Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Centro Biomédico
Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes

Thamires Proença do Nascimento

Haemosporida em *Turdus albicollis* (Aves: Turdidae) e *Pyriglena leucoptera* (Aves: Thamnophilidae) na Mata Atlântica da Costa Verde do Estado do Rio de Janeiro

Rio de Janeiro
2020

Thamires Proença do Nascimento

Haemosporida em *Turdus albicollis* (Aves: Turdidae) e *Pyriglena leucoptera* (Aves: Thamnophilidae) na Mata Atlântica da Costa Verde do Estado do Rio de Janeiro

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Orientadora: Prof.ª Dra. Maria Alice dos Santos Alves

Coorientadora: Prof.ª Dra. Denise Monnerat Nogueira

Rio de Janeiro

2020

‘

CATALOGAÇÃO NA FONTE

UERJ/REDE SIRIUS/BIBLIOTECA CTC/A

N244 Nascimento, Thamires Proença do.
Haemosporida em *Turdus albicollis* (Aves: Turdidae) e *Pyriglena leucoptera* (Aves:Thamnophilidae) na Mata Atlântica da Costa Verde do Estado do Rio de Janeiro / Thamires Proença do Nascimento. – 2020.
64 f.: il.

Orientadora: Maria Alice dos Santos Alves
Coorientadora: Denise Monnerat Nogueira
Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes.

1. Parasitos - Mata Atlântica - Teses. 2. Ave – Mata Atlântica - Teses. I. Alves, Maria Alice dos Santos. II. Nogueira, Denise Monnerat. III. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes. IV. Título.

CDU 574

Patricia Bello Meijinhos CRB7/5217 - Bibliotecária responsável pela elaboração da ficha catalográfica

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta dissertação, desde que citada a fonte.

_____ _____

Assinatura Data

Thamires Proença do Nascimento

Haemosporida em *Turdus albicollis* (Aves: Turdidae) e *Pyriglena leucoptera* (Aves: Thamnophilidae) na Mata Atlântica da Costa Verde do Estado do Rio de Janeiro

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 30 de novembro de 2020.

Banca Examinadora:

_____
Prof.ª Dra. Maria Alice dos Santos Alves (Orientadora)
Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes – UERJ

_____
Prof. ª Dra. Dayse Aparecida da Silva
Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes – UERJ

_____
Prof. Dr. Gilberto Salles Gazêta
Fundação Instituto Oswaldo Cruz – Fiocruz

Rio de Janeiro

2020

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho à memória de Wanda Borges Proença, minha avó e inspiração de força e resiliência.

AGRADECIMENTOS

Concluir o mestrado foi um desafio maior que o esperado e muitas pessoas foram fundamentais que esse momento finalmente chegasse.

Primeiramente quero agradecer aos meus pais, Silvio Matos do Nascimento e Marlene Proença do Nascimento, por todo suporte emocional e investimento na minha educação. Por sempre me incentivarem e se orgulharem das minhas conquistas.

Agradeço à minha orientadora Prof.ª Maria Alice dos Santos Alves por confiar no meu trabalho, pelo incentivo e empatia nos momentos mais difíceis nesse período. Muito obrigada por toda orientação e garantia dos recursos necessários para realização do trabalho (CNPq, bolsa de Produtividade em Pesquisa e *grant* associada - processo 306.579/2018-9- e FAPERJ processo E-26/202.835/2018).

Às Professoras Denise Monnerat Nogueira e Dayse Aparecida da Silva agradeço por compartilharem seu conhecimento, disponibilizarem seu tempo para me ajudar e os laboratórios para realização dos experimentos.

Não tenho palavras para expressar a minha gratidão à Keila Fernandes Henud, um anjo na minha vida que está sempre ao meu lado desde que entramos para o Lab. EcoAves e compartilhou comigo a montanha-russa de sentimentos que é a pós-graduação.

Agradeço imensamente ao Jimi Martins Silva, por todo puxão de orelha, ensinamentos e suporte nos experimentos. Pela amizade, por me ouvir e confortar sempre que duvidei da minha capacidade.

Aos amigos Pedro Succo, Yasmin Shelhorst, Luiz Carlos Macedo, Paula Moura, Tainá Julio e Gabriel Santos minha gratidão por ouvirem meus desabafos, me apoiarem e não me deixarem desistir todas as vezes em que pensei nisso.

Aos meus passarinhos amados Keila Henud, Pedro Succo, Cássio Jones, Louise Marien, Caio Max, Jean Souza, João Bezerra e Giovanni Lacé agradeço por tornarem meus dias no laboratório mais animados e pelos happy hour na praça em frente a UERJ após os dias tensos.

Agradeço aos demais integrantes do Lab. EcoAves, Rafael Saint Clair e Luis Matín Vallejos, pela ajuda em campo. E ao Rodrigo Tardin e Guilherme Maricato pela luz com as análises estatísticas.

Agradeço ao Centro de Estudos Ambientais e Sustentabilidade (CEADS) por viabilizar a pesquisa na Ilha Grande e ao Sr. Edson Genésio que gentilmente hospedou a equipe de campo em sua casa em Cantagalo.

Por fim, agradeço à Capes, pela bolsa de pós-graduação, ao CNPq e a Faperj pelo fomento à pesquisa, permitindo a realização de todo o trabalho.

Entenda seus medos, mas jamais deixe que eles sufoquem seus sonhos.

Lewis Caroll

RESUMO

NASCIMENTO, Thamires Proença do. Haemosporida em *Turdus albicollis* (AVES: Turdidae) e *Pyriglena leucoptera* (AVES: Thamnophilidae) na Mata Atlântica da Costa Verde do Estado do Rio de Janeiro. 64f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) – Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2020.

Hemoparasitos, como os da ordem Haemosporida, são agentes causadores da malária em aves e humanos, podendo gerar efeitos significativos nas aves hospedeiras. São considerados bons modelos para estudos de interações parasito-vetor-hospedeiro e coevolução. O presente estudo teve por objetivo: avaliar a prevalência de *Haemoproteus* sp., *Plasmodium* sp. e *Leucocytozoon* sp. em *Turdus albicollis* e *Pyriglena leucoptera*; testar se a prevalência da infecção por hemoparasitos pode ser influenciada por fatores climáticos ou aspectos ecológicos dos hospedeiros; testar diferenças na prevalência e composição de linhagens de hemoparasitos entre ilha e continente em *P. leucoptera* na Mata Atlântica na Região da Costa Verde do Rio de Janeiro. O estudo foi realizado no Parque Estadual da Ilha Grande, RJ (PEIG) e Distrito de Cantagalo (Angra dos Reis, RJ). Indivíduos de *P. leucoptera* foram capturados, anilhados e amostras de sangue coletadas para análise molecular da presença de parasitos sanguíneos. Amostras de sangue de *T. albicollis* foram analisadas molecularmente e por esfregaços sanguíneos corados com giemsa para detecção e identificação de hemoparasitos. A presença de hemoparasitos no DNA de ambas as espécies de aves foi detectada por meio de *nested*-PCR (Reação em Cadeia da Polimerase) amplificando o gene *citocromo b* dos hemoparasitos. Amostras positivas por PCR foram posteriormente sequenciadas para identificação das linhagens de hemoparasitos. Foi calculada a prevalência de infecção nas aves e a prevalência para as variáveis: sexo, sazonalidade e localidade. As relações entre essas variáveis e a prevalência de hemoparasitos foram testadas por meio de teste de chi-quadrado. Para confirmação da identificação das linhagens de hemoparasitos foi gerada uma matriz de distância genética e realizada uma análise de Máxima Verossimilhança com uso do método de *bootstrap*. Parasitos do gênero *Plasmodium* foram os com maior prevalência em ambas as espécies de aves, 28% para *P. leucoptera* e 26% para *T. albicollis*, e possíveis novas linhagens de *Haemoproteus* foram encontradas em *P. leucoptera*. *Turdus albicollis* apresentou 14 indivíduos (20%) com infecção por mais de um gênero de hemoparasito. Indivíduos de *P. leucoptera* da Ilha Grande apresentaram uma diversidade maior de hemoparasitos, porém menor prevalência (24%) em relação ao continente (44%). Não houve diferença significativa na prevalência de parasitos sanguíneos entre período chuvoso e menos chuvoso e entre sexos. Entretanto, machos e fêmeas diferiram na prevalência durante as fases do período reprodutivo, o que pode estar associado à exposição aos vetores e à demanda energética diferenciada entre os sexos nesse período. Por meio dos resultados obtidos sugere-se que a ecologia da infecção por hemosporídeos para as duas espécies estudadas seja dependente de fatores climáticos, como precipitação, e da ecologia reprodutiva de hospedeiros e vetores.

Palavras-chave: Hemoparasitos; ilha; Mata Atlântica; Plasmodium; Haemoproteus.

ABSTRACT

NASCIMENTO, Thamires Proença do. Haemosporida in *Turdus albicollis* (AVES: Turdidae) and *Pyriglena leucoptera* (AVES: Thamnophilidae) of Atlantic Forest on the Green Coast of the State of Rio de Janeiro. 64f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) – Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2020.

Hemoparasites like Haemosporida order are causative agents of malaria in birds and humans and can generate significant effects in avian hosts. They are considered good models for studies of parasite-vector-host interactions and coevolution. The present study aimed to: evaluate the prevalence of *Haemoproteus* sp., *Plasmodium* sp. and *Leucocytozoon* sp. in *Turdus albicollis* and *Pyriglena leucoptera*; test whether the prevalence of infection by hemoparasites can be influenced by climatic factors or ecological aspects of the hosts; to test differences in the prevalence and composition of hemoparasitic strains between island and continent in *P. leucoptera* in the Atlantic Forest in the Costa Verde Region of Rio de Janeiro. The study was carried out in Ilha Grande State Park, RJ (PEIG) and Cantagalo District (Angra dos Reis, RJ). Individuals of *P. leucoptera* were captured, banded and blood samples were collected for molecular analysis of presence of blood parasites. Blood samples of *T. albicollis* were analyzed molecularly and by blood smears stained with Giemsa for detection and identification of hemoparasites. The presence of hemoparasites in the DNA of both bird species was detected by means of nested-PCR (Polymerase Chain Reaction) amplifying the hemoparasites *cytochrome b* gene. PCR positive samples were sequenced to identify the hemoparasite strains. The prevalence of infection in birds and the prevalence for the variables: sex, seasonality and location were calculated. The relationships between these variables and the prevalence of hemoparasites were tested using the Chi-square test. To confirm the identification of the hemoparasite strains, a genetic distance matrix was generated and a Maximum Likelihood analysis was performed using the bootstrap method. Parasites of the gender *Plasmodium* was the most prevalent parasite in both species, 28% for *P. leucoptera* and 26% for *T. albicollis*, and possible new *Haemoproteus* strains were found in *P. leucoptera*. Fourteen individuals (20%) of *Turdus albicollis* were infected by more than one genus of hemoparasites. Individuals of *P. leucoptera* from Ilha Grande had a greater diversity of hemoparasites, but less prevalence (24%) in comparison to the continent (44%). There was no significant difference in the prevalence of blood parasites between rainy and less rainy periods and between sexes. However, males and females differed in prevalence during the phases of the reproductive period, which may be associated with exposure to vectors and differentiated energy demand between the sexes in this period. Through the results obtained, it is suggested that the ecology of hemosporid infection for the two species studied depends on a set of climatic factors, such as precipitation and the reproductive ecology of hosts and vectors.

Key words: Blood parasites; island; Atlantic Forest; Plasmodium; Haemoproteus.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Indivíduo de *Turdus albicollis* (Aves: Turdidae) 20
Figura 2 – Indivíduos de *Pyriglena leucoptera* (Aves: Thamnophilidae) 21
Figura 3 – Mapa de localização do município de Angra dos Reis – RJ..... 22
Figura 4 – Hemoparasitos em esfregaços sanguíneos de *Turdus albicollis* amostrados na Ilha Grande, RJ..... 30
Figura 5 – Eletroforese em gel de agarose 2% dos produtos da *nested*-PCR para o *citocromo b* de três gêneros de hemosporídeos presentes em amostras de sangue *Turdus albicollis* provenientes da Ilha Grande, RJ 31
Figura 6 – Eletroforese em gel de agarose 2% dos produtos da *nested*-PCR para o *citocromo b* de três gêneros de hemosporídeos presentes em amostras de sangue de *Pyriglena leucoptera,* provenientes da Ilha Grande e do Distrito de Cantagalo, RJ.....33
Figura 7 – Árvore filogenética das linhagens de parasitos de *Pyriglena leucoptera* e *Turdus albicollis* 37
Figura 8 – Relação entre prevalência de hemoparasitos, temperatura e precipitação nos principais anos de amostragem 39
Figura 9 – Prevalência entre gêneros de hemoparasitos por mês em *Pyriglena* leucoptera e *Turdus albicollis*, amostrados na Ilha Grande e no Distrito de Cantagalo, RJ.....41
Figura 10 – Prevalência de hemoparasitos entre sexos de *Pyriglena leucoptera* e *Turdus albicollis* em relação aos meses amostrados.....43
Figura 11 – Dendrograma das linhagens de hemoparasitos ocorrendo em *Pyriglena leucoptera*, em ambiente insular (Ilha Grande) e continental (distrito de Cantagalo), na Região da baia da Ilha Grande, RJ..... 45

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Tabela indicando a identificação e número de pares de base das sequências obtidas de *Pyriglena Leucoptera* e *Turdus albicollis*, gênero e linhagem do hemoparasito encontrado e valores de similaridade obtidos no alinhamento por meio do BLAST 34

Tabela 2 – Número de indivíduos infectados de *Turdus albicollis* e *Pyriglena leucoptera* e prevalência por gênero de parasito 38

Tabela 3 – Valores do resultado do teste de Chi-quadrado entre o período chuvoso e menos chuvoso, relativos à prevalência de hemoparasitos em *Pyriglena leucoptera* e *Turdus albicollis* 40

Tabela 4 – Número de ocorrências das linhagens de parasitos sanguíneos encontradas em *Pyriglena leucoptera* em ambiente insular e continental 45

LISTA DE ABREVIATURAS

AHC	Análise de Cluster Hierárquica Aglomerativa
BLAST	*Basic Local Alignment Search Tool*
CEMAVE	Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Aves Silvestres
CHD	Chromo Helicase DNA
CC	Coeficiente cofenético
DNA	Ácido desoxirribonucleico
F	*Primer foward*
GTR	*General Time Reverse*
HP	*Haemoproteus* e *Plasmodium*
IBAMA	Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis
INMET	Instituto Nacional de Meteorologia
L	*Leucocytozoon*
Lab EcoAves	Laboratório de Ecologia de Aves
LDD	Laboratório de Diagnósticos por DNA
MalAvi	*Avian Malaria Initiative*
Min	Minutos
Pb	Pares de base
PCR	Reação em Cadeia da Polimerase
PEIG	Parque Estadual da Ilha Grande
R	*Primer reverse*
RJ	Rio de Janeiro
Seg	Segundos
UERJ	Universidade do Estado do Rio de Janeiro
UFRRJ	Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO 14
1 OBJETIVOS 18
1.1 Objetivo geral 18
1.2 Objetivos específicos 18
2 MÉTODOS 20
2.1 Espécie alvo 20
2.2 Área de estudo 22
2.3 Coleta de dados 23
2.4 Análise de esfregaços sanguíneos 23
2.5 Análise molecular 24
2.5.1 Extração e quantificação de DNA 24
2.5.2 Amplificação do DNA e eletroforese em gel 24
2.5.3 Sequenciamento do DNA eanálise filogenética 26
2.6 Análise estatística 28
3 RESULTADOS 29
3.1 Hemoparasitos 29
3.1.1 Análises microscópicas 29
3.1.2 Análises moleculares 31
3.1.3 Análises filogenéticas 35
3.1.4 Epizootiologia 38
3.2 Sazonalidade 39
3.3 Hemoparasitos entre sexos 42
3.4 Parasitos entre ilha e continente 44
4 DISCUSSÃO 46
CONSIDERAÇÕES FINAIS 51
REFERÊNCIAS 52
APÊNDICE A – Dados dos indivíduos de *Pyriglena leucoptera* capturados na Ilha Grande e Distrito de Cantagalo, RJ e de indivíduos de *Turdus albicollis* capturados na Ilha Grande, RJ 60

APÊNDICE B – Hemoparasitos identificados em esfregaços sanguíneos de indivíduos de *Turdus albicollis* provenientes da Ilha Grande, RJ 63

APÊNDICE C – Matriz de distância genética entre sequências de *citocromo b* de hemoparasitos obtidos em *Pyriglena leucoptera* e *Turdus albicollis* 64

INTRODUÇÃO

Parasitos são organismos de pequeno porte que vivem às custas ou na dependência de seus hospedeiros (Mascarini, 2003). Dentro deste conceito mais amplo, encontram-se os hemoparasitos, organismos que se instalam e infectam a corrente sanguínea, a linfa e outros tecidos do corpo humano (Neves, 2003). Hemoparasitos são agentes causadores da malária em aves e humanos sendo amplamente estudados com interesse para a saúde (Valkiūnas, 2005).

Haemoproteus, *Plasmodium* e *Leucocytozoon* são hemoparasitos pertencentes à ordem Haemosporida (filo Apicomplexa) registrados em diversos táxons de vertebrados como aves, anfíbios, répteis e mamíferos (Valkiūnas, 2005). Seu ciclo reprodutivo apresenta uma fase sexuada em dípteros vetores e uma assexuada nas células sanguíneas dos hospedeiros (Valkiūnas, 2005). O gênero *Plasmodium* tem como principal vetor (que tem relação de especificidade com o parasito – Valkiūnas, 2005) dípteros da família Culicidae, enquanto os artrópodes da família Simulidae são os principais vetores de *Leucocytozoon*. Dípteros das famílias Hippoboscidae e Ceratopogonidae são vetores mais comuns do gênero *Haemoproteus* e seu subgênero *Parahaemoproteus* (Valkiūnas, 2005). De modo geral, os dípteros vetores necessitam de corpos d'água e altas temperaturas para reprodução (Deane, 1986; Figueiró & Gil-Azevedo, 2010).

Presentes em todas as regiões zoogeográficas, exceto na Antarctica, *Haemoproteus* e *Plasmodium* são mais diversos na América do Sul, enquanto *Leucocytozoon* apresenta maior diversidade em áreas temperadas (Fecchio *et al.*, 2020b). Parasitos sanguíneos aviários são considerados bons modelos para estudos de interações parasita-vetor-hospedeiro e coevolução (Cox, 2010). Interações essas que podem ser estendidas à malária aviária, tanto em ilhas como em continente, e à malária humana ou a outras doenças transmitidas por artrópodes vetores em aves (Lapointe *et al.*, 2012).

O desenvolvimento da abordagem molecular em estudos com hemoparasitos, que previamente eram realizados principalmente de forma morfológica, permitiu conhecer inúmeras linhagens de hemoparasitos que não seriam possíveis de identificar morfologicamente (Bensch *et al.,* 2004). O gênero *Haemoproteus* é o mais diverso dos hemosporídeos com 160 espécies descritas morfologicamente e 1469

linhagens conhecidas molecularmente (Fecchio *et al.,* 2020b). *Plasmodium* é o gênero mais estudado tanto em humanos quanto em animais, sendo um elemento importante de uma zoonose, a qual conta com 55 espécies descritas morfologicamente e 1250 linhagens conhecidas (Fecchio *et al*., 2020b). *Leucocytozoon* é o grupo menos estudado de hemoparasitos e apresenta ocorrência majoritariamente descrita em regiões temperadas. O gênero compreende 50 espécies morfologicamente conhecidas e 956 linhagens (Fecchio *et al.,* 2020b).

Na natureza, as aves infectadas por hemoparasitos podem apresentar infecções crônicas ou agudas em situações estressantes ou durante a reprodução (Atkinson e Van Riper III, 1991). A fase aguda da infecção por hemosporídeos em aves, pode gerar um quadro clínico de diarreia e em casos mais graves pode causar letargia, anemia entre outros sintomas, podendo causar a morte do indivíduo (Atkinson & Van Riper III, 1991; Valkiūnas, 2005; Vanstreels *et al*., 2014), enquanto infecções crônicas tendem a ser assintomáticas (Asghar *et al.*, 2015). A infecção por parasitos sanguíneos pode afetar a história de vida, sucesso reprodutivo e seleção sexual das aves. Exemplos desses efeitos foram observados na redução da expectativa de vida por senescência de indivíduos de uma espécie de rouxinol infectados por *Haemoproteus* e *Plasmodium* (Ashgar *et al*., 2015) e na redução da sobrevivência associada à redução da massa corporal e à riqueza de parasitos no hospedeiro (Arriero & Møller, 2008). O aumento do risco de predação das aves, pode variar com a intensidade da infecção (Merino *et al*., 2000; Møller & Nielsen, 2007) e com o gênero do parasito (Møller & Nielsen, 2007). Infecção por hemosporídeos pode ocasionar um *trade-off* entre reprodução e imunidade nos indivíduos adultos e impactar negativamente o sucesso reprodutivo (Sheldon & Verhulst, 1996; Merino *et al*. 2000; Ashgar *et al*., 2011).

A prevalência e os efeitos de hemoparasitos na ave hospedeira pode diferir entre sexos durante o período reprodutivo, podendo ser maior em fêmeas que em machos infectados por *Haemoproteus* (McCurdy *et al*., 1998) e durante o período de muda, afetando negativamente o crescimento das penas (Hatchwell *et al*., 2001; Marzal *et al*., 2013; Coon *et al.*, 2016). A resposta fisiológica provocada pela testosterona no desenvolvimento de características sexuais dos machos tem efeito imunossupressor (Folstad & Karter, 1992) tanto da imunidade humoral quanto da mediada por células. Enquanto nas fêmeas a resposta imune provocada pelo estrogênio, pode aumentar a imunidade humoral e suprimir a mediada por células

(Grossman, 1985). Embora ambas as respostas imunológicas sejam importantes contra os parasitos sanguíneos, a imunidade humoral deficiente pode contribuir para a gravidade das infecções (Seed & Manwell, 1977).

A ecologia comportamental dos hospedeiros e vetores tem mostrado ser relevante na prevalência de hemoparasitos. Aves com dieta insetívora, comportamento de forragear em bandos mistos e seguir formigas de correição aumentam as chances de infecção por Plasmodium e Haemoproteus (Ribeiro et al., 2005; Peters, 2010; Fecchio et al., 2011; Lutz et al., 2015). Aves não exclusivamente florestais apresentam maior infecção por Plasmodium e Haemoproteus (Sebaio et. al, 2010; Ferreira-Junior et al., 2017), enquanto aves de vegetação densa e próxima a corpos d'água têm maior chance de infecção para as aves hospedeiras por parte de Leucocytozoon (Fecchio et al., 2020a). Fatores como fragmentação de hábitats (Pérez-Rodrigues et al., 2018), riqueza e densidade de hospedeiros têm sido associadas à diversidade e prevalência de parasitos sanguíneos (Ricklefs et al., 2005; Isakson et al., 2013; Lacorte et al., 2013). Hábitos estritamente florestais e de forrageamento em estratos mais baixos da mata, são característicos de *Pyriglena leucoptera* (Zimmer & Isler, 2012) e *Turdus albicollis* (Gasperin & Pizo, 2009), espécies alvo do presente estudo. Adicionalmente, *P. leucoptera* forrageia em bandos mistos de aves e segue formigas de correição (Zimmer & Isler, 2012). Além disso, há registros de hemoparasitos em *Turdus merula*, com prevalência de 80% (Hatchwell et al., 2000) e acima de 40% em *Pyriglena leucoptera* (Svensson-Coelho et al., 2016).

A especificidade parasito-hospedeiro em linhagens de *Haemoproteus* e *Leucocytozoon* tende a ocorrer em diferentes famílias de aves hospedeiras, com uma determinada linhagem ocorrendo em apenas uma espécie hospedeira daquela família e dentro da mesma ordem (Valkiūnas, 2005). Enquanto uma mesma linhagem de *Plasmodium* pode infectar aves de diferentes ordens e famílias (Valkiūnas, 2005), variando entre as regiões biogeográficas (Fecchio *et al*., 2019). Estudos realizados em áreas temperadas apontam um padrão sazonal na prevalência de parasitos no sangue das aves hospedeiras (Moller, 2010; Cosgrove *et al*., 2008), em geral de comportamento migratório (Deviche *et al*., 2011). Condições ambientais como altas temperaturas exerceram influência positiva nos níveis de prevalência de *Plasmodium* em áreas de floresta úmida na África (Sehgal *et al*., 2011) e influência negativa de *Leucocytozoon* na América do Sul (Fecchio *et al*., 2018), enquanto precipitação afeta positivamente a distribuição dos três gêneros (Fecchio *et al*., 2019).

REFERÊNCIAS

ARRIERO, E.; MØLLER, A. P. *Host ecology and life-history traits associated with blood parasite species richness in birds*. Journal of Evolutionary Biology, v. 21, n. 6, p. 1504-1513, 2008.

ASGHAR, M. et al. *Hidden costs of infection:* chronic malaria accelerates telomere degradation and senescence in wild birds. Science, v. 347, n. 6220, p. 436-438, 2015.

ASGHAR, M.; HASSELQUIST, D.; BENSCH, S. *Are chronic avian haemosporidian infections costly in wild birds?*. Journal of Avian Biology, v. 42, n. 6, p. 530-537, 2011.

ATKINSON, C. T.; VAN RIPER III, C. 2 *Pathogenicity and epizootiology of avian haematozoa: Plasmodium*, *Leucocytozoon*, and *Haemoproteus. Bird-parasite interactions: ecology, evolution, and behaviour*, n. 2, p. 19, 1991.

AWADE, M. *et al*. *High emigration propensity and low mortality on transfer drives female-biased dispersal of Pyriglena leucoptera in fragmented landscapes*. PloS one, v. 12, n. 1, p. e0170493, 2017.

BENSCH, S. *et al*. *Linkage between nuclear and mitochondrial DNA sequences in avian malaria parasites:* multiple cases of cryptic speciation. Evolution, v. 58, n. 7, p. 1617-1621, 2004.

BENSCH, S.; HELLGREN, O.; PÉREZ-TRIS, J. *MalAvi:* a public database of malaria parasites and related haemosporidians in avian hosts based on mitochondrial cytochrome b lineages. *Molecular ecology resources*, v. 9, n. 5, p. 1353- 1358, 2009.

BENSCH, S. *et al. Host specificity in avian blood parasites*: a study of *Plasmodium* and *Haemoproteus* mitochondrial DNA amplified from birds. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, v. 267, n. 1452, p. 1583-1589, 2000.

BERNOTIENĖ, R. *et al*. *Avian haemosporidian parasites (Haemosporida):* a comparative analysis of different polymerase chain reaction assays in detection of mixed infections. Experimental parasitology, v. 163, p. 31-37, 2016.

BRUM, W. M. *et al*. *Parasitismo em aves silvestres residentes e migratórias da Ilha da Marambaia, Estado do Rio de Janeiro*. Pesquisa Veterinária Brasileira, v. 36, n. 11, p. 1101-1108, 2016.

CLARK, N. J. *et al*. *Climate, host phylogeny and the connectivity of host communities govern regional parasite assembly.* Diversity and Distributions, v. 24, n. 1, p. 13-23, 2018.

CLARK, N. J. *et al*. *Co-infections and environmental conditions drive the distributions of blood parasites in wild birds*. Journal of Animal Ecology, v. 85, n. 6, p. 1461-1470, 2016.

CLARK, N. J. *et al*. *First evidence of avian malaria in Capricorn Silvereyes (Zosterops lateralis chlorocephalus) on Heron Island*. The Sunbird, v. 44, p. 1-11, 2014.

COLLAR, N., MARKS, J. S.; KIRWAN, G. M. (2018). *White-necked Thrush (HBW) (Turdus albicollis)*. In Handbook of the Birds of the World Alive (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, and E. de Juana, Editors). Lynx Edicions. 2018. Retrieved from Handbook of the Birds of the World Alive: https://birdsoftheworld.org/bow/historic/hbw/hbwwhnthr/1.0/introduction

COON, C. AC *et al*. *Malaria infection negatively affects feather growth rate in the house sparrow Passer domesticus*. Journal of Avian Biology, v. 47, n. 6, p. 779- 787, 2016.

COSGROVE, C. L. *et al*. *Seasonal variation in Plasmodium prevalence in a population of blue tits Cyanistes caeruleus*. Journal of Animal Ecology, v. 77, n. 3, p. 540-548, 2008.

COX, F. EG. *History of the discovery of the malaria parasites and their vectors*. Parasites & vectors, v. 3, n. 1, p. 1-9, 2010.

DEANE, L. M. *Malaria vectors in Brazil*. Mem Inst Oswaldo Cruz, v. 81, n. Suppl II, p. 5-14, 1986.

DEVICHE, P.; GREINER, E. C.; MANTECA, X. *Seasonal and age-related changes in blood parasite prevalence in dark-eyed juncos (Junco hyemalis, Aves, Passeriformes)*. Journal of Experimental Zoology, v. 289, n. 7, p. 456-466, 2001.

EWEN, J. G. *et al*. *Establishment of exotic parasites:* the origins and characteristics of an avian malaria community in an isolated island avifauna. Ecology Letters, v. 15, n. 10, p. 1112-1119, 2012.

FALLON, S. M. *et al*. *Temporal stability of insular avian malarial parasite communities*. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, v. 271, n. 1538, p. 493-500, 2004.

FECCHIO, A. *et al*. *An inverse latitudinal gradient in infection probability and phylogenetic diversity for Leucocytozoon blood parasites in New World birds*. Journal of Animal Ecology, v. 89, n. 2, p. 423-435, 2020a.

FECCHIO, A. *et al*. *Avian malaria, ecological host traits and mosquito abundance in southeastern Amazonia*. Parasitology, v. 144, n. 8, p. 1117-1132, 2017.

FECCHIO, A. *et al*. *Climate variation influences host specificity in avian malaria parasites*. Ecology letters, v. 22, n. 3, p. 547-557, 2019.

FECCHIO, A. *et al*. *Evolutionary ecology, taxonomy, and systematics of avian malaria and related parasites*. Acta Tropica, v. 204, p. 105364, 2020b.

FECCHIO, A. *et al*. *First record of Leucocytozoon (Haemosporida: Leucocytozoidae) in Amazonia:* evidence for rarity in Neotropical lowlands or lack of sampling for this parasite genus. The Journal of Parasitology, v. 104, n. 2, p. 168-172, 2018.

FECCHIO, A. *et al*. *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.

FERREIRA JUNIOR, F. C. *et al*. *Habitat modification and seasonality influence avian haemosporidian parasite distributions in southeastern Brazil*. PLoS One, v. 12, n. 6, p. e0178791, 2017.

FIGUEIRÓ, R.; GIL-AZEVEDO, L. H. *The role of neotropical blackflies (Diptera: Simuliidae) as vectors on the onchocerciasis:* a short overview of the ecology behind the disease. 2010.

FOLSTAD, I.; KARTER, A. J. *Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap*. The American Naturalist, v. 139, n. 3, p. 603-622, 1992.

GARNHAM, P. C. C. *et al*. *Malaria parasites and other haemosporidia*. In: Malaria Parasites and other Haemosporidia., 1966.

GASPERIN, G.; PIZO, M. A.. *Frugivory and habitat use by thrushes (Turdus spp.) in a suburban area in south Brazil*. Urban Ecosystems, v. 12, n. 4, p. 425, 2009.

GONZALEZ, A. D. *et al*. *Mixed species flock, nest height, and elevation partially explain avian haemoparasite prevalence in Colombia*. PLoS One, v. 9, n. 6, p. e100695, 2014.

GROSSMAN, C. J. *Interactions between the gonadal steroids and the immune system*. Science, v. 227, n. 4684, p. 257-261, 1985.

HALL, T.A. *BioEdit:* a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucl. Acids. Symp. Ser. 41:95-98. 1999.

HAMMER, Ø. *et al*. *PAST:* Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia electronica, v. 4, n. 1, p. 9, 2001.

HATCHWELL, B. J. *et al. The prevalence and ecology of the haematozoan parasites of European blackbirds, Turdus merula*. Canadian Journal of Zoology, v. 78, n. 4, p. 684-687, 2000.

HATCHWELL, B. J. *et al*. *The haematozoan parasites of Common Blackbirds Turdus merula:* associations with host condition. Ibis, v. 143, n. 4, p. 420-426, 2001.

HELLGREN, O.; WALDENSTRÖM, J.; BENSCH, S. *A new PCR assay for simultaneous studies of Leucocytozoon, Plasmodium, and Haemoproteus from avian blood*. Journal of Parasitology, v. 90, n. 4, p. 797-802, 2004.

HENSCHEN, A. E.; WHITTINGHAM, L. A.; DUNN, P. O. *The relationship between blood parasites and ornamentation depends on the level of analysis in the common yellowthroat*. Journal of Avian Biology, v. 48, n. 9, p. 1263- 1272, 2017.

IBGE. *Manual Técnico da Vegetação Brasileira*. Segunda ed. Rio de Janeiro: [s.n.].
INEA. *Plano de Manejo (Fase 2) Parque Estadual da Ilha Grande*. 2013.

ISAKSSON, C. *et al*. *Explaining variance of avian malaria infection in the wild:* the importance of host density, habitat, individual life-history and oxidative stress. BMC ecology, v. 13, n. 1, p. 15, 2013.

JENKINS, T. *et al*. *Migratory behavior of birds affects their coevolutionary relationship with blood parasites*. Evolution: International Journal of Organic Evolution, v. 66, n. 3, p. 740-751, 2012.

KNOWLES, S. CL; NAKAGAWA, S.; SHELDON, B. C. *Elevated reproductive effort increases blood parasitaemia and decreases immune function in birds: a meta-regression approach*. Functional Ecology, p. 405-415, 2009.

KUMAR S, STECHER G, Li M, KNYAZ C, and TAMURA K. *MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms*. Molecular Biology and Evolution 35:1547-1549, 2018

LACORTE, G. A. *et al*. *Exploring the diversity and distribution of neotropical avian malaria parasites–a molecular survey from Southeast Brazil*. PLoS One, v. 8, n. 3, p. e57770, 2013.

LAPOINTE, D. A.; ATKINSON, C. T.; SAMUEL, M. D. *Ecology and conservation biology of avian malaria.* Annals of the New York Academy of Sciences, v. 1249, n. 1, p. 211-226, 2012.

LOBATO, D. NC *et al*. *Hematological and parasitological health conditions of the Pale-breasted Thrush (Turdus leucomelas) (Passeriformes: Turdidae) in southeastern Brazil*. Zoologia (Curitiba), v. 28, n. 6, p. 771-776, 2011.

LOISEAU, C. *et al*. *Insularity effects on the assemblage of the blood parasite community of the birds from the Gulf of Guinea*. Journal of biogeography, v. 44, n. 11, p. 2607-2617, 2017.

LOTTA, I. A. *et al*. *Disentangling Leucocytozoon parasite diversity in the neotropics:* descriptions of two new species and shortcomings of molecular diagnostics for leucocytozoids. International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife, v. 9, p. 159-173, 2019.

LUTZ, H. L. *et al*. *Parasite prevalence corresponds to host life history in a diverse assemblage of Afrotropical birds and haemosporidian parasites*. PloS one, v. 10, n. 4, p. e0121254, 2015.

MARTINS-SILVA, J. *Hemoparasitismo em Lanio melanops (Aves: Thraupidae), em área de Mata Atlântica da Ilha Grande, Rio de Janeiro*. 2016. 46f. Dissertação

(Mestrado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Altantara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2016.

MARZAL, A. *et al*. *Co-infections by malaria parasites decrease feather growth but not feather quality in house martin*. Journal of Avian Biology, v. 44, n. 5, p. 437- 444, 2013.

MARZAL, A. *et al*. *Diversity, loss, and gain of malaria parasites in a globally invasive bird*. PloS one, v. 6, n. 7, p. e21905, 2011.

MASCARINI, L. M. *Uma abordagem histórica da trajetória da parasitologia*. Ciência & Saúde Coletiva, 8(3), 809–814. https://doi.org/10.1590/S1413-81232003000300015. 2003.

MCCURDY, D. G. *et al*. *Sex-biased parasitism of avian hosts: relations to blood parasite taxon and mating system.* Oikos, p. 303-312, 1998.

MEDEIROS, M. CI *et al*. *Overlap in the seasonal infection patterns of avian malaria parasites and West Nile virus in vectors and hosts*. The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene, v. 95, n. 5, p. 1121-1129, 2016.

MERINO, S. *et al*. *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.

MOENS, M. AJ; PÉREZ-TRIS, J. *Discovering potential sources of emerging pathogens:* South America is a reservoir of generalist avian blood parasites. International Journal for Parasitology, v. 46, n. 1, p. 41-49, 2016.

MØLLER, A. P. *Host–parasite interactions and vectors in the barn swallow in relation to climate change*. Global Change Biology, v. 16, n. 4, p. 1158-1170, 2010.

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.

NASCIMENTO, F. F.; DOS REIS, M.; YANG, Z. *A biologist's guide to Bayesian phylogenetic analysis*. Nature ecology & evolution, v. 1, n. 10, p. 1446-1454, 2017.

NEVES, D. P. *Parasitologia dinâmica*. In Parasitologia dinâmica (pp. 474-474). 2003.

PARKER III T.A.; STOTZ D.F.; FITZPATRICK J.W. *Ecological and distribution databases*. In: Neotropical Birds: Ecology and Conservation. The University of Chicago Press, p.11–410. 1996.

PÉREZ-RODRÍGUEZ, A. *et al*. *Habitat fragmentation, not habitat loss, drives the prevalence of blood parasites in a Caribbean passerine*. Ecography, v. 41, n. 11, p. 1835-1849, 2018.

PEREZ-TRIS, J.; BENSCH, S.. *Diagnosing genetically diverse avian malarial infections using mixed-sequence analysis and TA-cloning*. Parasitology, v. 131, n. 1, p. 15, 2005.

PETERS, M. K. *Ant-following and the prevalence of blood parasites in birds of African rainforests.* Journal of Avian Biology, v. 41, n. 2, p. 105-110, 2010.

QUILLFELDT, P. *et al*. *Blood parasites in noddies and boobies from Brazilian offshore islands-differences between species and influence of nesting habitat*. Parasitology, v. 141, n. 3, p. 399, 2014.

RIBEIRO, S. F. *et al*. *Avian malaria in Brazilian passerine birds: parasitism detected by nested PCR using DNA from stained blood smears*. Parasitology, v. 130, n. 3, p. 261, 2005.

R Core Team. *R:* A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.2020.

RICKLEFS, R. E. *et al*. *Community relationships of avian malaria parasites in southern Missouri*. Ecological Monographs, v. 75, n. 4, p. 543-559, 2005.

RINTAMÄKI, P. T. *et al*. *Blood parasites of migrating willow warblers (Phylloscopus trochilus) at a stopover site*. Canadian Journal of Zoology, v. 76, n. 5, p. 984-988, 1998.

ROHLF, F.J. *Adaptive hierarchical clustering schemes*. Systematic Zoology, 18:58-82.1970

SAMBROOK, H. C. *Molecular cloning:* a laboratory manual. Cold Spring Harbor, NY. 1989.

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.

SEBAIO, F. *et al*. *Blood parasites in Brazilian Atlantic Forest birds:* effects of fragment size and habitat dependency. Bird Conservation International, v. 20, n. 4, p. 432-439, 2010.

SEBAIO, F. *et al*. *Blood parasites in passerine birds from the Brazilian Atlantic Forest*. Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária, v. 21, n. 1, p. 7-15, 2012.

SEED, T. M.; MANWELL, R. D. *Plasmodia of birds*. - In: Kreier, J. P. (ed.), Parasitic protozoa vol. ILL. Academic Press, New York, pp. 311-357, 1977.

SEHGAL, R. N. M. *et al*. *Spatially explicit predictions of blood parasites in a widely distributed African rainforest bird*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, v. 278, n. 1708, p. 1025-1033, 2011.

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.

SICK, H. *Ornitologia Brasileira*. Rio de Janeiro: Nova Fronteira, 2001

SMITH, M. M.; RAMEY, A. M. *Prevalence and genetic diversity of haematozoa in South American waterfowl and evidence for intercontinental redistribution of parasites by migratory birds.* International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife, v. 4, n. 1, p. 22-28, 2015.

SVENSSON-COELHO, M. *et al*. *Lower detection probability of avian Plasmodium in blood compared to other tissues*. Journal of Parasitology, v. 102, n. 5, p. 559-561, 2016.

TOSTES, R. *et al*. *Molecular and Morphological Characterization of a Brazilian Lineage of Plasmodium (Novyella) Unalis in Turdus* spp. *(Passeriformes) of the Atlantic Forest, with Remarks on New Hosts and High Genetic Variation*. The Journal of parasitology, v. 104, n. 1, p. 70-78, 2018.

VALKIŪNAS, G. *Avian Malaria Parasites and Other Haemosporidia*. CRC Press. New York. 2005

VALKIŪNAS, G. *et al*. *Nested cytochrome b polymerase chain reaction diagnostics underestimate mixed infections of avian blood haemosporidian parasites:* microscopy is still essential. Journal of Parasitology, v. 92, n. 2, p. 418-422, 2006.

VAN RIPER III, C. *et al*. *The epizootiology and ecological significance of malaria in Hawaiian land birds*. Ecological monographs, v. 56, n. 4, p. 327-344, 1986.

VANSTREELS, R. E. T. *et al*. *Outbreak of avian malaria associated to multiple species of Plasmodium in Magellanic penguins undergoing rehabilitation in southern Brazil*. Plos one, v. 9, n. 4, p. e94994, 2014.

VANSTREELS, R. E. T.; BRAGA, E. M.; CATAO-DIAS, J. L. *Blood parasites of penguins:* a critical review. Parasitology, v. 143, n. 8, p. 931, 2016.

WALDENSTRÖM, J. *et al*. *Cross-species infection of blood parasites between resident and migratory songbirds in Africa*. Molecular Ecology, v. 11, n. 8, p. 1545-1554, 2002.

WARNER, R. E. *The role of introduced diseases in the extinction of the endemic Hawaiian avifauna*. The Condor, v. 70, n. 2, p. 101-120, 1968.

WEATHERHEAD, P. J.; BENNETT, G. F. *Ecology of red-winged blackbird parasitism by haematozoa*. Canadian Journal of Zoology, v. 69, n. 9, p. 2352-2359, 1991.

YANG, Z.; RANNALA, B. *Molecular phylogenetics:* principles and practice. Nature reviews genetics, v. 13, n. 5, p. 303-314, 2012.

ZAMORA-VILCHIS, I.; WILLIAMS, S. E.; JOHNSON, C. N. *Environmental temperature affects prevalence of blood parasites of birds on an elevation gradient:* implications for disease in a warming climate. PLoS One, v. 7, n. 6, p. e39208, 2012.

ZIMMER, K.; ISLER, Morton L. *White-shouldered Fire-eye* (*Pyriglena leucoptera*). In Handbook of the Birds of the World Alive (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, and E. de Juana, Editors). Lynx Edicions. 2012. Retrieved from Handbook of the Birds of the World Alive: https://birdsoftheworld.org/bow/historic/hbw/wsfeye1/1.0/introduction