

Zależność między jakością śpiewu a kondycją i immunokompetencją u ptaków śpiewających

Magdalena Herdegen

Śpiew samców u ptaków śpiewających jest cechą epigamiczną, odgrywającą ważną rolę zarówno w doborze między- jak i wewnątrzplciowym. Dobór międzyplciowy dotyczy cech epigamicznych i behawioralnych osobników jednej płci (zwykle samców), które zwiększają ich atrakcyjność dla drugiej płci, natomiast dobór wewnątrzplciowy odnosi się do cech zwiększających sukces jednej płci (zwykle samców) w walkach z innymi osobnikami tej samej płci. Samice ptaków często kierują się śpiewem przy wyborze partnera do rozrodu, przy czym preferują partnerów prezentujących piosenki wysokiej jakości, zazwyczaj jak najbardziej złożone (Andersson 1994). W zależności od gatunku, w śpiewie można wyróżnić różne komponenty, o zróżnicowanym znaczeniu dla samicy. Ważnymi wyznacznikami jakości piosenki mogą być długość i powtarzalność strofy, liczba składających się na nią sylab czy zakres częstotliwości dźwięków. Wydaje się więc prawdopodobne, że samice zdobywają na podstawie śpiewu informacje na temat potencjalnego partnera do rozrodu. Pojawiały się nawet sugestie, że poszczególne składowe piosenki (np. długość, tempo, ilość powtórzeń, wysokość dźwięków) mogą być nośnikami różnych informacji dotyczących jej wykonawcy (Dreiss et al. 2008). Oznaczałoby to, że drugorzędowa cecha płciowa, jaką jest śpiew, stanowi uczciwy sygnał dotyczący jakości samca. Hipoteza ta jest rozważana i testowana na różnych gatunkach ptaków. Badacze dociekają też, czym jest owa jakość samca. Kondycją ptaka? Jeżeli tak, to czy zależy ona od genów, od obecnych warunków środowiska czy od warunków, w jakich dorastał? Inni sugerują, że śpiew świadczy o immunokompetencji osobnika lub o jego zdolności do walki z pasożytami. Jednak korelacja śpiewu ptaków z kondycją może także zamiast dodatniej być ujemna. Taka obserwacja sugerowałaby decydującą rolę kompromisów pomiędzy wykształceniem cech zwiększających sukces reprodukcyjny, a utrzymaniem dobrej kondycji organizmu, koniecznej do przeżycia jak najdłuższego czasu. Kolejne pytania to: czy immunokompetencja i kondycja są skorelowane bezpośrednio ze śpiewem, czy może wszystkie te cechy są kształtowane przez jakiś inny czynnik, ale nie łączy ich bezpośrednia zależność? Jakie czynniki genetyczne i środowiskowe biorą udział w tworzeniu siatki powiązań między poszczególnymi cechami? W końcu, czy korzyści, jakie samice odnoszą wybierając atrakcyjnych samców w oparciu o jakość śpiewu są bezpośrednie czy pośrednie?

Poniżej przedstawione zostały najbardziej znane hipotezy łączące śpiew jako drugorzędową cechę płciową z kondycją i immunokompetencją u ptaków śpiewających.

Zasada upośledzenia – wersja immunokompetencyjna

U podstaw tej hipotezy leży tzw. zasada upośledzenia zaproponowana przez Zahaviego (1975), w myśl której tylko osobniki wysokiej jakości, czyli posiadające „dobre geny” lub dysponujące innymi zasobami, przynoszącymi samicom bezpośrednio korzyści, mogą sobie pozwolić na silną ekspresję cech epigamicznych, upośledzających funkcjonowanie sam-

ców. Dzieje się tak dlatego, że są one kosztowne: inwestycja energii i zasobów w jedną funkcję może się wiązać z ich zmniejszoną alokacją w inne; ekspresja cechy epigamicznej może się też wiązać z innymi kosztami – jaskrawe upierzenie czy głośny śpiew może zwiększać narażenie na drapieżnictwo.

Immunokompetencyjna wersja tej zasady, znana jako ICHH (ang. immunocompetence handicap hypothesis) zakłada, że w przypadku zróżnicowanej alokacji zasobów wykształcenie bogatego repertuaru wokalnego mogłoby upośledzać funkcjonowanie systemu immunologicznego. Stąd, jedynie organizm wyposażony w dobre geny lub żyjący w dobrych warunkach środowiska może zainwestować w ekspresję wybijających cech epigamicznych, nie ryzykując tym samym upośledzenia innych ważnych funkcji życiowych. Dlatego cechy takie mogą stanowić dla samicy uczciwy sygnał jakości samca. Koszty związane ze śpiewem mogą być różnego rodzaju: bezpośrednie, związane z wydatkiem energetycznym, oraz pośrednie, np. ograniczenie czasu przeznaczanego na poszukiwanie pożywienia (Saino et al. 1996). Ponadto, różne cechy piosenki zależą prawdopodobnie od ilości zasobów alokowanych w śpiew i rozwój zdolności do śpiewu na różnych etapach życia ptaka (Gil & Gahr 2002). Koszty wykonania piosenki, jej natężenia, czasu spędzonego na śpiewaniu, rywalizują z ilością zasobów przeznaczanych na inne funkcje, np. na odpowiedź immunologiczną w momencie śpiewania. Natomiast na podstawie repertuaru (długości strof, ilości sylab, stopnia trudności wykonywanych dźwięków) samica może prawdopodobnie uzyskać informację o ilości i jakości zasobów, które samiec był w stanie przeznaczyć na ważne funkcje organizmu w czasie rozwoju, czyli w okresie, kiedy młody ptak uczy się od nauczyciela (tzw. tutora) repertuaru towarzyszącego mu potem do końca życia. Dotyczy to jednak jedynie tych gatunków, u których piosenka krystalizuje się w młodości. Nie jest to regułą, bowiem u wielu gatunków samce poszerzają repertuar przez całe życie (np. Birkhead et al. 1997).

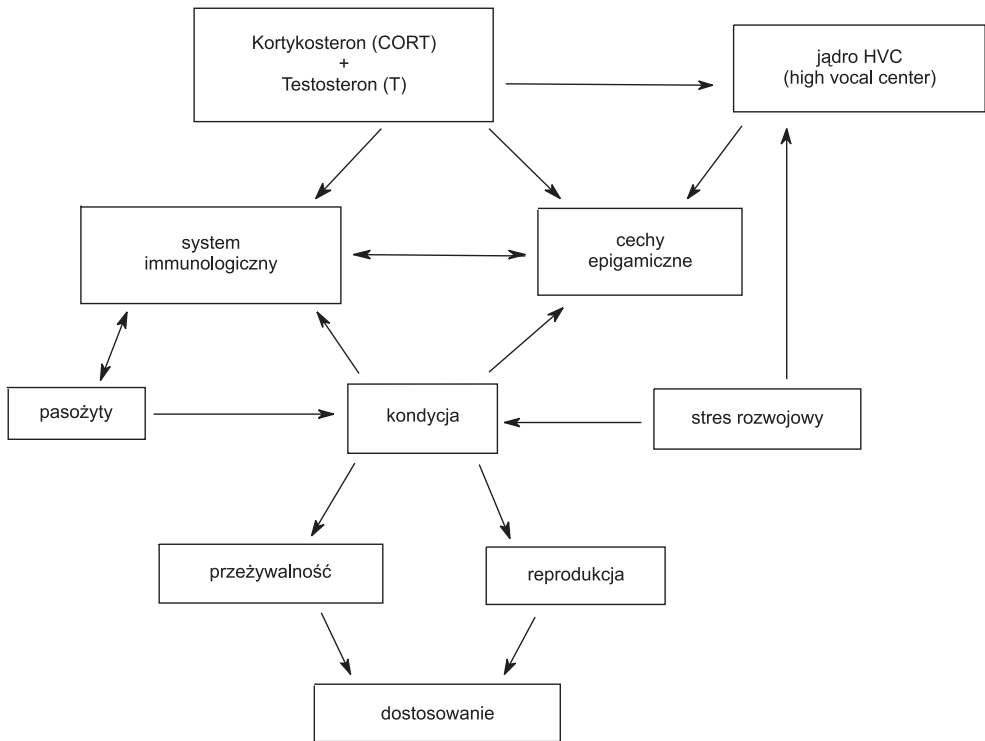
Testosteron i kortykosteron

Folstad i Karter (1992) zwrócili uwagę na rolę testosteronu jako ważnego czynnika wymuszającego kompromis między ekspresją cech epigamicznych a immunokompetencją. Zaproponowali, że wysoki poziom androgenów (obserwowany szczególnie w sezonie godowym), głównie testosteronu (T), hormonu który odgrywa decydującą rolę w rozwoju drugorzędnych cech płciowych u samców kręgowców, ma równocześnie działanie immunosupresyjne. Zgodnie więc z zasadą upośledzenia, tylko samce dobrej jakości mogłyby sobie pozwolić na wzrost poziomu T pozwalający na pełną ekspresję cech płciowych, przy zachowaniu zdolności do zwalczania atakujących organizm pasożytów. W myśl tej hipotezy, śpiew mógłby więc rzeczywiście stanowić uczciwy sygnał wysokiej immunokompetencji samca, a zatem te dwa czynniki byłyby ze sobą dodatnio skorelowane (rys.1).

Kolejne eksperymenty pozwoliły na weryfikację hipotezy Folstada i Kartera oraz lepsze poznanie powiązań między T a immunokompetencją. Zwrócono uwagę na wzajemne oddziaływanie T i innego hormonu steroidowego – kortykosteronu (CORT). CORT jest hormonem stresu, który między innymi bierze udział w mobilizacji zapasów energii w procesie glukoneogenezy. Istnieją przypuszczenia, że to raczej CORT działa immunosupresyjnie, a T obniża immunokompetencję jedynie we współdziałaniu z nim (Evans et al. 2000). Ponieważ wzrost poziomu T powoduje wzrost poziomu CORT, według Evansa i jego współpracowników należałoby na nowo sformułować ICHH w odniesieniu do T uściślając, że T nie ma bezpośredniego negatywnego wpływu na immunokompetencję, a jedynie pośredni, poprzez podniesienie poziomu CORT. Roberts et al. (2007), w eksperymencie przeprowadzonym na zeberkach *Taeniopygia guttata*, obserwowali dodatnią korelację immunokompetencji z poziomem T i CORT, ale przy jednoczesnej ujemnej korelacji tych cech z masą

ciała samców, świadcząca o kondycji zwierzęcia. Autorzy sugerują na tej podstawie, że rozwój cech epigamicznych, np. inwestycja w śpiew, może być kosztowny ze względu na wydatki energetyczne związane z metabolizmem, a nie z reakcją immunologiczną. Ta ostatnia może być nawet wzmacniana wraz ze wzrostem poziomu T i CORT. Potwierdzałoby to założenie ICHH, że tylko osobniki dobrej jakości mogą sobie pozwolić na wysoki poziom T, a co za tym idzie zwiększenie sukcesu reprodukcyjnego, bez utraty masy ciała, lub też dzięki wysokiej immunokompetencji mogą tolerować jej spadek, czyli pogorszenie kondycji fizycznej. W badanej populacji zeberek Roberts et al. (2007) stwierdzili pozytywny wpływ poziomu T na odpowiedź typu humoralnego - mierzoną siłą reakcji na szczepionkę przeciw błonicy i tężcowi, natomiast brak korelacji między poziomem T, a odpowiedzią typu komórkowego - po nastrzyknięciu fitohemaglutyniną (PHA). Poszczególne komponenty układu immunologicznego mogą być więc determinowane przez różne czynniki, a ich wzajemne korelacje nie są u ptaków dobrze poznane.

Grupą związków, które prawdopodobnie odgrywają ważną rolę w interakcjach pomiędzy T i CORT a układem odpornościowym i kondycją u ptaków, są karotenoidy. Barwniki te mają właściwości antyoksydacyjne oraz zdolność stymulowania reakcji immunologicznej. Mają też pozytywny wpływ na epigamiczne ubarwienie ptaków. U zeberek wykazano, że wysoki poziom T sprzyja akumulacji karotenoidów, które być może kompensują negatywne skutki działania androgenu i w ten sposób umożliwiają utrzymanie T na poziomie wystarczającym dla pełnego rozwoju drugorzędowych cech płciowych (McGraw & Ardia 2007).



Rys. 1. Schemat zależności między poszczególnymi funkcjami organizmu ptaka oraz czynnikami zewnętrznymi

Fig. 1. Relationships between different avian body functions and external factors

Taki mechanizm jest zgodny z wcześniej przedstawioną hipotezą, że wysoki poziom T ostatecznie niekoniecznie powoduje obniżenie sprawności układu immunologicznego.

Podsumowując, przedstawione powyżej badania wskazują na konieczność podejmowania kompromisów pomiędzy inwestycją we własny organizm, a wydatkami ponoszonymi dla zwiększenia sukcesu reprodukcyjnego. Mogą one dotyczyć różnych cech organizmu, np. kondycji czy immunokompetencji, ale zawsze w pozycji uprzywilejowanej będą osobniki dobrej jakości, które mogą sobie pozwolić na zachowanie ważnych dla organizmu funkcji, przy jednoczesnych dużych wydatkach na wykształcenie wybujałych i kosztownych cech atrakcyjnych dla samic.

Pasożyt – gospodarz: wyścig zbrojeń

Hamilton i Zuk (1982) wysunęli oryginalną hipotezę, dotyczącą wzajemnych adaptacji pasożytów i ich gospodarzy oraz konsekwencji tego zjawiska dla doboru płciowego. Zaproponowali model ich cyklicznych koadaptacji oparty na doborze zależnym od częstości. Jeśli różne genotypy gospodarza wiążą się z podatnością na różne genotypy pasożyta, w populacji będzie się utrzymywać dynamiczna równowaga pomiędzy odmiennymi genotypami zarówno u gatunku atakowanego, jak i, w odpowiedzi na nią, u gatunku atakującego. Wynika to z przewagi, jaką każdorazowo zyskują osobniki, których genotyp jest rzadki, co prowadzi do stopniowego zwiększenia ich udziału w populacji, a w konsekwencji do odwrócenia proporcji i pojawienia się tendencji przeciwnej. Autorzy hipotezy postawili pytanie, czy wobec tych złożonych relacji pomiędzy gatunkami gospodarza i pasożyta, ptaki są w stanie na jakiejś podstawie oszacować odporność potencjalnego partnera na zagrażające mu organizmy. Sugerują oni, że cechy epigamiczne mogą być tu pomocne. Ważny jest przy tym fakt, że równowaga proporcji różnych genotypów ptaków nie jest stabilna, dzięki czemu zmienność genetyczna nie zostaje wyczerpana, dlatego wybór partnera w oparciu o ekspresję drugorzędowych cech płciowych zawsze będzie przynosił korzyści genetyczne. Cechy te mogą świadczyć, zgodnie z zasadą upośledzenia, o dobrej kondycji osobnika i sprawnie działającym układzie immunologicznym, dzięki którym koszty zwalczania infekcji wywołanych przez pasożyty nie odbijają się na jego atrakcyjności (rys. 1). Jeśli taka sytuacja ma miejsce, to szczególnie wybujałe cechy u jednej płci, oraz zaostzona selekcja partnerów ze strony drugiej, powinny występować u gatunków narażonych na stałą obecność pasożytów, które wywołują chroniczne infekcje. W takim przypadku wygląd i zachowanie ptaka, odzwierciedlając jego kondycję, przekazują ważne informacje na temat jego zdrowia. Powinny się więc wykształcić szczególnie wyraźne sposoby „reklamowania” swojej dobrej jakości. Hipotezę tę potwierdza porównanie międzygatunkowe przeprowadzone przez Hamiltona i Zuka (1982) na różnych gatunkach ptaków wróblowych Ameryki Północnej. Przebadawszy próbki krwi zwierząt pod kątem obecności kilku gatunków powszechnie występujących u nich pasożytów, naukowcy stwierdzili pozytywną korelację między stopniem zapasożycenia organizmu, a stopniem rozbudowy cech epigamicznych (brano pod uwagę jaskrawość upierzenia obydwu płci oraz śpiew samców).

Znaczenie śpiewu samca jako jednego z czynników świadczących o kondycji i zdolności do reakcji immunologicznej potwierdza eksperyment przeprowadzony na rokitniczkach *Acrocephalus schoenobaenus* (Buchanan et al. 1999). Jego autorzy wykazali, że odpowiedź komórkowa organizmu na infekcję pasożytniczą stanowi dla niego istotny wysiłek fizjologiczny i wiąże się z pogorszoną kondycją (zastrzegli jednak, że związek przyczynowy może być odwrotny, możliwe jest, że to raczej osobniki w gorszej kondycji łatwiej ulegają infekcjom odpasożytniczym). Mimo wspomnianych kosztów, wśród badanych rokitniczek zaobserwowali oni wzrost jakości śpiewu wraz ze spadkiem stopnia zapasożycenia. Wyniki te są

zgodne z hipotezą Hamiltona i Zuk (1982). Warto zwrócić uwagę, że piosenka samca, oprócz informacji o podatności partnera na pasożyty, może dostarczać samicy informacji także o przydatności samca przy wykarmieniu przyszłego potomstwa, czyli o potencjalnych bezpośrednich korzyściach dla kojarzącej się z nim samicy. Autorzy eksperymentu zaobserwowali bowiem, że silniej zapasożycone samce wkładają mniej wysiłku w wychowanie potomstwa. Przeprowadzano również porównanie zależności wielkości repertuaru wokalnego i wielkości śledziony, ważnego organu limfatycznego, u różnych gatunków ptaków śpiewających. Autorzy sugerują, że w porównaniach międzygatunkowych ptaków można używać wielkości śledziony jako miary narażenia na pasożyty. Pomiary ptaków wykazały pozytywną korelację między wielkością repertuaru samców i ich śledziony, występującą u wielu gatunków (Müller et al. 2000). Autorzy przypisują to zjawisko pozytywnemu wpływowi, jaki wysoka immunokompetencja może mieć na zdolność uczenia się. To z kolei wynika z faktu, że tylko osobniki niezapasożycone mogą sobie pozwolić na wykształcenie i utrzymanie struktur nerwowych i partii mózgu odpowiedzialnych za naukę śpiewu.

Hipoteza stresu rozwojowego

Nowicki (1998) wysunął hipotezę stresu rozwojowego, wskazującą na warunki wczesnego rozwoju ptaków śpiewających, a nie geny, jako czynnik decydujący o stopniu wykształcenia u samców repertuaru wokalnego, między innymi poprzez rozwój odpowiednich struktur mózgowych i narządów głosu (rys. 1). Ponieważ u wielu gatunków repertuar pozostaje niezmienny przez całe życie osobnika, jego jakość może być u nich uczciwym sygnałem informującym potencjalne partnerki o warunkach, w jakich dorastał samiec. Jest to możliwe dlatego, że czynniki stresowe jakim organizm był poddany we wczesnej fazie życia kiedy kształtuje się repertuar wokalny, wpływają prawdopodobnie trwale również na inne funkcje organizmu. Najpowszechniej występującym i najczęściej rozważanym w dyskusjach stresorem jest niedobór pokarmu. Nie jest to jednak jedyny czynnik limitujący optymalny rozwój ptaka; może nim być np. wielkość lęgu, której ujemną korelację z immunokompetencją i kondycją wykazano eksperymentalnie u zeberek (Naguib et al. 2004). Alokacja zasobów w warunkach stresu jest regulowana przez hormony steroidowe, głównie CORT (Buchanan 2000). Ograniczenie zasobów może się przyczyniać do obniżenia immunokompetencji, pogorszenia kondycji, zdolności poznawczych i wielu innych funkcji kluczowych dla organizmu.

Wykształcenie bogatego repertuaru, o wysokim stopniu złożoności, wiąże się z dużym nakładem energii i wymaga czasu oraz dobrego rozwoju obszarów mózgu odpowiedzialnych za naukę śpiewu (rys.1). Dlatego sukces na tym polu może być miarą tego, jak dobrze osobnik radził sobie we wczesnym okresie życia, w jakiej był kondycji czy na ile był skuteczny w samodzielnym zdobywaniu pokarmu po opuszczeniu gniazda. W warunkach stresu koszty wykształcenia cech epigamicznych są wyższe, co wynika z konieczności alokacji zwiększonej ilości zasobów w inne kluczowe dla organizmu funkcje.

Nie ma zgody co do słuszności przedstawionej hipotezy, choć wśród wyników licznych testów znacznie przeważają dane świadczące na jej korzyść. Przykładowo, Nowicki et al. (2000) potwierdzili hipotezę w eksperymencie przeprowadzonym na populacji trzciniazków *A. arundinaceus*. Wykazali istnienie korelacji między wielkością repertuaru samców a długością ich lotek, która jest często wykorzystywaną miarą rozwoju piskląt. McDonald et al. (2006) różnicując w dwóch grupach młodych pasówek śpiewnych *Melospiza melodia* ilość dostarczanego pokarmu, otrzymali kolejne potwierdzenie hipotezy. Gorzej karmione ptaki nie rozwinęły okazałych drugorzędowych cech płciowych (między innymi prezentowały gorszej jakości śpiew). Spencer et al. (2005) obserwowali uboższy repertuar wokalny u sam-

ców kanarków *Serinus canaria* poddanych w młodości stresowi poprzez zainfekowanie malarją. Natomiast Birkhead et al. (1998) w eksperymencie przeprowadzonym na zeberkach zaobserwowali, że ptaki hodowane na ubogiej diecie wykształciły śpiew w równym stopniu, co grupa kontrolna. Eksperyment ten nie potwierdza zatem hipotezy Nowickiego: czynnik stresogenny, jakim była ograniczona dostępność pokarmu, nie wpłynął negatywnie na jakość śpiewu samców. Natomiast śmiertelność ptaków gorzej karmionych była o wiele wyższa. Wyniki te przeczą funkcji informatywnej śpiewu. Gil et al. (2006) również nie znaleźli u zeberek potwierdzenia hipotezy stresu rozwojowego. Stres pokarmowy i manipulacja wielkością lęgu nie wpłynęły, w przeprowadzonym przez nich eksperymencie, na naukę śpiewu i wielkość repertuaru wokalnego.

Rola jądra HVC

Weryfikując hipotezę Nowickiego, badacze wiele uwagi poświęcili roli zróżnicowanego rozwoju jądra HVC (ang. high vocal center), w zależności od czynników środowiskowych, w kształtowaniu repertuaru wokalnego samców ptaków śpiewających. HVC to jądro w mózgu ptaków śpiewających, odpowiedzialne za zdolność uczenia się śpiewu oraz wykonywania skomplikowanych piosenek. Sugeruje się istnienie dodatniej korelacji pomiędzy objętością HVC a wielkością repertuaru wokalnego opanowanego i wykonywanego przez badane samce np. u pasówki śpiewnej (Pffaff et al. 2007). Prawdopodobnie objętość HVC, świadcząca o stopniu jego wykształcenia, jest też dobrą miarą jakości ptaka, jako że struktura ta wydaje się szczególnie narażona na negatywne skutki stresu doświadczanego przez osobnika we wczesnym okresie rozwoju (np. Spencer et al. 2005) (rys. 1). Buchanan et al. (2004) twierdzą, że różnica w wielkości tych struktur pomiędzy osobnikami narażonymi na stres a takimi, które rozwijają się w optymalnych warunkach, jest znacznie wyraźniejsza niż w przypadku innych jąder mózgowych, jak również całkowitej masy mózgowej. Przyczyny tego faktu nie są znane. Istnieją różne domysły, sugerujące np. znaczenie poziomu CORT (dla którego HVC posiada receptory), znaczną podatność komórek HVC na stres oksydacyjny czy duże koszty energetyczne związane z rozwojem i utrzymaniem tego jądra (Buchanan et al. 2004).

Niezależnie od tego szczególnego charakteru HVC istnieje przypuszczenie, że jego rozmiar, rozpoznawany przez samice na podstawie śpiewu samca, może być uczciwym sygnałem świadczącym o kondycji i jakości osobnika, gdyż wskazuje na prawidłowy rozwój systemu nerwowego oraz całego mózgu, w tym regionów odpowiedzialnych za ważne dla przeżycia funkcje, jak pamięć, orientacja przestrzenna czy spostrzegawczość (Pffaff et al. 2007).

Korelacja między rozmiarami HVC a wielkością repertuaru samca wynika być może zarówno ze składowej genetycznej, jak i z działania czynników środowiskowych, ważnych w okresie, kiedy młode uczą się śpiewu. Przypuszcza się, że wielkość HVC jest cechą odziedziczoną oraz, że może być wrażliwa na stopień heterozygotyczności osobnika. Rozmiar jądra jest też jednak zależny od dawki bodźców akustycznych dostarczonych ptakowi w czasie wczesnego rozwoju, kiedy kształtują się struktury mózgowe (Buchanan et al. 2004).

Heterozygotyczność zamiast „dobrych genów”

Przedstawione wcześniej hipotezy dotyczące korzyści z kojarzenia z partnerami o dobrych genach opierały się na założeniu, że istnieją „dobre allele” podnoszące dostosowanie (np. odporność na pasożyty) posiadającym je osobnikom, a wybierającym je na partnerów samicom – korzyść genetyczną w postaci lepiej dostosowanego potomstwa.

Kolejni badacze zwrócili uwagę na potencjalne znaczenie innego czynnika jakim jest heterozygotyczność (Brown 1997, Reid et al. 2005). Mechanizm ten zakłada, że fenotypowa korelacja kondycji i funkcji immunologicznej z jakością cech epigamicznych jest związana ze stopniem heterozygotyczności. Znane są u zwierząt przykłady pogarszania się kondycji wraz z rosnącym stopniem wsobności (czyli również homozygotyczności) (Keller & Waller 2002) oraz negatywnego wpływu inbredu na zdolność/siłę? odpowiedzi immunologicznej (Paterson et al. 1998). W interesie samicy powinien więc być wybór partnera o jak najwyższym stopniu heterozygotyczności, pod warunkiem, że ta ostatnia jest dziedziczna lub wpływa na jakość opieki nad potomstwem sprawowanej przez samce. Możliwe, że drugorzędowe cechy płciowe odzwierciedlają heterozygotyczność. Reid et al. (2005), w eksperymencie przeprowadzonym na populacji pasówek śpiewnych wykazali spadek wielkości repertuaru wokalnego wraz z rosnącą homozygotycznością ptaka. Zależność taka może być konsekwencją negatywnego wpływu wsobności na proces neurogenezy i stopień rozwoju mózgu, czynników mających decydujące znaczenie dla zdolności uczenia się i zapamiętania bogatego repertuaru piosenek. Badacze obserwowali zdecydowaną preferencję samic w kierunku samców heterozygotycznych. Samce takie prezentowały lepszą jakość śpiewu, były w lepszej kondycji i cechowały się silniejszą odpowiedzią immunologiczną od pozostałych. Śpiew mógłby więc być uczciwym sygnałem informującym samicę o jakości partnera, dzięki pozytywnej korelacji obydwu cech ze stopniem heterozygotyczności samca.

Kojarząc się z samcem heterozygotycznym, niespokrewnionym z sobą czy o genach kompatybilnych do własnych samica teoretycznie mogłaby zwiększać szansę na heterozygotyczność swojego potomstwa. Wydaje się jednak, że pośrednie korzyści z takich kojarzeń mogą mieć znaczenie w rzadkich przypadkach małych, wysoce wsobnych populacji (Reid 2007). Korzyści dla samicy z kojarzenia z heterozygotycznym samcem są więc zazwyczaj prawdopodobnie bezpośrednie. Wynikają z pozytywnego wpływu heterozygotyczności na kondycję partnera, a przez to pośrednio np. na jakość jego opieki nad potomstwem.

Podsumowanie

Kondycja i immunokompetencja są powiązane ze śpiewem samca u ptaków śpiewających różnymi zależnościami. Niekoniecznie są to jednak związki bezpośrednie, za pomocą których można by w prosty sposób, na zasadzie przyczynowo-skutkowej, wyjaśnić współdziałanie opisywanych cech. Są one raczej determinowane przez różne czynniki środowiskowe bądź genetyczne, a zapewne i jedne i drugie. Takimi czynnikami mogą być np. poziom androgenów, stopień rozwoju mózgu i układu nerwowego, zależne z kolei od warunków rozwoju organizmu (poziomu stresu pokarmowego, zapasozyczenia, wielkości łęgu). Duże znaczenie może też mieć składowa genetyczna. Warto zauważyć, że wyniki poszczególnych badań i ich interpretacje, choć odwołują się do różnych aspektów funkcjonowania organizmu, często nie wykluczają się wzajemnie. Prawie wszystkie próby wyjaśnienia relacji między śpiewem ptaków a ich kondycją i immunokompetencją opierają się na założeniu konieczności podejmowania kompromisów między różnymi funkcjami organizmu, ze względu na rozmaitego typu koszty, z jakimi się one wiążą. Wielość hipotez i ich różnorodność, a nie jeden uproszczony model, może najlepiej odzwierciedlać złożoność rzeczywistych powiązań między kondycją i immunokompetencją a atrakcyjnością cech epigamicznych u ptaków śpiewających, a w przyszłości może przyczynić się do lepszego poznania i opisu rządzących nimi mechanizmów.

Dziękuję Jackowi Radwanowi i Joannie Rutkowskiej za cenne wskazówki oraz Zofii Prokop za uwagi językowe.

Summary: Relationship between the quality of song and condition and immunocompetence in songbirds. Condition and immunocompetence are related to the quality of male song in songbirds. However, this does not necessarily involve a direct, cause-effect relationship. In most cases the indirect relationships are determined by various environmental or genetic factors, or both. Among these factors are e.g. androgen level, the development of brain and nervous system affected by external conditions during an organism development (the level of nutritional stress, parasite load, brood size). The genetic component seems to be of great importance. It's worth mentioning that the results of various studies and their interpretations, though concern different aspects of an organism functioning, do not exclude each other. Almost all hypotheses explaining relationships between bird song, condition and immunocompetence imply the trade-offs between different body functions as a result of related costs. The high number and diversity of hypotheses may better reflect the complexity of real relationships between condition and immunocompetence, and the attractiveness of epigamic traits in songbirds, than one simplified model.

Literatura

- Andersson M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press.
- Birkhead T., Buchanan K., Devoogd T., Pellatt E., Szekely T., Catchpole C. 1997. Song, sperm quality and testes asymmetry in the Sedge Warbler. *Am. Behav.* 53: 965-971.
- Birkhead T., Fletcher F., Pellatt E. 1998. Nestling diet, secondary sexual traits and fitness in the zebra finch. *Proc. of the Royal Society, Series B* 266: 385-390.
- Brown J. 1997. A theory of mate choice based on heterozygosity. *Behav. Ecol.* 8: 60-65.
- Buchanan K. 2000. Stress and the evolution of condition-dependent signals. *Trends Ecol. Evol.* 15: 156-160.
- Buchanan K., Catchpole C., Lewis W., Lodge A. 1999. Song as an indicator of parasitism in the sedge warbler. *Anim. Behav.* 57: 307-314.
- Buchanan K., Leitner S., Spencer K., Goldschmith A., Catchpole C. 2004. Developmental stress selectively affects the song control nucleus HVC in the zebra finch. *Proc. of the Royal Society, Series B* 271: 2381-2386.
- McDonald I., Kempster B., Zanette L., MacDougall-Shackelton S. 2006. Early nutritional stress impairs development of a song-control brain region in both male and female juvenile song sparrows (*Melospiza melodia*) at the onset of song learning. *Proc. of the Royal Society, Series B* 273: 2559-2564.
- Dreiss A., Navarro C., Møller A. 2008. Effects of an immune challenge on multiple components of song display in Barn swallow *Hirundo rustica*: implications of sexual selection. *Ethology* 114: 955-964.
- Evans M., Goldsmith A., Norris S. 2000. The effects of testosterone on antibody production and plumage colouration in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47: 156-163.
- Folstad I., Karter A. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *Am. Nat.* 139: 603-622.
- Gil D., Gahr M. 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends Ecol. Evol.* 17: 133-141.
- Gil D., Naguib M., Buchanan K., Rutstein A., Gahr M. 2006. Early condition, song learning, and the volume of song nuclei in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). Wiley InterScience, DOI 10.1002/neu.20312
- MacGraw K., Ardia D. 2007. Do corticosteroids buffer testosterone-induced immunosuppression? An experimental test in a colorful songbird. *Biol. Lett.* 3: 375-378.
- Hamilton W., Zuk M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218: 384-387.
- Keller L., Waller D. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol. Evol.* 17: 230-241.
- Møller A., Henry P., Erritzøe J. 2000. The evolution of song repertoires and immune defence in birds. *Proc. of the Royal Society, Series B* 267: 165-169.

- Naguib M., Nemitz A. 2007. Living with the past: nutritional stress in juvenile males has immediate effect on their plumage ornaments and on adult attractiveness in zebra finch. *Plos One* 2 (9): e901. doi:10.1371/journal.pone.0000901
- Naguib M., Riebel K., Marzal A., Gil D. 2004. Nestling immunocompetence and testosterone covary with brood size in a songbird. *Proc. of the Royal Society, Series B* 271: 833–838.
- Nowicki S., Hasselquist D., Bensch S., Peters S. 2000. Nestling growth and the song repertoire size in great reed warblers: evidence for song learning as an indicator mechanism in mate choice. *Proc. of the Royal Society, Series B* 267: 2419–2424.
- Nowicki S., Peters S., Podos J. 1998. Song learning, early nutrition and sexual selection in songbirds. *Am. Zool.* 38: 179–190.
- Paterson S., Wilson K., Pemberton J. 1998. Major histocompatibility complex variation associated with juvenile survival and parasite resistance in large unmanaged ungulate population (*Ovis aries* L.). *Proc. of the National Academy of Sciences USA* 95: 3714–3719.
- Patridge L. 1983. Non-random mating and offspring fitness. In: Bateson P. (ed.). *Mate choice*, ss. 227–255. Cambridge University Press.
- Pfaff J., Zanette L., MacDougall-Shackleton S., MacDougall-Shackleton E. 2007. Song repertoire size varies with HVC volume and is indicative of male quality in song sparrow (*Melospiza melodia*). *Proc. of the Royal Society, Series B* 274: 2035–2040.
- Reid J. 2007. Secondary sexual ornamentation and non-additive genetic benefits of female mate choice. *Proc. of the Royal Society, Series B* 274: 1395–1402.
- Reid J., Arcese P., Cassidy L., Marr A., Smith J., Keller L. 2005. Hamilton and Zuk meet heterozygosity? Song repertoire size indicates inbreeding and immunity in song sparrows (*Melospiza melodia*). *Proc. of the Royal Society, Series B* 272: 481–487.
- Roberts M., Buchanan K., Hasselquist D., Evans M. 2007. Effects of testosterone and corticosterone on immunocompetence in the zebra finch. *Horm. Behav.* 51: 126–134.
- Saino N., Galeotti P., Sacchi R., Møller P. 1996. Song and immunological condition in male barn swallow (*Hirundo rustica*). *Behav. Ecol.* 8: 364–371.
- Spencer K., Buchanan K., Leitner S., Goldschmith A., Catchpole C. 2005. Parasites affect song complexity and neural development in a songbird. *Proc. of the Royal Society, Series B* 272: 2037–2043.
- Zahavi A. 1975. Mate selection – a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53: 205–214.

Magdalena Herdegen

Institut Nauk o Środowisku UJ
Gronostajowa 7, 30-387 Kraków
magdalena.herdegen@uj.edu.pl