



Universidade Federal do Paraná
Setor de Ciências Biológicas
Pós-graduação em Ecologia e Conservação



REDES INVISÍVEIS:

Microbioma, sociabilidade e coloração em *Chiroxiphia caudata*

Elisa de Castro Wille Nonino

Mestrado

Lilian Tonelli Manica

Ecologia Teórica

Curitiba, 2025.

1. Resumo

A complexidade social é capaz de provocar repercussões em escala microscópica. O microbioma social, constituído pela metacomunidade bacteriana coletiva de um grupo ou rede social animal é comumente alterado por interações sociais, por exemplo. A transferência de bactérias entre indivíduos pode ocorrer de maneira tão expressiva que leva à formação de microbiomas sociais distintos entre populações da mesma espécie. No entanto, esta relação em aves, bem como a possível associação entre coloração epidérmica e bactérias metabolizadoras de carotenóides, são temas que permanecem pouco explorados, apesar da diversidade de cenários de estudo que este grupo propicia. Em *Chiroxiphia caudata*, o contexto social é intimamente ligado ao sistema de acasalamento em lek da espécie. Nele, machos performam exibições de cortejo cooperativamente, favorecendo o sucesso reprodutivo somente de alguns indivíduos (dominantes, que finalizam o *display* e copulam). Com o objetivo de compreender a relação entre diversidade do microbioma cloacal e o contexto social e sexual, estudaremos uma população de tangarás nos Mananciais da Serra, Parque Estadual Pico Marumbi, Piraquara Brasil. Desejamos explorar como o status social e a posição na rede de interações de um indivíduo prediz a composição de seu microbioma, bem como fornecer evidências à relação entre bactérias carotenóide-metabolizadoras e coloração da plumagem. No local de estudo, capturaremos os indivíduos por meio de redes de neblina, anilhando-os e coletando penas, sangue e *swabs* cloacais. As amostras serão utilizadas para análise da reflectância, sexagem e determinação da diversidade microbiana, respectivamente. Além disso, gravaremos os poleiros de exibição para registro das interações entre indivíduos. Assim, desejamos determinar como a composição e diversidade do microbioma estão relacionados com a estrutura da rede social e intensidade de coloração. Tendo em vista a carência de estudos nestas frentes, este projeto apresenta potencial para complementar o entendimento da rede de conexões invisíveis entre sociabilidade, coloração e microbioma.

2. Introdução geral

A complexidade das dinâmicas sociais em animais desafia explicações simplistas. Não à toa comportamentos como a cooperação entre indivíduos e o estabelecimento de hierarquias sociais recebem atenção ímpar, com seus mecanismos em cada grupo sendo continuamente explorados (Axelrod; Hamilton, 2004; Campenni; Schino, 2014; Sherratt; Roberts, 1999; Tobias *et al.*, 2016). Evolutivamente, o resultado da formação de grupos tem como pressuposto a maximização do ganho de aptidão (Campenni; Schino, 2014; Hamilton, 2017). Em aves, por exemplo, espécies com sistema de acasalamento cooperativo tem aumento de seu sucesso reprodutivo (Downing; Griffin; Cornwallis, 2020; Foster, 1981). A maior complexidade das estruturas sociais observadas em casos como este, está positivamente relacionada com a comunicação intraespecífica da espécie (Freeberg; Dunbar; Ord, 2012). A sinalização entre indivíduos, como a vocalização e condição corporal, é, portanto, fundamental à sociabilidade. No entanto, diversos fatores consequentes de interações sociais permanecem inexplorados, como as respostas do microbioma à estrutura de redes sociais (Bodawatta *et al.*, 2022) e as relações entre sinalização e microbioma.

A simbiose entre o microbioma reprodutivo e intestinal com seu hospedeiro está frequentemente associada com a homeostase fisiológica, particularmente devido à sua relação com o sistema imune e metabólico (Broom; Kogut, 2018; Cruz *et al.*, 2022; Kogut, 2019). Disbioses, ou seja, o desequilíbrio do microbioma no hospedeiro, estão associadas com alterações sistêmicas, levando à condições prejudiciais de saúde (Cruz *et al.*, 2022; Escallón *et al.*, 2017). Além das associações com saúde, a relação do microbioma de aves com tipo de dieta é bem definida (Góngora; Elliott; Whyte, 2021; Laitinen; Morkkala, 2019; Loo *et al.*, 2019; Tang *et al.*, 2023). A composição dos alimentos consumidos impacta diretamente a diversidade do microbioma, em proporções maiores se comparada à filogenia do hospedeiro (Laitinen; Morkkala, 2019; Schmiedová *et al.*, 2022). Além disso, a diferença entre sexos e entre idades é reportada na literatura (Escallón *et al.*, 2017; Hernandez *et al.*, 2021; Teyssier *et al.*, 2018; van Dongen *et al.*, 2013). Indivíduos mais jovens usualmente apresentam diversidade distinta daquela de adultos (van Dongen *et al.*, 2013), enquanto as fêmeas costumam apresentar maior diversidade (Hernandez *et al.*, 2021). Variações já foram encontradas também entre estações do ano e o comportamento migratório (Escallón; Belden; Moore, 2019; Skeen *et al.*, 2021).

Apesar das evidências existentes para algumas relações envolvendo a diversidade microbiana, há ainda uma carência de maiores investigações acerca do papel do

microbioma em aspectos evolutivos e funcionais (Bodawatta *et al.*, 2022). As bactérias presentes na pele e no trato digestivo, por exemplo, podem ser transmitidas por meio da rede social do hospedeiro (Archie; Tung, 2015; Sarkar *et al.*, 2020), criando um microbioma social (i.e a metacomunidade microbiana coletiva de um grupo ou rede social animal), que fornece novas possibilidades de compreender a influência microbiana na aptidão (Sarkar *et al.*, 2020). No entanto, a transmissão social do microbioma é melhor explorada em primatas (Perofsky *et al.*, 2017; Pinacho-Guendulain *et al.*, 2022; Tung *et al.*, 2015). Neste grupo, existe uma associação entre o aumento da complexidade social e maior diversidade e similaridade na composição do microbioma intestinal (Pinacho-Guendulain *et al.*, 2022), além da diferença aparente na diversidade microbiana entre grupos sociais distintos (Grieneisen *et al.*, 2017). Para outros grupos animais, no entanto, o cenário de estudos é mais escasso.

Ainda que sejam poucos os estudos realizados com aves, em andorinha-das-árvores (*Tachycineta bicolor*), foi encontrada similaridade da diversidade do microbioma cloacal, i.e., os microbiomas reprodutivo e intestinal, dentro da mesma população, mas observadas diferenças entre populações (Hernandez *et al.*, 2021). Em *Taeniopygia guttata* e *Lonchura striata domestica*, filhotes sob cuidados de parentais adotivos coespecíficos e heteroespecíficos apresentaram microbioma do trato digestivo mais semelhante aos parentais adotivos do que aos biológicos (Maraci *et al.*, 2022). Evidências sugerem, ainda, que o microbioma da pele pode refletir a proximidade social e espacial de populações de tentilhões-zebra (*Taeniopygia guttata*), especialmente graças a interações sociais prolongadas entre indivíduos e ao uso de espaços comuns (Engel *et al.*, 2020).

A relação entre microbioma e a coloração da plumagem é outro aspecto negligenciado. A análise do microbioma do trato digestivo em uma zona híbrida das toutinegras *Vermivora cyanoptera* e *Vermivora chrysoptera* (Passeriformes, Parulidae) revelou um predomínio de bactérias com potencial genético para a biossíntese de carotenoides (ex: *Rhizobium*, *Methylobacterium*, *Microbacteriaceae*, *Sphingomonas*, *Pseudomonas*) em indivíduos híbridos com coloração de plumagem dependente deste pigmento (Baiz; Wood; Toews, 2024). Apesar do mecanismo de produção de carotenoides pelas bactérias simbiotes ser ainda pouco compreendido, esse estudo suporta a hipótese de que o microbioma pode mediar a qualidade da coloração da plumagem das aves. Em outros grupos, a modulação do eixo intestino-pele por bactérias, através de variações na produção de metabólitos e vias inflamatórias, também acarretou mudanças morfológicas, como no caso de alterações na pigmentação de carpas-comuns (Nathan Mandal *et al.*, 2024). Além disso, a presença

da bactéria endossimbionte *Rickettsiella* em afídeos-da-ervilha (*Acyrtosiphon pisum*), também resultou em mudanças fenotípicas aos insetos, levando a uma maior produção de pigmentos verdes (Tsuchida *et al.*, 2010). Tentilhões domésticos (*Haemorhous mexicanus*) com colorações associadas a carotenóides mais intensas apresentaram melhor eficiência na digestão (Madonia, 2017), que está diretamente associada à composição e diversidade do microbioma do trato digestivo (Broom; Kogut, 2018; Cruz *et al.*, 2022; Kogut, 2019)

Em vista desta associação, é possível hipotetizar a respeito do papel do microbioma também na seleção sexual. A escolha da fêmea depende da qualidade do macho, seja ela comportamental, como em exibições de cortejo, ou morfológica (Candolin, 2003; Thery, 1992). Logo, em casos de seleção por atributos como a coloração da plumagem, seria possível que o microbioma exerça efeitos no sucesso reprodutivo, a depender das bactérias que o macho carrega. Em jaçanãs (*Jacana jacana*), fenótipos competitivos em contextos reprodutivos foram positivamente associados a diversidade microbiana (Houtz *et al.*, 2025, preprint), relação verdadeira também para cardeais-do-norte (*Cardinalis cardinalis*), em relação a seus ornamentos sexuais (Slevin *et al.*, 2024). A própria qualidade do microbioma já foi levantada como fator relevante ao sucesso reprodutivo e à fecundidade (Somers *et al.*, 2023). Em uma avaliação de infecções sexualmente transmissíveis em aves, ovos incubados por fêmeas infectadas por *Corynebacterium* em seu microbioma reprodutivo eram menos propensos a eclodir em comparação com ovos de fêmeas não infectadas, conforme a revisão de Rowe *et al.*, 2020. Além disso, diferenças no microbioma reprodutivo entre machos e fêmeas podem estar associadas ao sistema sexual predominante (Hernandez *et al.*, 2021; Rowe *et al.*, 2020). Fêmeas de *Tachycineta bicolor*, apresentaram maior diversidade em seus microbiomas cloacais, possivelmente graças à poliginia e, consequentemente, ao número de parceiros sexuais (Hernandez *et al.*, 2021).

Nesse sentido, o tangará (*Chiroxiphia caudata*) representa um bom modelo de estudo para entender a relação entre o microbioma, a coloração da plumagem, sociabilidade e seleção sexual. Esta ave pertence à família Pipridae, que inclui espécies frugívoras típicas de sub-bosque, majoritariamente poligâmicas. No sistema de acasalamento em lek praticado da espécie, entre dois a seis machos realizam danças acrobáticas coordenadas para fêmeas (Foster, 1981). Nestas exibições de cortejo cooperativas, um grupo de machos atrai as fêmeas enquanto apenas alguns copulam. Existe, portanto, uma hierarquia entre dominantes (i.e., machos que finalizam o *display*, realizam o *display* solo e copulam) e

subordinados (machos que contribuem para o sucesso reprodutivo e para o display, mas não copulam) (Foster, 1981, Ribeiro et al. 2019). Este padrão hierárquico e poligínico indica uma estrutura social complexa, envolvendo o uso de múltiplos sinais para comunicação intraespecífica (Freeberg; Dunbar; Ord, 2012).

Além de sua complexa exibição motora, tangarás apresentam dimorfismo sexual marcante, com machos apresentando corpo azul, coroa vermelha, asas e pescoço pretos, enquanto as fêmeas têm coloração verde-oliva (Mallet-rodrigues; Dutra, 2012). No entanto, machos jovens, entre os estágios 1-2 conforme Mallet & Dutra (2012), possuem plumagem semelhante às fêmeas, e adquirem coloração adulta em cerca de quatro anos (Mallet-rodrigues; Dutra, 2012). Até a formação desta plumagem final, os indivíduos juvenis performam treinos (exibições de cortejo na ausência de fêmeas), muitas vezes orientados por adultos (Schaedler; Ribeiro; Manica, 2021), indicando mais uma faceta social complexa da espécie. Somando a isso, somente adultos participam do *display* propriamente dito (Schaedler; Ribeiro; Manica, 2021).

Considerando as características do cortejo do tangará, que incluem agrupamentos de machos com interações frequentes durante o período reprodutivo, hipotetizamos que exista uma relação dessa característica social e o microbioma. Ao utilizarem o mesmo poleiro frequentemente, é possível que indivíduos em grupos com maior afinidade e maiores frequências de interações possuam maior similaridade de seu microbioma. Além disso, considerando o sistema poligínico da espécie e o fato de que apenas o macho dominante cópula, seria esperado que subordinados apresentassem composição distinta e menor diversidade microbiana. Ainda, a diferença na coloração de plumagem entre juvenis e adultos pode ser uma aliada na identificação de relações entre idade, microbioma e coloração. É possível que indivíduos jovens entre os estágios 1 e 2 conforme Mallet & Dutra, 2012) apresentem composição microbiana distinta de adultos, especialmente quanto a bactérias relacionadas ao metabolismo de carotenoides. Nesse sentido, adultos que apresentam maior abundância destas bactérias podem ter plumagem dependente de carotenoide (coroa) mais conspícua, sendo outro fator à escolha da fêmea.

3. Objetivo Geral

O objetivo deste projeto é entender a relação entre a diversidade do microbioma cloacal em indivíduos de tangará e o contexto social e sexual em uma população desta espécie. Mais especificamente, buscaremos responder às seguintes perguntas:

3.1 Hipóteses e previsões

Sociabilidade e microbioma

Hipótese: Existe uma relação entre sociabilidade e microbioma, uma vez que a estrutura social facilita a transmissão bacteriana.

Predição: Indivíduos que interagem com maior frequência em redes sociais apresentam maior similaridade na composição e diversidade do microbioma cloacal.

Coloração e microbioma

Hipótese: Existe relação entre a composição do microbioma e a qualidade da coloração da plumagem.

Predição: Indivíduos jovens ainda sem traços de plumagem de adultos (i.e sem a coroa vermelha) apresentam menor abundância de bactérias associadas à produção de carotenóides.

4. Material e Métodos

4.2. Coleta de dados, desenho amostral, recorte espacial e temporal

Realizaremos a pesquisa no Parque Estadual Pico do Marumbi - Mananciais da Serra (48°59'O e 25°29'S, 1009.0 ± 24.0 MASL), situado no município de Piraquara – PR. O local está inserido no maior contínuo de remanescentes de Mata Atlântica preservada, formado por transições de Floresta Ombrófila Densa Montana com Floresta Ombrófila Mista (Reginato & Goldenberg, 2007). O clima da região é Cfb, conforme a classificação de Köppen, com característica subtropical e clima oceânico, com ausência de estação seca e verões temperados em altas altitudes (Aparecido et al., 2016).

Para amostrar o microbioma de tangarás, realizaremos a captura dos indivíduos durante as estações reprodutivas da espécie (setembro a fevereiro) de 2025/2026 e 2026/2027, feita com redes de neblina de 6 a 12 m de comprimento, seguindo as normativas do CEMAVE/ICMBio (Sousa & Serafini 2020). As redes serão dispostas a aproximadamente 15 a 20 m de distância dos poleiros de exibição, identificados por meio de busca visual e auditiva (conforme Ribeiro et al. 2019). Cada indivíduo capturado terá suas medidas morfométricas coletadas, incluindo a massa corporal com uma balança digital e os comprimentos do tarso, asa e cauda utilizando um paquímetro. Marcaremos

cada indivíduo com anilhas coloridas e metálica do CEMAVE, utilizando combinações únicas de cores para posterior identificação dos indivíduos à distância ou em vídeos. Para coleta das amostras do microbioma cloacal, será gentilmente introduzido um *swab* 4mm dentro da cloaca dos indivíduos, girando-o e removendo-o logo em seguida (Escallón *et al.*, 2019). O material será preservado em tubos de ensaio contendo etanol 95% (Choo; Leong; Marotz *et al.*, 2021). Além disso, as fezes presentes nos sacos de contenção (esterilizados em autoclave previamente à coleta) também serão coletadas com *swab*, seguindo o mesmo procedimento de armazenamento.

Coletaremos também uma amostra de, aproximadamente, 70 microlitros de sangue (aproximadamente 1/3 a 1/2 de um tubo capilar), não excedendo o valor recomendado de 1% da massa corporal do animal (Sousa & Serafini 2020). A amostra será armazenada em tubo *eppendorf* e será utilizada para sexagem dos indivíduos. Para avaliar a relação entre a composição do microbioma e a qualidade da coloração da plumagem coletaremos de 4 a 5 penas das regiões do corpo.

Analisaremos a refletância da plumagem utilizando as amostras de penas (conforme Schaedler *et al.* 2020) e um espectrofotômetro ligado a uma fonte de luz de xenônio pulsante. A recepção da luz será obtida a um ângulo de 45° da amostra de penas, a fim de evitar refletância especular (Peneaux *et al.* 2020). Para avaliação das variáveis, empregaremos o pacote *pavo* (Maia *et al.*, 2019) no ambiente R, utilizando as seguintes medidas ajustadas por modelos visuais: luminance (brilho), *r.achieved* (saturação) e *h.phi* (matiz em UV). Ao final do período de campo, os *swabs* com amostras de microbioma serão enviados para sequenciamento em instituição parceira e analisadas por meio do protocolo 16S Illumina Amplicon. O DNA será extraído dos *swabs* utilizando o kit DNeasy Blood and Tissue (Qiagen Inc., Valencia, CA, USA), seguindo as recomendações do fabricante. A partir disso, a região V4 do rRNA 16S será amplificada e sequenciada, seguindo o protocolo de (Escallón *et al.*, 2019). Por fim, para investigar se existe relação entre sociabilidade e microbioma, conduziremos uma análise das redes de interação. Serão computadas todas as ocorrências de interações entre dois ou mais machos e consideraremos como interação qualquer ação mútua entre dois ou mais indivíduos, independentemente de sua duração e resultado (interações positivas, neutras ou negativas aos indivíduos) de acordo com Fratoni (2024).

4.3. Análise de dados

Os perfis de diversidade do microbioma serão feitos através de teste de Shannon e diversidade filogenética (diversidade alfa, no próprio indivíduo hospedeiro) e UniFrac ponderado e não ponderado (diversidade beta, entre indivíduos). A análise da relação entre posição na rede social e composição microbiana será feita por meio de uma PERMANOVA. Como controles, serão utilizados a idade, bem como condição física, estado de muda (plumagem) e proximidade espacial.

Para avaliar as diferenças no microbioma por idade, coloração e status na rede social, conduziremos um GLMM, utilizando como variável resposta a diversidade filogenética e, como preditoras, o status social do indivíduo, bem como idade e coloração (matiz, brilho e saturação). Investigaremos também a afinidade social entre machos por meio de um teste de Mantel parcial. Por fim, para coloração, a identificação de bactérias associadas a fenótipos de cor será feita por meio de análise de espécies indicadoras (IndVal) e MaAsLin2, incluindo como variável resposta a presença/ausência de grupos de bactérias relacionadas ao metabolismo de carotenoides e, como preditoras, as variáveis de coloração.

Utilizaremos em todos os casos o indivíduo de tangará como unidade amostral. A hipótese nula será rejeitada de caso $p < 0,05$ e intervalo de confiança não incluir zero/nulo, verificando sempre o tamanho de efeito. A replicação está baseada na amostragem de múltiplos indivíduos por corte (grupo social). O controle nas análises incluirá a presença de controle negativo durante o sequenciamento.

10. Este projeto está associado a um ou mais ODS (Objetivos do Desenvolvimento Sustentável)? Explique como.

O projeto está associado ao Objetivo do Desenvolvimento Sustentável 15: Vida Terrestre - Proteger, restaurar e promover o uso sustentável dos ecossistemas terrestres, gerir de forma sustentável as florestas, combater a desertificação, travar e reverter a degradação dos solos e travar a perda da biodiversidade. Compreender melhor a biodiversidade e a relação simbiótica e intraespecífica, como no caso do estudo de microbioma e coloração em *Chiroxiphia caudata*, favorece o arcabouço teórico para conservação da vida terrestre. Além disso, a relação entre microbioma e saúde aviária é bem definida, entretanto, especialmente em ambientes tropicais, tornando o entendimento sobre o impacto antrópico na diversidade microbiana de áreas naturais ainda escasso.

Considerando as doze propostas no ODS 15, este projeto contribui para a promoção de acesso adequado e benefícios derivados dos recursos genéticos (ODS.15.6), uma vez que uma vez que investiga e documenta a diversidade microbiana associada a uma espécie nativa da Mata Atlântica, ampliando o conhecimento sobre recursos genéticos locais e subsidiando políticas de conservação e uso sustentável desses recursos. Além disso, é parte de esforços que adicionam conhecimento para conservação da biodiversidade e dos ecossistemas (ODS 15.a), em específico à biodiversidade da Mata Atlântica, auxiliando na redução da perda da biodiversidade (ODS 15.5). Ao gerar dados inéditos sobre as interações entre microbioma, saúde e comportamento em aves silvestres, o projeto tem potencial de contribuir para estratégias de monitoramento e redução da perda de biodiversidade.

11. Cronograma

ATIVIDADES	2025												2026												2027		
	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D			J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	J	M
Disciplinas	X	X	X	X	X	X							X	X	X	X	X	X									
Revisão bibliográfica	X	X	X	X	X	X																					
Delineamento experimental	X	X	X																								
Preparo e envio para obtenção de autorizações		X	X																								
Coletas em campo						X	X	X	X	X	X	X							X	X	X	X					
Sequenciamento amostras microbioma															X	X									X		
Análise das plumagens															X	X									X		
Análise do microbioma																	X								X		
Análises estatísticas e resultados																	X	X	X						X		
Redação dissertação																			X	X	X	X	X	X	X	X	X
Defesa da dissertação																										X	
Participação em eventos						X	X			X									X								

12. Referências bibliográficas

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.

ARCHIE, Elizabeth A.; TUNG, Jenny. Social behavior and the microbiome. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, v. 6, p. 28–34, 2015.

AXELROD, Robert; HAMILTON, William. The Evolution of Cooperation. *Science*, v. 211, n. 4489, p. 1390–1396, 2004.

BAIZ, Marcella D.; WOOD, Andrew W.; TOEWS, David P.L. Association between the gut microbiome and carotenoid plumage phenotype in an avian hybrid zone. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 291, n. 2021, 2024.

BODAWATTA, Kasun H. et al. Avian gut microbiomes taking flight. *Trends in Microbiology*, v. 30, n. 3, p. 268–280, 2022.

BRODT, M. S. C.; DELLA-FLORA, F.; CÁCERES, N. Non-linear ascension in a reproductive hierarchy of the Blue Manakin (*Chiroxiphia caudata*). *acta ethologica*, v. 17, n. 3, p. 181–185, 2014

BROOM, Leon J.; KOGUT, Michael H. The role of the gut microbiome in shaping the immune system of chickens. *Veterinary Immunology and Immunopathology*, v. 204, n. September, p. 44–51, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.vetimm.2018.10.002>.

CAMPENNI, Marco; SCHINO, Gabriele. Partner choice promotes cooperation: The two faces of testing with agent-based models. *Journal of Theoretical Biology*, v. 344, p. 49–55, 2014. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jtbi.2013.11.019>.

CANDOLIN, Ulrika. The use of multiple cues in mate choice. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, v. 78, n. 4, p. 575–595, 2003.

CAPORASO, J. Gregory et al. Ultra-high-throughput microbial community analysis on the Illumina HiSeq and MiSeq platforms. *ISME Journal*, v. 6, n. 8, p. 1621–1624, 2012.

CHOO, Jocelyn M.; LEONG, Lex E.X.; ROGERS, Geraint B. Sample storage conditions significantly influence faecal microbiome profiles. *Scientific Reports*, v. 5, p. 1–10, 2015.

CRUZ, Lúcia Caroline Ferreira et al. Microbioma intestinal das aves e sua importância. *Research, Society and Development*, v. 11, n. 2, p. e22411225583, 2022.

DOWNING, Philip A.; GRIFFIN, Ashleigh S.; CORNWALLIS, Charlie K. Group formation and the evolutionary pathway to complex sociality in birds. *Nature Ecology and Evolution*, v. 4, n. 3, p. 479–486, 2020. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1038/s41559-020-1113-x>.

DUVAL, Emily H. COOPERATIVE DISPLAY AND LEKKING BEHAVIOR OF THE LANCE-TAILED MANAKIN (*CHIROXIPHIA LANCEOLATA*). v. 124, n. 4, p. 1168–1185, 2007.

ENGEL, Kathrin et al. Family matters: skin microbiome reflects the social group and spatial proximity in wild zebra finches. *BMC Ecology*, v. 20, n. 1, p. 1–11, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s12898-020-00326-2>.

ESCALLÓN, Camilo et al. Testosterone levels are positively correlated with cloacal bacterial diversity and the relative abundance of Chlamydiae in breeding male rufous-collared sparrows. *Functional Ecology*, v. 31, n. 1, p. 192–203, 2017.

ESCALLÓN, C.; BELDEN, L. K.; MOORE, I. T. The cloacal microbiome changes with the breeding season in a wild bird. *Integrative Organismal Biology*, v. 1, n. 1, p. 1–16, 2019.

FOSTER, Mercedes 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.

FRATONI, Rafael de Olivera. GESTURAL ORGANIZATION IN THE EXHIBITIONS OF LEKKING BIRDS: ROLE OF SIGNAL REPERTOIRE AND SOCIAL INTERACTIONS. 2024. 96 f. Tese (Doutorado em Ecologia e Conservação) – Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2024.

FREEBERG, Todd M.; DUNBAR, Robin I.M.; ORD, Terry J. Social complexity as a proximate and ultimate factor in communicative complexity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 367, n. 1597, p. 1785–1801, 2012.

GODDE, Sophie et al. Correcting for the impact of gregariousness in social network analyses. *Animal Behaviour*, v. 85, n. 3, p. 553–558, 2013. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.12.010>.

GÓNGORA, Esteban; ELLIOTT, Kyle H.; WHYTE, Lyle. Gut microbiome is affected by inter-sexual and inter-seasonal variation in diet for thick-billed murre (Uria lomvia). *Scientific Reports*, v. 11, n. 1, p. 1–12, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-80557-x>.

GRANDE, Juan Manuel; NEGRO, Juan José; TORRES, María José. The evolution of bird plumage colouration: A role for feather-degrading bacteria?. *Ardeola*, v. 51, n. 2, p. 375–383, 2004.

GRIENEISEN, Laura E. et al. Group living and male dispersal predict the core gut microbiome in wild baboons. *Integrative and Comparative Biology*, v. 57, n. 4, p. 770–785, 2017.

HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behavior. I. Group Selection, p. 23–43, 2017.

HERNANDEZ, Jessica et al. Assessing age, breeding stage, and mating activity as drivers of variation in the reproductive microbiome of female tree swallows. *Ecology and Evolution*, v. 11, n. 16, p. 11398–11413, 2021.

HOUTZ, Jennifer L. et al. Reproductive microbial diversity is associated with competitive phenotypes in socially 2 polyandrous jacana. *bioRxiv*, v. pre-print, 2025.

KOGUT, Michael H. The effect of microbiome modulation on the intestinal health of poultry. *Animal Feed Science and Technology*, v. 250, n. September 2018, p. 32–40, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2018.10.008>.

KOWALCZYK, Paweł et al. Feather-Degrading Bacteria: Their Biochemical and Genetic Characteristics. *Arabian Journal for Science and Engineering*, v. 43, n. 1, p. 33–41, 2018.

LAITINEN, Kirsi; MOKKALA, Kati. Overall dietary quality relates to gut microbiota diversity and abundance. *International Journal of Molecular Sciences*, v. 20, n. 8, 2019.

LOO, Wesley T. et al. Host phylogeny, diet, and habitat differentiate the gut microbiomes of Darwin's finches on Santa Cruz Island. *Scientific Reports*, v. 9, n. 1, p. 1–12, 2019.

MADONIA, Christina. Carotenoid coloration is related to fat digestion efficiency in a wild bird. p. 2–5, 2017.

MAROTZ, C. et al. Evaluation of the Effect of Storage Methods on Fecal, Saliva, and Skin Microbiome Composition. *mSystems*, v. 6, n. 2, 2021.

MALLET-RODRIGUES, Francisco; DUTRA, Raphael. Acquisition of definitive adult plumage in male Blue Manakins *Chiroxiphia caudata*. n. March, p. 32–35, 2012.

MAIA, R.; GRUSON, H.; ENDLER, J. A.; WHITE, T. E. pavo 2: New tools for the spectral and spatial analysis of colour in r. (R. B. O'Hara, Org.) *Methods in Ecology and Evolution*, v. 10, n. 7, p. 1097–1107, 2019.

MARACI, Öncü et al. Timing matters: age-dependent impacts of the social environment and host selection on the avian gut microbiota. *Microbiome*, v. 10, n. 1, p. 1–20, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s40168-022-01401-0>.

NATHAN MANDAL, Roland et al. Gut Microbiome-Driven metabolites influence skin pigmentation in TYRP1 mutant Oujiang Color Common Carp. *Gene*, v. 928, n. July, p. 148811, 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.gene.2024.148811>.

PEROFSKY, Amanda C. et al. Hierarchical social networks shape gut microbial composition in wild verreaux's sifaka. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 284, n. 1868, 2017.

PENEAUX, C.; HANSBRO, P. M.; JOBLING, P.; HOLDSWORTH, J. L.; GRIFFIN, A. S. Tissue structure contributes to the production of a coloured skin display in the Common Myna. *Avian Biology Research*, v. 13, n. 4, p. 100–107, 2020

PINACHO-GUENDULAIN, Braulio et al. Social complexity as a driving force of gut microbiota exchange among conspecific hosts in non-human primates. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, v. 16, n. August, p. 1–20, 2022.

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.

ROWE, Melissah et al. The Reproductive Microbiome: An Emerging Driver of Sexual Selection, Sexual Conflict, Mating Systems, and Reproductive Isolation. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 35, n. 3, p. 220–234, 2020.

SARKAR, Amar et al. Microbial transmission in animal social networks and the social microbiome. *Nature Ecology and Evolution*, v. 4, n. 8, p. 1020–1035, 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. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.11.002>.

SCHMIEDOVÁ, Lucie et al. Variation in diet composition and its relation to gut microbiota in a passerine bird. *Scientific Reports*, v. 12, n. 1, p. 1–13, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41598-022-07672-9>.

SHERRATT, Thomas N.; ROBERTS, Gilbert. The evolution of quantitatively responsive cooperative trade. *Journal of Theoretical Biology*, v. 200, n. 4, p. 419–426, 1999.

SKEEN, Heather R. et al. Repeated sampling of individuals reveals impact of tropical and temperate habitats on microbiota of a migratory bird. *Molecular Ecology*, v. 30, n. 22, p. 5900–5916, 2021.

SOMERS, Shane E. et al. Individual variation in the avian gut microbiota: The influence of host state and environmental heterogeneity. *Molecular Ecology*, v. 32, n. 12, p. 3322–3339, 2023.

SOUSA, A. E. B. A.; SERAFINI, P. P. 2020. Manual de Anilhamento de Aves Silvestres, 3a ed. rev. e ampl. Brasília: ICMBio, Cemave, 2020.

TANG, Keyi et al. Metabarcoding of fecal DNA reveals the broad and flexible diet of a globally endangered bird. *Current Zoology*, v. 69, n. 5, p. 501–513, 2023.

TEYSSIER, Aimeric et al. Dynamics of gut microbiota diversity during the early development of an avian host: Evidence from a cross-foster experiment. *Frontiers in Microbiology*, v. 9, n. JUL, p. 1–12, 2018.

THERY, M. The Evolution of Leks Through Female Choice - Differential Clustering and Space Utilization in 6 Sympatric Manakins. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 30, p. 227–237, 1992.

TOBIAS, Joseph A. et al. Territoriality, social bonds, and the evolution of communal signaling in birds. *Frontiers in Ecology and Evolution*, v. 4, n. JUN, p. 1–15, 2016.

TSUCHIDA, Tsutomu et al. Symbiotic bacterium modifies aphid body color. *Science*, v. 330, n. 6007, p. 1102–1104, 2010.

TUNG, Jenny et al. Social networks predict gut microbiome composition in wild baboons. *eLife*, v. 2015, n. 4, p. 1–18, 2015.

VAN DONGEN, Wouter F.D. et al. Age-related differences in the cloacal microbiota of a wild bird species. BMC Ecology, v. 13, 2013.