
Linnastumine ja suguline valik

Tuul Sepp*

Biogeograafia selgitab liikide ja koosluste paiknemismustreid ajas ja ruumis. Neid mustreid mõjutab üha enam inimtegevus. Üks peamisi inimtegevusega seotud maastikulisi protsesse on linnastumine, mis kujundab ümber looduslikke elupaiku ning mõjutab koosluste iseloomu ja liikide arvukust. Kuna üks linnastumise tulemusi on elupaikade killustumine, on näiteks saarte biogeograafias välja töötatud teooriaid edukalt linnastumise kontekstis rakendatud (nt Fattorini, 2018). Inimtegevusega kaasnevad nii ajas kui ka ruumis sarnased muutused keskkonnas: suurenenud häiring, valgus- ja helireostus, muutunud temperatuurirežiim, läbimatu kattega kaetud pind, mosaiikne maastik, muutunud koosluste struktuur ja palju muudki. Need muutused on universaalsed: linnu üle maailma iseloomustavad paljud ühised tunnused, millega kaasnevad sarnased muutused kooslustes (nn biotiline homogeniseerumine, La Sorte *et al.*, 2007). See tähendab, et näiteks iidne Mesopotaamia linn sarnanes mitmete tunnuste poolest tänasele Eesti linnale ning need linnad on teineteisele oluliselt sarnasemad kui näiteks Eesti sood ja metsad Lähis-Ida kõrbetele ja viljakatele jõekallastele.

*TÜ, ÖMI, tuul.sepp@ut.ee

Kuigi elurikkus on linnades üldiselt madalam kui looduslikes elupaikades, on siiski küllalt palju liike, kes just inimeste kõrval „õitsema löövad“ ning linnakeskkonda sama palju naudivad kui inimliik. Kuna linnad on olemas olnud juba aastatuhandeid (esimesed suurlinnad tekkisid u 6000 aastat tagasi) ning nende mõju elusloodusele on ajas olnud koos inimkonna arvukuse suurenemisega eksponentsiaalselt kasvav, on loogiline järeldada, et suur hulk liike on jõudnud linnakeskkonnaga kohastuda (Soulsbury & White, 2016). Linnadest on seega saanud biogeograafiline tegur, mis mõjutab liikide evolutsiooni. On kirjeldatud ka juba esimesi just linnades välja kujunenud liike, nt Londoni metroosääsk (*Culex molestus*). Evolutsioneerumisele võivad viia muutused nii loodusliku valiku kui ka sugulise valiku surves. Muutused loodusliku valiku surves on tõenäolisemalt lihtsamini mõistetavad ja uuritavad. Näiteks võib linnades olla muutunud kiskjate või parasiitide surve, ressursside kättesaadavus jne. Selles artiklis keskendun aga sugulisele valikule, püüdes vastata küsimusele, kas linnastumine suurendab või vähendab sugulise valiku survet loomapopulatsioonides.

Suguliselt sigivatel organismidel on konkurents viljastumisvõimaluste peale tegur, mis tugevasti mõjutab kohasust ning on vastutav paljude silmapaistvamate tunnuste väljakujunemise eest evolutsioonis (Andersson, 1994). Kohasus on antud kontekstis viljakate järeltulijate arv võrdluses populatsiooni keskmisega: kes saab elu jooksul rohkem järglasi kui keskmine populatsiooni esindaja, on olemusvõitluses peale jäänud ja kohasem. Kuna keskkond mõjutab oluliselt seda, kes ja kuna sigib, võime eeldada, et ka linnakeskkond mõjutab oluliselt sugulist valikut ning sellest lähtuvalt ka kohasust. Tegelikult on linnastumise mõju sugulise valiku all olevatele

tunnustele (nagu nt lindude, putukate ja kahepaiksete laul, lindude sulestikvärvus, sigimiskäitumine) uuritud juba aastakümneid (ülevaade nt Hutton & McGraw 2016, Sepp *et al.*, 2018) ning võib julgelt öelda, et sugulise valiku signaalid on üks intensiivsemini uuritud teemasid linnastumise kontekstis. Mida me siiani ei tea, on see, kui paljud neist muutustest on plastilised (ehk keskkonna mõju konkreetse isendi tunnuse väljakujunemisele elu jooksul), kui paljud aga tõelised evolutsioonilised muutused ehk muutused geenialleelide esinemis-sageduse tasemel. Vaid viimased võivad viia uute alamliikide ja liikide tekkele.

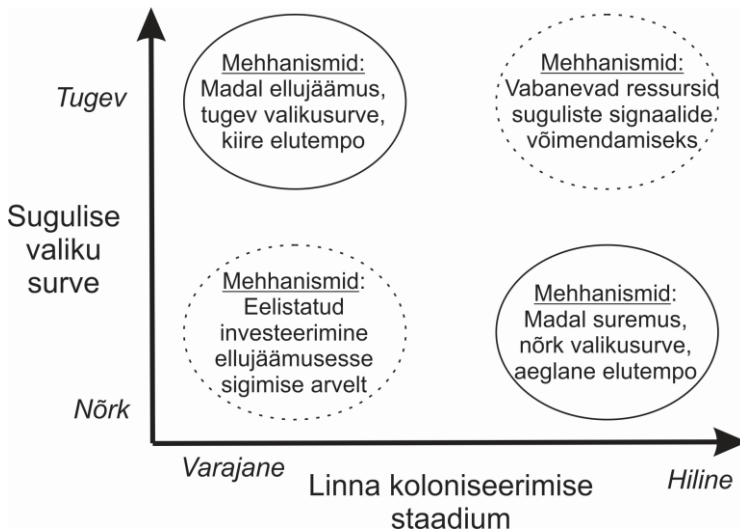
Milliseid muutuseid sugulise valikuga seotud tunnustes on siiani kirjeldatud? Toon mõned näited. Paljude lindude sulestik, mis reklaamib vastassoole ja samast soost konkurentidele isendi ressursikogumisvõimet ja tervist, on linnades vähem silmatorkav kui maapiirkondades (Sepp *et al.*, 2018). Näiteks on rasvatihaste (*Parus major*) dominantsust näitav rinnatriip linnaisenditel tavaliselt kitsam kui maaisenditel (Senar *et al.*, 2014). See viitaks justkui sugulise valikusurve nõrgenemisele linnakeskkonnas. On aga ka vastupidiseid näiteid. Lõuna-Ameerikas elavad túngara konnad (*Engystomops pustulosus*) laulavad linnades valjemini ja emaste jaoks ligitõmbavamalt kui nende maal elavad suguvennad (Halfwerk *et al.*, 2018). Viimane uurimus on huvitav selle poolest, et kontrolliti ka tunnuse plastilisuse ulatust sõltuvalt keskkonnast ja leiti, et linnakonn laulab ka maale sattudes ikka sedasama kõrvatorkavat ja (nii vastassugupoolt kui ka kiskjat) ligitõmbavat linnalaulu. Nende näidete põhjal tunduvad linna rasvatihased olevat vähem seksikad kui maatihased, samal ajal kui linnakonnad on seksikamad kui maakonnad. Need on vaid üksikud näiteid, samal ajal on kirjandusse kaevudes näha, et

linnastumise mõju sugulise valikuga seotud tunnustele on tõesti liigiti väga erinev.

Milliseid üldistavaid järeldusi saaksime sellest teha linnastumise mõju kohta sugulisele valikule? Kuna linnastumine võib sugulise valiku tugevust ja suunda erinevatel loomadel erinevalt mõjutada, ei ole ilmselt olemas universaalselt vastust küsimusele, kas linnastumine suurendab või vähendab sugulise valiku survet. Samuti pole teada, milline on nende võimalike muutuste mõju kohasusele ehk kas seksikus aitab loomadel linnaga paremini kohastuda või mitte. Indiviidide kohasusest sõltub aga populatsioonide säilimine uues keskkonnas. Suguline valik võib populatsioonide keskmisi kohasusenäitajaid sõltuvalt keskkonnast nii suurendada kui ka vähendada, mõjutades nii väljasuremiskiriski ja kohastumise kiirust uutes keskkondades (Martínez-Ruiz and Knell, 2017). Pakun siinkohal välja hüpoteesi, et sugulise valiku surve on tugevaim populatsioonides, mis on linnastumise varases staadiumis, viies kas kiire kohastumise või väljasuremiseni. Kui aga populatsioonil on olnud juba aega linnaelupaigaga kohastuda, võiks sugulise valiku surve nõrgeneda. Ülaltoodud näited toetavad seda hüpoteesi, kuna tihased kuuluvad väga varaste linnakoloniseerijate hulka, samal ajal kui túngara konnad on ennast alles hiljuti linna sisse seadnud.

Võimalikud seosed loomapopulatsioonide linnastumise staadiumi ning sugulise valiku tugevuse vahel on kujutatud joonisel 1. Mehhanismide kirjeldamisel olen lähtunud kahest eeldusest. Esiteks, ressursid on looduses alati piiratud ja kõike head korraga ei saa. See tähendab, et esinevad lõivsuhted ressursside ja aja paigutamises konkureerivate tegevuste ja füsioloogiliste funktsioonide vahel. Näiteks pole korraga võimalik magada (ehk kehale puhkust ning paranemis- ja

taastumisaega pakkuda) ja sigida (ehk oma reproduktiivset edukust suurendada). Teiseks eelduseks on, et elukäigutunnused on omavahel seotud komplektiks kiire-aeglase elutempo teljel. See tähendab, et kaua elavad loomad sigivad aeglaselt ja lühikese eluga loomad kiiresti.



Joonis 1. Võimalikud seosed populatsiooni linnastumise staadiumi ja sugulise valiku tugevuse vahel, koos hüpoteetiliste mehhanismidega

Kuna tugevam sugulise valiku surve võib olla mehhanism, mis võimaldab populatsioonil uue keskkonnaga kiiremini kohastuda (Candolin & Heuschele, 2008), on seosed linnastumise ja sugulise valiku surve vahel teoreetiliselt väga võimalikud. Vasthõivatud keskkonnas võib ellujäämus olla väiksem, mis põhjustab tugevamat survet kiiremini sigida ja

investeerida rohkem sigimisega seotud tunnustesse. Selles koloniseerimise järgus võiksid olla edukamad kiirema elutempoga isendid, kes investeerivad vähem ellujäämusega seotud tunnustesse (nagu immuunkaitse või vananemise aeglustamine) ning rohkem sugulise valiku signaalidesse. Seda, et elutempo võib populatsioonisiselt varieeruda ning et sellel varieerumisel on geneetiline alus, on näidatud mitmetes uuringutes (nt Réale *et al.*, 2010). Samuti võib tugeva loodusliku valikusurve olukorras eeldada, et sugulise valiku tunnused, mis peegeldavad isendi konditsiooni, muutuvad sigimispartneri valikul eriti olulisteks. Kui aga on olnud juba aega linnakeskkonnaga kohastuda, suureneb ellujäämistõenäosus ning eelistatud on aeglasem elutempo. Näiteks on tõepoolest täheldatud, et klassikaliselt saakloomade hulka käivate liikide, näiteks väikeste värvuliste (Sepp *et al.*, 2018) ning pisiimetajate (Łopucki *et al.*, 2013) ellujäämus on linnades suurem, tõenäoliselt kahanenud kisklusriski tõttu. Nii väheneb ka sugulise valiku surve. Partneri valikul eksimise risk on väiksem, kuna leebed olud võimaldavad ka kehvemate geenidega järglased üles kasvatada. Need kaks stsenaariumi on joonisel tähistatud pidevjoontega. Välistada ei saa aga ka alternatiivseid stsenaariume (tähistatud katkendjoontega). Näiteks võib väike ellujäämus uues keskkonnas vähendada sugulise valiku survet tugeva loodusliku valiku surve tõttu ning eelistatud võivad olla investeringud ellujäämisvõimalusi parandavatesse tunnustesse.

Peatun lõpetuseks lühidalt ka kõige esimesel linnastunud loomaliigil: inimesel. Lähtuvalt siin välja pakutud teooriast peaks meie liigil kui kõige kauem linnakeskkonnaga kohastunud liigil sugulise valiku surve olema linnapiirkondades oluliselt nõrgem kui maapiirkondades. Uuringud

näivad toetavat aga vastupidist arusaama. Näiteks on leitud, et mehiseks ja naiselikuks peetavate näojoonte eelistamine on tugevam urbaniseerunud populatsioonides (Scott *et al.*, 2014) ning et meeste habemeid kui maskuliinsust rõhutavaid sekundaarseid sootunnuseid eelistavad just linnades elavad naised (Dixon *et al.*, 2017). Mõlemal juhul on selgituseks toodud linnade tihedad inimpopulatsioonid, mis suurendavad vajadust inimestevahelisi erinevusi rohkem tähele panna. Samuti ei tasu unustada, et inimeste liikumine linna- ja maapopulatsioonide vahel on läbi ajaloo olnud äärmiselt tavaline ning seega ei saa me rääkida lokaalse kohastumise eelduseks olevast populatsioonide eraldatusest.

Kuidas oleks võimalik siin artiklis välja pakutud teooriat kontrollida? Esiteks oleks vaja ülevaadet erinevate liikide linnastumise ligikaudsest ajast. Kuigi mõnede liikide puhul on see aeg ligikaudu teada (nt musträstad, *Turdus merula*, kujunesid varasematest metsaspetsialistidest linnalindudeks alles 1820ndatel, Evans *et al.*, 2009), siis paljude liikide puhul on seda raske määrata ning lisaks võib see piirkonniti suuresti erineda. Ilmselt on küllalt lihtne võrrelda liike, kes on juba aastasadu linnadega seotud olnud, nagu varblased, tihased, varesed, rotid või oravad, liikidega, kes alles hiljuti linna kolinud on, nagu ülal näites toodud Lõuna-Ameerika konnaliik. Liikidevahelisel tasemel on aga keeruline hinnata sugulise valiku tugevust. Ideaalne mudelsüsteem oleks liik, kes on mingis piirkonnas juba vana linnaloom, kuid teises piirkonnas alles varajane linnade koloniseerija. Samal ajal peaks see liik olema piisavalt lokaalne, et geenivool maa- ja linnapopulatsioonide vahel oleks väike. Tõenäoliselt oleks putukaid, kalu, kahepaikseid ja linde kaasates võimalik leida mitmeidki selliseid mudelsüsteeme. Linnastumist võib seega

vaadelda mitte ainult ökoloogilise probleemsituatsioonina, vaid võimalusena. See on üle maailma toimuv tohutu arvu replikaatidega eksperiment, mis võimaldab paremini tundma õppida evolutsiooni mustreid ning sugulise valiku rolli uue keskkonnaga kohastumisel.

Kirjandus

- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press
- Candolin, U., Heuschele, J. 2008 Is sexual selection beneficial during adaptation to environmental change? *Trends in Ecology and Evolution* 23, 446–452
- Dixon, B. J., Rantala, M. J., Melo, E. F., Brooks, R. C. 2017 Beards and the big city: displays of masculinity may be amplified under crowded conditions. *Evolution of Human Behaviour* 38, 259–264
- Evans, K. L., Gaston, K. J., Frantz, A. C., Simeoni, M., Sharp, S. P., McGowan, A., Dawson, D. A., Walasz, K., Partecke, J., Burke, T., Hatchwell, B. J. 2009 Independent colonization of multiple urban centres by a formerly forest specialist bird species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276, 19364751
- Fattorini, S., Mantoni, C., De Simoni, L., Galassi, D. 2018 Island biogeography of insect conservation in urban green spaces. *Environmental Conservation* 45, 1–10
- Hutton, P., McGraw, K. J. 2016 Urban impacts on oxidative balance and animal signals. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10.3389/fevo.2016.00054
- La Sorte, F. A., McKinney, M. L., Pyšek, P. 2007 Compositional similarity among urban floras within and across continents: biogeographical consequences of human-mediated biotic interchange. *Global Change Biology* 13, 913–921
- Łopucki, R., Mróz, I., Berliński, L., Burzych, M. 2013 Effects of urbanization on small-mammal communities and the population structure of synurbic species: an example of a medium-sized city. *Canadian Journal of Zoology* 91, 554–561
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M. M., Bergeron, P., Careau, V., Montiglio, P. O. 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome

- concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B – Biological Sciences*, 365, 4051–4063
- Scott, I. M., et al. 2014 Human preferences for sexually dimorphic faces may be evolutionarily novel. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 14 388 – 14 393.
- Senar, J. C., Conroy, M. J., Quesada, J., Mateos-González, F. 2014 Selection based on the size of the black tie of the great tit may be reversed in urban habitats. *Ecology & Evolution*, 4, 2625–2632
- Sepp, T., McGraw, K. J., Kaasik, A., Giraudeau, M. 2017 A review of urban impacts on avian life-history evolution: does city living lead to slower pace of life? *Global Change Biology* 24, 1452–1469
- Soulsbury, C. D. & White, P. C. L. 2016 Human–wildlife interactions in urban areas: a review of conflicts, benefits and opportunities. *Wildlife Research* 42, 541–553



Rasvatihane Londonis piimapudelit avamas. Allikas: Fisher, J. & Hinde, R.A., 1949. The opening of milk bottles by birds. *British Birds*, 42: 347-357.