

UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA

Facultad de Ciencias

Grado de Biología

Trabajo Fin de Grado

# Influencia de las condiciones ambientales en la prevalencia y abundancia de ectoparásitos en el papamoscas cerrojillo: un estudio a largo plazo

Código del TFG: **BL20-79-BEF**

Tipología: **Trabajo de iniciación a la investigación**

---

Autor: Juan Santiago Triviño Alberca



09/09/2021

## Agradecimientos

Agradecer a mi madre y a mi novia por todo el apoyo y ánimos que me han dado y a mi tutor David por la paciencia que ha tenido todo este tiempo.

También me gustaría agradecer a todos los profesores del Grado de Biología los 4 años que nos han brindado y en los que nos han enseñado que no solo los animales son complejos como creíamos, que no todo tiene una explicación y que todavía queda mucho por descubrir pudiendo ser nosotros partícipes de ello.

Por último, me gustaría hacer una mención especial a Don Carlos Rouco, Don Diego Nieto y Doña Rosa Giráldez pues son el ejemplo a seguir tanto mío como de muchos estudiantes que quieran ser profesores en un futuro.

## Índice general

Índice de Ilustraciones .....	2
Índice de tablas.....	3
Resumen .....	4
Palabras clave .....	4
Abstract.....	5
Key words.....	5
Introducción.....	6
Objetivos.....	9
Materiales y métodos.....	10
Resultados y discusión.....	16
Conclusiones.....	22
Conclusions .....	23
Bibliografía.....	24

## Índice de Ilustraciones

- Figura 1.** Imagen de un papamoscas cerrojillo macho en época reproductiva en la cual adquiere un plumaje negro o marrón oscuro en la parte superior y una mancha blanca en la frente. Fuera de la época reproductiva, tanto machos como hembras tienen un plumaje de color pardo claro en el dorso y blanco en las partes inferiores.....10
- Figura 2.** Robledal formado por *Quercus pyrenaica*, *Erica arborea*, *Cistus laurifolius* y *Crataegus monogyna*, donde se llevó a cabo el estudio.....11
- Figura 3.** Pinar formado por *Pinus silvestris*, *Cupressus arizonica* y *Pinus pinaster*, donde se llevó a cabo el estudio.....12
- Figura 4.** Relación entre la prevalencia anual de pupas y la intensidad media de parasitosis por caja en nidos parasitados por pupas. A) Robledal y B) Pinar.....17
- Figura 5.** Influencia de las variables ambientales significativas en la prevalencia de parasitosis por pupas. A) La prevalencia de parasitosis en función del periodo de estudio. B) La prevalencia de parasitosis en función de la precipitación media de mayo.....18
- Figura 6.** Relaciones entre la probabilidad de parasitosis y las variables que han resultado significativas en los análisis. A) La probabilidad de parasitosis en función de la fecha de puesta. B) La probabilidad de parasitosis en función del número de pollos de la puesta. C) La probabilidad de parasitosis en función del hábitat. D) La probabilidad de parasitosis en función del tamaño de la mancha blanca frontal del macho de la pareja.....20
- Figura 7.** Intensidad de parasitosis por pupas en nidos ya parasitados en relación al número de pollos de la puesta.....22

## Índice de tablas

<b>Tabla 1.</b> Correlaciones para ver que variables eran las indicadas para usar en nuestro estudio .....	16
<b>Tabla 2.</b> Modelo GLM, realizado a nivel poblacional para ver que variables influían en la prevalencia de parasitosis. Los análisis significativos han sido marcados con un * .....	18
<b>Tabla 3.</b> Modelo GLMM, realizado a nivel individual, usando los datos de todos los nidos para ver de qué variables dependía la probabilidad de parasitosis. Los resultados significativos han sido marcados con un * .....	20
<b>Tabla 4.</b> Modelo GLMM, a nivel individual, realizado solo teniendo en cuenta nidos ya parasitados para comprobar que variables influían en la intensidad de parasitosis. Los resultados significativos han sido marcados con un * .....	21

## Resumen

El parasitismo es clave en la coevolución de individuos. Algunos parásitos causan daños directos en el hospedador, otros pueden causar enfermedades. Utilizando los resultados de diversos estudios previos y utilizando una base con datos recogidos durante 19 años (desde 1998-2018; exceptuando 2002 y 2003) hemos llevado a cabo un análisis a nivel poblacional e individual para analizar qué factores ambientales y fenotípicos influyen en la prevalencia, probabilidad e intensidad de parasitosis por pupas de la especie de mosca *Protocalliphora azurea* en papamoscas cerrojillo. Nuestros resultados han arrojado que solo el periodo de estudio y la precipitación media de mayo influyen de manera significativa en la prevalencia de parasitosis de tal manera que a lo largo del periodo de estudio la prevalencia ha disminuido y en años con pocas precipitaciones la prevalencia ha aumentado. También se ha visto que diversos factores tienen una relación significativa con la probabilidad de parasitosis, de tal manera que la probabilidad de parasitosis por pupas es: mayor en nidos con mayor número de pollos, mayor en nidos los cuales la puesta se ha realizado en una fecha más avanzada, menor en cajas nidos del pinar con respecto al robledal y menor en aquellos nidos en los cuales el macho tiene una mancha blanca frontal de mayor tamaño. Por último, nuestros resultados han indicado que cuando un nido ya está parasitado por pupas, la intensidad de dicha parasitosis solo depende del número de pollos de la puesta. Como conclusión, nuestros resultados indican que el paso de los años acompañado de cambios anuales en las precipitaciones de mayo afecta a la asociación hospedador-parásito, que un individuo debido a sus rasgos y capacidades tiene distinta probabilidad de ser parasitado y que la intensidad de parasitosis en nidos ya infectados cambia en función del número de pollos.

**Palabras clave:** Papamoscas cerrojillo, pinar, robledal, parasitosis, pupas

## Abstract

Parasitism is key in the coevolution of individuals. Some parasites cause direct damage to the host, others can cause disease. Using the results of several previous studies and using a database with data collected during 19 years (from 1998-2018; except 2002 and 2003) we have carried out an analysis at the population and individual level to analyze which environmental and phenotypic factors influence the prevalence, probability and intensity of pupae parasitosis of the fly species *Protocalliphora azurea* in pied flycatcher. Our results have shown that only the study period and the average rainfall in May have a significant influence on the prevalence of parasitosis such that throughout the study period the prevalence has decreased and in years with little rainfall the prevalence has increased. It has also been seen that several factors have a significant relationship with the probability of parasitosis, such that the probability of parasitosis by pupae is: higher in nest with a greater number of nestlings, higher in nest in which the laying has taken place at a later date, lower in nest boxes in the pine forest with respect to the oak forest and lower in those nest in which the male has a larger frontal white spot. Finally, our results have indicated that when a nest is already parasitized, the intensity of parasitosis by pupae depends only on the number of nestlings in the clutch. In conclusion, our results indicate that the passage of years accompanied by annual changes in May rainfall affects the host-parasite association, that an individual due to its traits and capabilities has a different probability of being parasitized and that the intensity of parasitosis in already infected nest changes depending on the number of nestlings.

**Keywords:** Pied flycatcher, pine forest, oak grove, parasitosis, pupae

## Introducción

El filo artrópoda constituye el filo más grande del reino animal, sin embargo, un número muy pequeño de especies están relacionadas con la salud animal (Mathison et al., 2014). Algunos de estos artrópodos causan daños directos en el hospedador, como, por ejemplo, es el caso de los ectoparásitos hematófagos, que chupan sangre causando anemia e incluso la muerte del hospedador. Otros son capaces de causar enfermedades (Olsen, 1998).

El parasitismo es una presión selectiva común que sufren los animales que se encuentran en la naturaleza (Merino et al., 1998). Para el hospedador, el costo que le supone mantener a un número determinado de parásitos puede ser trivial o puede llegar a ser insostenible. Esto depende, entre otros factores, de las condiciones ambientales (Merino et al., 1998), de la carga parasitaria o del estado inmunitario y nutricional del hospedador (Saavedra-Orjuela et al., 2014).

A nivel poblacional, las condiciones ambientales juegan un papel determinante en la prevalencia de ectoparásitos, así como en el grado de severidad de sus impactos sobre el hospedador. En diversos estudios se ha visto que, un aumento de la temperatura se traduce en una mayor prevalencia de ectoparásitos en las aves (Zamora-Vilchis et al., 2012), o que un aumento o disminución de las precipitaciones conlleva un aumento o disminución de la probabilidad de parasitosis (Merino et al., 1996; Antoniazzi et al., 2010). También se ha comprobado que la densidad de hospedadores está relacionada positivamente con la transmisión de parásitos entre estos (Arneberg, 2001). Por tanto, la intensidad de parasitosis y sus daños varían en función de las condiciones ambientales y en función de la densidad de hospedadores (Potti et al., 1996). Un claro ejemplo es *Anopheles*, que es un género de mosquito que se desarrolla en lugares cálidos y húmedos. Dicho género, que es transmisor del paludismo, no tiene capacidad de supervivencia en climas secos, sin embargo, los cambios climáticos actuales están provocando que dicho mosquito llegue a territorios donde antes le era imposible sobrevivir (Cerdeira et al., 2008). Otro ejemplo es el nematodo *Heterakis gallinarum*, parásito de algunas aves. Este parásito a medida que aumenta la temperatura aumenta la velocidad de desarrollo de las larvas, lo que provoca un aumento potencial en la prevalencia de la infección por este parásito (García del Río et al., 2020). Así el contexto de cambio global en el que nos encontramos puede influir en la distribución espacial y temporal,

así como la dinámica estacional y la dinámica interanual de agentes parasitarios (Jesus et al., 2013).

Características relacionadas con el hospedador tales como el sexo, la edad o su fenotipo también son otros factores determinantes de la parasitosis (Merino et al., 1998). Por ejemplo, en un estudio realizado sobre papamoscas cerrojillo, se descubrió que el número de parásitos era dependiente del sexo del hospedador, y que los machos eran más propensos a la parasitosis que las hembras debido a que estos se dispersan más y están más inmunodeprimidos (Rodríguez et al., 2021). En otros estudios también se comprobó que la probabilidad de parasitosis en aves aumentaba a medida que los individuos envejecían (Marzal et al., 2015) y que en el papamoscas cerrojillo los machos con manchas blancas de mayor tamaño eran menos propensos a ser parasitados (Järvistö et al., 2013)

El papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) es una especie de paseriforme de la familia Muscicapidae. Este migrador de larga distancia utiliza agujeros para la reproducción. Un ectoparásito común en esta especie es la larva hematófaga de la mosca *Protocalliphora azurea*, que pertenece al grupo de los Califóridos (Garrido-Bautista et al., 2019). Aunque los efectos de estos parásitos sobre las aves se han estudiado mayoritariamente durante la fase de estancia en el nido, los daños producidos al pájaro por las pupas no terminan al salir del nido, sino que se prolongan durante toda la vida del individuo. Así, a corto plazo, estos parásitos producen estrés oxidativo en hembras y pollos, mientras que, a largo plazo, pueden causar, entre otros efectos, que los huevos de las hembras o los caracteres sexuales de los machos que crecieron en nidos infectados por pupas de calíforas tengan un tamaño medio menor que aquellos individuos que no fueron parasitados durante la fase de pollos. (Potti et al., 2011)

Los parásitos al tener efectos negativos (a corto y/o largo plazo) en la reproducción y supervivencia del hospedador pueden jugar un papel clave en la dinámica poblacional del hospedador. Sin embargo, sus efectos pueden variar según las características del hospedador y ambientales, por lo que para entender las interacciones entre parásito y hospedador es necesario comprender los factores individuales y ambientales que afectan al parasitismo.

En este trabajo se analizará si las condiciones ambientales y las características fenotípicas del papamoscas cerrojillo influyen en la parasitosis por pupas a nivel poblacional y a nivel individual. Basándonos en estudios previos predecimos que: 1) La prevalencia anual

de infección por pupas está relacionada con la intensidad media de infección por dicho parásito, 2) La prevalencia de parasitosis por pupas está relacionada positivamente con la temperatura y con las precipitaciones anuales, 3) Una mayor densidad de individuos en la caja nido conlleva una mayor probabilidad de parasitosis, 4) A medida que aumenta la fecha de puesta, la probabilidad de parasitosis aumenta, 5) Los machos con una mancha blanca de mayor tamaño son menos propensos a la parasitosis por pupas y 6) La intensidad de parasitosis depende del número de pollos de la puesta.

## Objetivos

El objetivo general del trabajo es determinar los factores ambientales e individuales que afectan a la parasitosis por pupas de calíforas. Para ello se han usado datos de 19 años (desde 1998 hasta 2018; exceptuando los datos recogidos en los años 2002 y 2003) recogidos de una población de papamoscas cerrojillos que lleva siendo monitorizada desde 1988. Nuestros objetivos específicos son:

- Investigar si la prevalencia anual (% nidos infectados por calíforas) está relacionada con la intensidad media de infección por pupas por caja (considerando solo los nidos infectados por calíforas).
- Investigar si la prevalencia de parasitosis por pupas está influenciada por las condiciones climáticas.
- Investigar de qué variables individuales depende la probabilidad de parasitosis por pupas teniendo en cuenta nidos con y sin pupas.
- Investigar qué variables individuales influyen en la intensidad de parasitosis por pupas en nidos infectados por pupas

## Materiales y métodos

### Especie de estudio

El papamoscas cerrojillo es una especie de passeriforme de pequeño tamaño que, durante la época de reproducción, se establece en la región Eurosiberiana, asociado a robledales y en menor medida a hayedos y pinares. En la región mediterránea lo encontramos en bosques caducifolios y de coníferas mayoritariamente. (Román et al., 1996).



**Figura 1.** Imagen de un papamoscas cerrojillo macho en época reproductiva en la cual adquiere un plumaje negro o marrón oscuro en la parte superior y una mancha blanca en la frente. Fuera de la época reproductiva, tanto machos como hembras tienen un plumaje de color pardo claro en el dorso y blanco en las partes inferiores.

Es un ave insectívora (Both et al., 2012) que pasa sus inviernos en el oeste de África (Sanz J.; 1994). Suele ser una especie generalmente monógama. Las hembras ponen de 4 a 7 huevos. El periodo de incubación suele durar 2 semanas, momento en el que los huevos comienzan a eclosionar y nacen las crías. Estas permanecen en el nido entre 2 y 3 semanas, en las cuales ambos padres les proporcionan el alimento. (Román et al., 1996).

## Población de estudio

Lo datos de este estudio fueron tomados entre los años 1998-2018, en dos áreas: La primera situada en un bosque caducifolio de roble (*Quercus pyrenaica*) en La Hiruela (Madrid, 41°04'N 3°27'W) (172 cajas nido). La segunda situada en un pinar (*Pinus sylvestris* y *Pinus pinaster* principalmente) en Montesclaros (Castilla La Mancha, 40°40'N 4°8'W) (81 cajas nido) (Camacho et al., 2015). Ambos lugares son diferentes tanto en composición como en estructura de la vegetación.

El robledal posee una densidad media de 460 árboles por ha-1. En dicho lugar la explotación forestal cesó en el siglo pasado, por tanto, aunque en la actualidad la ganadería sigue estando activa, una densa cubierta vegetal y un sotobosque de árboles jóvenes de robles, *Erica arborea*, *Cistus laurifolius* y *Crataegus monogyna* reevolucionaron (0,5-3 m alto; cobertura media 80%) (Figura 2).



**Figura 2.** Robledal formado por *Quercus pyrenaica*, *Erica arborea*, *Cistus laurifolius* y *Crataegus monogyna*, donde se llevó a cabo el estudio.

El pinar está formado por un monocultivo de pino silvestre (*Pinus silvestris*) con una densidad media de 200 árboles/ha y árboles dispersos de *Cupressus arizonica* y *Pinus pinaster* (Camacho, 2018) (Figura 3).



**Figura 3.** Pinar formado por *Pinus silvestris*, *Cupressus arizonica* y *Pinus pinaster*, donde se llevó a cabo el estudio.

Ambas parcelas están separadas por 1,3Km, la distancia promedio entre las cajas nido es de 30m y todas las cajas tienen las mismas dimensiones (agujero de entrada: 35mm; área basal de la caja: 168cm<sup>2</sup>).

Durante la temporada (finales de abril-principios de julio) las cajas fueron revisadas regularmente para así poder determinar con exactitud la fecha de puesta, el tamaño de la nidada, la fecha de eclosión de los huevos y el número de pollos que vuelan (Potti et al., 2021).

Las aves fueron capturadas durante el periodo de incubación (hembras) y durante el periodo de cría de los pollos (machos y hembras). Los adultos fueron capturados a través de trampas nido y se les marcó con anillas con un código alfanumérico único. A estos adultos se les midió el peso y la longitud del tarso, como indicador del tamaño corporal, la mancha blanca y la edad (joven o adulto). El peso fue medido con una báscula con una precisión de 0,05g (Tomás et al., 2007) y la longitud del tarso y la mancha blanca frontal fueron medidos con un calibre digital (Canal et al., 2021). Aquellos pollos que sobrevivían por encima de los 13 días

de edad fueron medidos morfométricamente y fueron marcados con anillas de metal numeradas (Camacho et al., 2015).

La carga ectoparásita de pupas de calíforas fue medida en cada caja nido. Para obtener el número de pupas, una vez todos los pollos han volado, se desmontaba, examinaba cuidadosamente el material del nido y se contaba el número de pupas de mosca azul (Moreno-Rueda et al., 2016).

En la obtención de datos fueron omitidos los nidos usados en experimentos (intercambio de pollos entre ellos), así como los datos recolectados en los años 2002 y 2003 debido a las discontinuidades en la intensidad del trabajo de campo.

### **Variables ambientales**

Se usaron como variables ambientales la precipitación y la temperatura (Le Vaillant et al., 2021). Los datos de las variables ambientales fueron obtenidos de dos estaciones meteorológicas.

La primera, situada a unos 15 km del área de estudio recogió los datos desde el inicio del estudio hasta que cerró en 1997. La segunda, situada en Colmenar Viejo (-40° 39'N 3° 45'W) a unos 50km del área de estudio. Aunque esta estación está más lejos que la primera, el uso de sus datos está validado debido a que las variables medidas en ambas estaciones meteorológicas mientras que ambas estuvieron activas están correlacionadas.

A lo largo de la duración de nuestro estudio se calcularon para cada año, como variables climáticas la precipitación y temperatura mínimas y máximas de los meses mayo y junio y también los valores promedio de toda la temporada de cría (Primavera; abril-junio)

### **Análisis estadísticos**

En primer lugar, analizamos si la prevalencia anual (% nidos infectados por calíforas) estaba relacionada con la intensidad media de parasitosis por caja (número de calíforas por nido; considerando solo los nidos infectados). Para ello, realizamos dos “Pearson correlation”, una para la población del robledal y una para la población del pinar.

Para analizar los factores que afectan a la prevalencia de parasitosis por pupas a nivel poblacional realizamos un Modelo Lineal Generalizado (GLM, estructura de error binomial, función de enlace logit). En este modelo la variable dependiente fue el número de cajas parasitadas en función del número de cajas no parasitadas (función `cbind` en R; ref) y las variables independientes fueron la temperatura media de mayo, la precipitación media de mayo y el número de cajas ocupadas cada año. Análisis exploratorios previos mostraron que los otros índices de temperatura y precipitación (Temperatura máximas y mínimas y precipitaciones máximas de mayo junio y de la primavera) estaban correlacionados con las temperaturas medias de mayo. Así para evitar problemas de colinealidad, solo la temperatura media y la precipitación media de mayo se usaron en los modelos anteriores.

También, realizamos dos análisis a nivel individual. En primer lugar, analizamos los determinantes de la probabilidad de parasitosis en nidos (con y sin pupas). En segundo lugar, analizamos los determinantes que influyen en la intensidad de parasitosis por pupas en nidos ya parasitados por pupas. Para ello utilizamos dos ajustes de Modelos Lineales Mixtos Generalizados (GLMM, estructura de error binomial). En el primer análisis la variable dependiente fue la presencia o ausencia de pupas (Sí/No) y en el segundo análisis la variable dependiente fue el número de pupas (solo se consideraron nidos con ectoparásitos), mientras que las variables independientes fueron para ambos análisis las mismas, fecha de puesta, edad de la hembra reproductora (joven/adulto), edad del macho (joven/adulto), número de pollos, longitud del tarso de la hembra y del macho, así como el tamaño de la mancha blanca del macho. Como variables random para ambos análisis usamos el año, la identidad del macho y la identidad de la hembra.

Durante los análisis, realizamos sistemáticamente un análisis de diagnóstico de modelos (por ejemplo, puntos de datos influyentes, distribución de residuos) para evitar resultados basados en artefactos estadísticos. También analizamos la multicolinealidad entre rasgos fenotípicos potencialmente correlacionados mediante el cálculo de los factores de inflación de variación (VIF). Dichos análisis no mostraron desviaciones aparentes de los supuestos de los modelos lineales (por ejemplo, todos los valores de  $VIF < 2$ ) (Hair et al., 2021), posiblemente porque los rasgos fenotípicos se estiman en relación con lo de al lado (Schlicht et al., 2014)

Los análisis se realizaron en R versión 4.1.0. Para correr los modelos lineales utilizamos los paquetes lme4 (Bates et al., 2015) y lmerTest (Kuznetsova et al., 2015). El paquete DHARMA (Hartig, 2016) y la función VIF del paquete Car (Dongyu, 2011) se utilizaron para los modelos de diagnóstico y para los análisis de datos mediante regresión se utilizó el paquete arm (Gelman et al., 2007). También se han utilizado otros paquetes como el dplyr (Wickham et al., 2021), el corrplot (Wei et al., 2021) o el psych (Revelle 2021). Por último, utilizamos los paquetes sjplot (Ludecke 2021) y ggplot2 (Wickham et al., 2021) para la creación de tablas y figuras.

## Resultados y discusión

### Análisis a nivel poblacional

En primer lugar, realizamos una correlación de las variables climáticas para evitar problemas de colinealidad en análisis posteriores. Correlacionamos la temperatura media de mayo (MeanTMay), la temperatura mínima de mayo (MinTMay), la temperatura máxima de mayo (MaxTMay), la precipitación media de mayo (MeanPMay), la precipitación máxima de mayo (MaxPMay), la precipitación durante la incubación de los huevos (PrecipIncub) y la temperatura de incubación de los huevos (TempIncub) (Tabla 1).

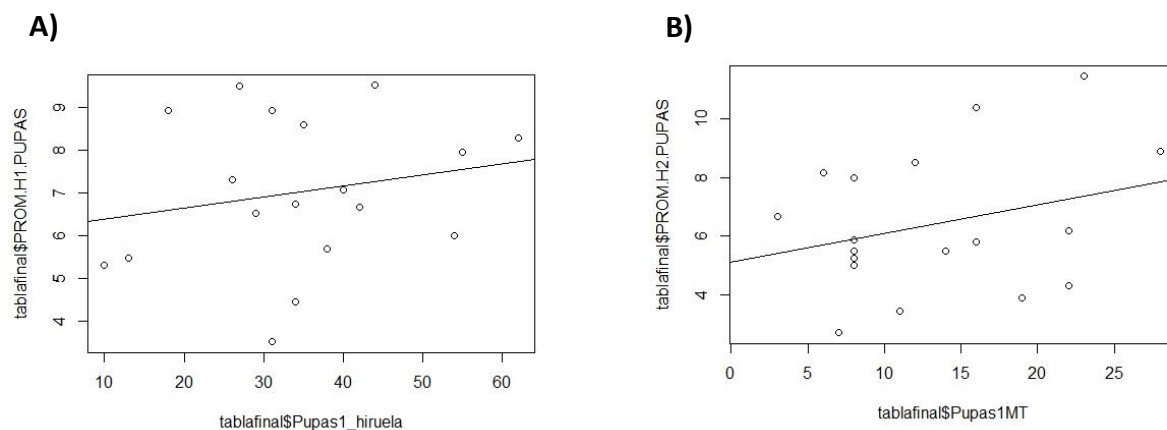
**Tabla 1.** Correlaciones para ver que variables eran las indicadas para usar en nuestro estudio.

	Mean PMay	Mean TMay	MaxT May	MaxP May	MaxP Spring	MeanT Spring	MeanP Spring
MeanPMay	1.000	<b>-0.647</b>	<b>-0.687</b>	0.841	0.783	-0.611	0.873
MeanTMay	<b>-0.647</b>	1.000	<b>0.790</b>	-0.489	-0.354	0.888	-0.450
MaxTMay	<b>-0.687</b>	<b>0.790</b>	1.000	-0.536	-0.377	0.726	-0.486
MaxPMay	0.841	-0.489	-0.536	1.000	0.712	-0.499	0.773
MaxPSpring	0.783	-0.354	-0.378	0.712	1.000	-0.456	0.939
MeanTSpring	-0.611	0.889	0.726	-0.499	-0.456	1.000	-0.498
MeanPSpring	0.873	-0.450	-0.486	0.773	0.939	-0.498	1.000

Debido a la alta correlación entre variables climáticas, se escogieron las variables MeanPMay y MeanTMay para nuestros análisis ya que la mayoría de las puestas de la población de estudio ocurren en mayo.

La prevalencia anual de pupas no tenía una relación significativa con la intensidad media de parasitosis por caja en nidos parasitados por pupas, ni en el robledal (Correlación de Pearson:  $r=0.2$  y  $p=0.4$ ) ni en el pinar (Correlación de Pearson:  $r=0.29$  y  $p=0.23$ ) (Figura 4, Tabla 1). En contra de nuestros resultados, un estudio previo encontró que una mayor prevalencia

de infección por pupas está relacionada con una mayor tasa de infección por dichos parásitos (Garrido-Bautista et al., 2019).



**Figura 4.** Relación entre la prevalencia anual de pupas y la intensidad media de parasitosis por caja en nidos parasitados por pupas. A) Robledal y B) Pinar

A nivel poblacional, encontramos que la prevalencia de parasitosis por pupas había disminuido a lo largo del periodo de estudio (Figura 5A, Tabla 2). Dichos resultados pueden deberse a efectos relacionados con el cambio climático, aunque futuros estudios (Moller, 2010). También podemos observar que esta prevalencia estaba negativamente relacionada con la precipitación media de mayo, siendo menor cuanto más lluvioso es el año (Figura 5B, Tabla 2). Esto lo corrobora un estudio realizado anteriormente en la población de estudio en los que en años húmedos, las pupas fueron menos prevalentes (Merino et al., 1996). De forma similar, otros estudio también han encontrado que la prevalencia de parásitos está relacionada con la precipitación (Miterpakova et al., 2012; Abad et al., 2021).

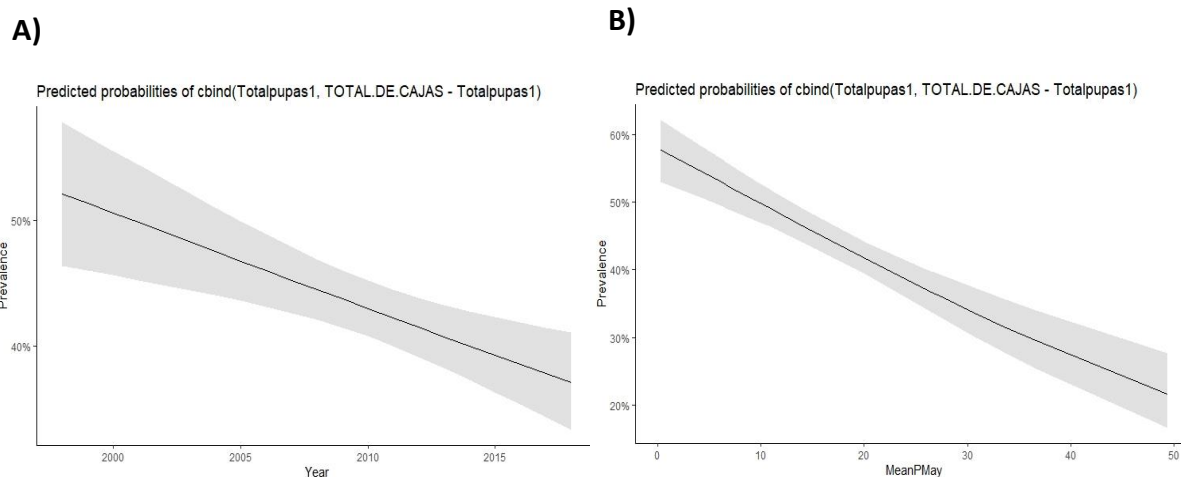
Sin embargo, en contra de lo encontrado en otros estudios, en los que la temperatura está relacionada positivamente con la prevalencia de ectoparásitos (Zamora-Vilchis et al., 2012; Holand et al., 2019), la prevalencia de parasitosis por pupas no estuvo relacionada con la temperatura media de mayo en la población de estudio (Tabla 2). Esto contradijo nuestra hipótesis sobre la temperatura.

Estos cambios a lo largo del periodo de estudio pueden deberse a las condiciones ambientales anuales y a los cambios que dichas condiciones sufren cada año. Merino y Potti en 1996 llegaron a la conclusión de que las condiciones climaticas anuales podían ser un factor muy importante que afectase al éxito reproductivo de los ectoparásitos, puesto que dichas

condiciones afectan al ciclo de vida y al modo de infestación de nuestro ectoparásito de estudio, y que dichas condiciones cambien conlleva un efecto directo sobre el parásito.

**Tabla 2.** Modelo GLM, realizado a nivel poblacional, para ver que variables influían en la prevalencia de parasitosis. Los análisis significativos han sido marcados con un \*

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
<b>(Intercept)</b>	61.708	18.122	3.405	0.007*
<b>YEAR</b>	-0.031	0.009	-3.411	<b>0.007*</b>
<b>MeanTMay</b>	0.018	0.035	0.527	0.598
<b>MeanPMay</b>	-0.033	0.005	-6.567	<b>5.13e<sup>-11</sup> *</b>



**Figura 5.** Influencia de las variables ambientales significativas en la prevalencia de parasitosis. A) La prevalencia de parasitosis en función del periodo de estudio. B) La prevalencia de parasitosis en función de la precipitación media de mayo.

### Análisis a nivel individual

La probabilidad de parasitosis por pupas aumentó con la fecha de puesta, lo que nos indica que la probabilidad de tener dichos ectoparásitos en el nido aumenta a lo largo de la temporada de cría. Este resultado era esperable ya que en aves que se reproducen estacionalmente, las condiciones para una reproducción exitosa empeoran (Por ejemplo, un suministro de alimento subóptimo) a medida que avanza la temporada (Lozano et al., 1996; Grønstøl et al., 2003; Smith and Moore 2005; Barta et al. 2008; Newton 2008; Canal et al. 2012).

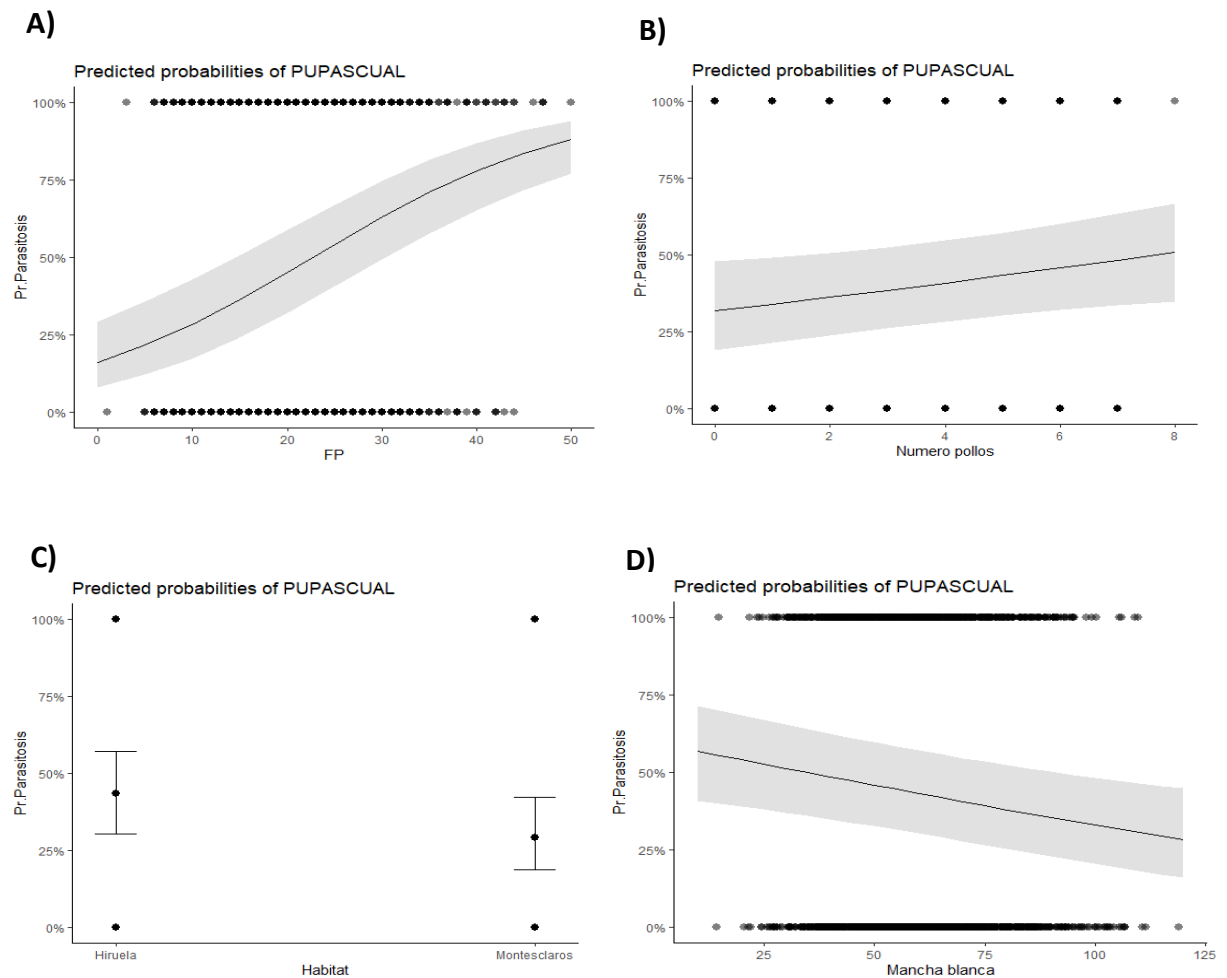
La probabilidad de parasitosis también aumentó con el tamaño de puesta, siendo más propensas las nidadas con más pollos a tener mayor probabilidad de parasitosis (Figura 6A y 6B, Tabla 3). Estos resultados están en concordancia con los encontrados en otros estudios realizados sobre el herrerillo común (*Cyanistes caeruleus*), el trepador azul (*Sitta europaea*) y el papamoscas cerrojillo (Martínez-de la Puente et al., 2010; Cantanero et al., 2013), en los que se afirma que algunos factores relacionados con el hospedador como el tamaño de la puesta y la fecha de eclosión influyen en la abundancia de moscas que parasitan nidos de aves.

En cuanto a los hábitats se observó que la probabilidad de parasitosis en el pinar fue menor que en el robledal (Figura 6C, Tabla 3). Según varios estudios la probabilidad de parasitosis en un hábitat está relacionada de manera directa con otros factores como la presencia de otros parásitos (Sehgal, 2015) o las actividades humanas (Mborá et al., 2009), por consiguiente, la presencia y probabilidad de parasitosis no solo depende de las condiciones ambientales y del hospedador. También la estructura de dicho hábitat es un factor importante puesto que en zonas como nuestro robledal, que es un sotobosque con zonas muy húmedas, es favorecida la presencia de parásitos, en comparación con zonas menos húmedas y monocultivadas como nuestro pinar de estudio.

Si comparamos los rasgos fenotípicos se vio que aquellos machos con una mancha frontal menor tienen una mayor probabilidad de parasitosis (Figura 6D, Tabla 3). Esto puede deberse a que la mancha frontal es clave en contextos intersexuales (competición macho-macho), mediando la adquisición tanto de territorios como de hembras. Por tanto, aquellos machos con una mancha frontal mayor serán de mejor calidad y obtendrán territorios y hembras mejores (Järvistö et al., 2013; Canal et al., 2011), lo que probablemente repercute en la probabilidad de que sus pollos estén parasitados por pupas. No excluyente con la hipótesis anterior, machos con mayores manchas frontales (y/o sus parejas) podrían ser más eficientes a la hora de detectar y mantener limpio el nido de ectoparásitos.

**Tabla 3.** Modelo GLMM, realizado a nivel individual, usando los datos de todos los nidos para ver de qué variables dependía la probabilidad de parasitosis. Los resultados significativos han sido marcados con un \*

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
<b>(Intercept)</b>	-2.899	2.612	-1.110	0.267
<b>FP</b>	0.073	0.011	6.585	<b>4.54e-11*</b>
<b>habitatMontesclaros</b>	-0.621	0.121	-5.130	<b>2.90e-07*</b>
<b>NP</b>	0.099	0.048	2.082	<b>0.037*</b>
<b>EDRETM2</b>	-0.068	0.178	-0.382	0.702
<b>EDRETH2</b>	0.188	0.152	1.240	0.215
<b>TARSOM</b>	-0.045	0.094	-0.477	0.633
<b>TARSOH</b>	0.117	0.095	1.225	0.220
<b>MBLARM</b>	-0.011	0.004	-3.039	<b>0.002*</b>

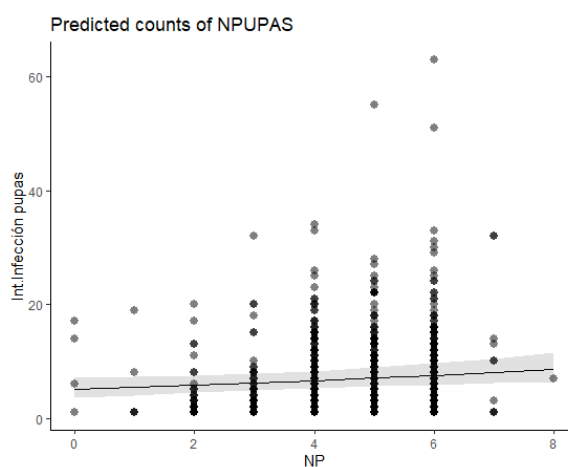


**Figura 6.** Relaciones entre la probabilidad de parasitosis y las variables que han resultado significativas en los análisis. A) La probabilidad de parasitosis en función de la fecha de puesta. B) La probabilidad de parasitosis en función del número de pollos de la puesta. C) La probabilidad de parasitosis en función del hábitat. D) La probabilidad de parasitosis en función del tamaño de la mancha blanca frontal del macho de la pareja.

Finalmente investigamos si dentro de los nidos ya parasitados hay alguna variable, tanto ambiental como fenotípica, que influía en la intensidad de parasitosis. Vimos que únicamente el número de pollos en el nido estuvo relacionado con la intensidad de parasitosis, de tal manera que a medida que aumenta el número de puesta de un nido ya parasitado, lo hace a su vez la intensidad de parasitosis por pupas (Tabla 4, Figura 7). Es posible que un mayor tamaño de la puesta produzca una mayor cantidad de atrayentes de vectores lo que favorecería la intensidad de parasitosis (Martínez de la Puente et al., 2009). También puede deberse a factores que compartan los hermanos como genes, que los hacen más susceptibles a una mayor intensidad de parasitosis por pupas (Merino et al., 1996)

**Tabla 4.** Modelo GLMM, a nivel individual, realizado solo teniendo en cuenta nidos ya parasitados para comprobar que variables influían en la intensidad de parasitosis. Los resultados significativos han sido marcados con un \*

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
<b>(Intercept)</b>	0.313	1.553	0.201	0.840
<b>FP</b>	-0.008	0.005	-1.436	0.151
<b>habitatMontesclaros</b>	-0.087	0.085	-1.024	0.306
<b>NP</b>	0.065	0.027	2.365	<b>0.018*</b>
<b>EDRETM2</b>	-0.141	0.095	-1.485	0.138
<b>EDRETH2</b>	-0.139	0.082	-1.687	0.092
<b>TARSOM</b>	0.091	0.057	1.593	0.111
<b>TARSOH</b>	-0.018	0.056	-0.319	0.749
<b>MBLARM</b>	0.001	0.002	0.391	0.696



**Figura 7.** La intensidad de parasitosis por pupas en nidos ya parasitados en relación con el número de pollos de la puesta.

## Conclusiones

La correlación entre la prevalencia anual de infección por pupas y la intensidad media de infección por dicho parásito ha arrojado que dichas variables no están relacionadas, no cumpliéndose nuestra predicción.

El análisis poblacional muestra que la prevalencia de pupas ha disminuido a lo largo de los casi 20 años que engloba el periodo de estudio. Esto creemos que puede deberse al cambio climático que está sucediendo en el planeta y que en pocos años ha cambiado las condiciones climáticas y ambientales. A su vez, como nosotros preveíamos, dicha prevalencia está relacionada con las variables ambientales. En concreto, la precipitación media de mayo tiene relación con la prevalencia, siendo dicha prevalencia mayor en años poco lluviosos. Sin embargo, la temperatura anual no ha cumplido nuestra predicción, no teniendo relación con la prevalencia de parasitosis por pupas.

En los análisis individuales, los resultados apoyan nuestras predicciones. Por un lado, hemos encontrado que, a mayor número de pollos en el nido, mayor es la probabilidad de parasitosis por pupas. Dicha probabilidad también aumenta con el avance de la estación reproductora. Probablemente esto último está relacionado directamente con las condiciones ambientales, pues estas a su vez influyen en el ciclo de vida del parásito.

También hemos encontrado que la probabilidad de parasitosis por pupas es menor en el pinar que en el robledal. Esto probablemente se deba tanto a la diferencia en composición de parásitos, como a la estructura, como a las actividades humanas que actúan en los diferentes hábitats.

Seguidamente se ha visto que rasgos fenotípicos como el tamaño de la mancha blanca frontal influyen también en la probabilidad de parasitosis por pupas, como nosotros preveíamos, siendo aquellos machos con una mancha de tamaño mayor menos propensos a dicha infección. Esto puede deberse a que, según varios estudios, los machos con la mancha mayor son machos de mayor calidad y por tanto tienen prioridad a la hora de acceder a los mejores territorios y a las mejores hembras.

Para finalizar la intensidad de parasitosis por pupas en nidos ya parasitados depende del número de pollos, cumpliéndose nuestra predicción. Siendo mayor la intensidad de parasitosis a medida que aumenta el número de pollos.

## Conclusions

The correlation between the annual prevalence of infection by pupae and the mean intensity of infection by this parasite has shown that these variables are not related, and our prediction was not fulfilled.

The population analysis shows that the prevalence of pupae has decreased over the almost 20 years covered by the study period. We believe that this may be due to the climate change that is occurring on the planet and that in a few years has changed the climatic and environmental conditions. In turn, as we predicted, this prevalence is related to environmental variables. Specifically, the average precipitation in May is related to prevalence, with prevalence being higher in years with low rainfall. However, annual temperature has not fulfilled our prediction, having no relationship with the prevalence of parasitosis by pupae.

In individual analyses, the results support our predictions. On the one hand, we found that the greater the number of nestlings in the nest, the greater the probability of parasitosis by pupae. This probability also increases with the advancement of the breeding season. This is probably directly related to environmental conditions, which in turn influence the life cycle of the parasite.

We have also found that the probability of parasitosis by pupae is lower in the pine forest than in the oak forest. This is probably due to the difference in parasite composition, structure, and human activities acting in the different habitats.

Phenotypic traits such as the size of the frontal white spot have also been found to influence the probability of parasitosis by pupae, as we predicted, with males with a larger spot being less prone to pupae parasitism. This may be because, according to several studies, males with a larger spot are higher quality males and therefore have priority in accessing the best territories and the best females.

Finally, the intensity of parasitosis by pupae in already parasitized nests depends on the number of nestlings, and our prediction was fulfilled. The higher the number of chicks, the higher the intensity of parasitosis.

## Bibliografía

Abad, C. S., Tellkamp, M. P., Amaro, I. R., & Spencer, L. M. (2021). Incidence of avian malaria in hummingbirds in humid premontane forests of Pichincha Province, Ecuador: A pilot study. *Veterinary World*, 14(4), 889–896. <https://doi.org/10.14202/vetworld.2021.889-896>

Antoniazzi, L. R., Manzoli, D. E., Rohrmann, D., Saravia, M. J., Silvestri, L., & Beldomenico, P. M. (2010). Climate variability affects the impact of parasitic flies on Argentinean forest birds. *Journal of Zoology*, 283(2), 126–134. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2010.00753.x>

Ardilla, R. (2003). Calidad de vida: una definición integradora. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 35(2), 161-164.

Arneberg, P. (2001). An ecological law and its macroecological consequences as revealed by studies of relationships between host densities and parasite prevalence. *Ecography*, 24(3), 352–358. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2001.tb00208.x>

Barta, Z., McNamara, J. M., Houston, A. I., Weber, T. P., Hedenström, A., & Feró, O. (2007). Optimal moult strategies in migratory birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1490), 211–229. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2136>

Bates D., Mächler M., Bolker B., & Walker S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of statistical software*. 67:1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.

Both, C., Robinson, R. A., & van der Jeugd, H. P. (2012). Long-distance dispersal in migratory pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* is relatively common between the UK and the Netherlands. *Journal of Avian Biology*, 43(3), 193–197. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048x.2012.05721.x>

Camacho C. (2018). Fine-scale population differentiation: ecological and evolutionary mechanisms involved. Ph.D. Dissertation. Universidad de Sevilla, Spain.

Camacho, C., Canal, D., & Potti, J. (2015). Testing the matching habitat choice hypothesis in nature: phenotype-environment correlation and fitness in a songbird population. *Evolutionary Ecology*. 29:873–886.

Camacho, C., Canal, D., & Potti, J. (2015). Testing the matching habitat choice hypothesis in nature: phenotype-environment correlation and fitness in a songbird population. *Evolutionary Ecology*, 29(6), 873–886. <https://doi.org/10.1007/s10682-015-9793-4>

Canal, D., Jovani, R., & Potti, J. (2012). Male decisions or female accessibility? Spatiotemporal patterns of extra pair paternity in a songbird. *Behavioral Ecology* 23(5):1146-1153. DOI:10.1093/beheco/ars090

Canal, D., Potti, J., & Davila, JA. (2011). Male phenotype predicts extra-pair paternity in pied flycatchers. *Behaviour*. 148: 691-712.

Canal, D., Schlicht, L., Santoro, S., Camacho, C., Martínez-Padilla, J., & Potti, J. (2021). Phenology-mediated effects of phenotype on the probability of social polygyny and its fitness consequences in a migratory passerine. *BMC Ecology and Evolution*, 21(1). <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01786-w>

Cantanero, A., López-Arrabé, J., Gonzalez-Braojos, S., & Rodríguez-García, V. (2013). Factors affecting the presence and abundance of generalist ectoparasites in nest of three sympatric hole-nesting bird species. *Acta Ornithologica*, 48(1):39-59. <https://doi.org/10.3161/000164513X669982>

Cerda, J., Valdivia, G., Valenzuela, MT., & Venegas, J. (2008). Climate change and infectious diseases. A novel epidemiological scenario. *Revista Chilena de Infectología [en línea]*. 25(6):447– 52.

De aluja, A. (2011). Bienestar animal en la enseñanza de Medicina Veterinaria y Zootecnia: ¿Por qué y para qué? *Veterinaria México*, 42(2), 137–147

De Rojas-Úbeda, J. M., Guevara, D. C., & Ariza, C. (1993). Estudio de cinco especies de ácaros plumícolas del género *Proctophyllodes* Robin, 1877 (Acarina, Proctophyllodidae) parásitas de aves paseriformes españolas. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biológica)*, 90 (1-4): 55-60.

García del Río, M., Castaño-Vázquez, F., & Merino, S. (2020). Efectos del cambio climático sobre las interacciones ave-parásito. *Ecosistemas*, 29(2), 1981. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1981>

Garrido-Bautista, J., Moreno-Rueda, G., Baz, A., Canal, D., Camacho, C., Cifrián, B., Nieves-Aldrey, J. L., Carles-Tolrá, M., & Potti, J. (2019). Variation in parasitoidism of *Protocalliphora azurea* (Diptera: Calliphoridae) by *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae) in Spain. *Parasitology Research*, 119(2), 559–566. <https://doi.org/10.1007/s00436-019-06553-x>

Gelman, A., & Yu-sung S. (2007). *arm: Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models*. <https://cran.r-project.org/web/packages/arm/index.html>

Grønstøl, G., Byrkjedal, I., & Fiksen, Ø. (2003). Predicting polygynous settlement while incorporating varying female competitive strength. ResearchGate; Oxford University Press (OUP). [https://www.researchgate.net/publication/31213614\\_Predicting\\_polygynous\\_settlement\\_while\\_incorporating\\_varying\\_female\\_competitive\\_strength](https://www.researchgate.net/publication/31213614_Predicting_polygynous_settlement_while_incorporating_varying_female_competitive_strength)

Hair, J., Black, W., Babin, B., & Anderson, R. (2010). *Multivariate Data Analysis* (7th ed.). Upper Saddle River.

Hartig F. (2016). DHARMA: Residual diagnostics for hierarchical (Multi-Level/Mixed) regression models. R package. <https://cran.r-project.org/package=DHARMA>.

Hasle, G., Bjune, G. A., Midthjell, L., Røed, K. H., & Leinaas, H. P. (2011). Transport of *Ixodes ricinus* infected with *Borrelia* species to Norway by northward-migrating passerine birds. *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 2(1), 37–43. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2010.10.004>

Holand, H., Jensen, H., Kvalnes, T., Tufto, J., Pärn, H., Sæther, B-E., & Ringsby, T. H. (2019). Parasite prevalence increases with temperature in an avian metapopulation in northern Norway. *Parasitology*, 146(8), 1030–1035. <https://doi.org/10.1017/s0031182019000337>

Järvistö, P. E., Laaksonen, T., & Calhim, S. (2013). Forehead Patch Size Predicts the Outcome of Male-Male Competition in the Pied Flycatcher. *Ethology*, 119(8), 662–670. <https://doi.org/10.1111/eth.12107>

Jesús, D., Olivares, J. L., Sánchez-Castilleja, Yolanda., Alemán, Y., & Arece, J. (2013). Cambios climáticos y su efecto sobre algunos grupos de parásitos. *Revista de Salud Animal*, 35(3), 145–150.

[http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0253570X2013000300001&lng=es&tlng=es](http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0253570X2013000300001&lng=es&tlng=es).

Kuznetsova A., Brockhoff PB., & Christensen RHB. (2015). Package lmerTest. <https://cran.r-project.org/web/packages/lmerTest/index.html>.

Le Vaillant, J., Potti, J., & Martínez-Padilla, J. (2021). Fluctuating selection driven by global and local climatic conditions leads to stasis in breeding time in a migratory bird. *Journal of Evolutionary Biology*.

Lopez, J. (2017). Adaptaciones fisiológicas en el papamoscas cerrojillo (*Fycedula hypoleuca*): estrés oxidativo, reproducción y desarrollo. Universidad Autónoma de Madrid. Tesis doctoral.

Lozano, G. A., Perreault, S., & Lemon, R. E. (1996). Age, Arrival Date and Reproductive Success of Male American Redstarts *Setophaga ruticilla*. ResearchGate; Wiley. [https://www.researchgate.net/publication/225091505\\_Age\\_Arrival\\_Date\\_and\\_Reproductive\\_Success\\_of\\_Male\\_American\\_Redstarts\\_Setophaga\\_ruticilla](https://www.researchgate.net/publication/225091505_Age_Arrival_Date_and_Reproductive_Success_of_Male_American_Redstarts_Setophaga_ruticilla)

Ludecke, D. (2021). sjPlot: Data Visualization for Statistics in Social Science. <https://cran.r-project.org/web/packages/sjPlot/index.html>

Lundberg, A., & Atalayo, R.V. (1992): *The Pied Flycatcher. The Pied Flycatcher: Background*. Londres. ISBN: 978-1-4081-3780-2

Martínez-de la Puente, J., Merino, S., Lobato, E., Aguilar, J. R., del Cerro, S., Ruiz-de-Castañeda, R., & Moreno, J. (2010). Nest-climatic factors affect the abundance of biting flies and their effects on nestling condition. *Acta Oecologica*, 36(6), 543–547. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.07.008>

Martínez-de la Puente, J., Merino, S., Tomás, G., Moreno, J., Morales, J., Lobato, E., Talavera, S., & Sarto I Monteys, V. (2009). Factors affecting *Culicoides* species composition and abundance in avian nests. *Parasitology*, 136(9), 1033–1041. <https://doi.org/10.1017/s0031182009006374>

Marzal, A., Balbontín, J., Reviriego, M., García-Longoria, L., Relinque, C., Hermosell, I. G., Magallanes, S., López-Calderón, C., de Lope, F., & Møller, A. P. (2015). A longitudinal study

of age-related changes in Haemoproteus infection in a passerine bird. *Oikos*, 125(8), 1092–1099. <https://doi.org/10.1111/oik.02778>

Mathison, B. A., & Pritt, B. S. (2014). Laboratory Identification of Arthropod Ectoparasites. *Clinical Microbiology Reviews*, 27(1), 48–67. <https://doi.org/10.1128/cmr.00008-13>

Mbora, D. N. M., & McPeck, M. A. (2009). Host density and human activities mediate increased parasite prevalence and richness in primates threatened by habitat loss and fragmentation. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 210–218. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01481.x>

Merino, S., & Potti, J. (1995). Mites and blowflies decrease growth and survival in nestling pied flycatchers. *Oikos*, 73: 95-103.

Merino, S., & Potti, J. (1996). Weather Dependent Effects of Nest Ectoparasites on Their Bird Hosts. *Ecography*, 19(2), 107–113. JSTOR. <https://www.jstor.org/stable/3683332>

Merino, S., & Potti, J. (1998). Growth, nutrition and blow fly parasitism in nesting pied flycatchers. *Canadian Journal of Zoology*, 76: 936-941.

Merino, S., & Potti, J. (1998). Growth, nutrition, and blow fly parasitism in nestling Pied Flycatchers. ResearchGate; NRC Research Press. [https://www.researchgate.net/publication/231338012\\_Growth\\_nutrition\\_and\\_blow\\_fly\\_parasitism\\_in\\_nestling\\_Pied\\_Flycatchers](https://www.researchgate.net/publication/231338012_Growth_nutrition_and_blow_fly_parasitism_in_nestling_Pied_Flycatchers)

Merino, S., Potti, J., & Moreno, J. (1996). Maternal effort mediates the prevalence of trypanosomes in the offspring of a passerine bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(12), 5726–5730. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.12.5726>

Miterpakova, M., Dubinsky, P., Reiterova, K., & Stanko, M. (2012). Climate and environmental factors influencing *Echinococcus multilocularis* occurrence in the Slovak Republic. *Annals of Agricultural and Environmental Medicine*, 13(2). <http://yadda.icm.edu.pl/yadda/element/bwmeta1.element.agro-article-c01cf83f-65a1-4543-bc07-d5f4a14ce357>

Moller, A. P. (2010). Host-parasite interactions and vectors in the barn swallow in relation to climate change. *Global Change Biology*, 16(4), 1158–1170. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02035.x>

Moreno-Rueda, G., Redondo, T., Ochoa, D., Camacho, C., Canal, D., & Potti, J. (2016). Nest-dwelling ectoparasites reduce begging effort in pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) nestlings. *Ibis*, 158: 881-886.

Newton, I. (2007). *The Migration Ecology of Birds*. ResearchGate; unknown. [https://www.researchgate.net/publication/281763795\\_The\\_Migration\\_Ecology\\_of\\_Birds](https://www.researchgate.net/publication/281763795_The_Migration_Ecology_of_Birds)

Norte, A. C., da Silva, L. P., Tenreiro, P. J. Q., Felgueiras, M. S., Araújo, P. M., Lopes, P. B., Matos, C., Rosa, A., Ferreira, P. J. S. G., Encarnação, P., Rocha, A., Escudero, R., Anda, P., Núncio, M. S., & Lopes de Carvalho, I. (2015). Patterns of tick infestation and their *Borrelia burgdorferi* s.l. infection in wild bird in Portugal. *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 6(6), 743-750. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2015.06.010>

Olsen, A. R. (1998). Regulatory Action Criteria for Filth and Other Extraneous Materials. *Regulatory Toxicology and Pharmacology*, 28(3), 199–211. <https://doi.org/10.1006/rtp.1998.1271>

Palomar, A. M. (2017). Papel de las aves en la dispersión de garrapatas y microorganismos que vehiculan. Universidad de la Rioja. Tesis doctoral

Papamoscas cerrojillo - *Ficedula hypoleuca*. (2012). [Vertebradosibericos.org](http://www.vertebradosibericos.org). <http://www.vertebradosibericos.org/aves/fichyp.html>

Potti, J., & Merino, S. (1995). Louse loads of Pied Flycatchers: Effects of host's sex, age, condition and relatedness. *Journal of Avian Biology*, 26: 203-208.

Potti, J., & Merino, S. (1996). Parasites and the ontogeny of sexual size dimorphism in a passerine bird. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 263: 9-12

Potti, J., Blanco, G., Lemus, J.Á., Canal, D., & Baz, A. (2008). Pájaros, vectores y virus: una nueva ruta de transmisión de virus en aves silvestres. *Etología*, 21: 41-52.

Potti, J., Camacho, C., Canal, D., & Martínez-Padilla, J. (2021). Three Decades of Crimes and Misdemeanours in the Nest Box Life of European Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Ardeola*, 68(2). <https://doi.org/10.13157/arla.68.2.2021.ra1>

Revelle W. (2021). psych: Procedures for Psychological, Psychometric, and Personality Research. <https://cran.r-project.org/web/packages/psych/index.html>

Rodriguez, M. D., Doherty, P. F., Piaggio, A. J., & Huyvaert, K. P. (2021). Sex and nest type influence avian blood parasite prevalence in a high-elevation bird community. *Parasites & Vectors*, 14(1). <https://doi.org/10.1186/s13071-021-04612-w>

Román, J., Román, F., Ansolá, L. M., Palma, C., & Ventosa, R. (1996). Atlas de las aves nidificantes de la provincia de Burgos. Ed. Caja de Ahorros del Círculo Católico, Burgos.

Saavedra-Orjuela, A., Arévalo-Barreto, S., & Soler-Tovar, D. (2014). Ectoparásitos del orden Phthiraptera en aves silvestres. *Memorias De La Conferencia Interna En Medicina Y Aprovechamiento De Fauna Silvestre, Exótica Y No Convencional*, 10(2), 5–27. Recuperado a partir de <https://www.revistas.veterinariosvs.org/index.php/cima/article/view/150>

Sanz J. (1994): Restricciones Energéticas durante la reproducción en el Papamoscas Cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*). Universidad Complutense de Madrid. España. Ref: <https://eprints.ucm.es/4223/1/T20369.pdf>

Schlicht, L., Valcu, M., & Kempenaers, B. (2014). Spatial patterns of extra-pair paternity: beyond paternity gains and losses. *Journal of Animal Ecology*, 84(2), 518–531. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12293>

Sehgal, R. N. M. (2015). Manifold habitat effects on the prevalence and diversity of avian blood parasites. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 4(3), 421–430. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2015.09.001>

Tomás, G., Merino, S., Moreno, J., Morales, J., & Martínez-De La Puente, J. (2007). Impact of blood parasites on immunoglobulin level and parental effort: a medication field experiment on a wild passerine. *Functional Ecology*, 21(1). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01214.x>

Wei T., & Simko V. (2021). corrplot: Visualization of a Correlation Matrix. <https://cran.r-project.org/web/packages/corrplot/index.html>

Wickham H., Chang W., Henry L., Lin-Pedersen T., Takahashi K., Wilke C., Woo K., Yutami H., & Dunnington D. (2021). ggplot2: Create Elegant Data Visualisations Using the Grammar of Graphics. <https://cran.r-project.org/web/packages/ggplot2/index.html>

Wickham H., François R., Henry L., Muller K. (2021). dplyr: A Grammar of Data Manipulation. <https://cran.r-project.org/web/packages/dplyr/index.html>.

Zamora-Vilchis, I., Williams, S., & Johnson, C. (2012). Environmental temperature affects prevalence of blood parasites of birds on an elevation gradient: Implications for disease in a warming climate. PLOS ONE, 7(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039208>