

Sukupuolidimorfismi sosiaalisesti monogaamisilla linnuilla

Konsta Kaasalainen

LuK-tutkielma

Biologian tutkinto-ohjelma, Ekologia

Oulun yliopisto

Marraskuu 2022

Sisällys

Tiivistelmä	1
1. Johdanto.....	2
2. Sukupuolidimorfismi ja parisiteen ulkopuoliset parittelut.....	4
3. Sukupuolijakauma, kuolleisuus ja sukupuolidimorfismi	7
4. Sukupuolien erilaiset roolit ja optimit.....	9
5. Yhteenveto.....	14
Lähteet.....	16

Tiivistelmä

Sukupuolidimorfismin eli sukupuolten välisten erojen evoluutio on askarruttanut evoluutiobiologeja Darwinin ajoista lähtien. Yleisesti ottaen sukupuolidimorfismi kehittyy, jos eri sukupuolien optimaaliset fenotyypit ovat erilaiset. Sukupuolivalinta on eräs tekijä, joka aiheuttaa erilaisia valintapaineita eri sukupuolille ja voi johtaa sukupuolidimorfismin evoluutioon. Toiseen sukupuoleen, yleensä koiraisiin, kohdistuu usein voimakkaampaa sukupuolivalintaa johtuen tämän sukupuolen suuremmasta lisääntymispotentiaalista ja siitä seuraavasta voimakkaammasta kilpailusta parittelukumppaneista ja suuremmista eroista lisääntymismenestyksessä. Tämä ei kuitenkaan välttämättä selitä monilla monogaamisilla linnuilla esiintyvää sukupuolidimorfismia. Monogaamisilla lajeilla koiraiden lisääntymismenestyksen vaihtelu on pienempää ja erityisesti lajeilla, joilla molemmat vanhemmat hoitavat jälkeläisiä voi odottaa esiintyvän molemminpuolista parinvalintaa. Näiden seikkojen voi odottaa johtavan molempiin sukupuoliin yhtäläisesti kohdistuvaan sukupuolivalintaan ja molemminpuolisiin ornamentteihin. Jotta sukupuolidimorfismi voisi kehittyä monogaamisilla lajeilla, toiseen sukupuoleen on kohdistuttava voimakkaampaa sukupuolivalintaa, sukupuolivalinnan kohteena olevien ominaisuuksien aiheuttaman haitan suuruuden on oltava suurempi toiselle sukupuolelle tai eri sukupuoliin on muuten kohdistuttava erilaisia evoluutiopaineita.

Toiseen sukupuoleen, tyypillisesti koiraisiin, voimakkaammin kohdistuvaa sukupuolivalintaa voivat aiheuttaa muun muassa parisiteen ulkopuoliset parittelut ja vinoutunut sukupuolijakauma. Parisiteen ulkopuoliset parittelut lisäävät koiraiden lisääntymismenestyksen eroja ja linnuilla niiden on todettu selittävän erityisesti sukupuolten värieroja. Vinoutunut sukupuolijakauma lisää yleisemmän sukupuolen kilpailua parittelukumppaneista ja vastaavasti harvinaisemman sukupuolen valinnanvaraa. Linnuilla sen on todettu aiheutuvan toisen sukupuolen, yleensä naaraiden, suuremmasta kuolleisuudesta, mitä voivat aiheuttaa esimerkiksi lisääntymisen suuremmat kustannukset naaraille, naaraisiin painottuva levittäytyminen ja koiraiden ylivoimaisuus resurssikilpailussa niiden suuremman koon takia. Myös toisen sukupuolen laadun suurempi vaihtelu voi aiheuttaa tähän sukupuoleen voimakkaammin kohdistuvaa sukupuolivalintaa. Sukupuolille voi aiheuttaa erilaisia valintapaineita myös niiden erilaiset roolit lisääntymisessä. Tämä voi johtaa myös parittelukumppanin valintaan eri kriteerein eri sukupuolilla, jolloin sukupuolivalinnan kohteena olevat ominaisuudet eroavat sukupuolten välillä. Lisäksi sukupuolten kokoeroja on selitetty aggression vähentämisellä ja parinmuodostuksen helpottamisella dominanssin kautta.

1. Johdanto

Sukupuolidimorfismilla tarkoitetaan sukupuolten välisiä eroja esimerkiksi koossa, värityksessä tai muodossa (Hudson 2015; Wells ym. 2015). Kaloilla, selkärangattomilla ja sammakkoeläimillä suurempi sukupuoli on yleensä naaras, linnuilla ja nisäkkäillä taas koiras (Hudson 2015; Ludlow 2009). Värikkäämpi sukupuoli taas on useimmiten koiras (Amundsen 2000; Götmark ym. 1997). Näihin sääntöihin on kuitenkin lukuisia poikkeuksia (Figuerola 1999; Hudson 2015; Sandercock 2001; Székely ym. 2000). Myös sukupuolidimorfismin aste vaihtelee suuresti eri lajien välillä; joillakin lajeilla eri sukupuolet ovat täysin tai lähes samannäköisiä, toisilla taas niin erilaisia, että niitä voisi ensi näkemältä luulla eri lajeiksi (Owens & Hartley 1998). Sukupuolidimorfismin ja sen vaihtelun syyt ja evoluutio ovat askarruttaneet biologeja Darwinin ajoista lähtien (Amundsen 2000). Sukupuolidimorfismin evoluutiosta onkin esitetty lukuisia hypoteesejä (Hudson 2015).

Yleisesti ottaen sukupuolidimorfismi kehittyy, kun sukupuolilla on eri optimit dimorfisen ominaisuuden suhteen (Hudson 2015). Sukupuolidimorfismin kehitykselle on siis välttämätöntä, että toiselle sukupuolelle hyödyllinen ominaisuus vähentää kelpoisuutta vastakkaisella sukupuolella esiintyessään; muuten sukupuolten ominaisuuksien välinen geneettinen korrelaatio aiheuttaisi ominaisuuden yleistymisen myös sukupuolella, joka ei sitä varsinaisesti tarvitse (Hudson 2015). Näin ollen sukupuolidimorfismin syitä pohdittaessa ei riitä tieto, miten tietty ominaisuus tai ornamentti hyödyttää sitä kantavaa sukupuolta; on myös kysyttävä, miksi toisen sukupuolen edustajat eivät ole samanlaisia (Hudson 2015).

Eräs mekanismi sukupuolidimorfismin kehityksen taustalla on sukupuolivalinta (Hudson 2015). Sukupuolivalinnassa piirteet, joiden ansiosta yksilö pystyy paremmin kilpailemaan lisääntymiskumppaneista tai houkuttelemaan niitä, yleistyvät ja voimistuvat (Hudson 2015). Tämä voi johtaa sukupuolidimorfismiin, jos ominaisuudet, jotka lisäävät toisen sukupuolen lisääntymismenestystä vähentävät vastakkaisen sukupuolen kelpoisuutta (Hudson 2015). Yleensä sukupuoli, jolla on korkeampi potentiaalinen lisääntymistahti (engl. potential rate of reproduction), eli pystyy tuottamaan suuremman määrän itsenäisiä jälkeläisiä aikayksikköä kohti, on kilpaileva sukupuoli (Kvarnemo & Ahnesjö 1996). Tämä sukupuoli on usein koiras (Amundsen 2000; Kvarnemo & Ahnesjö 1996). Syynä tähän on anisogamia, koiraiden pienemmät sulusolut, joita voi tuottaa enemmän ja nopeammin. Koiraalla on yleensä tarpeeksi siittiöitä useaan naaraan munasolujen hedelmöittämiseksi, ja koiraat voivat usein paritella useammin kuin naaraat. Tämän johdosta toiminnallinen sukupuolijakautuma (engl. operational sex ratio), eli paritteluvalmiiden koiraiden määrä suhteessa paritteluvalmiiden naaraiden

määrään, on usein vinoutunut koiraiden hyväksi (Kvarnemo & Ahnesjö 1996). Toisin sanoen potentiaalisesti nopeammin lisääntyvän sukupuolen lisääntymismenestystä rajoittaa kumppaneiden saatavuus (Amundsen 2000). Seurauksena on tämän sukupuolen edustajien välinen kilpailu parittelukumppaneista (Kvarnemo & Ahnesjö 1996). Vähemmän kilpaileva sukupuoli voi olla myös valikoivampi parinvalinnassa, koska sillä on enemmän valinnanvaraa (Kvarnemo & Ahnesjö 1996), joskin myös kilpaileva sukupuoli voi olla joskus valikoiva (Amundsen 2000; Kvarnemo & Ahnesjö 1996). Lopputuloksena enemmän kilpailevan sukupuolelle voi ennustaa kehittyvän enemmän parittelukumppanin hankkimista helpottavia, muutoin haitallisiakin ominaisuuksia, kuten suuremman (tai pienemmän) koon tai kirkkaamman värityksen (Hudson 2015; Owens & Hartley 1998).

Toisen sukupuolen suurempi lisääntymispotentiaali ei kuitenkaan näytä selittävän kaikkien lajien sukupuolidimorfismia (Hudson 2015). Erityisen ongelman tässä suhteessa tuottavat monogaamiset eli yksiavioiset lajit (Hudson 2015). Perinteisesti sukupuolivalinnan ajatellaan vaikuttavan heikommin yksiavioisilla lajeilla, koska yksilöiden erot pariutumismenestyksessä ovat pienemmät kuin polygaamisilla eli moniavioisilla lajeilla; siinä missä moniavioisilla lajeilla pieni osa koiraista monopolisoi suurimman osan naaraista ja monet koiraat eivät saa yhtäkään parittelukumppania, monogaamisilla lajeilla suurimmalla osalla koiraista on vain yksi puoliso ja naaraita riittää suuremmalle osalle koiraista (Dunn ym. 2001; Hudson 2015; Møller & Birkhead 1994). Monogaamisilla lajeilla, jotka hoitavat jälkeläisiään, voi myös olettaa esiintyvän molemminpuolista parinvalintaa (Amundsen 2000). Tämä johtuu siitä, että jälkeläisistä huolehtiminen johtaa pidempään ”time out”-aikaan, eli ajanjaksoon, jolloin yksilö ei voi paritua (Amundsen 2000). Kun koiraiden ”time out”-jakso on tästä tai muusta syystä pitempi, sukupuolten potentiaaliset lisääntymistahdit ovat lähempänä toisiaan, mikä tekee toiminnallisesta sukupuolijakautumasta vähemmän koirasvaltaisen (Amundsen 2000). Tällainen tilanne voi johtaa molempien sukupuolien kilpailuun ja valikoivuuteen ja molempien sukupuolien yhtäläiseen näyttävyYTEEN (Amundsen 2000). Tästä huolimatta monogaamisilla lajeilla esiintyy huomattavaa sukupuolidimorfismia muun muassa koossa ja värityksessä (Dunn ym. 2001; Møller & Birkhead 1994; Owens & Hartley 1998; Wells ym. 2015). Miksi? Mitkä seikat ovat voineet aiheuttaa dimorfismin kehittymisen?

Tässä tutkielmassa käsitellään sosiaalisesti monogaamisten lintujen sukupuolidimorfismia lähinnä sukupuolivalinnan näkökulmasta. Koska sukupuolidimorfismiin vaikuttaa myös eri sukupuoliin kohdistuva luonnonvalinta (Hudson 2015), käsitelen jonkin verran myös muita sukupuolidimorfismiin johtavia syitä. Sukupuolten välisiä ekologisia eroja (Hudson 2015) ei

kuitenkaan juurikaan tarkastella. Samoin petolintujen käänteinen sukupuolidimorfismi rajataan pääsääntöisesti pois aiheen laajuuden vuoksi.

2. Sukupuolidimorfismi ja parisiteen ulkopuoliset parittelut

Yksiavioisilla lajeilla koiraiden pariutumismenestyksen vaihtelu ja kilpailu parittelukumppaneista on siis yleensä pienempää kuin moniavioisilla lajeilla, mikä vähentää sukupuolivalinnan voimakkuutta ja paineita kehittää sukupuolidimorfismi (Dunn ym. 2001; Møller & Birkhead 1994). Joillain yksiavioisilla linnuilla esiintyvää huomattavaa dimorfismia (Dunn ym. 2001; Møller & Birkhead 1994; Owens & Hartley 1998; Wells ym. 2015) saattaa siis selittää jokin tekijä, joka lisää koiraiden pariutumismenestyksen vaihtelua ja mahdollisuuksia sukupuolivalintaan (Dunn ym. 2001). Yksi mahdollinen tällainen tekijä on parisiteen ulkopuoliset parittelut (Dunn ym. 2001; Møller & Birkhead 1994; Owens & Hartley 1998; Thibault ym. 2022; Wells ym. 2015).

Parisiteen ulkopuolisilla paritteluilla tarkoitetaan tilannetta, missä naaras parittelee jonkun muun koiraan kanssa kuin sen, jonka kanssa se on muodostanut parisiteen; parisiteen ulkopuolista parittelua harjoittavat linnut ovat siis *geneettisesti* polygaamisia, vaikka ovatkin *sosiaalisesti* monogaamisia (Dunn ym. 2001; Møller & Birkhead 1994; Owens & Hartley 1998; Thibault ym. 2022; Wells ym. 2015). Parisiteen ulkopuolisia paritteluja arvioidaan esiintyvän 90% monogaamisista lintulajeista (Thibault ym. 2022). Parisiteen ulkopuoliset parittelut ovat luultavasti kehittyneet siksi, että yksiavioisuus rajoittaa naaraan parinvalintamahdollisuuksia, koska geneettisesti laadukkain koiras yleensä muodostaa parisiteen vain yhden naaraan kanssa (Møller & Birkhead 1994). Parittelemalla omaa kumppaniaan ”paremman” koiraan kanssa naaraan jälkeläiset voivat saada keskimäärin paremmat geenit kuin jos naaras parittelisi vain oman kumppaninsa kanssa (Hamilton 1990). Parittelu geneettisesti laadukkaan koiraan kanssa voi tuottaa naaraalle hyötyjä esimerkiksi jälkeläisten paremman tautien ja loisten vastustuskyvyn kautta tai koska suosituksen koiraan koirasjälkeläiset saattavat itse periä ominaisuudet, jotka tekevät niistä houkuttelevampia kumppaneita naaraille (Hamilton 1990; Møller & Birkhead 1994). Jos naaraat valitsevat kumppaninsa värityksen tai muiden ulkomuotopiirteiden perusteella, näiden piirteiden voi olettaa lisäävän koiraiden lisääntymismenestystä ja yleistyvän evoluution kuluessa (Møller & Birkhead 1994; Owens & Hartley 1998). Hamilton (1990) jopa esittää, että yksiavioisten lintujen koiraiden kirkas väritys olisi kehittynyt nimenomaan parisiteen ulkopuolisia paritteluja varten, kun lintujen täytyy arvioida potentiaalisen parittelukumppanin laatu nopeasti. On myös periaatteessa mahdollista, että kirkas väritys auttaa koiraita kilpailussa toisia koiraita vastaan parisiteen ulkopuolisista

paritteluista (Møller & Birkhead 1994). Møllerin & Birkheadin (1994) mukaan naaraiden suorittama parinvalinta on kuitenkin todennäköisesti ollut tärkein tekijä sukupuolten värierojen kehittämisessä, sillä naaraat näyttävät suosivan erityisen houkuttelevia koiraita parisiteen ulkopuolisissa paritteluissa.

Sukupuolidimorfismin kehittämisessä koiraisiin kohdistuva sukupuolivalinta ei ole kuitenkaan voinut olla ainoa valintapaine, sillä yhteenkin sukupuoleen kohdistuva valinta saa geneettisen korrelaation takia aikaan muutoksen myös toisessa sukupuoleessa (Amundsen 2000; Hudson 2015). Sukupuolidimorfismi voi kehittyä vain, jos naaraisiin kohdistuu myös muita valintapaineita, jotka suosivat vähemmän näyttäviä naaraita (Hudson 2015). Lisäksi parisiteen ulkopuolinen parittelu ei välttämättä lisää vain koiraiden lisääntymismenestyksen vaihtelua. Jos naaras muniikin muun kuin oman kumppaninsa hedelmöittämän munan tämän *koiraan* pesään omansa sijasta, geneettisesti tilanne kääntyy pääläelleen: naaras hyötyy suuremmasta jälkeläismäärästä, sen kanssa paritellut koiras vain naaraan geeneistä. Tämä saattaa aiheuttaa myös naaraille valintapaineita kehittää kirkas väritys (Hamilton 1990).

Useissa tutkimuksissa on saatu tukea hypoteesille, että suuri parisiteen ulkopuolisten parittelujen määrä lajilla saattaa johtaa nimenomaan sukupuolten höyhenpuvun erojen kehittämiseen. Esimerkiksi Owens & Hartley (1998) havaitsivat, että linnuilla parisiteen ulkopuolisten parittelujen osuus korreloi positiivisesti höyhenpuvun väriyksen kirkkauden ja sukupuolten välisten värierojen laajuuden kanssa. Sen sijaan sukupuolten välisten kokoerojen ja parisiteen ulkopuolisten parittelujen välillä ei havaittu korrelaatiota. Myös Thibault ym. (2022) havaitsivat, että parisiteen ulkopuolisten parittelujen määrä lintulajilla korreloi positiivisesti koiraan väriyksen kirkkauden ja sukupuolten värierojen kanssa mutta ei naaraan väriyksen kirkkauden kanssa. Owens & Hartley (1998) selvittivät tutkimuksessaan sukupuolten koko- ja värierojen sekä parisiteen ulkopuolisten parittelujen määrän ja parinmuodostustyyppin välisiä yhteyksiä. Sukupuolten väliset kokoerot eivät korreloineet parisiteen ulkopuolisten parittelujen määrän vaan parinmuodostustyyppin (monogamia vs polygamia) kanssa. Sen sijaan sukupuolten värierot korreloivat parisiteen ulkopuolisten parittelujen määrän kanssa. Kun värieroja tarkasteltiin tyypeittäin, havaittiin, että nimenomaan rakenteelliset värit korreloivat parisiteen ulkopuolisten parittelujen kanssa. Melaniiniin perustuvat värierot sen sijaan liittyivät sukupuolten välisiin eroihin jälkeläisten hoidossa ja karotenoideihin perustuvat värierot eivät korreloineet minkään tutkitun muuttujan kanssa. Myös Dunn ym. (2001) tutkivat sukupuolten värin, koon sekä siipien ja pyrstön pituuden yhteyttä parinmuodostustyyppiin ja koiraiden sukerauhasten suhteelliseen massaan, joka

korreloi parisiteen ulkopuolisten parittelujen kanssa. Heidän mukaansa parisiteen ulkopuolisten parittelujen määrä korreloi selvimmin pyrstön ja siipien pituuden ja jonkin verran vähemmän värierojen kanssa. Sen sijaan sukupuolten kokoeroilla ei ollut yhteyttä parisiteen ulkopuolisten parittelujen määrään. Useiden lajien väliset vertailut siis osoittavat, että parisiteen ulkopuoliset parittelut saattavat johtaa nimenomaan höyhenpuvun erojen eikä niinkään kokoerojen kehittymiseen. Tämä ei kuitenkaan välttämättä päde kaikkiin lajeihin. Wells ym. (2015) selvittivät koiraan koon ja hedelmöitysmenestyksen yhteyttä oman parin kanssa ja parisiteen ulkopuolisissa paritteluissa. Vain yhdeksässä 34 sosiaalisesti monogaamisia lintuja käsittelevistä tutkimuksista löydettiin yhteys koiraan koon ja lisääntymismenestyksen kanssa. Kaikilla tutkituilla lajeilla sukupuolten kokoerot olivat kuitenkin pienet, eli koirailta ei näillä lajeilla luultavasti juuri ollut evoluutiopaineita kehittyä suuremmaksi. Wells ym. (2015) myös selvittivät parisiteen ulkopuolisten parittelujen ja sukupuolidimorfismin yhteyttä Uusi-Seelantilaisella tuilla (*Prothemadera novaeseelandiae*). Tällä lajilla esiintyy huomattavaa sukupuolidimorfismia sekä koossa että kurkun valkoisten höyhenten koossa (Wells ym. 2015). Tuikoraat myös ovat hyvin aggressiivisia ja territoriaalisia toisiaan kohtaan ja kilpaillessaan reviereistä kokoontuvat pieniksi ryhmiä, joissa koraat esittelevät kurkkuhöyheniään (Wells ym. 2015). Wells ym. havaitsivatkin, että sekä koiraiden koko että kurkkuhöyhenten koko korreloivat positiivisesti niiden siittämien oman kumppanin jälkeläisten osuuden kanssa, ja kurkkuhöyhenten koko korreloi positiivisesti parisiteen ulkopuolisen parittelumenestyksen kanssa. Sen sijaan koiraan koolla ei ollut yhteyttä sen menestykseen parisiteen ulkopuolisissa paritteluissa. Wells ym. esittävätkin, että suuri koko auttaa koiraita nimenomaan puolustamaan kumppaneitaan toisilta koirailta, kun taas kurkkuhöyhenten koko sekä auttaisi koiraiden välisessä kilpailussa että tekisi koiraista houkuttelevampia naaraille.

Parisiteen ulkopuoliset parittelut siis näyttävät olleen tärkeitä sukupuolidimorfismin kehittymisessä ainakin joillakin lintulajeilla. Ne eivät kuitenkaan voi selittää kaikkea monogaamisten lintujen sukupuolidimorfismia. Ensinnäkin parisiteen ulkopuoliset parittelut yleisesti ottaen selittävät huonosti sukupuolten kokoeroja (Dunn ym. 2001; Owens & Hartley 1998; Wells ym. 2015). Ne eivät voi myöskään selittää kaikkia sukupuolten välisiä eroja väriyksessä, höyhennyksessä tai muissa ornamenteissa. Owens & Hartley (1998) havaitsivat, että parisiteen ulkopuolisten parittelujen määrä selittää nimenomaan rakenteellisiin väreihin perustuvaa sukupuolidimorfismia; sen sijaan melaniiniin tai karotenoideihin perustuviin värieroihin sillä ei ollut vaikutusta. Huomattavaa sukupuolidimorfismia esiintyy myös lajeilla, joilla parisiteen ulkopuolisia paritteluja esiintyy vähän (Dearborn ym. 2001). Parisiteen

ulkopuoliset parittelut eivät myöskään voi selittää esimerkiksi sorsien kaltaisilla lajeilla esiintyviä sukupuolten värieroja, joilla parisiteen ulkopuoliset parittelut tapahtuvat väkisin eikä naaraalla täten ole mahdollisuutta parinvalintaan (Brennan & Prum 2012). Miksi tällaisilla lajeilla siis on sukupuolidimorfismia?

3. Sukupuolijakauma, kuolleisuus ja sukupuolidimorfismi

Populaation toiminnallinen eli operationaalinen sukupuolijakauma tarkoittaa kullakin hetkellä paritteluvalmiiden koiraiden lukumäärän suhdetta parittelemaan valmiiden naaraiden lukumäärään (Kvarnemo & Ahnesjö 1996). Toiminnallinen sukupuolijakautuma yleensä määrittää, kumpi sukupuoli kilpailee parittelukumppaneista, ja vaikuttaa myös siihen, kumman sukupuolen kannattaa olla valikoiva (Kvarnemo & Ahnesjö 1996). Kilpailu parittelukumppaneista taas johtaa usein koristeellisten ornamenttien kehittymiseen kilpailevalle tai vähemmän valikoivalle sukupuolelle (Dearborn ym. 2001; Kvarnemo & Ahnesjö 1996).

Tärkeitä toiminnalliseen sukupuolijakaumaan vaikuttavia tekijöitä ovat esimerkiksi aikuisten sukupuolijakauma ja sukupuolten erilainen potentiaalinen lisääntymistahti (Kvarnemo & Ahnesjö 1996). Molemmissa esiintyy vaihtelua monogaamisilla linnuilla (Dearborn ym. 2001; Donald 2007). Sukupuolten erilaisesta potentiaalisesta lisääntymistahdista seuraa, että toisen sukupuolen edustajat pystyvät lisääntymään useammin ja siten suurempi osa yksilöistä on valmiita parittelemaan kullakin hetkellä (Kvarnemo & Ahnesjö 1996). Dearborn ym. (2001) raportoivat tällaisen tilanteen kuningasfregattilinnuilta (*Fregata minor*). Fregattilinnut ovat yksiviivisiä ja koiras osallistuu jälkeläisten hoitoon (Dearborn ym. 2001; Hudson 2015). Koiraat ovat kuitenkin huomattavasti koristeellisempia kuin naaraat, niillä on täytettävä kurkkupussi ja metallinkiiltoisia höyheniä joita molempia ne käyttävät soidinmenoissa (Dearborn ym. 2001; Hudson 2015). Dearborn ym. (2001) havaitsivat, että kuningasfregattilinnuilla pesimäyhdyskunnassa on kaksi tai kolme parittelemaan valmista koirasta jokaista parittelemaan valmista naarasta kohti. Parisiteen ulkopuolisten parittelujen määrä oli hyvin pieni eikä se siten voi selittää kyseisen lajin sukupuolidimorfismia. Dearborn ym. esittävät, että koiraiden hyväksi vinoutunut toiminnallinen sukupuolijakautuma saattaisi johtua naaraiden koiraita pitemmästä lisääntymiskierrosta: fregattilinnuilla koiraat jättävät poikasten hoidon naaraalle muutaman viikon jälkeen ja voivat siten lisääntyä vuosittain. Naaraat ruokkivat pesästä lähtenyt poikasta jopa kuukausia, minkä takia ne voivat lisääntyä vain joka toinen vuosi. Tässä tapauksessa sukupuolten eripituiset poikastenhoitoajat siis johtavat koiraiden suurempaan potentiaaliseen lisääntymistahtiin ja lyhyempään ”time out”-aikaan, mikä vääristää toiminnallista sukupuolijakaumaa ja lisää koiraiden välistä kilpailua.

Toinen toiminnallista sukupuolijakaumaa vääristävä tekijä on vääristynyt aikuisten sukupuolijakauma (Kvarnemo & Ahnesjö 1996). Vääristynyt aikuisten sukupuolijakauma on hyvin yleinen linnuilla: Donaldin (2007) mukaan 65% tutkituista lajeista aikuisten sukupuolijakauma oli vääristynyt, näistä 83% koirasvoittoiseksi. Keskimäärin koiraita oli populaatiossa 30-35% enemmän kuin naaraita. Poikasten sukupuolijakauma oli useimmiten tasainen, ja vääristyneiden sukupuolijakaumien syy näyttääkin olevan useimmiten toisen sukupuolen, yleensä naaraiden, suurempi kuolleisuus.

Naaraiden suurempaan kuolleisuuteen voi olla useita syitä. Linnuilla naaraat ovat yleensä se sukupuoli, joka levittäytyy kauemmas synnyinalueeltaan; tämä voi johtaa naaraiden suurempaan kuolleisuuteen (Donald 2007). Toinen syy naaraiden suurempaan kuolleisuuteen on lisääntymisen suuremmat kustannukset naaraille: monilla linturyhmillä naaras hautoo yksin (Brennan & Prum 2012; Donald 2007; Martin & Badyaev 1996) ja myös hoitaa suurimman osan poikasten ruokinnasta (Götmark ym 1997). Hautominen voi olla vaarallista naaraalle (Brennan & Prum 2012; Donald 2007) ja suuremman lisääntymispanostuksen vaatima aktiivisempi ravinnonetsintä voi myös altistaa naaraan lisääntyneelle saalistukselle (Götmark ym 1997). Esimerkiksi peipolla (*Fringilla coelebs*) naaraat hautovat ja myös hoitavat suurimman osan poikasten ruokinnasta; seurauksena niiden täytyy ottaa enemmän riskejä ravintoa etsiessään ja ne ovat vaisummasta höyhenpuvustaan huolimatta helpommin havaittavissa varpushaukoille (*Accipiter nisus*) (Götmark ym 1997). Seurauksena on naaraiden suurempi kuolleisuus (Götmark ym 1997). Myös sorsilla vain naaras hautoo, mikä johtaa naaraiden suurempaan saalistuskuolleisuuteen ja koiraiden hyväksi vinoutuneeseen aikuisten sukupuolijakaumaan (Brennan & Prum 2012). Tämä lisää koiraiden välistä kilpailua ja aiheuttaa koiraille evoluutiopaineita kehittää koristeellinen juhlapuku (Brennan & Prum 2012).

Eräs mielenkiintoinen syy sukupuolien erilaiseen kuolleisuuteen on sukupuolidimorfismi itse. Monilla lintulajeilla pienempi sukupuoli (usein naaras, Ludlow 2009) muuttua pidemmälle ja kärsii seurauksena suuremmasta kuolleisuudesta (Donald 2007). Toinen sukupuolidimorfismin seuraus on, että suurempi sukupuoli, usein koiras, on vahvoilla kilpailussa resursseista (Benkman 1997; Donald 2007; Elliot 1973; Marra & Holmes 2001; Oddie 2000). Kilpailu voi ilmetä monella tavalla ja eri elämänvaiheissa. Oddie (2000) mukaan talitiaisilla (*Parus major*) nopeammin ja suuremmiksi kasvavat koiraspoikaset ovat tehokkaampia kilpailussa ravinnosta. Tämän johdosta koirailta on pienempi kuolleisuus pesäpoikasvaiheessa ja ne lähtevät pesästä paremmassa kunnossa. Seurauksena on koirasvaltainen sukupuolijakauma. Marra & Holmes (2001) tutkivat talvehtimisajan kuolleisuutta loistokerttulilla (*Setophaga ruticilla*). He

havaittavat, että koiraat, jotka ovat naaraita suurempia, saavat talvehtimisreviirit keskimäärin paremmasta ympäristöstä, ja paremmassa ympäristössä talvehtivien loistokerttujen kuolleisuus oli pienempi. Seurauksena on naaraiden suurempi kuolleisuus ja koirasvaltainen sukupuolijakauma. Benkmanin (1997) mukaan kirjosiipikäpylinnuilla (*Loxia leucoptera leucoptera*) naaraiden ja niitä dominoivien koiraiden väliset aggressiiviset vuorovaikutukset ravinnonetsinnän aikana johtavat naaraiden pienempään ruokailutehokkuuteen ja lopulta suurempaan kuolleisuuteen. Tämä on luultavasti syy käpylintujen koirasvaltaiseen sukupuolijakaumaan. Sukupuolien välisen kilpailun takia vinoutunut sukupuolijakauma puolestaan voi johtaa koiraisiin kohdistuvaan sukupuolivalintaan. Marra & Holmes (2001) ehdottavatkin että tämä saattaisi olla tärkeä tekijä monien muuttolintujen eri sukupuolien huomattavien värierojen kehitymisessä. Samoin Benkmanin (1997) mukaan käpylinnuilla sukupuolten värierot ovat suurempia lajeilla ja alalajeilla, joiden ravinnokseen käyttämien havupuiden latvus on kapeampi. Kapeampi latvus lisää kilpailua sukupuolten välillä ja siten naaraiden kuolleisuutta, sukupuolijakauman koirasvaltaisuutta ja mahdollisuutta sukupuolivalintaan.

Miksi naaraat sitten ovat pienempiä, vaikka siitä on niille ilmeistä haittaa resurssikilpailussa? Oddie (2000) ja Elliot (1973) ehdottavat, että koiraiden kilpailuetuun johtava sukupuolien kokoero olisi seurausta sukupuolivalinnasta, joka suosii suuria koiraita. Pelkästään koiraisiin kohdistuva valinta ei voi kuitenkaan selittää sukupuolidimorfismia, sillä sukupuolten välisen geneettisen korrelaation takia se voi kehittyä vain, jos eri sukupuolten optimaalinen koko on erilainen (Hudson 2015). Jos suurempi koko ei vähennä naaraan kelpoisuutta, koiraiden kokoon kohdistuvan valinnan voisi odottaa johtavan myös naaraiden suurenemiseen (Hudson 2015). Näin voisi olettaa tapahtuvan erityisesti tapauksissa, joissa koirasta pienemmästä koosta on naaraalle *haittaa*, esimerkiksi juuri resurssikilpailussa. Tämän takia evoluution on täytynyt suosia naaraiden joko absoluuttisesti tai suhteellisesti pienempää kokoa koiraisiin verrattuna. Mitkä tekijät voisivat suosia naaraiden pienempää kokoa koiraisiin verrattuna? Vastaus saattaa löytyä sukupuolten erilaisista rooleista lisääntymisessä.

4. Sukupuolien erilaiset roolit ja optimit

Tähän asti olen käsitellyt sukupuolidimorfismin syitä lähinnä sukupuolivalinnan näkökulmasta. Sukupuolidimorfismin kehityksessä on kuitenkin aina mukana myös luonnonvalintaa: linnun koko ja sukupuolidimorfismi on seurausta eri sukupuoliin eri tavalla vaikuttavista ja erisuuntaisista evoluutiopaineista, sekä luonnonvalinnasta että sukupuolivalinnasta (Hudson 2015). Näin ollen vaikka sukupuolidimorfismin syynä

pidettäisiinkin lisääntyntä sukupuolivalintaa esimerkiksi parisiteen ulkopuolisten parittelujen tai vääristyneen sukupuolijakauman kautta, asialla on toinenkin puoli: myös toiseen sukupuoleen täytyy kohdistua valintapaineita joiden takia sen optimi on erilainen kuin kilpailevalla sukupuolella (Hudson 2015). Muuten geneettinen korrelaatio estäisi sukupuolten erojen kehittymisen (Hudson 2015). Eri sukupuolien erilaiset evoluutiopaineet johtuvat usein paitsi sukupuolivalinnan eroista sukupuolten välillä, myös eri sukupuolien erilaisesta roolista lisääntymisessä (Götmark ym. 1997; Martin & Badyaev 1996).

Monogaamisillakin linnuilla sukupuolten roolit lisääntymiskierron aikana voivat olla erilaiset, ja eri roolit voivat johtaa erilaisiin optimaalisiin fenotyyppeihin (Alonso ym 2019; Livezey & Humphrey 1984). Usein toinen sukupuoli, tyypillisesti naaras, panostaa enemmän lisääntymiseen, ja lisääntymisen kustannukset ovat siten suuremmat tälle sukupuolelle (Götmark ym. 1997). Tietysti ilmeisin eri sukupuolten roolien ero lisääntymisessä on, että naaraat tuottavat munat, mutta lisäksi monilla linnuilla vain naaras hautoo, mikä lisää petoriskiä ja energiankulutusta (Donald 2007; Faivre ym 2001; Martin & Badyaev 1996). Joillakin lajeilla naaras myös hoitaa suuremman osan poikasten ruokinnasta, jolloin se joutuu etsimään enemmän ravintoa ja altistuu pedoille (Götmark ym.). Toisaalta joillakin lajeilla koiras ruokkii enemmän, minkä saattaa mahdollistaa koirasvaltainen sukupuolijakauma (esim. Benkman 1997). Pienempi lintu kuluttaa vähemmän energiaa ja voi näin ollen käyttää enemmän energiaa lisääntymiseen (Ludlow 2009). Suurempi saalistusriski lisääntymisen aikana taas voi lisätä paineita kehittää suojaväri (Götmark ym. 1997; Martin & Badyaev 1996). Martin & Badyaev (1996) tutkivat pesän korkeuden, koiraan ja naaraan puvun kirkkauden ja pesien saalistusriskin yhteyttä *Carduelinae*-peipoilla ja kerttuleilla (*Parulinae*) joilla molemmilla vain naaras hautoo. He havaitsivat, että saalistusriski oli suurempi matalassa kasvillisuudessa kuin puissa tai maassa pesivillä lajeilla, ja naaraan höyhenpuvun värityksen kirkkaus korreloi negatiivisesti pesän saalistusriskin kanssa. Sen sijaan saalistusriskin ja koiraan höyhenpuvun värityksen kirkkauden välillä ei havaittu yhteyttä. Götmark ym. (1997) puolestaan havaitsivat, että peipolla naaraat ovat alttiimpia varpushaukkojen saalistukselle käytöksensä takia. Naaraat käyttävät enemmän aikaa ravinnonetsintään ja liikkuvat keskimäärin enemmän ja tarkkailevat ympäristöään vähemmän kuin koiraat, mistä johtuen varpushaukkojen saalistus kohdistui voimakkaammin naaraisiin huolimatta koiraiden kirkkaammasta värityksestä ja laulusta. Naaraat joutuvat käyttämään enemmän aikaa ravinnonetsintään, koska ne hautovat yksin ja ilman koiraan ruokintaa, ja myös hoitavat suurimman osan poikasten ruokinnasta. Naaraiden suurempi alttius saalistukselle lisää paineita kehittää suojaväri, ja Götmark ym. ehdottavatkin, että naaraiden

suurempi saalistusriski on yksi tärkeä tekijä peippojen ja oletettavasti muidenkin lintujen sukupuolidimorfismin kehityksessä. Myös sorsilla vain naaraat hautovat ja kärsivät tästä johtuen suuremmasta saalistuskuolleisuudesta kuin koiraat, mikä myös lisää naaraiden paineita kehittää suojaväri (Brennan & Prum 2012; Donald 2007).

Toinen lintujen sukupuoliroolien ero monogaamisilla linnuilla on, että koiraat usein huolehtivat reviirin puolustuksesta ja kilpailevat keskenään enemmän kuin naaraat. Esimerkiksi sorsiin kuuluvilla viuhtojilla (*Tachyeres*) koiras on huomattavasti suurempi kuin naaras ja puolustaa aggressiivisesti pariskunnan ympärivuotista reviiriä (Livezey & Humphrey 1984). Vastaavasti naaraan pienempi koko saattaa liittyä pienemmän koon energieettisiin etuihin lisääntymisessä (Livezey & Humphrey 1984). Myös Alonso ym. (2019) havaitsivat, että kurjilla (*Grus grus*) koiraat ovat keskimäärin painavampia ja niillä on pidemmät keskivarpaat, siivet ja pää. Sukupuolten väliset erot näyttävät liittyvän niiden erilaisiin rooleihin: naaraat huolehtivat enemmän jälkeläisistä, kun taas koiraat hoitavat suuremman osan reviirin ja pesän puolustuksesta. Suurempi koko on hyödyllinen taistelussa, ja kurjet käyttävät keskivarvasta ja nokkaa aseina (Alonso ym. 2019). Pidemmät siivet saattavat liittyä yksinkertaisesti koiraiden painoon (Alonso ym. 2019). Naaraiden pienempi koko saattaa liittyä suuren koon haittoihin, kuten suurempaan energiankulutukseen muutossa (Alonso ym. 2019). Voimakkaampi koiraiden välinen kilpailu ei kuitenkaan aina välttämättä johda koiraiden naaraita suurempaan kokoon, vaan asia voi olla jopa päinvastoin. Esimerkiksi fregattilinnuilla (*Fregata*) koiras hoitaa kaiken pesämateriaalin kokoamisen, ja koiraat varastavat pesämateriaalia toisiltaan ja kiistelevät siitä ilmassa (Hudson 2015). Koiraiden pienempi koko saattaa tehdä niistä ketterämpiä, mikä auttaa näissä ilmassa käytävissä taisteluissa (Hudson 2015). Naaraiden suurempi koko saattaa liittyä siihen, että ne hoitavat poikasta pidempään, mutta asia vaatii lisätutkimuksia (Hudson 2015). Myös monogaamisilla kahlaajilla koiraiden pienempi koko näyttää liittyvän niiden suorittamiin akrobaattisiin soidinlentoihin, joissa pienestä koosta ja ketteryydestä on hyötyä (Figuerola 1999; Sandercock 2001; Székely ym. 2000). Jonkun tekijän on vastaavasti täytynyt suosia suurempia naaraita sukupuolten välisen geneettisen korrelaation purkamiseksi (Sandercock 2001). Tällaisia tekijöitä voivat olla esimerkiksi suurempia naaraita suosiva parinvalinta, suurempien naaraiden kyky tuottaa suurempia munia tai pesiä aikaisemmin, sukupuolten ekologiset erot tai erilaiset muuttoreitit (Sandercock 2001).

Sukupuolten erilaiset roolit saattavat myös johtaa sukupuoliin eri tavalla kohdistuvaan sukupuolivalintaan, jos eri sukupuolet valitsevat parittelukumppaninsa eri perustein. Naaraat yleensä suosivat koiraita, joilla on kaikkein äärimmäisimmät ornamentit, mutta koiraiden voisi

odottaa valitsevan parikseen naaraita, joiden ornamentit ovat keskitasoa, jos ornamentin tuottamisen ja lisääntymismenestyksen välillä on ristiriisa (engl. tradeoff) (Amat ym 2018; Griggio ym. 2009). Kalliovarpusella (*Petronia petronia*) suoritettu koe ei kuitenkaan tukenut tätä hypoteesia vaan koiraat suosivat naaraita, joilla oli suurin keltainen laikku rinnassa, huolimatta siitä, että kalliovarpuskoiraiden keltainen laikku on keskimäärin suurempi kuin naaraiden (Griggio ym. 2009). Naaraat saattavat jopa olla värikkäämpiä kuin koiraat, erityisesti jos ornamentti on dynaaminen ja naaras pystyy nopeasti siirtämään resursseja ornamentista muihin tarkoituksiin (Amat ym 2018). Esimerkkinä tällaisesta lajista flamingo (*Phoenicopterus roseus*) käyttää karotenoideja sisältävää yläperän rauhasen eritettä höyhenpuvun värityksen tehostamiseen (Amat ym 2018). Flamingot suosivat värikkäämpiä kumppaneita parinvalinnassa, värikkäämmät yksilöt aloittavat pesinnän aikaisemmin ja värikkyys näyttää ilmaisevan yksilön laatua (Amat ym 2018). Naaraiden höyhenpuvun väritys on voimakkaampi kuin koiraiden, ja flamingojen yläperänrauhasen eritteen karotenoidipitoisuus laskee sen jälkeen, kun ne ovat löytäneet parin ja aloittaneet pesinnän, erityisesti naarilla (Amat ym 2018). Flamingot ilmeisesti muuttavat karotenoidivarojensa käyttöä kumppanin houkuttelusta oksidatiivisen stressin vastustamiseen (Amat ym 2018). Naaraiden kirkkaampi väritys saattaa johtua naaraiden lisääntymisaikana kokemasta suuremmasta energeettisestä stressistä: naaraiden, toisin kuin koiraiden, kunto heikkeni pesinnän aikana, ja se heikkeni vähemmän värikkäämmillä naarilla (Amat ym 2018). Syynä on ilmeisesti se, että naaraat ruokkivat poikasta enemmän ja ovat pienempikokoisia (Amat ym 2018). Lisääntymisen suurempi kustannus naaraille johtaa niiden laadun suurempaan vaihteluun, jolloin koirilla on syytä olla naaraita valikoivampia parinvalinnassa (Amat ym 2018).

Ominaisuuksien, jotka tekevät yksilöstä hyvän vanhemman, voisi myös odottaa tulevan parinvalinnan kriteereiksi (Livezey & Humphrey 1984) ja nämä ominaisuudet vaihtelevat eri sukupuolien välillä (Faivre ym. 2001). Faivre ym. (2001) havaitsivat, että mustarastailta (*Turdus merula*) naaraan kunto korreloi koiraan nokan värin kanssa siten, että hyväkuntoisemmat naaraat olivat pariutuneet sellaisten koiraiden kanssa, joilla oli oranssimpi nokka. Naaraan kunto korreloi pesimäkertojen ja pesimäkertojen määrä tuotettujen lentopoikasten määrän kanssa. Koiraan nokan väri saattaa korreloida sen terveyden (ja siten hyvien geenien) tai reviirin laadun kanssa (Faivre ym. 2001). Faivren ym. tulosten perusteella molemmat sukupuolet siis pyrkivät valitsemaan itselleen mahdollisimman laadukkaat kumppanit, mutta ne käyttivät valinnassa eri kriteerejä. Gladbach ym. (2010) puolestaan havaitsivat, että valkopäähansun (*Chloephaga picta*) naaraiden jalkojen oranssi väritys ja pään

punertavuus korreloivat pesyeen ja munan tilavuuksien kanssa. Pään punertavuus myös korreloi paremman kunnon ja oranssimmat jalat veren suuremman karotenoidipitoisuuden kanssa. Valkopäähansun sukupuolten väritys on hyvin erilainen, koiraan pää on lajin nimen mukaisesti valkoinen ja jalat mustat. Gladbach ym. ehdottavatkin, että koska naaraille tyypilliset väripiirteet korreloivat luultavasti naaraan laatua osoittavien mittareiden kanssa, ne olisivat ornamentti, joka olisi kehittynyt koiraiden parinvalinnan vaikutuksesta. Alonson ym. (2019) tutkimissa kurkipareissa koiras oli aina suurempi kuin naaras, mikä johtui luultavasti koon perusteella suoritetusta parinvalinnasta. Alonso ym. ehdottavat, että kurjella naaras valitsee puolisoikseen itseään suuremman koiraan, ja tämä vahvistaisi entisestään sukupuolten erilaisista rooleista johtuvaa sukupuolidimorfismia.

Tilanteen, jossa vähintään toinen sukupuoli valitsee aina itseään pienemmän tai suuremman puolison tai muuten itsestään eroavan puolison, voisi jo itsessään odottaa johtavan sukupuolidimorfismin kehitykseen sukupuolivalinnan kautta. Mielenkiintoista kyllä, Lorenzin (1967) mukaan monilla lintulajeilla pari muodostuu vain, kun koiras on arvoasteikossa naarasta ylempänä; edes naaras, joka on arvoasteikon huipulla, ei pariudu arvoasteikossa alempana olevien koiraiden kanssa. Lorenz myös kirjoittaa linnuista, joilla puolisoiden välillä *ei* ole arvojärjestystä: ”Puolisot eivät myöhemminkään koskaan luota toisiinsa yhtä täydellisesti kuin kyyhky- ja sorsalintuparien jäsenet. Yksi ainoa toisen linnun äkkinäinen liike, esimerkiksi vähäisestä horjahtamisesta tai muusta tasapainonmenetyksestä johtuva, riittää saamaan toisen nousemaan torjuntavalmiina pystyyn niskan mahtailuhöyhenet koholla...” (Lorenz 1967, s. 260). Myös petolintujen käänteisen sukupuolidimorfismin syyksi on esitetty sukupuolien välisen aggression vähentämistä ja parinmuodostuksen helpottamista naaraan hallitsevuuden kautta (Mueller 1986; Smith 1982).

Myös sukupuolten roolien ja käyttäytymisen muut erot voivat vaikuttaa sukupuolidimorfismiin (Dunn ym. 2015; Odom ym. 2021). Eräs esimerkki tästä ovat erot sukupuolidimorfismissa trooppisten ja lauhkean vyöhykkeen lintujen välillä: trooppisilla linnuilla molemmat sukupuolet ovat usein kirkasvärisiä, kun taas kylmempien alueiden (muutto)linnuilla koiraat ovat usein koristeellisempia ja useiden kehityslinjojen naaraat ovat menettäneet kirkkaat värinsä (Dunn ym. 2015; Odom ym. 2021). Vastaavaa sukupuolidimorfismia esiintyy myös varpuslintujen laulussa: eteläisellä pallonpuoliskolla naaraiden laulu on yleistä, kun taas monien pohjoisen pallonpuoliskon lajien naaraat eivät laula lainkaan (Odom ym. 2021; Price 2015). Pohjoisten lintujen dimorfismi näyttää monissa tapauksissa syntyneen nimenomaan siten, että naaraat ovat menettäneet ornamentit ja menettäneet tai yksinkertaistaneet laulun; tämä viittaa siihen, että

ornamenteista on naaraille kustannuksia, jotka ovat pohjoisille lajeille ornamenttien hyötyjä suurempia (Dunn ym. 2015; Odom ym. 2021; Price 2015). Korkeilla leveysasteilla pesivien lintujen lyhyen lisääntymiskauden on ajateltu johtavan voimakkaaseen koiraisiin kohdistuvaan sukupuolivalintaan (Dunn ym. 2015; Odom ym. 2021; Price 2015). Monilla muuttolinnuilla koiraat saapuvat ensin ja kilpailevat reviireistä joiden perusteella naaraat valitsevat puolisonsa, joten piirteet ja ornamentit, jotka auttavat koiraita kilpailussa toisten koiraiden kanssa, ovat tärkeitä koiraiden lisääntymismenestyksen kannalta; vastaavasti koska koiraat eivät voi reviirin puolustamisen takia liikkua arvioimassa puolisokandidaatteja, naaraisiin kohdistuu vähemmän sukupuolivalintaa ja niiden ominaisuuksiin vaikuttaa enemmän ornamentteja karsiva luonnonvalinta (Dunn ym. 2015; Odom ym. 2021; Price 2015). Tropiikissa molemmat sukupuolet sen sijaan usein asuvat yhteisellä reviirillä ja puolustavat sitä vuoden ympäri, jolloin molemmilla sukupuolilla on yhtäläinen evoluutiopaine kehittää ornamenteja (Dunn ym. 2015; Odom ym. 2021; Price 2015). Kuitenkin Dunnin ym. (2015) tulosten mukaan lintujen värityksen voimakkuus on suurempi muuttavien lajien *molemmilla sukupuolilla*, kun taas muuttavien ja paikkalintujen välillä ei ollut eroa sukupuolidimorfismissa; Dunn ym. (2015) ehdottavatkin, että muuttolintujen kirkkaampi väritys saattaa auttaa molempia sukupuolia parinvalinnassa ja kilpailussa resursseista. Toisaalta Dunnin ym. tuloksissa sukupuolidimorfismi kuitenkin korreloi leveysasteen kanssa korreloi leveysasteen kanssa. Odom ym. (2021) puolestaan tutkivat laulun sukupuolidimorfismia malureilla (*Maluridae*) ja havaitsivat, että toisin kuin pohjoisen pallonpuoliskon linnuilla, dimorfismi oli suurempaa korkeammilla leveysasteilla lauhkealla vyöhykkeellä tavattavilla lajeilla. Sukupuolidimorfismi oli pienempää, kun koiraiden kuolleisuus (lajin pitkäikäisyyden indeksi) oli pienempää ja kun poikasten ruokintavastuu jakautui tasaisemmin eri sukupuolten välillä, mikä Odomin ym. mukaan viittaa siihen, että sukupuoliroolien samankaltaisuus suosii pienempää dimorfismia. Odom ym. esittävät, että lauluun kohdistuvat valintapaineet voivat erota eri sukupuolilla vahvemman sukupuolivalinnan suosiessa monimutkaisempia lauluja koirailta ja toisaalta sukupuoliroolien samankaltaisuus suosii laulujen samankaltaisuutta.

5. Yhteenveto

Sukupuolidimorfismi eli sukupuolten väliset erot kehittyvät, kun eri sukupuolten optimaaliset fenotyypit ovat erilaiset. Pelkästään toiseen sukupuoleen kohdistuva valinta ei siis voi aiheuttaa sukupuolidimorfismia, vaan yhdelle sukupuolelle hyödyllisen ominaisuuden täytyy myös vähentää toisen sukupuolen kelpoisuutta: muuten sukupuolten välinen geneettinen korrelaatio saa aikaan ominaisuuden kehittymisen myös sille sukupuolelle, jolle siitä ei ole hyötyä. Eräs

merkittävä mekanismi sukupuolidimorfismin evoluutiossa on sukupuolivalinta: ominaisuudet, jotka lisäävät yksilön menestystä parivalinnassa, yleistyvät ja voimistuvat lajin evoluutiossa. Jos sukupuolivalinta kohdistuu voimakkaampana toiseen sukupuoleen ja sen tuloksena syntyvistä ornamenteista on haittaa molemmille sukupuolille, voimakkaamman sukupuolivalinnan kohteena olevalle sukupuolelle voi ennustaa kehittyvän voimakkaampia puolison hankinnassa auttavia ominaisuuksia. Vastaavasti jos sukupuolivalinnan suosimista ominaisuuksista on enemmän haittaa toiselle sukupuolelle, kyseisten ominaisuuksien voi olettaa ilmenevän vähemmän voimakkaana tällä sukupuolella. Monilla eläimillä sukupuolivalinta kohdistuu voimakkaammin koiraisiin, mikä selittää monien lajien koiraiden näyttävät ornamentit ja aseistuksen. Syynä koiraiden voimakkaampaan sukupuolivalintaan on, että koiraiden pienemmistä sukusoluista johtuen niiden tuottamien jälkeläisten määrää rajoittaa yleensä parittelukumppanien lukumäärä, mikä johtaa voimakkaaseen kilpailuun parittelukumppaneista koiraiden välillä. Tämä ei kuitenkaan välttämättä selitä sukupuolidimorfismia yksiavioisilla lajeilla, joilla koiraiden välinen kilpailu parittelukumppaneista on vähäisempää kuin moniavioisilla lajeilla ja toisaalta naaraat tarvitsevat koiraan lisääntyäkseen, jolloin niidenkin voisi olettaa kilpailevan kumppaneista. Yksiavioisuus johtaa usein molemminpuoliseen parivalintaan, jonka voisi ennustaa johtavan molempien sukupuolten koristeellisuuteen. Kuitenkin monilla yksiavioisilla lintulajeilla sukupuolet eroavat kooltaan, väritykseltään tai muilta ominaisuuksiltaan.

Yksiavioisten lintujen sukupuolidimorfismin taustalla olevia tekijöitä ovat muun muassa sukupuolivalinnan erilainen kohdistuminen eri sukupuoliin ja sukupuolivalinnan kohteena olevien ominaisuuksien erilaiset kustannukset eri sukupuolille sekä sukupuolten erilaiset roolit lisääntymisessä. Yksiavioisillakin lajeilla toiseen sukupuoleen, yleensä koiraisiin, voi kohdistua enemmän sukupuolivalintaa kuin toiseen, jolloin sukupuolivalinnan kohteena olevien ominaisuuksien hyöty suhteessa niiden haittoihin on tälle sukupuolelle suurempi ja seurauksena voi ennustaa olevan dimorfismi. Toiseen sukupuoleen voimakkaammin kohdistuvaan sukupuolivalintaan johtavia tekijöitä ovat muun muassa parisiteen ulkopuoliset parittelut, vinoutunut sukupuolijakauma sekä toisen sukupuolen laadun suurempi vaihtelu. Parisiteen ulkopuolisten parittelujen kautta koiras voi tuottaa jälkeläisiä muidenkin naaraiden kuin oman puolisonsa kanssa ja näin lisätä jälkeläismääräänsä parittelemalla mahdollisimman monen naaraan kanssa kuten (sosiaalisesti) polygyynisten lajien koiraatkin. Vastaavasti parisiteen ulkopuolisten parittelujen kautta naaraan on mahdollista hankkia jälkeläisiä sosiaalista puolisoaan laadukkaamman koiraan kanssa, ja koska sillä on paljon valinnanvaraa

sen kannattaa olla valikoiva. Tämä saattaa johtaa sukupuolidimorfismin kehittymiseen erityisesti värityksessä. Parisiteen ulkopuoliset parittelut eivät kuitenkaan voi selittää kaikkea monogaamisten lajien sukupuolidimorfismia, sillä dimorfismia esiintyy myös lajeilla, joilla esiintyy hyvin vähän parisiteen ulkopuolisia paritteluja tai näihin paritteluihin ei liity sukupuolivalintaa koska ne tapahtuvat väkisin. Parisiteen ulkopuoliset parittelut eivät myöskään selitä monien lajien sukupuolten välisiä kokoeroja, sillä useimmilla tutkituilla lajeilla koko ei lisännyt koiraiden menestystä parisiteen ulkopuolisissa paritteluissa tai oman isyyden säilyttämisessä.

Toinen tekijä, joka voi johtaa toiseen sukupuoleen voimakkaammin kohdistuvaan sukupuolivalintaan on vinoutunut sukupuolijakauma, mikä lisää runsaamman sukupuolen sisäistä kilpailua kumppaneista ja toisen sukupuolen valinnanvaraa. Monilla lintulajeilla sukupuolijakauma on vinoutunut, useimmiten koiraiden hyväksi, ja useimmilla lajeilla syynä on sukupuolten erilainen kuolleisuus. Syitä naaraiden suurempaan kuolleisuuteen ovat muun muassa lisääntymisen suuremmat kustannukset naaraille sekä monille linnuille ominainen naaraiden levittäytyminen kauemmas synnyinseuduiltaan. Naaraiden suurempaa kuolleisuutta voi aiheuttaa myös sukupuolten kokoerot, jonka ansiosta suuremmat koiraat menestyvät paremmin kilpailussa resursseista.

Sukupuolidimorfismi voi myös kehittyä, jos koiraat ja naaraat valitsevat kumppaninsa eri ominaisuuksien perusteella tai toisen sukupuolen laatu kumppanina vaihtelee enemmän jolloin vastakkaisen sukupuolen vastaavasti kannattaa olla valikoivampi, aiheuttaen näin suuremman sukupuolivalintapaineen vaihtelevammalle sukupuolelle. Myös sukupuolten erilaiset roolit lisääntymiskierron aikana voivat johtaa sukupuolidimorfismin kehittymiseen. Lisäksi joidenkin lajien sukupuolten kokoerojen on esitetty kehittyneen parin sisäisen aggression vähentämiseksi ja parinmuodostuksen helpottamiseksi toisen sukupuolen dominanssin kautta.

Lähteet

Alonso, J.C., Bautista, L.M. & Alonso, J.A. (2019). Sexual size dimorphism in the Common Crane, a monogamous, plumage-monomorphic bird. *Ornis Fennica*, 96, 194–204.

Amat, J.A., Garrido, A., Portavia, F., Rendón-Martos, M., Pérez-Gálvez, A., Garrido-Fernández, J., Gómez, J., Béchet, A. & Rendón, M.A. (2018). Dynamic signalling using cosmetics may explain the reversed sexual dichromatism in the monogamous greater flamingo. *Behav Ecol Sociobiol*, 72, 135 <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2551-1>

- Amundsen, T. (2000). Why are female birds ornamented? *Trends in Ecology & Evolution*, 15(4), 149–155. [10.1016/s0169-5347\(99\)01800-5](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(99)01800-5)
- Benkman, C. W. (1997). Feeding behavior, flock size dynamics, and variation in sexual selection in crossbills. *The Auk* 114(2), 163–178. <https://doi.org/10.2307/4089158>
- Brennan, P.R.L. & Prum, R.O. (2012). The limits of sexual conflict in the narrow sense: new insights from waterfowl biology. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*, 367, 2324–2338. [10.1098/rstb.2011.0284](https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0284)
- Dearborn, D. C., Anders, A. D., & Parker, P. G. (2001). Sexual dimorphism, extrapair fertilizations, and operational sex ratio in great frigatebirds (*Fregata minor*). *Behavioral Ecology*, 12(6), 746–752. <https://doi.org/10.1093/beheco/12.6.746>
- Donald, P.F. (2007). Adult sex ratios in wild bird populations. *Ibis*, 149, 671–692
- Dunn, P. O., Armenta, J.K. & Whittingham, L. A. (2015). Natural and sexual selection act on different axes of variation in avian plumage color. *Science Advances*, 1(2) DOI: [10.1126/sciadv.1400155](https://doi.org/10.1126/sciadv.1400155)
- Dunn, P. O., Whittingham, L. A. , & Pitcher, T. E. (2001). Mating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. *Evolution*, 55(1), 161–175. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb01281.x>
- Elliot, C.C.H. (1973). The biology of the Cape Weaver *Ploceus Capensis* with special reference to its polygynous mating system. [väitöskirja, University of Cape Town] <http://hdl.handle.net/11427/15808>
- Faivre, B., Prévault, M., Théry, M., Secondi, J., Patris, B. & Cézilly, F. (2001). Breeding strategy and morphological characters in an urban population of blackbirds, *Turdus merula*. *Animal Behaviour*, 61(5), 969–974. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1669>
- Figuerola, J. (1999). A comparative study on the evolution of reversed size dimorphism in monogamous waders. *Biological Journal of the Linnean Society*, 67(1), 1–18. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1999.tb01926.x>
- Griggio, M., Devigili, A., Hoi, H. & Pilastro, A. (2009). Female ornamentation and directional male mate preference in the rock sparrow. *Behavioral Ecology*, 20(5), 1072–1078. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp099>

- Gladbach, A., Gladbach, D.J., Kempenaers, B. & Quillfeldt, P. (2010). Female-specific colouration, carotenoids and reproductive investment in a dichromatic species, the upland goose *Chloephaga picta leucoptera*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64, 1779–1789. [10.1007/s00265-010-0990-4](https://doi.org/10.1007/s00265-010-0990-4)
- Götmark, F., Post, P., Olsson, J., Himmelmann, D. (1997). Natural Selection and Sexual Dimorphism: Sex-Biased Sparrowhawk Predation Favours Crypsis in Female Chaffinches. *Oikos*, 80(3), 540-548. <https://doi.org/10.2307/3546627>
- Hamilton, W.D. (1990). Mate Choice Near or Far. *American Zoologist*, 30(2), 341-352. <https://doi.org/10.1093/icb/30.2.341>
- Hudson, S.A. (2015). Effect of wing tags and testing hypotheses of sexual size dimorphism in frigatebirds. [väitöskirja, University of Alberta] <https://unbscholar.lib.unb.ca/islandora/object/unbscholar%3A9454>
- Kvarnemo, C. & Ahnesjö, I. (1996). The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(10), 404-408. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10056-2](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10056-2)
- Livezey, B.C. & Humphrey, P.S. (1984). Sexual Dimorphism in Continental Steamer-Ducks. *The Condor*, 86(4), 368-377 <https://doi.org/10.2307/1366809>
- Lorenz, K. (1967). *eläimet ja ihmiset*. Tammi.
- Ludlow, S.M. (2009). Sexual size dimorphism and Bohemian Waxwings, *Bombycilla garrulus*. *Canadian Field-Naturalist*, 123(2), 165–167. <https://doi.org/10.22621/cfn.v123i2.695>
- Marra, P.P. & Holmes, R.T. (2001). Consequences of Dominance-Mediated Habitat Segregation in American Redstarts During the Nonbreeding Season. *The Auk*, 118(1), 92-104 <https://doi.org/10.1093/auk/118.1.92>
- Martin, T. E. & Badyaev, A. V. (1996). Sexual dichromatism in birds: Importance of nest predation and nest location for females versus males. *Evolution*, 50(6), 2454–2460. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1996.tb03631.x>
- Møller, A. P., & Birkhead, T. R. (1994). The evolution of plumage brightness in birds is related to extrapair paternity. *Evolution*, 48(4), 1089–1100. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1994.tb05296.x>

- Mueller, H.C. (1986). The Evolution of Reversed Sexual Dimorphism in Owls: An Empirical Analysis of Possible Selective Factors. *The Wilson Bulletin*, 98(3), 387-406.
- Oddie, K.R. (2000). Size matters: competition between male and female great tit offspring. *Journal of Animal Ecology*, 69, 903-912
- Odom, K. J., Cain, K. E., Hall, M. L., Langmore, N. E., Mulder, R. A., Kleindorfer, S., Karubian, J., Brouwer, L., Enbody, E. D., Jones, J. A., Dowling, J. L., Leitão, A. V., Greig, E. I., Evans, C., Johnson, A. E., Meyers, K. K.-A., Araya-Salas, M., & Webster, M. S. (2021). Sex role similarity and sexual selection predict male and female song elaboration and dimorphism in fairy-wrens. *Ecology and Evolution*, 11, 17901–17919. <https://doi.org/10.1002/ece3.8378>
- Price, J.J. (2015). Rethinking our assumptions about the evolution of bird song and other sexually dimorphic signals. *Front. Ecol. Evol.*, 3, doi: 10.3389/fevo.2015.00040
- Owens, I.P.F. & Hartley, I.R. (1998). Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proc. R. Soc. Lond. B*, 265, 397-407. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0308>
- Sandercock, B.K. (2001). What is the relative importance of sexual selection and ecological processes in the evolution of sexual size dimorphism in monogamous shorebirds? *Wader Study Group Bull.* 96, 64–70.
- Smith, S. M. (1982). Raptor "Reverse" Dimorphism Revisited: A New Hypothesis. *Oikos*, 39(1), 118-122. <https://doi.org/10.2307/3544542>
- Székely, T., Reynolds, J.D. & Figuerola, J. (2000). Sexual size dimorphism in shorebirds, gulls and alcids: the influence of sexual and natural selection. *Evolution*, 54(4), 1404–1413. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00572.x>
- Thibault, E, Mahoney, S.M., Briskie, J.V., Shaikh, M. & Reudink, M.W. (2022). Extra-pair paternity drives plumage colour elaboration in male passerines. *PLoS ONE*, 17(8), e0273347. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0273347>
- Wells, S.J., Weihong, J., Dale, J., Jones, B. & Gleeson, D. (2015). Male size predicts extrapair paternity in a socially monogamous bird with extreme sexual size dimorphism. *Behavioral Ecology*, 26(1), 200-206 <https://doi.org/10.1093/beheco/arul73>

