

CAMBIOS EN LA EDAD DE MÚLTIPLES ORNAMENTOS DE PLUMAJE EN EL PAPAMOSCAS CERROJILLO-*FICEDULA HYPOLEUCA* (PALLAS, 1764).



Autora: Marta Elvira García del Castillo Garrido

Tutores: Enrique González Bernardo, David Canal Piña y Jose Ignacio Aguirre

Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución
Facultad de Ciencias Biológicas
Máster de Zoología
Universidad Complutense de Madrid



**Universidad Complutense de Madrid
Máster Universitario en Zoología**

**CAMBIOS EN LA EDAD DE MÚLTIPLES ORNAMENTOS
DE PLUMAJE EN EL
PAPAMOSCAS CERROJILLO-*FICEDULA HYPOLEUCA*
(PALLAS, 1764).**

- Trabajo Fin de Máster -

Marta Elvira García del Castillo Garrido

**Universidad Complutense de Madrid
Facultad de Ciencias Biológicas**

Convocatoria de septiembre de 2024

El/La autor/a:

El/La tutor/a:

**Fdo.: Marta Elvira García del Castillo
Garrido.**

**Fdo.: Enrique González Bernardo
Dpto. Zoología, Universidad de
Granada**

El/la tutor/a:

El/la tutor/a:

**Fdo.: David Canal Piña
Dpto. Ecología Evolutiva, Museo Nacional de
Ciencias Naturales (CSIC)**

**Fdo.: José Ignacio Aguirre de Miguel
Dpto. Biodiversidad, Ecología y
Evolución, Universidad Complutense
de Madrid.**

ANEXO I: DECLARACIÓN DE NO PLAGIO

D./Dña. Marta Elvira García del Castillo Garrido con NIF 45379075Y, estudiante de Máster de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Complutense de Madrid en el curso 2023-2024, como autor/a del trabajo de fin de máster titulado Cambios en la edad de múltiples ornamentos de plumaje en el papamoscas cerrojillo-*Ficedula hypoleuca* (Pallas,1764) y presentado para la obtención del título correspondiente, cuyo/s tutor/ es/son:

Enrique González Bernardo, David Canal Piña y José Ignacio Aguirre de Miguel.

DECLARO QUE:

El trabajo de fin de máster que presento está elaborado por mí y es original. No copio, ni utilizo ideas, formulaciones, citas integrales e ilustraciones de cualquier obra, artículo, memoria, o documento (en versión impresa o electrónica), sin mencionar de forma clara y estricta su origen, tanto en el cuerpo del texto como en la bibliografía. Así mismo declaro que los datos son veraces y que no he hecho uso de información no autorizada de cualquier fuente escrita de otra persona o de cualquier otra fuente.

De igual manera, soy plenamente consciente de que el hecho de no respetar estos extremos es objeto de sanciones universitarias y/o de otro orden.

En Madrid, a 4 de septiembre de 2024

Fdo.:

Esta DECLARACIÓN debe ser insertada en primera página de todos los trabajos fin de máster conducentes a la obtención del Título.

ÍNDICE

Resumen	5
1. Introducción	6
2. Objetivos e hipótesis	7
3. Material y métodos	8
3.1. Especie y población de estudio	8
3.2. Recolección de datos	9
3.3. Análisis estadístico	11
3.3.1. Relación entre la edad y la expresión de los ornamentos de plumaje (modelo general):	11
3.3.2. Componentes intra- e inter-individuo de la variación en la expresión de ornamentos a lo largo de las edades (<i>within-subject centering approach</i> ; modelos A y B):	13
4. Resultados	13
4.1. Tamaño de la mancha del ala (TMA) en hembras:	13
4.2. Tamaño de la mancha del ala (TMA) en machos:	15
4.3. Tamaño de la mancha de la frente (TMF) en hembras:	16
4.4. Tamaño de la mancha de la frente (TMF) en machos:	17
4.5. Ocurrencia de la mancha de la frente (OMF) en hembras:	18
5. Discusión	20
6. Conclusión	23
7. Agradecimientos	23
8. Referencias	24
Anexo	29

Resumen

Los individuos experimentan cambios en múltiples rasgos a lo largo de su vida, hasta llegar a un proceso de senescencia. Multitud de especies muestran caracteres sexuales secundarios como plumajes llamativos, costosos de producir y mantener. Sin embargo, cómo cambia la expresión de estos ornamentos y, especialmente, la variación intra- e inter-individuos en múltiples ornamentos con relación a la edad son cuestiones lejos de ser entendidas en poblaciones naturales. En este estudio, usamos datos de 17 temporadas reproductivas (2006-2022) de una población de papamoscas cerrojillo *Ficedula hypoleuca* (Pallas, 1764) para investigar la variación con la edad en la expresión de dos ornamentos, la mancha del ala y la mancha de la frente, tanto en machos como hembras, además de la ocurrencia de la mancha frontal en hembras, teniendo en cuenta otros factores que podrían condicionar esta expresión. Para desentrañar los mecanismos de variación intra- e inter-individuo hemos aplicado el “*within-subject centering approach*” (van de Pol y Verhulst 2006; van de Pol y Wright 2009). Los resultados obtenidos indican que el tamaño de la mancha del ala tanto en machos como en hembras aumenta con la edad del individuo para disminuir en los últimos años de vida, y que este efecto tiene componentes intra- e inter-individuo. Por el contrario, el tamaño de la mancha de la frente se relacionó con la edad de forma positiva pero diferente entre sexos, con efectos cuadráticos en hembras y lineares en machos, siendo este último donde únicamente se detectaron diferencias debidas a la edad con componente intra-individuo. Por último, la ocurrencia de la mancha frontal en hembras también presenta una relación cuadrática con la edad, con efectos positivos de ambos componentes de la edad y con mayores diferencias entre los individuos que dentro de ellos. Estos resultados sugieren que la relación entre la edad y la expresión de múltiples ornamentos del plumaje depende de cambios dentro de los propios individuos y entre individuos, y que esta relación es diferente entre ornamentos y/o sexos. Este estudio, amplía nuestro conocimiento sobre cómo los ornamentos se expresan y varían según la edad y el sexo en las aves. Ambos aspectos son cruciales para comprender la selección sexual y las dinámicas evolutivas de los ornamentos, así como los procesos de la adaptación local de los individuos y poblaciones. Nuestros resultados muestran la independencia de ambos rasgos y confirman la utilidad de los ornamentos en el contexto de la selección sexual.

Palabras clave: ornamentación del plumaje, señales honestas, envejecimiento de rasgos, calidad individual, rasgos funcionales, papamoscas cerrojillo.

1. Introducción

Las señales y las características sexuales secundarias pueden proporcionar información valiosa sobre la calidad individual y han sido estudiadas durante mucho tiempo en el contexto de la selección sexual (Andersson 1994). Estos rasgos evolucionan y se mantienen porque solo los individuos más saludables o de mayor calidad pueden cubrir el costo de producir o mantener una expresión acentuada de dichos rasgos. Debido a los costes de su producción y mantenimiento, estos ornamentos pueden funcionar como señales honestas (Moreno-Rueda y Hoi 2012; Mougeot et al. 2007; Piersma et al. 2001), y dependiendo de su contexto cada individuo puede hacer frente a *trade-offs* (compensaciones de caracteres evolutivos) entre ornamentación y otros aspectos vitales como reproducción (Asghar et al., 2015; Marzal, De Lope, Navarro, y Møller, 2005; Merino, Moreno, Sanz, y Arriero, 2000; Sanz, Arriero, Moreno, y Merino, 2001), resistencia a enfermedades o migración (Ágh, Csörgő, y Szöllősi 2022; DeGroote y Rodewald 2010; Emmenegger et al. 2018; Hegemann et al. 2018). En línea con esta idea, numerosos estudios indican que los caracteres sexuales secundarios están relacionados con múltiples indicadores de calidad individual como el rendimiento reproductivo (Hernández et al. 2021; Møller 1993; Webster, Varian, y Karubian 2008). Sin embargo, el equilibrio entre los costos y beneficios de expresar un rasgo no es constante, sino que múltiples factores externos e internos pueden influir en su expresión (Folstad y Karter 1992; Vergara et al. 2012; West-Eberhard 2003).

La ornamentación en aves es un tema ampliamente estudiado, especialmente en el contexto de la selección sexual. Estos ornamentos se han considerado indicadores de la calidad individual de las aves, ya que pueden reflejar la salud, el estado nutricional y la capacidad genética del individuo, lo que los convierte en señal honesta (Grafen 1990; Hamilton y Zuk 1982; Zahavi 1975). En muchas especies, uno o ambos sexos presentan ornamentos que han sido seleccionados a través de la competencia sexual (Lundberg y Alatalo 1992). Sin embargo, la forma en que esta variación se expresa en machos y hembras puede ser diferente (Bonduriansky, Maklakov, Zajitschek, y Brooks, 2008; Nussey, Froy, Lemaitre, Gaillard, y Austad, 2013; Williams, 1957). La mayoría de los estudios sobre ornamentación aviar se han centrado en los machos, dado su papel destacado en la selección sexual, aunque investigaciones recientes han demostrado el carácter informativo de los ornamentos en hembras (Martínez-Padilla et al. 2011,

Doutrelant et al. 2020, Nolasco et al. 2022) y el estar sometidos a selección sexual (Amundsen y Pärn 2006; Badyaev y Hill 2003).

Uno de los factores que pueden afectar más a la expresión de un ornamento en las aves es la edad (Komdeur et al. 2005; Trigo y Mota 2016). En muchas especies, los ornamentos se desarrollan y se vuelven más prominentes a medida que las aves envejecen, lo que podría estar relacionado con la madurez sexual y la experiencia (Murgatroyd et al., 2018; Nussey et al., 2009; Reed et al., 2008; Reid, Bignal, Bignal, McCracken, y Monaghan, 2003). La variación relacionada con la edad de la expresión de ornamentos puede cambiar de dirección debido a la inversión terminal (Clutton-Brock, 1984; Froy, Phillips, Wood, Nussey, y Lewis, 2013), con un aumento esperado en el rendimiento el último año de vida (Moulllec, Reichert, y Bize 2023). Los cambios en rasgos en relación con la edad pueden deberse a cambios individuales (plasticidad fenotípica) o entre individuos (ej. debido a procesos de selección). Sin embargo, las trayectorias de envejecimiento que se observan en una población no siempre reflejan las trayectorias individuales, lo que puede llevar a conclusiones incorrectas si no se considera que estos procesos operan a diferentes niveles (van de Pol y Verhulst 2006). Por lo tanto, para entender completamente las variaciones en los patrones de envejecimiento, es esencial llevar a cabo estudios a largo plazo que se enfoquen en individuos bajo condiciones naturales, y utilizar herramientas estadísticas que puedan diferenciar entre la variación individual, la variación ambiental y los efectos a nivel de población e individuo.

2. Objetivos e hipótesis

El objetivo principal de este estudio es evaluar la variación con la edad en la expresión de los dos ornamentos (mancha de la frente y mancha del ala) en el papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*), un ave migradora de larga distancia. Ambos ornamentos están relacionados con la calidad individual variables en tamaño y/u ocurrencia dentro y entre sexos (Lundberg y Alatalo 1992; Potti 1993). Estas señales son costosas de producir y/o mantener por lo que sirven como señal honesta de la calidad individual (en machos: Gustafsson et al. 1995; Kilpimaa et al. 2004; en hembras: Moreno et al. 2013). Estudios previos en la especie sobre la variación con la edad de ornamentos del plumaje independientes han arrojado evidencias de magnitud o sentido variable, generalmente consideran un único ornamento, y no han considerado los componentes intra- e inter-individuo (e. g. (Morales et al. 2007; Potti 1993; Potti, Canal, y Serrano 2013; Sirkiä y

Laaksonen 2009). Por tanto, el papel relativo de la variación individual y poblacional en especies como el papamoscas cerrojillo, que presenta múltiples ornamentos del plumaje, permanece sin resolver.

Para tratar de desentrañar estas cuestiones, primero se llevó a cabo un análisis de los factores que influyen en la expresión de los ornamentos en relación a la edad tanto en machos como en hembras. A continuación, se identificaron cuáles son los componentes de esta variación que corresponden a cambios entre individuos y dentro de los propios individuos. En base a la bibliografía disponible en esta y otras especies, nuestra predicción es que la expresión de los ornamentos aumentará a nivel poblacional debido a cambios en la composición de los individuos que forman los distintos grupos de edad. Por otro lado, además de estos efectos inter-individuales esperamos que existan efectos intra-individuo con la edad, por ejemplo, debido a una inversión diferente en los ornamentos a lo largo de la vida. A nivel general, este estudio pretende ampliar el conocimiento sobre cómo los ornamentos se expresan y varían según la edad y el sexo en las aves. Estos hallazgos son cruciales para comprender la selección sexual y las dinámicas evolutivas de los ornamentos. Además, los resultados pueden influir en cómo entendemos la adaptación local de los individuos y poblaciones, aportar información sobre la permanencia de las especies en sus hábitats naturales a largo plazo, y cómo estos factores afectan a la evolución de la biodiversidad.

3. Material y métodos

3.1. Especie y población de estudio

El papamoscas cerrojillo es un passeriforme insectívoro que anida en cavidades y, como se ha dicho anteriormente, presenta dimorfismo sexual en plumaje durante la temporada de reproducción, donde las hembras muestran un plumaje marrón grisáceo en contraste con el patrón conspicuo en blanco y negro de los machos (Potti, Canal, y Camacho 2014). Los machos llegan a las zonas de reproducción antes que las hembras, buscan y defienden un lugar de anidación adecuado mientras intentan atraer a una pareja (Canal, Jovani, y Potti 2012; Dale y Slagsvold 1996).

La población de estudio se encuentra en el centro de la Península Ibérica, cerca de La Hiruela (Madrid, 41° 04' N, 3° 27' O) y Colmenar de la Sierra (Castilla La Mancha, 40° 40' N, 4° 8' O, Figura 1). El estudio se reproduce en dos hábitat que difieren en composición y estructura de la vegetación: un robledal caducifolio maduro y

estructuralmente complejo (*Quercus pyrenaica*) de 9.3 ha y una plantación de coníferas gestionada y homogénea (principalmente *Pinus sylvestris*) de 4.8 ha, separadas por una franja de hábitat “no adecuado” para la reproducción de 1.1 km de ancho (Camacho et al. 2018; Camacho, Canal, y Potti 2015).

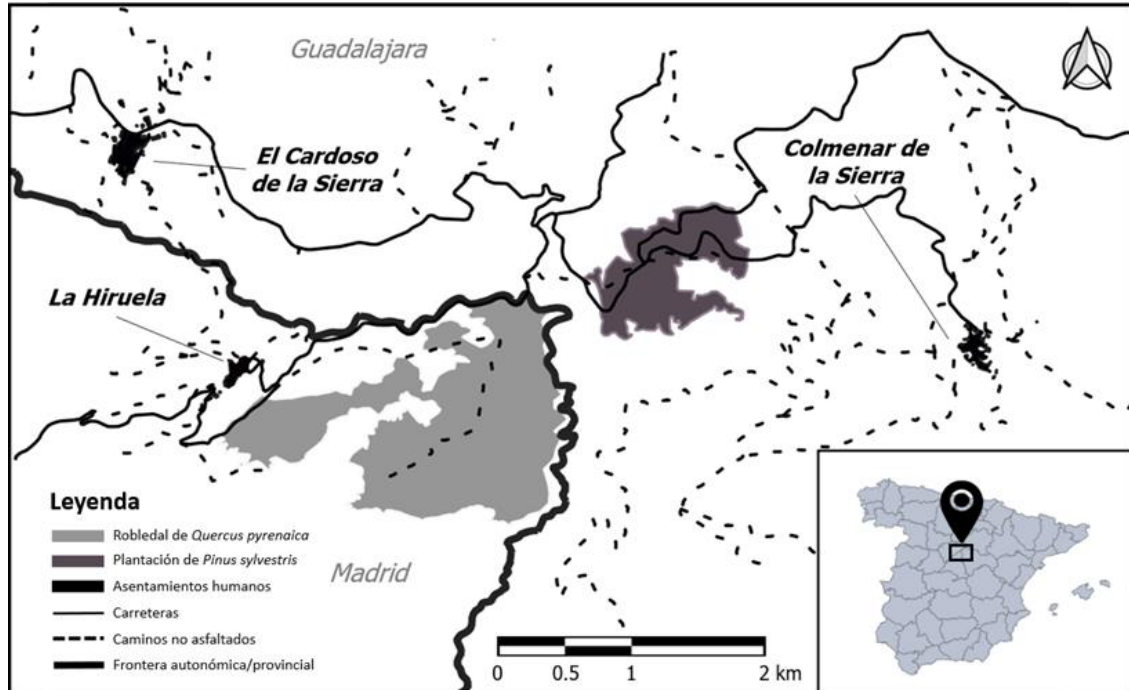


Figura 1. Mapa del área de estudio en el centro de España. Se representan los dos parches de bosque correspondientes a cada uno de los hábitats donde se capturaron los individuos, así como los asentamientos urbanos próximos y las infraestructuras viarias.

3.2. Recolección de datos

Los datos para este estudio se recolectaron entre 2006 y 2022. Los protocolos de campo se han descrito en detalle en otros estudios (ver Canal et al. 2011, 2021; Camacho et al. 2016). Brevemente, durante la temporada de reproducción, que se extiende desde aproximadamente la tercera semana de abril (cuando llegan los primeros machos migrantes) hasta la primera quincena de julio, se realizaron revisiones periódicas de todas las cajas nido. El objetivo de estas revisiones fue identificar la ocupación de las cajas nido y registrar el progreso de la reproducción, incluyendo la fecha de puesta del primer huevo, el tamaño de la puesta (generalmente entre 5 y 6 huevos), la fecha de eclosión del primer huevo, y el número de volantones al alcanzar los 13 días de edad, justo antes de abandonar el nido. Los adultos fueron capturados mientras alimentaban a los pollos, entre 8 y 10 días después de la eclosión.

La edad de la mayoría de los individuos es conocida (ca. 53%) porque todos los pollos son anillados antes de volar del nido (Potti y Montalvo 1991), y la tasa de reclutamiento local es de las más altas reportadas para la especie (hasta el 22%, en promedio 14%; Potti y Montalvo 1991; Potti et al. 2013, 2014). Los individuos no anillados capturados por primera vez como reproductores se han considerado inmigrantes (ca. 49% y 17% de las hembras en el robledal y la plantación de pinos, respectivamente) debido a la infrecuencia de reproducción fuera de nuestras cajas nido. La edad de los adultos no anillados se determina en función de las características del plumaje (Svensson, 1992) y posteriormente se anillan para su identificación. Se toman medidas morfológicas estándar para cada individuo, incluyendo longitud del tarso y del cráneo (± 0.01 mm), longitud del ala (± 0.5 mm) y masa corporal (± 0.1 g). La mancha del ala consiste en extensiones blancas o crema que se proyectan más allá de la punta de cada cobertera primaria, superponiéndose a la pluma primaria correspondiente (Figura 2A-B). Para estimar el tamaño de la mancha del ala (TMA, mm²), medimos (± 0.01 mm) y sumamos todas las longitudes de esas ‘extensiones’ blancas/crema en las plumas primarias, desde la primaria, donde la extensión blanca/crema aparece por primera vez, hasta la décima pluma primaria (Potti et al. 2016; Török, Hegyi, y Garamszegi 2003). El tamaño de la mancha de la frente (TMF, mm²) se estima como el producto de la mayor anchura y altura de la mancha (Figura 2A y 2C). Solo una fracción de las hembras reproductoras (aprox. 34%) expresa el ornamento a lo largo de sus vidas (Potti et al., 2013), por lo que también registramos la ocurrencia de la mancha de la frente (OMF). Se ha considerado que las hembras carecen de mancha de la frente (Figura 2D) incluso si ocasionalmente tienen unas pocas (1-2) plumas blancas, pero que no forman una mancha de plumaje continua y medible (Morales et al. 2007, Potti et al. 2013).

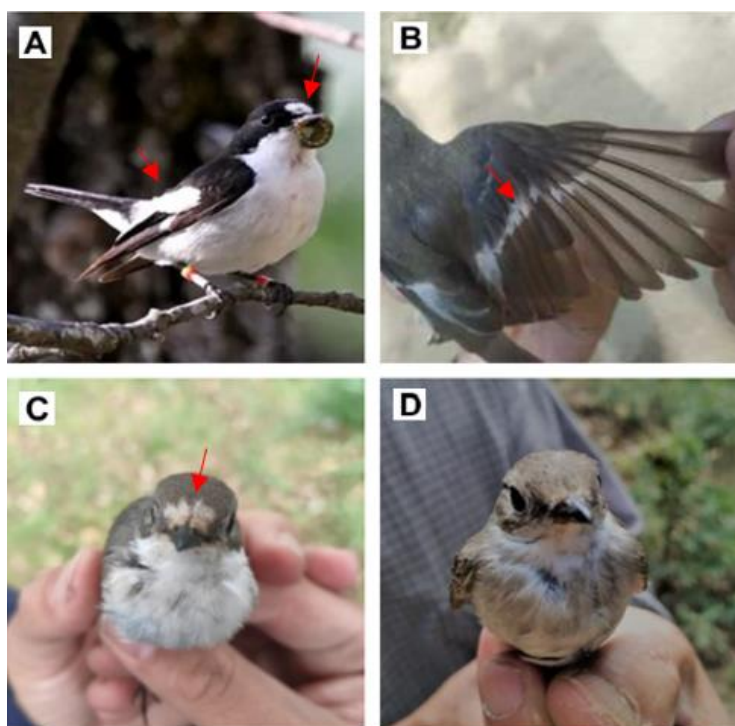


Figura 2. Fotografías de diferentes ejemplares de papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) con plumaje nupcial: A) macho con mancha frontal y alar visibles; B) ala extendida de una hembra, donde se observa la mancha del ala; C) detalle de la cabeza de una hembra de papamoscas cerrojillo expresando mancha de la frente; D) detalle de hembra sin presencia de mancha de la frente.

3.3. Análisis estadístico

Para investigar la relación entre la edad y la expresión de los ornamentos, construimos tres conjuntos de modelos para cada uno de los rasgos estudiados en cada sexo: TMA en hembras y machos, TMF en hembras y machos y OMF en hembras. En cada uno de estos conjuntos analizamos primero los condicionantes generales de la expresión de los ornamentos, incluida la edad, y después analizamos los componentes intra- e inter-individuales de la variación con la edad. Cada uno de estos dos bloques de análisis se describe por separado:

3.3.1. Relación entre la edad y la expresión de los ornamentos de plumaje (modelo general):

Para analizar la relación con la edad del tamaño de ambos ornamentos se construyeron modelos lineares mixtos (LMMs, por sus siglas en inglés, con distribución Gaussiana, función de enlace *identity*) en los cuales TMA o TMF se incluyeron como variables dependientes. Para investigar la relación entre la edad y la OMF en hembras (presencia/ausencia) se construyó un modelo linear mixto generalizado (GLMM, por sus siglas en inglés, con distribución binomial, una función de enlace *logit*). Los modelos relativos a la mancha de la frente contenían como predictores la edad (término linear y cuadrático), tamaño estructural (tarso y longitud de cráneo), condición corporal (índice

calculado como el cociente entre el peso y el tarso), fecha de puesta (día juliano desde mayo; 1 = 1 de mayo), origen del ave y el hábitat de cría (robledal o pinar). Los modelos relativos a la mancha del ala se construyeron de igual forma, pero sustituyendo la longitud del cráneo por la longitud del ala (ver Tablas 1-5). Debido al bajo número de aves mayores de 5 años (87 hembras y 86 machos del *dataset* inicial de 2842 individuos), agrupamos a todos los individuos de 6 o más años en la misma categoría de edad para obtener un tamaño de muestra más equilibrado entre los grupos de edad; ver Tabla A1 (en Anexo I) para tamaños de muestra y estadísticas básicas de las variables consideradas en los análisis. Incluimos como interceptos aleatorios en todos los modelos la identidad del individuo (anilla del ave), el año de captura para tener en cuenta las medidas repetidas del mismo individuo y los cambios interanuales en las condiciones ambientales, respectivamente (ver Anexo II).

Todas las variables continuas fueron estandarizadas a media = 0 y desviación estándar = 1 para hacer las estimaciones comparables (Schielzeth, 2010). Todos los análisis estadísticos se realizaron en R v.4.2.1, (R Core Team, 2022). Los LMMs y GLMMs se construyeron utilizando el paquete "lme4" (Bates, Maechler, Bolker, y Walker, 2015). Los AIC se estimaron usando la librería de R "MuMIn" (Barton, 2020), mientras que el R^2 condicional se calculó con la función `r.squaredGLMM` del paquete "MuMIn". Antes de interpretar los resultados de los modelos se llevaron a cabo validaciones y diagnosis de estadística (normalidad de residuos, puntos influyentes, colinealidad (VIF) entre predictores mediante los paquetes "DHARMA" (Hartig, 2020), "car" (Fox y Weisberg 2011), y "performance" (Lüdtke, Ben-Shachar, Patil, Waggoner, y Makowski, 2021)). Estas validaciones no mostraron desviaciones obvias de las asunciones de los modelos. Evaluamos la significación estadística de los efectos fijos a través de los intervalos de confianza calculados con el paquete "car" (Fox y Weisberg 2011). Consideramos incluir la pendiente aleatoria específica de la edad de la identidad del individuo en el modelo para tener en cuenta la posible falta de independencia de los puntos de datos y minimizar la probabilidad de obtener estimaciones sobreconfidentes (Schielzeth y Forstmeier, 2009) (ver más detalle en Anexo II).

3.3.2. Componentes intra- e inter-individuo de la variación en la expresión de ornamentos a lo largo de las edades (*within-subject centering approach*; modelos A y B):

El modelo “*within-subject centering approach*” (van de Pol y Verhulst 2006; van de Pol y Wright 2009) proporciona un enfoque de efectos aleatorios para probar y comparar simultáneamente las contribuciones relativas de los componentes intra- e inter-individuo de la edad por separado. Es decir, este método tiene un enfoque univariado que cuantifica los efectos relativos a cambios intra-individuales (deterioro fisiológico) y a cambios inter-individuales (individuos que conforman la población) dependientes de la edad. Este método consiste en la construcción consecutiva de varios modelos basados en la estructura del modelo general (ver subsección anterior). En un primer modelo (“modelo A”), se mantiene la misma estructura que en el modelo general sustituyendo el término edad en el momento de captura por el término inter-individuo (edad promedio del individuo en todas las capturas) y por el término intra-individuo (calculado como edad en el momento de la captura - edad promedio del individuo en todas las capturas). Este modelo permite identificar si estos términos son significativos para explicar la variación del ornamento con la edad (van de Crommenacker, Komdeur, y Richardson 2011; van de Pol y Wright 2009). Un segundo modelo (“modelo B”) permite determinar si los efectos (pendientes) de los términos intra- e inter-individuo son significativamente diferentes entre sí. En este modelo se vuelve a incluir el término original de la edad en el momento de captura reemplazando al término intra-individuo. Si el efecto del término inter-individuo resulta significativo, esto implica que ambos componentes (intra- e inter-individuo) son diferentes (ver van de Pol y Wright 2009 para más detalles). Este método permite la construcción de modelos adicionales para evaluar los efectos de (des)aparición selectiva de fenotipos, pero no son usados aquí por estar fuera de los objetivos y alcance de este trabajo.

4. Resultados

4.1. Tamaño de la mancha del ala (TMA) en hembras:

El TMA estuvo relacionado con la edad tanto en su término lineal como cuadrático (ligera disminución en la clase de edad ≥ 6 años; Tabla 1A, Figura 3). Además, las hembras que criaron más pronto en la estación presentaron mayor TMA, al igual que las hembras en mejor condición física. Los resultados del modelo A indican que ambos componentes de

la edad (intra- e inter-individuo) están presentes y son positivos (Figura 3), aunque no son significativamente diferentes entre sí, ya que el término inter-individuo no resulta significativo en el modelo B (Tabla 1B).

Tabla 1A. Modelo general del tamaño de la mancha del ala (TMA) en hembras ($R^2 = 0.72$). Para cada efecto fijo, indicamos la estimación (β), el error estándar (SE), el estadístico t (t) y el intervalo de confianza (CI) del 95%, mientras que, para cada efecto aleatorio, indicamos la varianza (σ^2) y la desviación estándar (SD). Los parámetros significativos se destacan en negrita. *El término *Edad | ID hembra* corresponde al término de la pendiente aleatoria incluido en el modelo (ver sección “Métodos”). Los parámetros significativos se destacan en negrita.

Tamaño de la mancha del ala en hembras (N = 1497)		Coeficientes del modelo e intervalos de confianza		
Efectos fijos	β	SE	t	CI
Intercepto	27.269	0.492	55.393	26.304-28.234
<i>Edad (linear)</i>	0.482	0.174	2.762	0.140-0.825
<i>Edad (cuadrática)</i>	-0.531	0.140	-3.774	-0.808-(-0.255)
<i>Fecha de puesta</i>	-0.531	0.186	-2.844	-0.897-(-0.165)
<i>Condición corporal</i>	0.513	0.167	3.076	0.186-0.841
<i>Longitud del ala</i>	-0.032	0.139	-0.236	-0.306-0.240
<i>Hábitat (pinar)</i>	0.437	0.477	0.917	-0.497-1.372
<i>Origen (inmigrante)</i>	0.038	0.468	0.083	-0.879-0.957
Efectos aleatorios		σ^2	SD	
<i>Edad ID hembra*</i>		0.730	0.854	
<i>ID hembra</i>		29.679	5.447	
<i>Año</i>		1.005	1.002	

Tabla 1B. Resultados de los modelos construidos de acuerdo al “*within-subject centering approach*” basados en el modelo general TMA en hembras. Por simplicidad, sólo se muestran la estimación (β), el error estándar (SE), el estadístico t (t) y el intervalo de confianza (CI) del 95% de la variable edad y sus derivadas; para ver el efecto de los demás predictores ver Tabla 1B. Los parámetros significativos se destacan en negrita.

Tamaño de la mancha del ala en hembras (N = 1497)		Coeficientes del modelo e intervalos de confianza			
	Efectos fijos	β	SE	t	CI
Modelo A	Intercepto	27.290	0.509	53.588	26.292-28.288
	Componente intra-individuo	0.284	0.124	2.276	0.039-0.528
	Componente inter-individuo	0.499	0.243	2.055	0.023-0.976
Modelo B	Intercepto	27.251	0.496	54.928	26.278-28.223
	Edad (linear)	0.525	0.201	2.608	0.130-0.920
	Edad (cuadrática)	-0.546	0.145	-3.754	-0.832-(-0.261)
	Componente intre-individuo	-0.121	0.287	-0.425	-0.684-0.440

4.2. Tamaño de la mancha del ala (TMA) en machos:

El TMA en machos se relaciona también de forma que varía de manera cuadrática con la edad, aumentando en años centrales de la vida de los individuos (Figura 3). Por otro lado, el TMA fue mayor en aquellos machos inmigrantes, en aquellos criando más temprano y en aquellos con mejor condición física (Tabla 2A). Los componentes intra- e inter-individuo de la edad resultaron significativos (modelo A, Tabla 2B), mostrando el término inter-individuo una relación más positiva (modelo B, Tabla 2B).

Tabla 2A. Modelo general del tamaño de la mancha del ala (OMF) en hembras ($R^2 = 0.77$). Para cada efecto fijo, indicamos la estimación (β), el error estándar (SE), el estadístico t (t) y el intervalo de confianza (CI) del 95%, mientras que, para cada efecto aleatorio, indicamos la varianza (σ^2) y la desviación estándar (SD). Los parámetros significativos se destacan en negrita.

Tamaño de la mancha del ala en machos (N = 1337)		Coeficientes del modelo e intervalos de confianza		
Efectos fijos	β	SE	t	CI
Intercepto	42.712	0.716	59.599	41.308 – 44.117
Edad (linear)	2.870	0.229	12.493	2.419-3.320
Edad (cuadrática)	-2.558	0.197	-12.966	-2.944-(-2.171)
Fecha de puesta	-1.525	0.264	-5.763	-2.043-(-1.006)
Condición corporal	0.469	0.239	1.963	0.001-0.938
Longitud del ala	-0.273	0.198	-1378	-0.662-0.115
Hábitat (pinar)	0.481	0.681	0.706	-0.854-1.816
Origen (inmigrante)	1.912	0.660	0.706	0.618-3.206
Efectos aleatorios		σ^2	SD	
Edad I ID		6.465	8.041	
Año		3.059	1.749	

Tabla 2B. Resultados de los modelos construidos según el “*within-subject centering approach*” basados en el modelo general TMA en machos. Por simplicidad, sólo se muestran la estimación (β), el error estándar (SE), el estadístico t (t) y el intervalo de confianza (CI) del 95% de la variable edad y sus derivadas; para ver el efecto de los demás predictores ver Tabla 2B. Los parámetros significativos se destacan en negrita.

Tamaño de la mancha del ala en machos (N = 1337)		Coeficientes del modelo e intervalos de confianza			
	Efectos fijos	β	SE	t	CI
Modelo A	Intercepto	42.750	0.805	53.072	41.171-44.329
	<i>Componente intra individuo</i>	1.157	0.171	6.765	0.822-1.492
	<i>Componente inter-individuo</i>	3.347	0.344	9.705	2.671-4.023
Modelo B	Intercepto	42.772	0.709	60.306	41.382-44.162
	<i>Edad (linear)</i>	2.533	0.279	9.073	1.986-3.081
	<i>Edad (cuadrática)</i>	-2.487	0.199	-12.444	-2.879-(-2.095)
	<i>Componente inter-individuo</i>	0.854	0.407	2.099	0.056-1.652

4.3. Tamaño de la mancha de la frente (TMF) en hembras:

El modelo del TMF en hembras muestra una relación pequeña pero significativa con término cuadrático de la edad, además de una relación positiva con el tamaño del cráneo y negativa con la fecha de puesta, con un efecto poco marcado (Tabla 3A, Figura 3). Sin embargo, modelo A no muestra como significativos los componentes intra- e inter-individuo de la edad, y el modelo B no detecta diferencias entre ellos (Tabla 3B).

Tabla 3A. Modelo general del tamaño de la mancha de la frente (TMF) en hembras ($R^2 = 0.47$). Para cada efecto fijo, indicamos la estimación (β), el error estándar (SE), el estadístico t (t) y el intervalo de confianza (CI) del 95%, mientras que, para cada efecto aleatorio, indicamos la varianza (σ^2) y la desviación estándar (SD). Los parámetros significativos se destacan en negrita.

Tamaño mancha de la frente en hembras (N = 452)		Coeficientes del modelo e intervalos de confianza		
Efectos fijos	β	SE	t	CI
Intercepto	25.107	1.411	17.793	22.342-27.873
Edad (linear)	-0.349	0.593	-0.588	-1.512-0.814
Edad (cuadrática)	-1.811	0.554	-3.269	-2.896-(-0.725)
Fecha de puesta	-1.419	0.673	-2.108	-2.739-(-0.099)
Condición corporal	-0.196	0.622	-0.316	-1.417-1.024
Cráneo	1.307	0.600	2.178	0.131-2.484
Hábitat (pinar)	-0.489	1.507	-0.324	-3.444-2.466
Origen (inmigrante)	-0.780	1.430	-0.546	-3-585-2.023
Efectos aleatorios	σ^2		SD	
Hembra ID	64.570		8.036	
Año	4.717		2.172	

Tabla 3B. Resultados de los modelos contruidos según el “within-subject centering approach” basados en el modelo general TMF en hembras. Por simplicidad, sólo se muestran la estimación (β), el error estándar (SE), el estadístico t (t) y el intervalo de confianza (CI) del 95% de la variable edad y sus derivadas; para ver el efecto de los demás predictores ver Tabla 3B. Los parámetros significativos se destacan en negrita.

Tamaño de la mancha de la frente en hembras (N = 452)		Coeficientes del modelo e intervalos de confianza			
	Efectos fijos	β	SE	t	CI
Modelo A	Intercepto	25.434	1.379	18.433	22.729 - 28.138
	Componente intra-individuo	0.0719	0.503	0.143	-0.914 - 1.058
	Componente inter-individuo	-0.779	0.687	-1.134	-2.126 - 0.568
Modelo B	Intercepto	25.145	1.393	18.044	22.413 - 27.876
	Edad (linear)	0.437	0.829	0.528	-1.188 - 2.063
	Edad (cuadrática)	-1.944	0.558	-3.480	-3.039 - 0.849
	Componente inter-individuo	-1.395	0.971	-1.437	-3.298 - 0.507

4.4. Tamaño de la mancha de la frente (TMF) en machos:

El TMF se relacionó positivamente con la edad, únicamente en su término linear (Tabla 4A, Figura 3) y la condición corporal. Por otro lado, al igual que se observó con el TMA, los individuos que criaron más tarde mostraron mayor TMF. Los resultados del modelo A indican que esta variación con la edad tiene un componente fundamentalmente intra-individuo, aunque el modelo B no detecta diferencias significativas entre ellos (Tabla 4B).

Tabla 4A. Modelo general del tamaño de la mancha del ala (TMF) en hembras ($R^2 = 0.72$). Para cada efecto fijo, indicamos la estimación (β), el error estándar (SE), el estadístico t (t) y el intervalo de confianza (CI) del 95%, mientras que, para cada efecto aleatorio, indicamos la varianza (σ^2) y la desviación estándar (SD). Los parámetros significativos se destacan en negrita.

Tamaño de la mancha de la frente en machos (N = 1337)		Coeficientes del modelo e intervalos de confianza		
Efectos fijos	β	SE	T	CI
<i>Intercepto</i>	61.893	1.237	50.022	59.468-64.318
<i>Edad (linear)</i>	1.243	0.381	3.262	0.496-1.990
<i>Edad (cuadrática)</i>	<0.001	0.327	0.002	-0.641-0.642
<i>Fecha de puesta</i>	-1.132	0.440	-2.570	-1.995-(-0.268)
<i>Condición corporal</i>	1.079	0.398	2.710	0.298-1.859
<i>Cráneo</i>	-0.018	0.377	-0.050	-0.759-0.721
<i>Hábitat (pinar)</i>	2.157	1.134	1.903	-0.064-4.379
<i>Origen (inmigrante)</i>	-0.830	1.091	-0.761	-2.969-1.308
Efectos aleatorios	σ^2		SD	
<i>Macho ID</i>	176.128		13.271	
<i>Año</i>	9.950		3.154	

Tabla 4B. Resultados de los modelos construidos según el “*within-subject centering approach*” basados en el modelo general TMF en machos. Por simplicidad, sólo se muestran la estimación (β), el error estándar (SE), el estadístico t (t) y el intervalo de confianza (CI) del 95% de la variable edad y sus derivadas; para ver el efecto de los demás predictores ver Tabla 4B. Los parámetros significativos se destacan en negrita.

Tamaño de la mancha de la frente en machos (N = 1337)		Coeficientes del modelo e intervalos de confianza			
	Efectos fijos	β	SE	t	CI
Modelo A	<i>Intercepto</i>	61.864	1.234	50.106	59.44-64.284
	<i>Componente intra-individuo</i>	0.775	0.263	2.947	0.259-1.291
	<i>Componente inter-individuo</i>	0.816	0.550	1.483	-0.262-1.894
Modelo B	<i>Intercepto</i>	61.864	1.235	50.092	59.444-64.285
	<i>Edad (linear)</i>	1.359	0.465	2.923	0.448-2.271
	<i>Edad (cuadrática)</i>	-0.027	0.332	-0.081	-0.678-0.624
	<i>Componente inter-individuo</i>	-0.303	0.675	-0.449	-1.626-1.020

4.5. Ocurrencia de la mancha de la frente (OMF) en hembras:

La probabilidad de expresión de la mancha de la frente en hembras mostró una fuerte relación cuadrática con la edad, indicando un aumento pronunciado hasta el 4º año para luego descender en los últimos años de vida (Tabla 5A, Figura 3). Esta probabilidad de OMF aumentó también con la fecha de puesta. El modelo A reveló la relación positiva entre el OMF y ambos componentes intra- e inter-individuo, de los cuales el componente inter-individuo tuvo un efecto mayor (Tabla 5B).

Tabla 5A. Modelo general de la ocurrencia de la mancha frontal (OMF) en hembras ($R^2 = 0.99$). Para cada efecto fijo, indicamos la estimación (β), el error estándar (SE), el estadístico z (z) y el intervalo de confianza (CI) del 95%, mientras que, para cada efecto aleatorio, indicamos la varianza (σ^2) y la desviación estándar (SD). Los parámetros significativos se destacan en negrita.

Ocurrencia de la mancha de la frente en hembras (N = 1497)		Coeficientes del modelo e intervalos de confianza		
Efectos fijos	β	SE	Z	CI
<i>Intercepto</i>	-12.304	1.385	-8.881	-15.020-(-9.589)
<i>Edad (linear)</i>	2.953	0.488	6.042	1.995-3.911
<i>Edad (cuadrática)</i>	-2.463	0.442	-5.568	-3.330-(-1.596)
<i>Fecha de puesta</i>	0.855	0.330	2.587	0.207-1.502
<i>Condición corporal</i>	0.187	0.306	0.612	-0.412-0.787
<i>Cráneo</i>	-0.171	0.275	-0.624	-0.712-0.368
<i>Hábitat (pinar)</i>	-0.643	0.916	-0.702	-2.439-1.152
<i>Origen (inmigrante)</i>	0.846	0.835	1.014	-0.790-2.483
Efectos aleatorios		σ^2	SD	
<i>Hembra ID</i>		525.657	22.927	
<i>Año</i>		0.129	0.360	

Tabla 5B. Resultados de los modelos construidos de acuerdo al “*within-subject centering approach*” basados en el modelo general OMF en hembras. Por simplicidad, sólo se muestran la estimación (β), el error estándar (SE), el estadístico t (t) y el intervalo de confianza (CI) del 95% de la variable edad y sus derivadas; para ver el efecto de los demás predictores ver Tabla 5B. Los parámetros significativos se destacan en negrita.

Ocurrencia de la mancha de la frente en hembras (N = 1497)		Coeficientes del modelo e intervalos de confianza		
	Efectos fijos	β	SE	CI
Modelo A	Intercepto	-9.136	0.907	-10.914-(-7.357)
	<i>Componente intra-individuo</i>	1.252	0.223	0.815-1.690
	<i>Componente inter-individuo</i>	0.537	0.329	-0.109-1.183
Modelo B	Intercepto	-12.308	1.357	-14.969-(-9.648)
	<i>Edad (linear)</i>	3.724	0.594	2.559-4.890
	<i>Edad (cuadrática)</i>	-2.607	0.460	-3.509-(-1.705)
	<i>Componente inter-individuo</i>	-2.249	0.685	-3.592-(-0.906)

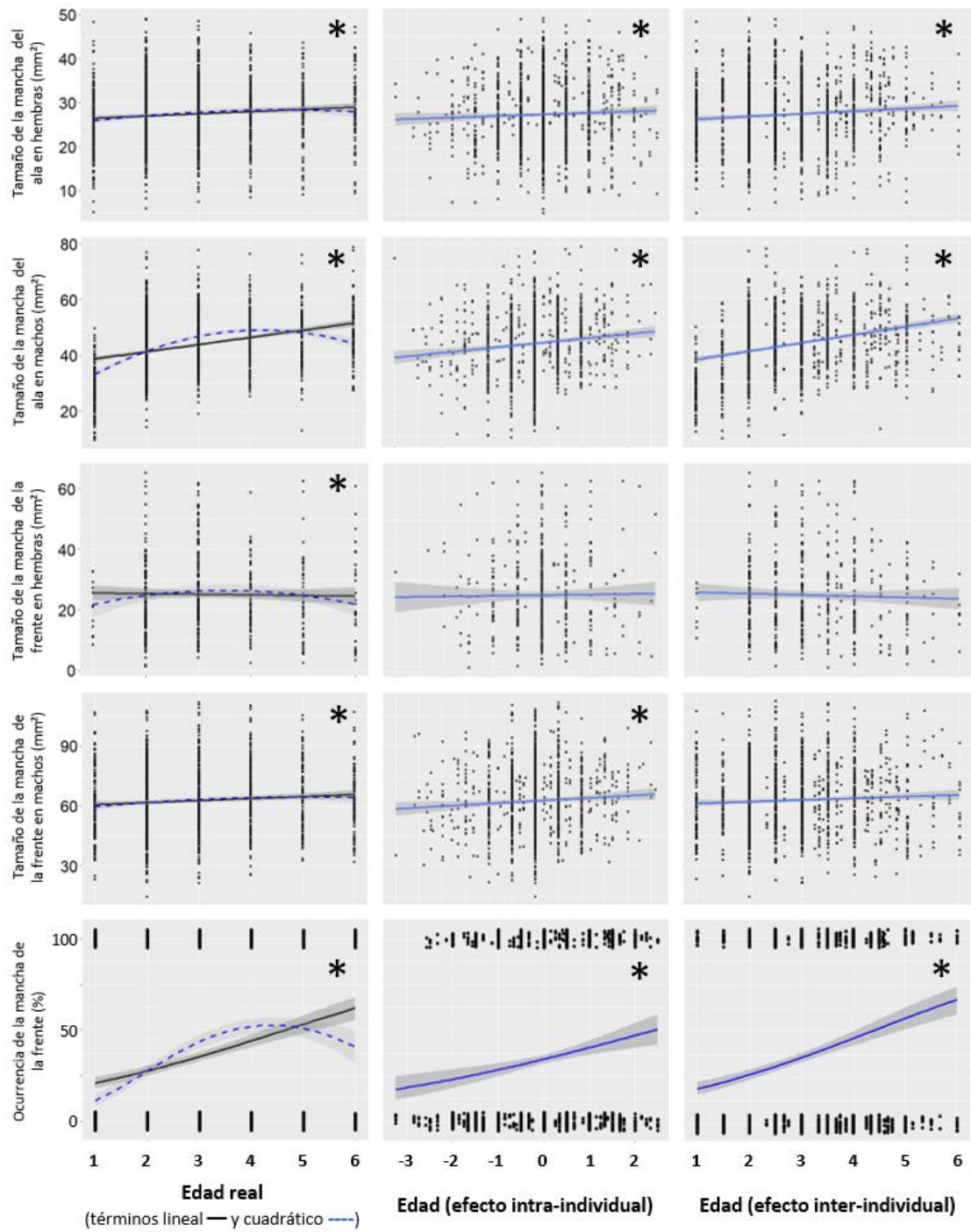


Figura 3. Variación en la expresión de los diferentes ornamentos estudiados con la edad (columna izquierda) y con los componentes intra-individuo (columna central) e inter-individuo (columna derecha). Los asteriscos sobre a cada gráfica individual indican significación estadística en los modelos correspondientes.

5. Discusión

Partiendo de datos individuales recopilados durante 17 temporadas reproductivas en una población silvestre de papamoscas cerrojillo, se ha analizado exhaustivamente la relación entre la edad de los individuos y la expresión de dos ornamentos del plumaje tanto en machos como en hembras. Los resultados obtenidos muestran que el tamaño de la mancha en el ala, tanto en machos como en hembras, aumenta con la edad del individuo y luego disminuye en los últimos años de vida, un efecto que tiene componentes tanto intra- como inter-individuos. En cambio, el tamaño de la mancha en la frente está relacionado con la edad de manera positiva, pero de forma diferente entre los sexos: en las hembras tiene un efecto cuadrático, mientras que en los machos es lineal, y solo se detectaron diferencias relacionadas con la edad a nivel intra-individuo. Por último, la presencia de la mancha frontal en las hembras también muestra una relación cuadrática con la edad, con efectos positivos en ambos componentes de la edad, observándose mayores diferencias entre individuos que dentro de ellos.

En este estudio, el ornamento en el ala mostró un patrón similar entre sexos, lo que sugiere que este rasgo podría tener una función comparable en ambos, o al menos estar sometido a una presión de selección sexual similar (Morales et al., 2007). En ambos sexos, se observa un aumento del tamaño del ornamento durante los 3-4 primeros años de vida, para luego disminuir, y en ambos casos existen tanto componentes intra- como inter-individuo. Este patrón puede interpretarse en el contexto de la inversión en ornamentos a lo largo de la vida del individuo (McQueen et al., 2021). Durante las primeras etapas de vida, la inversión en la mancha del ala podría aumentar conforme los individuos adquieren experiencia y recursos (McGraw, Hill, Stradi, y Parker, 2002), lo que les permite desarrollar ornamentos más prominentes. Sin embargo, en edades avanzadas, es probable que la inversión en este ornamento disminuya debido a la aparición de compromisos fisiológicos (*trade-offs*), ornamentación, reproducción y otras funciones como la inmune ((Freeman-Gallant y Taff 2018; Saino et al. 2003; Velyo, Drummond, y Torres 2010), dentro de la "hipótesis de compensación de recursos"; Weaver, Santos, Tucker, Wilson, y Hill, 2018). Este fenómeno ha sido discutido previamente en estudios sobre el papamoscas cerrojillo (Morales et al., 2007; Potti, 1993; Potti et al., 2013), donde se ha observado que la capacidad de mantener o mejorar los ornamentos puede declinar con la edad debido a la acumulación de costes fisiológicos. Una disminución en la probabilidad de expresión en los últimos años de la vida es compatible con un mecanismo

de senescencia (Bonduriansky et al., 2008; Bouwhuis, Choquet, Sheldon, y Verhulst, 2012), y el patrón detectado se corresponde con una posible “inversión final” en la que los individuos destinan recursos a un último evento reproductivo (Kervinen, Lebigre, Alatalo, Siitari, y Soulsbury, 2015; Saino et al., 2003).

En cambio, el tamaño de la mancha de la frente (TMF) presentó una variación con la edad diferente entre ambos sexos. Aunque el efecto de la edad fue positivo en ambos sexos, en las hembras la relación fue cuadrática y muy débil, mientras que los machos mostraron una tendencia positiva lineal. El hecho de que el tamaño del ornamento aumente de manera progresiva con la edad sugiere que éste es un carácter que refleja la calidad ligada a la edad, que lo que es consistente con el hecho de que únicamente se hayan detectado componentes intra-individuo (Bitton y Dawson 2008; Komdeur et al. 2005), con un mismo individuo mostrando mayores TMF en sucesivas estaciones reproductoras. Por el contrario, los resultados obtenidos en el caso de las hembras han de interpretarse con precaución debido al pobre ajuste de los modelos, no siendo posible identificar los componentes intra- e inter-individuo de la variación con la edad en TMF (ver Tabla 3A). Sin embargo, en las hembras, la presencia o ausencia de la mancha frontal estuvo fuertemente relacionada con la edad, con un efecto marcadamente cuadrático (Figura 3), y donde detectamos tanto componentes intra- como inter-individuo.

De la misma manera, en el caso del tamaño de la mancha del ala (TMA), una disminución de la probabilidad de expresión del ornamento en los últimos años de vida puede relacionarse con los costes asociados a su expresión y a su efecto sobre la supervivencia (Evans, Gustafsson, y Sheldon 2011; Simons, Briga, y Verhulst 2016). Dado que nosotros únicamente consideramos individuos reproductores, es posible que la mayor OMF en individuos más longevos no refleje la supervivencia, si no un mayor acceso al conjunto de reproductores de la población. Se ha descrito cómo este ornamento se asocia con agresividad y mayor acceso a recursos reproductivos como nidos y parejas (Morales et al., 2014, 2007), por lo que la mayor probabilidad de encontrar hembras con el ornamento entre los individuos más longevos podría indicar una mayor capacidad de reproducción, ya que, una vez que aparece en un año, persiste en todos los años subsecuentes (Potti, 1993).

Dado que la mancha frontal se asocia con el estatus y el acceso a recursos reproductivos (mencionado anteriormente) su aumento gradual podría reflejar una mejora en la posición social y el éxito reproductivo de los individuos conforme envejecen, como

se ha señalado en estudios anteriores (Morales et al., 2014; Potti, 1993; Potti et al., 2014), y una mayor probabilidad de captura en el estudio. En los últimos años de vida del individuo, por el contrario, la disminución en OMF entre hembras sugiere que esté relacionado con otros parámetros como la supervivencia y el rendimiento reproductivo (Morales et al., 2007; Potti et al., 2013).

Asimismo, la coloración del plumaje tiene gran importancia en interacciones sociales ya que actúa como un indicador del estado fisiológico o social de otros individuos de la misma especie (Hernández et al. 2021; López-Idiáquez et al. 2016; Moreno et al. 2013; Trigo y Mota 2016), aunque esta relación se ha sugerido dependiente del nivel de análisis (individual, poblacional; Henschen, Whittingham, y Dunn, 2017). Tanto en el caso del TMA en machos y hembras como en el caso del OMF en hembras, la existencia de componentes intra- e inter-individuo sugiere que estos ornamentos se relacionan tanto a caracteres inherentes a cada individuo, relacionados con la supervivencia o a ventajas en la reproducción (calidad individual - efectos inter-individuo; Bitton y Dawson, 2008; M. van de Pol y Verhulst, 2006), como a aspectos concernientes a la calidad ligada a la edad (p. ej. aumento en experiencia, estatus reproductivo, Bitton y Dawson, 2008; Potti et al., 2013). En el caso de las hembras, la ocurrencia de la mancha de la frente, más relacionada con la edad y con otros factores externos (González-Bernardo et al., 2024), indicaría que tiene un papel informativo más importante que el tamaño. Por último, los distintos resultados observados en los diferentes rasgos sugieren que podrían reflejar aspectos diferentes de la calidad individual (Morales et al., 2007; Potti et al., 2013), siendo señales que portan una información distinta o sometidas a diferentes presiones selectivas (Bitton y Dawson 2008; González-Bernardo et al. 2024). Este hecho, sumado a sus diferentes patrones de expresión (mancha en el ala similar en ambos sexos y mancha frontal diferente en machos y hembras), respalda la idea de que ambos rasgos sexuales son independientes (González-Bernardo et al., 2024; Morales et al., 2007). Del mismo modo, nuestros resultados apoyan el carácter informativo de los ornamentos de ambos sexos (Potti et al., 2013), sumándose a crecientes evidencias y llamadas a la investigación sobre la señalización en hembras (Doutrelant et al., 2020; Nolzco et al., 2022).

6. Conclusión

Mediante el uso de datos longitudinales hemos investigado la variación con la edad de varios ornamentos, como la mancha del ala y la mancha frontal, tanto en machos como en hembras. Este enfoque nos ha permitido descubrir cómo la inversión en estos ornamentos cambia con la edad y cómo determinar la contribución relativa de cambios individuales afectan a la expresión de los ornamentos en diferentes momentos de la vida de los individuos y en diferentes etapas de edad. Las diferencias entre machos y hembras en la expresión de los ornamentos del plumaje pueden deberse a una combinación de factores, incluyendo la selección sexual, la ecología reproductiva y los compromisos fisiológicos que cada sexo enfrenta a lo largo de su vida. Mientras que, para la mancha blanca frontal, los machos parecen invertir de manera continua en su ornamentación como señal de calidad y estatus, las hembras podrían equilibrar su inversión en ornamentos con la necesidad de conservar recursos para la reproducción, especialmente en etapas avanzadas de la vida. En cambio, una disminución en la mancha blanca del ala al final de la vida, apunta hacia un proceso de senescencia por posible acumulación de costes fisiológicos que potencialmente darían lugar a diferentes compromisos entre reproducción y ornamentación en los últimos años de vida. Estas diferencias subrayan la importancia de considerar el contexto ecológico y las presiones selectivas diferenciadas al estudiar la evolución de la ornamentación en especies dimórficas como el papamoscas cerrojillo.

Investigaciones futuras deberían centrarse en explorar los mecanismos responsables de las variaciones observadas entre individuos de una población, es decir, si estas están vinculadas con la aparición o desaparición selectiva de individuos. Además, sería relevante examinar la covariación de diferentes rasgos a lo largo del tiempo, es decir, analizar la expresión simultánea de múltiples rasgos y determinar si la manifestación de uno influye en la expresión de otro con el paso de la edad.

7. Agradecimientos

Agradecer a mis tutores Enrique González y David Canal por darme la oportunidad de hacer este estudio que para mí ha sido un gran desafío, por guiarme de principio a fin y su paciencia durante todo el proceso. A todas las personas implicadas en la recolección de datos como J. Potti, C. Camacho y un gran número de colaboradores. A José Ignacio

Aguirre por ofrecerse como mi tutor del trabajo final de máster. A Justo Torres por ceder la fotografía que embellece e ilustra la portada. También, a mis compañeros y compañeras del máster por todo lo que hemos aprendido juntos durante este año.

A mi pareja, Javi, por apoyarme en todo momento y confiar en mi éxito a pesar de las dificultades que se nos han presentado.

Finalmente, agradezco a mi madre, María Antonia por su ánimo y apoyo incondicional, a mi padre, Jesús por inculcarme su pasión por la naturaleza y a mi hermana Celia África, por arroparme siempre que lo he necesitado.

También a ti, tito Jonás.

8. Referencias

Ágh, N., T. Csörgő, and E. Szöllősi. 2022. Delay in arrival: lineage-specific influence of haemosporidians on autumn migration of European robins. *Parasitology Research* 121:2831–2840.

Amundsen, T., and H. Pärn. 2006. Female coloration in birds: a review of functional and non-functional hypotheses. Pages 280–345 in K. J. McGraw and G. E. Hill, eds. *Bird Coloration*, vol. II. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Andersson, M. 1994. *Sexual selection* (Vol. 72). Princeton University Press.

Asghar, M., D. Hasselquist, B. Hansson, P. Zehntindjiev, H. Westerdahl, and S. Bensch. 2015. Hidden costs of infection: Chronic malaria accelerates telomere degradation and senescence in wild birds. *Science* 347:436–438.

Badyaev, A. V., and G. E. Hill. 2003. Avian sexual dichromatism in relation to phylogeny and ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:27–49.

Barton, K. 2020. MuMIn: multi-model inference.

Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, and S. Walker. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67:1–48.

Bonduriansky, R., A. Maklakov, F. Zajitschek, and R. Brooks. 2008. Sexual selection, sexual conflict and the evolution of ageing and life span. *Functional Ecology* 22:443–453.

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

- . 2016. Natal habitat imprinting counteracts the diversifying effects of phenotype-dependent dispersal in a spatially structured population. *BMC Evolutionary Biology* 16:158.
- Camacho, C., L. Pérez-Rodríguez, I. Abril-Colón, D. Canal, and J. Potti. 2018. Plumage colour predicts dispersal propensity in male pied flycatchers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 72:2.
- Canal, D., R. Jovani, and J. Potti. 2012. Multiple mating opportunities boost protandry in a pied flycatcher population. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66:67–76.
- Canal, D., J. Potti, and J. A. Dávila. 2011. Male phenotype predicts extra-pair paternity in pied flycatchers. *Behaviour* 148:691–712.
- Canal, D., L. Schlicht, S. Santoro, C. Camacho, J. Martínez-Padilla, and J. Potti. 2021. Phenology-mediated effects of phenotype on the probability of social polygyny and its fitness consequences in a migratory passerine. *BMC Ecology and Evolution* 21:55.
- Clutton-Brock, T. H. 1984. Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *The American Naturalist* 123:212–229.
- Dale, S., and T. Slagsvold. 1996. Mate choice on multiple cues, decision rules and sampling strategies in female Pied Flycatchers. *Behaviour* 133:903–944.
- DeGroote, L. W., and P. G. Rodewald. 2010. Blood parasites in migrating wood-warblers (Parulidae): Effects on refueling, energetic condition, and migration timing. *Journal of Avian Biology* 41:147–153.
- Doutrelant, C., A. Fargevieille, and A. Grégoire. 2020. Evolution of female coloration: What have we learned from birds in general and blue tits in particular. Pages 123–202 in M. Naguib, L. Barrett, S. D. Healy, J. Podos, L. W. Simmons, and M. B. T.-A. in the S. of B. Zuk, eds. *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 52). Academic Press.
- Emmenegger, T., S. Bauer, S. Hahn, S. B. Müller, F. Spina, and L. Jenni. 2018. Blood parasites prevalence of migrating passerines increases over the spring passage period. *Journal of Zoology* 306:23–27.
- Folstad, I., and A. J. Karter. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *The American Naturalist* 139:603–622.
- Fox, J., and S. Weisberg. 2011. *An R companion to applied regression*. Sage publications.
- Froy, H., R. A. Phillips, A. G. Wood, D. H. Nussey, and S. Lewis. 2013. Age-related variation in reproductive traits in the wandering albatross: Evidence for terminal improvement following senescence. *Ecology letters* 16:642–649.
- Grafen, A. 1990. Biological Signals as Handicaps. *Journal of Theoretical Biology* 144:517–546.
- Gustafsson, L., A. Qvarnstrom, and B. C. Sheldon. 1995. Trade-offs between life-history traits and a secondary sexual character in male collared flycatchers. *Letters to Nature* 31:311–313.

- Hamilton, W. D., and M. Zuk. 1982. Heritable True Fitness and Bright Birds: A Role for Parasites? *Science* 218:384–387.
- Hartig, F. 2020. DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. R package version 0.3.
- Hegemann, A., P. Alcalde Abril, R. Muheim, S. Sjöberg, T. Alerstam, J.-Å. Nilsson, and D. Hasselquist. 2018. Immune function and blood parasite infections impact stopover ecology in passerine birds. *Oecologia* 188:1011–1024.
- Hernández, A., M. Martínez-Gómez, R. Beamonte-Barrientos, and B. Montoya. 2021. Colourful traits in female birds relate to individual condition, reproductive performance and male-mate preferences: A meta-analytic approach. *Biology Letters* 17.
- Kilpimaa, J., R. V. Alatalo, and H. Siitari. 2004. Trade-offs between sexual advertisement and immune function in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271:245–250.
- Komdeur, J., M. Oorebeek, T. van Overveld, and I. C. Cuthill. 2005. Mutual ornamentation, age and reproductive performance in the European starling. *Behavioral Ecology* 16:805–817.
- Lüdecke, D., M. S. Ben-Shachar, I. Patil, P. Waggoner, and D. Makowski. 2021. performance: An R package for assessment, comparison and testing of statistical models. *Journal of Open Source Software* 6.
- Lundberg, A., and R. V Alatalo. 1992. *The pied flycatcher*. Poyser, London, UK.
- Martínez-Padilla, J., P. Vergara, L. Pérez-Rodríguez, F. Mougeot, F. Casas, S. C. Ludwig, J. A. Haines, et al. 2011. Condition- and parasite-dependent expression of a male-like trait in a female bird. *Biology Letters* 7:364–367.
- Marzal, A., F. De Lope, C. Navarro, and A. P. Møller. 2005. Malarial parasites decrease reproductive success: An experimental study in a passerine bird. *Oecologia* 142:541–545.
- Merino, S., J. Moreno, J. J. Sanz, and E. Arriero. 2000. Are avian blood parasites pathogenic in the wild? A medication experiment in blue tits (*Parus caeruleus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267:2507–2510.
- Møller, A. P. 1993. Sexual selection in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Evolution* 47:417–431.
- Morales, J., J. Moreno, S. Merino, J. J. Sanz, G. Tomás, E. Arriero, E. Lobato, et al. 2007. Female ornaments in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*: Associations with age, health and reproductive success. *Ibis* 149:245–254.
- Moreno-Rueda, G., and H. Hoi. 2012. Female house sparrows prefer big males with a large white wing bar and fewer feather holes caused by chewing lice. *Behavioral Ecology* 23:271–277.
- Moreno, J., A. Velando, R. Ruiz-de-Castañeda, S. González-Braojos, and A. Cantarero. 2013. Oxidative damage in relation to a female plumage badge: Evidence for signalling costs. *Acta Ethologica* 16:65–75.

- Mougeot, F., L. Pérez-Rodríguez, J. Martínez-Padilla, F. Leckie, and S. M. Redpath. 2007. Parasites, testosterone and honest carotenoid-based signalling of health. *Functional Ecology* 21:886–898.
- Moullec, H., S. Reichert, and P. Bize. 2023. Aging trajectories are trait- and sex-specific in the long-lived Alpine swift. *Frontiers in Ecology and Evolution* 11:1–12.
- Murgatroyd, M., S. Roos, R. Evans, A. Sansom, D. P. Whitfield, D. Sexton, R. Reid, et al. 2018. Sex-specific patterns of reproductive senescence in a long-lived reintroduced raptor. *Journal of Animal Ecology* 87:1587–1599.
- Nolazco, S., K. Delhey, S. Nakagawa, and A. Peters. 2022. Ornaments are equally informative in male and female birds. *Nature Communications* 13:1–10.
- Nussey, D. H., H. Froy, J.-F. Lemaitre, J.-M. Gaillard, and S. N. Austad. 2013. Senescence in natural populations of animals: widespread evidence and its implications for biogerontology. *Ageing research reviews* 12:214–225.
- Nussey, D. H., L. E. B. Kruuk, A. Morris, M. N. Clements, J. M. Pemberton, and T. H. Clutton-Brock. 2009. Inter-and intrasexual variation in aging patterns across reproductive traits in a wild red deer population. *The American Naturalist* 174:342–357.
- Piersma, T., L. Mendes, J. Hennekens, S. Ratiarison, S. Groenewold, and J. Jukema. 2001. Breeding plumage honestly signals likelihood of tapeworm infestation in females of a long-distance migrating shorebird, the bar-tailed godwit. *Zoology* 104:41–48.
- Potti, J. 1993. A male trait expressed in female pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*: The white forehead patch. *Animal Behaviour* 45:1245–1247.
- Potti, J., D. Canal, and C. Camacho. 2014. Ontogenetic variation in the plumage colour of female European Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Ibis* 156:879–884.
- Potti, J., D. Canal, and D. Serrano. 2013. Lifetime fitness and age-related female ornament signalling: Evidence for survival and fecundity selection in the pied flycatcher. *Journal of Evolutionary Biology* 26:1445–1457.
- Potti, J., J. . Copete, C. Gutiérrez-Expósito, and C. Camacho. 2016. Morphological and sexual traits in Atlas and Iberian Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca speculigera* and *F. h. iberiae*: a comparison. *Bird Study* 63:330–336.
- Potti, J., and S. Montalvo. 1991. Return rate, age at first breeding and natal dispersal of pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* in central Spain. *Ardea* 79:419–428.
- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reed, T. E., L. E. B. Kruuk, S. Wanless, M. Frederiksen, E. J. A. Cunningham, and M. P. Harris. 2008. Reproductive senescence in a long-lived seabird: rates of decline in late-life performance are associated with varying costs of early reproduction. *The American Naturalist* 171:E89–E101.
- Reid, J. M., E. M. Bignal, S. Bignal, D. I. McCracken, and P. Monaghan. 2003. Age-specific reproductive performance in red-billed choughs *Pyrrhocorax pyrrhocorax*: patterns and processes in a natural population. *Journal of Animal Ecology* 765–776.

- Sanz, J. J., E. Arriero, J. Moreno, and S. Merino. 2001. Interactions between hemoparasite status and female age in the primary reproductive output of pied flycatchers. *Oecologia* 126:339–344.
- Schielzeth, H. 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution* 1:103–113.
- Sirkiä, P. M., and T. Laaksonen. 2009. Distinguishing between male and territory quality: females choose multiple traits in the pied flycatcher. *Animal Behaviour* 78:1051–1060.
- Svensson, L. 1992. Identification guide to European passerines. The author.
- Török, J., G. Hegyi, and L. Z. Garamszegi. 2003. Depigmented wing patch size is a condition-dependent indicator of viability in male collared flycatchers. *Behavioral Ecology* 14:382–388.
- Trigo, S., and P. G. Mota. 2016. Carotenoid-based plumage colouration is predicted by age and parasites in the male European serin. *Journal of Avian Biology* 47:409–416.
- van de Crommenacker, J., J. Komdeur, and D. S. Richardson. 2011. Assessing the cost of helping: the roles of body condition and oxidative balance in the Seychelles warbler (*Acrocephalus sechellensis*). *PloS one* 6:e26423.
- van de Pol, M., and S. Verhulst. 2006. Age-dependent traits: A new statistical model to separate within- and between-individual effects. *American Naturalist* 167:766–773.
- van de Pol, M., and J. Wright. 2009. A simple method for distinguishing within- versus between-subject effects using mixed models. *Animal Behaviour* 77:753–758.
- Vergara, P., F. Mougeot, F. Leckie, and S. M. Redpath. 2012. Environmental heterogeneity influences the reliability of secondary sexual traits as condition indicators. *Journal of Evolutionary Biology* 25:20–28.
- Webster, M. S., C. W. Varian, and J. Karubian. 2008. Plumage color and reproduction in the red-backed fairy-wren: Why be a dull breeder? *Behavioral Ecology* 19:517–524.
- West-Eberhard, M. J. 2003. Developmental plasticity and evolution. Oxford University Press.
- Williams, G. C. 1957. Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution* (NY) 11: 398.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection-A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53:205–214.

ANEXO I

Tabla A1. Lista de variables incluidas en los modelos y sus códigos (en su caso). Se indican las medias, las desviaciones estándar (SD) y los valores mínimo (Min) y máximo (Max) para las variables numéricas, mientras que los recuentos por niveles (N) y las proporciones (%) se facilitan para las variables no numéricas. Se proporciona información separada para los tres conjuntos de análisis realizados, ya que las variables y el tamaño de las muestras varían según los modelos.

		Tamaño de la mancha del ala en hembras (N = 1497)				Tamaño de la mancha del ala en machos (N = 1337)				Tamaño de la mancha de la frente en hembras (N = 452)				Tamaño de la mancha de la frente en machos (N = 1337)				Ocurrencia de la mancha de la frente en hembras (N = 1497)				
Variable	Unidades	Media	SD	Min	Max	Media	SD	Min	Max	Media	SD	Min	Max	Media	SD	Min	Max	Media	SD	Min	Max	
Tamaño de la mancha de la frente	mm²	-	-	-	-	-	-	-	-	25.15	13.30	1.40	65.28	62.54	16.19	14.66	111.71	-	-	-	-	
Tamaño de la mancha del ala	mm²	27.34	7.25	5.09	49.03	43.68	10.86	9.58	78.91	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Edad	años	2.78	1.36	1	6	2.91	1.35	1	6	3.21	1.30	1	6	2.91	1.35	1	6	2.78	1.36	1	6	
Longitud del cráneo	mm	-	-		-	-	-	-	-	22.59	0.62	19.05	24.87	22.76	0.61	19.56	25.19	22.58	0.62	19.05	24.87	
Longitud del ala	mm	77.29	1.58	71	82	79.38	1.57	73.5	85.0		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Longitud del tarso	mm	19.58	0.60	17.26	22.34	19.48	0.61	17.47	21.33	19.58	0.60	17.26	22.34	19.48	0.61	17.47	21.33	19.58	0.60	17.26	22.34	
Fecha de puesta	días	18.44	7.46	3	51	18.42	7.56	3	51	18.36	6.93	7	50	18.42	7.56	3	51	18.44	7.46	3	51	
Peso	mg	12.55	0.61	10.31	15.20	12.14	0.52	10.00	13.81	12.57	0.58	11.02	14.61	12.14	0.52	10	13.81	12.55	0.61	10.31	15.20	
Variable	Niveles	N (% total)				N (% total)				N (% total)				N (% total)				N (% total)				
Ocurrencia de la mancha frontal en hembras	Presente	-				-				-				-				514 (34,34%)				
	Ausente	-				-				-				-				983 (65,66%)				
Hábitat de reproducción	Robledal	943 (62,99%)				840 (62,82%)				273 (60,39%)				840 (62,82%)				943 (62,99%)				
	Pinar	554 (37,00 %)				497 (37,17%)				179 (39,60%)				497 (37,17%)				554 (37,00 %)				
Origen	Residente	689 (46,02%)				743 (55,57%)				206 (45,57%)				743 (55,57%)				618 (41,28%)				
	Inmigrante	808 (53,97%)				594 (44,42%)				246 (54,42%)				594 (44,42%)				719 (48,02%)				
Factores aleatorios	ID hembra	Nº niveles diferentes	863				815				296				815				863			
	ID caja nido		252				253				201				253				252			
	Año de captura		13				13				13				13				13			

ANEXO II. Información adicional sobre la evaluación de la estructura de factores aleatorios de los modelos.

Inicialmente consideramos incluir la pendiente aleatoria específica de la edad de la identidad del individuo en el modelo para tener en cuenta la posible falta de independencia de los puntos de datos y minimizar la probabilidad de obtener estimaciones sobreconfidentes (Schielzeth & Forstmeier, 2009). Así, ejecutamos cada modelo incluyendo el intercepto aleatorio y la pendiente aleatoria, y solo incluyendo el término de intercepto aleatorio, y comparamos las dos estructuras aleatorias con el criterio de información de Akaike (AIC; Akaike, 1973, Zuur et al., 2009). Además, evaluamos la bondad del ajuste utilizando R^2 condicional, que estima la proporción de varianza en la variable de respuesta explicada por factores fijos y aleatorios (R^2 condicional y R^2 marginal, respectivamente; Nakagawa & Schielzeth, 2013). En los modelos construidos para analizar TMF (hembras y machos), OMF (hembras) y TMA (machos), el valor AIC fue menor o equivalente ($\Delta AIC < 2$) en los modelos sin el término de pendiente aleatoria. En el análisis del TMA en hembras, el modelo incluyendo pendiente aleatoria resultó más informativo ($\Delta AIC = 15,35$), por lo que incluimos este término en los modelos general, A y B.