Mating Behaviour in Orb-Web Spiders (*Argiope keyserlingi*, Karsch 1878). (J. M. Hemmi, Org.) **PLoS ONE**, v. 8, n. 1, p. e53057, 2013.

WINKLER, D. W.; BILLERMAN, S. M.; LOVETTE, I. J. Manakins (Pipridae). In: S. M. Billerman; B. K. Keeney; P. G. Rodewald; T. S. Schulenberg (Orgs.); **Birds of the World**, 2020. Cornell Lab of Ornithology.

WILLIS, E. O. Notes on a Display and Nest of the Club-Winged Manakin. **The Auk**, v. 83, n. 3, p. 475–476, 1966.

ZIMA, P. V. Q.; PERRELLA, D. F.; BIAGOLINI-JR., C. H.; RIBEIRO-SILVA, L.; FRANCISCO, M. R. Breeding behavior of the Atlantic Forest endemic Blue Manakin (*Chiroxiphia caudata*). **The Wilson Journal of Ornithology**, v. 129, n. 1, p. 53–61, 2017.