



Efecto de la infección con malaria aviar sobre los caracteres espectrales del plumaje y condición corporal en dos especies de saltarines (Aves: Pipridae)

Daniela Alejandra Giraldo Montoya

Trabajo de Grado para optar al título de Bióloga

Asesor:

Héctor Fabio Rivera Gutiérrez, PhD

Universidad de Antioquia, Seccional Oriente

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Instituto de Biología

El Carmen de Viboral, Antioquia.

2021

Agradecimientos

Agradezco a la Universidad de Antioquia por abrir sus puertas para estar un paso más cerca de mis metas, al grupo de investigación Ecología y evolución de vertebrados por la disposición de los equipos y el espacio, a mi asesor Héctor Fabio Rivera por la orientación, a Juliana Tamayo y

Andrés Chinome por la colaboración y el apoyo en la recolección de datos. Agradezco enormemente a mi mamá, por ser mi pilar, mi núcleo y apoyo incondicional, finalmente agradezco a mis compañeros de la seccional oriente por el acompañamiento y motivación permanente.

Resumen

La comunicación visual y la señalización intraespecífica a través de señales visuales son factores de gran relevancia en las aves, de modo que su coloración, forma y movimientos han sido atributos evolutivos esenciales para su supervivencia y éxito reproductivo. Sin embargo, la presencia de enfermedades en la naturaleza, como la malaria, pueden representar grandes retos, afectando directa e indirectamente su fitness. La malaria aviar, generada por hemoparásitos intracelulares, tiene grandes efectos sobre sus huéspedes, uno de ellos es la modificación del canto y las características del plumaje, estos son llamados caracteres sexuales secundarios porque actúan como señales honestas de la calidad de los individuos y como consecuencia influyen en su éxito reproductivo. Para analizar los efectos de la malaria aviar sobre caracteres sexuales secundarios en aves, en este caso específico en la coloración del plumaje y la condición corporal, usamos plumas de machos de dos especies de saltarines recolectadas en el embalse Playas en el departamento de Antioquia: el saltarín barbiblanco, *Manacus manacus*, que posee coloración melánica negra y blanco, y el saltarín rayado, *Machaeropterus striolatus*, el cual tiene coloración roja y café, generada por carotenoides. A cada individuo se le extrajo sangre para verificar la presencia de hemoparásitos por medio de PCR y el procedimiento de evaluación de color se llevó a cabo por medio de un espectrofotómetro de reflectancia en condiciones estandarizadas para cada muestra. Las curvas de color fueron analizadas con el paquete pavo de R, para obtener los parámetros brillo, saturación y tono de cada muestra. Para *M. striolatus* no se obtuvo evidencia de los efectos de la malaria aviar sobre la coloración de su plumaje, ni sobre la condición corporal de los individuos, mientras que para *M. manacus* se encontró reducción de la saturación y el tono de las plumas negras de su corona, a pesar de no haberse encontrado variación en la condición corporal. Lo anterior sugiere que la regulación de la producción de melanina puede ser afectada por los efectos de la malaria aviar en la salud de los individuos.

Palabras clave: Malaria aviar, Coloración, fitness, carotenoides, melanina

Tabla de Contenido

Resumen	3
1. Introducción	6
2. Materiales y métodos	13
2.1 Sitio de estudio	13
2.2 Identificación y medidas individuales	14
2.3 Diagnóstico de malaria aviar por métodos moleculares.....	15
2.4 Espectrofotometría de reflectancia	17
2.5 Análisis estadístico	18
3. Resultados	19
4. Discusión.....	29
Referencias	33

Lista de Figuras

Figura 1. Registros de ocurrencia de <i>Manacus manacus</i> y de <i>Machaeropterus striolatus</i> reportados en el GBIF (2021).....	12
Figura 2. Área de influencia del embalse playas, Antioquia.....	14
Figura 3. Espectros de reflectancia para la coloración de <i>Manacus manacus</i> y <i>Machaeropterus striolatus</i>	19
Figura 4. Variación de la masa corporal y la longitud del tarso con la presencia de malaria aviar.	20
Figura 5. Variación de los tres descriptores estándar del espectro de reflectancia:	24
Figura 6. Variación de los tres descriptores estándar del espectro de reflectancia:	27
Figura 7. Variación de los tres descriptores estándar:.....	28

Lista de Tablas

Tabla 1 Procedimiento y reactivos utilizados en la identificación molecular de haemosporidios. 16	
Tabla 2. Descriptores estándar del espectro de reflectancia elegidos.	18
Tabla 3 GLM con selección de modelos que explican la variación sobre los espectros de reflectancia y medidas de condición corporal para el saltarín rayado <i>Machaeropterus striolatus</i> . 22	
Tabla 4 GLM con selección de modelos que explican la variación sobre los espectros de reflectancia y medidas de condición corporal para el saltarín barbablanca <i>Manacus manacus</i>	24

1. Introducción

La comunicación es la base de toda interacción, que inicia con la emisión de una señal y, dependiendo de múltiples factores ambientales e individuales, termina con la toma de una decisión por parte de su receptor de acuerdo con la interpretación que este le dé. Las características sexuales secundarias de la mayoría de los vertebrados son un ejemplo de señales comunicativas y son el resultado de una diversidad de procesos fisiológicos, además de distintas presiones evolutivas, lo que ha sido particularmente destacado por estudios de casos extremos o inusuales de dimorfismo sexual, particularmente útiles para proporcionar información sobre los mecanismos subyacentes a estas diferencias (Emerson y Boyd, 1999). En ese sentido, la selección sexual podría moldear la evolución de la producción e interpretación de señales comunicativas de manera que los individuos tomen decisiones coherentes con su éxito reproductivo (Butcher & Rohwer 1989).

A grandes rasgos, la comunicación se trata de la emisión de un mensaje, por parte de un emisor, y la recepción de esta por parte de un receptor o receptores. En el caso de la comunicación visual, el mensaje se emite a través de colores o formas, donde específicamente la visión del receptor es la encargada de procesar este mensaje (Osorio & Vorobyev, 2008). La comunicación visual es esencial dentro de las interacciones animales, tomando un papel especialmente importante en las aves, debido a que dentro de las aves, se encuentra una gran variabilidad y diversidad de colores y patrones de coloración con múltiples funciones de supervivencia y reproducción (Dehley et al., 2010). La diversidad visual dentro de las plumas tiene una gran importancia intraespecífica en funciones como edad, sexo, identidad, condición y estado social, pero también se presentan como oportunidades interespecíficas de comunicación, de manera que pueden ser advertencias para otros animales depredadores o bien, dar la capacidad de camuflarse en su medio, siendo la combinación

de movimientos, patrones y colores las que ofrecen y conformar esencialmente la comunicación y dispersión de las señales visuales (Mason & Bowie, 2020).

Existen dos alternativas mediante las cuales se extrae la información visual, una acromática obtenida a partir del brillo o intensidad de luz reflejada y otra basada en la percepción cromática del color. La visión a color es posible por la captación de longitudes de onda variables, reflejadas por una fuente debido a diferencias en su composición química o estructural (Hill & McGrow, 2006; Schaefer 2010). La percepción del color de aves Passeriformes se considera tetracromática, es decir poseen cuatro tipos de conos en la retina que les permite captar cuatro picos en longitudes de onda desde 300 hasta 700 nm, las cuales van desde el ultravioleta hasta los colores rojos (Shawkey et al., 2006).

En las aves, el color del plumaje puede ser emitido a través de distintos mecanismos. Uno de ellos son los arreglos estructurales de microestructuras de queratina que generan una interferencia de la luz reflejada. También se puede emitir color a través de la deposición de pigmentos que son sustancias químicas que absorben ciertas longitudes de onda y reflejan otras, adicionalmente, una combinación de los dos mecanismos también es posible (Galván & Solano, 2016). Los pigmentos suelen absorber longitudes de onda y de acuerdo con su clasificación emitir un color específico. Dentro de los pigmentos que reflejan color en las aves se encuentran, entre muchos otros, la melanina y los carotenoides, que están ampliamente distribuidos dentro de las aves y por lo tanto representan los mecanismos principales de contribución de color (Bennett & Théry, 2007).

La melanina es un polímero que se forma de novo dentro de pequeños orgánulos nombrados melanosomas que se encuentran dentro de células especializadas llamadas melanocitos. Este

polímero se presenta de dos formas para generar coloración en las plumas: eumelanina, que da lugar a coloraciones oscuras como el negro, marrón o gris, y feomelanina que produce coloraciones más claras, amarillentas o rojizas. Este pigmento se puede metabolizar en cada organismo (McGraw,2008). La vía de la formación de la melanina no es única y varía entre organismos, sin embargo, la más conocida es la vía Raper-Mason. En términos generales esta vía explica que la melanina es formada a partir de L-tirosina, la cual por la acción de tirosinasa y el encuentro con L-cisteína se convierte en dopaquinona, que posteriormente se transforma en eumelanina o feomelanina (Galván & Solano, 2016). Las propiedades físicas de la melanina representan una mejor adaptación de los individuos a ambientes abrasivos, mayor resistencia a la radiación solar, patógenos y al estrés oxidativo. Finalmente, los individuos más oscuros parecen ser más exitosos sexualmente, especialmente en especies dimórficas (Meunier et al., 2011).

Los carotenoides, responsables de los colores rojizos, naranjas y amarillos, son pigmentos liposolubles con capacidad antioxidante, los cuales tienen un gran número de funciones metabólicas en animales, pero no pueden ser sintetizados por ellos. Estas funciones involucran desde expresión de color relacionada con selección sexual, hasta funciones relacionadas con salud como inmunocompetencia (Costantini & Møller, 2008). Al ser necesariamente adquiridos vía dieta, la cantidad de carotenoides que se pueden adquirir está limitada por recursos externos presentes en la naturaleza, y existe un *trade-off* entre intensidad de coloración por carotenoides y condición, por lo que sólo los individuos con una condición física alta pueden presentar una coloración rojiza más intensa (Tschirren et al., 2002). Adicional a esto, los carotenoides se consideran una señal de inmunocompetencia, por lo tanto, se da una compensación entre señalización visual y calidad individual por medio de funciones fisiológicas (Møller et al., 2001). Además de la percepción cromática, el brillo también tiene gran importancia dentro de la selección sexual, aparentemente

las hembras prefieren machos más coloridos y brillantes, sin embargo, las infecciones por hemoparásitos podrían afectar su expresión (Lozanoy, 1994; Hōrak et al., 2001).

Los cambios en los caracteres sexuales secundarios, pueden notificar la carga parasitaria en los individuos, de acuerdo con la hipótesis propuesta por Hamilton y Suck (1982), Esta hipótesis indica que los parásitos pueden modificar la expresión de los caracteres secundarios, de modo que los individuos que seleccionan, puede escoger a una pareja que presente resistencia a los parásitos, afectando el éxito reproductivo. De este modo, las interacciones entre parásitos y hospederos, ofrecen un escenario ideal para estudiar la expresión de caracteres sexuales secundarios mediada por parásitos.

Un buen modelo para estudiar selección sexual y parasitismo es la malaria aviar. Esta es una enfermedad ocasionada por la infección de parásitos sanguíneos intracelulares de los géneros *Haemoproteus*, *Leucocytozoon* y *Plasmodium*, con distribución cosmopolita. La infección es transmitida por dípteros, en el cual el parásito completa la fase sexual de su ciclo de vida y se desplaza a las glándulas salivales del invertebrado para allí ser transmitido a su hospedador intermediario vertebrado (LaPointe et al., 2012). Estos parásitos están extendidos dentro de las aves y se pueden desarrollar en diversos órdenes y familias y sus efectos pueden variar de acuerdo con el linaje del parásito (Valkiūnas & Iezhova, 2018).

Los efectos de los hemosporidios en las propiedades espectrales del plumaje se han hecho evidentes principalmente en las zonas con coloración influenciada por carotenoides, siendo estos apropiados para probar la hipótesis de Hamilton & Zuk (1982). Dado que la activación del sistema inmune reduce significativamente la circulación de carotenoides en plasma, estos parecen tener un papel

en la ornamentación y a su vez en el sistema inmune, esto tiene como consecuencia altos costos energéticos optimizados mediante la reducción en la cantidad de carotenoides disponibles para la ornamentación (Aguilera & Amat, 2007). Los hemosporidios cuentan con la capacidad de alterar el estado oxidativo de sus huéspedes y agotar los antioxidantes presentes, lo que resulta en un mayor estrés oxidativo, y estas alteraciones fisiológicas tienen como consecuencia la disminución del fitness de los individuos infectados (Dehlaye et al., 2016). Por lo tanto, los individuos que cuentan con una mejor condición de su sistema inmune, tienen un color intenso sin comprometer la asignación de pigmentos a otras funciones fisiológicas. Adicionalmente se ha demostrado que la presencia de hemosporidios exige la compensación entre la inversión en la respuesta inmunitaria contra las infecciones y la generación de pigmentos direccionados al plumaje (Penha et al., 2020). De este modo, la generación y de color por medio de pigmentos se convierten en un indicador honesto de calidad individual debido a los costos energéticos impuestos por el parásito durante la síntesis del pigmento, o por los *trade-off* que se producen durante la activación del sistema inmune, lo que puede ayudar a predecir la variación en los rasgos fenotípicos (Tschirren et al., 2003).

Los efectos de la malaria aviar no se restringen a caracteres sexuales secundarios, también ha sido demostrado que características como la condición corporal modifican las probabilidades de infección (Santiago-Alarcon et al., 2015). Además, la masa corporal de los individuos se puede ver significativamente afectada durante etapas específicas de la infección, esto relacionado con variación en costos energéticos de acuerdo con la carga parasitaria y etapa de desarrollo de las aves (Valkiūnas et al., 2006).

Los saltarines (Pipridae) se caracterizan por tener un sistema de apareamiento poligínico, elaboradas exhibiciones de cortejo, un fuerte dimorfismo sexual y agrupaciones denominadas leks,

consideradas arenas, donde los machos se reúnen para atraer hembras. Estos leks son variables y el éxito reproductivo de cada individuo depende de diversos factores como los lugares en los cuales se agrega, tamaño del lek y su potencial reproductivo (Bette et al., 2007). Aunque el tamaño y distribución espacial de las agrupaciones son claves para asegurar la reproducción, se ha demostrado que factores como la condición corporal, señales visuales y comportamientos territoriales son igualmente importantes dentro del éxito reproductivo de cada individuo (Shorey, 2002). El saltarín rayado, *Machaeropterus striolatus* (Hahn, 1818), es un ave perteneciente a la familia mencionada anteriormente, que se encuentra distribuida hasta 1500 m s.n.m en Colombia, Ecuador, Perú y Brasil (FIG 1A). Los machos tienen una corona roja brillante y el pecho es castaño, (Hilty & Brown, 1986), colores que tienen como base los pigmentos carotenoides y feomelanina. Por otro lado, el saltarín barbiblanco, *Manacus manacus* (Linnaeus, 1776), quien también pertenece a la familia Pipridae, se encuentra distribuida en Sudamérica, desde Colombia hasta el norte de Argentina, y altitudinalmente hasta 1900 m s.n.m (FIG 1B). La coloración de los machos de *M. manacus* es basada en melanina. Los machos tienen la corona y espalda negros y su barbilla es blanca con plumas alargadas que despliegan durante el cortejo (Cestari & Pizo, 2012).

Tanto el saltarín rayado, como el barbiblanco se distribuyen principalmente en bosques tropicales de tierras bajas, que se caracterizan por temperaturas y tasas de precipitación altas. Las dos especies están codistribuidas en los bosques tropicales en Antioquia. Estas características ambientales tienen una alta influencia en la infección por Hemoparásitos del género *Plasmodium*, causantes de la malaria aviar, una enfermedad transmitida por mosquitos y con una distribución casi mundial, abundante en la mayoría de las familias de aves (LaPointe et al. 2012) y cuya prevalencia es mayor en hábitats cálidos y húmedos en los que además hay más abundancia del vector invertebrado (Fecchio et al., 2017).

A partir de la información anteriormente mencionada, este trabajo pretende analizar la relación entre la infección por hemoparásitos causantes de la malaria aviar y la expresión de los caracteres espectrales del plumaje, con énfasis en coloración producida por carotenoides y melanina, utilizando a *M. manacus* y *M. striolatus* como modelos de estudio, por ser especies codistribuidas, cercanamente relacionadas y que representan tipos de coloración contrastante, involucrando melanina y carotenoides. También, se busca estudiar la relación de los anteriores con la condición corporal, dada por la masa y el tamaño del tarso.

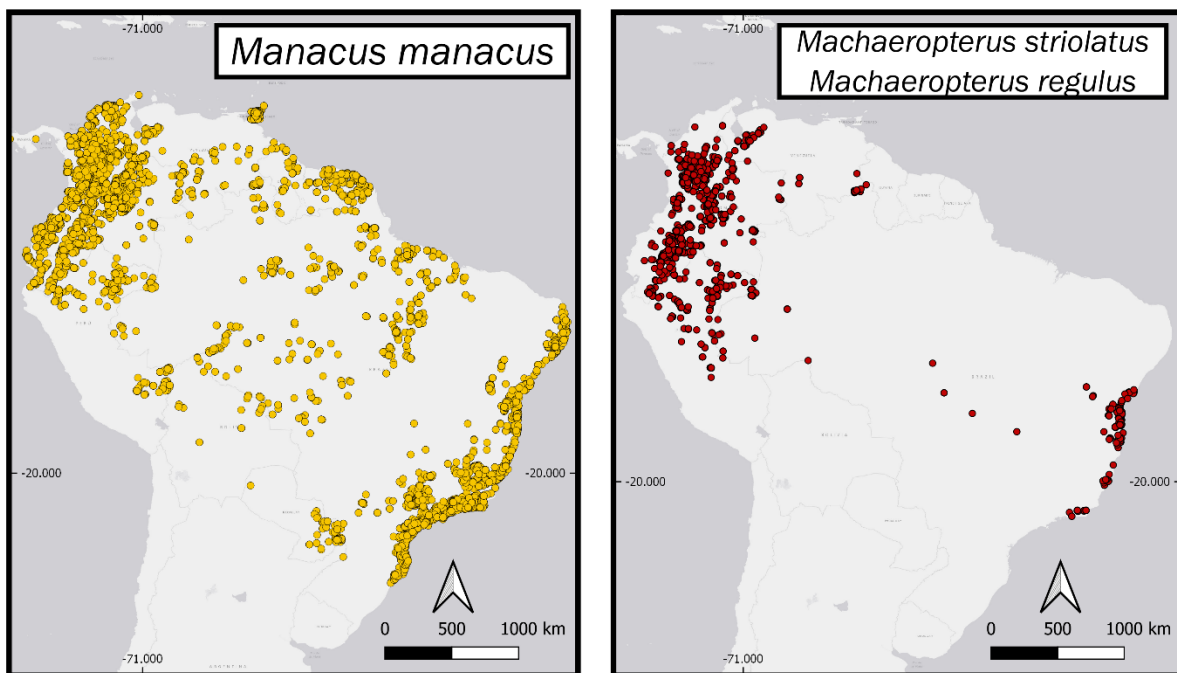


Figura 1. Registros de ocurrencia de *Manacus manacus* y de *Machaeropterus striolatus* reportados en el GBIF (2021).

2. Materiales y métodos

2.1 Sitio de estudio

El área de estudio está ubicada en el área de influencia del embalse de Playas entre los municipios de San Rafael y San Carlos en el departamento de Antioquia (FIG 2), con una altura promedio de 1023 m.s.n.m, que se caracteriza por tener un clima templado con una temperatura media anual de 23°C. Las muestras de plumas y sangre fueron recolectadas entre los años 2018 y 2019.

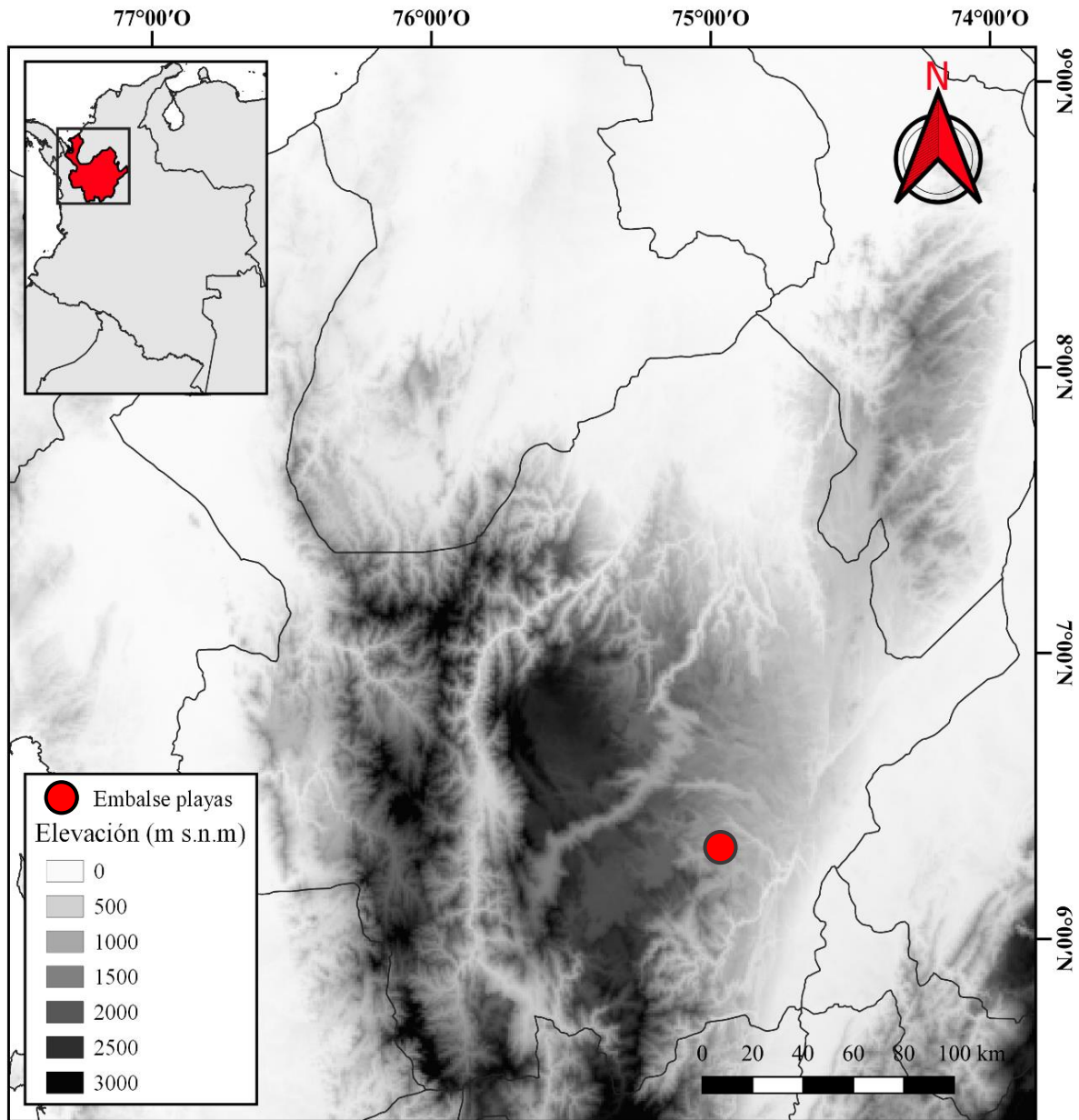


Figura 2. Área de influencia del embalse Playas, Antioquia

2.2 Identificación y medidas individuales

Los machos adultos de *Machaeropterus striolatus* y *Manacus manacus* se capturaron con redes de niebla, para evitar la recaptura se cortó el ápice de la pluma más externa de la cola de cada ave muestreada. Se tomaron medidas morfológicas como longitud del ala, pico, cola, peso corporal y

longitud del tarso. Además, para cada individuo se recolectaron entre 15 y 20 plumas de distintos parches corporales (FIG 3), que fueron almacenadas en sobres de papel secos y sellados dentro de una bolsa hermética. En el caso de *M. striolatus* los parches corresponden a dorso, corona y pecho y en el caso de *M. manacus* los tres parches corresponden a dorso, corona y garganta con el fin de evaluar los pigmentos evidenciados en un análisis espectrofotométrico.

De cada ave se tomaron muestras de sangre de la vena braquial, utilizando agujas hipodérmicas de 0,4 mm de diámetro y capilares de 20 μ L. La sangre se almacenó en estos capilares utilizando un buffer Queen lysis (Owen, 2011). Para evitar contaminación cruzada se utilizaron agujas estériles diferentes para cada individuo.

2.3 Diagnóstico de malaria aviar por métodos moleculares

Las muestras de sangre colectadas fueron procesadas en el Laboratorio de Ecología y Evolución de Vertebrados de la Universidad de Antioquia. La extracción de ADN se realizó por salting out (Miller et al 1988) donde la calidad del mismo se probó amplificando el gen mitocondrial ND4 con los primers ND4 y LEU (Arévalo et al 1994). Para verificar la buena calidad del ADN las muestras fueron verificadas por electroforesis en gel de agarosa.

El diagnóstico de haemosporidios, fue realizado usando una PCR universal para amplificar el gen mitocondrial cyt-b (Hellgren et al 2004) (Tabla 1); posterior a este procedimiento, se realizó una PCR anidada para los géneros Plasmodium, Haemoproteus (Bensch et al. 2000) y Leucocytozoon (Tabla 1) (Hellgren et al 2004). Esta inspección se realizó al menos dos veces para evitar falsos positivos, con un control positivo (muestra con infección positiva confirmada por secuenciación)

y con control negativo (muestra sin ADN) para verificar si los reactivos estaban contaminados. El producto de la amplificación se observó por electroforesis en gel de agarosa a 80 V por 40 min.

Los productos de la PCR fueron purificados usando Exonucleasa I (20u/μL) (New England Biolabs Cat. No. M0293S) y Fosfatasa alcalina de intestino de ternero (CIP, 10u/μL) (New England Biolabs Cat. No. M0290S) según instrucciones del fabricante. Las muestras fueron enviadas a secuenciar en Macrogen, Inc. (Korea). Las secuencias tanto forward como reverse resultantes fueron alineadas y editadas en el programa Geneious (Kearse et al. 2012) para compararlas con las bases de datos disponibles de GenBank y MalAvi (Bensch et al 2009).

Tabla 1

Procedimiento y reactivos utilizados en la identificación molecular de haemosporidios.

PCR	Reactivos (Vol 10μl)	Proceso en el termociclador
ND4	1 μl ADN + 1 μl dNTPs + 1 μl Taq buffer+ KCl + 0,8 μl MgCl ₂ + 0.5 μl ND4 + 0.5 μl LEU + 0,1 μl Taq Polimerasa + 5,1 μl ddH ₂ O.	Desnaturalización a 95°C de 3 y 1 min, alineamiento a 60°C por 1 min, extensión a 72°C por 1:10 min, seguido de 34 ciclos de desnaturalización y una extensión final de 72°C por 10 min
Universal para Haemosporidios (Cyt b)	1 μl ADN + 1 μl dNTPs + 1 μl Taq buffer+ KCl + 0,8 μl MgCl ₂ + 0.5 μl HAEMF1 + 0.5 μl HAEMR3 + 0,15 μl Taq Polimerasa + 5,05 μl ddH ₂ O.	Desnaturalización a 95°C por 3 y 0:20 min, alineamiento a 50°C por 0:30 min, extensión a 72°C por 0:45 min, seguido de 19 ciclos de desnaturalización y una extensión de 72°C por 10 min
<i>Plasmodium/ Haemoproteus</i>	1 μl ADN + 1 μl dNTPs + 1 μl Taq buffer+ KCl + 0,6 μl MgCl ₂ + 0.3 μl HAEMF + 0.3 μl HAEMR2 + 0,15 μl Taq Polimerasa + 5,65 μl de ddH ₂ O.	Desnaturalización a 95°C por 3 y 0:30 min, alineamiento a 55°C por 0:45 min, una extensión a 72 °C por 0:45 min, seguido de 39 ciclos de desnaturalización y una extensión de 72 °C por 10 min
<i>Leucocytozoon</i>	1 μl ADN + 1 μl dNTPs + 1 μl Taq buffer+ KCl + 0,8 μl MgCl ₂ + 0.5 μl HAEMFL + 0.5 μl HAEMR2L + 0,15 μl Taq Polimerasa + 5,05 μl ddH ₂ O.	Desnaturalización a 95 °C por 3 y 0:30 min, alineamiento a 57 °C por 0:45 min, una extensión a 72 °C por 0:45 min, seguido de 39 ciclos de desnaturalización y una extensión de 72 °C por 10 min

2.4 Espectrofotometría de reflectancia

Cada parche de plumas recolectadas se acomodó con el fin de simular el plumaje natural del individuo, siguiendo la metodología propuesta por Quesada & Senar (2006) y colocando las plumas sobre una superficie de baja reflectancia. De cada grupo de aproximadamente 15 plumas se realizó un escaneo utilizando un espectrofotómetro modelo Flame de Ocean Optics conectado a una lámpara DH-2000-BAL de Ocean Optics, siguiendo a Quesada & Senar, (2006). Esto permitió evaluar la reflectancia según el rango de sensibilidad visual de Passeriformes (300-700 nm) (Hill and McGraw 2006). Todas las medidas se tomaron con relación a un blanco estándar WS-1 Ocean Optics (<https://oceanoptics.com/product/ws-1-reflectance-standards/>) y con la menor cantidad de luz ambiental posible. El equipo se calibró previo a todas las mediciones individuales con un sustrato blanco y un espectro oscuro para minimizar el ruido. Para cada parche de plumas se realizaron tres medidas de reflectancia y dado que las medidas estaban correlacionadas de acuerdo con la correlación de Spearman con valores entre 0,90 y 1, los datos individuales de cada parche se promediaron para obtener los estimados (Stein & Uy, 2006). El color se cuantificó usando descriptores estándar del espectro de reflectancia: brillo, croma y tono (Endler, 1990) por medio del paquete de análisis de color Pavo (Maia et al. 2019) en R (R Core Team. 2016). El brillo es definido como la intensidad total de luz reflejada desde la superficie medida, el croma habla sobre la pureza o saturación de color, mientras que el tono explica la forma del espectro de reflectancia (Saks et al., 2003).

2.5 Análisis estadístico

Para el análisis de los espectros a partir de los promedios, se utilizó la función `prospec` del paquete `pavo` (Maia et al. 2019) en la plataforma estadística R (R Core Team. 2016) y así obtener los valores de los descriptores estándar del espectro de reflectancia utilizando un parámetro suavizador adecuado. Adicionalmente, se tomaron tres descriptores espectrales, brillo, saturación y tono (Tabla 2). Para probar la relación entre la presencia de infección con hemsporidios y las variables colorimétricas, y la relación entre la presencia de infección con hemsporidios y la condición corporal usamos un modelo lineal generalizado (GLM), teniendo en cuenta los parámetros colorimétricos de cada parche de plumas como variables respuestas (Penha et al. 2020), cada una evaluada independientemente. Las variables colorimétricas cumplían con la distribución gaussiana, por lo tanto, para el análisis utilizamos esta familia. Las variables predictoras tomadas fueron la masa corporal, la longitud del tarso y la presencia o ausencia de infección. Todos los análisis colorimétricos y estadísticos se realizaron en la plataforma R. La condición corporal fue medida en términos de longitud del tarso y masa corporal por separado, aunque normalmente se considera que la masa corporal está afectada por el tamaño corporal, no se realizó corrección de estas medidas debido a que no se encontró correlación entre las dos variables en ninguna de las dos especies.

Tabla 2.
Descriptores estándar del espectro de reflectancia elegidos.

Variable colorimétrica	Ecuación
Brillo	$B_2 = \frac{\sum_{\lambda_{\min}}^{\lambda_{\max}} R_i}{n_{\omega}} = \frac{B_1}{n_{\omega}}$
Saturación (Croma)	$S_5 = \sqrt{(B_r - B_g)^2 + (B_y - B_b)^2}$
Tono (Matiz)	$H_4 = \arctan\left(\frac{B_y - B_b}{B_r - B_g}\right)$

Donde: R_i es el porcentaje de reflectancia en la primera longitud de onda, λ_{\max} y λ_{\min} son los límites superior e inferior de las longitudes de onda, n_{ω} corresponde al número de intervalos de longitud de onda utilizados para calcular el brillo total y B_r , B_y , B_g son brillo total en rojo ($r = 625 - 700\text{nm}$), amarillo ($y = 550 - 625\text{nm}$), verde ($g = 475 - 550\text{nm}$) y azul ($b = 400 - 475\text{nm}$).

3. Resultados

Inicialmente, este estudio buscó relacionar la condición corporal con la infección. Al realizar pruebas t para *M. striolatus* no se dio una diferencia significativa entre el grupo de infectados y no infectados en el caso de la masa corporal ($t = 1,4615$; $p = 0,167$; $n=20$) ni en la longitud del tarso ($t = 0,84212$; $p = 0,4127$; $n=20$). Igualmente, para *M. manacus* no se encontraron diferencias significativas en la condición corporal según su estado de salud, masa ($t = 0,3519$; $p = 0,7526$; $n=20$) y longitud de tarso ($t = 0,16266$; $p = 0,8813$; $n=20$). La Figura 4 ilustra estos resultados.

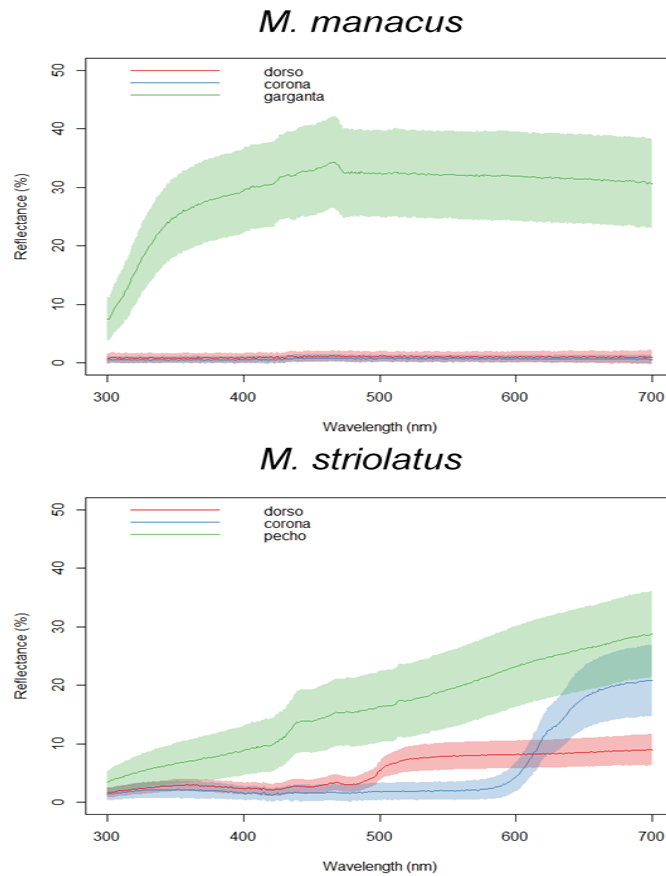
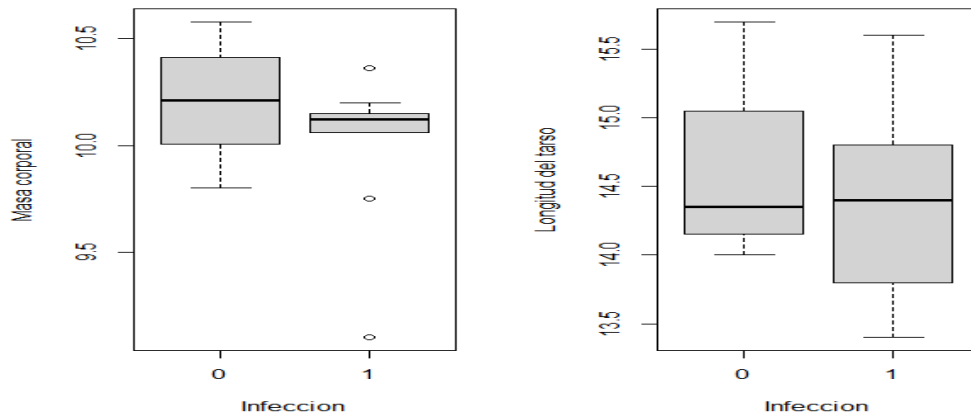


Figura 3. Espectros de reflectancia para la coloración de *Manacus manacus* y *Machaeropterus striolatus*

Machaeropterus striolatus



Manacus manacus

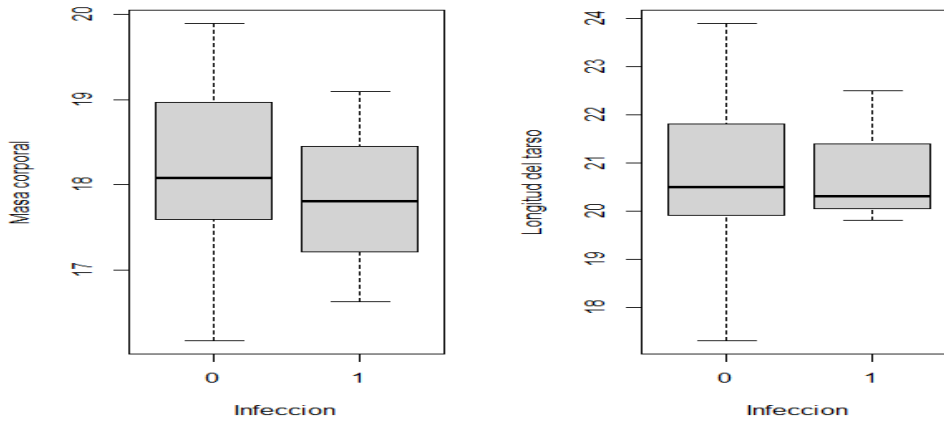


Figura 4. Variación de la masa corporal y la longitud del tarso con la presencia de malaria aviar.

Por otra parte, se emplearon modelos lineales generalizados (GLM) con el fin de confirmar la relación entre la infección, la condición corporal y el estado de los descriptores estándar del espectro de reflectancia durante la misma. Para lograrlo, se llevó a cabo un modelo para cada descriptor en cada parche por especie. En este análisis, para los descriptores del color en cada uno de los parches de *M. striolatus* no se encontró evidencia de un efecto de la infección sobre la expresión de color, y aunque los modelos no presentan resultados significativos, la combinación

de variables para explicar el cambio en el color es muy mixta e incluye infección, masa y longitud de tarso en igual proporción (Tabla 3).

En la especie con pigmentación melánica *M. manacus* se evidenció un efecto de la presencia de malaria aviar sobre los individuos, específicamente en la saturación y el tono de la corona (Tabla 4). El modelo que mejor predice la variación en saturación de la corona de *Manacus manacus* es el que incluye únicamente la variable infección, sin embargo, en todos los modelos que explican esta variación en el color, la infección tiene un efecto significativo e importante. Por otra parte, el modelo que mejor predice la variación del tono de la corona de la misma especie es el modelo que incluye solamente la infección, indicando la relevancia de esta (Tabla 4).

En general, se encontró que en la corona de *Machaeropterus striolatus*, pigmentada notablemente por carotenoides, no se encuentra diferencia significativa entre los infectados y no infectados para los descriptores del espectro (FIG 5A), sin embargo, en el caso de *Manacus manacus*, con valores acromáticos generados por acumulación de melanina, los valores de los descriptores elegidos muestran diferencias significativas para la saturación de la corona. (FIG 5B, Tabla 4).

En el caso del dorso, en *Machaeropterus striolatus*, de color verde oliva, no se encuentran diferencias en los valores de los descriptores estándar del espectro de reflectancia (FIG 6A). Para *M. manacus*, con dorso melánico negro, solo se observa una variación marginalmente significativa en el brillo (FIG 6B, Tabla 4). El pecho de *Machaeropterus striolatus*, no parece mostrar diferencias significativas en el color, al igual que la garganta de *Manacus manacus* (FIG 7).

Tabla 3

GLM con selección de modelos que explican la variación sobre los espectros de reflectancia y medidas de condición corporal para el saltarín rayado *Machaeropterus striolatus*.

<i>Machaeropterus striolatus</i> / Corona Brillo								
Modelo	Variable	estimado	SE	t	P	R2	Weight	AIC
1	Intercepto	14,0211	15,2346	0,920	-0,369	0,01	0,34	93,8215
	Masa	0,8615	1,5055	-0,572	0,574			
2	Intercepto	6,69532	10,66906	0,628	0,538	0,0008	0,29	95,4627
	Long. Tarso	-0,09568	0,73508	-0,130	0,898			
3	Intercepto	5,3536	0,6231	8,592	5,71e-08	0,0006	0,29	95,8028
	Infeción	-0,1064	0,9518	-0,112	0,912			
4	Intercepto	15,9036	16,7144	0,951	0,354	0,02	0,08	95,8077
	Infeción	-0,3232	1,0263	-0,315	0,756			
	Masa	-1,0339	1,6368	-0,632	0,536			
<i>Machaeropterus striolatus</i> / Corona Saturación								
Modelo	Variable	estimado	SE	t	P	R2	Weight	AIC
1	Intercepto	3465,2	2775,7	1,245	0,228	0,03	0,39	314,1
	Masa	-206,8	274,3	-0,754	0,460			
2	Intercepto	2122,59	1949,02	1,089	0,290	0,007	0,31	314,5
	Long. Tarso	-52,34	134,28	-0,390	0,701			
3	Intercepto	1383,26	114,06	12,128	2,17e-10	0,003	0,30	314,6
	Infeción	-45,77	174,23	-0,263	0,796			
<i>Machaeropterus striolatus</i> / Corona Tono								
Modelo	Variable	estimado	SE	t	P	R2	Weight	AIC
1	Intercepto	-0,26509	0,21147	-1,254	0,225	0,082	0,44	-68,9
	Long. Tarso	0,0196	0,0146	1,345	0,194			
2	Intercepto	-0,3221	0,21564	-1,494	0,153	0,14	0,20	-68,4
	Long. Tarso	0,02288	0,01474	1,553	0,138			
	Infeción	0,0218	0,019	1,142	0,268			
3	Intercepto	0,01218	0,0127	0,959	0,350	0,032	0,25	-67,7
	Infeción	0,016	0,0194	0,826	0,419			
4	Intercepto	-0,07645	0,367	-0,208	0,837	0,1	0,12	-67,3
	Long. Tarso	0,02	0,0148	1,357	0,191			
	Masa	-0,0194	0,03	-0,634	0,534			
<i>Machaeropterus striolatus</i> / Dorso Brillo								
Modelo	Variable	estimado	SE	t	P	R2	Weight	AIC
1	Intercepto	17,066	11,507	1,483	0,155	0,05	0,3	78,4
	Masa	-1,156	1,135	-1,018	0,322			
2	Intercepto	-1,4404	8,390	-0,172	0,866	0,03	0,25	78,8
	Long. Tarso	0,4703	0,5803	0,81	0,428			
3	Intercepto	5,5455	0,4568	12,141	4,18e-10	0,023	0,22	79
	Infeción	-0,4822	0,7222	-0,668	0,513			
4	Intercepto	10,6072	13,140	0,807	0,431	0,1	0,11	79,2
	Long. Tarso	0,592	0,5832	1,015	0,324			
	Masa	-1,3626	1,1523	-1,183	0,253			
5	Intercepto	20,8417	12,088	1,724	0,103	0,1	0,11	79,1
	Infeción	-0,7507	0,7414	-1,013	0,325			
	Masa	-1,499	1,1838	-1,266	0,222			
<i>Machaeropterus striolatus</i> / Dorso Saturación								
Modelo	Variable	estimado	SE	t	P	R2	Weight	AIC
1	Intercepto	-1406,35	1371,64	-1,025	0,319	0,117	0,47	282,6

	Long. Tarso	150,87	94,87	1,59	0,129			
2	Intercepto	830,16	76,38	10,869	2,44e-09	0,068	0,27	283,8
	Infeción	-142,84	120,77	-1,183	0,252			
3	Intercepto	-71,91	2195,4	-0,033	0,974	0,139	0,14	283,9
	Long. Tarso	164,36	974,44	1,687	0,11			
	Masa	150,93	192,52	-0,784	0,444			
4	Intercepto	-1018,78	1489,92	-0,684	0,503	0,135	0,11	284
	Infeción	126,56	101,86	1,243	0,231			
	Long. Tarso	-91,16	126,04	-0,723	0,476			
<i>Machaeropterus striolatus</i> / Dorso Tono								
Modelo	Variable	estimado	SE	t	P	R2	Weight	AIC
1	Intercepto	0,567	0,36	1,575	0,133	0,009	0,34	-60,2
	Masa	0,014	0,035	0,419	0,68			
2	Intercepto	0,625	0,26	2,402	0,0273	0,0066	0,33	-60,1
	Tarso	0,0064	0,018	0,356	0,725			
3	Intercepto	0,567	0,36	1,575	0,133	0,009	0,34	-60,1
	Infeción	0,0148	0,0355	0,419	0,68			
<i>Machaeropterus striolatus</i> / Pecho Brillo								
Modelo	Variable	estimado	SE	t	P	R2	Weight	AIC
1	Intercepto	16,688	1,580	10,56	6,93e-9	0,0467	0,40	-60,2
	Infeción	-2,446	2,604	-0,94	0,361			
2	Intercepto	-8,682	31,62	-0,275	0,787	0,032	0,34	-60,1
	Tarso	1,688	2,18	0,774	0,449			
3	Intercepto	6,374	41,98	0,152	0,881	0,0027	0,25	-60,1
	Masa	0,9301	4,1467	0,224	0,825			
<i>Machaeropterus striolatus</i> / Pecho Saturación								
Modelo	Variable	estimado	SE	t	P	R2	Weight	AIC
1	Intercepto	-985,7	2103,2	-0,469	0,645	0,065	0,30	282,2
	Tarso	196,7	145	1,356	0,193			
2	Intercepto	1937,9	107,7	18,0	1,66e-12	0,032	0,41	282,8
	Infeción	-198,5	117,4	-1,119	0,279			
3	Intercepto	-476,4	2216,3	-0,215	0,833	0,0027	0,12	283,5
	Infeción	-147,6	182,5	-0,809	0,430			
4	Tarso	165,3	151,5	1,091	0,292	0,0148	0,18	283,9
	Intercepto	371,2	2871,0	0,129	0,899			
	Masa	147,6	283,5	0,52	0,609			
<i>Machaeropterus striolatus</i> / Pecho Tono								
Modelo	Variable	estimado	SE	t	P	R2	Weight	AIC
1	Intercepto	371,2	2871	0,129	0,899	0,0148	0,20	-60,2
	Masa	147,6	283,5	0,52	0,609			
2	Intercepto	1937,9	107,7	18,0	1,66e-2	0,006	0,34	-60,1
	Infeción	-198,5	177,4	-1,119	0,279			
3	Intercepto	-985,7	2103,2	-0,469	0,645	0,09	0,46	-60,1
	tarso	196,7	145,0	1,356	0,193			

Corona

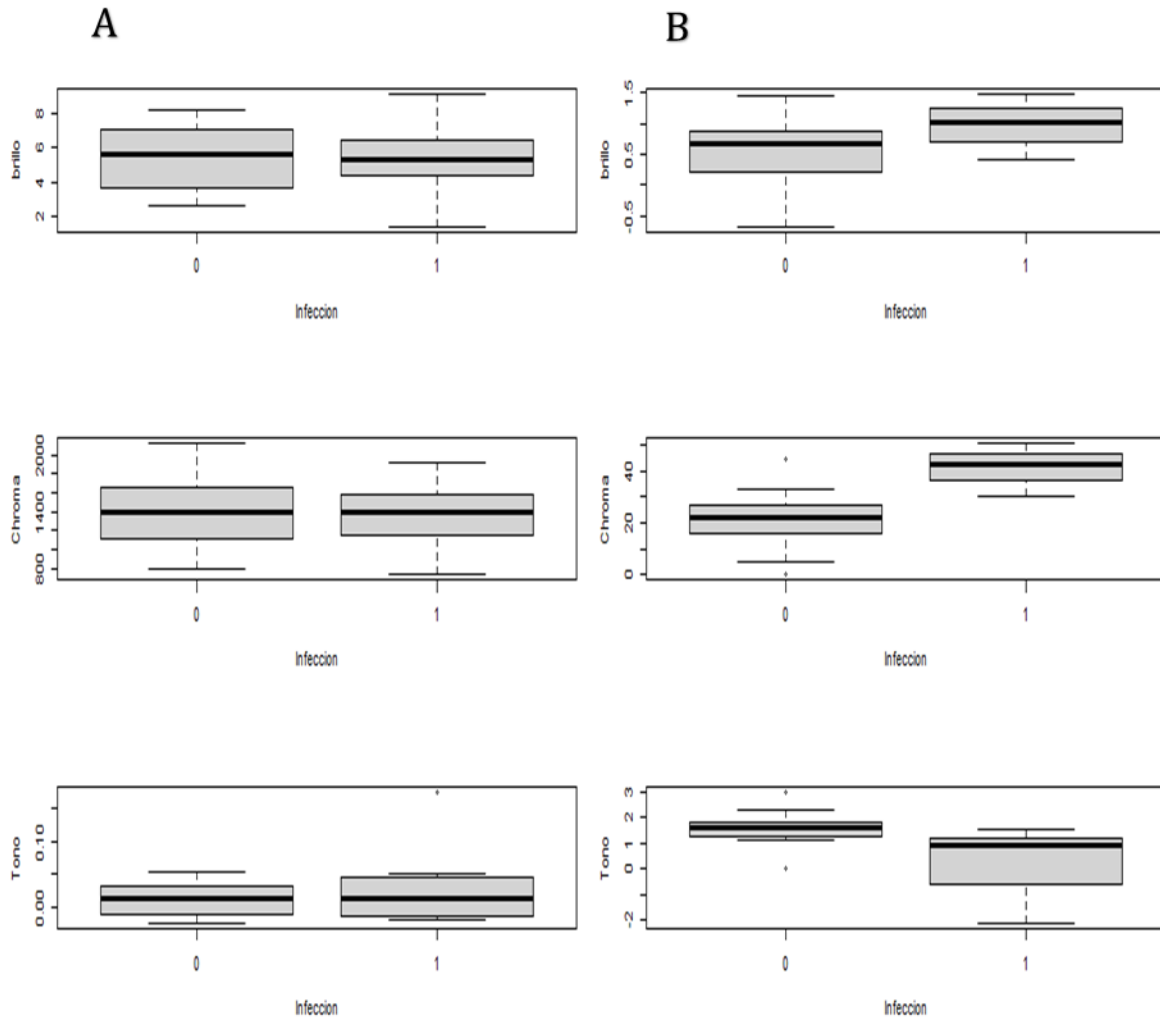


Figura 5. Variación de los tres descriptores estándar del espectro de reflectancia:

Brillo, saturación y tono (A) Corona de los individuos infectados y no infectados de *Machaeropterus striolatus* (B) Corona de los individuos infectados y no infectados de *Manacus manacus*.

Tabla 4

GLM con selección de modelos que explican la variación sobre los espectros de reflectancia y medidas de condición corporal para el saltarín barbablanca *Manacus manacus*.

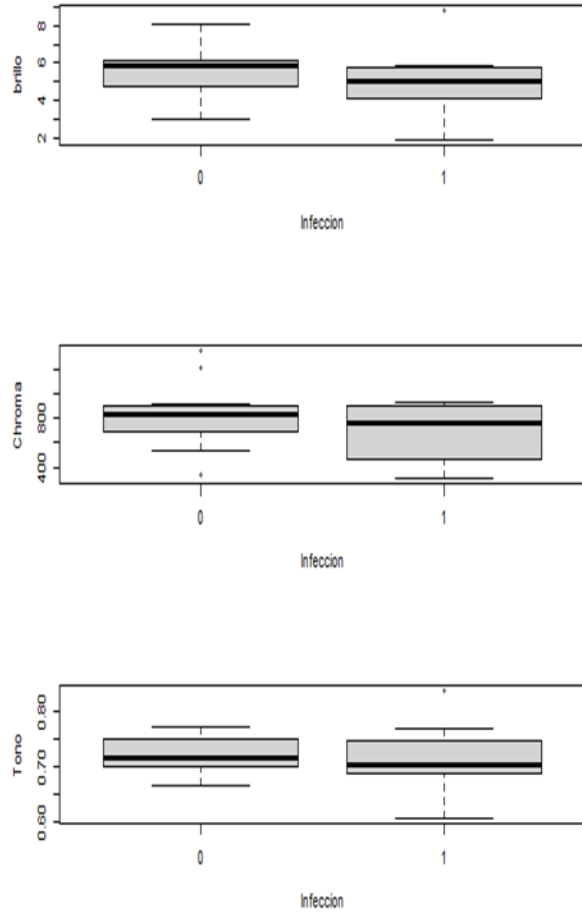
<i>Manacus manacus</i> / Corona Brillo								
Modelo	Variable	estimado	SE	t	P	R2	Weight	AIC
1	Intercepto	0,5446	0,149	3,641	0,0018	0,05	0,46	40,6
	Infección	0,423	0,386	1,097	0,287			
2	Intercepto	1,87	1,942	0,963	0,348	0,02	0,30	42,1
	tarso	-0,06	0,0934	-0,652	0,523			
3	Intercepto	1,149	2,627	0,438	0,667	0,002	0,24	42,6

	masa	-0,029	0,145	-0,206	0,839			
Manacus manacus / Corona Saturación								
Modelo	Variable	estimado	SE	t	P	R2	Weight	AIC
1	Intercepto	21,759	2,60	8,363	1,3e-07	0,30	0,56	155,6
	Infección	19,422	6,718	2,891	0,00973**			
2	Intercepto	73,622	44,142	1,668	0,1137	0,34	0,25	156,0
	Infección	18,663	6,678	2,794	0,0125*			
	masa	-2,863	2,433	-1,177	0,2554			
3	Intercepto	52,89	33,213	1,592	0,1297	0,32	0,19	156,5
	Infección	19,646	6,744	2,913	0,00969			
	tarso	-1,503	1,598	-0,940	0,36027			
Manacus manacus / Corona Tono								
Modelo	Variable	estimado	SE	t	P	R2	Weight	AIC
1	Intercepto	6,7187	3,5505	1,892	0,0756	0,339	0,37	55,2
	Infección	-1,5531	0,5372	-2,891	0,0102*			
	masa	-0,284	0,1957	-1,451	0,1649			
2	Intercepto	1,5751	0,2133	7,383	7,54e-07	0,274	0,56	55,5
	Infección	-1,4778	0,5508	-2,683	0,0125*			
3	Intercepto	6,47132	3,7555	1,723	0,1041	0,27	0,06	57,1
	Infección	-1,5691	0,55529	-2,826	0,0122*			
	tarso	0,0434	0,15456	0,281	0,7824			
	masa	-0,32	0,23858	-1,341	0,1986			
Manacus manacus / Dorso Brillo								
Modelo	Variable	estimado	SE	t	P	R2	Weight	AIC
1	Intercepto	-4,3286	2,6013	-1,664	0,1156	0,218	0,72	48,2
	tarso	0,2672	0,1246	2,144	0,0477*			
2	Intercepto	-4,0911	2,7579	-1,483	0,159	0,208	0,14	50,0
	tarso	0,2549	0,1327	1,921	0,074			
	Infección	0,3224	0,9083	0,355	0,728			
3	Intercepto	-4,402	2,828	-1,557	0,140	0,20	0,13	50,2
	tarso	2,705e-01	1,347e-01	2,008	0,063			
	masa	4,76e-06	5,748e-05	0,083	0,935			
Manacus manacus / Dorso Saturación								
Modelo	Variable	estimado	SE	t	P	R2	Weight	AIC
1	Intercepto	-134,68	86,826	-1,551	0,1404	0,212	0,67	174,5
	tarso	7,80	4,159	1,875	0,0791			
2	Intercepto	-154,422	90,019	-1,715	0,1068	0,2016	0,20	175,5
	tarso	8,819	4,333	2,036	0,0599			
	Infección	-26,795	29,649	-0,904	0,3804			
3	Intercepto	-1,392e+2	9,433e+01	-1,476	0,1607	0,16	0,13	176,5
	tarso	8,005	4,494	1,781	0,0952			
	masa	2,95e-04	1,917e-03	0,154	0,8797			
Manacus manacus / Dorso Tono								
Modelo	Variable	estimado	SE	t	P	R2	Weight	AIC
1	Intercepto	-0,3174	3,80726	-0,083	0,935	0,01136	0,34	61,9
	tarso	0,0806	0,18238	0,442	0,664			
2	Intercepto	1,333	2,949e-01	4,520	0,000349	0,009	0,34	62,0
	masa	3,065e-05	7,790e-05	0,393	0,6991			
3	Intercepto	1,3427	0,2953	4,546	0,0003	0,003	0,32	62,1
	Infección	0,3241	1,253	0,259	0,7992			
Manacus manacus / Garganta Brillo								
Modelo	Variable	estimado	SE	t	P	R2	Weight	AIC
1	Intercepto	30,70437	1,5818	19,410	1,61e-13	0,035	0,37	137,8
	masa	-0,0003681	0,0004405	-0,835	0,414			

2	Intercepto	46,5059	21,3249	2,181	0,0427	0,029	0,34	137,8
	tarso	-0,7764	1,0255	-0,757	0,4588			
3	Intercepto	30,060	1,690	17,790	7,19e-13	0,014	0,29	138,0
	Infeción	2,283	4,363	0,523	0,607			
<i>Manacus manacus / Garganta Saturación</i>								
Modelo	Variable	estimado	SE	t	P	R2	Weight	AIC
1	Intercepto	2079,89	1159,01	1,799	0,618	0,038	0,37	296,5
	tarso	-48,78	55,59	-0,877	0,3918			
2	Intercepto	1084,54	86,243	12,575	2,37e-10	0,034	0,35	297,7
	masa	-0,01982	0,024	-0,825	0,42			
3	Intercepto	1048,95	92,03	11,398	1,15e-09	0,015	0,28	297,8
	Infeción	128,9	237,62	0,542	0,594			
<i>Manacus manacus / Garganta Tono</i>								
Modelo	Variable	estimado	SE	t	P	R2	Weight	AIC
1	Intercepto	-1,3581	2,6793	-0,507	0,618	0,054	0,46	55,0
	tarso	0,1350	0,1288	1,047	0,309			
2	Intercepto	1,413	0,2162	6,535	3,84e-06	0,0057	0,27	56,1
	Infeción	0,1853	0,5583	0,332	0,744			
3	Intercepto	1,428	2,049e-01	6,966	1,66e-06	0,0042	0,27	56,1
	masa	1,621e-05	5,707e-05	0,284	0,78			

Dorso

A



B

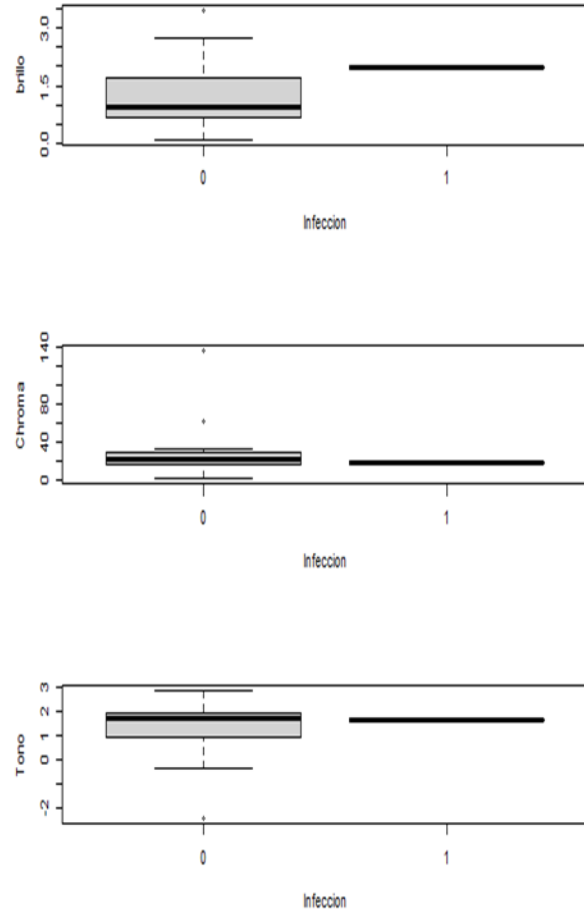


Figura 6. Variación de los tres descriptores estándar del espectro de reflectancia:

Brillo, saturación y tono (A)Dorso de los individuos infectados y no infectados de *Machaeropterus striolatus* (B)Dorso de los individuos infectados y no infectados de *Manacus manacus*.

Pecho - Garganta

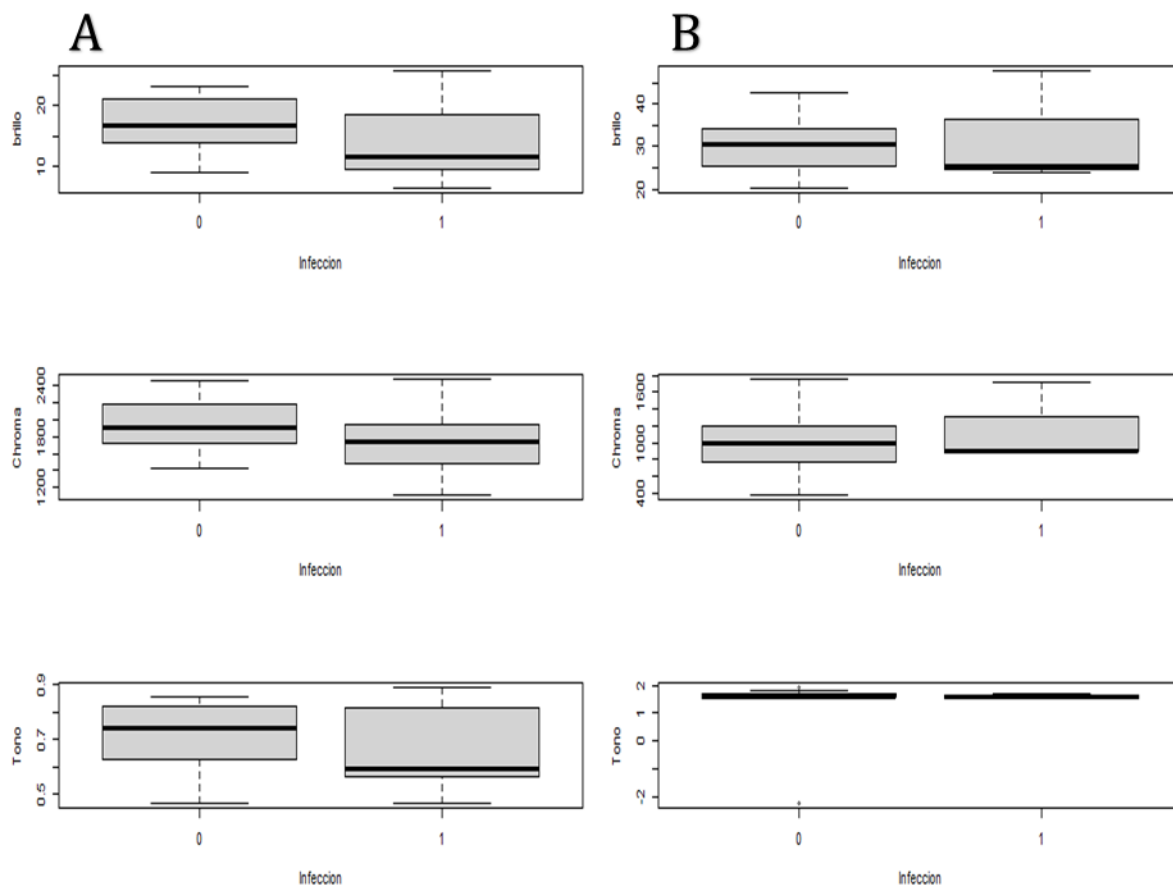


Figura 7. Variación de los tres descriptores estándar:

Brillo, saturación y tono (A)Pecho de los individuos infectados y no infectados de *Machaeropterus striolatus* (B)Garganta de los individuos infectados y no infectados de *Manacus manacus*.

4. Discusión

Previamente se ha hipotetizado sobre la fuerte relación que existe en una interacción parásito-hospedero, como la malaria aviar, con el fitness de los individuos. Sin embargo, no es una relación unidireccional, es decir, no afecta solo una dimensión del individuo, esta relación comprende cambios que van desde las respuestas fisiológicas, hasta cambios sensoriales y por lo tanto comportamentales (Mukhin et al., 2016). Esto es importante porque globalmente se distribuyen tres géneros de hemoparásitos causantes de la malaria aviar, *Haemoproteus*, *Leucocytozoan* y *Plasmodium* que pueden afectar las aves y sus poblaciones, entre ellas un gran porcentaje de passeriformes (Valkiūnas, 2005). En 1982 Hamilton & Zuck propusieron la hipótesis que habla de la incidencia de las enfermedades parasitarias, específicamente de la malaria aviar sobre los caracteres sexuales secundarios como el brillo de las plumas y el canto, en donde la aptitud de los individuos se ve reflejada en el mantenimiento de estos caracteres y en consecuencia su éxito reproductivo depende de la condición de estos.

La coloración en las aves, principalmente las que presentan dimorfismo sexual, tiene una influencia fuerte sobre la elección de pareja, esto porque la expresión de color y los altos costos energéticos que presenta la generación de pigmentos es un indicador de calidad individual y por lo tanto de su éxito reproductivo, sin embargo, la producción pigmentaria es variable y consta de rutas diferentes. (Hill, 1991). En el caso de los carotenoides, no hay síntesis directamente en el organismo, sino que estos se ingieren a través de los alimentos, y seguidamente se emplean para funciones tanto inmunes como pigmentarias. Como consecuencia, implica inicialmente una buena condición del macho, necesaria para forrajear, y metabólicamente la disponibilidad de estos para generar color, lo que depende del estado y las necesidades energéticas de la respuesta del sistema inmune en el

individuo (Rhea et al., 2018). Los carotenoides son pigmentos que no se pueden producir en el organismo, su producción no cuenta con un control génico, sino que cada individuo tendrá que ingerirlos de acuerdo a la disponibilidad, lo cual, hace que su ingesta y por lo tanto la expresión de color sea variable y dependa únicamente de la abundancia o ausencia en el medio. Se sabe que los carotenoides son antioxidantes importantes en y por lo tanto, una gran cantidad de ellos serán empleados en las funciones del sistema inmune, importante para combatir las infecciones (Peters et al., 2008). En el caso del saltarín rayado, no encontramos un modelo significativo que explique la expresión de color generada por carotenoides, que corresponde al color rojo de su plumaje, con relación a malaria aviar. Esto puede indicarnos dos cosas, primero, que la disponibilidad de carotenoides en el lugar donde se capturaron los individuos era muy alta y no era necesaria una compensación entre funciones vitales y reproductivas, o segundo, que las diferencias eran tan sutiles que el muestreo debe incrementar en número, tanto de individuos infectados como individuos sanos, para obtener una diferencia perceptible.

Aunque la producción de melanina no parece estar limitada por agentes externos como el alimento, cómo en el caso de los carotenoides, la melanina también puede ser un indicador de calidad individual en machos. La condición hormonal, específicamente la expresión de testosterona tiene un efecto importante sobre los melanocitos y como consecuencia, sobre la melanización de los machos (Jawor &, Breitwisch, 2003). Esto es importante porque la cantidad de testosterona está directamente relacionada con la expresión de color negro en el plumaje de algunas aves, por lo tanto, las aves más oscuras pueden tener conductas relacionadas con su carga de testosterona como defensa del territorio que finalmente favorezcan su éxito reproductivo (Bókony et al., 2008). Además, la melanina, como señal de calidad en los individuos, aun puede ser debatida porque se conoce con certeza los costos que tiene producir y mantener el pigmento en las plumas. Sin

embargo, las evidencias muestran que las aves con una mejor condición, presentan a su vez una mejor ornamentación a base de melanina. La melanogénesis, al estar bajo control genético también depende del entorno celular, esto conlleva a que factores estresantes como una parasitemia evite la movilización normal de los melanocitos (Guindre-Parker & Love, 2013).

Nuestros resultados muestran que en la especie *Manacus manacus*, con coloración dependiente de expresión de melanina, existe una diferencia significativa entre individuos infectados y no infectados para el croma y el tono de la corona. La concentración y expresión de melanina también puede ser un factor determinante en la señalización de calidad individual, a pesar de que la melanina no se ingiere y no requiere capacidad de búsqueda de alimento, si requiere un mecanismo de síntesis en el organismo por medio de los melanocitos. La ornamentación que tiene como base la melanina, se ha visto correlacionada con aspectos como la concentración de hemoglobina, que también tiene una relación con la presencia de parásitos en sangre, por lo tanto, si se reduce la hemoglobina por alguna infección, también se verá afectada la expresión de color melánico (Krams et al., 2013; Minias et al., 2019). La generación de la melanina se da desde el organismo, esto podría indicarnos que la energía para producir este pigmento está siendo utilizada para evadir la infección.

Para la condición corporal, medida en longitud de tarso y en masa corporal por separado porque no encontramos correlación entre ellas, no tuvimos diferencias significativas entre el grupo de infectados y no infectados. Por una parte, la infección pudo adquirirse en el momento que los individuos ya habían llegado a la etapa estacionaria de su crecimiento, y por otro lado, los fenotipos pueden presentar una resistencia alta a la enfermedad, y si anteriormente ya contaban con una buena condición corporal y además una buena ingesta de antioxidantes, es probable que su sistema

inmune enfrentara la infección de una manera adecuada y sus rasgos físicos no sufrieran cambios drásticos (Arriero et al., 2018).

En este estudio, encontramos una variación estadísticamente significativa en la expresión del color del plumaje de la especie con coloración melánica *M. manacus*, confirmada por modelos lineales generalizados. Los cambios de expresión de melanina durante procesos de infección ha sido poco documentada y ampliamente debatida, sin embargo, parece ser una buena señal honesta de calidad de los individuos. Por otra parte, no pudimos encontrar diferencias en la expresión de carotenoides ni en la condición corporal del grupo de individuos infectados con malaria aviar, que podría ser evidenciada en el futuro a partir de muestras adicionales. La expresión de colores melánicos y la expresión de colores generados por carotenoides son esencialmente distintos, desde su síntesis hasta sus mecanismos de acción y expresión, sin embargo, ambas hacen parte de procesos que requieren energía y en últimas reflejan el estado de salud de cada individuo, a partir de las evidencias bibliográficas y prácticas recolectadas es importante que se reconozcan los elementos que pueden modificar los rasgos, porque estos pueden ser una ventana al conocimiento de la ecología de las especies y sus adaptaciones a los retos que los ecosistemas les presentan, finalmente, la malaria sigue siendo un buen modelo para estos estudios debido a su amplia exploración y sus aun debatidos efectos sobre los caracteres sexuales secundarios.

Referencias

- Aguilera E. & Amat J.A. 2007. Carotenoids, immune response and the expression of sexual ornaments in male greenfinches (*Carduelis chloris*). *Naturwissenschaften* 94: 895–902.
- Arriero, E., Pérez-Tris, J., Ramírez, A. et al. (2018). Trade-off between tolerance and resistance to infections: an experimental approach with malaria parasites in a passerine bird. *Oecologia* 188, 1001–1010
- Bennett, A. T. D., & Théry, M. (2007). Avian Color Vision and Coloration: Multidisciplinary Evolutionary Biology. *The American Naturalist*, 169(S1), S1–S6.
- Bette A. Loiselle, John G. Blake, Renata Durães, T. Brandt Ryder, Wendy Tori. (2007). Environmental and Spatial Segregation of Leks Among Six Co-Occurring Species of Manakins (Pipridae) in Eastern Ecuador, *The Auk*, Volume 124, Issue 2, Pages 420–431.
- Bensch, S., Stjernman, M., Hasselquist, D., Orjan, O., Hansson, B., Westerdahl, H., & Pinheiro, R. T. (2000). Host specificity in avian blood parasites: a study of *Plasmodium* and *Haemoproteus* mitochondrial DNA amplified from birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1452), 1583–1589.
- Bensch S, Hellgren O, Pérez-Tris J. (2009). MalAvi: a public database of malaria parasites and related haemosporidians in avian hosts based on mitochondrial cytochrome b lineages. *Mol Ecol Resour.* 9(5):1353-1358.
- Bókony, V., Garamszegi, L. Z., Hirschenhauser, K., & Liker, A. (2008). Testosterone and melanin-based black plumage coloration: a comparative study. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(8), 1229–1238. doi:10.1007/s00265-008-0551-2
- Butcher, G. S., & Rohwer, S. (1989). The Evolution of Conspicuous and Distinctive Coloration for Communication in Birds. *Current Ornithology*, 51–108.

- Cestari C. & Pizo M.A (2012): Lek phenology of the White-bearded Manakin (*Manacus manacus*, Aves: Passeriformes: Pipridae) in a subtropical region, *Journal of Natural History*, 46:47-48, 2999-3009.
- Costantini, D., & Møller, A. (2008). Carotenoids Are Minor Antioxidants for Birds. *Functional Ecology*, 22(2), 367-370.
- Delhaye, J., Jenkins, T. & Christe, P. (2016). *Plasmodium* infection and oxidative status in breeding great tits, *Parus major*. *Malar J* 15, 531
- Delhey, K., Roberts, M.L. & Peters, A. (2010). The carotenoid-continuum: Carotenoid-based plumage ranges from conspicuous to cryptic and back again. *BMC Ecol.*, 10, 13.
- Doucet SM, Mennill DJ, Hill GE. (2007) The Evolution of Signal Design in Manakin Plumage Ornaments. *Am Nat*; 169(S1):S62-S80.
- Emerson, S.B. & S.K., Boyd. (1999). Mating Vocalizations of Female Frogs: Control and Evolutionary Mechanisms. *Brain, Behavior and Evolution* Vol (53): 187-197.
- Fecchio, A., Svensson-Coehlo, M., Bell, J., Ellis, V., Medeiros, M., Trisos, C., Farias, I. (2017). Host associations and turnover of haemosporidian parasites in manakins (Aves: Pipridae). *Parasitology*, 144(7), 984-993.158.
- Figuerola, J., Munoz, E., Gutierrez, R., & Ferrer, D. (1999). Blood parasites, leucocytes and plumage brightness in the Cirl Bunting, *Emberiza cirrus*. *Functional Ecology*, 13(5), 594–601.
- Galván, I., & Solano, F. (2016). Bird Integumentary Melanins: Biosynthesis, Forms, Function and Evolution. *International journal of molecular sciences*, 17(4), 520.
- GBIF (2021). *Machaeropterus regulus* (Hahn, 1819). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2021-07-12.

GBIF (2021). *Manacus manacus* (Linnaeus, 1766). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset
<https://doi.org/10.15468/39omei>

Guindre-Parker, S., & Love, O. P. (2013). Revisiting the condition-dependence of melanin-based plumage. *Journal of Avian Biology*, 45(1), 29–33.

Jawor JM, Breitwisch R (2003) Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *Auk* 120:249–265.

Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Drummond, A. (2012). Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28(12), 1647–1649.

Hamilton, W.D. & Zuk, M. (1982) Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*, 218, 384–387.

Hellgren, O., Waldenström, J., & Bensch, S. (2004). A new PCR assay for simultaneous studies of *leucocytozoon*, *plasmodium*, and *haemoproteus* from avian blood. *Journal of Parasitology*, 90(4), 797–802.

Hill, G. (1991). Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature*. 350, 337–339.

Hill, G.E. & McGraw. (2006). Bird coloration: mechanisms and measurements (Vol. 1). *Harvard University Press*.

Hilty, S.L., Brown, W.L. (1986). A Guide to the birds of Colombia, Princeton New Jersey, Princeton University Press.

Hörak, P., Ots, I., Vellau, H. et al. (2001). Carotenoid-based plumage coloration reflects hemoparasite infection and local survival in breeding great tits. *ecologia* 126, 166–173.

- Krams IA, Suraka V, Rantala MJ, Sepp T, Mierauskas P, Vrublevska J, Krama T (2013) Acute infection of avian malaria impairs concentration of haemoglobin and survival in juvenile altricial birds. *J Zool* 291:34–41
- LaPointe D. A., Atkinson C. T., Samuel M. D. (2012) Ecology and conservation biology of avian malaria. *Ann N Y Acad Sci.* 1249:211-226.
- Lozano, G. (1994). Carotenoids, Parasites, and Sexual Selection. *Oikos*, 70(2), 309-311.
- Mason N.A., Bowie R. C. (2020) Plumage patterns: Ecological functions, evolutionary origins, and advances in quantification, *The Auk*, Volume 137, Issue 4.
- McGraw, K. J. (2008). An update on the honesty of melanin-based color signals in birds. *Pigment Cell & Melanoma Research*, 21(2), 133–138.
- Meunier, J., Figueiredo Pinto, S., Burri, R. et al. (2011). Eumelanin-based coloration and fitness parameters in birds: a meta-analysis. *Behav Ecol Sociobiol* 65, 559–567.
- Minias, P., Indykiewicz, P., Nowakowski, J.J. et al. (2019). Melanin-based plumage ornamentation signals condition and physiological stress in the Black-headed Gull. *Journal of Ornithology*. 160, 1159–1169
- Møller, A.P., Biard, C., Blount, J.D., Houston, D.C., Ninni, P., Saino, N. & Surai, P.F. 2001. Carotenoid-dependent signals: Indicators of foraging efficiency, immunocompetence or detoxification ability? *Avian Poult. Biol. Rev.* 11: 137–159.
- Mukhin A, Palinauskas V, Platonova E, Kobylkov D, Vakoliuk I, et al. (2016) The Strategy to Survive Primary Malaria Infection: An Experimental Study on Behavioural Changes in Parasitized Birds. *Plos One* 11(7): e0159216.
- Osorio, D., & Vorobyev, M. (2008). A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals. *Vision Research*, 48(20), 2042–2051.

- Owen, J. C. (2011). Collecting, processing, and storing avian blood: a review. *Journal of Field Ornithology*, 82(4), 339–354.
- Penha V. AS., Rodrigues R., Quaglia A.I, Hoepers P.G., Del-Claro K., Soares L. (2020). Plumage Coloration Predicts Haemosporidian Infection Occurrence in Birds, *Ardea*, 108 (1), 39-48.
- Peters, A., Delhey, K., Andersson, S., van Noordwijk, H., & Förchler, M. I. (2008). Condition-dependence of multiple carotenoid-based plumage traits: an experimental study. *Functional Ecology*, 22(5), 831–839.
- Rhea, A. M., Billerman S. M., Weaver R. J., Eddy D. K., Carling M. D. (2018). Living with Malaria: Testing the relationships between plumage characteristics and associated carotenoid concentrations in a species of woodpecker.
- Saks, L., McGraw, K., & Horak, P. (2003). How feather colour reflects its carotenoid content. *Functional Ecology*, 17(4), 555–561.
- Santiago-Alarcon, D., MacGregor-Fors, I., Kühnert, K., Segelbacher, G., & Schaefer, H. M. (2015). Avian haemosporidian parasites in an urban forest and their relationship to bird size and abundance. *Urban Ecosystems*, 19(1), 331–346.
- Schaefer, H. M. (2010). Visual communication: evolution, ecology, and functional mechanisms. *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms*, 3–28.
- Shawkey, M. D., Hill, G. E., McGraw, K. J., Hood, W. R., & Huggins, K. (2006). An experimental test of the contributions and condition dependence of microstructure and carotenoids in yellow plumage coloration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1604), 2985–2991.
- Shorey, L. (2002). Mating success on white-bearded manakin (*Manacus manacus*) leks: male characteristics and relatedness. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(6), 451–457.

Tschirren, B., Fitze, P. S., & Richner, H. (2003). Proximate mechanisms of variation in the carotenoid-based plumage coloration of nestling great tits (*Parus major L.*). *Journal of Evolutionary Biology*, 16(1), 91–100.

Valkiūnas, G., Žičkus, T., Shapoval, A. P., & Iezhova, T. A. (2006). Effect of *Haemoproteus belopolskyi* (Haemosporida: Haemoproteidae) on Body Mass of the Blackcap *Sylvia atricapilla*. *Journal of Parasitology*, 92(5), 1123–1125.

Valkiūnas G. Avian Malaria Parasites and other Haemosporidia, 2005. CRC Press. CRC Press.

Valkiūnas, G., Iezhova, T.A. (2018). Keys to the avian malaria parasites. *Malar J* 17, 212.