

Efectos del ectoparasitismo en la senescencia a través del acortamiento de los telómeros: estado del arte, metodologías y perspectivas de futuro en poblaciones de aves silvestres

Elisa P. Badás^{1,*} 

(1) Departamento de Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales, José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, España.

* Autora para correspondencia / Corresponding author: Elisa P. Badás [elisa.perez@mncn.csic.es]

> Recibido / Received: 17/02/2025 – Aceptado / Accepted: 15/04/2025

Cómo citar / How to cite: Badás, E.P. 2025. Efectos del ectoparasitismo en la senescencia a través del acortamiento de los telómeros: estado del arte, metodologías y perspectivas de futuro en poblaciones de aves silvestres. *Ecosistemas* 34(2): 2968. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2968>

Efectos del ectoparasitismo en la senescencia a través del acortamiento de los telómeros: estado del arte, metodologías y perspectivas de futuro en poblaciones de aves silvestres

Resumen: La senescencia, o deterioro progresivo de la funcionalidad a medida que avanza la edad, es un proceso bien conocido que afecta a muchas especies en el reino animal. En las últimas décadas, los telómeros, secuencias repetitivas al final de los cromosomas en células eucariotas, o más bien, la dinámica de los telómeros, se han convertido en uno de los más potentes y robustos marcadores de dicho proceso, porque el acortamiento de telómeros con la edad se ha asociado con las perspectivas de supervivencia, longevidad o rendimiento reproductivo. El hecho de que el acortamiento de telómeros sea acelerado bajo procesos exógenos de estrés, sin embargo, aún no está del todo claro. Una fuente de estrés que se ha relacionado con un mayor acortamiento de telómeros es la infestación por ectoparásitos, mayoritariamente en especies de aves, pero solo existen unos pocos estudios. De hecho, los resultados a este respecto incluyen a veces interacciones complejas, y otras, o no aparecen o los efectos negativos de la infestación no aparecen en el acortamiento de telómeros. En este artículo, reflexiono sobre las posibles causas detrás de esta disparidad enfocándome en la complejidad del ambiente temprano de vida y las limitaciones metodológicas que rodean la medición de la longitud de telómeros. Finalmente, proporciono algunas sugerencias sobre posibles aproximaciones correlacionales y experimentales que podrían evitar dichas limitaciones y arrojar luz sobre los efectos a largo plazo del ectoparasitismo en los patrones de envejecimiento.

Palabras clave: envejecimiento; estrés; fitness; poblaciones silvestres; TRF; TeSLA

Ectoparasitism effects on senescence through telomere shortening: state-of-the-art, methodologies and future perspectives in natural avian populations

Abstract: Senescence, or the progressive deterioration of function with increasing age is a well-known process that affects many species throughout the animal kingdom. In recent decades, telomeres, the repetitive ends of eukaryotic chromosomes, or rather telomere dynamics, have become one of the most powerful and robust biomarkers of such process because their shortening with age has been associated with reduced survival prospects, lifespan or reproductive output. That telomere shortening may be accelerated with exogenous sources of stress in vivo, is however, still unclear. One source of stress that has been related with increased telomere shortening is infestation with ectoparasites, mostly in bird species, but only a few studies exist. In fact, results in this respect sometimes include complex interactions and other times, negative effects of infestation on telomere shortening remain undetected. In this article, I reflect on the reasons behind this disparity of results with a focus on the complexity of the early-life environment and the methodological limitations surrounding the measurement of telomere length. Finally, I provide suggestions on future experimental and correlational approaches that could tackle these limitations and shed some light on the long-term effects of ectoparasitism on senescence patterns.

Keywords: ageing; fitness; stress; TRF; TeSLA; wild populations

Introducción

El concepto de la infección por parásitos como fuerza conductora de selección es bien conocido (Sheldon y Verhulst 1996). En efecto, los hospedadores, con el fin de reducir los efectos negativos asociados al parasitismo, o para combatir/reducir la probabilidad de infección (Fitze et al. 2004), son capaces de poner en marcha ajustes tanto fisiológicos –ej. activación del sistema inmune (Hawley y Altizer 2011)– como comportamentales –ej. reducción de cópulas extra-pareja (Badás et al. 2020), reducción de la inversión reproductiva (Richner et al. 1993; Tripet y Richner 1997). Dentro de la gran variedad de parásitos que existen, el ectoparasitismo ha sido ampliamente estudiado, ya que normalmente éstos son más fáciles de detectar que los endoparásitos, al encontrarse restringidos a la primera línea de defensa del hospedador (ej. piel, órganos externos). El ectoparasitismo también ha sido estudiado en ganadería, dado su notable impacto económico en este ámbito (Strydom et al. 2023).

En la literatura, varios estudios han dedicado especial atención a los efectos negativos de la infestación por ectoparásitos ya que, a pesar de darse dicha infección lejos de órganos vitales, el ectoparasitismo puede tener gran impacto en la eficacia reproductiva o fitness del hospedador (Lehmann 1993). Dichos efectos negativos en la fitness han sido ampliamente identificados a través de efectos indirectos fisiológicos (Lobato et al. 2008; Martínez-de la Puente et al. 2011; López-Arrabé et al. 2015; Wegmann et al. 2015; Hoi et al. 2018) o efectos directos en parámetros reproductivos como éxito de eclosión, tamaño de nidada, crecimiento y supervivencia de los polluelos, etc. en diversas especies de aves que crían en cavidades o rapaces (Møller 1991; Richner et al. 1993; Richner y Heeb 1995; Christe et al. 1996; Tripet y Richner 1997; Saino et al. 2002; Avilés et al. 2009; Møller et al. 2010; Cantarero et al. 2013; Romano et al. 2021). Particularmente, los efectos del ectoparasitismo en el estrés son notables, y también pueden ser clasificados como directos, afectando a parámetros relacionados con la producción de antioxidantes o elevando marcadores de daño oxidativo (Mougeot et al. 2010; Martínez-de la Puente et al. 2011; López-Arrabé et al. 2015), o indirectos, a través de la activación del sistema inmune (Owen et al. 2010). Sin embargo, existe una disparidad en los resultados, ya que algunos estudios no han encontrado unos efectos tan claros tras la infestación por ectoparásitos (O'Brien et al. 2001; Tomás et al. 2012; López-Arrabé et al. 2014), posiblemente debido a la tendencia de los parásitos a encontrarse agregados, con unos cuantos individuos albergando la mayoría de los ectoparásitos (Wilson et al. 2002). Además, otros efectos negativos asociados a la infección por parásitos, como por ejemplo los efectos en el envejecimiento, podrían pasar más desapercibidos, ya que (i) no han sido tan estudiados, y (ii) requieren de mayor esfuerzo de muestreo para obtener resultados interpretables. Esto es así porque el envejecimiento (o senescencia) se define como la pérdida de función reproductiva y/o fisiológica al avanzar la edad (Lemaître y Gaillard 2017). Por tanto, para el estudio de los efectos del ectoparasitismo en el envejecimiento en poblaciones naturales, se hace necesaria la recogida de datos en los mismos individuos a largo plazo; tarea que es costosa y difícil.

En las últimas décadas, para el estudio del envejecimiento se ha utilizado predominantemente en poblaciones naturales un proceso molecular bien conocido, el acortamiento de telómeros, ya que un mayor acortamiento se ha relacionado con mayor acumulación de daño somático en los tejidos (Boonekamp et al. 2013). Además, el acortamiento de telómeros ha sido utilizado como marcador de perspectivas de supervivencia (Salomons et al. 2009; Boonekamp et al. 2014), longevidad (Whittemore et al. 2019) y eficacia reproductiva (Bauch et al. 2014). Los telómeros, secuencias repetitivas de ADN presentes al final de los cromosomas en células eucariotas (Blackburn 1991), se acortan con cada división celular (Blackburn 2000), explicando por tanto su relación con el envejecimiento, si bien la relación directa entre dicho proceso y la senescencia aún está por elucidar in vivo (Simons 2015; Young 2018). Una relación clara y directa entre el ectoparasitismo y el acortamiento de telómeros sería esperable por ejemplo en aves o reptiles, ya que sus eritrocitos son nucleados y, por tanto, los ectoparásitos que se alimentan de sangre del hospedador podrían aumentar la tasa de renovación celular. Efectivamente, esto se ha visto en especies de aves parasitadas por larvas de moscardas (O'Brien y Dawson 2009; Sun et al. 2020). De hecho, se ha encontrado una relación directa entre ectoparasitismo y mayor acortamiento de telómeros en algunos estudios en aves (Tschirren et al. 2021; Badás et al. 2023). Sin embargo, nótese que en otras especies de aves no se ha encontrado dicha relación (Garrido-Bautista et al., en prep.). La relación entre ectoparasitismo y acortamiento de telómeros también podría ser indirecta, a través del estrés oxidativo que causa la infección por parásitos (Martínez-de la Puente et al. 2011; López-Arrabé et al. 2015), si bien la relación directa entre estrés oxidativo y mayor acortamiento de telómeros tampoco está clara in vivo (Armstrong y Boonekamp 2023). Asimismo, la activación del sistema inmune u otras alteraciones/compensaciones metabólicas causadas por la infección (ver referencias anteriores sobre los efectos fisiológicos de la infección por parásitos) también podrían afectar la dinámica de los telómeros; pero no se dispone de estudios que confirmen o testen estas hipótesis. En definitiva, la disparidad de resultados mencionada anteriormente y la falta de conocimiento sobre mecanismos subyacentes llama a la reflexión sobre aspectos tales como las aproximaciones, preguntas abordadas y metodología utilizadas.

Por todo ello, en este artículo, señalaré y posteriormente discutiré los factores limitantes en el estudio del efecto del ectoparasitismo en la senescencia. Con el objetivo de resaltar posibles brechas en dicho conocimiento me centraré particularmente en (i) la incertidumbre que rodea los efectos a largo plazo de la infección por ectoparásitos durante el desarrollo, y en (ii) las limitaciones metodológicas a las que se enfrenta dicho estudio. Finalmente, indicaré cuál podría ser el enfoque de futuros estudios tanto correlacionales como experimentales para responder a las preguntas relacionadas con los efectos del ectoparasitismo en el envejecimiento.

Ectoparasitismo durante el desarrollo

La exposición al estrés durante las primeras etapas de vida puede tener un gran impacto a largo plazo en las historias de vida, especialmente cuando los agentes estresantes son impredecibles, ya que, ante éstos, resulta más difícil activar las respuestas moleculares, fisiológicas o comportamentales para contrarrestarlos (Monaghan 2014). Sin embargo, se ha visto que algunos tipos de estrés agudo sufridos durante el desarrollo podrían activar mecanismos compensatorios de respuesta o respuestas horméticas (Ristow y Zarse 2010), preparando a los individuos para enfrentarse a condiciones similares que aparezcan durante la vida adulta –‘hipótesis predictiva-adaptativa’ (Nettle et al. 2013). Los efectos de otro tipo de estrés, el crónico (ej. sufrido durante todo el periodo de desarrollo o incluso más adelante en la vida adulta), por el contrario, no están tan claros (Rodríguez-Estival et al. 2010; Galván et al. 2014), a excepción del efecto de la infección crónica por parásitos de la malaria en el acortamiento de telómeros (Asghar et al. 2015; Karell et al. 2017; Sudyka et al. 2019). Por último, otro problema que se encuentra en los estudios de envejecimiento al evaluar el efecto de las condiciones tempranas de vida es que durante esta etapa el individuo integra múltiples señales procedentes del ambiente, muchas de las cuales se encuentran a nivel subóptimo en poblaciones naturales, y por tanto podrían ser consideradas estresantes. Es decir, que aún no se conocen los efectos que las complejas interacciones entre múltiples factores estresantes podrían tener a largo plazo (Badás et al. 2023).

Por ejemplo, dos estudios recientes ponen de relevancia esta complejidad del ambiente durante el desarrollo en dos especies de aves infestadas por ectoparásitos. Por un lado, en un estudio en polluelos de carbonero común (*Parus major*) infestados con pulgas (*Ceratophyllus gallinae*) o desparasitados experimentalmente, se comprobó que, en los nidos parasitados, solo las hembras mostraron telómeros más cortos (Tschirren et al. 2021). Por otro lado, en grajillas (*Corvus monedula*) sometidas a un experimento de aumentado de nidada y parasitadas por la mosca chupa-sangre *Carnus hemapterus*, el efecto de la infección en el acortamiento de telómeros fue más significativo cuando el tamaño de nidada era experimentalmente aumentado y además las nidadas estaban parasitadas (Badás et al. 2023). Ambos ejemplos muestran que los costes de la infestación por ectoparásitos podrían ser variables y dependientes de (i) interacciones complejas con hormonas sexuales o de otra índole (como una relación con el coste la infección y la fitness dependiente del sexo), como en el estudio en carboneros; o (ii) interacciones sinérgicas con otros factores estresantes, como en el estudio en grajillas. La aparición de interacciones sinérgicas a través de las cuales la 'suma' de los efectos de las partes es mayor que el efecto de los agentes en cuestión por separado (que incluso puede no manifestarse) pone de manifiesto la necesidad de continuar explorando las características del ambiente temprano, ya que, por el momento, se desconocen los efectos de dichas interacciones a largo plazo, por ejemplo, en el envejecimiento (Badás et al. 2023).

Una particularidad del ambiente que podría establecer relaciones sinérgicas con los mencionados factores estresantes (y constituye un estresante en sí mismo) es la variabilidad climática. Para mayor preocupación, estudios recientes han demostrado que las condiciones actuales de incremento de las temperaturas y cambio global pueden conllevar un aumento notable e impredecible de las poblaciones de ectoparásitos en áreas donde las condiciones climáticas son más favorables para la ecología de los parásitos (Rocklöv y Dubrow 2020). Sin embargo, estudios recientes han puesto de manifiesto cómo un aumento agudo de la temperatura podría afectar negativamente las comunidades de ectoparásitos (Castaño-Vázquez et al. 2021; García-del Río et al. 2025). En otros hospedadores la misma manipulación experimental (incremento de temperatura en el nido) incrementó la infestación por ectoparásitos, poniendo de manifiesto que las condiciones ambientales pueden afectar de manera diferente a la susceptibilidad de diferentes hospedadores (Albert et al. 2023). El escenario, por tanto, se predice complejo y aún quedan bastantes aspectos por elucidar, entre ellos, el efecto que estos cambios en las condiciones ambientales podrían tener en marcadores moleculares a largo plazo. Por todo lo expuesto anteriormente, parece claro que dicha variabilidad impredecible tanto en condiciones ambientales, como en infestación por ectoparásitos, podría tener consecuencias significativas a corto y largo plazo sobre el envejecimiento fisiológico y reproductivo. Hacen falta, por tanto, estudios que evalúen el efecto de intensidades variables de infestación por ectoparásitos en marcadores del envejecimiento como el acortamiento de telómeros, siguiendo dichos individuos durante varias temporadas de cría, y a ser posible, en varios grupos de edad.

La metodología de medida de la longitud de telómeros como factor limitante

Estudios recientes han puesto de manifiesto cómo la metodología de medida de la longitud de telómeros puede afectar a las conclusiones en ecología evolutiva y biología del envejecimiento (Kärkkäinen et al. 2022). Por tanto, aunque no es una práctica del todo establecida, se hace por tanto imprescindible resaltar que los estudios deberían indicar la repetibilidad dentro de individuos, especialmente si la longitud de telómeros es medida con técnicas relativas como la PCR cuantitativa (qPCR). Otras consideraciones a tener en cuenta para la interpretación de resultados es que muchas de las técnicas utilizadas (qPCR, TRF – 'telomere restriction fragment', Southern Blot) incluyen telómeros intersticiales en la medida final de longitud de telómeros, cuando éstos se encuentran en otras regiones del cromosoma y no en la región telomérica. La dinámica de los telómeros intersticiales es por el momento desconocida, así como su frecuencia en la mayoría de las especies, que puede ser bastante variable (Foote et al. 2013). También se desconoce si éstos pudieran afectar a otros procesos celulares. Sin embargo, se sabe que las técnicas que incluyen telómeros intersticiales en su medida reducen el poder estadístico para encontrar diferencias en el acortamiento de telómeros dentro de individuos o a lo largo del tiempo (Foote et al. 2013). La qPCR además suele incurrir en mayor error de medida que otras técnicas como la TRF, que usa enzimas de restricción (Kärkkäinen et al. 2022; Salomons et al. 2009); aunque este error puede ser corregido (Lieshout et al. 2019). Sin embargo, muchos de los estudios en los que se ha medido longitud de telómeros mediante la qPCR reportan bajas o muy bajas repetibilidades dentro de individuo (5-10% frente al 80-95% en estudios que usan la TRF, ver Kärkkäinen et al. 2022). Es decir, que dada la alta heredabilidad de la longitud de telómeros (Atema et al. 2015; Bauch et al. 2022), lo esperable serían altas repetibilidades; y, por tanto, resulta dudoso que técnicas como la qPCR consigan eliminar por completo el factor de confusión y el error asociado a sus medidas si obtienen repetibilidades dentro de individuo tan bajas.

El uso de técnicas que pueden contrarrestar dichas limitaciones parece, por tanto, prometedor. Entre ellas, por ejemplo, se destaca TeSLa, la técnica de medida de la fracción de telómeros más cortos, que es novedosa y no incluye telómeros intersticiales (Lai et al. 2017; 2018). Esta técnica no ha sido utilizada en estudios en ecología evolutiva hasta el momento, a pesar de que se sabe que son los telómeros más cortos los que servirían como señal para desencadenar procesos de envejecimiento celular y apoptosis (Zou et al. 2004). Por todo ello, futuros estudios deberían evaluar la dinámica de los telómeros más cortos, que no llegan a ser medidos con otras técnicas a pesar de ser consideradas estándares, como la TRF (Lai et al. 2018), para dilucidar así la relación directa entre acortamiento de telómeros y envejecimiento fisiológico.

Por último, respecto a los tamaños muestrales, será necesario dilucidar en cada estudio por medio de métodos estadísticos (ej. análisis de poder estadístico, cuando fuese necesario) cual sería el tamaño mínimo necesario para detectar el efecto esperado; si bien es cierto que no siempre existen estudios previos que informen sobre tamaños de efecto o éstos son difíciles de extraer, ya que las variables de confusión son diferentes en cada estudio y los diseños experimentales suelen ser complejos. En la siguiente sección expongo algunas consideraciones respecto a dichas variables de confusión y enumero sugerencias en cuanto a diseños experimentales.

Perspectivas y futuro rumbo

Los estudios longitudinales en poblaciones silvestres en los que los individuos son seguidos desde el desarrollo hasta etapas tardías en la vida adulta y/o en diferentes etapas a lo largo de su historia reproductiva no son tan frecuentes, debido a las limitaciones metodológicas que supone este seguimiento tan exhaustivo. Sin embargo, como se ha comentado anteriormente, estudios recientes están empezando a indicar que las complejas interacciones entre factores estresantes a los que se exponen los individuos durante su desarrollo podrían tener un impacto notable en la dinámica de los telómeros (Tschirren et al. 2021; Badás et al. 2023). Cabe señalar también que sería necesario evaluar la potencialidad real de los telómeros como biomarcadores en cada especie de estudio. Existen estudios en varios grupos taxonómicos confirmando que la longitud y/o acortamiento de telómeros sirven como marcadores de daño somático, posibilidades de supervivencia, éxito reproductivo o longevidad, por ejemplo, en aves (Monaghan 2024), reptiles (Olsson et al. 2018; Bae et al. 2022), o mamíferos (Factor-Litvak et al. 2016; Hoelzl et al. 2016; Lieshout et al. 2019), entre otros; pero, aun así, hay variación entre especies. Por tanto, una vez confirmada dicha premisa, estudios que recojan datos fisiológicos y ambientales en etapas tempranas de vida y sigan a los mismos individuos en la edad adulta, ayudarán a resolver cuestiones apremiantes como el efecto concreto del ectoparasitismo en supervivencia, longevidad, o en envejecimiento fisiológico o reproductivo. Otra perspectiva importante y que empieza a ser explorada en estudios recientes son los efectos transgeneracionales de la edad de los progenitores en el acortamiento de telómeros (Marasco et al. 2025), pero aún se desconoce por completo la interacción de este factor (edad parental) con la infección por parásitos en la descendencia. Por ejemplo, podría esperarse que, una vez expuestos al parásito, los descendientes de progenitores de edad más avanzada sufrieran un mayor impacto de los ectoparásitos. Este mayor impacto podría detectarse en forma de un empeoramiento tanto de los efectos directos de la infestación, como de efectos secundarios asociados (ej. mayor acortamiento de telómeros). Futuras aproximaciones experimentales orientadas a incrementar/reducir de manera variable la intensidad de infección a lo largo de la vida de los individuos podrían ayudar a responder estas preguntas. Para ello, sería por tanto necesario obtener muestras de sangre repetidas tanto de los individuos progenitores (de edad conocida) como de sus descendientes.

Por otro lado, cuando fuese posible, es importante destacar la necesidad de investigar las dinámicas en los telómeros en distintos tejidos o tipos celulares, ya que, aunque se observen altas correlaciones entre tejidos (Asghar et al. 2016; Demanelis et al. 2020; Kärkkäinen et al. 2020), diferentes tipos celulares presentan distinta longitud de telómeros, como ocurre por ejemplo entre distintas células blancas (Baerlocher et al. 2007; Kimura et al. 2010). Así, los cambios en la proporción de tipos celulares con la edad (Lieshout et al. 2020) podrían ocultar un efecto de la infección por parásitos en la dinámica de los telómeros; o confundir los resultados (simulando alargamiento en la longitud de telómeros). Obviar variables de confusión como éstas, por tanto, afecta a los resultados obtenidos y podría, en algunos casos, explicar las discrepancias o la falta de efecto. Una mayor integración de éstas y otras consideraciones en futuros estudios (ej. predisposición genética a la susceptibilidad de la infestación o al desarrollo de la respuesta inmune, otras diferencias genéticas entre especies, condiciones ambientales particulares/extremas) será de gran ayuda para elucidar el efecto de los ectoparásitos en el envejecimiento, y para comprender mejor las discrepancias entre estudios.

Finalmente, una consideración importante en futuros estudios, tanto correlacionales como experimentales, es la estrategia de canalización –los recursos se canalizan de manera preferente hacia aquellos rasgos cuya relación con la fitness es mayor (Boonekamp et al. 2018; Badás et al. 2023). Bajo este escenario, los efectos negativos de la infestación podrían pasar desapercibidos en la dinámica de telómeros y ser detectados en otros marcadores. Por tanto, son necesarios estudios que combinen la medida de longitud de telómeros con la medida de otros marcadores moleculares emergentes relacionados con el envejecimiento como los marcadores de cambios epigenéticos o en el perfil transcriptómico (López- Otín et al. 2023), ya que éstos ayudarán a esclarecer los posibles efectos a largo plazo de la infección por parásitos.

Disponibilidad de datos

No se han utilizado datos para el trabajo presentado.

Financiación, permisos requeridos, potenciales conflictos de interés y agradecimientos

La fuente de financiación del trabajo presentado corresponde al proyecto ref. 2024-T1/ECO-31257 financiado por la Comunidad Autónoma de Madrid (CAM), y cofinanciado por el Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN-CSIC).

No han sido necesarios permisos para llevar a cabo la investigación.

No existe ningún conflicto de interés.

Referencias

- Albert, L., Rumschlag, S., Parker, A., Vaziri, G., Knutie, S.A. 2023. Elevated nest temperature has opposing effects on host species infested with parasitic nest flies. *Oecologia* 201(4) 877–886. <https://doi.org/10.1007/S00442-023-05343-8>
- Armstrong, E., Boonekamp, J. 2023. Does oxidative stress shorten telomeres in vivo? A meta-analysis. *Ageing Research Reviews* 85 101854. <https://doi.org/10.1016/J.ARR.2023.101854>
- Asghar, M., Hasselquist, D., Zehindjiev, P., Westerdahl, H., Bensch, S. 2015. Hidden costs of infection: Chronic malaria accelerates telomere degradation and senescence in wild birds. *Science* 347(6220) 9–12.
- Asghar, M., Palinauskas, V., Zaghdoudi-Allan, N., Valkiūnas, G., Mukhin, A., Platonova, E., et al. 2016. Parallel telomere shortening in multiple body tissues owing to malaria infection. *Proceedings Biological Sciences / The Royal Society* 283(1836). <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1184>

- Atema, E., Mulder, E., Dugdale, H.L., Briga, M., van Noordwijk, A.J., Verhulst, S. 2015. Heritability of telomere length in the Zebra Finch. *Journal of Ornithology* 156(4) 1113–1123. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1212-7>
- Avilés, J.M., Pérez-Contreras, T., Navarro, C., Soler, J.J. 2009. Male spotless starlings adjust feeding effort based on egg spots revealing ectoparasite load. *Animal Behaviour* 78(4) 993–999. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.07.020>
- Badás, E.P., Autor, A., Martínez, J., Rivero-de Aguilar, J., Merino, S. 2020. Individual Quality and Extra-Pair Paternity in the Blue Tit: Sexy Males Bear the Costs. *Evolution* evo.13925. <https://doi.org/10.1111/evo.13925>
- Badás, E.P., Bauch, C., Boonekamp, J.J., Mulder, E., Verhulst, S. 2023. Ectoparasite presence and brood size manipulation interact to accelerate telomere shortening in nestling jackdaws. *Molecular Ecology* 32(24) 6913–6923
- Bae, J., Bertucci, E.M., Bock, S.L., Hale, M.D., Moore, J., Wilkinson, P.M., Rainwater, T.R., et al. 2022. Intrinsic and extrinsic factors interact during development to influence telomere length in a longlived reptile. *Molecular Ecology* 31(23) 6114–6127. <https://doi.org/10.1111/MEC.16017>
- Baerlocher, G.M., Rice, K., Vulto, I., Lansdorp, P.M. 2007. Longitudinal data on telomere length in leukocytes from newborn baboons support a marked drop in stem cell turnover around 1 year of age. *Aging Cell* 6(1) 121–123. <https://doi.org/10.1111/j.1474-9726.2006.00254.x>
- Bauch, C., Becker, P.H., Verhulst, S. 2014. Within the genome, long telomeres are more informative than short telomeres with respect to fitness components in a longlived seabird. *Molecular Ecology* 23(2) 300–310. <https://doi.org/10.1111/mec.12602>
- Bauch, C., Boonekamp, J.J., Korsten, P., Mulder, E., Verhulst, S. 2022. High heritability of telomere length and low heritability of telomere shortening in wild birds. *Molecular Ecology* 31(23) 6308–6323. <https://doi.org/10.1111/mec.16183>
- Blackburn, E.H. 1991. Structure and function of telomeres. *Nature* 350(6319) 569–573.
- Blackburn, E.H. 2000. Telomere states and cell fates. *Nature* 408(6808) 53–56. <http://dx.doi.org/10.1038/35040500>
- Boonekamp, J.J., Simons, M.J.P., Hemerik, L., Dugdale, H.L. 2013. Telomere length behaves as biomarker of somatic redundancy rather than biological age. *Aging Cell* 12(2) 330–332. <https://doi.org/10.1111/ace.12050>
- Boonekamp, J.J., Mulder, G.A., Salomons, H.M., Dijkstra, C., Verhulst, S. 2014. Nestling telomere shortening, but not telomere length, reflects developmental stress and predicts survival in wild birds. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences* 281(1785). <http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-84899680527&partnerID=40&md5=0930a70c9a5620304fa7c8a0fe8d4d50>
- Boonekamp, J.J., Mulder, E., Verhulst, S. 2018. Canalisation in the wild: effects of developmental conditions on physiological traits are inversely linked to their association with fitness. *Ecology Letters* 21(6) 857–864. <https://doi.org/10.1111/ele.12953>
- Cantarero, A., López-Arrabé, J., Redondo, A.J., Moreno, J. 2013. Behavioural responses to ectoparasites in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*: an experimental study. *Journal of Avian Biology* 44(6) 591–599. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2013.00134.x>
- Castañó-Vázquez, F., Schumm, Y.R., Bentele, A., Quillfeldt, P., Merino, S. 2021. Experimental manipulation of cavity temperature produces differential effects on parasite abundances in blue pit nests at two different latitudes. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 14 287–297. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2021.03.010>
- Christe, P., Richner, H., Oppliger, A. 1996. Begging, food provisioning, and nestling competition in great tit broods infested with ectoparasites. *Behavioral Ecology* 7(2) 127–131. <https://doi.org/10.1093/beheco/7.2.127>
- Demanelis, K., Jasmine, F., Chen, L.S., Chernoff, M., Tong, L., Delgado, D., et al. 2020. Determinants of telomere length across human tissues. *Science* 369(6509). <https://doi.org/10.1126/science.aaz6876>
- Factor-Litvak, P., Susser, E., Kezios, K., McKeague, I., Kark, J.D., Hoffman, M., Kimura, M., et al. 2016. Leukocyte Telomere Length in Newborns: Implications for the Role of Telomeres in Human Disease. *Pediatrics* 137(4). <https://doi.org/10.1542/peds.2015-3927>
- Fitze, P.S., Clobert, J., Richner, H. 2004. Long-term life-history consequences of ectoparasite-modulated growth and development. *Ecology* 85(7) 2018–2026. <https://doi.org/10.1890/03-0138>
- Foot, C.G., Vleck, D., Vleck, C.M. 2013. Extent and variability of interstitial telomeric sequences and their effects on estimates of telomere length. *Molecular Ecology Resources* 13(3) 417–428. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12079>
- Galván, I., Bonisoli-Alquati, A., Jenkinson, S., Ghanem, G., Wakamatsu, K., Mousseau, T.A., Møller, A.P. 2014. Chronic exposure to low-dose radiation at Chernobyl favours adaptation to oxidative stress in birds. *Functional Ecology* 28(6) 1387–1403. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12283>
- García-del-Río, M., Cantarero, A., Castañó-Vázquez, F., Merino, Y., García-Velasco, J., Merino, S. 2025. Experimental manipulation of nest temperature and relative humidity reduces ectoparasites and affects body condition of Blue Tits (*Cyanistes caeruleus*). *Ibis* 167(1) 212–224. <https://doi.org/10.1111/IBI.13346>
- Hawley, D.M., Altizer, S.M. 2011. Disease ecology meets ecological immunology: understanding the links between organismal immunity and infection dynamics in natural populations. *Functional Ecology* 25(1) 48–60. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2435.2010.01753.X>
- Hoelzl, F., Cornils, J.S., Smith, S., Moodley, Y., Ruf, T. 2016. Telomere dynamics in free-living edible dormice (*Glis glis*): the impact of hibernation and food supply. *The Journal of Experimental Biology* 219(Pt 16) 2469–2474. <https://doi.org/10.1242/jeb.140871>
- Hoi, H., Darolová, A., Krištofik, J., Hoi, C. 2018. The effect of the ectoparasite *Carnus hemapterus* on immune defence, condition, and health of nestling European Bee-eaters. *Journal of Ornithology* 159(1) 291–302. <https://doi.org/10.1007/s10336-017-1500-5>
- Karell, P., Bensch, S., Ahola, K., Asghar, M. 2017. Pale and dark morphs of tawny owls show different patterns of telomere dynamics in relation to disease status. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences* 284(1859). <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/284/1859/20171127>
- Kärkkäinen, T., Bize, P., Stier, A. 2020. Correlation in telomere lengths between feathers and blood cells in pied flycatchers. *Journal of Avian Biology* 51(4). <https://doi.org/10.1111/JAV.02300>
- Kärkkäinen, T., Briga, M., Laaksonen, T., Stier, A. 2022. Within-individual repeatability in telomere length: A meta-analysis in nonmammalian vertebrates. *Molecular Ecology* 31(23) 6339–6359. <https://doi.org/10.1111/mec.16155>
- Kimura, M., Gazitt, Y., Cao, X., Zhao, X., Lansdorp, P.M., Aviv, A. 2010. Synchrony of telomere length among hematopoietic cells. *Experimental Hematology* 38(10) 854–859. <https://doi.org/10.1016/J.EXPHEM.2010.06.010>
- Lai, T.-P., Zhang, N., Noh, J., Mender, I., Tedone, E., Huang, E., Wright, W.E., et al. 2017. A method for measuring the distribution of the shortest telomeres in cells and tissues. *Nature Communications* 8(1) 1356. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-01291-z>
- Lai, T.-P., Wright, W.E., Shay, J.W. 2018. Comparison of telomere length measurement methods. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences* 373(1741) 20160451. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0451>
- Lehmann, T. 1993. Ectoparasites: Direct impact on host fitness. *Parasitology Today* 9(1) 8–13. [https://doi.org/10.1016/0169-4758\(93\)90153-7](https://doi.org/10.1016/0169-4758(93)90153-7)
- Lemaître, J.F., Gaillard, J.M. 2017. Reproductive senescence: new perspectives in the wild. *Biological Reviews* 92(4) 2182–2199. <https://doi.org/10.1111/BRV.12328>

- Lieshout, S.H.J., Bretman, A., Newman, C., Buesching, C.D., Macdonald, D.W., Dugdale, H.L. 2019. Individual variation in early-life telomere length and survival in a wild mammal. *Molecular Ecology* 28(18) 4152–4165. <https://doi.org/10.1111/mec.15212>
- Lieshout, S.H.J. van, Badás, E.P., Mason, M.W.T., Newman, C., Buesching, C.D., Macdonald, D.W., Dugdale, H.L. 2020. Social effects on age-related and sex-specific immune cell profiles in a wild mammal. *Biology Letters* 16(7) 20200234. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2020.0234>
- Lobato, E., Merino, S., Moreno, J., Morales, J., Tomás, G., Martínez-de la Puente, J., Osorno, J.L. 2008. Corticosterone metabolites in blue tit and pied flycatcher droppings: Effects of brood size, ectoparasites and temperature. *Hormones and Behavior* 53(1) 295–305. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.10.010>
- López-Arrabé, J., Cantarero, A., Pérez-Rodríguez, L., Palma, A., Moreno, J. 2014. Experimental pyrethroid treatment underestimates the effects of ectoparasites in cavity-nesting birds due to toxicity. *Ibis* 156(3) 606–614. <https://doi.org/10.1111/ibi.12160>
- López-Arrabé, J., Cantarero, A., Pérez-Rodríguez, L., Palma, A., Alonso-Alvarez, C., González-Braojos, S., Moreno, J. 2015. Nest-dwelling ectoparasites reduce antioxidant defences in females and nestlings of a passerine: a field experiment. *Oecologia* 179(1) 29–41. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3321-7>
- López-Otín, C., Blasco, M.A., Partridge, L., Serrano, M., Kroemer, G. 2023. Hallmarks of aging: An expanding universe. *Cell* 186(2) 243–278. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2022.11.001>
- Marasco, V., Boner, W., Griffiths, K., Raveh, S., Monaghan, P. 2025. Hidden Causes of Variation in Offspring Reproductive Value: Negative Effects of Maternal Breeding Age on Offspring Telomere Length Persist Undiminished Across Multiple Generations. *Ecology Letters* 28(1) e70043. <https://doi.org/10.1111/ELE.70043>
- Martínez-de la Puente, J., Merino, S., Tomás, G., Moreno, J., Morales, J., Lobato, E., Martínez, J. 2011. Nest ectoparasites increase physiological stress in breeding birds: an experiment. *Naturwissenschaften* 98(2) 99–106. <https://doi.org/10.1007/s00114-010-0746-z>
- Møller, A.P. 1991. Ectoparasite Loads Affect Optimal Clutch Size in Swallows. *Functional Ecology* 5(3) 351. <https://doi.org/10.2307/2389806>
- Møller, A., Erritzøe, J., Rózsa, L. 2010. Ectoparasites, uropygial glands and hatching success in birds. *Oecologia* 163(2) 303–311. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1548-x>
- Monaghan, P. 2014. Organismal stress, telomeres and life histories. *Journal of Experimental Biology* 217(57) 57–66. <https://doi.org/10.1242/jeb.090043>
- Monaghan, P. 2024. Linking telomere dynamics to evolution, life history and environmental change: perspectives, predictions and problems. *Biogerontology* 1–11. <https://doi.org/10.1007/S10522-023-10081-8/METRICS>
- Mougeot, F., Martínez-Padilla, J., Blount, J.D., Pérez-Rodríguez, L., Webster, L.M.I., Piertney, S.B. 2010. Oxidative stress and the effect of parasites on a carotenoid-based ornament. *Journal of Experimental Biology* 213(10) 1796–1796. <https://doi.org/10.1242/jeb.044933>
- Nettle, D., Frankenhuys, W.E., Rickard, I.J. 2013. The evolution of predictive adaptive responses in human life history. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences* 280(1766) 20131343. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1343>
- O'Brien, E.L., Dawson, R.D. 2009. Palatability of passerines to parasites: Within-brood variation in nestling responses to experimental parasite removal and carotenoid supplementation. *Oikos* 118(11) 1743–1751. <http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-71949101014&partnerID=40&md5=6c82bef057e75baaa28fc1f133cb13c2>
- O'Brien, E.L., Morrison, B.L., Johnson, L.S. 2001. Assessing the effects of haematophagous ectoparasites on the health of nestling birds: haematocrit vs haemoglobin levels in House Wrens parasitized by blow fly larvae. *Journal of Avian Biology* 32(1) 73–76. <https://doi.org/10.1034/j.1600-048X.2001.320110.x>
- Olsson, M., Wapstra, E., Friesen, C. 2018. Ectothermic telomeres: it's time they came in from the cold. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences* 373(1741) 20160449. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0449>
- Owen, J.P., Nelson, A.C., Clayton, D.H. 2010. Ecological immunology of bird-ectoparasite systems. *Trends in Parasitology* 26(11) 530–539. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2010.06.005>
- Richner, H., Oppliger, A., Christe, P. 1993. Effect of an Ectoparasite on Reproduction in Great Tits. *The Journal of Animal Ecology* 62(4) 703. <https://doi.org/10.2307/5390>
- Richner, H., Heeb, P. 1995. Are Clutch and Brood Size Patterns in Birds Shaped by Ectoparasites? *Oikos* 73(3) 435. <https://doi.org/10.2307/3545973>
- Ristow, M., Zarse, K. 2010. How increased oxidative stress promotes longevity and metabolic health: The concept of mitochondrial hormesis (mitohormesis). *Experimental Gerontology* 45(6) 410–418. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2010.03.014>
- Rocklöv, J., Dubrow, R. 2020. Author Correction: Climate change: an enduring challenge for vector-borne disease prevention and control (Nature Immunology, (2020), 21, 5, (479–483), 10.1038/s41590-020-0648-y). *Nature Immunology* 21(6) 695. <https://doi.org/10.1038/S41590-020-0692-7>
- Rodríguez-Estival, J., Martínez-Haro, M., Martín-Hernando, M.P., Mateo, R. 2010. Sub-chronic effects of nitrate in drinking water on red-legged partridge (*Alectoris rufa*): Oxidative stress and T-cell mediated immune function. *Environmental Research* 110(5) 469–475. <http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-77953618420&partnerID=40&md5=349cf64a0baa7a65a8ab3b74b80d0be3>
- Romano, A., Corti, M., Soravia, C., Cecere, J.G., Rubolini, D. 2021. Ectoparasites exposure affects early growth and mouth colour in nestlings of a cavity-nesting raptor. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 75(11) 158. <https://doi.org/10.1007/s00265-021-03098-x>
- Saino, N., Ferrari, R.P., Romano, M., Ambrosini, R., Møller, A.P. 2002. Ectoparasites and reproductive trade-offs in the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Oecologia* 133(2) 139–145. <http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-0036931074&partnerID=40&md5=9dba36f7347f014cf0b95365f8de7000>
- Salomons, H.M., Mulder, G.A., vandeZande, L., Haussmann, M.F., Linskens, M.H.K., Verhulst, S. 2009. Telomere shortening and survival in free-living corvids. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences* 276(1670) 3157–3165. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0517>
- Sheldon, B.C., Verhulst, S. 1996. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 11(8) 317–321. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10039-2](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10039-2)
- Simons, M.J.P. 2015. Questioning causal involvement of telomeres in aging. *Ageing Research Reviews* 24 191–196. <https://doi.org/10.1016/j.arr.2015.08.00>
- Strydom, T., Lavan, R.P., Torres, S., Heaney, K. 2023. The Economic Impact of Parasitism from Nematodes, Trematodes and Ticks on Beef Cattle Production. *Animals* 13(10) 1599. <https://doi.org/10.3390/ANI13101599>
- Sudyka, J., Podmokla, E., Drobnik, S.M., Dubiec, A., Arct, A., Gustafsson, L., Cichoń, M. 2019. Sex-specific effects of parasites on telomere dynamics in a short-lived passerine—the blue tit. *The Science of Nature* 106(1–2) 6. <https://doi.org/10.1007/s00114-019-1601-5>
- Sun, N.W., Goodwin, S.E., Griego, M.S., Gerson, A.R., Clotfelter, E.D. 2020. Does blood loss explain higher resting metabolic rates in nestling birds with hematophagous ectoparasites? *Journal of Avian Biology* 51(2) jav.02264. <https://doi.org/10.1111/jav.02264>

- Tomás, G., Merino, S., Martínez-de la Puente, J., Moreno, J., Morales, J., Lobato, E., Rivero-de Aguilar, J., et al. 2012. Interacting effects of aromatic plants and female age on nest-dwelling ectoparasites and blood-sucking flies in avian nests. *Behavioural Processes* 90(2) 246–253. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2012.02.003>
- Tripet, F., Richner, H. 1997. Host Responses to Ectoparasites: Food Compensation by Parent Blue Tits. *Oikos* 78(3) 557. <https://doi.org/10.2307/3545617>
- Tschirren, B., Romero-Haro, A.Á., Zahn, S., Criscuolo, F. 2021. Sex-specific effects of experimental ectoparasite infestation on telomere length in great tit nestlings. *Journal of Evolutionary Biology* 34(3) 584–589. <https://doi.org/10.1111/jeb.13744>
- Wegmann, M., Voegeli, B., Richner, H. 2015. Physiological responses to increased brood size and ectoparasite infestation: Adult great tits favour self-maintenance. *Physiology and Behavior* 141 127–134. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.01.017>
- Whittemore, K., Vera, E., Martínez-Nevado, E., Sanpera, C., Blasco, M.A. 2019. Telomere shortening rate predicts species life span. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 116(30) 15122–15127. <https://doi.org/10.1073/pnas.1902452116>
- Wilson, K., Ørntstad, O.N.B., Dobson, A.P., Merler, S., Poglayen, G., Randolph, S.E., Read, A.F., et al. 2002. Heterogeneities in macroparasite infections: patterns and processes. *The Ecology of Wildlife Diseases* 6–44. <https://doi.org/10.1093/OSO/9780198506201.003.0002>
- Young, A.J. 2018. The role of telomeres in the mechanisms and evolution of life-history trade-offs and ageing. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences* 373(1741) 20160452. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0452>
- Zou, Y., Sfeir, A., Gryaznov, S.M., Shay, J.W., Wright, W.E. 2004. Does a Sentinel or a Subset of Short Telomeres Determine Replicative Senescence? *Molecular Biology of the Cell* 15(8) 3709. <https://doi.org/10.1091/MBC.E04-03-0207>