

UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA

Facultad de Ciencias

Grado de Biología

Trabajo Fin de Grado

¿Afecta la presencia y abundancia de ectoparásitos en el nido a la eficacia biológica del papamoscas cerrojillo?

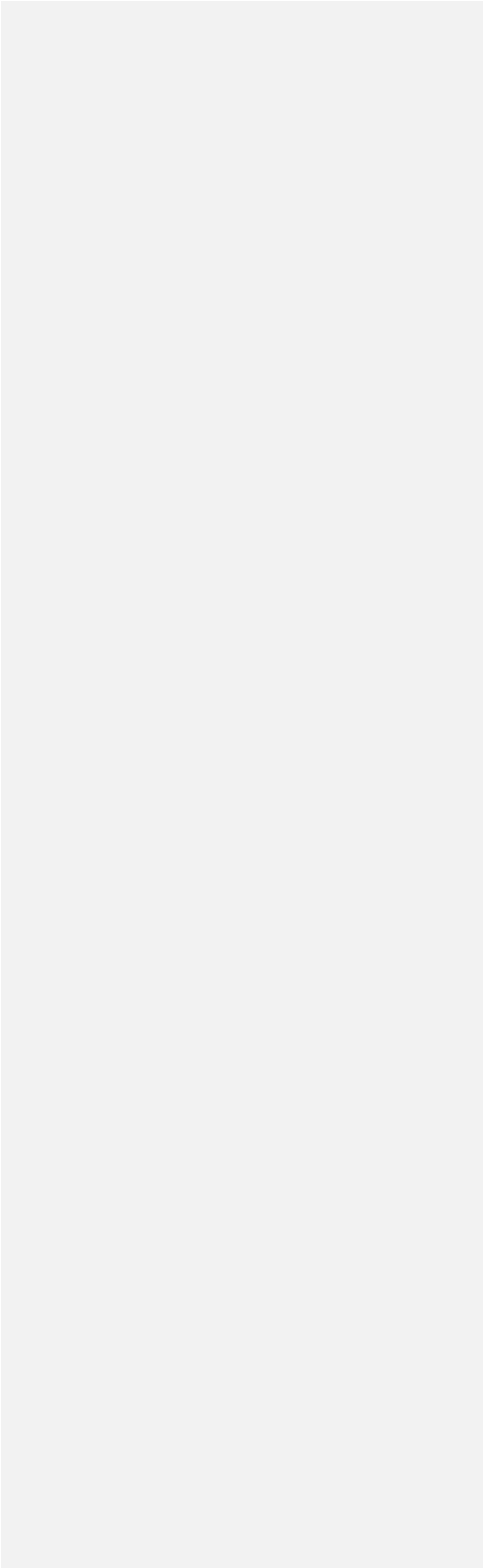
Código del TFG: **L21-086-BEF**

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

Autor: Cristina Jerez Gutiérrez



28/06/2023



Índice general

Índice de Ilustraciones	2
Índice de tablas	3
Resumen	4
Palabras clave	4
Abstract	5
Key words.....	5
Introducción	6
Objetivos.....	7
Materiales y métodos	8
Resultados y discusión	11
Conclusiones	20
Conclusions	21
Bibliografía	22

Índice de Ilustraciones

ILUSTRACIÓN 1	13
ILUSTRACIÓN 2	14
ILUSTRACIÓN 3	15
ILUSTRACIÓN 4	16
ILUSTRACIÓN 5	18
ILUSTRACIÓN 6	19
ILUSTRACIÓN 7	19
ILUSTRACIÓN 8	20

Índice de tablas

TABLA 1	13
TABLA 2	15
TABLA 3	17
TABLA 4	18

Resumen

Los parásitos son una importante fuerza ecológica y evolutiva, ya que extraen recursos de sus huéspedes y disminuyen su aptitud. Por ello, comprender la coevolución de los parásitos y sus huéspedes es un tema central de la ecología evolutiva. En este trabajo se emplea una base de datos recopilados durante 21 años (temporadas reproductivas) de una población de papamoscas cerrojillo (*Ficedula Hypoleuca*), un pequeño ave passeriforme que cría en cajas nido. El objetivo es estudiar el efecto de la presencia/ausencia y abundancia de ectoparásitos en el nido (*Protocalliphora azurea*) en la eficacia biológica del papamoscas, medida como el número y peso de volantones a los 13 días de edad. Encontramos que el éxito reproductor de los individuos se vio afectado por una interacción entre la presencia de ectoparásitos y la fecha de puesta, así como por la interacción entre la presencia de pupas y la edad de los padres. En concreto, en nidos parasitados, al aumentar la fecha de puesta y la edad de los padres, disminuía el número de volantones sobrevivientes respecto a los nidos no parasitados. Sin embargo, la presencia de ectoparásitos no afectó al peso de los volantones. Cuando estudiamos la intensidad de parasitación, el número y peso de los pollos se vio afectado por la interacción entre el número de pupas y la fecha de puesta y entre el número de pupas y la edad de los padres. En nidos muy parasitados, al aumentar la fecha de puesta disminuyó el número y peso de los volantones y al aumentar la edad de los padres disminuyó el número de volantones, mientras que esos efectos no fueron tan marcados al principio de la temporada o con padres jóvenes. Dado que la presencia y/o abundancia de ectoparásitos influenciaron el número de volantones y/o su peso, futuros trabajos deberían estudiar el efecto a largo plazo (durante la vida adulta) que implica la presencia y abundancia de ectoparásitos en las primeras etapas de vida.

Palabras clave: *Ficedula hypoleuca*; interacción ecparásito-hospedador; eficacia reproductiva; *Protocalliphora azurea*

Abstract

Parasites are a crucial ecological and evolutionary force, as they extract resources from their hosts and decrease their fitness. Understanding the co-evolution of parasites and their hosts is therefore a central issue in evolutionary ecology. Here, we used a database collected during 21 years (breeding seasons) from a nest-box breeding population of pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*), a small passerine bird. The aim of this work is to study the effect of the presence/absence and abundance of nest ectoparasites (*Protocalliphora azurea*) on the fitness of flycatchers, measured as the number and weight of fledglings at 13 days of age, just before fledging. We found that the reproductive success of individuals was affected by an interaction between the presence of ectoparasites and laying date, as well as by the interaction between the presence of larval and parental age. In particular, in parasitized nests, as the laying date and age of the parents increased, the number of surviving fledglings decreased. However, the presence of ectoparasites did not affect the weight of fledglings. When the intensity of parasitism was analyzed, we found that the number and weight of fledglings was affected by interactions between the number of *P. azurea* pupae and laying date and between the number of pupae and the age of the parents: as the laying date increased, the number and weight of fledglings decreased and as the age of the parents increased, the number of fledglings decreased (in heavily parasitized nests). Since the presence and/or abundance of ectoparasites influenced the number and/or weight of fledglings, future work should study the long-term effect (during adulthood) of the presence and abundance of ectoparasites in the early life stages.

Keywords: *Ficedula hypoleuca*; ectoparasite-host interaction; reproductive success; *Protocalliphora azurea*

INTRODUCCIÓN

El parasitismo es la relación que se establece entre dos organismos de diferente especie en la que uno de ellos (parásito) vive a expensas del otro organismo (huésped) (Oresanz, 2017). Los parásitos forman parte de una gran fuerza evolutiva, ya que suelen tener fuertes implicaciones en la eficacia biológica del hospedador. Por un lado, la selección natural favorece la supervivencia de aquellas especies que son capaces de subsistir a costa del huésped sin causarle daños demasiado graves (Neghme & Silva, 1971). Por otra parte, el hospedador desarrollará estrategias adaptativas contra los parásitos que dependerán, entre otros aspectos, de los distintos factores bióticos y abióticos que constituyan el medio y que tendrán repercusiones tanto en la eficacia biológica de los hospedadores como en la productividad y viabilidad de las poblaciones de las que forman parte. Así, entender la coevolución parásitos-hospedador es un tema central en ecología evolutiva (Sánchez, 2005).

Existen diferentes organismos que pueden actuar como ectoparásitos o endoparásitos dependiendo de la especie o de la fase en su ciclo de vida en la que se encuentren. Los ectoparásitos son organismos que habitan en la superficie de numerosos hospedadores, obteniendo parte de los recursos que estos necesitan. Pueden provocar diferentes daños, como el consumo de sangre o tejidos, también respuestas inmunitarias muy elevadas, infecciones de mordeduras o transmisión de enfermedades que finalmente reducen el éxito reproductivo del individuo y su supervivencia (Møller, 1994).

En aves, al igual que en otros taxones, los ectoparásitos constituyen una presión selectiva muy importante. A partir de las interacciones entre parásito-hospedador se ejercen presiones que finalmente alteran distintas fases del ciclo de vida de los hospedadores (Price, 1980). Diversos estudios han demostrado el efecto negativo de diferentes grupos de ectoparásitos en el tamaño de puesta (Møller, 1990; de Lope et al., 1993), tamaño de las crías (Shields & Crook, 1987; Møller, 1990; de Lope et al. 1993; Merino & Potti, 1995), crecimiento de la descendencia (Richner et al. 1993; Eeva et al. 1994; Allander, 1998; Weddle, 2000) o en la supervivencia de los polluelos (Shields & Crook, 1987). Por otro lado, dado que los ectoparásitos de las aves son principalmente insectos, las condiciones ambientales abióticas como la temperatura y la humedad pueden afectar significativamente las dinámicas poblacionales de ectoparásitos y, por tanto, las interacciones parásito-hospedador (Mennerat et al., 2019; Castaño-Vázquez et al., 2018; García del Río et al., 2020; Antoniazzi et al. 2011). Así, en varias especies

paseriformes, se ha visto que la abundancia de ciertos ectoparásitos es menor en primaveras frías y lluviosas (Merino & Potti, 1996; Dawson et al., 2005; Castaño-Vázquez & Merino, 2022), mientras que aumenta con temperatura cálidas (Pavel et al., 2008; Castaño-Vázquez et al., 2018). No es de extrañar, por tanto, que el aumento de la temperatura global y de la variabilidad en las precipitaciones causado por el cambio global estén alterando la prevalencia, abundancia y distribución de parásitos (García del Río et. al, 2020).

Las larvas de *Protocalliphora azurea* son un ectoparásito común en los nidos de aves (REFERENCIA). Son parásitos obligados que viven a expensas de la sangre de los pollos, y, a pesar de que durante mucho tiempo se ha cuestionado el verdadero efecto que podían causar estas larvas en la eficacia biológica de los hospedadores, en los últimos años, diversos trabajos han demostrado las consecuencias negativas que *P. azurea* acarrea en la salud y supervivencia de los hospedadores, el tamaño de puesta de las nidadas o en la condición física de los polluelos parasitados (Merino & Potti, 1996). En Europa, estos parásitos se han registrado en varias especies, incluyendo carboneros, herrerillos o papamoscas (Hurtrez-Boussès et al. 1997, 1998; Eeva et al. 1994; Merino & Potti, 1995).

En este trabajo se estudiará el efecto de la presencia/ausencia y de la abundancia de las larvas hematófaga (en adelante, pupas) de la mosca *P. azurea* en el éxito reproductor del papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*), una especie de ave paseriforme de la familia *Muscicapidae*. Para ello se han planteado una serie de objetivos que determinarán en qué medida la eficacia biológica de los papamoscas, medida mediante el conteo del número de volantones, o indirectamente, midiendo el peso de estos, se ve influenciada negativamente por la presencia y abundancia de ectoparásitos sobre sus nidos.

OBJETIVOS

1. Analizar cómo afecta la presencia/ausencia de ectoparásitos en el número de volantones.
2. Analizar cómo afecta la presencia/ausencia de ectoparásitos en el peso de los pollos
3. Analizar cómo afecta la abundancia de ectoparásitos en el número de volantones.
4. Analizar cómo afecta la abundancia de ectoparásitos en el peso de los pollos

MATERIALES Y MÉTODOS

Especie y método de estudio

El papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) es un passeriforme migratorio de pequeño tamaño (11-13g) que se reproduce en bosques templados de Europa y que, durante el invierno, migra hacia África occidental (Lundberg & Alatalo, 1992). Construye su nido en agujero naturales, aunque muestra una gran preferencia por cajas nido (Potti, 1998). Durante la época de reproducción, la especie muestra dimorfismo sexual. Los machos tienen el plumaje dorsal negro y ventral blanco, con una gran mancha blanca en la frente, mientras que las hembras son más apagadas en su plumaje dorsal, que varía entre el marrón y gris.

Este estudio se basa en datos tomados durante 21 años, entre 1998 y 2018, en una población de papamoscas cerrojillo que cría en cajas nido. La población de estudio está situada en La Hiruela, en la Sierra Norte de Madrid (aprox. 41° 4' 42''N, 3° 25' 55''W). La zona de estudio y los métodos de campo aparecen descritos en detalle en Canal et al 2012; Camacho et al. 2013. Brevemente, las cajas nido en las que se reproducen las aves se encuentran distribuidas entre dos hábitats. En primer lugar, un bosque maduro caducifolio muy heterogéneo y estructuralmente complejo de 9,3 ha poblado por *Quercus pyrenaica*, con una densidad media de 460 árboles/ha. Esta zona dejó de explotarse hace más de 50 años, lo que dio lugar a la evolución de una gran cubierta vegetal y un sotobosque, formado por *Erica arbórea*, *Cistus laurifolius* y *Crataegus monogyna* (0,5-3 m de altura, cobertura media 80%). En segundo lugar, una plantación de coníferas más homogénea de 4,8 ha dominada por *Pinus sylvestris*, con una densidad media de 200 árboles/ha y, de forma dispersa, árboles de *Cupressus arizónica* y *Pinus pinaster*. Ambas zonas de estudio están separadas por 1,3 Km, la distancia promedio entre las cajas nido es de 30 m y todas las cajas tienen las mismas dimensiones (agujero de entrada: 35 mm; área basal de la caja: 16,8 cm²).

De forma resumida, las cajas nido fueron revisadas periódicamente durante la temporada de reproducción, que va desde finales de abril, con la llegada de los primeros machos tras la migración primaveral, hasta principios de julio, cuando los últimos volantones abandonan los nidos. Esto permitió determinar diferentes parámetros como la fecha de puesta, el tamaño de puesta (normalmente entre 5-7 huevos), la fecha de eclosión y el número de volantones.

Los adultos fueron capturados mientras incubaban (hembras) o mientras alimentaban a los pollos (ambos sexos), mediante el uso de trampas colocadas en las cajas nido (Friedman et al., 2008). Todos los adultos fueron marcados con una anilla con un código alfanumérico único, se les midió la masa corporal ($\pm 0,1$ g) y la longitud del tarso ($\pm 0,05$ mm), como indicador del tamaño corporal (Senar & Pascual, 1997), así como el tamaño de la mancha blanca frontal y alar. La edad exacta de muchos individuos reproductores (aprox. 53%) se conocía debido a que habían nacido en cajas nidos. En el caso de aves no anilladas previamente, la edad se estimó (1 año de edad o mayor) en base a las características del plumaje (Potti & Montalvo, 1991)

Los pollos volantones fueron anillados, pesados y su tarso medido a los 13 días de edad, antes de que empiecen a abandonar el nido (14-16 días de edad). La carga de ectoparásitos en el nido se midió una vez todos los pollos habían abandonado el nido (Merino y Potti, 1995). Para ello, se dismantelaron los nidos y se examinaron para cuantificar el número de pupas de mosca azul (*P. azurea*). La prevalencia de la infestación se calculó como el número de nidos con presencia de ectoparásitos con relación al número de nidos totales ocupados en la población en cada año. La intensidad de la infección se obtuvo tras cuantificar las pupas presentes en cada uno de los nidos.

Análisis estadísticos

1. Efecto de la presencia de ectoparásitos en el éxito reproductor de los individuos

Para determinar si la presencia de ectoparásitos en el nido afectaba al éxito reproductivo de los adultos, medido como número de pollos volantones, corrimos un modelo lineal mixto generalizado, GLMM (distribución binomial). Como variable dependiente se incluyó una variable bivariada, que definía el éxito/fracaso del evento reproductivo, constituida por el número de pollos supervivientes (número de pollos volantones) respecto a los muertos (calculado como el número de huevos eclosionados menos el número de pollos volantones) a los 13 días de edad. Como variables independientes se incluyeron la presencia de pupas en el nido (factor de dos niveles: presencia/ausencia), la fecha de puesta, la edad de los padres (tanto del macho como de la hembra) y el hábitat, así como las interacciones dobles entre la presencia de pupas, la fecha de puesta y la edad de los padres. La fecha de puesta se incluyó en los modelos al ser un factor determinante en el éxito reproductivo de la especie (Lundberg & Alatalo 1992; Potti et al. 2002). La edad de los padres se incluyó para testar las diferencias

en la cantidad de volantones relacionadas con la edad descritas en esta y otras especies (Lundberg & Alatalo, 1992; Nol & Smith, 1987). El hábitat se incluyó para controlar las posibles diferencias en el número de volantones entre ambos hábitats y por la diferencia en el éxito medio que los individuos tienen entre los dos hábitats. La interacción entre la presencia de pupas y la fecha de puesta se incluyó para determinar si el posible efecto de tener pupas cambia a lo largo de la temporada de cría. La interacción entre la presencia de pupas y la edad de los padres se incluyó para analizar si el número de volantones difiere en nidos parasitados en función de la edad de los padres. Como variables aleatorias se incluyeron el año, así como las identidades del macho y la de la hembra, ya que muchos individuos crían durante varios años en la población y, por tanto, aparecen más de una vez en la base de datos (Martínez et al., 2022). El año se incluyó como variable aleatoria para tener en cuenta la no independencia de las muestras del mismo año y la variación de esta entre años (Evans & Gustafsson, 2017).

2. Efecto de la presencia de ectoparásitos en el peso de los pollos

Para analizar si la presencia de ectoparásitos en el nido tiene efectos negativos en el peso de los volantones se corrió un modelo lineal mixto, LMM (distribución normal). Como variable dependiente se usó el peso de los pollos a los 13 días de edad, mientras que como variables independientes se incluyeron la longitud del tarso de los volantones (para controlar por su efecto en el peso), el hábitat, la fecha de puesta y la presencia de pupas en el nido (factor de dos niveles: presencia/ausencia). Además, se volvieron a incluir las interacciones dobles entre la presencia de pupas, la edad de los padres y la fecha de puesta. Como variable aleatoria se empleó el año de reproducción y la identidad de la caja nido.

3. Efecto de la intensidad de parasitación en el éxito reproductor de los individuos y en el peso de los pollos

Para analizar el efecto de la intensidad de ectoparásitos tanto en el éxito reproductivo de los adultos como en el peso de los pollos, se corrieron modelos similares a los descritos anteriormente. La única diferencia es que en lugar de incluir la presencia/ausencia de ectoparásitos en el nido (var. cualitativa), se incluyó el número de ectoparásitos en el nido (var. cuantitativa). El resto de variables independientes y aleatorias fueron las mismas que en los modelos anteriores, así como las interacciones dobles entre el número de ectoparásitos, la fecha de puesta y la edad de los padres.

Todos los nidos involucrados en experimentos (ej. intercambios de huevos entre nidos) fueron excluidos de los análisis de este trabajo. Antes de interpretar los resultados se realizaron análisis de diagnóstico para evitar obtener conclusiones basadas en artefactos estadísticos (ej., se observó la distribución de los datos, los residuos de los modelos, presencia de outliers o la multicolinealidad (Zuur et al., 2009; Loy & Hofmann, 2014). En base a esos análisis, el número de pupas en el nido se transformó logarítmicamente. Después de esta transformación, los análisis de diagnóstico no mostraron desviaciones aparentes de los supuestos de los modelos lineales.

Todos los análisis estadísticos se realizaron en R.3.6.2 (R Core Team, 2019). Para correr los modelos lineales, se usó el paquete *lme4* (Bates et al. 2015) y *lmerTest* (Bates et al., 2011). La significación de los efectos fijos en los modelos se calculó utilizando la función *Anova* (car package (Fox & Weisberg, 2011). Para el diagnóstico del modelo se utilizó el paquete *DHARMa* (Bates et al., 2011) y funciones de la librería *car* (Bates et al., 2011). Para obtener los gráficos de correlaciones se empleó la librería *arm* (Bates et al., 2011). Para realizar los gráficos se usaron las librerías *sjPlot* (Bates et al., 2011) y *ggplot2* (Bates et al., 2011).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

1. Efecto de la presencia/ausencia de ectoparásitos en el número de pollos volados

El éxito reproductor de los individuos se vio afectado por una interacción entre la presencia de ectoparásitos y la fecha de puesta (*Tabla 1*). En particular, el éxito reproductor fue menor en nidos tardíos con pupas que en los tempranos (*Ilustración 1*). En las aves que se reproducen en zonas templadas, las condiciones para criar empeoran a lo largo de la temporada de cría, principalmente, debido a la escasez de alimento (Siikamaki, 1998; Verhulst & Nilsson, 2008). Posiblemente, por ello, la presencia de pupas tuvo un mayor impacto en nidos tardíos que en nidos tempranos. Es posible que la calidad del territorio también este contribuyendo al efecto de la interacción entre la fecha de cría y presencia de ectoparásitos en el éxito reproductor los individuos, ya que los individuos que llegan temprano a la zona de cría tras la migración suelen adquirir los territorios de mayor calidad (Potti & Montalvo, 1991; Lundberg & Alatalo, 1992; Kokko, 1999; Smith & Moore, 2005).

El éxito reproductor de los adultos también estuvo influenciado por la interacción entre la presencia de pupas y la edad de la hembra (*Tabla 1*). En ausencia de pupas, el éxito reproductivo de las hembras jóvenes fue menor que el de las adultas (con más de 2 años). Sin embargo, en presencia de pupas, el éxito reproductivo de las hembras jóvenes fue mayor que el de hembras adultas (*Ilustración 2*). Estos resultados pueden deberse a las diferencias en el conocimiento del territorio que tienen las hembras jóvenes y adultas. Por ejemplo, las hembras adultas, al haber criado previamente en la zona de estudio, tendrían un mayor conocimiento del área y experiencia (ej. facilidad para localizar alimento), lo que se traduciría en un mayor éxito respecto a las hembras jóvenes cuando los nidos no están parasitados. Sin embargo, las hembras jóvenes con ectoparásitos en el nido podrían estar realizando una mayor inversión reproductiva actual (ej. mayor tasa de ceba) para compensar los efectos negativos de los ectoparásitos, obteniendo así un mayor éxito reproductivo que hembras adultas con ectoparásitos en el nido (Ruiz de Castañeda et.al, 2009). Si ese fuera el caso, sería esperable que las hembras jóvenes con pupas en el nido sufrieran costes en forma de una menor supervivencia o éxito reproductivo futuro.

Entre el resto de variables, el hábitat no influyó en el éxito reproductivo de los individuos, mientras que la edad del macho tuvo un efecto positivo en éste, de forma que cuanto mayor es la edad de este, mayor es el número de pollos volados (*Tabla 1*). Nuevamente, esto sugiere que los individuos adultos tienen más experiencia en tareas relacionadas con el cuidado parental (obtención de alimento, defensa del nido) y/o están en mejor condición corporal y, por lo tanto, tienen un mayor éxito reproductivo.

Tabla 1. Relación entre la presencia de ectoparásitos en el nido y el éxito reproductor de los individuos, medido como número de volantones vivos/muertos a los 13 días de edad. Las variables significativas aparecen resaltadas en negrita. Ver el texto principal para más detalles.

	Estimador	Error estándar	Valor z	Pr (> z)
Intercepto	0,825	0,511	1,614	0,106
Hábitat 2	-0,128	0,098	-1,304	0,192
Presencia de pupas	2,049	0,716	2,859	0,004
Fecha de puesta	-0,013	0,009	-1,391	0,164
Edad del macho	0,549	0,172	3,178	0,001
Edad de la hembra	0,127	0,147	0,866	0,386
Presencia de pupas x fecha de puesta	0,025	0,012	-2,046	0,041
Presencia de pupas x edad del macho	-0,196	0,249	-0,788	0,430
Presencia de pupas x edad de la hembra	-0,537	0,231	-2,327	0,019

Ilustración 1. Efecto de la fecha de puesta y presencia de ectoparásitos en el éxito reproductor de los individuos, medido como número de volantones vivos/muertos a los 13 días de edad.

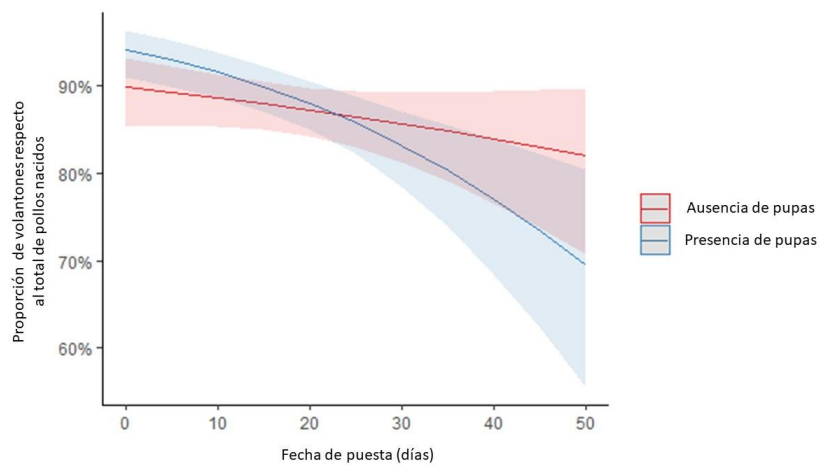
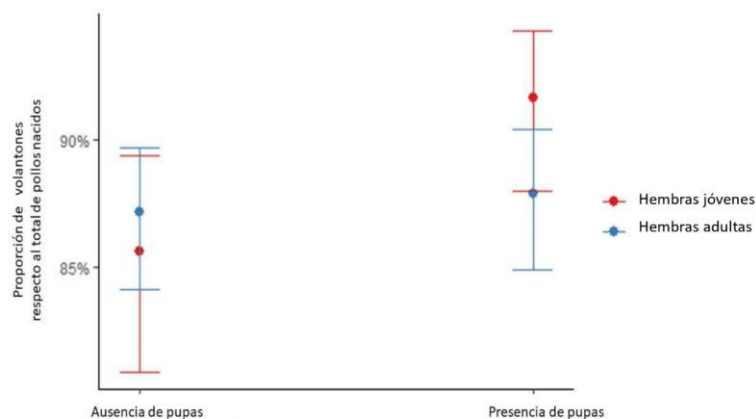


Ilustración 2. Efecto de la edad de la madre y presencia de ectoparásitos en el éxito reproductor de los individuos, medido como número de volantones vivos/muertos a los 13 días de edad.



2. Efecto de la presencia/ausencia de ectoparásitos en el peso de los pollos

La presencia de ectoparásitos no afectó al peso de los volantones (*Tabla 2*); este resultado indica que, una vez filtrado por la mortalidad causada por los ectoparásitos, aquellos pollos que sobreviven pesan lo mismo entre sí, ya que los efectos inducidos por ectoparásitos pueden ser amortiguados por factores como la calidad y el esfuerzo de los padres (Moller & Saino, 1994; Merino et al. 1996). La nutrición del huésped juega un papel fundamental en los efectos de algunos ectoparásitos (de Lope et al. 1993; Ullrey, 1993). Por ejemplo, una buena alimentación puede proporcionar la suficiente energía para desarrollar una respuesta inmune que sea eficaz contra los parásitos (Lochmiller et al. 1993; Ullrey 1993; Moller & Saino 1994). Tampoco se observó ninguna interacción entre la presencia de pupas y la fecha de puesta o edad de los padres. Como era esperable, la longitud del tarso de los pollos influyó positivamente en su peso, mientras que la fecha de puesta tuvo un efecto negativo nuevamente: a mayor fecha de puesta, menor es el peso de los pollos (*ver ilustraciones 3 y 4*).

Tabla 2. Relación entre la presencia de ectoparásitos en el nido y el éxito reproductor de los individuos, medido como el peso de los volantones a los 13 días de edad.

	Estimador	Error estándar	df	Valor t	Pr (> t)
Intercepto	-2,176	0,339	8.915	-6,427	1,37⁻¹⁰
Hábitat 2	0,084	0,046	1.941	1,831	0,067
Longitud del tarso	0,860	0,016	9.103	54,233	2⁻¹⁶
Fecha de puesta	0,015	0,005	1.961	-3,152	0,002
Presencia de pupas	0,193	0,198	1.936	-0,977	0,329
Edad de la hembra	-0,013	0,021	1.956	-0,601	0,548
Edad del macho	-0,022	0,021	1.942	-1,021	0,307
Presencia de pupas x fecha de puesta	0,007	0,007	1.960	1,034	0,301
Presencia de pupas x edad del macho	0,008	0,033	1.961	0,263	0,792
Presencia de pupas x edad de la hembra	-0,003	0,032	1.945	-0,087	0,931

Ilustración 3. Efecto de la fecha de puesta en el éxito reproductivo de los individuos, medido como el peso de los volantones a los 13 días de edad. La fecha de puesta se indica respecto al comienzo de mayo (1= 1 de mayo)

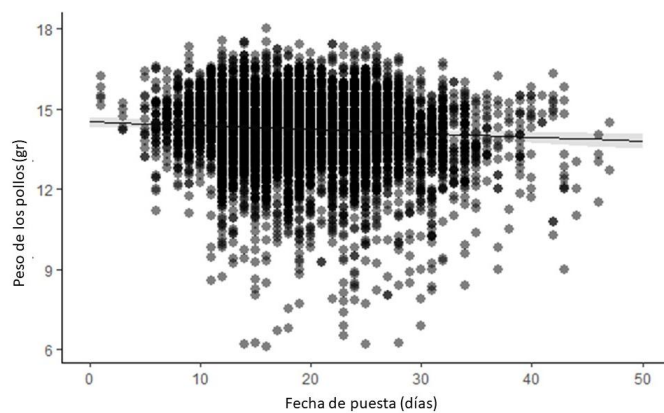
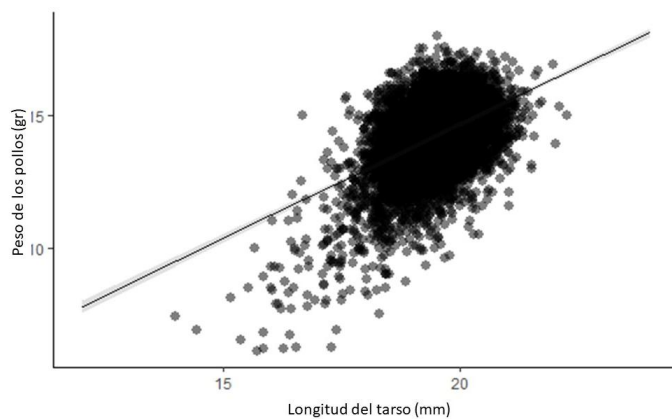


Ilustración 4. Efecto de la longitud del tarso en el éxito reproductivo de los individuos, medido como el peso de los volantones a los 13 días de edad.



3. Efecto de la intensidad de parasitación en el número y en el peso de pollos

El número de pollos se vio afectado por la interacción entre el número de pupas con la fecha de puesta (*Tabla 3*); a igual número de pupas, el efecto negativo de estas en el éxito reproductor es mayor según avanza la estación reproductora (*Ilustración 5*). Por otra parte, observamos el mismo efecto en el peso de los pollos: a mayor fecha de puesta, menor es el peso de los volantones a los 13 días (*Tabla 4*). Estas interacciones confirman los resultados obtenidos en el modelo anteriormente descrito (explorando el efecto de la presencia/ausencia de pupas): al avanzar la estación, la escasa disponibilidad de alimento provoca un aumento del estrés o inmunosupresión, amplificándose el efecto negativo que los ectoparásitos tienen en los hospedadores (Merino, 2010).

Además, la interacción de la edad de los padres con el número de pupas también tuvo un efecto en el éxito reproductor de los individuos (*Tabla 4*). Los padres jóvenes (machos y hembras) tienen menor éxito reproductor que los adultos cuando tienen un bajo número de ectoparásitos en el nido, mientras que sucede lo contrario cuando la carga de ectoparásitos aumenta (*Ilustraciones 6 y 7*). Esto podría deberse a que los padres jóvenes realizan una mayor inversión parental, compensando así los daños ocasionados por los ectoparásitos a los nidos; estos resultados también refuerzan la idea discutida anteriormente en el primer modelo (efecto de la presencia/ausencia de pupas).

Como era esperable la longitud del tarso tuvo un efecto significativo en el peso de los volantones (tabla 4). Cabe destacar también que el peso de los volantones también se vio afectado por el efecto simple del hábitat (*Tabla 4*), de modo que los pollos que nacieron en la homogénea plantación de coníferas tuvieron un peso mayor (*Ilustración 8*). Este efecto podría deberse a que la cantidad de papamoscas que crían en el robledal es cada vez más elevada (Camacho et al. 2013). Este incremento de densidad de población, unido a una mayor diversidad y densidad de aves insectívoras en el robledal, podría haber aumentado enormemente la competencia por los recursos en este hábitat, de modo que finalmente se vieron favorecidos aquellos individuos que anidaron en la plantación de coníferas, a pesar de ser inicialmente un hábitat menos preferido por la especie (Camacho et al. 2015).

Tabla 3. Relación entre la intensidad de parasitación y el éxito reproductor de los individuos, medido como el número de volantones a los 13 días de edad.

	Estimador	Error estándar	Valor z	Pr (> t)
Intercepto	0,938	0,482	1,946	0,052
Hábitat 2	-0,160	0,098	-1,640	0,101
Número de pupas	1,283	0,364	3,527	0,000
Fecha de puesta	-0,016	0,009	-1,792	0,073
Edad del macho	0,542	0,162	3,353	0,001
Edad de la hembra	0,117	0,140	0,834	0,404
Número de pupas x fecha de puesta	-0,014	0,006	-2,188	0,029
Número de pupas x edad del macho	-0,225	0,131	-1,720	0,086
Número de pupas x edad de la hembra	-0,255	0,114	-2,235	0,025

Ilustración 5. Efecto de la fecha de puesta y la intensidad de parasitación en el éxito reproductivo de los individuos, medido como el número de volantones a los 13 días de edad. La fecha de puesta se indica respecto al comienzo de mayo (1= 1 de mayo)

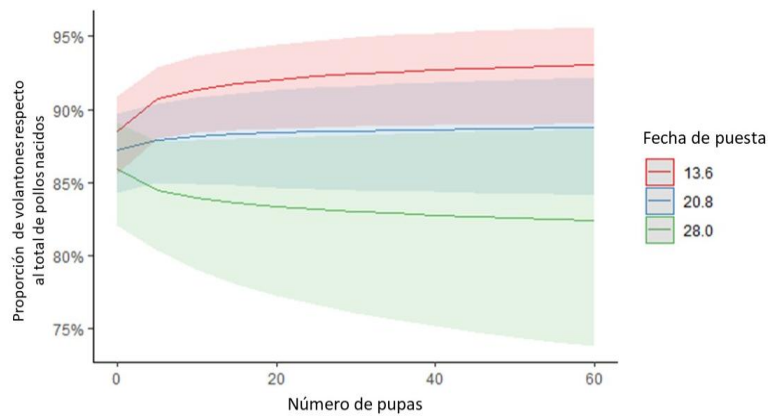


Tabla 4. Relación entre la intensidad de parasitación y el éxito reproductor de los individuos, medido como el peso de los pollos a los 13 días de edad.

	Estimador	Error estándar	df	Valor t	Pr (> t)
Intercepto	-2,163	0,337	8.956	-6,417	1,46⁻¹⁰
Hábitat	0,085	0,046	1,931	1,863	0,063
Longitud del tarso	0,860	0,016	9,061	54,154	< 2⁻¹⁶
Fecha de puesta	-0,017	0,004	1,956	-3,813	1,41⁻⁴
Número de pupas	-0,146	0,099	1.902	-1,475	0,140
Edad de la hembra	-0,009	0,020	1.948	-0,468	0,640
Edad del macho	-0,023	0,020	1.934	-1,152	0,249
Número de pupas x fecha de puesta	0,006	0,003	1.928	1,914	0,056
Número de pupas x edad del macho	0,000	0,016	1.934	0,014	0,989
Número de pupas x edad de la hembra	0,001	0,016	1.915	0,091	0,927

Ilustración 6. Efecto de la edad de la hembra y la intensidad de parasitación en el éxito reproductivo de los individuos, medido como número de volantones a los 13 días de edad.

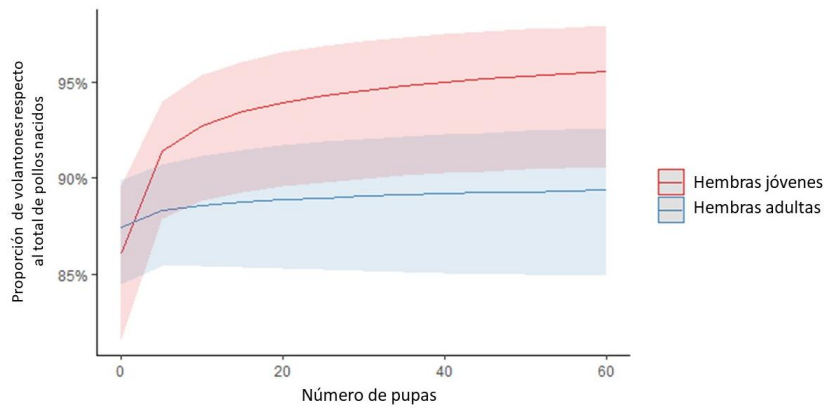


Ilustración 7. Efecto de la edad del macho y la intensidad de parasitación en el éxito reproductivo de los individuos, medido como número de volantones a los 13 días de edad.

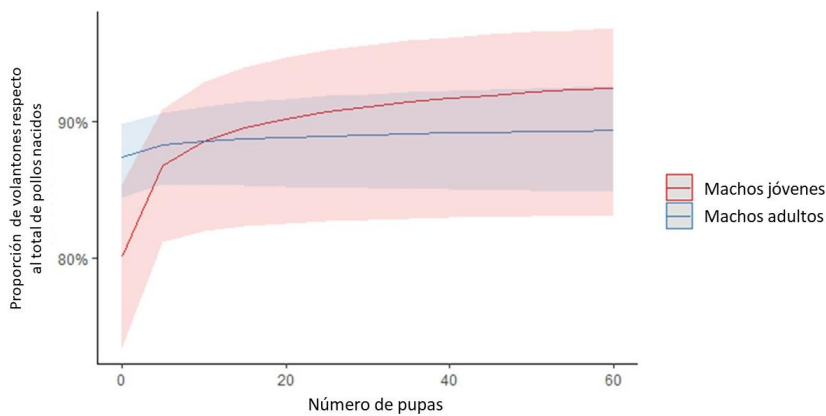
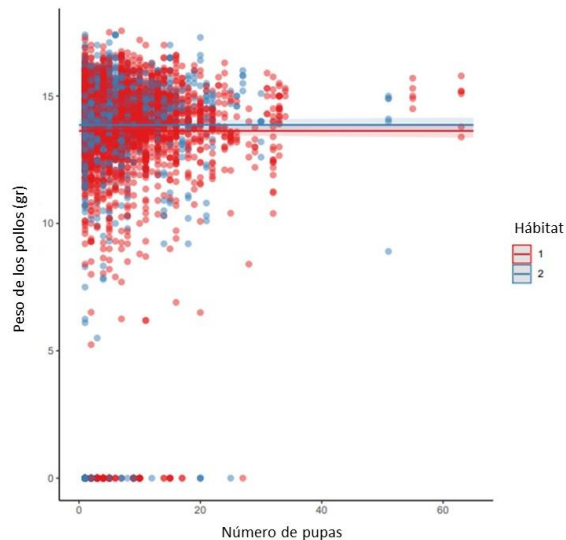


Ilustración 8. Efecto de los diferentes hábitats en el éxito reproductivo de los individuos, medido como número de volantones a los 13 días de edad.



CONCLUSIONES

Hemos estudiado los efectos, directos o en interacción con diferentes factores, de la presencia y abundancia de ectoparásitos sobre la eficacia reproductiva del papamoscas cerrojillo. Las interacciones entre la presencia y/o abundancia de ectoparásitos y la fecha de puesta afectaron tanto al número de pollos volantones como a su peso. Esto sugiere que dichas interacciones son un aspecto relevante en la eficacia reproductiva de la especie.

Las interacciones entre la presencia y/o abundancia de ectoparásitos y la edad de los padres también afectaron al número de volantones: en presencia y/o abundancia de pupas los padres jóvenes tuvieron mayor éxito que los adultos (> 2 años), sin embargo, en ausencia y/o poca abundancia son los adultos los que tuvieron mayor éxito. Es posible que la falta de experiencia y conocimiento del territorio de los padres jóvenes pudo afectar al número de volantones, pero, a su vez, una excesiva inversión parental de los adultos también puede acarrear costes en la eficacia de la especie.

A pesar de que nuestros resultados apuntan que los factores mencionados (presencia y/o abundancia, fecha de puesta, edad de los padres y sus interacciones) afectan a la supervivencia del papamoscas, cabe destacar que nuestro trabajo es un estudio observacional

y, por tanto, deberían realizarse experimentos controlados para determinar la causa de los efectos encontrados aquí. Además, sería beneficioso estudiar el efecto de los ectoparásitos bajo una mayor diversidad de hábitats y condiciones ambientales, ya que las condiciones ambientales pueden modular la abundancia de ectoparásitos y sus efectos (aislados o en interacción con otros factores) en la eficacia biológica de los individuos (Stearns, 1989). De la misma forma, sería apropiado estudiar el efecto a largo plazo (éxito reproductor durante la vida adulta) que implica la presencia y abundancia de ectoparásitos en las primeras etapas de vida.

CONCLUSIONS

We studied the effects, directly or in interaction with different factors, of the presence and abundance of ectoparasites on the reproductive success of pied flycatchers. Interactions between the presence and/or abundance of ectoparasites and laying date affected both the number of fledglings and their weight. This suggests that this interaction is a relevant aspect in the reproductive success of the species.

Interactions between the presence and/or abundance of ectoparasites and parental age also affected the number of fledglings: in the presence and/or abundance of pupae, young parents were more successful; however, in the absence and/or low abundance, adults were more successful. Inexperience and lack of knowledge about the territory of the young parents may have affected the number of fledglings, but, in turn, excessive parental inversion of the adults may also have had a cost on the fitness of individuals.

Although our results suggest that the above factors (presence and/or abundance, laying date, age of parents and their interactions) affect flycatcher survival, it should be noted that our work is an observational study and, for this reason, controlled experiments should be continued to determine the cause of the effects found here. It would be necessary to study more habitats and environmental conditions, because these may affect the abundance of ectoparasites and their effects (in a single case or in interaction with other factors) on the fitness of the flycatcher (Stearns, 1989). In the same way, it would be appropriate to study the long-term effect (reproductive success during adulthood) that implies the presence and abundance of ectoparasites in early life stages.

BIBLIOGRAFÍA

Allander, K. 1998. The effects of an ectoparasite on reproductive success in the great tit: a 3-year experimental study. *Canadian Journal of Zoology*, 76, pp. 19–25.

<https://doi.org/10.1139/z97-162>

Código de campo cambiado

Antoniazzi, L.R., Manzoli, D.E., Rohrmann, D., Saravia, M.J., Silvestri, L. & Beldomenico, P.M. 2011. Climate variability affects the impact of parasitic flies on Argentinean forest birds. *Journal of Zoology*, 283(2), pp. 126–34. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2010.00753.x>

Código de campo cambiado

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S. 2015 Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), pp. 1–48. <https://10.18637/jss.v067.i01>

Código de campo cambiado

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. 2011. lme4: linear Mixed-effects models using Eigen and R. *Package Version 0.999375-42*

Brown, C.R. & Brown, M.B. 1986. Ectoparasitism as a cost of coloniality in cliff swallows (*Hirundo pyrrhonota*). *Ecology*, 67(5), pp. 1206–1218. <https://doi.org/10.2307/1938676>

Código de campo cambiado

Camacho, C., Canal, D. & Potti, J. 2013. Non-random dispersal drives phenotypic divergence within a bird population. *Ecology and Evolution*, 3(14), pp. 4841–4848.

<https://doi.org/10.1002/ece3.563>

Código de campo cambiado

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), pp. 873–886. <https://doi.org/10.1007/s10682-015-9793-4>

Código de campo cambiado

Canal, D., Jovani, R. & Potti, J. 2012. Multiple mating opportunities boost protandry in a pied flycatcher population. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66, pp. 67–67.

<https://doi.org/10.1007/s00265-011-1253-8>

Código de campo cambiado

Castaño-Vázquez, F., & Merino, S. 2022. Differential effects of environmental climatic variables on parasite abundances in blue tit nests during a decade. *Integrative Zoology*, 17(4), pp. 511-529. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12625>

Castaño-Vázquez, F., Martínez, J., Merino, S. & Lozano, M. 2018. Experimental manipulation of temperature reduce ectoparasites in nests of blue tits (*Cyanistes caeruleus*). *Journal of Avian Biology*, 49(8):e01695. <https://doi.org/10.1111/jav.01695>

Código de campo cambiado

Dawson, R.D, Hillen, K.K.& Whitworth, T.L. 2005. Effects of experimental variation in temperature on larval densities of parasitic *Protocalliphora* (Diptera: Calliphoridae) in nests of tree swallows (Passeriformes: Hirundinidae). *Environmental Entomology*, 34(3), pp. 563-568. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-34.3.563>

de Lope, F., Gonzalez, G., Perez, J.J. & Møller, A.P. 1993. Increased detrimental effects of ectoparasites on their bird hosts during adverse environmental conditions. *Oecologia*, 95, pp. 234-240. <https://doi.org/10.1007/BF00323495>

Eeva, T. & Klemola, T. 2013. Variation in prevalence and intensity of two avian ectoparasites in a polluted area. *Parasitology*, 140(11), pp. 1384-1393. <https://doi.org/10.1017/S0031182013000796>

Eeva, T., Lehtikoinen, E. & Nurmi, J. 1994. Effects of ectoparasites on breeding success of great tits (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula Hypoleuca*) in an air pollution gradient. *Canadian Journal of Zoology*, 72, pp. 624-635. <https://doi.org/10.1139/z94-085>

Código de campo cambiado

Evans, S.R. & Gustafsson, L. 2017. Climate change upends selection on ornamentation in a wild bird. – *Nat Ecol Evol*, 1(2), pp. 39-39. <https://doi.org/10.1038/s41559-016-0039>

Código de campo cambiado

Fox, J. & Weisberg, S. 2011. An R companion to applied regression. Thousand Oaks CA: Sage Publications

Friedman, S., Brasso, R. & Condon, A. 2008. An improved, simple nest-box trap. *Journal of Field Ornithology* 79(1), pp. 99-101. <https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2008.00150.x>

Código de campo cambiado

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

Hurtrez-Boussès, S., Blondel, J., Perret, P. & Renaud, F. 1997. Relationship between intensity of blowfly infestation and reproductive success in a Corsican population of Blue Tits. *Journal of Avian Biology*, 28(3), pp. 267-270. <https://doi.org/10.2307/3676980>

Hurtrez-Boussès, S., Blondel, J., Perret, P., Fabreguettes, J., & Renaud, F. 1998. Chick parasitism by blowflies affects feeding rates in a Mediterranean population of blue tits. *Ecology Letters*, 1(1), pp. 17-20. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.1998.00017.x>

Código de campo cambiado

Kokko, H. 1999. Competition for early arrival in migratory birds. *Journal of Animal Ecology*, 68(5), pp. 940-950. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00343.x>

Código de campo cambiado

Lochmiller, R.L., Vestey, M.R. & Boren, J.C. 1993. Relationship between protein nutritional status and immunocompetence in northern bobwhite chicks. *The Auk*, 110(3), pp. 503-510. <https://doi.org/10.2307/40884414>

Código de campo cambiado

Loy, A., & Hofmann, H. 2014. HLMdiag: A suite of diagnostics for hierarchical linear models in R. *Journal of Statistical Software*, 56(5), pp. 1-28. <https://doi.org/10.18637/jss.v056.i05>

Código de campo cambiado

Lundberg, A. & Alatalo, R. V. 1992. *The Pied Flycatcher*. - Poyser, London

Martínez-Padilla, J., Camacho, C., Canal, C., Muriel, J., López-Idiáquez, D. & Potti, J. 2022. Parasites during early life mediate the strength of phenotypic selection on sexual traits. *EcoEvoRxiv*. <https://doi.org/10.32942/X2T88V>

Código de campo cambiado

Mennerat, A., Charmantier, A., Hurtrez-Bousses, S., Perret, P. & Lambrechts, M.M. 2019. Parasite intensity is driven by temperature in a wild bird. *Peer Community Journal*, 1(60). <https://doi.org/10.24072/pcjournal.65>

Código de campo cambiado

Merino, S. 2010. Immunocompetence and parasitism in nestling from wild populations. *The Open Ornithology Journal*, 3(1), pp. 27-32. <https://doi.org/10.2174/1874453201003010027>

Código de campo cambiado

Merino, S. & Potti, J. 1995. Mites and blowflies decrease growth and survival in nestling pied flycatchers. – *Oikos*, 73(1), pp. 95-103. <https://doi.org/10.2307/3545730>

Código de campo cambiado

Merino, S. & Potti, J. 1996. Weather dependent effects of ectoparasites on their bird host. *Ecography*, 19(2), pp. 107-113. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1996.tb00161.x>

Código de campo cambiado

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

Código de campo cambiado

Møller, A. P. 1990. Effects of parasitism by the haematophagous mite *Ornithonyssus bursa* on reproduction in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Ecology*, 71, pp. 2345-2357. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1990.tb03804.x>

Código de campo cambiado

Møller, A. P. 1992. Nest boxes and the scientific rigour of experimental studies. *Oikos*, 63(2), pp. 309-31. <https://doi.org/10.2307/3545393>

Código de campo cambiado

Møller, A.P. & Saino, N. 1994. Parasites, immunology of host, and host sexual selection. *The Journal of Parasitology*, 80(6), pp. 850-858. <https://doi.org/10.2307/3283433>

Código de campo cambiado

Møller, A.P. 1994. Parasites as an environmental component of reproduction in birds as exemplified by the swallow *Hirundo rustica*. *Ardea*, 82, pp. 161–172. <https://doi.org/10.14202/vetworld.2018.1179-1182>

Møller, A.P., Merino, S., Soler, J.J., Antonov, A., Badás, E.P., Calero-Torralbo, M.A. et al. 2013. Assessing the Effects of Climate on Host-Parasite Interactions: A Comparative Study of European Birds and Their Parasites. *PLoS ONE*, 8(12): e82886.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082886>

Neghme, A. & Silva, R. 1971. Ecología del parasitismo en el hombre. *Boletín de la Oficina Sanitaria Panamericana (OSP)*, 70(4), pp. 313-329.

Nol, E. & Smith, J.N.M. 1987. Effects of age and breeding experience on seasonal reproductive success in the song sparrow. *Journal of Animal Ecology*, 56(1), pp. 301-313.
<https://doi.org/10.2307/4816>

Código de campo cambiado

Oresanz, M. 2017. Consecuencias teóricas del concepto de parasitismo intra-específico. *Ludus Vitalis*, 25(47), pp. 85-95.

Pavel, V., Chutný, B., Petrusková, T., & Petrusek, A. (2008). Blow fly *Trypocalliphora braueri* parasitism on Meadow Pipit and Bluethroat nestlings in Central Europe. *Journal of Ornithology*, 149(2), pp. 193-197. <https://doi.org/10.1007/s10336-007-0259-5>

Código de campo cambiado

Potti, J. & Merino, S. 1994. Heritability estimates and maternal effects on tarsus length in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Oecologia*, 100(3), pp. 331-33.
<https://doi.org/10.1007/BF00316962>

Potti, J. & Montalvo, S. 1991. Male arrival and female mate choice in Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in central Spain. *Ornis Scandinavica*, 22(1), pp. 45-54.
<https://doi.org/10.2307/3676620>

Código de campo cambiado

Potti, J. 1998. Arrival time from spring migration in male Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*: individual consistency and familial resemblance. *The Condor*, 100(4), pp. 702-708.
<https://doi.org/10.2307/1369752>

Potti, J., Davila, J.A., Tella, J.L., Frías, O. & Villar, S. 2002. Gender and viability selection on morphology in fledgling Pied Flycatchers. *Molecular Ecology*, 11(8), pp. 1317-1326. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2002.01545.x>

Código de campo cambiado

Price, P.W. 1980. Evolutionary biology of parasites. *Princeton University Press*, Princeton, N.J

R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. *R Found Stat Comput*. Vienna, Austria

Richner, H., Oppliger, A. & Christe, P. 1993. Effect of an ectoparasite on reproduction in great tits. *Journal of Animal Ecology*, 62, pp. 703-710. <https://doi.org/10.2307/5390>

Ruiz de Castañeda, R., Morales, J., Moreno, J., Lobato, E., Merino, S., Martínez de La Puente, J. & Tomás, G. 2009. Cost and benefits of early reproduction: *Haemoproteus* prevalence and reproductive success of infected male pied flycatchers in a montane habitat in central Spain. *Ardeola*, 56(2), pp. 271-280

Sánchez, H. 2005. Coevolución genética de la interacción parásito-hospedero. *Ciencia Ergo Sum*, 12(2), pp. 144-148

Senar, J.C. & Pascual, J. 1997. Keel and tarsus length may provide a Good predictor of avian body size. *Ardea*, 85(2), pp. 269-274

Sheldon, B.C. & Verhulst, S. 1996. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *Trend in Ecology & Evolution*, 11(8), pp. 317-321. [https://10.1016/0169-5347\(96\)10039-2](https://10.1016/0169-5347(96)10039-2)

Shields, W. M. & Crook, J. R. 1987. Barn swallow coloniality: A net cost of group breeding in the Adirondacks?. *Ecology*, 68(5), pp. 1373-1386. <https://doi.org/10.2307/1939221>

Código de campo cambiado

Siikamäki, P. 1998. Limitation of reproductive success by food availability and breeding time in pied flycatchers. *Ecology*, 79(5), pp.1789-1796. <https://doi.org/10.2307/176797>

Código de campo cambiado

Smith, R.J. & Moore, F.R. 2005. Arrival timing and seasonal reproductive performance in a long-distance migratory landbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57(3), pp. 231-239. <https://10.1007/s00265-004-0855-9>

Código de campo cambiado

Stearns, S.C. 1989. Trade-Offs in Life-History Evolution. *Functional Ecology*, 3(3), pp. 259-268. <https://doi.org/10.2307/2389364>

Código de campo cambiado

Ullrey, D.E. 1993. Nutrition and predisposition to infectious diseases. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, 24(3), pp. 304-314.

Verhulst, S. & Nilsson, J.-A. 2008. The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 363(1490), pp. 399-410. <https://10.1098/rstb.2007.2146>

Código de campo cambiado

Weddle, C.B. 2000. Effects of ectoparasites on nestling body mass in the House Sparrow. *The Condor*, 102(3), pp. 684-687. <https://doi.org/10.2307/1369802>

Código de campo cambiado

Zuur, A., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer-Verlag, 10