

Patrones de agregación en ectoparásitos: revisando la hipótesis del pollo sabroso

Jorge Garrido-Bautista^{1,2,*} 

(1) Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada. Avenida Fuente Nueva, s/n, 18071 Granada, España.

(2) Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos (IREC), CSIC-UCLM-JCCM. Ronda de Toledo, 12, 13005 Ciudad Real, España.

* Autor para correspondencia / Corresponding author: Jorge Garrido-Bautista [jorgegarrido@ugr.es]

> Recibido / Received: 21/03/2025 – Aceptado / Accepted: 30/05/2025

Cómo citar / How to cite: Garrido-Bautista, J. 2025. Patrones de agregación en ectoparásitos: revisando la hipótesis del pollo sabroso. *Ecosistemas* 34(2): 2997. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2997>

Patrones de agregación en ectoparásitos: revisando la hipótesis del pollo sabroso

Resumen: Los parásitos, de forma casi universal, muestran una distribución agregada en las poblaciones de sus hospedadores: unos pocos individuos albergan una gran cantidad de parásitos, mientras que el resto porta muy pocos parásitos o ninguno. Aunque los procesos que explican la distribución agregada de los parásitos son múltiples, la inmunocompetencia suele jugar un papel trascendental. Este artículo revisa la hipótesis del pollo sabroso (*Tasty Chick*), que intenta explicar los patrones de asincronía de eclosión como una adaptación a la agregación de ectoparásitos hematófagos (ej. ácaros, pulgas, dípteros) en las nidadas de las aves altriciales. La hipótesis sostiene que, dentro de un nido, los ectoparásitos tenderán a agregarse en los pollos de peor calidad y, por ende, menos inmunocompetentes. En las aves altriciales que exhiben eclosión asincrónica, estos pollos se corresponden, típicamente, con los pollos que eclosionan los últimos. Al agregarse en estos pollos (los denominados '*tasty chicks*' en la formulación de la hipótesis), los ectoparásitos verían incrementado su fitness, sin afectar negativamente al desarrollo y supervivencia del resto de pollos de la nidada. La revisión de los estudios que han puesto a prueba la hipótesis *Tasty Chick* revela que la evidencia a favor de esta es débil. La mayoría de los estudios muestra que los ectoparásitos tienden a agregarse en los pollos más grandes y en mejor condición dentro de la nidada, en lugar de en los pollos que eclosionan los últimos y están en peor condición. Además, diversos estudios también muestran que los pollos últimos en eclosionar no siempre son menos inmunocompetentes que el resto de los pollos de la nidada. En conclusión, la mayoría de los estudios no aporta evidencias a favor de la hipótesis *Tasty Chick*, por lo que los patrones de agregación de los ectoparásitos no han motivado la evolución de la asincronía de eclosión en las aves.

Palabras clave: *Carnus*; *Ceratophyllus*; condición corporal; *Dermanyssus*; ectoparasitismo; inmunocompetencia; *Ixodes*; *Protocalliphora*

Aggregation patterns in ectoparasites: revisiting the Tasty Chick Hypothesis

Abstract: Parasites, in a near-universal pattern, are often aggregated on their host populations. Whereby few host individuals harbour many parasites, many host individuals have few or no parasites. Although processes that explain aggregated parasite distribution are multiple, immunocompetence often plays a key role. This article revises the Tasty Chick hypothesis, which explains the patterns of asynchronous hatching as an adaptation to aggregation of hematophagous ectoparasites (e.g. mites, fleas, flies) within broods of altricial birds. This hypothesis states that ectoparasites would tend to aggregate on low-quality nestlings and, thus, lower immunocompetent nestlings, within broods. In altricial birds exhibiting hatching asynchrony, these nestlings typically correspond to late-hatched nestlings. By aggregating on these nestlings (the so-called '*tasty chicks*' in the hypothesis framework), ectoparasites would increase their fitness, without negatively affecting the development and survival of the remaining siblings. A review of the studies testing the Tasty Chick hypothesis reveals that evidence in favour of the hypothesis is weak. Most studies show that ectoparasites tend to aggregate on larger and high-quality nestlings within broods, rather than late-hatched nestlings. Furthermore, studies also show that late-hatched nestlings are not always less immunocompetent than remaining nestlings in the brood. In conclusion, most studies do not provide evidence in favour of the Tasty Chick hypothesis, thus aggregation patterns of ectoparasites have not driven the evolution of asynchronous hatching in birds.

Keywords: body condition; *Carnus*; *Ceratophyllus*; *Dermanyssus*; ectoparasitism; immunocompetence; *Ixodes*; *Protocalliphora*

Introducción: Patrones de agregación en ectoparásitos

Los parásitos están presentes de forma ubicua en la naturaleza y son enormemente diversos (Weinstein y Kuris 2016). Por definición, los parásitos son organismos que toman recursos de sus hospedadores y viven a expensas de estos, causándoles un perjuicio, para completar su desarrollo. Por estos motivos, constituyen una fuerte presión selectiva para los hospedadores, ya que tienen consecuencias importantes sobre el fitness de los hospedadores (Schmid-Hempel 2011) y, por tanto, en la evolución de sus poblaciones (Gandon y Michalakis 2002; Watson 2013) y en el funcionamiento de los ecosistemas (Hudson et al. 2002).

Dentro de los parásitos, los ectoparásitos son aquellos que viven sobre el hospedador en algún momento de su ciclo vital; y dentro de los ectoparásitos, los ectoparásitos hematófagos, aquellos que se alimentan de la sangre de su hospedador, conforman el grupo más abundante y ampliamente estudiado.

Los ectoparásitos, por lo general, no se encuentran distribuidos de forma aleatoria en las poblaciones de sus hospedadores sino de forma agregada (Boulinier et al. 1996; Shaw et al. 1998; Morrill et al. 2020). Dentro de una población de hospedadores, lo normal es encontrar pocos individuos que albergan una gran cantidad de ectoparásitos y muchos individuos que portan muy pocos ectoparásitos o ninguno (revisión en Shaw y Dobson 1995). Se cree que este patrón de agregación es prácticamente universal entre los parásitos, incluyendo ectoparásitos (Poulin 2007a), lo que tiene importantes consecuencias en la dinámica poblacional de parásitos y hospedadores y en las interacciones parásito-hospedador (Poulin 2007b; Goater et al. 2014). Son numerosos los modelos teóricos y matemáticos desarrollados para definir y cuantificar el grado de agregación de los parásitos en las poblaciones de sus hospedadores (ej. Poulin 1993; Wilson et al. 2002; Gourbière et al. 2015; McVinish y Lester 2020), así como los estudios que han descrito los factores que contribuyen a explicar dicha agregación (Morrill et al. 2017, 2020). A grandes rasgos, los procesos que explican la distribución agregada de los ectoparásitos se pueden dividir en dos grandes grupos: aquellos que generan variabilidad en los hospedadores en su grado de susceptibilidad y exposición a los parásitos, y aquellos que producen variabilidad en la respuesta inmune del hospedador hacia el parásito (Anderson y Gordon 1982; Boulinier et al. 1996). Por ejemplo, el tamaño corporal, el sexo, la selección de microhábitat o la vida en grupo son factores determinantes en la exposición a ectoparásitos (Poulin 1991; Watkins y Blouin-Demers 2019; Herrero-Cófreces et al. 2021), mientras que la función inmune dependiente de la condición física y la inmunocompetencia lo son para la intensidad de parasitismo (Luong et al. 2011; Morrill y Forbes 2012).

El sistema inmune es el principal mecanismo desarrollado por los hospedadores para luchar contra los parásitos (Owen et al. 2010; Schmid-Hempel 2011), pero el mantenimiento y despliegue de la función inmune son costosos en términos energéticos y de estrés oxidativo, además de requerir diversos nutrientes limitantes (Lochmiller y Deerenberg 2000; Schmid-Hempel 2011; Demas y Nelson 2012). Debido a ello, es de esperar que los hospedadores en mejor condición física sean los más inmunocompetentes, es decir, los que muestren una mejor habilidad para resistir a los parásitos a través de la respuesta de su sistema inmune (ej. Saino et al. 1997; Brinkhof et al. 1999; Wesneat et al. 2004). A priori, sería de esperar que los ectoparásitos, una vez localicen al hospedador, tiendan a alimentarse y agregarse en aquellos hospedadores que exhiban las mejores condiciones nutricionales para su desarrollo, supervivencia y reproducción. Sin embargo, estos hospedadores también serán los más inmunocompetentes, siendo capaces de desplegar mecanismos de defensa inmunes costosos y eficaces que limitan la capacidad del ectoparásito para acceder a la sangre (ej. inflamación; Owen et al. 2009), lo que reduciría la eficacia biológica del ectoparásito. De hecho, varios estudios experimentales han demostrado que una mejor inmunocompetencia del hospedador reduce la supervivencia y fecundidad de los ectoparásitos (Walker et al. 2003; Tschirren et al. 2007; Bize et al. 2008).

Aunque son numerosos los factores que explican los patrones de agregación en parásitos, en este artículo solo me centraré en uno de los factores principales que se ha propuesto, a partir de la hipótesis del pollo sabroso (hipótesis *Tasty Chick*), para explicar los patrones de agregación de ectoparásitos hematófagos en nidos de aves. Este factor es la eclosión asincrónica de los pollos, que se manifiesta en forma de jerarquía de tamaño entre los pollos de una nidada y que, en última instancia, genera una variabilidad intra-nidada en términos de condición física e inmunocompetencia de los pollos necesaria para que los ectoparásitos puedan mostrar preferencias de alimentación y agregación dentro de un nido.

Antecedentes de la hipótesis *Tasty Chick*: la eclosión asincrónica

En las aves altriciales —aquellas cuyos pollos nacen ciegos, con movilidad reducida y dependientes del cuidado parental durante su etapa de desarrollo más temprana—, la eclosión asincrónica de los pollos se produce cuando uno o ambos parentales comienzan a incubar los huevos antes de que la hembra termine la puesta. De esta manera, no todos los pollos de un nido eclosionan a la vez, sino que algunos lo harán antes que otros. El grado de asincronía en la eclosión de los pollos varía entre especies y, en algunas ocasiones, dentro de una misma especie (Clark y Wilson 1981; Magrath 1990; Stenning 1996). La eclosión asincrónica provoca en última instancia la existencia de una jerarquía de tamaño entre los pollos de una nidada, ya que los pollos que nacen los últimos (normalmente, en paseriformes, con varios días de diferencia respecto al resto) comienzan con el hándicap de un menor tamaño corporal que suele mantenerse hasta la fase de abandono del nido. Esta jerarquía de tamaño implica que no todos los pollos de una nidada tienen el mismo valor reproductivo para los parentales. Así, de forma general, los pollos de una nidada se dividen en aquellos que eclosionan primero y que poseen un alto valor reproductivo, denominados centrales, y aquellos que eclosionan los últimos y tienen menor valor reproductivo, denominados marginales (Forbes et al. 1997; Glassey y Forbes 2002). Los pollos marginales son los que suelen salir perdiendo en la competencia entre hermanos por los recursos ya que, aunque piden alimento con más ímpetu, son alimentados con menos frecuencia por los parentales que los pollos centrales (Glassey y Forbes 2002). Esta asimetría en la competencia y reparto de alimento intra-nidada provoca que los pollos marginales estén más desnutridos y en peor condición que los pollos centrales, lo que suele resultar en una mayor probabilidad de mortalidad (Clark y Wilson 1981; Stenning 1996).

Numerosas hipótesis han intentado explicar la existencia de la eclosión asincrónica en las aves altriciales. De forma general, y siguiendo a Stenning (1996), las hipótesis clásicas que exploraron el potencial adaptativo de la eclosión asincrónica se centraron en dos aspectos: la disponibilidad de alimento y el ahorro de tiempo. En el primer bloque de hipótesis, los parentales inducirían la eclosión asincrónica de sus pollos (i) si prevén que el alimento será escaso durante la época reproductora, (ii) para espaciar los picos máximos de demanda de alimento de los pollos, (iii) o para reducir el consumo general de energía de la nidada. En el segundo bloque de hipótesis, los parentales provocarían la eclosión asincrónica (i) para reducir el tiempo que permanecen los pollos en el nido y así minimizar el riesgo de depredación, (ii) para conservar la viabilidad de los embriones, (iii) o para invertir el máximo cuidado parental cuando los sitios de nidificación son escasos (revisiones de las hipótesis en Magrath 1990; Stenning

1996). Incluso la eclosión asínrona podría ser una maladaptación (o exaptación) en ciertas especies, resultado de adaptaciones pasadas a una elevada heterogeneidad ambiental e imprevisibilidad de recursos. En este caso, la eclosión asínrona podría ser adaptativa en determinadas circunstancias, pero no siempre (Stenning 1996). Años más tarde de la propuesta de todas estas hipótesis, Christe et al. (1998) sugirieron que los ectoparásitos podrían ser los determinantes de la evolución y mantenimiento de la eclosión asínrona y, por tanto, de las jerarquías de tamaño entre los pollos de una nidada.

Agregación de ectoparásitos en nidos de aves: la hipótesis *Tasty Chick*

La hipótesis *Tasty Chick* sugiere que la eclosión asínrona podría haber evolucionado como una defensa frente al ectoparasitismo (Christe et al. 1998). En esencia, la hipótesis propone que los ectoparásitos hematófagos verían aumentada su eficacia biológica si se alimentan y agregan en los pollos que exhiben una peor inmunocompetencia dentro de una nidada, los cuales serían presumiblemente los pollos marginales, últimos en eclosionar y con una peor condición física. Desde el punto de vista del ectoparásito, estos pollos serían los más atractivos, los '*Tasty Chicks*' (los 'pollos sabrosos'). Así, dentro de una nidada asínrona, los pollos que no sean capaces de producir una respuesta inmune efectiva frente a los ectoparásitos, por ejemplo, debido a una pobre condición física o nutricional, serían los que más sufrirían los perjuicios del ectoparasitismo. Los pollos marginales, por lo tanto, verían incrementada su probabilidad de mortalidad incluso en situaciones de alimento *ad libitum*. De esta hipótesis se concluye entonces que la agregación de ectoparásitos en los pollos marginales reduciría la carga parasitaria para los pollos centrales, que son los que tienen mayor valor reproductivo para los parentales. La eclosión asínrona sería entonces adaptativa si aumentara el éxito reproductor de los parentales cuando la nidada estuviera infestada de ectoparásitos: los pollos centrales estarían libres de ectoparásitos, mantendrían una buena condición física y sobrevivirían a expensas del sacrificio de los pollos marginales, que actuarían a modo de cebo y acabarían muriendo (de forma similar a lo que propone la hipótesis de reducción de nidada; Stenning 1996). En consecuencia, se evitaría una pérdida total de la nidada o permitiría a los pollos centrales crecer más eficientemente y aumentar sus probabilidades de supervivencia (Christe et al. 1998).

En definitiva, para las nidadas asínronas, la hipótesis *Tasty Chick*: (i) asume que los pollos marginales y últimos en eclosionar son menos inmunocompetentes frente a los ectoparásitos que los pollos centrales y primeros en eclosionar; (ii) predice que los ectoparásitos mostrarán preferencia por estos pollos marginales menos inmunocompetentes, alimentándose y agregándose en ellos; y (iii) predice que los pollos marginales se verán más impactados por los ectoparásitos que el resto de los pollos centrales, lo que provocaría que en nidos infestados aumentara la variación intra-nidada en relación al tamaño corporal en comparación con los nidos no infestados. Esto, en consecuencia, debería favorecer el crecimiento y supervivencia de los pollos centrales. Antes de revisar los estudios que han puesto a prueba la hipótesis *Tasty Chick*, cabe mencionar que la existencia de pollos marginales, de menor tamaño que el resto de la nidada y con una baja condición física e inmunocompetencia, puede ser inducida por otros factores aparte de la eclosión asínrona y que serían válidos en el marco teórico de la hipótesis, como por ejemplo una distribución no aleatoria de alimento en nidos infestados o diferencias en el tamaño de los huevos (Schifferli 1973; Clark y Wilson 1981; Christe et al. 1996).

Hipótesis *Tasty Chick*: evidencias y estado del arte

Los estudios que han puesto a prueba la hipótesis *Tasty Chick* se muestran en la **Tabla 1**. No todos los estudios han examinado la asunción y las dos predicciones expuestas en el apartado anterior, ya que la mayoría se han limitado a testar una o dos. Además, la predicción 1 no ha sido validada de forma directa en varios de los estudios debido a la dificultad logística (e imposibilidad en muchos casos) de cuantificar la agregación de ectoparásitos en los pollos. Casi todos los ectoparásitos examinados se alimentan esporádicamente de la sangre de los pollos, varias veces al día, y no permanecen en el cuerpo del hospedador de manera permanente. Además, las larvas de algunos ectoparásitos dípteros (*Protocalliphora* spp. o *Philornis downsi*) son fotóforas y se alimentan durante la noche (Bennett y Whitworth 1991; Fessl et al. 2006). Debido a esta limitación, excepto los estudios que examinaron los ectoparásitos *Carnus hemapterus* y *P. downsi* (que viven permanentemente sobre los pollos o dentro de su piel, respectivamente; **Tabla 1**), los únicos estudios que testaron esta predicción lo hicieron a través de la tasa de reposición sanguínea de los pollos (Simon et al. 2003) o la selección de hospedador por parte del ectoparásito (Heylen y Matthysen 2011). En general, la mayoría de los estudios han encontrado evidencias en contra de la hipótesis (7 de 11), mientras que solo uno encontró evidencias a favor de la hipótesis (**Tabla 1**). Tres estudios encontraron evidencias parciales, es decir, que algunas de las asunciones o predicciones se cumplieron, pero otras no (**Tabla 1**).

En relación con la asunción, que afirma que los pollos marginales son menos inmunocompetentes que los centrales, la mayoría de los estudios incluidos en la **Tabla 1** revelaron resultados en contra. Esta asunción se cumplió solamente en la lechuza común *Tyto alba* (Roulin et al. 2003), pero no en el carbonero común *Parus major* (Roulin et al. 2003), herrerillo común *Cyanistes caeruleus* (Garrido-Bautista et al. 2022), carraca europea *Coracias garrulus* (Václav et al. 2008), ni azulejo de las montañas *Sialia currucoides* (O'Brien y Dawson 2009). Los pollos marginales de herrerillo común incluso mostraron una mayor densidad de leucocitos en sangre que los pollos centrales (Garrido-Bautista et al. 2022), mientras que la mayor inmunocompetencia en pollos de carraca europea se dio en edades intermedias (Václav et al. 2008). Por su parte, O'Brien y Dawson (2009) mostraron experimentalmente que, en nidadas asínronas, los pollos marginales de azulejo de las montañas mostraron una inmunocompetencia similar a los pollos centrales y de mayor edad. Debido al coste de desplegar una respuesta inmune (Demas y Nelson 2012; Schmid-Hempel 2011), la inmunocompetencia típicamente covaría con la condición física de los pollos (Saino et al. 1997; Brinkhof et al. 1999; Wesneat et al. 2004). Los pollos marginales, al estar en una peor condición física que los centrales, tenderían entonces a mostrar una respuesta inmune menos eficiente contra los ectoparásitos que los pollos centrales (Saino et al. 1997; Christe et al. 1998; Roulin et al. 2003). Sin embargo, la función inmune compite con otras funciones esenciales como el crecimiento (Norris y Evans 2000; Schmid-Hempel 2011), por lo que la inmunocompetencia no siempre covaría con la condición

física (ej. O'Brien y Dawson 2009). Por ejemplo, en el herrerillo común, los pollos que eclosionan en momentos distintos de la temporada de cría muestran una condición similar, pero la inmunocompetencia es peor en los que eclosionan más tarde (Dubiec y Cichoń 2005). Y lo más importante, sendos estudios han aportado evidencias de que los pollos marginales y últimos en eclosionar no son menos inmunocompetentes que los pollos centrales, ya que muestran densidades similares de inmunoglobulinas en sangre (Saino et al. 2001; Parejo et al. 2007), misma respuesta inmune a antígenos (Bize et al. 2005; Kilgas et al. 2010) o parten con una mayor concentración de recursos maternos en sus huevos (Roulin et al. 2008). En definitiva, la gran mayoría de los estudios no apoya la asunción de que los pollos marginales sean menos inmunocompetentes que los centrales.

Tabla 1. Listado de estudios que han puesto a prueba la hipótesis *Tasty Chick*, indicando la referencia, especie hospedadora, el ectoparásito, la región geográfica, el tipo de evidencia (experimental u observacional), la asunción y predicción testada y los parámetros medidos en pollos. En verde se marcan los estudios que apoyan la hipótesis, en rojo los estudios que no la apoyan y en naranja los que han encontrado evidencia parcial.

Table 1. List of studies testing the Tasty Chick hypothesis, indicating the reference, host species, ectoparasite, geographical region, evidence type (experimental or observational), tested assumption and prediction, and measured nestling parameters. The studies supporting the hypothesis are marked in green, the studies rejecting the hypothesis are marked in red, and the studies finding partial support are marked in orange.

Referencia	Especie hospedadora	Ectoparásito	Región geográfica	Tipo de evidencia	Asunción y predicción testada ¹	Parámetros medidos ²	Evidencia
Descamps et al. 2002	<i>Cyanistes caeruleus</i>	<i>Protocalliphora azurea</i> y <i>P. falcozi</i>	Córcega (Francia)	Experimental	2, 3	Peso corporal, longitud del tarso y hematocrito	–
Roulin et al. 2003	<i>Tyto alba</i> , <i>Falco tinnunculus</i> , <i>Tachymarpis melba</i> y <i>Parus major</i>	<i>Carnus hemapterus</i> , <i>Ixodes ricinus</i> y <i>Crataerina melbae</i>	Suiza y Francia	Observacional	1, 2	Respuesta inmune a antígenos (SRBC y PHA)	±
Simon et al. 2003	<i>Cyanistes caeruleus</i>	<i>Protocalliphora azurea</i> y <i>P. falcozi</i>	Córcega (Francia)	Experimental	2	Tasa de recambio sanguínea	+
Valera et al. 2004	<i>Merops apiaster</i>	<i>Carnus hemapterus</i>	Eslovaquia	Experimental	2	Peso y área corporales y respuesta inmune a antígenos (PHA)	–
Roulin et al. 2008	<i>Tyto alba</i>	<i>Carnus hemapterus</i>	Suiza	Experimental	1, 3	Peso corporal y longitud del ala	–
Václav et al. 2008	<i>Coracias garrulus</i>	<i>Carnus hemapterus</i>	España	Observacional	1, 2	Peso y área corporales, longitud del ala y respuesta inmune a antígenos (PHA)	–
O'Brien y Dawson 2009	<i>Sialia currucoides</i>	<i>Protocalliphora</i> spp.	Canadá	Experimental	1, 2, 3	Peso corporal, longitud del tarso y respuesta inmune a antígenos (PHA)	–
Heylen y Matthysen 2011	<i>Parus major</i>	<i>Ixodes arboricola</i>	Bélgica	Experimental	2	Peso corporal, hematocrito y hemaglutinación	–
O'Connor et al. 2014	<i>Geospiza fuliginosa</i>	<i>Philornis downsi</i>	Islas Galápagos (Ecuador)	Experimental	2, 3	Peso corporal, longitud del tarso, ala y pico y tasa de petición	±
Václav y Valera 2018	<i>Coracias garrulus</i>	<i>Carnus hemapterus</i>	España	Experimental	1, 2	Peso corporal, longitud del ala, fisiología plasmática y respuesta inmune a antígenos (PHA)	–
Garrido-Bautista et al. 2022	<i>Cyanistes caeruleus</i>	<i>Protocalliphora azurea</i> y <i>Ceratomyllus gallinae</i>	España	Observacional	1, 3	Peso corporal, longitud del tarso y respuesta inmune a antígenos (PHA)	±

¹ Asunción y predicciones: (1) los pollos marginales son menos inmunocompetentes que los centrales; (2) los ectoparásitos se agregan en los pollos marginales; (3) los pollos marginales son afectados negativamente más que los centrales, aumentando la variación intra-nidada en parámetros de condición. La número 2 se testó de manera indirecta en varios de los estudios (ver texto principal).

² Antígenos inyectados en los pollos para medir la inmunocompetencia: SRBC (*Sheep Red Blood Cells*), PHA (*Phytohaemagglutinin*).

La predicción 1 sostiene que los ectoparásitos se agregarán en los pollos marginales y más pequeños de la nidada. La mayoría de los estudios ha encontrado evidencias en contra (excepto [Simon et al. \(2003\)](#) y [O'Connor et al. \(2014\)](#)) y los patrones de agregación encontrados parecen depender de la especie de ectoparásito. En contra de esta predicción, *C. hemapterus* parece agregarse en los pollos más grandes e inmunocompetentes de la nidada ([Valera et al. 2004](#); [Roulin et al. 2008](#)), pero en un patrón dependiente de la ontogenia y perfil nutricional del hospedador ([Václav et al. 2008](#); [Václav y Valera 2018](#)), y siempre que los pollos no estén completamente emplumados ([Dawson y Bortolotti 1997](#); [Liker et al. 2001](#); [Roulin et al. 2003](#)). En concreto, *C. hemapterus*, en densidades no elevadas, selecciona los pollos más grandes, con mayor área corporal y más inmunocompetentes, que se corresponden con aquellos de edades intermedias ([Valera et al. 2004](#); [Václav et al. 2008](#)). Sin embargo, este patrón de agregación varía con la ontogenia de los pollos ([Václav et al. 2008](#)), ya que su respuesta inmune y perfil proteico también varían con la edad ([Václav y Valera 2018](#)). Parece ser que la abundancia de *C. hemapterus* disminuye con la ontogenia de los pollos no solo como resultado de estos cambios fisiológicos e inmunes sino también debido al emplumamiento creciente ([Dawson y Bortolotti 1997](#); [Liker et al. 2001](#)) y a la capacidad de los pollos de exhibir comportamientos antiparasitarios ([Roulin et al. 2003](#)). *Carnus hemapterus* se agregaría entonces, de manera general, en los pollos más grandes y mejor nutridos ([Christe et al. 2003](#)) porque son los que exhibirán mayores probabilidades de supervivencia, pero podrían alternar entre hospedadores en función de su edad, inmunocompetencia, perfil fisiológico o de la densidad de parásitos ([Hawlena et al. 2005](#)), teniendo especial importancia el nivel de la respuesta inmune contra *C. hemapterus* ([Václav y Valera 2018](#)). Un patrón similar a *C. hemapterus* se observó en la garrapata *Ixodes arboricola*, que, en nidadas de carbonero común, prefiere a los pollos de mayor edad y más desarrollados ([Heylen y Matthysen 2011](#)). En un experimento de selección del hospedador por parte de *I. arboricola* donde se le ofrecían parejas de pollos que diferían en su edad, se observó que estos ectoparásitos se agregaban en los pollos más desarrollados cuando su alternativa eran pollos marginales de menor edad ([Heylen y Matthysen 2011](#)).

Por su parte, [Simon et al. \(2003\)](#) fueron los únicos en encontrar evidencias de agregación de *Protocalliphora* spp. en pollos marginales de herrerillo común, al observar una mayor tasa de extracción de sangre en estos pollos. No obstante, [Descamps et al. \(2002\)](#) encontraron, en la misma población, que el hematocrito de los pollos marginales fue el mismo que el de los pollos centrales en nidos infestados, sugiriendo una tasa de extracción de sangre similar entre pollos. Esta distribución aleatoria entre pollos de la nidada también se observó en la garrapata *Ixodes ricinus* ([Roulin et al. 2003](#)). En cambio, [O'Connor et al. \(2014\)](#) observaron que las larvas de la mosca parásita *P. downsi* se agregan de forma consistente en un solo pollo marginal por nidada en los pinzones de Darwin *Geospiza fuliginosa*.

En definitiva, la mayoría de los estudios tampoco apoya la predicción de que los ectoparásitos se agreguen en los pollos marginales de la nidada. Es más, en clara contraposición a esta predicción, los ectoparásitos (aunque existe cierta variabilidad interespecífica) muestran preferencia por alimentarse y agregarse en los pollos centrales —más grandes, inmunocompetentes y mejor nutridos— en lugar de en los marginales y últimos en eclosionar ([Roulin et al. 2003](#); [Valera et al. 2004](#); [Bize et al. 2008](#); [Václav et al. 2008](#); [Heylen y Matthysen 2011](#); [Václav y Valera 2018](#)), o no mostrar ninguna preferencia ([Descamps et al. 2002](#); [O'Brien y Dawson 2009](#); [Garrido-Bautista et al. 2022](#)), probablemente por los beneficios que les aportan en relación a la termorregulación ([Valera et al. 2004](#)), competencia intraespecífica ([Rózsa 1997](#)) y persistencia de los recursos alimenticios (supervivencia del hospedador) ([Christe et al. 1998](#); [Václav et al. 2008](#)). Además, en línea con estos resultados, sendos estudios han encontrado que las mayores cargas de ectoparásitos suelen darse en los pollos más grandes y sanos de la nidada ([Lee y Clayton 1995](#); [Dawson y Bortolotti 1997](#)).

En relación con la predicción 2, que sostiene que los pollos marginales serán los más perjudicados por los ectoparásitos y que los centrales se verán beneficiados en consecuencia, la evidencia a favor es de nuevo escasa. Muchos de los estudios no han observado un incremento en la variación intra-nidada en parámetros biométricos, como el peso corporal o la longitud del tarso, ni hematológicos, como el hematocrito, en nidos infestados respecto a nidos no infestados ([Descamps et al. 2002](#); [O'Connor et al. 2014](#); [Garrido-Bautista et al. 2022](#)). Incluso aunque esta variación intra-nidada se viera incrementada en los nidos infestados (ej. [Merino y Potti 1995](#); [Christe et al. 1996](#); [Szép y Møller 2000](#)), esto no tendría por qué significar un mayor impacto de los ectoparásitos sobre los pollos marginales. De hecho, este resultado sería una evidencia indirecta de la predicción y otros mecanismos alternativos podrían explicar el crecimiento retardado de los pollos marginales cuando el nido está infestado, como una preferencia parental por cebar más asiduamente a los pollos centrales o más sanos ([Saino et al. 2000](#); [Smiseth et al. 2003](#)) o una mayor competencia entre hermanos ([Descamps et al. 2002](#)). En este sentido, el único estudio recogido en la **Tabla 1** que testó *in situ* esta predicción fue [O'Connor et al. \(2014\)](#), quienes observaron que las larvas de *P. downsi* se agregaban en un único pollo de pinzón de Darwin cada noche, provocándole graves deformaciones en las narinas (este ectoparásito es intradérmico) y debilitándolo hasta el extremo de impedirle solicitar alimento. Los parentales, en consecuencia, no cebaban a este pollo durante el día siguiente, que terminaba muriendo de inanición en cuestión de 24 h ([O'Connor et al. 2014](#)).

También en línea con la predicción 2, sería de esperar que, si el pollo marginal actúa a modo de cebo para los ectoparásitos, los pollos centrales se verían beneficiados en cuanto a crecimiento y supervivencia en su fase en el nido. Una eliminación del pollo marginal debería entonces provocar una disminución en el crecimiento de los pollos centrales y/o un aumento de su mortalidad, ya que los parásitos se distribuirían aleatoriamente entre los pollos de la nidada. [Descamps et al. \(2002\)](#) testaron experimentalmente esta predicción en herrerillos y no encontraron diferencias en crecimiento ni hematocrito entre pollos de nidadas infestadas a las que se le quitó el pollo marginal y pollos de nidadas infestadas a las que se le quitó otro pollo aleatorio. Esto apoyaría el hecho de que el pollo marginal y último en eclosionar no es adaptativo frente al ectoparasitismo. Por otra parte, de esta predicción 2 también se extrae que, cuando no hay ectoparásitos en el nido, el pollo marginal se vería beneficiado respecto a los pollos marginales de nidos infestados. Una eliminación de los ectoparásitos, por tanto, beneficiaría exclusivamente al pollo marginal. [O'Brien y Dawson \(2009\)](#) testaron experimentalmente esta idea en azulejo de las montañas y, de nuevo, no encontraron evidencias a favor. La eliminación de *Protocalliphora* spp. provocó un aumento del peso corporal de los pollos de edades intermedias, es decir, los que eclosionaban entre el primero y el último. Este resultado apoyaría el hecho de que estos

ectoparásitos, de agregarse (Simon et al. 2003), lo harían en aquellos pollos de calidad e inmunocompetencia relativamente altas, similar a lo que ocurre con *C. hemapterus*. Por último, y en clara contraposición al valor adaptativo del pollo marginal frente al ectoparasitismo, O'Connor et al. (2014) observaron que, aunque las larvas *P. downsi* se agregaban en un único pollo de pinzón de Darwin, la exanguinación que les provocaba era tan elevada que, al día siguiente, cuando este pollo moría, volvían a agregarse y alimentarse de otro pollo. En menos de dos semanas, *P. downsi* acababa matando a toda la nidada. El pollo marginal no aumentaba el crecimiento del resto de pollos ni evitaba la pérdida total de la nidada. Sin embargo, este resultado hay que interpretarlo con cautela y no debe ser extrapolable a otros sistemas ectoparásito-ave debido al carácter invasor de *P. downsi* en las islas Galápagos y a la inexistencia de coevolución con los pinzones de Darwin y otros passeriformes de las islas.

En conclusión, las evidencias a favor de la hipótesis *Tasty Chick* son bastante escasas. En prácticamente todos los hospedadores aviares examinados, no se cumple la asunción de que los pollos marginales y últimos en eclosionar sean menos inmunocompetentes que los pollos centrales y primeros en eclosionar: los pollos marginales son igual o más inmunocompetentes que los centrales. Los ectoparásitos, aunque existe variación interespecífica, tampoco parecen agregarse en los pollos marginales. En contraposición, muchos ectoparásitos como *C. hemapterus* o *I. arboricola* prefieren alimentarse de los pollos más grandes, sanos e inmunocompetentes de la nidada, mientras que otros no parecen mostrar patrones de agregación concretos. El modo de vida, los requerimientos ecológicos y las historias de vida de los ectoparásitos probablemente determinen los diferentes patrones de selección y agregación de los ectoparásitos en los pollos. Incluso podría darse el supuesto de que algunos ectoparásitos mostraran un comportamiento de alternancia entre hospedadores dentro de una nidada si la probabilidad de mortalidad del hospedador es relativamente alta (Jovani y Serrano 2001; Václav et al. 2008; ver también Hawlena et al. 2005 en ectoparásitos de roedores). Por último, la mayoría de los estudios tampoco aporta evidencias a favor de un mayor impacto de los ectoparásitos en los pollos marginales ni que la creación de estos pollos por eclosión asincrónica sea adaptativa frente al ectoparasitismo. Los estudios experimentales muestran que los pollos centrales no se ven beneficiados de la eliminación del pollo marginal en situación de presión por ectoparásitos. En definitiva, el ectoparasitismo no parece ser el mecanismo responsable de la evolución y mantenimiento de la eclosión asincrónica ni de las jerarquías de tamaño en passeriformes.

Disponibilidad de datos

Este artículo no ha usado datos ni análisis estadísticos.

Financiación, permisos requeridos, potenciales conflictos de interés y agradecimiento

Jorge Garrido-Bautista disfrutó de un contrato postdoctoral del programa propio de la Universidad de Granada (Programa Contratos Puente) durante la redacción de este artículo.

El autor de este artículo declara no tener ningún conflicto de interés.

Agradezco los comentarios y sugerencias de Gregorio Moreno-Rueda y Francisco Valera, los cuales mejoraron la calidad del artículo.

Referencias

- Anderson, R.M., Gordon, D.M. 1982. Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities. *Parasitology* 85: 373–398. <https://doi.org/10.1017/S0031182000055347>
- Bennett, G.F., Whitworth, T.L. 1991. Studies on the life history of some species of *Protocalliphora* (Diptera: Calliphoridae). *Canadian Journal of Zoology* 69: 2048–2058. <https://doi.org/10.1139/z91-286>
- Bize, P., Roulin, A., Tella, J.L., Richner, H. 2005. Female-biased mortality in experimentally parasitized Alpine swift *Apus melba* nestlings. *Functional Ecology* 19: 405–413. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.00995.x>
- Bize, P., Jeanneret, C., Klopfenstein, A., Roulin, A. 2008. What makes a host profitable? Parasites balance host nutritive resources against immunity. *American Naturalist* 171: 107–118. <https://doi.org/10.1086/523943>
- Bouligner, T., Ives, A.R., Danchin, E. 1996. Measuring aggregation of parasites at different host population levels. *Parasitology* 112: 581–587. <https://doi.org/10.1017/S0031182000066166>
- Brinkhof, M.W.G., Heeb, P., Kölliker, M., Richner, H. 1999. Immunocompetence of nestling great tits in relation to rearing environment and parentage. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266: 2315–2322. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0925>
- Christe, P., Richner, H., Oppliger, A. 1996. Begging, food provisioning and nestling competition in great tit broods infested with ectoparasites. *Behavioral Ecology* 7: 127–131. <https://doi.org/10.1093/beheco/7.2.127>
- Christe, P., Møller, A.P., de Lope, F. 1998. Immunocompetence and nestling survival in the house martin: the tasty chick hypothesis. *Oikos* 83: 175–179. <https://doi.org/10.2307/3546559>
- Christe, P., Giorgi, M.S., Vogel, P., Arlettaz, R. 2003. Differential species-specific ectoparasitic mite intensities in two intimately coexisting sibling bat species: resource-mediated host attractiveness or parasite specialization? *Journal of Animal Ecology* 72: 866–872. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00759.x>
- Clark, A.B., Wilson, D.S. 1981. Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *The Quarterly Review of Biology* 56: 253–277. <https://doi.org/10.1086/412316>
- Dawson, R.D., Bortolotti, G.R. 1997. Ecology of parasitism of nestling *American kestrels* by *Carnus hemapterus* (Diptera, Carnidae). *Canadian Journal of Zoology* 75: 2021–2026. <https://doi.org/10.1139/z97-835>
- Demas, G.E., Nelson, R.J. 2012. *Ecoimmunology*. Oxford University Press, New York, USA.
- Descamps, S., Blondel, J., Lambrechts, M.M., Hurtrez-Boussès, S., Thomas, F. 2002. Asynchronous hatching in a blue tit population: a test of some predictions related to ectoparasites. *Canadian Journal of Zoology* 80: 1480–1484. <https://doi.org/10.1139/z02-144>

- Dubiec, A., Cichoń, M. 2005. Seasonal decline in nestling cellular immunocompetence results from environmental factors – an experimental study. *Canadian Journal of Zoology* 83: 920–925. <https://doi.org/10.1139/z05-076>
- Fessl, B., Sinclair, B.J., Kleindorfer, S. 2006. The life cycle of *Philornis downsi* (Diptera: Muscidae) parasitizing Darwin's finches and its impacts on nestling survival. *Parasitology* 133: 739–747. <https://doi.org/10.1017/S0031182006001089>
- Forbes, S., Thornton, S., Glassey, B., Forbes, M., Buckley, N.J. 1997. Why parent birds play favourites. *Nature* 390, 351–352. <https://doi.org/10.1038/37025>
- Gandon, S., Michalakis, Y. 2002. Local adaptation, evolutionary potential and host-parasite coevolution: interactions between migration, mutation, population size and generation time. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 451–462. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00402.x>
- Garrido-Bautista, J., Soria, A., Trenzado, C.E., Pérez-Jiménez, A., Pintus, E., Ros-Santaella, J.L., Bernardo, N., et al. 2022. Within-brood body size and immunological differences in blue tit (*Cyanistes caeruleus*) nestlings relative to ectoparasitism. *Avian Research* 13, 100038. <https://doi.org/10.1016/j.avrs.2022.100038>
- Glassey, B., Forbes, S. 2002. Begging and asymmetric nestling competition. En: *The evolution of begging. Competition, cooperation and communication*. Páginas: 269–281. Springer Dordrecht. https://doi.org/10.1007/0-306-47660-6_14
- Goater, T.M., Goater, C.P., Esch, G.W. 2014. *Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites*. 2nd edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139047876>
- Gourbière, S., Morand, S., Waxman, D. 2015. Fundamental factors determining the nature of parasite aggregation in hosts. *PLoS ONE* 10: e0116893. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116893>
- Hawlena, H., Abramsky, Z., Krasnov, B.R. 2005. Age-biased parasitism and density-dependent distribution of fleas (Siphonaptera) on a desert rodent. *Oecologia* 146: 200–208. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0187-0>
- Herrero-Cófreces, S., Flechoso, M.F., Rodríguez-Pastor, R., Luque-Larena, J.J., Mougeot, F. 2021. Patterns of flea infestation in rodents and insectivores from intensified agro-ecosystems, Northwest Spain. *Parasites & Vectors* 14: 16. <https://doi.org/10.1186/s13071-020-04492-6>
- Heylen, D.J.A., Matthysen, E. 2011. Experimental evidence for host preference in a tick parasitizing songbird nestlings. *Oikos* 120: 1209–1216. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.19358.x>
- Hudson, P.J., Dobson, A.P., Cattadori, I.M., Newborn, D., Haydon, D.T., Shaw, D.J., Benton, T.G., Grenfell, B.T. 2002. Trophic interactions and population growth rates: describing patterns and identifying mechanisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 357: 1259–1271. <https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1126>
- Jovani, R., Serrano, D. 2001. Feather mites (Astigmata) avoid moulting wing feathers of passerine birds. *Animal Behaviour* 62: 723–727. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1814>
- Kilgas, P., Tilgar, V., Kūlavē, R., Saks, L., Hōrak, P., Mānd, R. 2010. Antioxidant protection, immune function and growth of nestling great tits *Parus major* in relation to within-brood hierarchy. *Comparative Biochemistry and Physiology B* 157: 288–293. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2010.07.002>
- Lee, P.L.M., Clayton, D.H. 1995. Population biology of swift (*Apus apus*) ectoparasites in relation to host reproductive success. *Ecological Entomology* 20: 43–50. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1995.tb00427.x>
- Liker, A., Markus, M., Vázár, A., Zemankovics, E., Rózsa, L. 2001. Distribution of *Carnus hemapterus* in a starling colony. *Canadian Journal of Zoology* 79: 574–580. <https://doi.org/10.1139/z01-018>
- Lochmiller, R.L., Deerenberg, C. 2000. Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity? *Oikos* 88: 87–98. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880110.x>
- Luong, L.T., Vigliotti, B.A., Hudson, P.J. 2011. Strong density-dependent competition and acquired immunity constrain parasite establishment: implications for parasite aggregation. *International Journal for Parasitology* 41: 505–511. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2010.12.003>
- Magrath, R.D. 1990. Hatching asynchrony in altricial birds. *Biological Reviews* 65: 587–622. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1990.tb01239.x>
- McVinish, R., Lester, R.J.G. 2020. Measuring aggregation in parasite populations. *Journal of the Royal Society Interface* 17: 20190886. <https://doi.org/10.1098/rsif.2019.0886>
- Merino, S., Potti, J. 1995. Mites and blowflies decrease growth and survival in nestling pied flycatchers. *Oikos* 73: 95–103. <https://doi.org/10.2307/3545730>
- Morrill, A., Forbes, M.R. 2012. Random parasite encounters coupled with condition-linked immunity of hosts generate parasite aggregation. *International Journal for Parasitology* 42: 701–706. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2012.05.002>
- Morill, A., Dargent, F., Forbes, M.R. 2017. Explaining parasite aggregation: more than one parasite species at a time. *International Journal for Parasitology* 47: 185–188. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2016.11.005>
- Morrill, A., Nielsen, Ó.K., Skírnisson, K., Forbes, M.R. 2020. Identifying sources of variation in parasite aggregation. *PeerJ* 10: e13763. <https://doi.org/10.7717/peerj.13763>
- Norris, K., Evans, M.R. 2000. Ecological immunology: life history trade-offs and immune defense in birds. *Behavioral Ecology* 11: 19–26. <https://doi.org/10.1093/beheco/11.1.19>
- 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: 1743–1751. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17692.x>
- O'Connor, J.A., Robertson, J., Kleindorfer, S. 2014. Darwin's finch begging intensity does not honestly signal need in parasitised nests. *Ethology* 120: 228–237. <https://doi.org/10.1111/eth.12196>
- Owen, J.P., Delany, M.E., Cardona, C.J., Bickford, A.A., Mullens, B.A. 2009. Host inflammatory response governs fitness in an avian ectoparasite, the northern fowl mite (*Ornithonyssus sylviarum*). *International Journal for Parasitology* 39: 789–799. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2008.12.008>
- Owen, J.P., Nelson, A.C., Clayton, D.H. 2010. Ecological immunity of bird-ectoparasite systems. *Trends in Parasitology* 26: 530–539. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2010.06.005>
- Parejo, D., Silva, N., Avilés, J.M. 2007. Within-brood size differences affect innate and acquired immunity in roller *Coracias garrulus* nestlings. *Journal of Avian Biology* 38: 717–725. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0908-8857.04081.x>
- Poulin, R. 1991. Group-living and infestation by ectoparasites in passerines. *Condor* 93: 418–423. <https://doi.org/10.2307/1368958>
- Poulin, R. 1993. The disparity between observed and uniform distributions: a new look at parasite aggregation. *International Journal for Parasitology* 23: 931–944. [https://doi.org/10.1016/0020-7519\(93\)90060-C](https://doi.org/10.1016/0020-7519(93)90060-C)
- Poulin, R. 2007a. Are there general laws in parasite ecology? *Parasitology* 134: 763–776. <https://doi.org/10.1017/S0031182006002150>
- Poulin, R. 2007b. *Parasite aggregation: causes and consequences*. En: *Evolutionary ecology of parasites*. 2nd edition. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

- Roulin, A., Brinkhof, M.W.G., Bize, P., Richner, H., Jungi, T.W., Bavoux, C., Boileau, N., Burneleau, G. 2003. *Which chick is tasty to parasites? The importance of host immunology vs. parasite life history*. *Journal of Animal Ecology* 72: 75–81. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00677.x>
- Roulin, A., Gasparini, J., Froissart, L. 2008. *Pre-hatching maternal effects and the tasty chick hypothesis*. *Evolutionary Ecology Research* 10: 463–473.
- Rózsa, L. 1997. *Patterns in the abundance of avian lice (Phthiraptera: Amblycera, Ischnocera)*. *Journal of Avian Biology* 28: 249–254. <https://doi.org/10.2307/3676976>
- Saino, N., Calza, S., Møller, A.P. 1997. *Immunocompetence of nestling barn swallows in relation to brood size and parental effort*. *Journal of Animal Ecology* 66: 827–836. <https://doi.org/10.2307/5998>
- Saino, N., Ninni, P., Incagli, M., Calza, S., Sacchi, R., Møller, A.P. 2000. *Begging and parental care in relation to offspring need and condition in the barn swallow (Hirundo rustica)*. *American Naturalist* 156: 637–649. <https://doi.org/10.1086/316996>
- Saino, N., Incagli, M., Martinelli, R., Ambrosini, R., Møller, A.P. 2001. *Immunity, growth and begging behaviour of nestling barn swallows Hirundo rustica in relation to hatching order*. *Journal of Avian Biology* 32: 263–270. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2001.320309.x>
- Schifferli, L. 1973. *The effect of egg-weight on the subsequent growth of nestling great tits (Parus major)*. *Ibis* 115: 549–558. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1973.tb01992.x>
- Schmid-Hempel, P. 2011. *Evolutionary parasitology. The integrated study of infections, immunology, ecology, and genetics*. Oxford University Press, Oxford.
- Shaw, D.J., Dobson, A.P. 1995. *Patterns of macroparasite abundance and aggregation in wildlife populations: a quantitative review*. *Parasitology* 111: 111–133. <https://doi.org/10.1017/S0031182000075855>
- Shaw, D.J., Grenfell, B.T., Dobson, A.P. 1998. *Patterns of macroparasite aggregation in wildlife host populations*. *Parasitology* 117: 597–610. <https://doi.org/10.1017/S0031182098003448>
- Simon, A., Thomas, D.W., Blondel, J., Lambrechts, M.M., Perret, P. 2003. *Within-brood distribution of ectoparasite attacks on nestling blue tits: a test of the tasty chick hypothesis using inulin as a tracer*. *Oikos* 102: 551–558. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12307.x>
- Smiseth, P.T., Bu, R.J., Eikenæs, A.K., Amundsen, T. 2003. *Food limitation in asynchronous bluethroat broods: effects on food distribution, nestling begging, and parental provisioning rules*. *Behavioral Ecology* 14: 793–801. <https://doi.org/10.1093/beheco/arg083>
- Stenning, M.J. 1996. *Hatching asynchrony, brood reduction and other rapidly reproducing hypotheses*. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 243–246. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10030-6](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10030-6)
- Szép, T., Møller, A.P. 2000. *Exposure to ectoparasites increases within-brood variability in size and body mass in the sand martin*. *Oecologia* 125: 201–207. <https://doi.org/10.1007/s004420000447>
- Tschirren, B., Bischoff, L.L., Saladin, V., Richner, H. 2007. *Host condition and host immunity affect parasite fitness in a bird-ectoparasite system*. *Functional Ecology* 21: 372–378. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01235.x>
- Václav, R., Valera, F. 2018. *Host preference of a haematophagous avian ectoparasite: a micronutrient supplementation experiment to test an evolutionary trade-off*. *Biological Journal of the Linnean Society* 125: 171–183. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly089>
- Václav, R., Calero-Torralbo, M.A., Valera, F. 2008. *Ectoparasite load is linked to ontogeny and cell-mediated immunity in an avian host system with pronounced hatching asynchrony*. *Biological Journal of the Linnean Society* 94: 463–473. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.00985.x>
- Valera, F., Hoi, H., Darolová, A., Kristóčík, J. 2004. *Size versus health as a cue for host choice: a test of the tasty chick hypothesis*. *Parasitology* 129: 59–68. <https://doi.org/10.1017/S0031182004005232>
- Walker, M., Steiner, S., Brinkhof, M.W.G., Richner, H. 2003. *Induced responses of nestling great tits reduce hen flea production*. *Oikos* 102: 67–74. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12208.x>
- Watkins, H.V., Blouin-Demers, G. 2019. *Body size, not age, predicts parasite load in Clark's spiny lizards (Sceloporus clarkii)*. *Canadian Journal of Zoology* 97: 220–224. <https://doi.org/10.1139/cjz-2017-0328>
- Watson, M.J. 2013. *What drives population-level effects of parasites? Meta-analysis meets life-history*. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 2: 190–196. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2013.05.001>
- Weinstein, S.B., Kuris, A.M. 2016. *Independent origins of parasitism in Animalia*. *Biology Letters* 12: 20160324. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0324>
- Wesneat, D.F., Weiskittle, J., Edenfield, R., Kinnard, T.B., Poston, J.P. 2004. *Correlates of cell-mediated immunity in nestling house sparrows*. *Oecologia* 141: 17–23. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1653-9>
- Wilson, K., Bjørnstad, O.N., Dobson, A.P., Merler, S., Poglajen, G., Randolph, S.E., Read, A.F., et al. 2002. *Heterogeneities in macroparasite infections: patterns and processes*. In: *The ecology of wildlife diseases*. Oxford University Press, Oxford, UK. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198506201.003.0002>