

Trabajo Fin de Grado

Titulación: Grado en Ciencias
Ambientales

**Título del trabajo: Dinámica temporal de la
expresión de caracteres sexuales
secundarios en hembras de Papamoscas
cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*).**

English title: Temporal dynamics of the expression of
secondary sexual characteristics in female Pied flycatchers
(*Ficedula hypoleuca*)

Autor/es

Sara Molinero Aylagas

Director/es

Jesús Martínez Padilla

Ponente/es

Jose Manuel Nicolau Ibarra

ESCUELA POLITÉCNICA SUPERIOR DE HUESCA

2020

Agradecimientos

Este trabajo no habría sido posible sin el Dr. Jesús Martínez Padilla y su trabajo de recopilación de datos durante años. También le agradezco el tiempo dedicado en sus tutorías para resolver dudas, sus consejos y sus correcciones.

Tampoco hubiera sido posible este trabajo sin los apoyos recibidos por parte de mis padres y mi hermana, animándome y preguntándome cómo lo llevo y cuando se acaba todo. Desde aquí, os lo agradezco a todos.

ÍNDICE

1. Resumen	6
2. Abstract	6
3. Introducción	8
4. Justificación	11
5. Objetivos generales y específicos	14
5.1. General	14
5.2. Específicos	14
6. Características de la especie y método de estudio	15
6.1. Especie de estudio	15
6.1.1. Taxonomía y coloración	15
6.1.2. Muda	16
6.1.3. Distribución y migración	17
6.1.4. Hábitat	20
6.1.5. Cortejo	21
6.1.6. Nido	22
6.1.7. Incubación	23
6.1.8. Polluelos	23
6.1.9. Dieta	24
6.1.10. Canto	25
6.1.11. Amenazas	25
6.2. Trabajo de campo	25
6.2.1. Área de estudio y trabajo de campo	25
6.2.2. Registro de datos	29
6.2.3. Medida del parche frontal	33
6.2.4. Manipulación de datos	34
6.3. Estadística	34
6.3.1. GLM (Modelos Lineales Generales)	35
6.3.2. GLMM (Modelos Lineales Generalizados Mixtos)	36
7. Resultados	38
7.1. GLM (Modelos Lineales Generales)	38
7.2. GLMM (Modelos Lineales Generales Mixtos)	42
8. Discusión	45
9. Bibliografía	51
9.1. Páginas Web	51
9.2. Libros	51
9.3. Publicaciones	52

1. Resumen

Este estudio trata sobre el Papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*). Es un ave de unos 12cm de longitud y pesa unos 13g, pasa los veranos en el norte de África y Europa y los inviernos en África (es un ave migratoria). Tiene una mancha blanca en la frente característica de la especie, que en los machos es considerada como un carácter sexual, pero en las hembras se desconoce su funcionalidad.

Este estudio se realiza desde 1993 al 2017 en La Hiruela (Madrid) en dos hábitats diferentes separados 1,1 Km respectivamente y pretende encontrar un patrón temporal en la expresión de la mancha blanca en las hembras de Papamoscas cerrojillo en los últimos 30 años. Los resultados obtenidos sugieren un patrón cuadrático negativo en el que la mancha de la hembra decrece de 1993 al 2009 pero luego vuelve a crecer desde 2009 hasta 2017.

Estos resultados se podrían explicar por diferencias en la densidad poblacional y quizá por la estructura poblacional. Durante los últimos años, la densidad de parejas reproductoras se ha incrementado, creando un ambiente más competitivo en el que solo las hembras con la mancha más grande son las que resultan más competitivas y consiguen criar en las cajas nido. Las tasas de inmigración-emigración o la estructura de edades en la población podrían ser mecanismos explicativos posibles de los resultados. Hipótesis alternativas como la plasticidad fenotípica son también potenciales candidatos.

Palabras clave: Papamoscas cerrojillo, carácter sexual, mancha blanca, hembras, densidad de población y cajas nido.

2. Abstract

This study is about the Pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). It is a bird of about 12cm in length and weighs about 13 g, it spends summers in North Africa and Europe and winters in Africa (it is a migratory bird). It has a white spot on the forehead distinctive of the species, which in males is considered as a sexual character, but in females its functionality is unknown.

This study was carried out from 1993 to 2017 in La Hiruela (Madrid) in two different habitats separated 1.1 km respectively, and it aims to find a temporal pattern of the white spot expression in female Pied flycatchers in the last 30 years. The results obtained suggest a negative quadratic pattern in which the female's spot decreases from 1993 to 2009 but then grows again from 2009 to 2017.

These results could be explained by differences in population density and perhaps by population structure. Over the last few years, the density of breeding pairs has increased, creating a more competitive environment in which only the females with the largest spot are the most competitive and manage to breed in nest boxes. Immigration-emigration rates or the age structure in the population could be possible explanatory mechanisms of the results. Alternative hypotheses such as phenotypic plasticity are also potential candidates.

Keywords: Pied flycatcher, sexual character, white spot, females, population density, and nest boxes.

3. Introducción

Desde hace años, la biología evolutiva se fundamenta en teorías como la de Darwin y Wallace que se basan en la evolución por selección natural (Darwin C. y Wallace A.; 1858). A lo largo de los años la mayoría de los modelos evolutivos suponen que la divergencia poblacional es considerada como el primer paso hacia la especiación. Según la ampliación posterior de la teoría evolutiva, denominada teoría sintética de la evolución, además del proceso de selección natural determinista se incluyó la deriva genética, y dos procesos estocásticos (aleatorios) como la deriva genética y las mutaciones, para explicar el cambio evolutivo y por tanto los patrones de especiación (Camacho C.; 2018).

Las especies son grupos de poblaciones naturales capaces de entrecruzarse entre sí, pero por causas naturales, el flujo genético se interrumpe entre ellas y dejan de pertenecer a la misma especie (Millares L.; 2014). Este proceso se identifica como especiación y está modelada por barreras presentes y pasadas en la historia evolutiva de cualquier grupo taxonómico (Millares L.; 2014). Cuando se visualizan estos casos se imaginan a escala global, sin embargo, también se dan a escala local.

Las barreras para la dispersión o las grandes distancias geográficas que limitan el intercambio de genes entre las poblaciones ya no se consideran un requisito previo esencial para la divergencia entre especies (Camacho C.; 2018). Sino identificar los pequeños impulsos que tiene una población puede dar explicación a muchas causas de la evolución de las especies. Estos impulsos con el tiempo dan lugar a una separación de su fenotipo y a la creación de una nueva especie.

La historia de la vida en la Tierra supone una constante competencia entre los modelos de los seres vivos (Camacho C.; 2018). En términos evolutivos, la rivalidad tiene lugar entre elementos genéticos con instrucciones que afectan al modo en que se comportan los organismos que los llevan (Camacho C.; 2018). Los individuos que llegan hasta nuestros tiempos tienen algo en común: su eficacia para reproducirse.

Estos individuos tienen la capacidad de generar copias de sí mismos y transmitir su ADN, por lo que, los individuos que ahora mismo vemos llevan el ADN más eficaz que se ha dado a lo largo de generaciones (Montalvan S.; 1992). Sin embargo, la mayoría de formas que han conseguido esta eficacia ha sido mediante la reproducción sexual.

La determinación sexual es un proceso que conduce a la distinción y separación de estructuras responsables de la producción de gametos masculinos y femeninos, cuyo

objetivo último es favorecer el intercambio genético entre individuos aparentes aumentando con ello la heterosis y disminuyendo la endogamia (Menéndez V.; 2012). Aportando cada individuo la mitad de su genoma, de esta manera, ambos genomas se reconstituyen dando opción a la variabilidad y a las posibles mutaciones en los nuevos individuos.

Para que el éxito reproductivo se produzca, se deben cumplir dos requisitos, uno encontrar pareja y el otro defender su pareja frente a otros pretendientes (Millares L.; 2014). Estos dos procesos se denominan, respectivamente, selección inter-sexual e intra-sexual (Millares L.; 2014). Estos dos procesos de selección sexual, que es un modo particular de selección natural, puede verse influido por otros procesos evolutivos, tales como el flujo genético, las mutaciones o la deriva genética (Camacho C.; 2018). Por ejemplo, en relación al flujo genético, las principales discrepancias entre la dispersión y el flujo de genes realizado pueden deberse a la mala adaptación local y la selección de individuos frente a los emigrantes, que pueden permitir la diferenciación de la población incluso cuando la proximidad genética facilita el intercambio de población (Camacho C.; 2018). De forma que el flujo de genes que se habían considerados en teorías anteriores como aleatorias y causados por barreras naturales, podrían ser predecibles (Camacho C.; 2018).

Muchas veces el éxito reproductivo no se da por encontrar a dos individuos de diferente sexo, sino también que estos cumplan una serie de condiciones como: variación fenotípica, habilidades de emparejamiento, fertilización y una similitud genética compatible entre el carácter de sus padres y sus descendientes (un ambiente común) (Millares L.; 2014).

La selección ha favorecido a aquellos machos que son capaces de inseminar a muchas hembras y estas reciben su ADN sin poder inseminar al macho (Camacho C.; 2018). Sin embargo, en algunas especies, una de las formas de no perder en el trueque es recibir el ADN acompañado de nutrientes (Camacho C.; 2018). Así que la hembra elige al macho más competitivo y capaz de aportar mayores nutrientes.

Si el macho tiene que aportar nutrientes, esto disminuye el número de hembras que el macho va a inseminar porque su gasto energético lo va a dedicar en el cuidado compartido de las crías (esto se va a denominar: cuidado biparental).

Tradicionalmente, el éxito reproductor de los machos se ha medido en base al número de parejas sociales y/o prole sacada a lo largo de la temporada de cría (Canal D.; 2012). Sin embargo, los estudios de paternidad han demostrado que multitud de especies

monógamas tienen paternidad extra pareja, esto da lugar a sistemas genéticamente polígamos, que incrementan la varianza en el éxito reproductivo entre individuos y potencian las presiones selectivas sobre los rasgos sexualmente seleccionados (Canal D.; 2012).

Los beneficios de este fenómeno parecen claros en el caso de los machos, ya que éstos pueden aumentar su éxito reproductivo sin coste alguno en inversión parental (Canal D.; 2012). Pero el hecho de que unos individuos ganen paternidad implica, lógicamente, que otros la pierdan (Canal D.; 2012). Así, en tanto que la paternidad ganada fuera de la pareja social no se vea contrarrestada por la pérdida en el círculo social, la varianza en el éxito reproductor de los machos incrementará y, con ello, la presión selectiva sobre los rasgos que predicen el éxito (Canal D.; 2012).

Los beneficios de las hembras de copular con otros machos que no le aportan ninguna rentabilidad a la futura cría de sus hijos, en un principio, no parece tener sentido porque los beneficios de tipo directo, como alimentación o protección, se asume que están cubiertos por la pareja social (Canal D.; 2012). Pero sin embargo, hay muchas hembras que se emparejan con machos (pareja social) que no son sus preferidos o que no tienen las cualidades genéticas más adecuadas (Canal D.; 2012). Así que el beneficio obtenido debe estar relacionado con la calidad genética de la descendencia, lo que repercutirá, en última instancia, en la eficacia biológica de las hembras (Canal D.; 2012).

Otros autores también afirman que la hembra simplemente se deja fecundar por machos fuera de la pareja social porque se encuentra en un momento fértil y les resulta un menor gasto energético el dejarse copular que enfrentarse al macho (Arnqvist G. y Kirkpatrick M.; 2005).

4. Justificación

La especie de estudio de este trabajo es el Papamoscas Cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*), una pequeña ave paseriforme (12- 13g) que se reproduce en el norte de África y a lo largo de todo Europa, llegando al oeste de Siberia. Es un ave migratoria que pasa los inviernos en el oeste de África (Sanz J.; 1994). Es un pájaro insectívoro y tiene la costumbre de capturar los insectos al vuelo de posadero en posadero (Sanz J.; 1994).

La especie está dividida en cinco subespecies siendo: *F.h. iberiae* que se encuentra en España, *F.h. hypoleuca*, *F.h. speculigera*, *F.h. semitorquata* y *F.h. tomensis* (Lundberg A. y Atalayo R.V.; 1992).

Esta ave se reproduce naturalmente en los agujeros de los árboles, sin embargo, si se proporcionan cajas nido de buena calidad, son preferidas a las cavidades naturales, lo que hace posible atraer a casi toda la población reproductora dentro de un bosque a las cajas. (Imagen: 1. Lundberg A. y Atalayo R.V.; 1992). Esta es una de las principales razones por las que se ha convertido en una especie de investigación tan popular. (Lundberg A. y Atalayo R.V.; 1992)

Imagen: 1. Macho de Papamoscas cerrojillo sobre una caja nido. Fuente: Jesús Martínez Padilla.

Datos inéditos.



Otra razón para usar esta especie es su abundancia y mansedumbre, que los hace fáciles de atrapar, renunciando enseguida a escapar, esto los hace fáciles de

capturar y manipular (Lundberg A. y Atalayo R.V.; 1992). También son fáciles de identificar ya que el macho en época de reproducción adquiere un plumaje muy vistoso (Lundberg A. y Atalayo R.V.; 1992).

En la época de reproducción, los machos llegan los primeros a finales de abril al norte África y Europa y ocupan las cajas nido donde hacen reclamos territoriales para atraer a la hembra. Estas llegan después y van visitando a varios machos y los nidos, cuando ya han visitado unos cuantos se deciden y entran en un nido con el macho seleccionado.

Ante esta situación, se dan dos tipos de selección, la inter-sexual y la intra-sexual:

- Selección inter-sexual: Se produce entre individuos de distinto sexo (machos con hembras). Situación que se da cuando las hembras van visitando a cada macho y a sus nidos. Entre todos los que visitan se quedan con el macho que más les gusta, ya sea por la calidad del nido o por las características fisiológicas del macho.

Se ha demostrado en otros estudios que una de las características físicas que usan los machos para atraer a las hembras es el tamaño de la mancha o parche, localizado en la zona frontal de la cabeza. Un tamaño grande de este, es un indicativo de que el individuo es biológicamente más fuerte que otros de su misma especie y por tanto, es más apto para reproducirse (Jennings V.; 2016-2017).

- Selección intra-sexual: Se da entre individuos del mismo sexo (machos con machos y hembras con hembras)
 - Machos con machos: se da este tipo de selección cuando, por ejemplo, un individuo macho está en un nido y otro macho quiere ese mismo nido o ambos quieren a una misma hembra. En estos casos, la mayoría de las veces el conflicto no llega a pelea, porque esto simplemente es un gasto de energía inútil. Sin embargo, hay otros rasgos físicos que indican cuánto de fuerte es un individuo, por lo que el individuo que sea considerado más débil se retira.
 - Hembras con hembras: se da este tipo de selección cuando, por ejemplo, dos individuos hembra quieren a un mismo macho. En estos casos suele pasar lo mismo que con los machos, no se llegan a pelear la mayoría de las veces, sino que hay otro tipo de rasgos físicos de los individuos que indican lo fuertes que son y una de las dos hembras (la más débil) termina por retirarse.

Durante la selección inter-sexual la hembra decide con que macho se va a reproducir. Esta elección se basa en la expresión de un carácter que es costoso de producir. Por tanto, las hembras que eligen a los machos con rasgos más costosos de producir, indicaría que se emparejan con un macho que tiene una calidad genética mayor y, por tanto, se podrían transmitir los genes de los machos de alta calidad a su descendencia. Esta mayor calidad se ha comprobado en la mayoría de aquellos machos que muestran una expresión mayor del rasgo sexual de defenderse frente a patógenos. Sin embargo, si una mayor expresión del carácter en individuos de alta calidad sucediera sólo en los machos, no tendría explicación la razón por la que las hembras de muchas especies muestran una alta variabilidad en la expresión de caracteres sexuales, incluida el Papamoscas cerrojillo. Tradicionalmente, la expresión de un carácter sexual en hembras estaba asociado a un simple correlato genético afuncional del carácter del macho. Es decir, como los machos y hembras de la misma especie comparten información genética, esto haría que ese carácter se muestre en las hembras, sin tener ninguna funcionalidad. No obstante, esta visión ha sido contrastada con recientes estudios, donde apuntan a que el carácter sexual de las hembras puede tener funcionalidad y la selección sexual puede que no sea unidireccional en la que sólo las hembras podrían tener capacidad de elección sobre su pareja (Martinez-Padilla J.; 2012).

Durante la selección la hembra es la que decide con que macho se quiere reproducir, pero también se cree, que un tamaño grande de la mancha en las hembras determina que esta se encuentra en buenas condiciones físicas y que es más competitiva que otras hembras, por lo que, este carácter no solo afectaría en la selección intra-sexual, sino que en menor medida este carácter también podría afectar en la selección inter-sexual. Debido a que la variación en el fenotipo es un aspecto necesario para que la selección natural pueda operar en este estudio, se va a explorar la variación de la mancha blanca de las hembras de Papamoscas cerrojillo. En concreto, se explorará la variación temporal de la mancha blanca durante el 2009 hasta el 2017 en una población del centro peninsular. Durante este estudio lo que se va a intentar exponer es que la mancha de las hembras también tiene una funcionalidad como en el caso de los machos.

5. Objetivos generales y específicos

5.1. General

Realizar un análisis temporal de la expresión de un carácter sexual secundario en hembras de una población natural de un ave paseriforme (Papamoscas cerrojillo), utilizando dos hábitats de muestreo en La Hiruela (Madrid).

5.2. Específicos

- 5.2.1. Realizar un análisis de la variación interanual del tamaño de la mancha blanca frontal en hembras, como expresión de un carácter sexual secundario.
- 5.2.2. Identificar las causas de la variación de dichos datos a lo largo de los años.
- 5.2.3. Dar varias hipótesis de porqué se ha producido esta variación.

6. Características de la especie y método de estudio

6.1. Especie de estudio

El Papamos Cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) pertenece al Reino *Animalia*, Filum *Chordata*, Subfilum *Vertebrata*, Infraclass *Gnathostomata*, Clase *Aves*, Subclase *Passerae*, Superorden *Gruimorphae*, Orden *Passeriformes*, Suborden *Passeri*, Superfamilia *Muscicapoidea*, Familia *Muscicapidae*, Género *Ficedula* (Hoyo J.; 2006).

6.1.1. Taxonomía y coloración

El Papamoscerrojillo es un ave de unos 12 cm, con alas de unos 8 cm, envergadura de unos 22 cm y pesa unos 13 g (Beaman M. y Madge S.; 1998).

Durante el verano el macho muda y presenta una coloración de sus plumas que se vuelven de color negro con algunas manchas localizadas en las alas, cola y frente (Lundberg A. y Atalayo R.V.; 1992). Las hembras también mudan sus plumas en verano, pero adquieren un color marrón apagado y con manchas blancas menos extensas en las alas, cola y frente (Lundberg A. y Atalayo R.V.; 1992). Los individuos de primer año tienen, aunque no siempre, unas pocas puntas pálidas en las coberturas de las plumas medianas internas; sin embargo, esta segunda franja alar es menos conspicua; a menudo carecen por completo de blanco en la base de las primarias. (Beaman M. y Madge S., 1998)

El macho en invierno es como la hembra pero a veces muestra una pinta blancuzca en la frente, y la cola y las supracobertoras son más negras (López J.; 2017). Los primeros inviernos en otoño se parecen a la hembra pero a veces muestran extremos de color ocre pálido en las cobertoras medianas como remanente del plumaje juvenil (López J.; 2017).

En primavera, algunos machos tienen el plumaje de verano muy apagado y recuerdan más a las hembras, pero tienen las alas y la cola más negras. (Beaman M. y Madge S.; 1998)

Las hembras aunque no tienen una coloración destacada, su plumaje es un indicador de su estado de salud y buena alimentación, lo que da un mayor estatus social y una mayor fiabilidad mejorando así sus probabilidades de reproducción frente a otras hembras (Imagen: 2. Geoffrey E. y Kevin J., 2006).

Imagen: 2. Hembra de Papamoscas cerrojillo. Fuente: Jesús Martínez Padilla. Datos inéditos.



6.1.2. Muda

Los adultos llevan a cabo una muda completa en verano y una parcial en invierno, mientras que en los juveniles ambas mudas son parciales (Morales J.; 2016).

Cuando el Papamoscas cerrojillo se encuentra en África, todos los individuos llevan a cabo la muda parcial en invierno (enero y febrero) de sus plumas, antes de que se produzca la migración de primavera para ir a Europa y el norte de África en la época de cría (Morales J.; 2016). Cuando esto acaba (durante el otoño) vuelven a emprender el viaje a África.

Durante el verano (mayo y junio) los individuos llegan a su lugar de cría y se produce la muda completa (Morales J.; 2016). Allí los machos adquieren su plumaje nupcial (Morales J.; 2016). No obstante, en muchos casos el comienzo de la muda puede solaparse con la reproducción, lo cual es más frecuente en machos que en hembras y sobre todo en machos jóvenes (Morales J.; 2016). De hecho en otros estudios, en una de las poblaciones ibéricas, más del 50% de los machos y el 17% de las hembras se encontró mudando durante la etapa de cuidado parental de los pollos (Morales J.; 2016). En otro año de estudio en la misma población, el porcentaje de hembras mudando alcanzó el 30% (Morales J.; 2016).

Hay situaciones en la que algunos individuos retrasan la época de muda para inmunizarse frente a patógenos, pero esto les condiciona en el caso de los machos a

tener un éxito reproductivo menor ya que su plumaje resulta menos vistoso para las hembras (Senar J.C.; 2004). Las hembras que mudan mientras están criando presentan peor éxito reproductor e incluso reducen activamente su inversión parental, llegando a retirar uno o más huevos del nido para no incubarlos (Morales J.; 2016). A pesar de esto, las hembras que mudan finalizan la temporada con mejor condición corporal, menor infección por parásitos sanguíneos y con mayor probabilidad de supervivencia que las que no mudan (Morales J.; 2016).

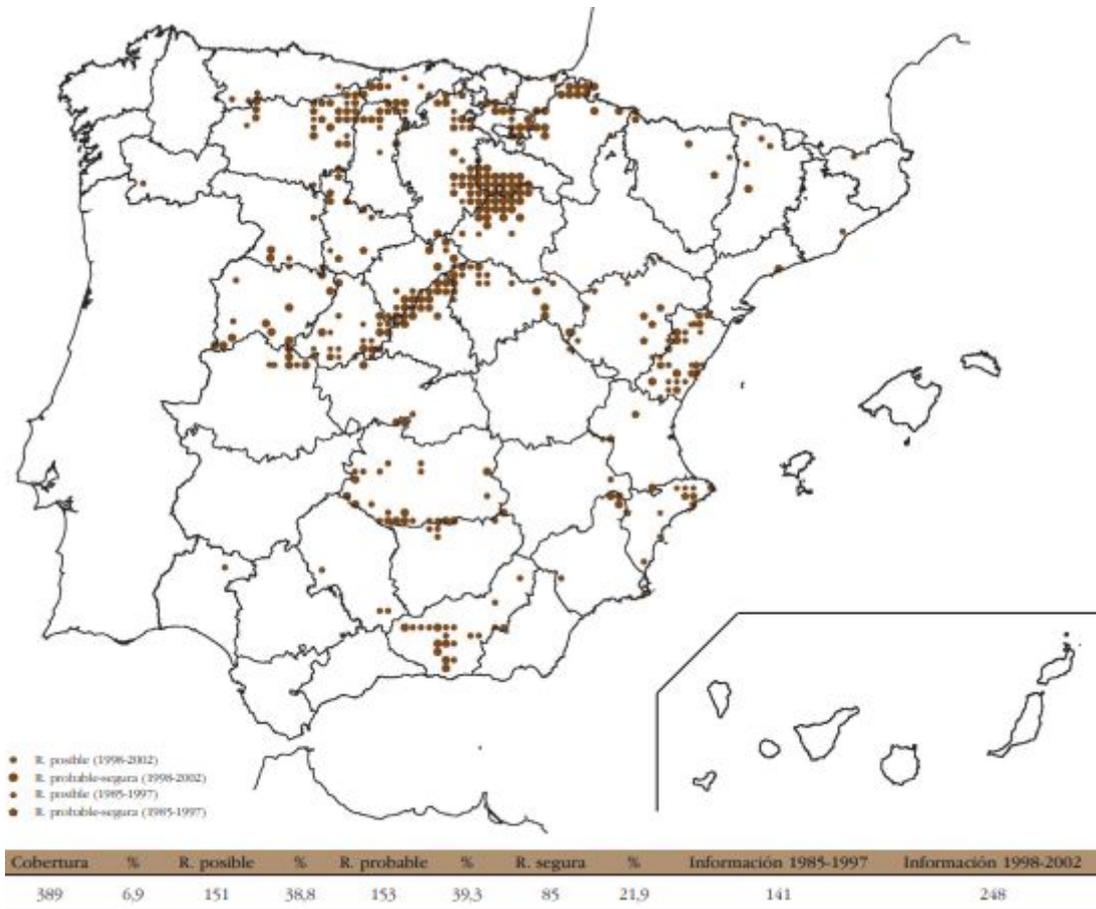
Los machos de primer año tienen un plumaje mucho más colorido que el de las hembras, que continúa siendo amarronado y oscuro, pero la apariencia de estos machos no es todavía tan coloreada ni brillante como la de los adultos (Senar J.C.; 2004). Esta situación da algunas ventajas a los machos jóvenes que son confundidos por hembras como: entrar en el nido cuando la hembra está fértil y reproducirse con ella, evitar agresiones con machos adultos y no ser detectados por depredadores (Senar J.C.; 2004).

6.1.3. Distribución y migración

El Papamoscas cerrojillo se reproduce en el norte de África y en toda Europa hasta el oeste de Siberia y el suroeste de Asia. (Lundberg A. y Atalayo R.V.; 1992)

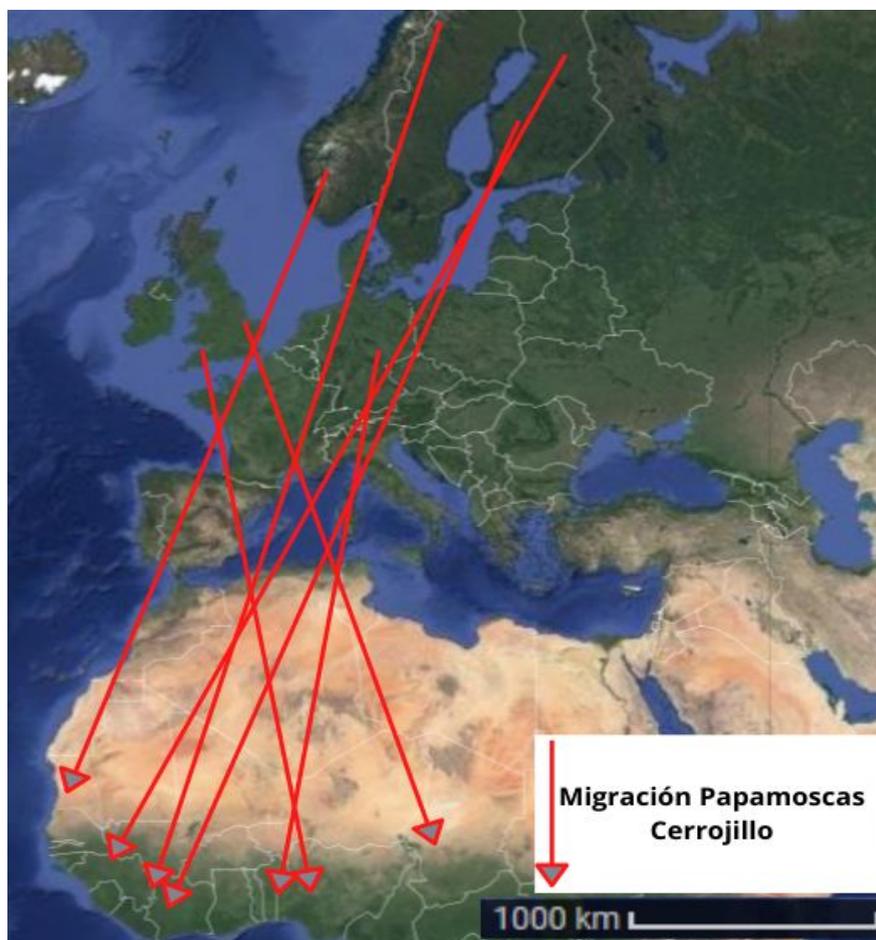
En España llega en época de cría y se distribuye de forma fragmentada, ya que se restringe a zonas montañosas. Presenta una distribución relíctica en la región Mediterránea. Ocupa parte de la Cordillera Cantábrica (sobre todo oriental) en Galicia y alcanza puntos aislados del País Vasco y el Pirineo Navarro (López D.; 2007). En la región Mediterránea, cría en el Sistema Ibérico, en puntos aislados de ambas mesetas, en comarcas serranas del Sistema Central, incluido Cáceres, y de manera localizada en Montes de Toledo, Sierra Morena, Aragón, Cataluña y Levante (López D.; 2007). Es rara en Córdoba y Jaén, aparece en puntos aislados en Granada y en la vega fluvial del Genil y hay citas estivales en el norte de Sevilla. Falta en Baleares, Canarias, Ceuta y Melilla. (Imagen: 3. Morales J.; 2016)

Imagen: 3. Distribución del Papamoscas Cerrojillo en España. Fuente: López D.; 2007



Se trata de una especie migradora transahariana en toda su distribución euroasiática. La invernada tiene lugar en regiones tropicales del continente africano, especialmente en áreas de Liberia, aunque se han registrado citas invernales en Salamanca, Burgos, Guipúzcoa, Logroño, Barcelona, Girona, Toledo, Jaén, Cádiz, Murcia y Baleares (López D.; 2007). Tras los meses de invierno, realiza la migración hacia las zonas de cría situadas en el norte de África y en Europa, a las que llega entre los meses de abril y mayo (López D; 2007.). Las recuperaciones de Papamoscas cerrojillo en zonas de cría del centro y norte de Europa ofrecen la posibilidad de estudiar las rutas seguidas durante la migración de primavera (López D.; 2007). Tras la reproducción y la muda de verano, comienza la migración hacia las zonas de invernada, más o menos a mediados del mes de agosto (Imagen: 4. Morales J.; 2016).

Imagen: 4. Migración del Papamosca Cerrojillo que se desplaza desde Europa hacia África para pasar la invernada. Elaboración propia. Fuente: Lundberg A. y Atalayo R.V.; 1992



La mayoría de las recuperaciones otoñales tienen lugar en el centro y oeste de la Península Ibérica (Senar J.C.; 2004). Se han recuperado en España Papamoscas cerrojillos anillados en Rusia, Finlandia, Suecia, Noruega, Estonia, Letonia, Lituania, Bielorrusia, Ucrania, Polonia, Alemania, Dinamarca, Reino Unido, Holanda, Bélgica, Francia, Suiza, Italia, Grecia y Portugal. Papamoscas cerrojillos anillados en España han sido recuperados en Rusia, Finlandia, Suecia, Noruega, Estonia, Reino Unido, Dinamarca, Holanda, Francia, Alemania, Suiza, Italia, Portugal, Marruecos, Argelia, Túnez, Malí y República Democrática del Congo (Lundberg A. y Atalayo R.V.; 1992). La fecha de llegada a los territorios de cría es relativamente flexible y depende de las condiciones ambientales encontradas durante la migración (temperatura y precipitación, principalmente) (Morales J.; 2016). Los machos suelen llegar antes que las hembras y los más tempranos son machos más viejos y con mayor éxito reproductor que los tardíos

(Morales J.; 2016). Además, los machos que comienzan antes la reproducción tienen más probabilidades de ser polígamos y por tanto de aumentar su paternidad extra-pareja (Morales J.; 2016). Esto podría sugerir que la selección sexual es el principal mecanismo que promueve la llegada temprana de los machos con respecto a las hembras (Morales J.; 2016). Sin embargo, llegar pronto tiene sus inconvenientes, pues los machos más tempranos sufren una mayor prevalencia de parásitos sanguíneos y mayores niveles de estrés fisiológico (Morales J.; 2016). Los meses en los que se puede ver al Papamoscas cerrojillo en la Península Ibérica, ya sea en paso o criando, comprenden desde mediados de abril hasta finales de octubre (Morales J.; 2016). Durante su migración a través de la Península, se asientan en determinadas áreas donde incrementan su peso y sus reservas de grasa, observándose que la tendencia al asentamiento es mayor en juveniles que en adultos y que la duración de la estancia se relaciona con la tasa de incremento de peso (Morales J.; 2016). En las islas Canarias es visitante estacional y visitante accidental en invierno. (Morales J.; 2016)

6.1.4. Hábitat

Durante la reproducción, el Papamoscas cerrojillo ocupa preferentemente bosques maduros y densos, sobre todo robledales de distintos tipos y pinares de pino silvestre (*Pinus sylvestris*), pero también cría en encinares (Morales J.; 2016).

En la zona Eurosiberiana, está asociado principalmente a robledales y en menor medida a hayedos y pinares (Morales J.; 2016). En el País Vasco, se ha encontrado criando en árboles viejos de zonas agrícolas (Morales J.; 2016). En la región Mediterránea, prefiere bosques caducifolios a coníferas (Morales J.; 2016). Sin embargo, la instalación de cajas nido le ha permitido colonizar otro tipo de hábitats arbolados, como naranjales e incluso bosques poco maduros en los que escasean las oquedades naturales (Morales J.; 2016). Su rango altitudinal se encuentra entre los 1.000 y 1.500m, aunque puede llegar a los 1.900m en sierras del Sistema Central (Camacho C.; 2018).

Las cavidades naturales de los nidos son más abundantes en bosques coníferos, y las aves también son más abundantes en este hábitat (Camacho C.; 2018). El Papamoscas cerrojillo es un ave que anida en cavidades, pero si se le proporciona cajas nido las prefiere antes que las cavidades naturales (Camacho C.; 2018). Si se les da a elegir entre diferentes cajas nido, las aves prefieren las nuevas que las viejas, las que se encuentran en los árboles en lugar de las bajas, y las que tienen entradas más estrechas

frente a las más grandes (Morales J.; 2016). Estas preferencias pueden estar relacionadas con riesgos de depredación (Morales J.; 2016).

En los bosques naturales que no poseen cajas nido la densidad de reproducción es de hasta 1 pareja/ ha, mientras que si las cajas se proporcionan en exceso, la densidad puede aumentar mucho, con mayor frecuencia, aproximadamente 3 parejas/ ha (Lundberg A. y Atalayo R.V.; 1992). Cuando se ponen muchos huevos, la probabilidad de sacarlos todos hacia delante es menor (Lundberg A. y Atalayo R.V.; 1992).

6.1.5. Cortejo

Después de la migración desde África, el Papamoscas cerrojillo llega al norte de África y a toda Europa hasta el oeste de Siberia y el suroeste de Asia donde se reproduce (Morales J.; 2016).

En esta especie el macho debe aportar nutrientes para inseminar a las hembras, por lo que su potencial para múltiples apareamientos disminuye y esto se debe a las condiciones ambientales y a las exigencias de la especie (Soler M.; 2002). El Papamoscas cerrojillo es monógamo principalmente porque la implicación del macho en la cría de los pollos es crucial para que estos tengan una mayor probabilidad de supervivencia (Soler M.; 2002). No obstante, hay una proporción variable de machos polígamos, es decir, que se emparejan con más de una hembra, a la que pueden ayudar o no en la reproducción (Soler M.; 2002). Por tanto, las hembras de estos machos polígamos son por tanto primarias o secundarias, y estas últimas pueden ser secundarias con ayuda o secundarias sin ayuda (Soler M.; 2002). Además, existe cópula extra-pareja de las hembras, por lo que en una proporción de hembras pueden criar pollos que son de su padre social (el que ayuda a la hembra en la cría) pero no de su padre genético (del que tuvo una inseminación fuera de la pareja social)

Los primeros en llegar son los machos adultos que se sitúan en las cavidades naturales y en cajas nido que ellos han seleccionado para crear un nido. Los machos más jóvenes llegan más tarde (debido a la falta de experiencia). Desde los nidos cantan para atraer a las hembras.

Las hembras llegan una semana después y van visitando a varios machos y sus nidos y se deciden por uno. Estas entran con el macho seleccionado a su nido. Aquí la hembra copula con el macho y formarán una pareja social.

6.1.6. Nido

La mayoría de las veces el nido lo hace la hembra, pero se ha descubierto que el 25% de los machos aportan material para construir el nido y que esto contribuye a que el tamaño de los huevos sea mayor (Imagen: 5. Morales J.; 2016).

Imagen: 5. Hembra aportando material para hacer el nido. Fuente: Jesús Martínez Padilla. Datos inéditos.



El nido suele estar construido de material de origen orgánico como cortezas de jara o de pino, hojas de roble y hierba seca (esto depende del tipo de hábitat) (Morales J.; 2016). La hembra hace un pequeño hueco en la materia orgánica y lo remata con pelos o plumas de animal para una mayor consistencia, donde posteriormente deposita los huevos.

Los huevos se ponen entre mayo y junio (Morales J.; 2016). La hembra pone un huevo por día. El número de huevos que pone es de unos 4 a 8 huevos por hembra y son de forma elíptica y de color azul verdoso (Morales J.; 2016).

6.1.7. Incubación

La hembra incuba los huevos sola. El periodo de incubación suele comenzar cuando pone el penúltimo huevo y los incuba durante dos semanas.

Algunas veces, comienzan a incubar sus huevos antes de lo previsto. Esta incubación adelantada no tiene ningún beneficio biológico para el polluelo, en cambio, sus huevos tienen menos bacterias (en comparación con las hembras que comienzan la incubación en el penúltimo huevo), por lo que tienen un beneficio microbiano para el huevo (Morales J.; 2016).

Incubar los huevos tiene un gran gasto energético, por ello cuando la hembra no se ve capaz de incubar tantos huevos está deshecha alguno (Lundberg A. y Atalayo R.V.; 1992).

El macho es el encargado de alimentar a la hembra y la alimenta parcialmente ajustando el contenido de cebada a su alimentación (Morales J.; 2016). La hembra reclama al macho mediante llamadas para que este le traiga su alimento.

6.1.8. Polluelos

Los pollos son de color gris oscuro, con boca amarilla anaranjada y comisuras bucales amarillo pálido (Imagen: 6. Harrison C.; 1983). Cuando nacen son incubados una semana más por la hembra (Morales J.; 2016).

Los polluelos permanecen en el nido unos 15 o 16 días y son alimentados por ambos padres.

Imagen: 6. Polluelos asomándose del nido. Jesús Martínez Padilla. Datos inéditos.



6.1.9. Dieta

El Papamoscas cerrojillo es una especie insectívora y, de acuerdo a su nombre, tiene la costumbre de capturar insectos en vuelo entre posadero y posadero (Morales J.; 2016). No obstante, también se alimenta de frutos cuando está en paso otoñal por España hacia las zonas de invernada (Morales J.; 2016).

La oruga suele ser la presa más importante durante la reproducción debido a su alto valor nutricional (Camacho C.; 2018). En los bosques mixtos y de coníferas las principales fuentes de alimento son las moscas, escarabajos, arañas y avispas (Camacho C.; 2018).

Cuando está de paso por el noroeste de España, se ha reportado que un 30% de la dieta consiste en frutos con alto contenido lipídico (Morales J.; 2016). Durante el otoño hace un elevado consumo de hormigas obreras y aladas en hábitats mediterráneos del sur peninsular, lo que parece relacionarse con la escasez de otras presas alternativas durante ese periodo (Morales J.; 2016).

La dieta de los pollos es exclusivamente insectívora, siendo las orugas de mariposas y polillas las presas mayoritarias que los padres llevan al nido (Morales J.; 2016).

6.1.10. Canto

Los reclamos más usuales incluyen un “bit” corto y un breve “juiit”, a menudo preferidos juntos. El canto es una breve serie de frases trinitas y melodiosas, “chii-chii-chii-tsri-tsri-chii” (Beaman M. y Madge S.; 1998).

6.1.11. Amenazas

El Papamoscas cerrojillo aparece incluido en el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas en la categoría “De interés especial”, en la Directiva 79/409/CEE de Aves en el Anexo II, en el Convenio de Berna en el Anexo II y en el Convenio de Bonn (Morales J.; 2016).

Algunos de los problemas que pueden afectar a su población es debido a la fragmentación de la masa forestal en España que puede contribuir a su aislamiento y la merma de masa forestal que cada año es mayor en los bosques reduciendo su alimento y la pérdida de cavidades para crear sus nidos.

Algunos autores han sugerido que el aumento progresivo de la temperatura debido al cambio climático es un factor que afecta negativamente al éxito reproductor de esta especie, especialmente en zonas donde las condiciones ambientales son impredecibles. (Morales J.; 2016)

6.2. Trabajo de campo

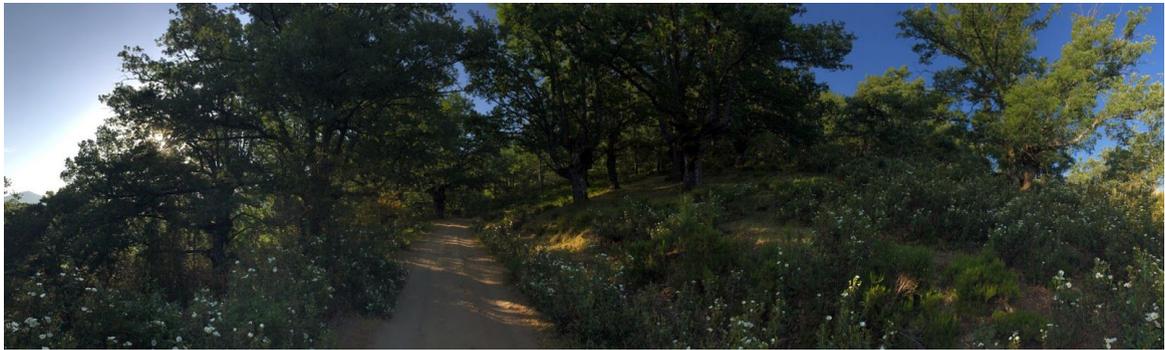
6.2.1. Área de estudio y trabajo de campo

El estudio se realiza en Madrid (41° 04'N; 3° 27'W) a 1200- 1300m sobre el nivel del mar en hábitats diferentes separados 1,1 km uno del otro. Uno de los hábitats es un bosque natural de roble (*Quercus pyrenaica*) que antiguamente era una dehesa de aprovechamiento agrosilvopastoral hasta 1950 que fue abandonada y se produjo una sucesión natural hasta convertirse en el actual robledal con árboles jóvenes y Brezo arbóreo (*Erica arborea*) (Imagen: 7). El segundo hábitat es un bosque mixto de coníferas (principalmente *Pinus sylvestris*) (Imagen: 8).

Imagen: 7. Bosque natural de roble (*Quercus pyrenaica*). Fuente: Jesús Martínez Padilla. Datos inéditos.



Imagen: 8. Bosque mixto de coníferas. Fuente: Jesús Martínez Padilla. Datos inéditos.



Los datos se han recopilado anualmente de mayo a junio desde 1987 en La Hiruela (Madrid). En 1984 y 1988, se instalaron 172 y 81 cajas nido de madera en los dos hábitats, respectivamente, a una distancia media de 30 m. Anteriormente, la reproducción se limitaba a los agujeros de los árboles en el bosque caducifolio y ausente en el bosque de coníferas debido a la falta de cavidades naturales. Algunas cajas se instalaron con una rejilla de metal o un cono de metal (Imagen: 9) en la parte superior para protegerlos de la depredación de Pájaros carpinteros (*Dendrocopos major*) y Comadreja (*Mustela nivalis*). (Jennings V.; 2016-2017).

Imagen: 9. Nido con cono de metal. Fuente: Jesús Martínez Padilla. Datos inéditos.



En la actualidad se ponen unas 273 cajas nido y se utilizan los datos obtenidos desde 1993 porque es cuando se comienza a tomar datos del tamaño de la mancha de la hembra, hasta 2017, que es el último año en el cual los datos son transformados para utilizarlos en el programa estadístico.

A finales del mes de abril y principios de mayo todos los años se ponen cajas nido nuevas o se reparan las viejas y se enumeran. A partir de mayo se va a visitar las cajas nido para saber cuántos individuos habitan estas cajas.

Las cajas nido son ocupadas fundamentalmente por Papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) que es la especie que nos interesa y de la que vamos a realizar el estudio. Las cajas nido también son ocupadas, por otras especies de aves como el Carbonero común (*Parus major*), Carbonero garrapinos (*Periparus ater*), Herrerillo común (*Cyanistes caeruleus*), Agateador común (*Certhia brachydactyla*) y Trepador azul (*Sitta europaea*). A veces también lo usan murciélagos (*Pipistrellus pipistrellus*) para dormir en invierno.

Las cajas nido que son ocupadas por Papamosca cerrojillo, son visitadas cada tres días hasta detectar la puerta del primer huevo, a partir de ahí no se vuelven a visitar

las cajas nido en ocho días porque se supone que el macho ha encontrado a una hembra para copular y no se les quiere molestar durante la puesta.

No se vuelve a visitar el nido hasta después de que hayan pasado los ocho días que se supone que es el máximo de huevos que una hembra de Papamoscas cerrojillo puede poner. Se cuenta el número de huevos y se calcula el día de eclosión.

Se calcula que la hembra ha puesto un huevo por día y que su periodo de incubación comienza cuando pone el penúltimo huevo, a partir de aquí la hembra incuba los huevos durante trece días. Así que no se vuelve a visitar las cajas nido hasta el día en el que se cree que se producirá la eclosión y se cuenta el número de neonatos.

Una vez que los neonatos han nacido se espera ocho días y se atrapa a la hembra y al macho mediante una trampa de columpio puesta dentro de los nidos. Cada ave es anillada, sexuada, envejecida y medida para la longitud del tarso, el parche de la frente, las alas y el pico (Imagen: 10). A los cinco días después se cogen los pollos, se les anilla y se les toma los datos como se les hizo a los padres anteriormente.

Imagen: 10. Toma de medidas a un macho con el calibre. Fuente: Jesús Martínez Padilla. Datos inéditos.



6.2.2. Registro de datos

Una vez que se ha cogido el ave se toman la mayor cantidad de datos de cada individuo y aunque todos no se utilicen para este estudio, pueden servir para futuros estudios. Para ello se rellena una ficha de muestreo dependiendo del sexo del individuo:

- Ficha de los machos (Imagen: 11):
 1. **Medidor:** persona que toma los datos.
 2. **Fecha**
 3. **Hora**
 4. **Caja:** número que representa la caja
 5. **Edad:** si está anillado el individuo desde que son pollos la edad se sabe con exactitud. Si no es el caso se le mira las plumas y se hace una estimación (individuo joven o adulto)
 6. **Tiempo en caer (min):** una vez que se ha puesto la trampa, cuanto tiempo tardaría el individuo en caer.
 7. **Orden de entrada:** se pone 1º (si cae en la trampa primero el macho y después la hembra) o se pone 2º (si cae primero la hembra y después el macho)
 8. **% marrón:** cantidad de plumas grises que no son negras (desde el dorso hasta el obispillo)
 9. **Tarso:**
 - a. **Longitud Pico Narina:** medida que va desde el extremo del pico hasta la parte de atrás del cráneo.
 - b. **Altura Pico:** medida de la longitud del pico.
 - c. **Anchura Pico:** medida transversal del pico.
 10. **Cráneo:**
 - a. **Forma-MB** (Mancha Blanca): circular, trapecio, hexagonal...
 - b. **Anchura-MB** (Mancha Blanca): medida con un calibre
 - c. **Altura-MB** (Mancha Blanca): medida con un calibre
 11. **Ala:** longitud del ala cuando está plegada
 12. **1ª Pr:** longitud de las plumas primarias (las de la punta)
 13. **¿Collar?:** se pone NC (no tiene collar), SC (tiene collar), CC(collar completo).
 14. **¿Chilla?:** se pone SI (cuando los coges hacen ruido) y se pone NO (cuando los coges no hacen ruido).

15. **¿Pica?**: se pone SI (cuando los coges te pican) y se pone NO (cuando los coges no te pican).
16. **Dist. posadero (m)**: cuando lo sueltas hasta donde se posa
17. **Altura posadero**: cuando lo sueltas hasta donde se posa
18. **Punto liberación**: donde se toman las medidas
19. **Peso**: en gramos
20. **Inmov. tónica(s)**: se ponen boca arriba durante un tiempo máximo de 3 min (tiempo que tardan en marcharse)
21. **¿Reclama al salir?**: si hace algún tipo de canto cuando va hacia el posadero.
22. **¿Cuantos pollos?**: número de progenitores que te encuentras en el nido.
23. **Anillamiento**:
 - a. **Anilla Antes**: se apunta el número de identificación del individuo si ya tenía anilla antes. Se apunta dicho número en su casilla correspondiente, dependiendo de la pata en la que se encuentre la anilla.
 - b. **Anilla Ahora**: si no tenía anilla se le pone una nueva y se le da un número de identificación. Se apunta dicho número en la casilla correspondiente, dependiendo de la pata donde se coloque la anilla.
24. Se va midiendo la cantidad de blanco que tienen cada una de las plumas primarias.
25. **Muda**:
 - a. **Muda izqda**: cantidad de plumas que están mudando en el lado izquierdo (se pone un valor que va de 0 a 5).
 - b. **Muda dcha**: cantidad de plumas que están mudando en el lado derecho (se pone un valor que va de 0 a 5).
26. **Observaciones**: comentarios que se quieran aportar.
27. **Gancho pico**: curvatura del extremo del pico (se hace a ojo y se pone una categoría que va de 0 a 2)

Imagen: 11. Ficha de los machos. Elaboración propia. Fuente: Jesús Martínez Padilla.

1 Medidor →

2 Fecha → **3 Hora** → **4 Caja** → **Sexo** ♂ **5 Edad** →

6	Tiempo caer (min.)	
7	Orden de entrada	
8	%marrón	
9	Tarso	
	LongPicoNarina	
	Altura Pico	
	Anchura Pico	
10	Cráneo	
	Forma-MB	
	Anchura-MB	
	Altura-MB	
11	Ala	
12	1ª Pr	
13	¿Collar?	NC SC CC
14	¿Chilla?	SI NO
15	¿Pica?	SI NO
16	Dist. posadero (m)	
17	Altura posadero	
18	Punto liberación	
19	PESO	
20	Inmov. Tónica (s)	
21	¿Reclama al salir?	
22	¿Cuántos pollos?	

23		Izquierda	Derecha
	Anilla Antes		
	Anilla Ahora		

24	1ªPr	2ªPr	3ªPr	4ªPr	5ªPr	6ªPr	7ªPr	8ªPr	9ªPr	10ªPr

25
Muda izqda:
Muda dcha:

26 OBSERVACIONES

27 Gancho pico: 0 0.5 1 1.5 2

- Ficha de las hembras (Imagen: 12):
 1. **Medidor:** persona que toma los datos.
 2. **Fecha**
 3. **Hora**
 4. **Caja:** número que representa la caja
 5. **Edad:** si está anillado el individuo desde que son pollos la edad se sabe con exactitud. Si no es el caso se le mira las plumas y se hace una estimación (individuo joven o adulto)
 6. **Tiempo en caer (min):** una vez que se ha puesto la trampa, cuanto tiempo tardaría el individuo en caer.
 7. **Orden de entrada:** se pone 1º (si cae en la trampa primero el macho y después la hembra) o se pone 2º (si cae primero la hembra y después el macho).
 8. **Tarso:**

- a. **Longitud Pico Narina:** medida que va desde el extremo del pico hasta la parte de atrás del cráneo.
 - b. **Altura Pico:** medida de la longitud del pico.
 - c. **Anchura Pico:** medida transversal del pico.
9. **Cráneo:**
- a. **Forma-MB** (Mancha Blanca): circular, trapecio, hexagonal...
 - b. **Anchura-MB** (Mancha Blanca): medida con un calibre
 - c. **Altura-MB** (Mancha Blanca): medida con un calibre
10. **Ala:** longitud del ala cuando está plegada
11. **1ª Pr:** longitud de las plumas primarias (las de la puntas)
12. **¿Chilla?:** se pone SI (cuando los coges hacen ruido) y se pone NO (cuando los coges no hacen ruido).
13. **¿Pica?:** se pone SI (cuando los coges te pican) y se pone NO (cuando los coges no te pican).
14. **Dist. posadero (m):** cuando lo sueltas hasta donde se posa
15. **Altura posadero:** cuando lo sueltas hasta donde se posa
16. **Punto liberación:** donde se toman las medidas
17. **Peso:** en gramos
18. **Inmov. tónica(s):** se ponen boca arriba durante un tiempo máximo de 3 min (tiempo que tardan en marcharse)
19. **¿Reclama al salir?:** si hace algún tipo de canto cuando va hacia el posadero.
20. **¿Cuantos pollos?:** número de progenitores que te encuentras en el nido.
21. **Anillamiento:**
- a. **Anilla Antes:** se apunta el número de identificación del individuo si ya tenía anilla antes. Se apunta dicho número en su casilla correspondiente, dependiendo de la pata en la que se encuentre la anilla.
 - b. **Anilla Ahora:** si no tenía anilla se le pone una nueva y se le da un número de identificación. Se apunta dicho número en la casilla correspondiente, dependiendo de la pata donde se coloque la anilla.
22. Se va midiendo la cantidad de blanco que tienen cada una de las plumas primarias.
23. **Muda:**

Imagen: 13. Medida de la mancha blanca de la hembra. Elaboración propia. Fuente: Jesús Martínez Padilla. Datos inéditos.



6.2.4. Manipulación de datos

Una vez que se recolectan los datos que se quieren utilizar, los metemos en el programa R-Studio. Este es un programa con su propio lenguaje de programación “lenguaje R”, que te permite realizar un cálculo estadístico y gráficos mediante la utilización de funciones.

Esto permite manipular los datos para obtener los resultados necesarios de este trabajo y su representación gráfica que los hace más visuales.

6.3. Estadística

Durante el muestreo de los individuos se anotan la mayor cantidad de datos por si en un futuro se quieren hacer otros estudios de investigación, pero en este estudio no se utilizan todas las variables que se apuntan, sino tan solo unas pocas.

Para este estudio las variables que se utilizan son: hábitat, año, número de identificación de la hembra, tarso de la hembra, peso de la hembra, tamaño del ala y tamaño de la mancha.

- **Hábitat:** hay dos hábitat en los que se muestrea y se les asigna un valor numérico (el bosque natural de robles al que se le asignará un 1 y un bosque mixto de coníferas al que se le asignará un 2). Pero para el estudio, se juntan ambos hábitats como si fuese un único hábitat y se le asigna a ambos un mismo número de identificación.
- **Año:** es la fecha en la que se recopilan los datos para cada hembra. Este dato permite conocer los resultados obtenidos de una variable dentro de un periodo de tiempo.
- **Número de identificación:** a cada hembra se le asigna un número mediante el anillamiento. Esto permite que se pueda identificar al mismo individuo en diferentes años, en diferentes lugares o saber si se pierde la pista del individuo.
- **Tarso de la hembra** (Longitud Pico Narina): medida que va desde el extremo del pico hasta la parte de atrás del cráneo (en centímetros).
- **Tamaño del ala:** medida del ala del pájaro cuando está plegada (en centímetros).
- **Tamaño de la mancha:** medida del tamaño de la mancha que tienen las hembras en la frente (milímetros cuadrados).

Una vez recopilados los datos se introducen dichos valores en el programa R-studio donde los datos se transforman para poder manipularlos mediante la utilización de dos métodos: GLM (Modelos Lineales Generales) y los GLMM (Modelos Lineales Generalizados Mixtos). Estos métodos van a aportar resultados que permitirán conocer la correlación que existe entre dichas variables con respecto al tamaño de la mancha blanca de las hembras.

6.3.1. GLM (Modelos Lineales Generales)

Los GLM (Modelos Lineales Generales) se realiza con datos obtenidos del tamaño de la mancha de cada individuo, desde 1993 hasta 2017 y se hace la media del tamaño de la mancha de todos los individuos durante cada año. También se obtiene el Error Estándar (SD) para conocer la dispersión de los valores medios calculados.

Se analizan los datos asumiendo una variación lineal y cuadrática del año con respecto a la media de la mancha blanca. Se corrigen los modelos por el inverso de la SD ($1/SD$) de modo que se da más importancia a aquellos años en los que hay una menor dispersión de los datos, derivados de un menor tamaño muestral. Por tanto, se realizan los modelos con dos asociaciones:

- **Asociación lineal:** es un modelo que analiza la relación lineal de una variable dependiente (Tamaño de la mancha) con respecto una variable independiente (Año), de manera que el resultado final sea una recta que represente la tendencia de los resultados (β). La recta representa una función lineal ($y=a+\beta x$) y determina cuanto de fiables son dichos resultados haciendo una hipótesis de ellos (R^2).

Este modelo también sirve para realizar análisis estadísticos como la t-student (t) que determina como de separados están los valores entre ellos y el valor “p” que representa cuanto de fiable es el método.

- **Asociación cuadrática:** es un modelo que representa una variable dependiente (Tamaño de la mancha) con respecto una variable independiente (Año), de manera que el resultado final sea una recta que represente la tendencia de los resultados (γ). La recta representa una función no lineal ($y=a+\beta x+\gamma x^2$) y determina cuanto de fiables son dichos resultados haciendo una hipótesis de ellos (R^2).

Este modelo también sirve para realizar análisis estadísticos como la t-student (t) que determina como de separados están los valores entre ellos y el valor “p” que representa cuanto de fiable es el método.

6.3.2. GLMM (Modelos Lineales Generalizados Mixtos)

Los GLMM (Modelos Lineales Generales Mixtos) utiliza los datos obtenidos del tamaño de la mancha de todos los individuos. Este tipo de modelo tiene la ventaja con respecto a los GLM que permite usar una variable dependiente con mayor varianza. En este caso, se usa el año y la identidad de la hembra como variables aleatorias. Estas variables se consideran aleatorias para evitar un supuesto fundamental en los análisis de varianza, que es la independencia de las muestras, como sucede con la variable año (muchas medidas dentro de cada año) y la identidad de las hembras (medidas repetidas de las manchas de las hembras en diferentes años). Como variables fijas dependientes, se consideraron el año, el ala de la hembra, el tarso de la hembra y el peso de la hembra.

En este caso solo se va a utilizar la Asociación Cuadrática porque es considerado más representativo que la Asociación Lineal. La Asociación Cuadrática en un modelo que representa una variable independiente (Años) con respecto una variable dependiente (Tamaño de la mancha), de manera que el resultado final sea una recta que represente la tendencia de los resultados (γ) y se representa mediante una línea que no es recta (recta de interés). Este método también incluye otras tres variables explicativas que darán fiabilidad a la recta de interés.

La recta representa una función no lineal ($y=a+\beta x+\gamma x^2$) y determina cuanto de fiables son dichos resultados haciendo una hipótesis de ellos (R^2).

Este modelo también sirve para realizar análisis estadísticos como la t-student (t) que determina como de separados están los valores entre ellos y el valor "p" que representa cuanto de fiable es el método.

7. Resultados

En este estudio se va a realizar un análisis del tamaño de la mancha en la frente de las hembras durante un periodo que va del 1993 hasta el 2017 y para ello se va a hacer un contraste de los resultados con dos métodos de estudio.

El primer método son los GLM (Modelos Lineales Generales), en este método se va a contrastar como varía el tamaño de la mancha de la hembra a lo largo de este periodo de tiempo.

El segundo método son los GLMM (Modelos Lineales Generalizados Mixtos), permiten contrastar el tamaño de la mancha de la hembra utilizando varias variables de manera simultánea.

7.1. GLM (Modelos Lineales Generales)

Los resultados obtenidos en el estudio nos dan el tamaño de la mancha medio de todos los individuos en ese mismo año durante un periodo que transcurre desde 1993 a 2017. También se indica la desviación típica (SD) para identificar cuánto de dispersos están estos datos del valor medio y el error estándar (SE) para hacer una estimación de cómo están distribuidas estas muestras. Además se detalla cuántos individuos intervienen en cada año (Tabla: 1).

Años	Tamaño de la mancha (mm^2)	SD	Número de individuos	SE
1993	39,78	16,33	101	1,62
1994	28,49	9,98	88	1,06
1995	29,75	13,39	111	1,27
1996	33,75	14,53	71	1,72
1997	29,51	15,52	74	1,80
1998	25,67	13,32	94	1,37
1999	22,75	10,29	70	1,23
2000	23,61	10,17	102	1,01

2001	29,14	11,88	71	1,41
2002	24,28	11,84	25	2,37
2004	27,32	8,84	106	0,86
2005	24,52	10,45	126	0,93
2006	21,11	6,34	134	0,55
2007	21,93	10,15	146	0,84
2008	21,41	10,97	138	0,93
2009	23,34	12,90	150	1,05
2010	21,49	9,22	132	0,80
2011	20,01	7,45	135	0,64
2012	25,09	12,10	124	1,09
2013	25,79	14,22	138	1,21
2014	25,43	13,03	162	1,02
2015	29,18	13,10	146	1,08
2016	30,27	16,70	158	1,33
2017	25,41	15,10	164	1,18

Tabla: 1. Datos de la media de la mancha de los individuos durante un periodo de tiempo 1993 - 2017, su desviación típica (SD), su error estándar (SE) y el número de individuos que intervienen en cada año. Elaboración propia. Fuente: R-studio

Con los datos obtenidos anteriormente (Tabla: 1) se han obtenidos los resultados estadísticos del Modelo Lineal General (Tabla: 2):

	Estimador	Error Estándar	t-student	p (Nivel de significación)
Intercepto	509.5035	237.3636	2.147	0.0431
Año	-0.2414	0.1183	-2.040	0.0535

Tabla: 2. Resultados Modelo Lineal General de la variable del año con respecto al tamaño de la mancha. Elaboración propia. Fuente: R-studio

Obteniendo una relación lineal negativa ($\beta < 0$) estadísticamente significativa ($t = -2,07$, $p > 0,505$). Esto indica que ha habido un decrecimiento en la expresión de la mancha blanca de las hembras constante a lo largo de los años, ($R^2 = 0.12$, $y = 518,28 - 0,25x$) esperándose una disminución de la mancha de las hembras desde el 1993 hasta el 2017.

Estos datos obtenidos se representan gráficamente en forma de regresión lineal (Gráfico:1)

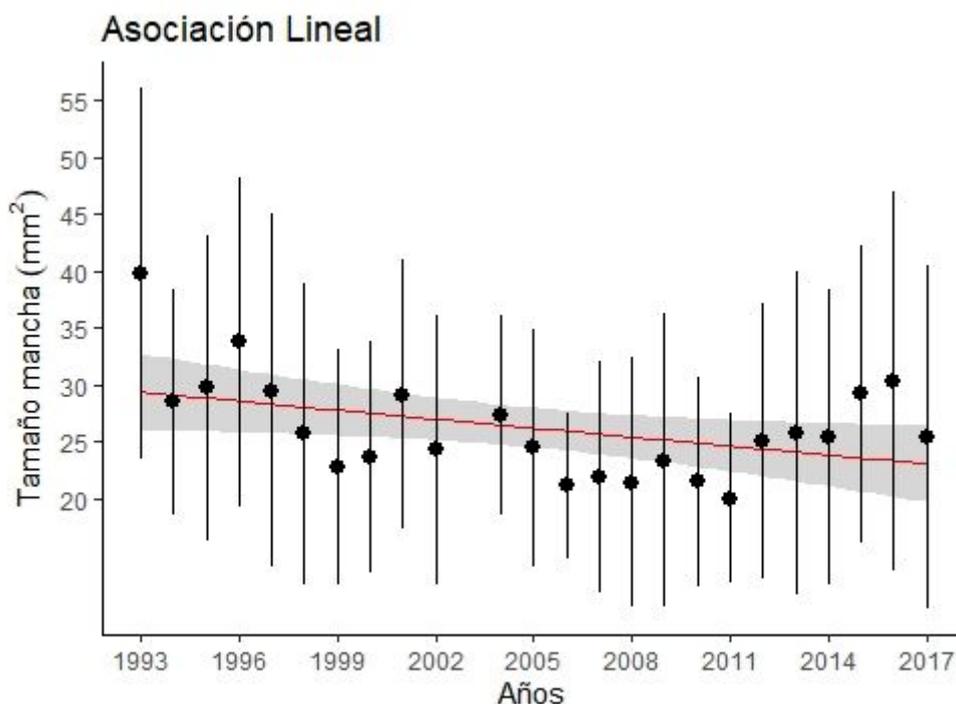


Gráfico 1: Modelo Lineal General de los años con respecto al tamaño de la mancha en mm^2 .

Elaboración propia. Fuente: R-studio

Con los datos obtenidos (Tabla: 1) se han sacado los resultados estadísticos del Modelo Cuadrático (Tabla: 3):

	Estimación	Error Estándar	t-student	p (Nivel de significación)
Intercepto	244400	50790	4.811	0.0000938
Año²	0.06066	0.01263	4.801	0.0000960
Año	-243.5	0.5066	-4.806	0.0000950

Tabla: 3. Resultados Modelo Cuadrático de la variable del año con respecto al tamaño de la mancha. Elaboración propia. Fuente: R-studio

Obteniendo una relación cuadrática positiva ($\gamma > 0$) estadísticamente significativa ($t = 4.890$, $p < 0.001$). Esto indica que ha habido un decrecimiento en la expresión de la

mancha blanca de las hembras no constante a lo largo de los años, siendo más pronunciado al principio de los años de estudio que al final ($R^2 = 0.57$, $y = 0.000024 - 0.0246x + 0.0614x^2$) esperándose una disminución de la mancha de las hembras desde el 1993 hasta el 2009 y a partir del 2009 hasta el 2017 hay un ligero aumento.

Estos datos obtenidos se representan gráficamente en forma de regresión cuadrática (Gráfico: 2)

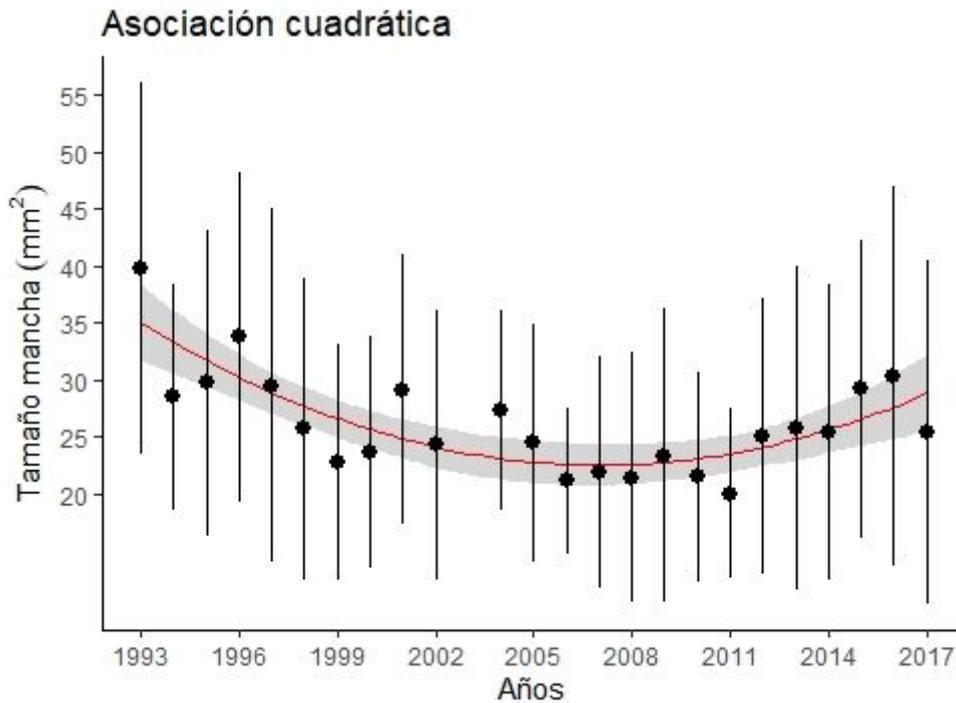


Gráfico: 2. Modelo Cuadrático de los años con respecto al tamaño de la mancha en mm^2 .

Elaboración propia. Fuente: R-studio

7.2. GLMM (Modelos Lineales Generales Mixtos)

Los resultados obtenidos en el estudio se compara el tamaño de la mancha con respecto a las variables del tiempo, el tamaño del ala de la hembra, el peso de la hembra y el tarso de la hembra durante el periodo transcurrido desde el 1993 al 2017 (Tabla: 4).

	Estimador	Error Estándar	Grados de Libertad	t-student	p (Nivel de significación)
Intercepto	2.48827	36.25872	500.70201	0.069	0.94532
Año²	-1.82468	0.66453	91.90811	-2.746	0.00726
Año	0.04410	0.01668	73.69202	2.643	0.01003
Ala de la hembra	0.14637	0.40547	477.70444	0.361	0.71826
Tarso de la hembra	0.45738	1.05341	533.47211	0.434	0.66433
Peso de la hembra	1.33827	1.32726	436.65877	1.008	0.31387

Tabla: 4. Resultados del Modelo Lineal Generalizado Mixto de todas las variables con respecto al tamaño de la mancha. Elaboración propia. Fuente: R-studio

En este modelo las covariables del ala de la hembra, el tarso de la hembra y el peso de la hembra (todas tiene una $p > 0.31387$) no son representativas con respecto al tamaño de la mancha. La única variable representativa sería el tiempo y es la variable a la que se va a dar importancia.

La variable del tiempo con respecto al tamaño de la mancha, obtiene una relación cuadrática positiva ($\gamma > 0$) estadísticamente significativa ($t = 2.643$, $p < 0.01$). Esto indica que ha habido un decrecimiento en la expresión de la mancha blanca de las hembras no constante a lo largo de los años, siendo más pronunciado al principio de los años del estudio que al final ($R^2 = 0,72$ y $y = 2.48827 - 1.82468x + 0.04410x^2$) detectandose una disminución de la mancha de las hembras desde el 1993 hasta el 2009 y a partir del 2009 hasta el 2017 hay un ligero aumento (Gráfico: 3).

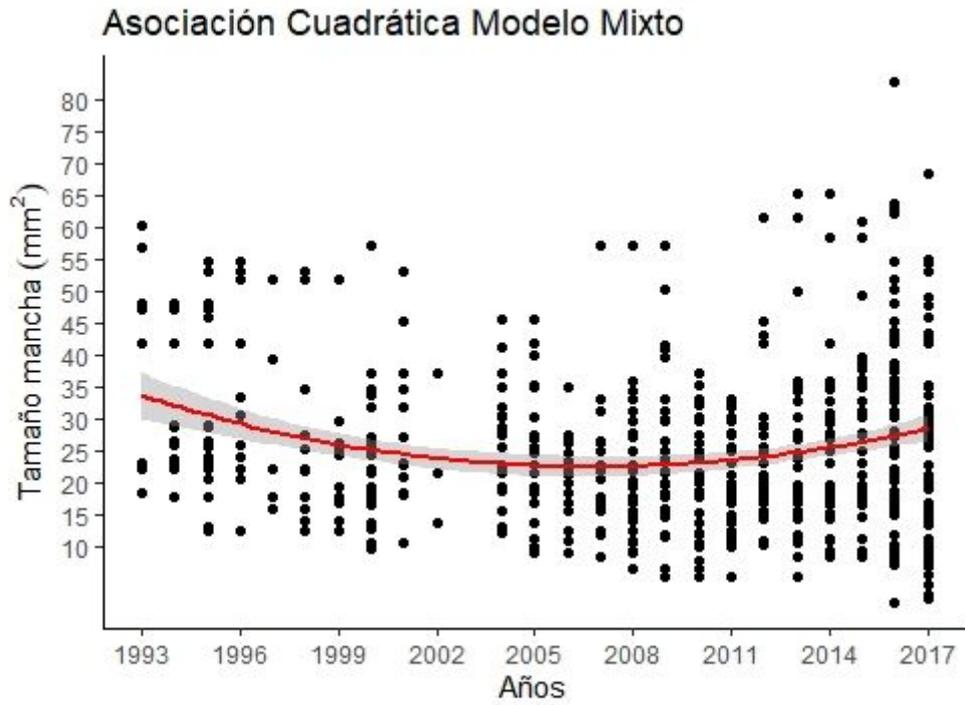


Gráfico: 3. Modelo Lineal General Mixto de los años con respecto al tamaño de la mancha en mm^2
 . Elaboración propia. Fuente: R-studio

8. Discusión

Los resultados aportados sugieren que el tamaño de la mancha cambia temporalmente de un modo cuadrático positivo, pero no guarda ninguna relación estadísticamente significativa con respecto a otras variables morfológicas como el tamaño del ala, el tamaño del tarso o el peso de la hembra.

En este estudio se han obtenido los resultados mediante dos aproximaciones estadísticas diferentes pero complementarias: a través de GLM (Modelos Lineales Generales) y GLMM (Modelos Lineales Generales Mixtos). Los GLMs han reagrupado los datos medios anuales de todas las hembras desde 1993 a 2017 y los ha correlacionado mediante una asociación lineal y cuadrática en el mismo modelo respecto al tiempo. Es decir, se ha explorado la tendencia temporal de la mancha blanca media de las hembras de Papamoscas cerrojillo. Los resultados obtenidos durante la asociación lineal son $R^2 = 0.12$ por lo que su porcentaje de variación es muy bajo. Esto implica, junto con los estadísticos presentados (Tabla: 2) que esta asociación lineal no predice correctamente la varianza total del rasgo estudiado. Posteriormente se ha realizado el análisis con la asociación cuadrática que representa el análisis de los datos con una relación no lineal dando como resultado $R^2 = 0.57$ (Tabla: 3), cuyo porcentaje de variación es mucho mayor que en la asociación lineal, por lo que, la asociación lineal se descarta y solo se trabaja con la asociación cuadrática.

El segundo modelo utilizado son los GLMM. En este modelo los datos del tamaño de la mancha de la hembra no se reagrupan sino que se explora la tendencia temporal tanto lineal como cuadrática con la expresión de la mancha blanca. Este modelo también incluye otras variables como el tamaño del ala, el tamaño del torso y el peso de la hembra (Tabla: 4). De manera que en este modelo se incluyen otras variables fenotípicas asociadas a cada individuo del que se midió la mancha blanca, con un valor de significación $p > 0.313$. Esta falta de asociación indica que las variables morfológicas estudiadas no guardan ninguna correlación con el tamaño de la mancha. De todas las variables consideradas, sólo el año explica cuadráticamente la variación del tamaño de la mancha, ya que su $p < 0.01$ y la varianza explicada del modelo global es $R^2 = 0.72$ porcentaje de variación con respecto a otras variables es bastante elevado.

En las gráficas aportadas del tamaño de la mancha con respecto al tiempo se observa que el tamaño de la mancha disminuye desde 1993 hasta 2009 y luego vuelve a

crecer gradualmente hasta 2017. Para dar explicación a dichos resultados se especula sobre potenciales escenarios y se sugieren las que son consideradas las alternativas más plausibles.

En un principio, los factores que pueden afectar al cambio del tamaño de la mancha en la población pueden ser factores ambientales abióticos (clima, composición del suelo...), estos factores pueden influir en la expresión de un rasgo sexual. Esto se ha probado en una especie cercana, como el Papamoscas collarino (*Ficedula albicollis*), en el que el incremento de las temperaturas pueden influir en la selección de la mancha blanca. Sin embargo, hay dos factores que pueden sugerir un patrón diferente en nuestra población. El primero es que en el estudio citado (Evans S.R. y Gustafsson L.; 2017), el rasgo estudiado es la mancha blanca de la frente en machos, mientras que en este estudio es en hembras. Se ha comprobado que la selección y heredabilidad de un mismo rasgo difieren notablemente entre machos y hembras (Vergara P., Fargallo J.A. y Martínez-Padilla J.; 2015), por lo que un patrón de tendencia temporal en machos no tiene por qué ser similar en hembras. El segundo, es que en la población de estudio no se han detectado cambios climáticos significativos en los últimos 30 años en al menos 17 variables climáticas relacionadas a la temperatura y la precipitación, por lo que el efecto del clima sobre el cambio temporal en la expresión de un carácter fenotípico en la población de estudio es poco probable. Pero los factores bióticos (depredador, parásitos y densidad de población) sí podrían afectar al tamaño de la mancha de la hembra.

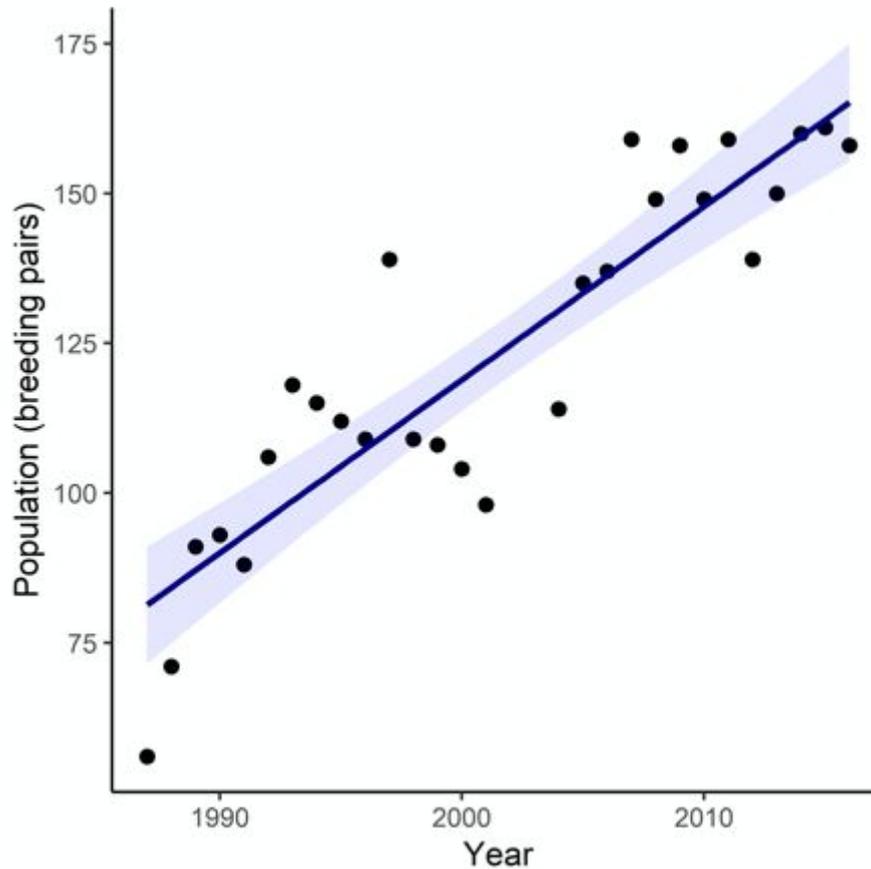
Entre los factores bióticos la presencia de depredadores o parásitos podrían ser potenciales factores que expliquen los resultados. Los depredadores podrían identificar mejor a aquellos individuos que tuvieran el tamaño de la mancha más grande por ser más conspicuos, por ello, sería algo lógico que el tamaño de la mancha disminuya a lo largo del tiempo si se incrementan los depredadores, pero la curva que expresa el estudio refleja un repunte del tamaño de la mancha en los últimos años. Sin embargo, no hay evidencias de un incremento o cambio en la densidad de depredadores en la población. Además, se ha sugerido que los ornamentos más elaborados podrían ser señales honestas de las cualidades individuales, entre otras la capacidad de escape, por lo que podrían advertir la calidad individual a otros individuos de la misma especie pero también a depredadores indicándose la dificultad de atraparlos, es lo que se denomina la hipótesis del hándicap (Vergara P., Fargallo J.A. y Martínez-Padilla J.; 2015). Por ello, estas hipótesis no serían plausibles debido a la evidencia de la curva y no hay ninguna evidencia de que los depredadores cambien de preferencia y decidan preñar a individuos en función del tamaño de la mancha.

Los parásitos son un factor importante en la expresión de señales sexuales, ya que estos condicionan la muda de los pájaros. Está comprobado que una muda tardía de las plumas disminuye la cantidad de parásitos, pero tomar esta medida tiene condiciones, como no tener el plumaje preparado para la época de apareamiento, influyendo en la selección sexual y en la expresión de estos caracteres ya que resultan menos vistosos (Morales J.; 2016). Sin embargo, de los registros existentes de ectoparásitos y endoparásitos en la población de estudio, no se ha registrado ninguna variación temporal (pulgas, piojos, sarna...) que puedan parasitar a estos individuos y que esto condicione una muda tardía.

Independientemente de los factores bióticos, abióticos o de estructura poblacional, las variaciones intra-individuales, o plasticidad fenotípica, podrían explicar la variación temporal de la mancha blanca de las hembras. La plasticidad fenotípica se define con la diferente expresión de un fenotipo por un mismo individuo cuando las condiciones ambientales difieren entre años.

También puede que debido a la plasticidad fenotípica las condiciones ambientales externas que tienen los individuos pueden cambiar caracteres de un año para otro, por ello, un mismo individuo hembra podría variar su tamaño de la mancha debido a un cambio en las condiciones ambientales, de esta manera, se podría explicar que debido a la plasticidad de los individuos ante condiciones ambientales diferentes, el tamaño de la mancha decrece y luego durante los últimos años vuelva a crecer. Pero este tipo de variables ambientales ya se han estudiado y se ha comprobado que no hay ningún indicio sobre que estos factores puedan influir en el tamaño de la mancha de la hembra, tanto en factores climáticos en la población de estudio, o de factores climáticos en las áreas de invernada en África. Por tanto, las variables climáticas no son un factor que explique un cambio en el tamaño de la mancha.

Otro factor que puede influir en las variaciones del tamaño de la mancha sería el cambio de la densidad de la población (Gráfica: 4), ya sea debido a un aumento de la población, o a la edad de las hembras que se encuentran en esta población.



Gráfica: 4. Datos no publicados de la densidad de población (parejas reproductoras) de Papamoscas cerrojillo en Hiruela desde 1988 hasta 2016. Fuente: Jesús Martínez Padilla. Datos inéditos.

Se ha observado que en la población año tras año, ha ido ocupando más cajas nido, aumentando así la población inicial. Este aumento de la población puede ser debida por un aumento de individuos criados en la población autóctona que vuelven a su lugar de origen (reclutamiento) o bien por un desplazamiento de individuos de otras poblaciones que se mueven a este hábitat (inmigración).

La edad de la hembra puede influir en la población, ya que debido a una mayor proporción de hembras adultas, con mayores manchas blancas, en los últimos años. La hipótesis de la población sería que las hembras que hay en el hábitat al principio son jóvenes y adultas, pero luego con el tiempo, estas hembras jóvenes volverían al hábitat donde nacieron y con los años se convirtieron en adultas, aumentando así el tamaño de la mancha. Al principio el ambiente en el hábitat era poco competitivo porque la mayoría de las cajas nido estaban vacías y lo más probable es que estas hembras jóvenes volvieran a su hábitat a procrear, pero ya convertidas con el tiempo en hembras adultas.

Pero en el momento en el que la mayoría de las cajas nido se ocuparon, comenzó la competencia y solo las hembras adultas que tienen la mancha más grandes y son más dominantes lograrían desplazar a las hembras más jóvenes o simplemente no las dejan entrar. Produciéndose de esta manera, una disminución del tamaño de la mancha en la gráfica, ya que, habría hembras jóvenes y adultas, pero luego aumentaría porque habría más hembras adultas.

Otra causa que podría influir en la estructura de la población sería la entrada de individuos inmigrantes, procedentes de otras poblaciones que vienen a ocupar las cajas nido. Con el tiempo, estas cajas nido se han ido ocupando y ha comenzado una competencia en la que las hembras con la mancha más grande serían las que se quedarían en las cajas nido, mediante una competencia inter-sexual en la que una mayor mancha de la hembra indicaría un mejor estado de la hembra. Por tanto, una mayor competitividad de la hembra con mayores manchas blancas desplazan a las de manchas más pequeñas, explicando el incremento temporal del rasgo en los últimos años.

La explicación que se considera más plausible ante las hipótesis expuestas en este estudio sería un cambio en la densidad de población, ya que a lo largo de los años cada vez hay más cajas ocupadas. Estas son utilizadas por los machos para atraer a las hembras y en un principio la proporción de hembras que comenzaron a colonizar las nuevas cajas nido eran jóvenes, pero actualmente las cajas nido ya han sido colonizadas, por lo que, la población actual tiene una alta competitividad por ocupar las cajas, donde las hembras adultas que tienen la mancha más grande resultan mucho más competitivas que las hembras jóvenes que se han visto obligadas a ser desplazadas o directamente no se les ha dejado entrar en el hábitat.

La mancha de la frente de esta especie la tienen tanto los machos como las hembras, pero en el caso de los machos, la mancha es un carácter sexual que sirve para atraer a las hembras. Pero en las hembras este carácter sexual, podría ser un carácter sexual heredado por los machos y simplemente las hembras lo muestran como un correlato sexual, pero sin ningún tipo de utilidad. Sin embargo, un tamaño grande de la mancha en las hembras refleja que estas tienen una mejor condición física y que son más agresivas, por lo que, esto las hace más competitivas frente a otras hembras con la mancha más pequeña, siendo el tamaño de la mancha de la hembra considerado como un carácter sexual que utilizan las hembras durante la selección inter-sexual.

Este carácter, también podría ejercer un papel importante en la selección intra-sexual, ya que se cree que en menor medida los machos también harían una

selección de las hembras con las que copulan. Cuando las hembras seleccionan a un macho, estas se meten al nido con él, pero si este no está interesado en la hembra, simplemente el macho no prestaría atención a la hembra y no copularía con ella. Por el contrario, la hembra al verse desatendida terminaría marchándose del nido.

Para demostrar las hipótesis mostradas en este estudio, basado en el patrón detectado, sería necesario hacer un experimento. Por ejemplo, la manipulación de la densidad en la población de estudio podría ayudarnos a aceptar o rechazar la hipótesis de que la densidad determina el tamaño de la mancha de las hembras. Al incrementar la densidad artificialmente colocando cajas nidos adicionales, al haber una alta competitividad por las cajas nido y creerse que esta competitividad favorece a las hembras adultas que tienen la mancha más grande. Si se disminuyera la densidad de población dejando algunas cajas nido vacías, en el hábitat no habría tanta competitividad y estas cajas se volverían a ocupar poco a poco tanto por hembras jóvenes como por adultas, disminuyendo el tamaño de la mancha durante unos años, hasta que estas cajas se vuelvan a llenar y vuelva a existir esta competencia entre las hembras, quedando solo las hembras más adultas con la mancha más grande y desplazando a las jóvenes con la mancha más pequeña.

En conclusión, la mancha de la hembra es considerada como un carácter sexual, con el que, las hembras con la mancha más grande pueden resultar más competitivas con respecto a las hembras que la tienen más pequeña, provocando un desplazamiento de estas.

9. Bibliografía

9.1. Páginas Web

- López D. (2007): Atlas de las aves reproductoras de España Índice alfabético por nombre común. (Castellano). Letra P. Papamoscas Cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*). Ministerio para la Transición Ecológica y el Reto Demográfico. Gobierno de España. Ref: https://www.miteco.gob.es/es/biodiversidad/temas/inventarios-nacionales/papamoscas_cerrojillo_tcm30-100024.pdf

9.2. Libros

- Arnqvist G. y Kirkpatrick M. (2005): The evolution of infidelity in socially monogamous passerines: the strength of direct and indirect selection on extrapair copulation behavior in females. Universidad de Tejas. EEUU. ISBN: 165: S26-S37.
- Beaman M. y Madge S. (1998): Guía de identificación. Aves de Europa, norte de África y próximo oriente. Pag 704-708. ISBN: 84-282-0946-4
- Camaco C. (2018): Fine-scale population differentiation: ecological and evolutionary mechanisms involved. Ph.D. Dissertation. Universidad de Sevilla, Spain.
- Darwin C. y Wallace A. (1858): On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection.
- Geoffrey E. y Kevin J. (2006): Bird Coloration. Volume 2: Function and Evolution. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. London (England). ISBN: 067402176-2
- Harrison C. (1983): Guía de Campo de los Nidos, Huevos y Polluelos de España y Europa, Norte de África y Próximo Oriente. Barcelona. ISBN: 84-282-0473-X
- Hoyo J. (2006): Handbook of the birds of the world. Volume 11: Old World Flycatchers to Old World Warblers. Edited by: Lynx Edicions and Bird Life.
- Lundberg A. y Atalayo R.V. (1992): The Pied Flycatcher. The Pied Flycatcher: Background. Londres. ISBN: 978-1-4081-3780-2
- Morales J. (2016): Papamoscas cerrojillo – *Ficedula hypoleuca*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Morales, M. B. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>

- Ralph C. John; Geupel, Geoffrey R.; Pyle, Peter; Martin, Thomas E.; DeSante, David F; Milá, Borja. (1996): Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159. Albany,CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture. Ref: https://www.avesdecostarica.org/uploads/7/0/1/0/70104897/manual_de_metodos.pdf
- Soler M. (2002): Evolución. La base de la biología. ISBN:84-8254-139-0

9.3. Publicaciones

- Canal D. (2012): Paternidad extra pareja y variación genética individual: implicaciones en la eficacia biológica del Papamoscas cerrojillo, *Ficedula hypoleuca*. Universidad Complutense de Madrid. España. Ref: <https://eprints.ucm.es/17025/1/T33990.pdf>
- Cano C. y Cano J. (2019): Fenología de los pasos migratorios del Papamoscas Cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*). Seguimiento a largo plazo en el centro y sur de la comunidad de Madrid. Ref: https://repositorio.aemet.es/bitstream/20.500.11765/10205/1/Fenologia_CAL2019.pdf
- Evans S.R. y Gustafsson L. (2017): Climate change upends selection on ornamentation in a wild bird. *Nat Ecol Evol* 1(2):39-39.
- Jennings V. (2016-2017): Eco-evolutionary dynamics of a sexually selected trait in a Mediterranean population of pied flycatchers. Università Di Roma “La Sapienza”
- López J. (2017): Adaptaciones fisiológicas en el Papamoscas Cerrojillo (*Ficedula Hypoleuca*): Estrés oxidativo, Reproducción y Desarrollo. Universidad Autónoma de Madrid. Madrid. España.
- Martínez-Padilla J., Vergara P., Mougeot F., y Redpath S.M. (2012). Parasitized Mates Increase Infection Risk for Partners. *American Naturalist*, 179(6), 811-820. doi:10.1086/665664
- Millares L. (2014): Papel de las barreras biogeográficas e historia evolutiva en la estructura poblacional actual de especies marinas cosmopolitas. Universidad de Oviedo. España.
- Montalvan S. (1992): Selección sexual, demografía y estrategias reproductivas en el Papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*). Universidad de Alcalá. España.

- Menendez V. (2012): Bases fisiológicas y moleculares de la reproducción sexual y axesual en el gametofito de helechos. Universidad de Oviedo. España. Ref: <https://www.educacion.gob.es/teseo/imprimirFicheroTesis.do?idFichero=5CkRNOB5LUA%3D>
- Sanz J. (1994): Restricciones Energéticas durante la reproducción en el Papamoscas Cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*). Universidad Complutense de Madrid. España. Ref: <https://eprints.ucm.es/4223/1/T20369.pdf>
- Senar J.C. (2004): Maduración: Maduración retrasada del plumaje. Universidad de Barcelona. Barcelona. España. Ref: http://www.bcn.cat/museuciencies_fitxers/imatges/FitxerContingut2936.pdf
- Vergara P., Fargallo J.A. y Martínez-Padilla J. (2015): Genetic basis and fitness correlates of dynamic carotenoid-based ornamental coloration in male and female common kestrels *Falco tinnunculus*. *J Evol Biol* 28(1):146-154

9.4. Legislación

- Directiva 79/409/CEE de Aves en el Anexo II, en el Convenio de Berna en el Anexo II