

Aus der Wissenschaft

Der Geruchssinn der Vögel – ein Schlüsselfaktor bei der Partnerwahl und evolutionären Überlebensstrategie der Arten?

Von Dr. Franz Stüb (GAV 216)

Einleitung

Den Satz „diese Person kann ich nicht riechen“ hat fast jeder von uns schon mal gehört oder gar selbst gebraucht oder wenigstens insgeheim gedacht. Gemeint war dabei aber eigentlich nicht ein manchmal objektiv deutlich wahrnehmbarer, unangenehmer Körpergeruch eines Mitmenschen mit mangelhafter Hygiene. Stattdessen beschreibt dieser Satz eher ein diffuses Gefühl der Ablehnung, das einen im Umgang mit manchem Mitmenschen beschleichen kann, ohne dass damit eine bewusste Geruchswahrnehmung zu verbinden ist.

Gefühle, so glaubt man gemeinhin, sind sowieso etwas nicht konkret Fassbares, gleichsam Immaterielles, Mystisches und sogenannte Instinkte gibt es ja nur bei Tieren. Wir Menschen glauben, wir sind eigentlich rein rational gesteuert und treffen alle unsere Entscheidungen selbstbewusst, frei und unabhängig nach eigenem Willen.

Neuere Forschungen im Bereich der Neurobiologie und Verhaltensbiologie liefern jedoch immer mehr konkrete Hinweise, dass sowohl das tierische als auch das menschliche Sozialverhalten und vor allem auch die Partnerwahl durch unbewusst wahrgenommene, chemische Geruchssignale und nicht durch vermeintlich rationale Entscheidungen maßgeblich beeinflusst werden (Lit. Ref. 1; 2; 3). Zumindest erscheinen auch diesbezüglich die Unterschiede zwischen Mensch und Tier nicht mehr so gravierend, wie man das vielleicht gerne glauben möchte.

Wir kennen alle auch die Floskel „zwischen uns stimmt die Chemie“. Kaum einer, der diese Floskel benutzt, um damit das gute Verhältnis zu einem Partner zu beschreiben, glaubt aber wirklich daran, dass bei dieser so beschriebenen, zwischenmenschlichen Beziehung tatsächlich reine Chemie im Spiel ist. Die meisten Zeitgenossen haben schon seit der Schulzeit ein eher belastetes Verhältnis zu den Fächern Chemie und Physik. Dadurch und vor allem auch durch Medien und Politik beeinflusst, glauben viele heutzutage auch



1 – Dem Prachtgefieder, wie hier beim Kleinen Paradiesvogel, hat man bisher u. a. den größten Anteil bei der Partnerwahl zugesprochen.

Fotos: Schmidt

sicher zu wissen, dass Chemie generell besonders schädlich und deshalb möglichst zu meiden ist. Deshalb erscheint es dem Laien vielleicht obskur oder gar absurd, dass nun ausgerechnet Chemie ein wesentlicher natürlicher Faktor bei der nicht-verbalen zwischenmenschlichen und -tierischen Kommunikation mit signifikantem Einfluss auf das Sozialverhalten, die Partnerwahl und die damit verbundenen, überlebenswichtigen Anpassungsfähigkeit der Arten an sich stetig ändernde Umweltbedingungen haben soll.

Fakt ist jedoch, dass alle Lebewesen, ob Virus, Bakterium, Pflanze oder Tier (inkl. Mensch) aus einer überschaubaren Zahl an natürlich vorkommenden, aber per se leblosen chemischen Grundsubstanzen (Elemente) bestehen, wie z. B. Kohlenstoff, Sauerstoff, Wasserstoff, Stickstoff, Schwefel, Kalzium, Phosphor, Eisen, die nach einem noch nicht völlig verstandenen mathematisch-physikalisch-chemischen Grundprinzip auf „wundersame Weise“ reproduzierbar zusammengebaut, zu einer Vielzahl an biologisch verschiedenartigen Lebewesen mit individuellen Merkmalen entstehen können. Ohne die genannten chemischen Komponenten kann aber nirgendwo Leben existieren. Auch



2 – Auch Laubenvögel haben eine sehr spezielle Balzstrategie.

Fotos: Dr. Hinkelmann

sogenannte Bio-Nahrung besteht zweifelsfrei nur aus diesen Komponenten und ist, manchen aktuellen Ideologien oder Marketingstrategien zum Trotz, nichts als reine Chemie. Demzufolge sollte es dann nicht mehr ganz so sehr überraschen, dass auch die soziale Kommunikation zwischen potentiellen Sexualpartnern einer artgleichen Population, insbesondere bei Wirbeltieren, direkt über individuell spezifische, chemische Signale in Form von Geruchsfaktoren erfolgt.

Dies alles klingt vielleicht unromantisch und je nach Ideologie, vielleicht auch politisch „nicht korrekt“, ist aber bei einer rein naturwissenschaftlichen Betrachtung der evolutionären Mechanismen des Lebens auf diesem Planeten und ggf. im ganzen Weltall nach dem aktuellen Stand des Wissens höchst relevant, insbesondere im Kontext zu Entstehung und Erhaltung von Arten.

Geruchsorientierte Partnerwahl – Aktueller Stand des Wissens

Neuere, naturwissenschaftlich gesicherte Befunde belegen zweifelsfrei, dass quer durch das Tierreich, wie bei Insekten (z. B. Seidenspinner), bei Fischen (z. B. Stichlingen) oder bei Säugetieren (z. B. Mäusen) nachgewiesen, die freie Partnerwahl geruchsorientiert, vornehmlich durch das Weibchen innerhalb einer artgleichen Gruppe erfolgt. Dies scheint neben den bekannten Strategien wie z. B. Balzverhalten, Prachtfärbung und Revierbesitz des Männchens vornehmlich durch

olfaktorisch übertragene, körpereigene chemische Geruchsstoffe (u.a. Pheromone) gesteuert zu sein (Lit. Ref. 4–7; 17). D. h. auch im Tierreich muss die „Chemie“ zwischen den Partnern stimmen, um eine Paarbildung positiv zu beeinflussen.

Bei einigen Wirbeltierarten ist es bereits sicher nachgewiesen, dass entsprechende, genetisch festgelegte Geruchsrezeptoren zur individuellen Identifizierung des Geschlechts, des Sozialstatus und der Individualität eines jeden Tieres innerhalb einer artgleichen Tiergruppe vorhanden sind und diese nasalen Rezeptoren überraschender Weise auch auf der Zelloberfläche der Immunzellen des selben Individuums zu finden sind (Lit. Ref. 1.; 2; 15). Demnach dienen diese identischen Rezeptoren einerseits dem Immunsystem eines Individuums zur Erkennung von schädlichen Keimen und Parasiten und andererseits der optimalen Wahl eines potentiellen Partners innerhalb einer artgleichen Population per individuellem Geruch. Jedes Individuum hat davon ein eigenes, spezielles Set an solchen Rezeptoren, das sich mehr oder weniger deutlich von den Rezeptoren eines anderen Individuums einer artgleichen Population unterscheidet. Nur eineiige Zwillinge haben das gleiche Rezeptor-Set. Dabei ist es für die Anpassungsfähigkeit einer artgleichen Population an sich stetig ändernde Umweltbedingungen (z. B. spezifische lokale Parasitenpopulationen, Nahrungsangebote) für deren längerfristigen Überleben essentiell, innerhalb der Gesamtpopulation eine möglichst hohe, individuell aber breit verteilte Diversität solcher Rezeptor-Varianten bereithalten zu können (Lit. Ref. 18).

In den bisher untersuchten Wirbeltierpopulation gibt es deshalb erwartungsgemäß auch eine außergewöhnlich große Vielfalt an Varianten der Gene (Gen-Polymorphismus), die speziell für diese Rezeptoren codieren im Vergleich zu einer deutlich geringeren Häufigkeit von Variationen im übrigen Genspektrum einer artgleichen Population. Diese Tatsache kann damit plausibel begründet werden, dass die optimale Vielfalt dieser Rezeptoren durch Mischung der dafür codierenden Gene beider Eltern für die Nachkommen überlebenswichtig ist, um deren durch die Eltern gene festgelegte individuelle Fähigkeit zu einer angepassten Immunabwehr zu gewährleisten. Bei diesen Rezeptoren, handelt es sich um chemisch sehr variable Eiweißstrukturen, wissenschaftlich als Major Histocompatibility Complex class I and II oder abgekürzt MHC I/II bezeichnet, die die immunologische Einzigartigkeit eines jeden Individuums, gleichsam eines individuellen, genetisch festgelegten chemischen Fingerabdrucks bedingen (Lit. Ref. 1–3).

Da innerhalb einer gleichartigen Population ein Individuum seinem potentiellen Partner aber nicht ansieht, wie sein individuelles Repertoire an MHC-Varianten aussieht, hat die Natur dieses überlebenswichtige kommunikative Problem bei der optimalen Partnerfindung auf geniale Weise über den diese Information enthaltenden, individuellen Geruch eines vielleicht passenden Partners gelöst. Dabei werden die individuellen Geruchsstoffe (MHC-Liganden) des einen potentiellen Partners von den dazu passenden MHC-Rezeptoren des anderen potentiellen Partners nach dem Schlüssel-Schloss-Prinzip chemisch gebunden, um dann über diese speziellen Geruchsrezeptoren des jeweiligen Empfänger ein spezifisches neuronales Signale ans Gehirn zu senden, das dort zu einer Entscheidungshilfe bei der Partnerwahl verarbeitet wird. Auch die Wiedererkennung des eigenen Nachwuchses oder des Verwandtschaftsgrads von Individuen innerhalb einer Population, und bei Vögeln sogar der eigenen Eier (Lit. Ref: 4–9), soll über dieses geruchsorientierte Prinzip erfolgen. Inzucht schwächt u. a. das Immunsystem der Nachkommen und damit der gesamten Population, weil dadurch eine genetische Verarmung in der Vielfalt der arteigenen MHC-Typen innerhalb einer Population entsteht. Innerhalb der phylogenetischen Ordnung der Wirbeltiere sorgt vermutlich ein entsprechend genetisch festgelegter übergeordneter „Stammbaum des MHC-Typus“ dafür, dass Artgrenzen bei der olfaktorischen Partnerwahl nicht so ohne weiteres überschritten werden, da artfremde olfaktorische Signale bei

der Partnerwahl vermutlich nicht mehr über die arteigenen MHC-Rezeptoren erkannt werden.

Es scheint deshalb bei der freien Partnerwahl von großem Vorteil auch für die Population zu sein, dass der MHC-Typus des potentiellen Partners sich innerhalb des artspezifischen Spektrums optimal (d. h. nicht automatisch maximal) von dem des anderen Partners unterscheidet. Dies verhindert innerhalb einer artgleichen Population sogenannte Inzucht und verleiht der Nachkommenschaft ein genetisch von beiden Elternteilen stammendes, nach Vorauswahl durch das Weibchen bedarfsgerecht neu kombiniertes, d. h. individuell optimiertes MHC-Rezeptorrepertoire und gewährt damit die Voraussetzung für eine schnell angepasste immunologische Abwehrfähigkeit z. B. gegen die jeweils lokal aktuell existierenden Parasitenpopulationen. Zusätzlich kann sich daraus auch eine geringere Anfälligkeit gegen andere genetisch bedingte Erkrankungen, wie z. B. Krebs, ergeben (Lit. Ref. 18). Außerdem bedingt dieses, für jedes geschlechtsreife Individuum einer Art gleichermaßen leicht und sofort verfügbare, weil geruchsvermittelte, arttypische Partnerwahlssystem, dass einerseits die Artengrenze innerhalb einer Art unter normalen Umständen bewahrt wird, andererseits erlaubt es und fördert es aufgrund seiner genetisch potentiell großen Kombinations-

3 – Bei den beiden Rosakakadus stimmt die „Chemie“, sie können sich gut riechen!

Fotos: Schmidt



vielfalt die Bildung von Unterarten oder neuer Arten, wenn sich verändernde Umweltbedingungen dies erfordern.

Allerdings gibt es Hinweise, dass Parasitenpopulationen einen stetigen evolutionären genetischen Druck auf ihre lokal verfügbaren Wirtspopulationen ausüben und dabei auch den individuellen Körpergeruch ihrer potenziellen Wirte beeinflussen können (Lit. Ref. 18). Selbst beim Menschen gibt es dazu Beispiele, wie im Falle der von Katzen übertragbaren Toxoplasmose (Lit. Ref. 19), mit kaum öffentlich bekannten, aber je nach genetischer Prädisposition der Infizierten (bis zu ca. 30 % der Menschheit), z. T. schwerwiegenden Konsequenzen für die Betroffenen (z. B. Schizophrenie).

Geruchsorientierte Partnerwahl bei Vögeln

Bei Vögeln war zu olfaktorischer Partnerwahl bisher weniger bekannt, da man ja auch bis vor kurzem noch annahm, dass das Geruchsempfinden bei Vögeln generell unterentwickelt und deshalb relativ bedeutungslos ist.

Nach neueren wissenschaftlichen Erkenntnissen scheint auch bei Vögeln die olfaktorisch orientierte Partnerwahl und das Sozialverhalten innerhalb der artigen Gruppe über volatile, körpereigene Geruchsstoffe in sehr ähnlicher Weise wie bei allen anderen Wirbeltierarten zu erfolgen (Lit. Ref. 4–10). Die entsprechenden individuell spezifischen Geruchsstoffe interessierter Partner werden vermutlich bei der Balz oder bei näherem Kontakt über die Umgebungsluft verbreitet und von den spezifischen MHC-Rezeptoren im Geruchssystem des Empfänger-Vogels registriert und auch hier entsprechend zur Entscheidungshilfe für die Partnerwahl verwendet. Nach bisherigem Erkenntnisstand wählen auch bei Vögeln vornehmlich die Weibchen ihre männlichen Sexualpartner nach

deren jeweils am besten zu den eigenen Immungenen passenden individuellen volatilen MHC-Liganden aus.

Vermutlich werden die Vorläufer dieser speziellen Geruchsstoffe für die Partnerwahl bei Vögeln u. a. auch über das Bürzeldrüsensekret auf der relativ großen Oberfläche des Gefieders verteilt. Bei der Freisetzung der volatilen Komponenten dieser Geruchsstoffe aus dem Gefieder in die Umgebungsluft könnten auch dort lebende Bakterien noch hilfreich beteiligt sein, indem sie die nicht-volatile chemische Vorläufer aus dem Bürzeldrüsensekret in eine volatile Form zersetzen, die dann von den nasalen MHC-Rezeptoren potentieller Weibchen erkannt werden können (Lit. Ref. 10).

Ob der Gesang, das Prachtgefieder und/oder das Balzverhalten nur eine Nebenrolle bei der finalen Partnerwahl der Vögeln spielt, womit die Männchen die potentiellen weiblichen Partner zunächst auf Riechnähe anlocken, um dann den interessierten Weibchen ihr individuelles Duftrepertoire besser präsentieren zu können, ist m. E. denkbar, aber wissenschaftlich noch ungeklärt. Da jedoch innerhalb einer artgleichen Population eine artspezifische Änderung im Repertoire des Gesangs oder des Prachtgefieders erst über viele Generationen erfolgen kann, ist m. E. begründet anzunehmen, dass diese Faktoren bei der finalen Partnerwahl aus evolutionärer Perspektive, wie oben bereits beschrieben, eigentlich nur eine untergeordnete Rolle spielen können.

Allerdings ist zu bedenken, dass die bisher adressierten Mechanismen der individuellen Partnerwahl bei Vögeln ja nur den Beginn eines artspezifischen Brutablaufs betreffen. Mögliche postkopulative Vorgänge (z. B. Spermiumselektion im Uterus nach optimalem MHC durch die Oocyte in hoch promiskuitiven Populationen) oder der Verlauf einer Allelseggregation während der Meiose (Lit. Ref. 17) oder eine funktionierende Kooperation der Partner während der Brut und die erfolgreiche Aufzucht des Nachwuchses sind weitere wesentliche Parameter, die das Überleben einer Population in einem Habitat auch bei Vögeln nach erfolgter Partnerwahl beeinflussen können.

Praktische Relevanz für die arterhaltende Vogelzucht

Molekularbiologische Methoden zur zuverlässigen



Schwabensittich (*Lathamus discolor*),
Bruny Island, Tasmanien, Australien
Foto: JJ Harrison

MHC-Typisierung beim Menschen sind fast Laborroutine, da diese vor allem vor einer Organtransplantation zwingend zum Einsatz kommen. Die immunologisch bedingte Abstoßungsreaktion von Organtransplantaten erfolgt, wenn Organspender und -empfänger nicht einem sehr ähnlichen gemeinsamen MHC-Typus zugehören. Deshalb muss der individuelle MHC-Typus des Spenders und des Empfängers vor jeder Transplantation auf Kompatibilität geprüft werden.

Diese bereits gut etablierte Methodik zur MHC-Typisierung beim Menschen könnte deshalb auch in der Tierzucht für eine breitere Anwendung etabliert werden, insbesondere auch für die art-erhaltende Zucht. Gerade bei sehr seltenen, vom Aussterben bedrohten Arten, die ggf. nicht zur eigenständigen Partnerwahl in Gruppen gehalten werden können und oft per se weniger reproduktiv sind, könnte diese Methodik eine zusätzliche Unterstützung für eine zielgerichtete und damit erfolgreichere Vorauswahl von potenziellen Partnern (Geruchsfavoriten) anhand deren individuellen Typus des MHC-Rezeptor/-Liganden-Sets aus einer vorhandenen Gruppe bieten (Lit. Ref. 7; 8; 11). Langwierige und am Ende trotzdem erfolglose Versuche bei Zwangsverpaarungen, basierend auf evtl. nur lückenhaft vorhandenen Daten aus Zuchtbüchern oder rein empirisch, nach dem Prinzip Versuch und Irrtum, könnten damit eher vermieden werden.

Zur Etablierung einer kostengünstigen Standard-Methodik zur MHC-Typisierung bei Vögeln benötigt man jedoch interessierte, kompetente Partner aus universitärer Wissenschaft und/oder Industrie. Noch ist diese Technik keine Routine in der Tierzucht (Lit. Ref. 7; 8; 13).

Allerdings sind ähnliche molekularbiologische Methoden zur sicheren Bestimmung des Geschlechts oder viraler Infektionen bei Vögeln mittels DNA-Analyse, die vor kurzem noch teuer waren, inzwischen ebenfalls Routine und relativ kostengünstig bei diversen kommerziellen Prüflabors allgemein verfügbar. Auch hier entscheidet vielleicht in näherer Zukunft die Nachfrage die allgemeine Verfügbarkeit und den Preis.

Aber auch ohne die Möglichkeit einer MHC-Typisierung bei der art-erhaltenden Vogelzucht können die bisher verfügbaren wissenschaftlichen Daten zur geruchsorientierten Partnerwahl bei Vögeln von Nutzen bei aktuellen und zukünftigen GAV-Projekten sein.

Beim aktuellen Schwalbensittich-Projekt werden die Zuchtpaare zzt. bereits in einem Schwarm gehalten, was eine freie Partnerwahl innerhalb der bestehenden Gruppe kontrollierbar ermöglicht und vermutlich wird dies auch dokumentiert.



Eine Australzebraamadine in Dundee Wildlife Park, Murray Bridge, Südaustralien.

Foto: Peripitus

Beim Australzebraamadinen-Projekt werden die teilnehmenden Züchter bei einer zwar begründbaren Einzelpaarhaltung zur Verhinderung von Geschwisterpaarungen, nach wenigen erfolgreichen Zuchtgenerationen bei der vermutlich hohen Reproduktionsrate der Australzebraamadin, aber relativ bald an ihre kapazitiven Grenzen bzgl. der verfügbaren Einzelzuchtboxen angelangt sein. Deshalb wäre es hier besonders vorteilhaft, wenn man von wissenschaftlichen Erkenntnissen verlässlich profitieren könnte, die postulieren, dass die Vögel selbst per Geruch den genetisch optimalen Partner in einem vorgegebenen artgleichen Schwarm auswählen und damit von selbst einen genetisch optimierten Nachwuchs in großen Gemeinschaftszuchtboxen oder Volieren aufziehen. Hinweise, dass selbstgewählte Partnerschaften bei Vögeln dauerhafter bestehen und verlässlicher ihren Nachwuchs aufziehen, sind in der wissenschaftlichen Literatur beschrieben (Lit. Ref. 12).

Es ist ferner aus der Literatur bekannt, dass Parasitenpopulationen sich evolutionär besonders effektiv auf die Optimierung einer Immunabwehr und damit auf den MHC-Polymorphismus in der entsprechend komplementären Wirtspopulationen auswirken (Lit. Ref. 14; 15; 18). Diesbzgl. wird es jedoch im Rahmen von art-erhaltenden Vogelzuchtprojekten zur Optimierung eines Vogel-Genpools in Menschenhand (z. B. in Europa) außerhalb der ursprünglichen Abstammungsgebiete schwierig bleiben, solche Vogelpopulationen, die zur späteren Auswilderung vorgesehen

sind, an diese Freilandbedingungen vor Ort, z. B. in Australien, optimal vorzubereiten. Die Verluste durch lokal spezifische Parasitenpopulationen könnten deshalb vor allem in der ersten Auswilderungsgeneration hoch sein. Trotzdem sind solche Bemühungen zur Arterhaltung zzt. alternativlos.

Abschlussanmerkung und Vorschlag für ggf. weiteres Vorgehen

Die generelle Richtigkeit dieser Literaturhinweise zur geruchsorientierten Partnerwahl bei Vögeln und deren verlässliche Übertragbarkeit in die Zuchtpraxis, könnte man z. B. in unserem Australzebraamadinen-Projekt relativ leicht und zeitnah verifizieren, da hier ggf. mehr Vögel in überschaubarem Zeitrahmen für eine belastbare Statistik zur Verfügung stehen als im Schwalbensittich-Projekt. Die dafür notwendigen Voraussetzungen sind m. E. bereits vorhanden. Wir können unter kontrollierten Bedingungen anhand der vorhandenen Daten aus unseren sorgfältig geführten Zuchtbüchern und der vorgegebenen Beringung relativ leicht das von den Vögeln freigewählte Paarungsverhalten innerhalb einer ausgewählten Zuchtpopulation überprüfen. Dies kann über einen relativ kurzen Zeitraum erfolgen, da Australzebraamadinen sehr früh geschlechtsreif werden und eine vergleichsweise hohe Vermehrungsrate haben können. Geschwisterpaarungen und Paarungen von nahen Verwandten sollten dann bei freier Partnerwahl innerhalb einer Gruppe nicht oder nur selten vorkommen, soweit eine geschlechtlich paritätische und verwandtschaftlich hinreichend unabhängige Auswahl an potenziellen Sexualpartnern zur Verfügung steht. Anhand dieser selbst erhobenen Daten wären dann ggf. Konsequenzen für dieses und für zukünftige arterhaltende Zuchtprojekte der GAV bzgl. der vorgegebenen Haltungsbedingungen abzuleiten. Vorausgesetzt, die genannten Literaturdaten halten einer praktischen Überprüfung stand, könnten diese Erkenntnisse mittelfristig die Erfolgsrate bei der arterhaltenden Vogelzucht erhöhen und gleichzeitig den Haltungsaufwand (Einzelpaarhaltung vs artgleiche Gruppenhaltung) zu Gunsten der Vögel und der Züchter reduzieren. Eine stetige Weiterverfolgung der einschlägigen wis-

senschaftlichen Literatur erscheint demnach auf jeden Fall den Aufwand zu lohnen und ist m. E. zu empfehlen.

Literatur Referenzen (Lit. Ref.)

1. Horm Behav; 2004 Sept. 46(3): 231. The nose knows who's who: chemosensory individuality and mate recognition in mice. P. A. Brennan.
2. Science 2004 Nov 5; 306(5698): 1033. MHC Class I peptides as chemosensory signals in the vomeronasal organ. T. Leinders-Zufall et al.
3. Nature 2006; 444: 308. Pheromonal communication in vertebrates. P. A. Brennan, F. Zufall.
4. Proc Biol Sci. 2013; Mar 22; 280 (1755). Major histocompatibility complex peptide ligands as olfactory cues in human body odor assessment. M. Milinski et al.
5. J Comp Physiol A Neuroethol Behav Physiol. 2010; 196 (10):751. Pheromones in birds: myth or reality? S. P. Caro and J. Balthazart.
6. Horm Behav 2015; Feb;0:25. The perfume of reproduction in birds: Chemosignalling in avian social life. S. P. Caro et al.
7. PLOS One 2016; 11(5): e0155513. Femal Zebra Finches Smell Their Eggs. S. Golüke et al.
8. Proc Biol Sci 2017; Jan 11; 284. Odour-based discrimination of similarity at the MHC in birds. S. Leclaire et al.
9. Sci Rep. 2017; 7: 12859. Zebra Finch chicks recognise parental scent, and retain chemosensory knowledge of their genetic mother, even after egg cross-fostering. B. A. Caspers et al.
10. J Experimental Biology 2017; 220: 3022–3025. Blue petrels recognize the odor of their egg. S. Leclaire et al.
11. Evol. Appl. 2014 Nov; 7(9): 1120. Can sexual selection theory inform genetic management of captive populations? A review. R. Charge et al.
12. Zoo Biol 2018 Nov 26. Improving the sustainability of ex situ populations with mate choice. Martin-Wintle MS et al.
13. Genes (Basel). 2018 Aug; 9(8): 387. Olfactory Communication via Microbiota: What is Known in Birds? Ö. Maraci, K. Engel and B. A. Casper.
14. BMC Evol Biol. 2009; 9; 57. RSCA genotyping of MHC for high-throughput evolutionary studies in the model organism three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*. T. L. Lenz et al.
15. Behav Ecol. 2017 Jul-Aug; 28(4): 953. Mate choice in Sticklebacks reveals that immunogens can drive ecological speciation. D. Andreou et al.
16. Biol Lett. 2018 Dec; 14(12)20180730. Female assortative mate choice functionally validates synthesized male odours of evolving sticklebacks river-lake ecotypes. C. L. Gahr, T. Boehm and M. Milinski.
17. Evolution 2018 Nov; 72(11): 2478. Cryptic haplotype-specific gamete selection yields offspring with optimal MHC immune genes. T. L. Lenz et al.
18. Nat. Commun 2012; 3, 621. 10. 1038. Rapid and adaptive evolution of MHC genes under parasite selection in experimental vertebrate population. C. Eizaguirre et al.
19. PloS One 2018; 13(12):e0209773. Latent toxoplasmosis and olfactory functions of Rh positive and Rh negative subjects. J. Flegr et al.

