JYX JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ

This is a self-archived version of an original article. This version may differ from the original in pagination and typographic details.

Author(s): Kotiaho, Janne Sakari

Title: Seksuaalivalinta ja seksuaalisten signaalien rehellisyys

Year: 1998

Version: Accepted version (Final draft)

Copyright: © Kirjoittaja & Luonnon Tutkija, 1998.

Rights: In Copyright

Rights url: http://rightsstatements.org/page/InC/1.0/?language=en

Please cite the original version:

Kotiaho, J. S. (1998). Seksuaalivalinta ja seksuaalisten signaalien rehellisyys. Luonnon Tutkija, 102, 160-163.

Seksuaalivalinta ja seksuaalisten signaalien rehellisyys

Janne S. Kotiaho

Minkä vuoksi koiraat mainostavat itseään naaraille henkensä kaupalla? Miksi huijaaminen ei onnistu, ja mitä naaraat itse asiassa hakevat arvioidessaan ja valitessaan pariutumiskumppania?

Seksuaalivalinta osana luonnonvalintaa

Luonnonvalinta on prosessi,)oka aiheutuu perinnöllisestä muuntelusta ominaisuuksissa, jotka aiheuttavat kelpoisuuseroja yksilöiden välille. Näiden kelpoisuuserojen syiden perusteella luonnonvalinta voidaan jakaa osa-alueisiin. Usein seksuaalinen valinta erotetaan luonnonvalinnasta. Tällöin luonnonvalinta käsittää erot elossasäilymisessä sekä sellaiset erot lisääntymismenestyksessä, jotka eivät johdu seksuaalivalinnasta (Endler 1986). Seksuaalivalinta voidaan määritellä kelpoisuuseroiksi, jotka johtuvat vaihtelusta pariutumismenestykseen vaikuttavissa ominaisuuksissa. Myös muita lisääntymismenestykseen vaikuttavia osa-alueita voidaan käsittää kuuluvaksi seksuaalivalintaan (Andersson 1994), mutta näistä aiheutuvien käsitteellisten hankaluuksien vuoksi on parempi pitäytyä seksuaalivalinnan alkuperäisessä merkityksessä (Amold 1983; Endler 1986; Wade & Arnold 1980).

Seksuaalivalinta on perinteisesti jaettu kahteen suureen osa-alueeseen: parinvalintaan ja parittelukumppaneista käytävään kilpailuun. Tällainen jako ei kuitenkaan ole täysin yksikäsitteinen, ja Andersson ja Iwasa (1996) ovat esittäneet, että olisi parempi puhua parit-telukumppaneista käytävästä kilpailusta ja kilpailusta siitä, että tulee tulee valituksi parittelukumppaniksi. Tällöin kaikki kilpailu tapahtuisi yhden sukupuolen sisällä ja asetelma olisi sama molemmille sukupuolille. Tämä ajatus ei ole toistaiseksi saanut huomiota, ja kirjallisuudessa käytetään edelleen jakoa parinvalintaan ja kilpailuun parittelukumppaneista. Määritelmän mukaan se sukupuoli, joka investoi harvoihin, mutta isoihin ja ravintopitoisiin sukusoluihin, on naaras ja se, joka investoi suureen määrään edullisia pieniä sukusoluja, on koiras. Jo Darwin (1871) huomasi, että sukupuolien välillä on eroja siinä, kuinka paljon ne investoivat sukusoluihin ja jälkeläisten tuottoon. Suhteellinen investointi jälkeläisiin määrää sen kumpi sukupuoli on valitsevana ja kumpi kilpailevana osapuolena (Trivers 1972; Williams 1966). Tavallisesti naaraat investoivat sukusoluihin ja jälkeläisiin enemmän kuin koiraat ja ovat sen vuoksi valitseva osapuoli, kun koiraat vähemmän investoivana sukupuolena kilpailevat keskenään naaraiden suosiosta (Andersson 1994).

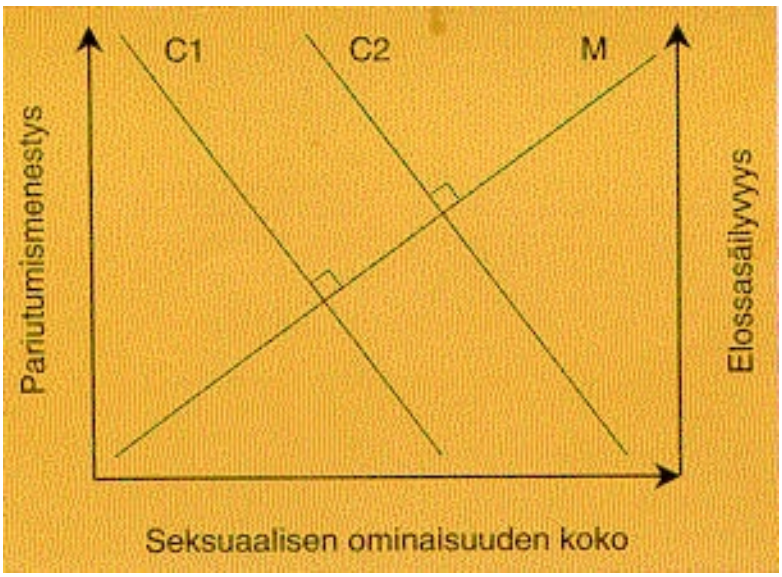
Naaraan suorittama valinta ilman suoraa hyötyä

Koska parittelukumppanin aktiivisesta valinnasta tai paremminkin potentiaalisten parittelukumppanien valitsematta jättämisestä oletettavasti aiheutuu naaraalle kustannuksia, on valinnasta aiheuduttava myös hyötyä. Muuten naaraan valinnan evoluutiota on mahdotonta ymmärtää. Tapauksissa, joissa naaras saa koiraalta suoraa hyötyä, kuten hyvän pesäpaikan tai turvallisen pariutumisen, on valinnan kehittyminen helppoa ymmärtää: luonnonvalinta suosii sellaisia naaraita, jotka valitsevat parittelukumppanikseen hyötyä tuottavan koiraan. Ne tapaukset, joissa naaraat eivät suoraan hyödy suorittamastaan valinnasta, mutta silti investoivat parinvalintaan, ovat ongelmallisia; tällaista tilannetta nimitetään soitimen ristiriidaksi. Jos naaras ei suoraan hyödy valinnastaan, oletetaan, että naaras valitsee parittelukumppaninsa sellaisten ominaisuuksien

perusteella, jotka heijastavat koiraan geneettistä hyvyyttä. Tällöin naaras voi hyötyä valinnastaan epäsuorasti saadessaan geneettisesti hyviä jälkeläisiä.

On kaksi keskeistä-seksuaalivalinnan teoriaa, jotka pyrkivät selittämään naaraan suorittamaa parittelukumppanin valintaa ilman suoraa hyötyä: Fisherin itseään vahvistavan valinnan teoria ja elinkyvynmittateoria. Fisherin seksuaalivalintateorian mukaan koiraan ominaisuudessa on perinnöllistä muuntelua ja naaraan valinta on geneettisesti sidoksissa koiraan ominaisuuteen siten, että tietyt naarasgenotyypit suosivat pariutumisessaan tiettyjä koirasgenotyyppejä (Fisher 1930). Kun kasvava määrä naaraita suosii esimerkiksi suurempaa koiraan ominaisuutta, kuten pitkää pyrstöä, johtaa tämä kiihtyvään kehitykseen, jossa naaraat jatkuvasti suosivat kasvavaa koiraan ominaisuutta. Tätä kiihtyvää kehitystä kutsutaan englanninkielisessä kirjallisuudessa run-away-prosessiksi. Lopulta koiraan yhä kasvavasta ominaisuudesta koituvat kustannukset kasvavat niin suuriksi, että hyödyn ja kustannuksen välille syntyy tasapaino ja kustannukset saattavat prosessin lepoon (Fisher 1930; Kirkpatrik 1982; Lande 1981; O'Donald 1980). Myöhem-missä mallin muunnoksissa huomioonotetut naaraan valinnasta aiheutuvat kustannukset muuttivat tasapainon täydellisesti, ja mallin toiminta muuttui kyseenalaiseksi (Bulmer 1989; Kirkpatrik 1982; Pomiankowski 1987 a, 1988). Jos kuitenkin koiraan ominaisuuteen vaikuttaa sellainen vääristynyt mutaatiopaine, että mutaatiot pienentävät ominaisuutta, tasapaino voi syntyä ja naaraalle kustannuksia aiheuttava valinta voi kehittyä. Tasapainotilassa naaraan valintaan käyttämän investoinnin tasapainottaa hyöty, jonka naaraat saavat paremman pariutumismenestyksen omaavista koirasjälkeläisistään (Pomiankowski ym. 1991).

Elinkyvymnittateorian mukaan kustannuksia aiheuttava koiraan ominaisuus tulee naaraan valinnan kohteeksi, koska se heijastaa koiraan periytyvää hyvää elinkykyä. Elinkyvyn-mittamekanismin ensimmäinen varsinainen puolestapuhuja oli Zahavi (1975), ja hän nimesi teorian handicap-teoriaksi. Zahavin alkuperäistä teoriaa kritisoitiin voimakkaasti, koska yksinkertaisten matemaattisten mallien perusteella vaikutti siltä, ettei elinkyvynmittamekanismi voi toimia (esimerkiksi Davis & O'Donald 1976; Maynard Smith 1976). Zahavi (1977) kuitenkin vastasi kritiikkiin ja esitti, että jos otetaan huomioon kuntoon vaikuttavien geneettisten osatekijöiden lisäksi myös fenotyyppinen kunto, voi teoria sittenkin toimia. Myöhemmät työt ovat osoittaneet, että elinkyvynmittamekanismi voidaan mallintaa onnistuneesti, jos oletetaan, että koiraan ominaisuus vaihtelee koiraan kunnon mukaan (esimerkiksi Andersson 1982; Grafen 1990 a, b; Heywood 1989; Hoelzer 1989; Iwasa ym. 1991; Pomiankowski 1987 b, 1988). Nykyisin varsin laajasti hyväksytty handicap-teoria perustuu kahteen kriittiseen oletukseen. Ensinnäkin, koiraan ominaisuudesta on aiheutuu koiraalle kustannuksia; jos kustannukset eivät kasva, sa-malla kun ominaisuus kasvaa, ei ominaisuuden koko voi olla koiraan elinkyvyn rehellinen osoitin.



Kuva 1 Graafinen malli indikaattorimekanis-mista. - Koiraan pariutumismenestys (suora M) kasvaa ja koiraan elossasäilyvyys (suorat Cl ja C2) laskee, samalla kun koiraan seksuaalisen ominaisuuden koko kasvaa. Suora Cl esittää koiraita, jotka ovat fenotyyppisessä kunnossa 1 ja suora C2 koiraita jotka ovat fenotyyppisessä kunnossa 2 (kunto 2 on parempi kuin kunto 1). Tästä kaaviosta voidaan nähdä, että jokaisessa seksuaalisen ominaisuuden koossa parempi-kuntoisen koiraan elossasäilyvyys on suurempi. Kaaviosta nähdään myös, että optimaalinen seksuaalisen ominaisuuden koko (suorien M ja C leikkauskohta) on parempikuntoisella koiraalla suurempi.

Toiseksi, koiraat, jotka ovat paremmassa fenotyyppisessä kunnossa, kestävät ominaisuudesta aiheutuvat kustannukset paremmin kuin sellaiset koiraat, jotka ovat huonommassa fenotyyppisessä kunnossa. (Kuva 1.)

Molemmat seksuaalivalinnan teoriat olettavat koiraan seksuaalisesta ominaisuudesta aiheutuvan kustannuksia, mutta teoriat eroavat siinä, kuinka ne olettavat koiraiden sietävän kustannuksia. Fisherin mallissa ei koiraiden oleteta eroavan kyvyltään sietää kustannuksia ja näin ollen koiraan kunnolla ei oleteta olevan minkäänlaista vaikutusta ominaisuuden ilmentymiseen. Elinkyvynniittamekanismi sitä vastoin perustuu juuri eroihin koiraiden kyvyssä sietää kustannuksia koiraan fenotyyppisen kunnon mukaan: koiraan kunnon oletetaan olevan positiivisessa riippuvuussuhteessa ominaisuuden ilmentymisen kanssa (kuva l). Tästä riippuvuussuhteen johdosta koiraan ominaisuuden täytyy olla rehellinen merkki koiraan kunnosta. Jos koiras on huonossa kunnossa, sillä ei ole varaa tuottaa tiettyä kokoa suurempaa ominaisuutta, mutta jos koiras on hyvässä kunnossa, se voi tuottaa suuremman ominaisuuden. Tällöin naaraat, jotka valitsevat parittelukumppanin tämän ominaisuuden perusteella, saavat parempikuntoisia koiraita parittelukumpkanikseen. Koska koiraan kunto on osaltaan perintötekijöiden määräämä, saavat naaraat epäsuoraa hyötyä jälkeläisilleen pariutuessaan hyväkuntoisten koiraiden kanssa.

Seksuaalisten signaalien rehellisyys - tapaus Hygrolycosa rubrofasciata - juoksuhämähäkki

Hygrolycosa rubrofasciata (Ohlert) on juoksuhämähäkki, joka elää kosteilla niityillä ja pakettipelloilla laikuittaisesti koko Suomessa (kuva 2). Koiraat mainostavat itseään rummuttamalla kuivia lehtiä takaruumiillaan. Rummutus kestää noin sekunnin ja koostuu 30-40 erillisestä iskusta (Kronsestedt 1996). Rummutuksestä syntyvä ääni kantaa luonnossa 5-10 metriä ja on ihmisenkin kuultavissa. Naaraat valitsevat parittelukumppaninsa rummutuksen perusteella: enemmän ja pidempään rummuttavat koiraat ovat suosituimpia (Kotiaho ym. 1996; Parri ym. 1997). Ensimmäinen elinkyvynmittateorian oletus on, että koiraiden ominaisuudessa on vaihtelua; jos vaihtelua ei olisi, ei voisi olla myöskään valintaa ominaisuuden suhteen. Hämähäkkikoiraat rummuttavat keskimäärin 1-2 kertaa minuutissa, mutta eri koiraiden aktiivisuus vaihtelee nollasta 5-6 rummutukseen minuutissa (Kotiaho ym. 1996).

Elinkyvynmittateorian toinen oletus on, että koiraan seksuaalinen ominaisuus aiheuttaa koiraalle kustannuksia. Kustannusten osoittaminen on usein vaikeaa, koska eläimet käyttäytyvät optimaalisesti ja näin ollen myös seksuaalisessa signaloinnissa koiraat pyrkivät signaloimaan optimaalisesti kuntoonsa nähden. Tästä seuraa helposti se, että signaloinnin kustannukset jäävät havaitsematta, jos signalointiaktiivisuutta ei kyetä erottamaan koiraan kunnosta. Tämän vuoksi kustannuksia ei voida osoittaa pelkillä havainnoilla, vaan on tehtävä kokeita.

Hämähäkkikoiraat reagoivat naaraan läsnäoloon lisäämällä rummutustaan. Mappes ym. (1996) käyttivät tätä koiraiden käyttäytymistä tutkiakseen kokeellisesti koiraalle rummuttamisesta aiheutuvia kustannuksia. Puolet koekoiraista pantiin päivittäin naaraan läheisyyteen: ne lisäsivät rummutustaan. Toinen puoli koiraista pidettiin muuten samanlaisissa oloissa, mutta hieman hämärämmässä: ne hieman vähensivät rummutustaan (Mappes ym. 1996). Koiraat, jotka manipuloitiin lisäämään rummutustaan, kärsivät suuremmasta kuolleisuudesta kuin ne koiraat, joiden rummutusaktiivisuus oli pienentynyt. Tämä on selvä osoitus siitä, että rummutuksesta aiheutuu koiraille kustannuksia.

Kolmas mallin oletus on, että koirailla, jotka ovat hyvässä kunnossa, on varaa ylläpitää suurempaa ominaisuutta ja tämän johdosta koiraan kunnon ja ominaisuuden välillä tulee olla positiivinen riippuvuussuhde. Hämähäkkikoiraille koitui rummutuksesta kustannus, koska ne kuolivat nopeammin kuin toiset koiraat, mutta samaan aikaan sen ryhmän sisällä, jonka rummutusaktiivisuutta lisättiin, koiraat, jotka rummuttivat enemmän, säilyivät paremmin hengissä (Mappes ym. 1996). Myös muissa kokeissa sekä laboratoriossa että maastossa koiraiden

rummutusaktiivisuuden ja elinkyvyn välillä on havaittu positiivinen korrelaatio (Kotiaho ym. 1996,1999).

Viimeinen varsinainen ehto sille, että elinkyvynmittamekanismi voi toimia, on se, että naaras todella saa geneettistä hyötyä valinnastaan. Toisin sanoen naaraiden, jotka valitsevat parittelukumppanin perinnöllistä elinkykyä heijastavan ominaisuuden perusteella, on saatava jälkeläisiä, joilla on parempi elinkyky kuin jälkeläisillä, joiden isällä on ollut pienempi ominaisuus. Alatalon ym. (1998) kokeissa H. rubrofasciata -naaraat, jotka paritettiin hyvin rummuttavien koiraiden kanssa, tuottivat jälkeläisiä, jotka selvisivät elossa paremmin

kuin sellaisten naaraiden jälkeläiset, jotka paritettiin huonosti rummuttavien koiraiden kanssa. Tämä osoittaa, että naaraat hyötyvät valinnastaan jälkeläisten paremman elinkyvyn kautta.

Hygrolycosa rubrofasciata -hämähäkkikoiraan seksuaalinen signaali on koiraan kunnon rehellinen osoitin, johon naaraat voivat perustaa valintansa. Koiraan seksuaalisessa ominaisuudessa, rummutuksessa, on vaihtelua (Kotiaho ym. 1996), naaraat valitsevat eniten rummuttavia koiraita (Kotiaho ym. 1996, 1998 a; Parri ym. 1997), rummutuksesta on koiraille kustannuksia (Mappes ym. 1996; Kotiaho ym. 1998 b), eniten rummuttavat koiraat ovat elinkykyisimpiä eli sietävät rummutuksesta aiheutuvia kustannuksia parhaiten (Kotiaho ym. 1996, 1999; Mappes ym. 1996), ja naaras saa valinnastaan geneettistä hyötyä paremmin selviytyvien jälkeläisten muodossa (Alatalo ym. 1998).

Janne Kotiaho

Kuva 2 *Hygrolycosa rubrofasciata* -naaras.

Kirjallisuus

Alatalo, R. V, Kotiaho, L, Mappes, J. & Parri, S. 1998: Mate choice for offspring performance: major benefits or minor costs? - Proc. R. Soc. London B 265: 2297-2301.

Andersson, M. 1982: Sexual selection, natural selection and quality advertisement. - Biol. J. Linn. Soc. 17: 375-393.

Andersson, M. 1994: Sexual selection. -599 s. Princeton University Press. Princeton.

Andersson, M . & Iwasa, Y. 1996: Sexual selection. - Trends Evol. Ecol. 11: 5358.

Arnold, S. J. 1983: Sexual selection: the interface of theory and empiricism. -Teoksessa: Bateson, P. (toim.), Mate choice: 67-107. Cambridge University Press. Cambridg e.
Bulmer, M. G 1989: Structural instability of models of sexual selection. - Theor. Popul. Biol. 35: 195-206.
Darwin, C. 1871: The descent of man, and selection in relation to sex. - 693 s. Murray. London.
Davis, J. W. F. & O'Donald, P. 1976: Sexual selection for a handicap: a critical analysis of Zahavi's model. - J. Theor. Biol. 7: 345-354.
Endler, J. A. 1986: Natural selection in the wild. - 336 s. Princeton University Press, Princeton.
Fisher, R. A. 1930: The genetical theory of natural selection. - Clarendon Press. Oxford.
Grafen, A. 1990 a: Sexual selection unhandd by the fisher process. - J. Theor. 144: 473-516.
Grafen, A. 1990 h: Biological signals as handicaps. - J. Theor. Biol. 144: 517-546.
Heywood, J. S. 1989: Sexual selection by the handica mechanism. - Evolution 43: 1387-1397.
HoeIzer, G. A. 1989: The good parent process of sexual selection. - Animal Behaviour 38: 1067-1078.
lwasa, Y, Pomiankowski, A. & Nee, S. 1991: The evolution of costly mate preferences. II. The handicap principle. -Evolution 45: 1431-1442.
Kirkpatrik, M. 1982: Sexual selection and the evolution of female choice. - Evolution 36: 1-12.
Kotiaho, L, Alatalo, R. V., Mappes, J. & Parri, S. 1996: Sexual selecion in a wolf spider: male drumming activity, body size, and viability. - Evolution 50: 1977-1981.
Kotiaho, L, Alatalo, R. V, Mappes, J. & Parri, S. 1998 a: Male mating success and risk of predation in a wolf spider: a balance between sexual and natural selection? - J. Animal Ecol. 67: 287-291.
Kotiaho, J. S., Alatalo, R. V., Mappes, L, Nielsen, M. G., Parri, S. & Rivero, A. 1998 h: Energetic costs of size and sexual signalling in a wolf spider. - Proc. R. Soc. London B 265: 2203-2209.
Kotiaho, J. S., R. V. Alatalo, J. Mappes & S. Parri 1999: Sexual signalling and viability in a wolf spider: measurements under laboratory and field conditions. - Behavioral Ecol. Sociobiol. (Painossa.)
Kronsestedt, T. 1996: Vibratory communication in the wolf spider Hygrol cosa rubrofasciata (Araneae, Lycosidae). - Rev. Suisse Zool., hors série: 341-354.
Lande, R. 1981: Models of speciation by sexual selection on pol genie traits. -Proc. National Acad. C. U.S.A. 78: 3721-3725.
Mappes, J., Alatalo, R. V, Kotiaho, J. & Parri, S. 1996: Viability costs of condition-dependent sexual male display in a drumming wolf spider. - Proc. R. Soc. London B 263: 785-789.
Maynard Smith, J. 1976: Sexual selection and the handicap principle. - J Theor. Biol. 57: 239-243.
O'Donald, P. 1980: Genetic models of sexual selection. - 250 s. Cambridge University Press. Cambrid .
Parri, S., Alatalo, R. Kotiaho, J. & Mappes, J. 1997: Female preferences for male drumming in the wolf spider Hygrolycosa rubrofasciata. - Animal Behavour 53: 305-312.
Pomiankowski, A. 1987 a: The cost of choice in sexual selection. - J. Theor. Biol. 128: 195-218.
Pomiankowski, A. 1987 b: Sexual selection: the handicap principle does work -sometimes. - Proc. R. Soc. London B 231: 123-145.
Pomiankowski, A. 1998: The evolution of female mate preferences for male genetic uality. - Oxford Surveys Evol. Biol. 5. 136-184.
Pomiankowski, A., lwasa, Y, & Nee, S. 1991: The evolution of costly mate preferences: I. Fisher and biased mutation. -Evolution 45: 1422-1430.
Trivers, R. L. 1972: Parental investment and sexual selection. - Teoksessa: Campbell, B. (toim.), Sexual selection and tfie descent of man, 1871-1971: 136-179 . Heinemann. London.
Wade, M. J. & Amold, S. J. 1980: The intensity of sexual selection in relation to male sexual behaviour, female choice, and sperm precedence. - Animal Behavour 28: 446---461.
Williams, G. C. 1966: Adaptation and natural selection. - 307 s. Princeton University Press. Princeton.
Zahavi, A. 1975: Mate selection - a selection for a handicap. - J. Theor. Biol. 53: 205-214.
Zahavi, A. 1977: The cost of honesty (further remarks on the handicap, rinciple). - J. Theor. Biol. 67: 603-605.

Kirjoittaja

Janne S. Kotiaho, University of Western Australia, Department of Zoology, Nedlands, WA-6009, AUSTRALIA

FT Janne S. Kotiaho väitteli huhtikuussa 1997 Jyväskylän yliopiston bio- ja ympäristötieteiden laitoksesta. Väitöskirjan aihe oli seksuaalivalinta ja seksuaalisten signaalien :kustannukset juoksuhämähäkillä Hygrolycosa rubrofasciata. Nykyisin Kotiaho tutkii lantakuoriaisten ja sirkkojen seksuaalisten signaalien rehellisyyttä tri Leigh W. Simmonssin laboratoriossa University of Western Australiassa.