

UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA

Facultad de Ciencias

Grado de Biología

Trabajo Fin de Grado

***EFFECTOS EN LA EFICACIA BIOLÓGICA DE LA
MALARIA AVIAR EN EL PAPAMOSCAS
CERROJILLO (*Ficedula hypoleuca*)***

Código del TFG: **BL21-087-BEF**

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

Autor: Salvador Pardo López



30/06/2022

Agradecimientos

Agradecer a mi familia y amigos por el apoyo recibido durante estos años de carrera, pues gracias a ellos he podido seguir adelante en situaciones de mayor complejidad y de debilidad. También agradecer la paciencia y dedicación de mi tutor David Canal, ya que este trabajo no hubiera sido posible sin su ayuda.

Por otro lado, agradecer a los profesores del Grado de biología, gracias a los cuales, durante estos 4 años de carrera, me han ayudado y enseñado todo lo que ahora sé, sin ellos no hubiese aumentado aún más mis ganas de adquirir conocimientos sobre la vida en la naturaleza. Incluso sin ellos no hubiese adquirido conocimientos sobre temas que no me interesaban tanto y, al final, me han llegado hasta gustar.

Por último, dar un agradecimiento especial a Don Carlos Rouco, el cual me ha ayudado, en estos dos últimos años, en gran cantidad sobre conocimientos de ecología, lagomorfos e información sobre mis dudas para mi futuro profesional y académico. También hacer mención a Don Diego Nieto, debido a que es el gran culpable que me empezase a interesar y gustar el mundo de la flora. Al igual que ambos son un gran ejemplo de lo que deberían ser unos profesores con gran profesionalidad y cercanos al estudiante.

Índice general

Índice de Ilustraciones	2
Índice de tablas.....	3
Resumen.....	4
Palabras clave	4
Abstract.....	5
Key words	5
Introducción.....	6
Objetivos.....	7
Material y métodos.....	7
Resultados y discusión	11
Conclusión.....	17
Bibliografía.....	17
Anexos.....	21

Índice de Ilustraciones

Gráfica 1: Influencia de la infección (Si/No) por malaria aviar en la supervivencia, al año siguiente, de adultos reproductores.....	13
Gráfica 2: Efectos de infección (Si/No) por malaria aviar, en los adultos reproductores, sobre el peso de sus pollos.....	15
Gráfica 3: Efecto de la infección (Si/No) por malaria aviar, en los adultos reproductivos, sobre el número de pollos volantones	16
Gráfica 4: Efectos de infección (Si/No) por malaria aviar en la supervivencia, al año siguiente, de adultos reproductores, utilizando el primer dato de aquellos que están duplicado.....	21
Gráfica 5: Efectos de la infección (Si/No) por malaria aviar, en las hembras adultas reproductivas, sobre el peso de sus pollos.....	23
Gráfica 6: Efectos de la infección (Si/No) por malaria aviar, en los machos adultos reproductivos, sobre el peso de sus pollos.....	24
Gráfica 7: Efectos de infección (Si/No) por malaria aviar, en las hembras adultas reproductoras, sobre el número de pollos volantones.....	25
Gráfica 8: Efectos de infección (Si/No) por malaria aviar, en los machos adultos reproductores, sobre el número de pollos volantones.....	25

Índice de tablas

Tabla 1: Resultado de un modelo lineal mixto generalizado evaluando el efecto de la infección (Si/No) por malaria aviar en la supervivencia, al año siguiente, de los adultos reproductores.....	12
Tabla 2: Resultado de un modelo lineal mixto evaluando el efecto de la infección (Si/No) por malaria aviar en la longevidad de los adultos reproductores.....	13
Tabla 3: Resultado de un modelo lineal mixto evaluando el efecto de la infección (Si/No) por malaria aviar, en ambos adultos reproductores, sobre el peso de sus pollos.....	14
Tabla 4: Resultados de un modelo lineal mixto generalizado de la influencia de la infección (Si/No) por malaria aviar, en ambos padres muestreados, sobre el número de los pollos volantones.....	15
Tabla 5: Resultados de un modelo lineal mixto generalizado de la influencia de la infección (Si/No) por malaria aviar en la supervivencia de los adultos reproductores, utilizando el primer dato de aquellos que están duplicados.....	21
Tabla 6: Resultados de un modelo lineal mixto de la influencia de la infección (Si/No) por malaria aviar, en las hembras adultas, sobre el peso de sus pollos.....	22
Tabla 7: Resultados de un modelo lineal mixto de la influencia de la infección (Si/No) por malaria aviar, en los machos adultos, sobre el peso de sus pollos.....	23
Tabla 8: Resultado de un modelo lineal mixto generalizado evaluando el efecto de la infección (Si/No) por malaria aviar en los adultos reproductores ((a) para hembras, (b) para machos) sobre el número de pollos volantones.....	24

Resumen

Los parásitos de la malaria aviar son protozoos pertenecientes al orden *Haemosporidia* y, entre los géneros más comunes se encuentran *Plasmodium* y *Haemoproteus* y *Leucocytozoon*. Este tipo de parásito normalmente afecta a la eficacia biológica de los huéspedes a los que infecta. En este trabajo se analizaron los efectos de la infección de la malaria aviar en varios aspectos de la eficacia biológica de los individuos, usando como modelo de estudio el papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*). Concretamente, durante 10 temporadas reproductoras, se analizó el efecto de estar o no infectado por malaria aviar en la supervivencia y longevidad de los adultos reproductores, así como en el peso de los pollos y número de pollos volantones. Para los análisis estadísticos se utilizaron modelos lineales mixtos y modelos lineales mixtos generalizados. Estar infectado por malaria aviar no tuvo efecto en ninguno de los aspectos analizados; supervivencia, longevidad de los adultos reproductores, ni sobre el peso de sus pollos y número de pollos volantones que obtienen. Luego, estos resultados nos indican que variaciones en cualquier aspecto de la eficacia biológica del papamoscas cerrojillo son independientes del estado de infección (Si/No) por malaria aviar de los individuos de la población de papamoscas cerrojillo.

Palabras clave: malaria aviar; papamoscas cerrojillo; supervivencia; longevidad; peso de los pollos; número de pollos volantes.

Abstract

Avian malaria parasites are protozoa belonging to the order Haemosporidia and the most common genera include Plasmodium and Haemoproteus and Leucocytozoon. This type of parasite normally affects the fitness of the hosts it infects. In this study, the effects of avian malaria infection on various aspects of the fitness of individuals were analysed using the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) as a study model. Specifically, during 10 breeding seasons, the effect of being infected or not with avian malaria on the survival and longevity of breeding adults, as well as on chick weight and number of fledglings was analysed. Linear mixed models and generalised linear mixed models were used for statistical analyses. Being infected with avian malaria had no effect on any of the aspects analysed; survival, longevity of the breeding adults, nor on the weight of their chicks and number of fledglings obtained. Therefore, these results indicate that variations in any aspect of pied flycatcher fitness are independent of the avian malaria infection status (Yes/No) of individuals in the pied flycatcher population.

Keywords: avian malaria; pied flycatcher; survival; longevity; fledglings weight; number of fledglings.

1. INTRODUCCIÓN

Los parásitos son un grupo de organismos muy diversos, que se distribuyen en una amplia variedad de ambientes y que tienen efectos negativos en las poblaciones de sus huéspedes debido a su explotación de recursos, provocando así una regulación en dicha población (Marzal et al., 2005; Albon et al., 2002). De hecho, la mayoría de los aspectos de la historia de la vida de los huéspedes se ven afectados por los parásitos, aspectos como la edad de reproducción, el tamaño de la puesta o el desarrollo de las crías (Marzal et al., 2005). Los parásitos que disminuyen la eficacia de los huéspedes constituyen una potente fuerza selectiva en las poblaciones naturales y pueden ejercer importantes presiones evolutivas y ecológicas en la naturaleza (Atkinson et al., 2010; Lachish et al., 2011; Poulin, 2007).

Los parásitos de la malaria aviar, relacionados con los de la malaria humana, son protozoos pertenecientes al orden *Haemosporidia* y, entre los géneros más comunes se encuentran *Plasmodium* y *Haemoproteus* y *Leucocytozoon*. Este tipo de parásito normalmente afecta a la eficacia biológica de los huéspedes a los que infecta, debido a que afecta a la eficacia metabólica de los individuos (Marzal et al., 2005; Palinauskas et al., 2016). Los parásitos de la malaria causan patologías en la sangre y varios órganos (de Aguilar & Hussing, 2020). Los parásitos de la malaria son parásitos protistas heteroxenos obligados que, en la etapa de merogonia, se encuentran en las células de tejidos y en las células sanguíneas (Valkiunas & Iezhova, 2018; Bensch et al., 2004; Palinauskas et al., 2016). La etapa de gametogonia tiene lugar en los glóbulos rojos y el proceso sexual y esporogonia se completa en los insectos vectores, que principalmente son mosquitos de la familia *Culcidae*. A diferencia de lo que ocurre con la malaria en otros tipos de animales, en aves la malaria presenta una baja especificidad en el huésped y una marcada variación en los patrones de desarrollo en los huéspedes y vectores aviares (Valkiunas & Iezhova, 2018; Palinauskas et al., 2016).

Aunque las características individuales que determinan la susceptibilidad y severidad de la infección por malaria varían, en general, las aves infectadas suelen ver disminuida su eficacia biológica a través de diversos mecanismos. Por ejemplo, las aves infectadas por malaria presentan cambios en su comportamiento (agresividad, toma de riesgos o cooperatividad) y un menor éxito reproductivo (Atkinson & Seed, 1994).. La infección por malaria, sin embargo, no tiene un efecto aparente en el éxito reproductivo de los adultos infectados por malaria (Kilpatrick et al., 2006; Radwan et al., 2012; Szöllösi et al., 2009b), quizás debido a distintos tipos de muestreo y que los efectos de la enfermedad varían entre su fase aguda y crónica (de Aguilar & Hussing, 2020). Aspectos relacionados con el sexo o edad también pueden influir en la susceptibilidad a la infección por malaria y su severidad. Así, por ejemplo, la probabilidad de infección aumenta con la edad de los individuos debido a que están más expuestos a vectores a lo largo de su vida (Marzal et al., 2016; Valkiunas, 2004). Además de las características individuales, la prevalencia de malaria puede fluctuar en el tiempo y espacio a nivel poblacional debido a una desaparición selectiva de los individuos infectados (Marzal et al., 2016).

En este trabajo se estudia los efectos de la infección por malaria aviar en varios aspectos de la eficacia biológica de adultos reproductores de una población de papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*), una pequeña ave migratoria (ver características abajo), En concreto, analizamos los efectos de estar o no infectados por malaria aviar en varios aspectos de la eficacia biológica; supervivencia y longevidad de los adultos reproductores, así como en el peso de los pollos y el éxito reproductor de los individuos.

2. OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo es determinar si la infección por malaria afecta a distintos aspectos de la eficacia biológica del papamoscas cerrojillo. Para realizar dicho trabajo se utilizó 10 años de datos recogidos en la población del papamoscas cerrojillo situada en La Hiruela (Madrid), que lleva siendo estudiada desde 1984.

Este objetivo general se divide en 4 objetivos específicos:

- Analizar mediante un modelo lineal mixto generalizado la influencia de la infección por malaria en la supervivencia.
- Analizar mediante un modelo lineal mixto de la influencia de infección de malaria en la longevidad.
- Analizar mediante un modelo lineal mixto la influencia de la infección de la malaria, en los padres, en el peso de los pollos.
- Analizar mediante modelos lineal mixto generalizado la influencia de la infección de la malaria, en los padres, en el número de pollos volantones que se obtienen.

En base a otros trabajos, predecimos que: la infección por malaria i) disminuye la supervivencia (Lachish et al., 2011, Krams et al., 2013, Martínez-De La Puente et al., 2010) y ii) la longevidad (Ishtiaq, 2021; Asghar et al., 2015), iii) influye en el peso de la prole, aunque el sentido de la relación discrepa entre estudios. Algunos muestran que el peso de los pollos es mayor cuando sus padres están infectados, quizás, debido a una mayor inversión parental con posibles efectos negativos en la supervivencia (Kulma et al., 2014). Sin embargo, otros trabajos no encuentran relación entre la infección por malaria aviar en los padres y el peso de sus pollos (Blomgren, 2011). Por último, predecimos que iv) el número de pollos volantones no se ve afectado por la infección de malaria aviar de padres (Kulma et al., 2014).

3. MATERIAL Y MÉTODO

Especie de estudio

El papamoscas cerrojillo es un passeriforme de pequeño tamaño, insectívoro y migrador, tiene preferencia por cajas nidos (Lundberg & Alatalo, 1992). Esta ave presenta dimorfismo sexual en el plumaje durante la época reproductora (Svensson et al., 2009). En otoño no presentan dimorfismo sexual en cuanto al plumaje debido a que ambos sexos presentan un color pardo claro en la parte dorsal y blanquecino en la ventral. Sin embargo, en época de reproducción, los machos adquieren un plumaje nupcial blanco y negro con una mancha en la frente. Existe una variación en

la coloración entre los distintos machos, desde machos completamente negros hasta individuos que se parecen, en el plumaje, más a las hembras debido a la presencia de plumas grises pálidas o marrones (Lundberg & Alatalo, 1992). En época de reproducción, los machos llegan antes que las hembras a los lugares donde se reproducen (Alatalo et al., 1984), se asientan en un territorio alrededor de un agujero para criar y tratando de atraer a las hembras mediante su melódico canto (Lifjeld & Slagsvold, 1988). Normalmente, los machos son monógamos, pero, algunos machos pueden adquirir dos territorios y reproducirse con dos hembras convirtiéndose en polígamos (Lundberg & Alatalo, 1992). Las hembras incuban los huevos y ambos sexos cuidan a la prole, aunque los machos polígamos presentan un menor cuidado parental en los nidos secundarios (Lundberg & Alatalo, 1992).

Métodos de campo

El estudio se basó en datos obtenidos, entre 2005 a 2014, en una población de papamoscas cerrojillo que cría en cajas nido en La Hiruela (41° 04' N, 3° 27' E), que llevaba siendo estudiada desde 1984.

Los métodos de campo están descritos en detalle en Camacho et al., 2015. El área de estudio consta de 2 hábitats: un bosque caducifolio, dominan robles (*Quercus pirenaica*) y una plantación mixta de coníferas en la que domina pino silvestre (*Pinus Sylvestris*). Ambos hábitats están distanciados por 1,3km. Por un lado, el bosque caducifolio es un hábitat muy heterogéneo con una extensión de 9,3 ha. Además, dicho bosque está compuesto por una densa cubierta vegetal y un sotobosque, destacan árboles jóvenes de robles (*Quercus pirenaica*), brezo (*Erica arborea*), jara de hoja de laurel (*Cistus laurifolius*) y majuelo (*Crataegus monogyna*). Por otro lado, el bosque de coníferas es homogéneo y presenta una extensión de 4,8 ha. Este bosque está compuesto por un monocultivo de pino silvestre. También se encuentran dispersos en el bosque conífero ciprés de Arizona (*Cupressus arizonica*) y pino marítimo (*Pinus pinaster*). El hábitat que rodea cada zona de estudio es inadecuado, (zonas rocosas y matorrales) para la reproducción, debido a las pocas cavidades de anidación para el papamoscas cerrojillos.

La temporada reproductiva dura desde aproximadamente la tercera semana de abril, cuando llegan los primeros machos, hasta julio cuando los últimos volantones abandonan los nidos. Durante este periodo las cajas nidos se revisaron regularmente para determinar la fecha de puesta (fecha de primer huevo), el tamaño de puesta (normalmente entre 5-7 huevos), y la fecha de eclosión. Los adultos reproductores fueron capturados a los 8 días de edad de los pollos mediante trampas nidos (Friedman et al., 2008). Posteriormente, los adultos fueron anillados con anillas de metal con un único código alfanumérico y se midieron sus rasgos morfológicos (tarso, edad, sexo, peso, longevidad) (le Vaillant et al., 2021). Los pollos se midieron y anillaron a los 13 días de edad (Morales-Mata et al., 2022).

Para medir si los individuos estaban infectados o no por malaria se tomaron muestras de sangre de los adultos reproductores y se extrajo el ADN. Posteriormente se realizó una PCR para amplificar el citocromo b del ADN

mitocondrial de los parásitos de la malaria (*Haemoproteus* y *Plasmodium*). Como controles positivos se usaron muestras de sangre de aves que se sabía que estaban infectados por malaria, mientras que como controles negativos se usaron muestras con H₂O. Los controles se emplearon entre las muestras obtenidas para controlar las posibles contaminaciones o fallos de amplificación que se pudieran producir durante las PCR (Zsolt Garamszegi et al., 2015).

Análisis estadístico

Los análisis estadísticos se realizaron en R. Se analizó si la infección de malaria afectaba a rasgos de la eficacia biológica de los papamoscas cerrojillos. Los rasgos considerados en este trabajo fueron la supervivencia y longevidad de los adultos reproductores, además del peso de sus pollos y el número de pollos volantones que obtuvieron los adultos reproductores.

En primer lugar, se realizó un análisis exploratorio de los datos, mediante histogramas y diagramas de dispersión para observar la distribución de las variables y la posible existencia de errores. Si la variable tuvo distribución normal se corrieron modelos lineales mixtos, mientras que para variables con distribución binomial se corrieron modelos lineales mixtos generalizados. Con esto se comprobó que los modelos no se alejaron de las aceptaciones de los modelos lineales mixtos. En los histogramas y diagramas de dispersión se observaron los residuos del modelo, el efecto de puntos influyentes y la multicolinealidad (Zuur et al., 2010; Loy & Hormann, 2014). Debido a su distribución, la variable longevidad fue transformada usando el logaritmo. Tras dicha transformación no se observaron desviaciones de los supuestos de los modelos lineales.

Para los modelos lineales se usaron los paquetes lme4 (Bates et al., 2014) y el paquete lmerTests (Kuznetsova et al., 2017). Para realizar los diagnósticos de los distintos modelos se utilizó la herramienta VIF (paquete car) (Fox & Weisberg 2011). Estos análisis indicaron que la colinealidad entre las variables no es un problema ya que $VIF < 5$ en todos los casos. Para ver los ajustes de los modelos no normales se utilizó el paquete DHARMA (Hartig & Hartig, 2017). Los paquetes sjplot (Lüdecke & Lüdecke, 2015) y ggplot2 (Wickham et al., 2016) fueron utilizados para poder obtener los distintos gráficos de los análisis.

- Efectos de la infección por malaria en la supervivencia (al año siguiente) de los adultos reproductores

Para analizar la relación entre la supervivencia y la infección por malaria se empleó un modelo lineal mixto generalizado. La variable supervivencia fue la variable dependiente, mientras que como variables independientes se incluyeron la fecha de puesta, hábitat (factor 2 niveles; pinar o robledal), infección (factor 2 niveles, infectado o no infectado), sexo (factor), edad (numérico). Además, se incluyó la interacción triple entre infección (Si/No), sexo y edad, debido a que la infección (Si/No) podía tener un efecto distinto en cada sexo o edad. El año se puso como factor random.

La edad se incluyó en el modelo porque individuos con mayor edad presentaron una supervivencia menor que un individuo más joven (Lachish et al., 2011). En cuanto al sexo, la supervivencia es distinta en machos y en hembras, ya que afectó a distintos patrones de comportamiento (agresividad o cooperación) (Han & Dingemans, 2017). Por último, la fecha de puesta también influyó en la supervivencia, disminuyendo la supervivencia cuanto más tarde es la primera fecha de puesta (Lundberg & Alatalo, 1992).

En la base de datos había adultos capturados más de una vez a lo largo de la vida por ello se utilizó un dato al azar de los individuos capturados más de una vez. Los resultados de un modelo tomando el primer dato de cada individuo muestreado más de una vez dieron resultados similares (anexo I, tabla 5 y gráfica 4).

- **Efectos de la infección por malaria en la longevidad de los adultos reproductores**

Para analizar si la infección por malaria influyó en la longevidad de los individuos (número total de años) se utilizó el modelo lineal mixto. La variable dependiente fue la longevidad (transformada logarítmicamente para obtener normalidad; ver arriba); las variables independientes fueron el tarso (indicativo de la calidad de los individuos (Szöllösi et al., 2009b), infección (factor 2 niveles, infectado o no infectado), sexo (factor), edad reproductora (numérico). Mientras que el año se empleó como factor random.

La edad reproductora se metió en el modelo porque individuos que empezaron a criar a una edad temprana puede tener costes en la longevidad (Stearns, 1989). Además, se incluyó la interacción triple entre las variables infección (Si/No), sexo y edad reproductiva debido a que el efecto de la infección (Si/No) podía ser distinto en cada sexo y edad reproductiva.

- **Efectos de la infección por malaria, en los adultos, sobre el peso de sus pollos.**

Para analizar si el peso de los pollos de un nido estuvo afectado por la infección por malaria de sus padres se usó un modelo lineal mixto. El peso de los pollos del nido fue la variable dependiente, mientras que como variables independientes se incluyeron la infección (factor de 2 niveles, infectado o no infectados), así como el tarso, la fecha de puesta, la edad de los machos (numérico) y la edad de la hembra (numérico). La edad de machos y hembras se incluyeron en los modelos porque la edad de los padres (machos y hembras) pudo influir en el peso de sus pollos (Gibbs et al., 2000). En este modelo se incluyó la interacción doble entre la infección (estar o no infectados) y la edad del macho, así como la interacción doble entre infección (estar o no infectados) y edad de la hembra, estas interacciones se realizaron debido a que la infección (Si/No) podía presentar distintos efectos según la edad de los machos y hembras, respectivamente El año de la caja fue el factor random.

Debido a que el número de nidos donde ambos padres fueron muestreados para ver si estaban infectados por malaria fue bajo, se corrieron dos modelos más, uno

considerando los nidos donde únicamente se conocía la infección (Si/No) del macho reproductor y otro donde solo se conocía la infección (Si/No) de las hembras. El objetivo fue aumentar el tamaño muestral por modelo. Ambos modelos tuvieron la misma estructura que el modelo descrito en el párrafo anterior. En estos dos modelos adicionales se obtuvieron resultados cualitativamente similares al del modelo de los machos y las hembras juntos (Anexo II, tablas 6 y 7, gráfica 5 y 6).

- **Efectos de la infección por malaria, en los adultos, sobre el número de pollos volantones.**

Para analizar si el número de pollos volantones estuvo afectado por la infección de sus padres se usó un modelo lineal mixto generalizado. La variable respuesta bivariada fue una matriz de dos columnas formadas por el número total de pollos volantones y el número de pollos eclosionados, realizada por la función Cbind. Como variables independientes se incluyeron la fecha de puesta, infección (factor 2 niveles, infectado o no infectado) y la edad de machos adultos (numérico) y la edad de las hembras adultas (numérico), mientras que la identidad del macho y la de la hembra se metieron como factores random. Se incluyó la interacción doble fecha de puesta e infección (Si/No), ya que los efectos de la infección (Si/No) podían ser distintos dependiendo de la fecha de puesta.

Al igual que en la sección anterior, y debido al bajo número de nidos con ambos padres muestreados para la infección por malaria, se corrieron dos modelos más. Uno para nidos donde solo se conocía el estado de infección de los machos reproductores y otro para nidos donde solo se conocía el estado de infección de las hembras reproductores. En el modelo de los machos solo se utilizaron datos relativos a los machos (edad, infección (Si/No) e identidad como factor random). De la misma manera, en el modelo de las hembras solo se utilizaron datos relativos a las hembras (edad, infección (Si/No) de las hembras e identidad como factor random). Las interacciones dobles de estos dos modelos fueron edad (macho o hembra, dependiendo del modelo) y la infección (Si/No). En estos dos modelos adicionales se obtuvieron resultados cualitativamente similares al modelo de los machos y las hembras juntos (Anexo III, tabla 8 y gráfica 7 y 8).

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Al interpretar los resultados del presente trabajo, se deben tener en cuenta varias consideraciones. En primer lugar, el número de nidos con ambos padres muestreados por malaria es bajo, por lo que la falta de relación con algunos aspectos de la eficacia biológica podría deberse a un pequeño tamaño muestral. Los análisis complementarios sobre los efectos de malaria en la eficacia biológica individual, usando solo nidos con donde se conoce la infección del macho reproductor o de la hembra reproductora, dieron resultados cualitativamente similares, lo que sugiere que los resultados son robustos. Sin embargo, no puede descartarse el efecto de un pequeño tamaño muestral en los resultados aquí presentados. En segundo lugar, hay evidencias de que distintas cepas de *Haemosporidios* tienen distinta virulencia (Atkinson et al., 2008). Sin embargo,

debido a la dificultad que presentan los análisis necesarios para las distintas virulencias de cada cepa de *Haemosporidios*, en este trabajo no se han tenido en cuenta las diferencias entre estos microorganismos. Por último, durante los análisis genéticos en nuestra población de papamoscas cerrojillo se determinó la presencia o ausencia de malaria en los individuos, pero no la carga parasitaria, la cual varía a lo largo del ciclo de la malaria. En consecuencia, es probable que algunos individuos infectados por malaria aviar se encontraran en una fase crónica de la enfermedad, con baja carga parasitaria y, por tanto, pequeños efectos negativos, mientras que otros podrían estar en la fase aguda de la enfermedad presentando un impacto negativo sobre la aptitud individual mucho mayor (Asghar et al., 2015).

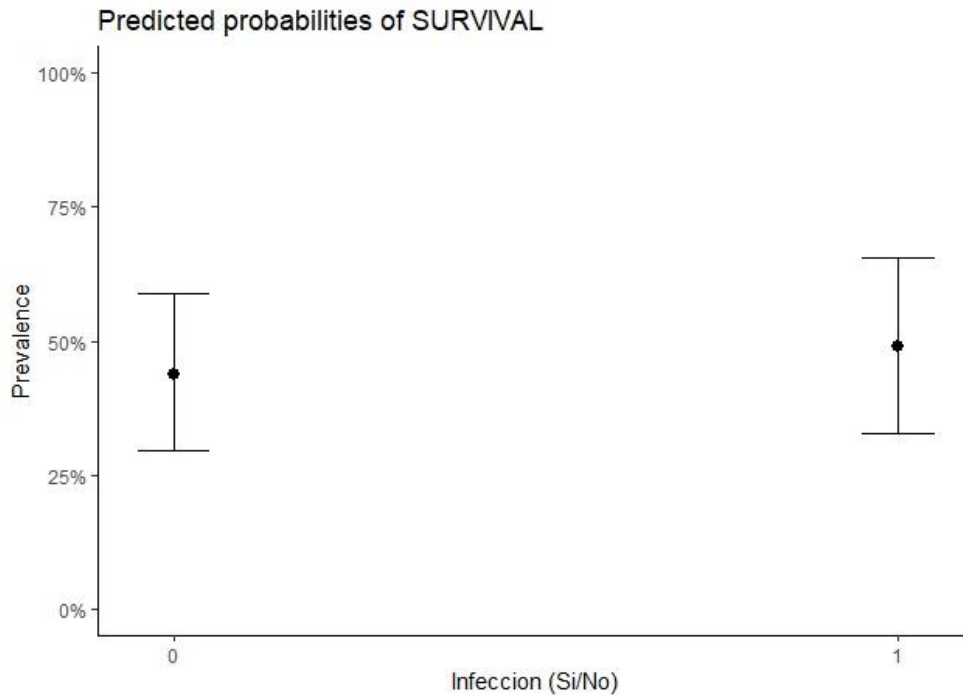
La infección por malaria aviar no influyó en la supervivencia de los adultos reproductores del papamoscas cerrojillo en la población de estudio (Tabla 1 y Gráfica 1; resultados cualitativamente semejantes Anexo I, tabla 5 y gráfica 4). Estos resultados contrastan con los encontrados en otros trabajos con aves paseriformes, como el herrerillo común (*Cyanistes caeruleus*) o el carbonero común (*Parus majorusando*), donde se observó que la infección por malaria disminuyó la supervivencia de los individuos infectados (Lachish et al., 2011, Krams et al., 2013, Martínez-De La Puente et al., 2010). Kulma et al., 2013 también encontró que la malaria disminuyó la supervivencia en el papamoscas collarino (*Ficedula albicollis*), esta diferencia se debió a la presencia de distintas cepas de *Haemosporidios* en las distintas especies, con una virulencia mayor en la cepa presente el papamoscas cerrojillo que la cepa que se encontró en el papamoscas collarino. Luego, uno de los motivos por el cual la infección por malaria aviar en el papamoscas cerrojillo no presentó ningún efecto negativo en la supervivencia de los adultos reproductores pudo ser la presencia de una cepa de *Haemosporidios* con una virulencia baja, presentando ausencia de efectos negativos en la supervivencia de nuestra población de papamoscas cerrojillo.

Tabla 1: Resultado de un modelo lineal mixto generalizado evaluando el efecto de la infección (Si/No) por malaria aviar en la supervivencia, al año siguiente, de los adultos reproductores:

Datos al azar				
Efectos random:	Varianza	Std.Dev.		
Año	0,546	0,739		
Efectos fijos:	Estimador	Std.	z	P
Intercepto	-0,102	0,641	-0,160	0,873
Infección (Si)	0,631	0,714	0,883	0,377
Sexo (macho)	1,097	0,690	1,590	0,112
Edad	0,172	0,201	0,854	0,393
Fecha de puesta	-0,025	0,015	-1,640	0,101
Infección(Si) x Sexo(macho)	-1,883	1,104	-1,706	0,088
Infección(Si) x Edad	-0,208	0,293	-0,711	0,477

Sexo(macho) x Edad	-0,625	0,301	-2,075	0,038
Infección(Si) x Sexo(macho) x Edad	0,776	0,446	1,740	0,082

Gráfica 1: Influencia de la infección (Si/No) por malaria aviar en la supervivencia, al año siguiente, de adultos reproductores:



Respecto a la longevidad, estudios previos indicaron que la infección de malaria aviar afectó negativamente a la longevidad de los individuos (Ishtiaq, 2021). Según Asghar et al., 2015 en carricero tordal (*Acrocephalus arundinaceus*) ocurrió una disminución de la longevidad debido por el acortamiento de los telómeros al encontrarse en una fase aguda de infección por malaria aviar. En contra de esos estudios, la malaria aviar no influyó en la longevidad de los individuos de nuestra población de papamoscas cerrojillo (tabla 2). Este resultado pudo obtenerse debido a que nuestra población de papamoscas cerrojillo se pudo encontrar en una fase crónica de infección por malaria aviar, que presentó unos efectos negativos que apenas se percibieron en los análisis estadísticos sobre la longevidad de los adultos reproductivos de nuestra población de papamoscas cerrojillo.

Tabla 2: Resultado de un modelo lineal mixto evaluando el efecto de la infección (Si/No) por malaria aviar en la longevidad de los adultos reproductores:

Longevidad		
Efectos random:	Varianza	Std.Dev.
Año	0,005	0,068
Residual	0,112	0,335

Efectos fijos:	Estimador	Std.	Df	t	P
Intercepto	0,928	0,608	364,318	1,527	0,128
Infección (Si)	0,094	0,137	365,993	0,689	0,492
Sexo (macho)	0,137	0,121	364,192	1,137	0,256
Primera edad reproductora	0,313	0,049	365,310	6,436	3,860E-10
Tarso	-0,007	0,031	362,808	-0,239	0,811
Infección(Si) x Sexo(macho)	-0,011	0,202	363,871	-0,056	0,955
Infección(Si) x Primera edad reproductora	-0,022	0,080	365,125	-0,279	0,780
Sexo(macho) x Primera edad reproductora	-0,104	0,068	364,527	-1,530	0,127
Infección(Si) x Sexo(macho) x Primera edad reproductora	0,002	0,112	363,773	0,020	0,984

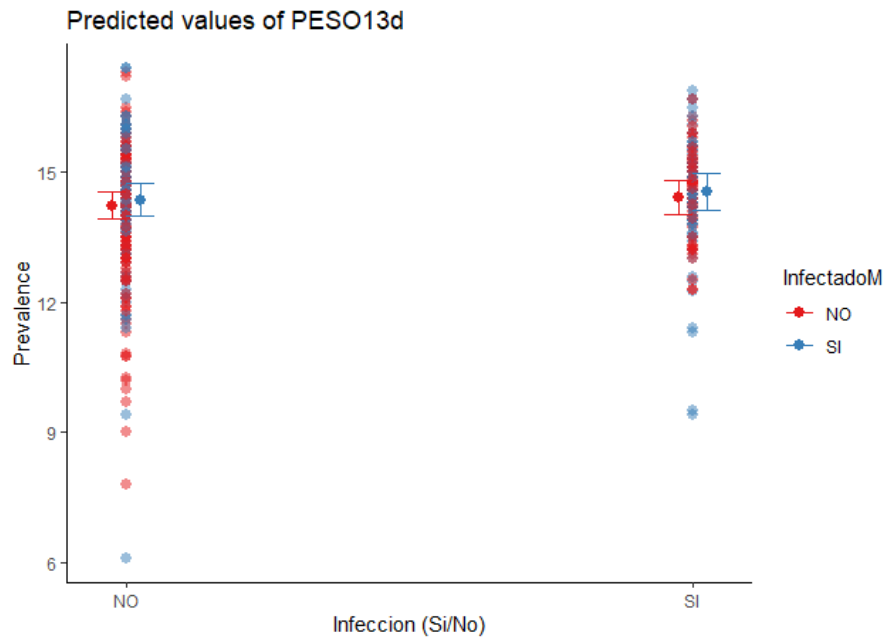
Como hemos visto anteriormente, la infección por malaria no tuvo efectos negativos en la supervivencia o longevidad de los individuos infectados (tabla 1 y 2). Sin embargo, debido al compromiso que existe entre la inversión en la reproducción actual y la supervivencia futura (Stearns, 1989), es razonable pensar que los individuos podrían ajustar el esfuerzo parental en la reproducción actual a su estado de salud. En tal caso, individuos infectados deberían reducir su esfuerzo parental y, por tanto, tener un menor número de pollos volantones o, al menos, de menor peso. En contra de esta predicción, la infección por malaria aviar en los adultos no influyó sobre el peso de sus pollos de papamoscas cerrojillo (tabla 3 y gráfica 2; resultados cualitativamente semejantes en Anexo II tablas 6 y 7 y gráficas 5 y 6), un resultado que es similar a los obtenidos por Blomgren, 2011 y Calero-Riestra & García, 2016 en papamoscas collarino y bisbita leonada (*Anthus campestris*), respectivamente. En otro estudio, Kulma et al., 2014 se encontró en el papamoscas collarino que los padres infectados por malaria aviar sacaron pollos con un mayor peso que los no infectados. Como se ha comentado anteriormente, ese resultado podría deberse a la distinta resolución que los individuos hacen compromiso entre la supervivencia y éxito reproductor. Así, los resultados de Kulma et al., 2014 podrían explicarse por un mayor esfuerzo parental realizado por padres enfermos, posiblemente, a costa de una menor supervivencia.

Tabla 3: Resultado de un modelo lineal mixto evaluando el efecto de la infección (Si/No) por malaria aviar, en ambos adultos reproductores, sobre el peso de sus pollos:

Ambos sexos					
Efectos random:	Varianza	Std.Dev.			
Año de caja	0,913	0,955			
Residual	0,478	0,691			
Efectos fijos	Estimador	Std.	Df	t	P
Intercepto	-7,152	1,401	420,911	-5,106	4,990E-07
Tarso	1,092	0,064	405,946	16,936	< 2,000E16
Fecha de puesta	-0,012	0,017	88,611	-0,726	0,470
Edad hembra	0,239	0,116	88,419	2,064	0,042
infección hembra (Si)	0,711	0,584	86,861	1,219	0,226
Edad macho	-0,107	0,131	86,012	-0,821	0,414

Infección macho (Si)	0,324	0,526	88,259	0,617	0,539
Edad hembra x Infección hembra(Si)	-0,202	0,195	87,650	-1,037	0,302
Edad macho x Infección macho(Si)	-0,078	0,192	88,530	-0,408	0,684

Gráfica 2: Efectos de infección (Si/No) por malaria aviar, en los adultos reproductores, sobre el peso de sus pollos:



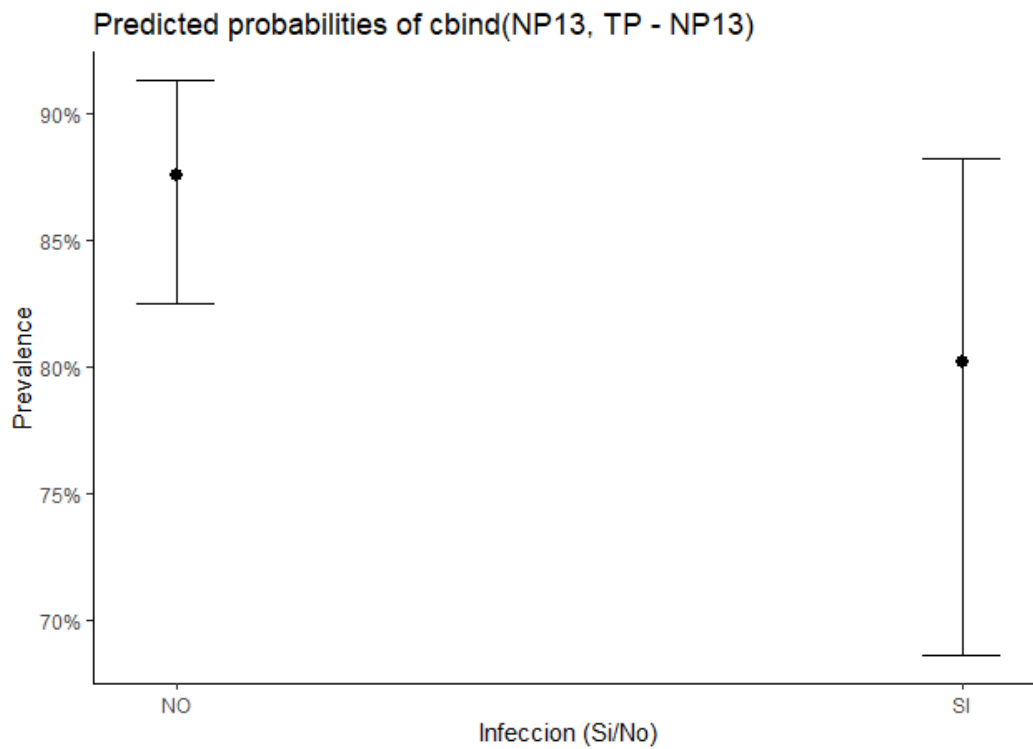
En cuanto al número de pollos volantones, según nuestros resultados la infección por malaria aviar en los padres no afectó a este aspecto reproductivo (tabla 4ª y gráfica 3; resultados cualitativamente semejantes en Anexo III, tabla 8 y gráficas 7 y 8). Este resultado coincide con los resultados obtenidos en los estudios de Kulma et al., 2014; Radwan et al., 2012; Szöllösi et al., 2009b en Hawaii Amakihi (*Hemignathus virens*) y en papamoscas collarino. A pesar de coincidir nuestros resultados con los resultados de los estudios, que se mencionan, no se conocieron exactamente los motivos exactos por los que la infección por malaria aviar en los padres no afectó al éxito reproductivo. Del mismo modo que ocurrió con los resultados de los efectos de la infección por malaria aviar, en los adultos reproductivos, sobre el peso de sus pollos; los resultados obtenidos, sobre los efectos de la infección por malaria aviar en los padres sobre el número de pollos volantones, contrastan con la predicción descrita anteriormente (individuos infectados deberían reducir su esfuerzo parental y, por tanto, tener un menor número de pollos volantones).

Tabla 4. Resultados de un modelo lineal mixto generalizado de la influencia de la infección (Si/No) por malaria aviar, en ambos padres muestreados, sobre el número de los pollos volantones:

Ambos padres infectados

Efectos random:	Varianza	Std.Dev.		
Identidad machos	6,162E-10	2,482E-05		
Identidad hembras	6,377E-01	7,986E-01		
Efectos fijos:	Estimador	Std.	z	P
Intercepto	2,647	0,825	3,209	0,001
Fecha de puesta	-0,023	0,026	-0,864	0,388
Infección ambos padres (Si)	-1,338	1,001	-1,336	0,181
Edad hembras	-0,132	0,137	-0,958	0,338
Edad machos	0,051	0,134	0,384	0,701
fecha de puesta x Infección ambos padres (Si)	0,037	0,046	0,818	0,413

Gráfica 3: Efecto de la infección (Si/No) por malaria aviar, en los adultos reproductivos, sobre el número de pollos volantones:



5. CONCLUSIÓN

A pesar de que en estudios previos la infección por malaria aviar en las aves silvestres presenta efectos negativos sobre la supervivencia y longevidad de los adultos reproductivos, en nuestros resultados sobre nuestra población de papamoscas cerrojillo observamos que la infección por malaria aviar no influye sobre dichos aspectos de la eficacia biológica de nuestra población. Del mismo modo, la infección por malaria aviar en los adultos reproductivos de nuestra población de papamoscas cerrojillo tampoco presenta efectos negativos en el éxito reproductivo, concretamente en el número de pollos volantones obtenidos y en el peso de sus pollos.

Luego, estos resultados nos indican que variaciones en cualquier aspecto de la eficacia biológica del papamoscas cerrojillo son independientes del estado de infección (Si/No) por malaria aviar de los individuos de la población de papamoscas cerrojillo.

6. BIBLIOGRAFÍA

Alatalo, R. v., Lundberg, A., & Ståhlbrandt, K. (1984). Female mate choice in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1984 14:4, 14(4), 253–261. <https://doi.org/10.1007/BF00299496>.

Albon, S. D., Stien, A., Irvine, R. J., Langvatn, R., Ropstad, E., & Halvorsen, O. (2002). The role of parasites in the dynamics of a reindeer population. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1500), 1625–1632. <https://doi.org/10.1098/RSPB.2002.2064>.

Asghar, M., Hasselquist, D., Hansson, B., Zehtindjiev, P., Westerdahl, H., & Bensch, S. (2015). Hidden costs of infection: Chronic malaria accelerates telomere degradation and senescence in wild birds. *Science*, 347(6220), 436–438. https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1261121/SUPPL_FILE/ASGHAR.SM.PDF.

Atkinson, C. T., Samuel, M. D., D Samuel, Á. M., & Geol Surv, U. (2010). Avian malaria *Plasmodium relictum* in native Hawaiian forest birds: epizootiology and demographic impacts on `apapane *Himatione sanguinea*. *Journal of Avian Biology*, 41(4), 357–366. <https://doi.org/10.1111/J.1600-048X.2009.04915.X>.

Atkinson, C. T., & Seed, T. M. (1994). Plasmodia of birds.

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M., & Walker, S. C. (2014). Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1). <https://doi.org/10.48550/arxiv.1406.5823>.

Bensch, S., Pérez-Tris, J., Waldenström, J., & Hellgren, O. (2004). LINKAGE BETWEEN NUCLEAR AND MITOCHONDRIAL DNA SEQUENCES IN AVIAN MALARIA PARASITES: MULTIPLE CASES OF CRYPTIC SPECIATION? *Evolution*, 58(7), 1617–1621. <https://doi.org/10.1111/J.0014-3820.2004.TB01742.X>.

Blomgren, E. (2011). Avian malaria in collared flycatchers: fitness consequences and a relation to a secondary sexual character.

- 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/TABLES/2>.
- Camacho, C., Pérez-Rodríguez, L., Abril-Colón, I., Canal, D., & Potti, J. (2018). Plumage colour predicts dispersal propensity in male pied flycatchers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(1), 1–8. <https://doi.org/10.1007/S00265-017-2417-Y/FIGURES/2>.
- Canal, D., Garamszegi, L. Z., Rodríguez-Exposito, E., & García-González, F. (2022). Experimental evolution reveals differential evolutionary trajectories in male and female activity levels in response to sexual selection and metapopulation structure. *Evolution*. <https://doi.org/10.1111/EVO.14499>.
- 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), 1–12. <https://doi.org/10.1186/S12862-021-01786-W/FIGURES/2>.
- Catry, P., Ratcliffe, N., & Furness, R. W. (1998). The Influence of Hatching Date on Different Life-History Stages of Great Skuas *Catharacta skua*. *Journal of Avian Biology*, 29(3), 299. <https://doi.org/10.2307/3677112>.
- de Aguilar, J. R., & Hussing, L. (2020). Malaria aviar y sistema inmunitario: la función del MHC. *Ecosistemas*, 29(2), 1976–1976. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1976>.
- Fox, J., & Weisberg, S. (2011). Multivariate linear models in R. *An R Companion to Applied Regression*. Los Angeles: Thousand Oaks.
- Friedman, S. L., Brasso, R. L., & Condon, A. M. (2008). An improved, simple nest-box trap. *Journal of Field Ornithology*, 79(1), 99–101. <https://doi.org/10.1111/J.1557-9263.2008.00150.X>.
- Gibbs, H. M., Norman, F. I., & Ward, S. J. (2000). Reproductive Parameters, Chick Growth and Adult “Age” in Australasian Gannets *Morus serrator* Breeding in Port Phillip Bay, Victoria, in 1994-95. *Emu*, 100(3), 175–185. <https://doi.org/10.1071/MU9849>.
- Han, C. S., & Dingemans, N. J. (2017). Sex-dependent expression of behavioural genetic architectures and the evolution of sexual dimorphism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1864). <https://doi.org/10.1098/RSPB.2017.1658>.
- Hartig, F. y Hartig, MF (2017). Paquete 'DHARMA'. *Viena, Austria: Equipo central de desarrollo de R*.
- Ishtiaq, F. (2021). Ecology and Evolution of Avian Malaria: Implications of Land Use Changes and Climate Change on Disease Dynamics. *Journal of the Indian Institute of Science* 2021 101:2, 101(2), 213–225. <https://doi.org/10.1007/S41745-021-00235-3>.
- Kilpatrick, A. M., LaPointe, D. A., Atkinson, C. T., Woodworth, B. L., Lease, J. K., Reiter, M. E., & Gross, K. (2006). Effects of Chronic Avian Malaria (*Plasmodium*

- Relictum) Infection on Reproductive Success of Hawaii Amakihi (*Hemignathus Virens*). *The Auk*, 123(3), 764–774. <https://doi.org/10.1093/AUK/123.3.764>.
- Krams, I. A., Suraka, V., Rantala, M. J., Sepp, T., Mierauskas, P., Vrublevska, J., & Krama, T. (2013). Acute infection of avian malaria impairs concentration of haemoglobin and survival in juvenile altricial birds. *Journal of Zoology*, 291(1), 34–41. <https://doi.org/10.1111/JZO.12043>.
- Kulma, K., Low, M., Bensch, S., & Qvarnström, A. (2013). Malaria infections reinforce competitive asymmetry between two *Ficedula* flycatchers in a recent contact zone. *Molecular Ecology*, 22(17), 4591–4601. <https://doi.org/10.1111/MEC.12409>.
- Kulma, K., Low, M., Bensch, S., & Qvarnström, A. (2014). Malaria-Infected Female Collared Flycatchers (*Ficedula albicollis*) Do Not Pay the Cost of Late Breeding. *PLOS ONE*, 9(1), e85822. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0085822>.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2017). lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software*, 82(13), 1–26. <https://doi.org/10.18637/JSS.V082.I13>.
- Lachish, S., Knowles, S. C. L., Alves, R., Wood, M. J., & Sheldon, B. C. (2011). Fitness effects of endemic malaria infections in a wild bird population: the importance of ecological structure. *Journal of Animal Ecology*, 80(6), 1196–1206. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2656.2011.01836.X>.
- le Vaillant, J., Potti, J., Camacho, C., Canal, D., & 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*, 34(10), 1541–1553. <https://doi.org/10.1111/JEB.13916>.
- Lifjeld, J. T., & Slagsvold, T. (1988). Female pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* choose male characteristics in homogeneous habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1988 22:1, 22(1), 27–36. <https://doi.org/10.1007/BF00395695>.
- Loy, A. & Hofmann, H. (2014) HLMdiag : a suite of diagnostics for hierarchical linear models in R. *J. Stat. Softw.*, 56, 1–28.
- Lüdecke, D., & Lüdecke, M. D. (2015). Package ‘sjPlot’. *R package version*, 1(9).
- Lundberg, A. & Alatalo, R.V., 1992. The pied flycatcher. London: T & A. D. Poyser.
- Malaria aviar en papamoscas de collar: consecuencias en la aptitud y una relación con un carácter sexual secundario.* (2022). Retrieved June 24, from <https://www.diva-portal.org/smash/record.jsf?dswid=-9239&pid=diva2%3A412010>.
- Martínez-De La Puente, J., Merino, S., Tomás, G., Moreno, J., Morales, J., Lobato, E., García-Fraile, S., & Belda, E. J. (2010). The blood parasite *Haemoproteus* reduces survival in a wild bird: a medication experiment. *Biology Letters*, 6(5), 663–665. <https://doi.org/10.1098/RSBL.2010.0046>.
- 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. (2016). 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>.

- Marzal, A., de Lope, F., Navarro, C., & Møller, A. P. (2005). Malarial parasites decrease reproductive success: An experimental study in a passerine bird. *Oecologia*, 142(4), 541–545. <https://doi.org/10.1007/S00442-004-1757-2/TABLES/1>.
- Morales-Mata, J. I., Potti, J., Camacho, C., Martínez-Padilla, J., & Canal, D. (2022). Phenotypic selection on an ornamental trait is not modulated by breeding density in a pied flycatcher population. *Journal of Evolutionary Biology*, 35(4), 610–620. <https://doi.org/10.1111/JEB.13993>.
- Palinauskas, V., Žiegytė, R., Iezhova, T. A., Ilgūnas, M., Bernotienė, R., & Valkiūnas, G. (2016). Description, molecular characterisation, diagnostics and life cycle of *Plasmodium elongatum* (lineage pERIRUB01), the virulent avian malaria parasite. *International Journal for Parasitology*, 46(11), 697–707. <https://doi.org/10.1016/J.IJPARA.2016.05.005>.
- Poulin, R. (2007). *Evolutionary Ecology of Parasites*. <https://doi.org/10.1515/9781400840809>.
- Radwan, J., Zagalska-Neubauer, M., Cichoń, M., Sendekca, J., Kulma, K., Gustafsson, L., & Babik, W. (2012). MHC diversity, malaria and lifetime reproductive success in collared flycatchers. *Molecular Ecology*, 21(10), 2469–2479. <https://doi.org/10.1111/J.1365-294X.2012.05547.X>.
- Revelle, W., & Revelle, M. W. (2015). Package ‘psych’. *The comprehensive R archive network*, 337, 338.
- Schlicht, L., Valcu, M., & Kempenaers, B. (2015). 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>.
- Stearns, S. C. (1989). Trade-Offs in Life-History Evolution. *Functional Ecology*, 3(3), 259. <https://doi.org/10.2307/2389364>.
- Szöllösi, E., Rosivall, B., Hasselquist, D., & Török, J. (2009a). The effect of parental quality and malaria infection on nestling performance in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Journal of Ornithology*, 150(3), 519–527. <https://doi.org/10.1007/S10336-008-0370-2/FIGURES/2>.
- Szöllösi, E., Rosivall, B., Hasselquist, D., & Török, J. (2009b). The effect of parental quality and malaria infection on nestling performance in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Journal of Ornithology*, 150(3), 519–527. <https://doi.org/10.1007/S10336-008-0370-2/FIGURES/2>.
- Thomas, N. J., Hunter, D. B., & Atkinson, C. T. (Eds.). (2008). *Infectious diseases of wild birds*. John Wiley & Sons.
- Valkiunas, G. (2004). Avian Malaria Parasites and Other Haemosporidia. *Avian Malaria Parasites and Other Haemosporidia*. <https://doi.org/10.1201/9780203643792>.
- Valkiunas, G., & Iezhova, T. A. (2018). Keys to the avian malaria parasites. *Malaria Journal*, 17(1), 1–24. <https://doi.org/10.1186/S12936-018-2359-5/FIGURES/5>.

Wickham, H., Chang, W., & Wickham, M. H. (2016). Package 'ggplot2'. *Create elegant data visualisations using the grammar of graphics*. Version, 2(1), 1-189. Hartig, F., & Hartig, M. F. (2017).

Wolf, M., van Doorn, G. S., Leimar, O., & Weissing, F. J. (2007). Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* 2007 447:7144, 447(7144), 581–584. <https://doi.org/10.1038/nature05835>.

Zsolt Garamszegi, L., Zagalska-Neubauer, M., Canal, D., Markó, G., Szász, E., Zsebők, S., Szöllősi, E., Herczeg, G., & Török, J. (2015). Malaria parasites, immune challenge, MHC variability, and predator avoidance in a passerine bird. *Behavioral Ecology*, 26(5), 1292–1302. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv077>.

Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Elphick, C.S. (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1, 3–14.

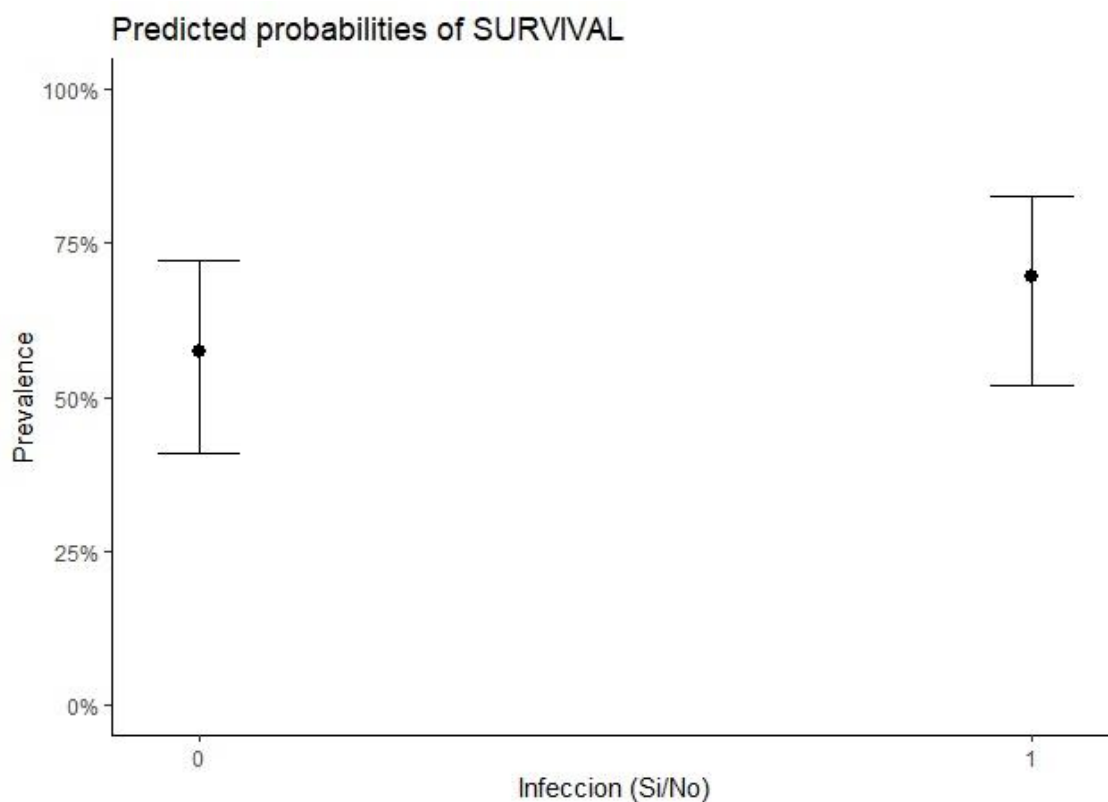
7. ANEXOS

Anexo I:

Tabla 5: Resultados de un modelo lineal mixto generalizado de la influencia de la infección (Si/No) por malaria aviar en la supervivencia de los adultos reproductores, utilizando el primer dato de aquellos que están duplicados:

Primer dato				
Efectos random:	Varianza	Std.Dev.		
Año	0,586	0,766		
Efectos fijos:	Estimador	Std.	z	P
Intercepto	1,225	0,707	1,733	0,083
hábitat (Montesclaros)	-0,408	0,232	-1,754	0,079
Infección (Si)	-0,085	0,785	-0,108	0,914
Sexo (macho)	0,713	0,739	0,964	0,335
Edad	-0,318	0,288	-1,103	0,270
Fecha de puesta	-0,016	0,015	-1,08	0,280
Infección(Si) x Sexo(macho)	0,190	1,203	0,158	0,875
Infección(Si) x Edad	0,334	0,415	0,805	0,421
Sexo(macho) x Edad	-0,443	0,385	-1,151	0,250
Infección(Si) x Sexo(macho) x Edad	-0,218	0,598	-0,364	0,716

Gráfica 4: Efectos de infección (Si/No) por malaria aviar en la supervivencia, al año siguiente, de adultos reproductores, utilizando el primer dato de aquellos que están duplicado:



Anexo II:

Tabla 6: Resultados de un modelo lineal mixto de la influencia de la infección (Si/No) por malaria aviar, en las hembras adultas, sobre el peso de sus pollos:

Hembras					
Efectos random:	Varianza	Std.Dev.			
Año de caja	0,744	0,863			
Residual	0,471	0,686			
Efectos fijos:	Estimador	Std.	Df	t	P
Intercepto	-2,473E+00	7,902E-01	1,361E+03	-3,130	0,002
Tarso	8,828E-01	3,805E-02	1,374E+03	23,198	< 2,000E-16
Fecha de puesta	-2,694E-02	7,691E-03	3,012E+02	-3,503	0,001
Edad hembra	6,540E-02	6,268E-02	3,036E+02	1,043	0,298
infección hembra (Si)	8,994E-02	2,536E-01	3,016E+02	0,355	0,723
Edad hembra x Infección hembra(Si)	-5,142E-02	9,050E-02	3,037E+02	-0,568	0,570

Gráfica 5: Efectos de la infección (Si/No) por malaria aviar, en las hembras adultas reproductivas, sobre el peso de sus pollos:

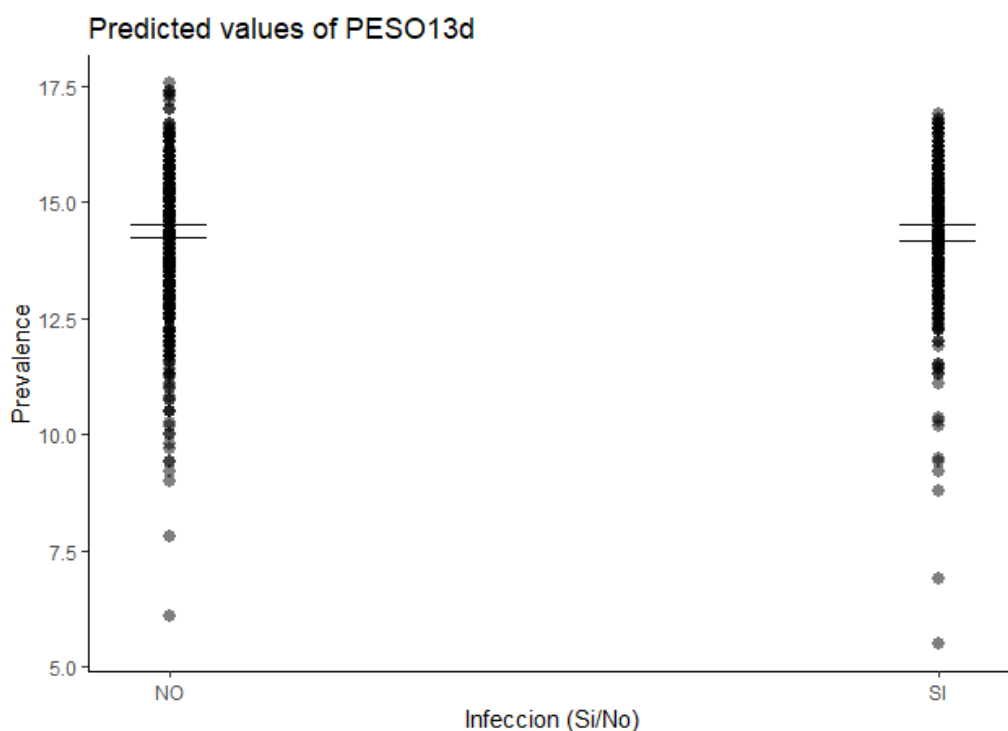
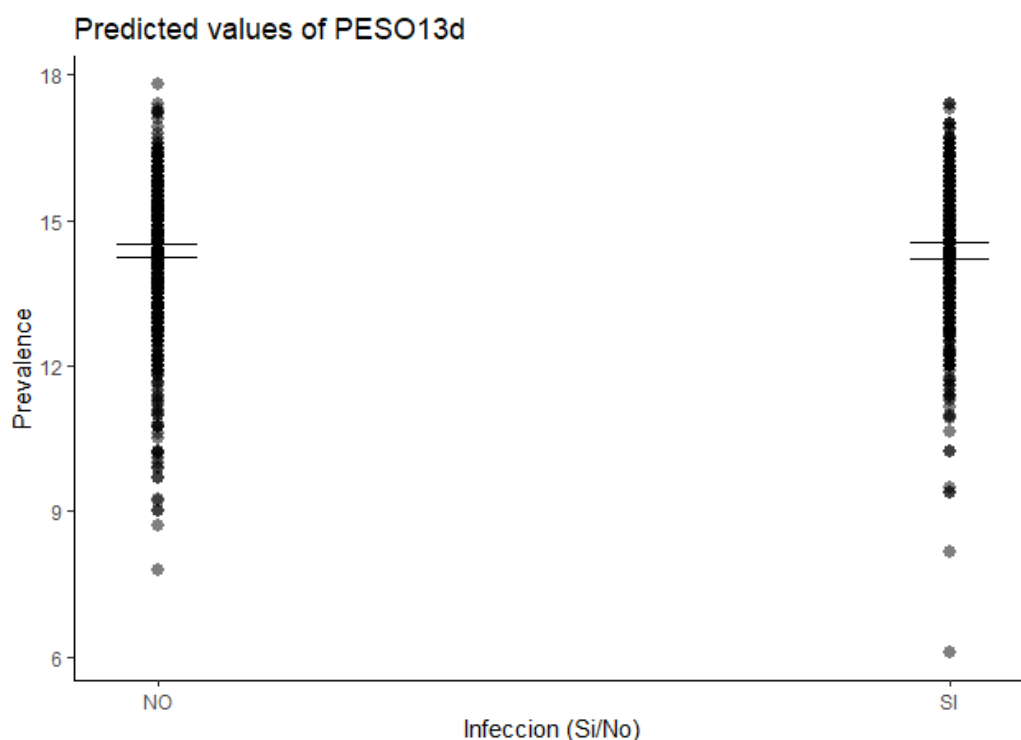


Tabla 7: Resultados de un modelo lineal mixto de la influencia de la infección (Si/No) por malaria aviar, en los machos adultos, sobre el peso de sus pollos:

Machos					
Efectos random:	Varianza	Std.Dev.			
Año de caja	0,829	0,910			
Residual	0,425	0,652			
Efectos fijos:	Estimador	Std.	Df	t	P
Intercepto	-2,404E+00	8,038E-01	1,375E+03	-2,991	0,003
Tarso	8,966E-01	3,880E-02	1,334E+03	23,104	< 2,000E-16
Fecha de puesta	-2,936E-02	7,603E-03	2,928E+02	-3,861	0,000
Edad macho	-3,986E-02	6,334E-02	2,903E+02	-0,629	0,530
Infección macho (Si)	-1,703E-01	2,816E-01	2,891E+02	-0,605	0,546
Edad macho x Infección macho(Si)	6,84E-02	9,84E-02	2,90E+02	0,695	0,488

Gráfica 6: Efectos de la infección (Si/No) por malaria aviar, en los machos adultos reproductivos, sobre el peso de sus pollos:



Anexo III:

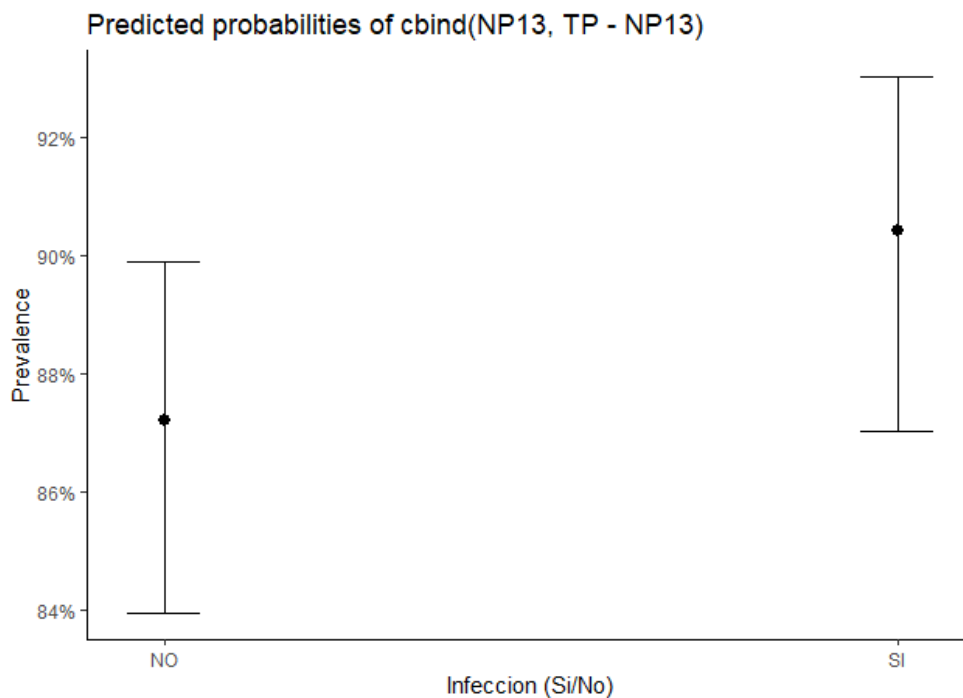
Tabla 8: Resultado de un modelo lineal mixto generalizado evaluando el efecto de la infección (Si/No) por malaria aviar en los adultos reproductores ((a) para hembras, (b) para machos) sobre el número de pollos volantones:

(a) Hembras				
Efectos random:	Varianza	Std.Dev.		
Identidad machos	0,488	0,698		
Identidad hembras	0,098	0,313		
Efectos fijos:	Estimador	Std.	z	P
Intercepto	2,722	0,412	6,605	3,98E-11
Fecha de puesta	-0,026	0,012	-2,131	0,033
Edad hembras	-0,127	0,103	-1,225	0,221
Infección hembras (Si)	0,327	0,417	0,783	0,434
Edad hembras x Infección hembras(Si)	0,000	0,144	-0,001	0,999

(b) Machos

Efectos random:	Varianza	Std.Dev.		
Identidad hembras	1,116	1,056		
Identidad machos	0,000	0,000		
Efectos fijos:	Estimador	Std.	z	P
Intercepto	3,025	0,473	6,389	1,670E-10
Fecha de puesta	-0,018	0,014	-1,305	0,192
Edad machos	-0,086	0,117	-0,742	0,458
Infección machos (Si)	-0,744	0,464	-1,604	0,109
Edad machos x Infección machos(Si)	0,104	0,165	0,633	0,527

Gráfico 7: Efectos de infección (Si/No) por malaria aviar, en las hembras adultas reproductoras, sobre el número de pollos volantones:



Gráfica 8: Efectos de infección (Si/No) por malaria aviar, en los machos adultos reproductores, sobre el número de pollos volantones:

Predicted probabilities of cbind(NP13, TP - NP13)

