

## Chów wsobny a strategie związane z wyborem partnera do rozrodu u ptaków

Aneta Arct

Kojarzenia wsobne (ang. *inbreeding*) zwiększają stopień homozygotyczności u potomstwa, co prowadzi do ekspresji niekorzystnych, recesywnych alleli lub niekorzystnych interakcji epistatycznych między homozygotycznymi loci (Lynch & Walsh 1998). Pojawiająca się w wyniku takiego kojarzenia depresja inbredowa prowadzi do obniżenia żywotności i płodności potomstwa oraz wzrostu jego wrażliwości na czynniki chorobotwórcze (przegląd w: Keller & Waller 2002).

Jeśli skutki chowu wsobnego są negatywne dla dostosowania potomstwa, dobór powinien faworyzować mechanizmy jego unikania. Jednym z mechanizmów unikania chowu wsobnego jest zróżnicowana płciowo dyspersja, nosząca nazwę dyspersji natalnej, czyli dyspersji między miejscem urodzenia i pierwszego rozrodu. Samce wielu gatunków po osiągnięciu dojrzałości płciowej rozmnażają się w miejscu urodzenia lub w jego bliskim sąsiedztwie, podczas gdy samice emigrują z miejsca urodzenia. Pozwala to rodzeństwu z dużym prawdopodobieństwem unikać kojarzeń między sobą dzięki zróżnicowanym miejscom rozrodu (Greenwood 1980).

Liczne badania dowodzą, iż zdolność rozpoznawania pokrewieństwa jest również istotnym czynnikiem pozwalającym na unikanie kojarzeń z osobnikami spokrewnionymi, zarówno u ssaków, jak i u ptaków (Pusey & Wolf 1996). Wyróżnia się dwa podstawowe mechanizmy rozpoznawania pokrewieństwa: (1) socjalny, który sugeruje, iż osobniki uczą się rozpoznawać krewniaków podczas wspólnego przebywania z nimi w tym samym gnieździe i (2) genetyczny, gdzie osobniki rozpoznają krewnego ze względu na obecność cech podobnych do własnych (ang. *self-referent phenotype matching*) lub występujących u rodziców czy rodzeństwa (ang. *family-phenotype matching*) (Pusey & Wolf 1996, Kruczek & Gołas 2001). Szereg prac potwierdza istnienie pierwszego z wymienionych mechanizmów u ptaków (przegląd w: Komdeur & Hatchwell 1999). Klasycznego przykładu dostarcza nam gęgawa *Anser anser*. Więź, która tworzy się między pisklętami a ich rodzicami, powstaje dzięki odmianie uczenia się znanej jako wdrukowanie (ang. *imprinting*). Powstaje ona zazwyczaj w ciągu kilku godzin od wyklucia się piskląt z jaj. Konrad Lorenz – jeden z pionierów badań etologicznych nad mechanizmami rozpoznawania pokrewieństwa – odkrył, że świeżo wyklute pisklęta mogą wpoić sobie wizerunek człowieka, a nawet przedmiotu (Krebs & Davies 2001).

Z drugiej strony istnieją również badania, które wskazują, iż rozpoznawanie osobników spokrewnionych może pojawić się niezależnie od wcześniejszych oddziaływań socjalnych (Bateson 1989, Schielzeth et al. 2008, Arct et al. 2010). W tym systemie rozpoznawania pokrewieństwa zaangażowane musiałyby być jednak cechy fenotypowe będące konsekwencją genetycznego pokrewieństwa. U ptaków cechami takimi mogą być

elementy upierzenia (np. Burley & Bartels 1990), śpiew (np. Miller 1979, Zann 1996), zachowanie (van Oers et al. 2004) bądź sygnały olfacyjne (Zelano & Edwards 2002). Wyniki licznych badań potwierdziły, że bodźce węchowe odgrywają szczególną rolę w przekazywaniu informacji o stopniu pokrewieństwa wśród kręgowców (Kruczek & Gołas 2001). Natomiast do niedawna sądzono, że u ptaków węch nie odgrywa istotnej roli w rozpoznawaniu pokrewieństwa ze względu na małe rozmiary opuszki węchowej (Remane et al. 1972). Pogląd ten zmienił się w ostatnich latach dzięki badaniom genetycznym, w których wykazano, że liczba genów receptorów zapachów u niektórych gatunków ptaków jest większa niż ta stwierdzona u ludzi czy u innych gatunków ssaków (Steiger et al. 2008). Prawdopodobnie, podobnie jak u ssaków, zapach ptaków niesie informację o podobieństwie genów głównego kompleksu zgodności tkankowej (ang. *major histocompatibility complex*, MHC) (Zelano & Edwards 2002). Geny MHC kodują białka o kluczowym znaczeniu w rozpoznawaniu obcych antygenów i inicjowaniu odpowiedzi immunologicznej. Uważa się, że geny MHC wykazują ścisły związek z dostosowaniem osobnika (Piertney & Oliver 2006). Zatem zapach regulowany przez skład białek MHC prawdopodobnie pozwala na rozpoznawanie organizmów blisko spokrewnionych i tym samym pomaga samicom wybrać odpowiedniego partnera do rozrodu.

## **Chów wsobny a wybór partnera socjalnego do rozrodu**

Wybór partnera do rozrodu to jedna z najważniejszych decyzji, jaką samica podejmuje w ciągu całego życia, bowiem od niej zależy jej całonocny sukces reprodukcyjny. Ponieważ to samice są częściej tą płcią, której potencjalne tempo reprodukcji jest niższe niż samców, nie jest zaskakujący fakt, że u wielu gatunków zwierząt, od owadów po ssaki, to właśnie one są bardziej wybiórcze względem partnera płciowego (Andersson 1994). Dzięki aktywnemu wyborowi partnera samice mogą zyskiwać korzyści bezpośrednie na przykład zasoby, takie jak pokarm czy opieka rodzicielska bądź pośrednie korzyści genetyczne (Andersson 1994). W ciągu ostatnich dwóch dekad, dzięki postępom dokonany w biologii molekularnej, badacze mogli przyrzeć się bliżej mechanizmowi wyboru partnera do rozrodu opartego o korzyści pośrednie.

W obliczu nowych faktów w centrum zainteresowań znalazły się dwie główne hipotezy tłumaczące dobór płciowy w oparciu o korzyści pośrednie: hipoteza „dobrych genów” (ang. *good genes*) i hipoteza „kompatybilnych genów” lub „zgodnych genów” (ang. *compatible genes*). Według hipotezy „dobrych genów” samice czerpią korzyści genetyczne w postaci efektów addytywnych wynikających z korzystnych dla dostosowania alleli, przekazywanych potomstwu przez samce (Kempnaers 2007). Ojcowski genotyp podnosiłby w tym wypadku dostosowanie piskląt poprzez przekazywanie konkretnych alleli poprawiających żywotność lub atrakcyjność potomstwa.

Ostatnio jednak postuluje się także, że samice nie szukają najlepszych genotypów w sensie absolutnym, a jedynie takich, które „pasują” do ich własnego zestawu genów pod względem konkretnych układów alleli (np. MHC). Trivers (1972) jako pierwszy zasugerował, że samica może maksymalizować dostosowanie swojego potomstwa nie przez wybór najbardziej atrakcyjnego samca, ale samca bardziej kompatybilnego z nią samą pod względem genetycznym. Hipoteza „kompatybilnych genów” zakłada istnienie korzyści genetycznych o charakterze nieaddytywnym, związanych z przekazywaniem potomstwu nie pojedynczych, uniwersalnie dobrych alleli, ale określonych ich układów. U jej podstaw leży proste założenie: potomstwo otrzymuje nie pojedyncze allele, ale całe układy alleli powiązanych poprzez interakcje (w obrębie tego samego locus – mowa wtedy o zjawisku dominacji – oraz pomiędzy różnymi loci – kiedy interakcje wynikają z epistazy). Wobec tego samice wybierając partnera bardziej „kom-

patybilnego genetycznie” mogą unikać negatywnych skutków chowu wsobnego i/lub czerpać korzyści w postaci zwiększonej heterozygotyczności potomstwa.

Pozytywny wpływ heterozygotyczności na dostosowanie osobnika może wynikać ze zjawiska dominacji (w układach heterozygotycznych maskowane są efekty szkodliwych alleli), bądź wynikać z mechanizmu naddominacji (ang. *overdominance*), w przypadku której allel recesywny może okazać się korzystny. W ocenie stopnia podobieństwa heterozygotyczności potomstwa szerokie zastosowanie znalazły markery mikrosatelitarne (ang. *short tandem repeats*, STR). Markery te charakteryzują się prostym sposobem dziedziczenia, wysokim tempem mutacji oraz wysokim poziomem polimorfizmu. Istnieją liczne dane empiryczne, które potwierdzają pozytywną korelację pomiędzy heterozygotycznością w loci mikrosatelitarnych, a ważnymi komponentami dostosowania takimi jak wielkość terytorium, parametry śpiewu samca, sukces reprodukcyjny, wielkość lęgu, tempo wzrostu i przeżywalność piskląt czy prawdopodobieństwo przystąpienia do rozrodu (przegląd w: Kempnaers 2007).

Jeżeli heterozygotyczność koreluje z komponentami dostosowania (jak sugerują liczne badania), zarówno samice jak i samce powinny maksymalizować (bądź optymalizować) heterozygotyczność swojego potomstwa. Dotychczasowe badania sugerują, że heterozygotyczność potomstwa koreluje negatywnie z podobieństwem genetycznym partnerów (Richardson et al. 2005, Oh & Badyaev 2006). W związku z tym należy oczekiwać, że samice powinny wybierać na partnerów socjalnych samce odmienne genetycznie od nich samych. Jednak tylko nieliczne prace przeprowadzone w warunkach naturalnych na ptakach potwierdzają, że samice unikają kojarzeń z samcami podobnymi do nich samych pod względem genetycznym i w ten sposób zwiększają heterozygotyczność swojego potomstwa (Freeman-Gallant et al. 2003, Marshall et al. 2003, Oh & Badyaev 2006). Oh i Badyaev (2006) używając do szacowania podobieństwa genetycznego markerów mikrosatelitarnych wykazali, że samice preferują samce odmienne genetycznie od nich samych jedynie wśród par rozpoczynających lęgi późno w sezonie rozrodczym. Wpływ podobieństwa genetycznego na wybór partnera nie został jednak potwierdzony u sikory modrej *Cyanistes caeruleus* (Garcia-Navas et al. 2009).

Idealnym kandydatem do testowania hipotezy „kompatybilnych genów” okazują się być geny głównego układu zgodności tkankowej. W odróżnieniu od markerów mikrosatelitarnych, które uważa się za neutralne selekcyjnie (jako sekwencje niekodujące nie podlegają one doborowi), geny MHC stanowią najprawdopodobniej najlepszy znany system do badania na poziomie genów, w jaki sposób dobór naturalny wpływa na lokalne przystosowania u kręgowców (Piertney & Oliver 2006). Dzięki rozwojowi technik molekularnych oraz dostępu do sekwencji DNA w obrębie regionu MHC u przedstawicieli każdej z grup kręgowców, możliwe będzie rozszerzenie badań o geny MHC.

W dotychczasowych badaniach, które przeprowadzono w naturalnej populacji bagienika żółtobrewego *Passerculus sandwichensis* wykazano, że samice wybierały partnerów bardziej odmiennych pod względem konkretnych układów alleli MHC (Freeman-Gallant et al. 2003). Z kolei Richardson et al. (2005), badając populację namorzynka seszelskiego *Acrocephalus sechellensis* nie stwierdzili takiego związku. Niemniej jednak brak tego związku nie jest zaskakujący, w tej mało licznej populacji występuje bowiem ograniczona dostępność wolnych terytoriów (na 320 dorosłe ptaki przypada 100 terytoriów). Prawdopodobnie zatem samica wybiera samca, który w danej chwili posiada terytorium niezależnie od jego indywidualnej jakości.

Powyższy, dość niejednorodny obraz uzyskanych do tej pory wyników może wynikać z faktu, iż w warunkach naturalnych na wybór partnera do rozrodu może wpływać wiele innych niż genetyczne czynników (np. jakość terytorium), które rzadko pozostają pod kon-

trolą badaczy. W takiej sytuacji przewagę mają badania eksperymentalne prowadzone w hodowlach laboratoryjnych. W ściśle kontrolowanych warunkach można uzyskać duże wielkości prób, a dzięki kontrolowanym kojarzeniom i znajomości rodowodów można eksperymentalnie kształtować stopień pokrewieństwa między samcem i samicą. W warunkach naturalnych badacze muszą operować na zastanej zmienności w pokrewieństwie między osobnikami.

Ptaki stanowią idealny model w badaniach dotyczących rozpoznawania pokrewieństwa na poziomie osobniczym i wykorzystania tego mechanizmu w wyborze partnera. Wynika to z ich biologicznych właściwości sposobu rozmnażania się i rozwoju jaja poza organizmem matki. Problem z wyłączeniem ekspozycji na bliskich krewnych w czasie ciąży u ssaków jest bardzo łatwy do wyeliminowania u ptaków, ze względu na możliwość wymiany jaj między gniazdami jeszcze przed rozpoczęciem rozwoju zarodka. Takie jaja znakuje się indywidualnie, a w dniu spodziewanego klucia gniazda sprawdza się co godzinę (na noc jaja umieszczone są w inkubatorze). W ten sposób wiadomo, z którego jaja pochodzi dane pisklę. Dzięki wymianie jaj między gniazdami można badać czy osobniki przy wyborze partnera wykorzystują mechanizm socjalny rozpoznawania pokrewieństwa czy genetyczny. Aby wykazać, który z mechanizmów rozpoznawania pokrewieństwa wykorzystują ptaki można przeprowadzić standardowe testy preferencji. W takim teście czas, jaki samica spędza u jednego z prezentowanych samców jest wskaźnikiem jej preferencji. Jeżeli zatem chcemy zbadać, który z mechanizmów działa w populacji, można zaprezentować samicy samca spokrewnionego, z którym nie wychowała się we wspólnym gnieździe (badamy w ten sposób genetyczny mechanizm rozpoznawania pokrewieństwa) oraz samca niespokrewnionego, z którym się wychowała w jednym gnieździe (badamy w ten sposób socjalny mechanizm). Kontrolę dla obydwu samców będzie stanowić samiec niespokrewniony, z którym samica nie miała wcześniej żadnych kontaktów. Jeżeli samica spędza więcej czasu po stronie samca niespokrewnionego można wnioskować, że unika brata i potrafi rozpoznać pokrewieństwo.

Innym sposobem badania mechanizmów rozpoznawania pokrewieństwa jest selektywne kojarzenie osobników, a następnie sprawdzanie prawdopodobieństwa z jakim osobniki przystępują do lęgów oraz mierzenie inwestycji rodzicielskiej (na przykład wyrażonej masą jaja). I tak, w eksperymencie przeprowadzonym na laboratoryjnej populacji zeberek *Taeniopygia guttata* samice skojarzone z bratem, z którym nie wychowały się we wspólnym gnieździe, z mniejszym prawdopodobieństwem przystępowały do lęgów, a te, które do nich przystępowały składały mniejsze lęgi w porównaniu z parami niespokrewnionymi (Arct et al. 2010). Poprzez wykorzystanie osobników spokrewnionych, ale wychowywanych w osobnych gniazdach, badania te pozwoliły odpowiedzieć na pytanie, czy genetyczny mechanizm rozpoznawania pokrewieństwa może być narzędziem, które samice wykorzystują w decyzjach związanych z wyborem partnera i inwestycją w potomstwo. Również inne badania sugerują, iż rozpoznawanie osobników spokrewnionych może pojawić się niezależnie od wcześniejszych oddziaływań socjalnych. Na taki mechanizm wskazują badania na przepiórkach japońskich *Coturnix japonica*, w których samice preferowały swoich kuzynów, z którymi nie miały żadnych wcześniejszych kontaktów socjalnych (Bateson 1982). Podobnie badania laboratoryjne, które opierały się na eksperymentalnych manipulacjach podobieństwem genetycznym między partnerami, wykazały, że samice zeberek w standardowych testach preferencji znacząco częściej wybierały partnerów niespokrewnionych niż braci, z którymi nie wychowywały się we wspólnym gnieździe (Schielzeth et al. 2008). Zatem skutkiem zdolności zwierząt do rozpoznawania krewniaków może być unikanie kojarzenia w pokrewieństwie.

Niemniej jednak zjawisko kojarzeń krewniaczych jest obserwowane w naturalnych populacjach (Kokko & Ots 2006). Może to wynikać z faktu, że w niektórych przypadkach unikanie kojarzeń w pokrewieństwie może być bardziej kosztowne niż depresja inbredowa, która jest wynikiem takich kojarzeń (Kokko & Ots 2006). Może mieć to miejsce szczególnie w sytuacjach gdzie wybór partnera jest ograniczony, na przykład w izolowanych populacjach monogamicznych (np. na wyspach), gdzie w rozrodzie bierze udział większość samców.

W takiej sytuacji skutecznym mechanizmem unikania szkodliwych efektów chowu wsobnego mogą być kopulacje pozapartnerskie (Kempenares 2007). Można się zatem spodziewać, że samice skojarzone z partnerami bardziej podobnymi genetycznie do nich samych, w celu uniknięcia negatywnych skutków inbrodu oraz zwiększania ogólnej zmienności genetycznej potomstwa, będą częściej angażować się w kopulacje pozapartnerskie z partnerami bardziej odmiennymi genetycznie (Kempenares 2007).

### **Kojarzenia pozapartnerskie jako strategia unikania chowu wsobnego**

Kojarzenia pozapartnerskie (ang. *extra pair copulations*, EPC), odpowiedzialne za genetyczną poliginię, to rozpowszechniona strategia rozrodcza wśród ptaków (przegląd w: Petrie & Kempenaers 1998). Dane empiryczne potwierdzają, że podobieństwo genetyczne między partnerami socjalnymi pozwala przewidzieć z dużym prawdopodobieństwem posiadanie potomstwa spoza pary (np. Blomqvist 2002, Tarvin et al. 2005, Freeman-Gallant et al. 2006, Oh & Badyaev 2006, Kempenares 2007). U bagiennika żółtobrewego stwierdzono pozytywny związek między stopniem podobieństwa genetycznego partnerów a posiadaniem potomstwa spoza pary socjalnej. Związek ten obrazowały różne rodzaje zastosowanych markerów genetycznych, na podstawie których oszacowano podobieństwo genetyczne między partnerami (Freeman-Gallant et al. 2003, 2006). Wiele jest jednak badań, w których nie zaobserwowano żadnego związku między podobieństwem genetycznym partnerów socjalnych a prawdopodobieństwem kopulacji pozapartnerskich (np. Charmantier et al. 2004, Kleven & Lifjeld 2005, Richardson et al. 2005, Stapleton et al. 2007, Kawano et al. 2009), co może wynikać z faktu, że wyżej wymienieni autorzy prowadzili badania na niewielkich próbach, lub z wykorzystaniem niewłaściwych miar oszacowania podobieństwa genetycznego (na przykład zbyt małej liczby loci mikrosatelitarnych, Masters et al. 2009). Przykładowo, Oh & Badyaev (2006) stwierdzili związek między podobieństwem genetycznym partnerów socjalnych a prawdopodobieństwem kopulacji pozapartnerskich dla 45 przebadanych par ptaków, dla których oszacowano podobieństwo genetyczne z udziałem 16 loci mikrosatelitarnych. Natomiast w badaniach, w których liczba par oraz liczba użytych markerów genetycznych były co najmniej o połowę mniejsze taki związek nie został zaobserwowany (np. Kleven et al. 2005, Edly-Wright et al. 2007).

### **Heterozygotyczność potomstwa jako potencjalna korzyść genetyczna z angażowania się w kopulacje pozapartnerskie**

Jeżeli samice wybierają na partnerów spoza pary samce bardziej odmienne pod względem genetycznym od nich samych i ich partnerów socjalnych, można oczekiwać, że potomstwo spoza pary będzie lepiej dostosowane ze względu na wyższy stopień heterozygotyczności niż potomstwo z kojarzeń wewnątrz pary. Wyniki niektórych badań potwierdzają to przewidywanie. Potomstwo spoza pary charakteryzowało się wyższym stopniem heterozygotyczności u modraszki *Cyanistes caeruleus* (Foerster et al. ) i nadobniczki drzewnej *Tachycineta bicolor* (Stapleton et al. 2007). Podobnie Fossøy et al. (2008) wykazali, że u podróźniczka *Luscinia svecica* potomstwo spoza pary było bardziej heterozygotyczne. Inne, bardzo intere-

sujące badania przeprowadzone przez Dreissa (2008) sugerują, że samice modraszki czerpią odmienne korzyści genetyczne w zależności od swojej kondycji. Samice w lepszej kondycji – wyrażonej wyższą masą ciała – posiadały więcej potomstwa spoza pary w sytuacji, kiedy ich partner socjalny był „złej jakości” (jakość samca szacowano na podstawie ornamentu płciowego). Natomiast samice w gorszej kondycji posiadały więcej potomstwa spoza pary jeżeli ich partner socjalny był do nich bardziej podobny genetycznie. W konsekwencji, potomstwo z kojarzeń poza parą miało wyższy poziom heterozygotyczności od swojego rodzeństwa. Jednak doświadczalnych dowodów na istnienie korzyści genetycznych z kopulacji pozapartnerskich zgromadzono jak dotąd niewiele, a szereg badań nie potwierdza wyżej przedstawionych wyników (np. Charmantier et al. 2004, Augustin et al. 2007).

## Podsumowanie

W ciągu ostatnich dwóch dekad, dzięki rozwojowi metod badawczych w biologii molekularnej, badacze mogli przyjrzeć się bliżej mechanizmom wyboru partnera do rozrodu opartym o korzyści genetyczne. Rezultaty dotychczasowych badań są nadal niewystarczające, aby w pełni zrozumieć mechanizm wyboru partnera, zarówno socjalnego, jak i spoza pary, w oparciu o korzyści genetyczne. Nawet w badaniach, w których wielkość próby i liczba markerów genetycznych były teoretycznie wystarczające, nie zawsze udało się wykazać taki związek (przegląd w: Mays et al. 2008). Powodem tych niejasności może być fakt, iż w warunkach naturalnych, w których prowadzono większość prezentowanych badań, na wybór partnera do kojarzeń mogło mieć wpływ wiele czynników nie poddających się kontroli lub też trudnych do oszacowania.

Serdeczne podziękowania kieruję do prof. dr. hab. Mariusza Cichonia, Edyty Podmokłej i dr. Rafała Martyki za cenne uwagi i dyskusję w trakcie powstawania tekstu.

**Summary: Mate choice strategies and inbreeding avoidance in birds.** It is well established that progeny of inbred matings are less fit, and that inbred individuals suffer from reduced viability and fertility. Since inbreeding depression is costly, we may expect that individuals should avoid mating with close relatives or genetically similar members of the opposite sex. At the other hand, inbreeding avoidance may lead to considerable loss of breeding opportunities. This may stem, for example, from constraints on mate availability. If mate availability is low, we could expect that individuals may accept mating with close relative. In such situation individuals may try to avoid inbreeding indirectly for example by seeking for extra pair copulation. In this article, I review the empirical evidence for inbreeding avoidance via kin discrimination and mate choice among birds.

## Literatura

- Andersson M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press.
- Arct A., Rutkowska J., Martyka R., Drobnik S.M., Cichoń M. 2010. Kin recognition and adjustment of reproductive effort in zebra finches. *Biol. Lett.* 6: 762–764.
- Augustin J., Blomqvist D., Szép T., Szabó Z.D., Wagner R.H. 2006. No evidence of genetic benefits from extra-pair fertilizations in female sand martins *Riparia riparia*. *J. Ornithol.* 148: 189–198.
- Bateson P. 1982. Preferences for cousins in Japanese quail. *Nature* 295: 236–237.
- Burley N., Bartels P.J. 1990. Phenotypic similarities of sibling zebra finches. *Anim. Behav.* 39: 174–180.
- Blomqvist D., Andersson M., Kupper C., Cuthill I.C., Kis J., Lanctot R.B., Sandercock B.K., Székely T., Wallander J., Kempenaers B. 2002. Genetic similarity between mates and extra-pair parentage in three species of shorebirds. *Nature* 419: 613–615.
- Charmantier A., Blondel J., Perret P., Lambrechts M.M. 2004. Do extra-pair paternities provide genetic benefits for female blue tits *Parus caeruleus*. *J. Avian Biol.* 35: 524–532.

- Dreiss A., Silva N., Richard M., Møyer F., Théry M., Møller A.P., Danchin E. 2008. Condition-dependent genetic benefits of extrapair fertilization in female blue tits *Cyanistes caeruleus*. *J. Evol. Biol.* 21: 1814–1822.
- Edly-Wright C., Schwagmeyer P.L., Parker P.G., Mock D.W. 2007. Genetic similarity of mates, offspring health and extrapair fertilization in house sparrows. *Anim. Behav.* 73: 367–378.
- Foerster K., Delhey K., Johnsen A., Lifjeld J.T., Kempenaers B. 2003. Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. *Nature* 425: 714–717.
- Fossøy F., Johnsen A., Lifjeld J.T. 2008. Multiple genetic benefits of female promiscuity in a socially monogamous passerine. *Evolution* 62: 145–156.
- Freeman-Gallant C.R., Wheelwright N.T., Meiklejohn K.E. 2006. Genetic similarity, extrapair paternity, and offspring quality in Savannah sparrows *Passerculus sandwichensis*. *Behav. Ecol.* 17: 952–958.
- Garcia-Navas V., Ortego J., Sanz J.J. 2009. Heterozygosity-based assortative mating in blue tits *Cyanistes caeruleus*: implications for the evolution of mate choice. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 276: 2931–2940.
- Greenwood P. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.* 28: 1140–1162.
- Keller L.F., Waller D.M. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol. Evol.* 17: 230–241.
- Kawano K.M., Yamaguchi N., Kasuya E., Yahara T. 2009. Extra – pair mate choice in the female great tit *Parus major* : good males or compatible males. *J. Ethol.* 27: 349–359.
- Kempenaers B. 2007. Mate Choice and Genetic Quality: A Review of the Heterozygosity Theory. *Advances in the study of behavior*, vol. 37.
- Kleven O., Jacobsen F., Robertson R.J., Lifjeld J.T. 2005. Extrapair mating between relatives in the barn swallow: a role for kin selection? *Biol. Lett.* 1: 389–392.
- Kleven O., Lifjeld J.T. 2005. No evidence for increased offspring heterozygosity from extra-pair mating in the reed bunting. *Behav. Ecol.* 16: 561–565.
- Kokko H., Ots I. 2006. When not to avoid inbreeding. *Evolution* 60: 467–475.
- Krebs J.R., Davies N.B. 2001. Wprowadzenie do ekologii behawioralnej. Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Krokene C., Lifjeld J.T. 2000. Variation in the frequency of extra-pair paternity in birds: a comparison of an island and a mainland population of blue tits. *Behaviour* 137: 1317–1330.
- Kruczek M., Gołas A. 2001. Mechanizmy rozpoznawania osobników spokrewnionych. *Wszechświat* 10–12: 250–252.
- Lynch M., Walsh B. 1998. Genetics and analysis of quantitative traits. Sinauer Associates, Sunderland.
- Marshall R.C., Buchanan K.L., Catchpole C.K. 2003. Sexual selection and individual genetic diversity in a songbird. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 270: 248–250.
- Masters B.S., Johnson L.S., Johnson B.G., Neely C.J., Williams K.L. 2009. Compatible alleles and extra-pair paternity: Conclusions depend on the microsatellite loci used. *Condor* 111: 365–369.
- Mays H.L., Albrecht T., Liu M., Hill G.E. 2008. Female choice for genetic complementarity in birds: a review. *Genetica* 134: 147–158.
- Miller D.B. 1979. The acoustic basis of mate recognition by female zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Anim. Behav.* 27: 376–380.
- Neff B.D., Pitcher T.E. 2008. Mate choice for non-additive genetic benefits: a resolution to the lek paradox. *J. Theor. Biol.* 254: 147–155.
- van Oers K., Drent P.J., de Goede P., van Noordwijk A.J. 2004. Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 271: 65–73.
- Oh K.P., Badyaev A.V. 2006. Adaptive genetic complementarity in mate choice can coexist with preference for elaborate sexual traits. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 273: 1913–1919.
- Petrie M., Kempenaers B. 1998. Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations. *Trends Ecol. Evol.* 13: 52–58.
- Piertney S.B., Oliver M.K. 2006. The evolutionary ecology of the major histocompatibility complex. *Heredity* 96: 7–21.
- Pusey A., Wolf M. 1996. Inbreeding avoidance in animals. *Trends Ecol. Evol.* 11: 201–206.

- Remane A., Storch V., Welsch U. 1972. Kurzes Lehrbuch der Zoologie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Richardson D.S., Burke T., Komdeur J., von Schantz T. 2005. MHC-based patterns of social and extra-pair mate choice in the Seychelles warbler. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 1564: 759–767.
- Schielzeth H., Burger C., Bolund E., Forstmeier W. 2008. Assortative versus disassortative mate preferences in the zebra finch based on self-referent phenotype matching. *Anim. Behav.* 76: 1927–1934.
- Stapleton M.K., Kleven O., Lifjeld J.T., Robertson R.J. 2007. Female tree swallow *Tachycineta bicolor* increase offspring heterozygosity through extrapair mating. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61: 1725–1733.
- Schielzeth H., Burger C., Bolund E., Forstmeier W. . 2008. Avian olfactory receptor gene repertoires: evidence for a well-developed sense of smell in birds? *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 1649: 2309–23177.
- Tarvin K.A., Webster M.S., Tuttle E.M., Pruett-Jones S. 2005. Genetic similarity of social mates predicts the level of extrapair paternity in splendidfairy – wrens. *Anim. Behav.* 70: 945–955.
- Trivers R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. W: Campbell B. (ed.). *Sexual selection and the descent of man, 1871–1971*, ss. 136–179. Aldine, Chicago.
- Zann R.A. 1996. *The Zebra Finch: a Synthesis of Field and Laboratory Studies*. Oxford University Press.
- Zelano B., Edwards S.V. 2002. An MHC component to kin recognition and mate choice in birds: predictions, progress, and prospects. *American Naturalist* 160: 225–237.

**Aneta Arct**  
 Instytut Nauk o Środowisku UJ  
 Gronostajowa 7, 30-387 Kraków  
 aneta.arct@uj.edu.pl