

# Koiraan jälkeläishuolto hyönteisillä

Maria Honkanen

LuK-tutkielma  
Biologian tutkinto-ohjelma  
Oulun yliopisto  
2020

## Sisällysluettelo

1. Johdanto .....	2
2. Yleistä jälkeläishuollosta.....	3
2.1 Jälkeläishuollon määritelmä ja yleistä tietoa jälkeläishuollosta .....	3
2.2 Miksi jälkeläishuolto on harvinaista hyönteisillä? .....	4
2.3 Millaista jälkeläishuoltoa hyönteisillä esiintyy? .....	5
3. Jälkeläishuollon synnyn syyt ja mekanismit .....	6
3.1 Miksi huoltaa jälkeläisiä? .....	6
3.2 Kuinka jälkeläisiä huoltava sukupuoli määräytyy? .....	8
3.3 Hypoteeseja koiraan jälkeläishuollon selittämiseksi .....	10
4. Esimerkkilajeja.....	12
4.1 Yleistä koiraan jälkeläishuoltoa harjoittavista lajeista .....	12
4.2 Jättivesiluteet.....	13
4.2.1 Yleistä jättivesiluteista .....	13
4.2.3 <i>Lethocerinae</i> ja <i>Kirkaldyia deyrolli</i> .....	15
4.3 Petoluteet ( <i>Reduviidae</i> ) .....	16
4.3.1 <i>Rhynocoris tristis</i> .....	16
5. Yhteenveto .....	17
6. Lähteet.....	17

### 1. Johdanto

Hedelmöityksen jälkeinen jälkeläishuolto on monimuotoinen ilmiö, joka pyrkii jälkeläisten selviytymiskyvyn parantamiseen [Kokko & Jennions, 2008; Wong ym., 2013]. Jälkeläishuollon piirteet vaihtelevat laajasti muun muassa jälkeläisiä huoltavan vanhemman ja jälkeläishuollon keston mukaan [Gardner & Smiseth, 2010]. Yleensä naaras on jälkeläisiä huoltava vanhempi, mutta jälkeläishuolto voi tapahtua myös vanhempien yhteistyönä tai pelkästään koiraan toimesta [Kokko & Jennions, 2008]. Hyönteisten jälkeläishuolto itsessään on jo harvinainen ilmiö, sitä esiintyy noin yhdellä prosentilla hyönteisistä, mutta pelkästään koiraan jälkeläishuolto on vanhempainhuollon harvinaisin muoto hyönteisillä [Tallamy, 2000; Trumbo,

2012]. Tässä LUK-tutkielmassa käsitellään ensin jälkeläishuoltoa yleisesti ilmiönä ja sitten jälkeläishuollon esiintymisen harvinaisuutta ja ilmenemismuotoja hyönteisillä ja erityisesti hyönteiskoirailla. Seuraavaksi tutkielmassa paneudutaan jälkeläishuollon synnyn syihin, huoltavan vanhemman määräytymisen mekanismeihin ja tarkastellaan hyönteiskoiraisten jälkeläishuoltokäytöksen syntyä selittäviä hypoteeseja. Lopuksi tutkielmassa käydään läpi koiraan jälkeläishuoltoa ilmentäviä esimerkkilajeja ja kerrataan LUK-tutkielman pääkohdat yhteenvedossa.

## 2. Yleistä jälkeläishuollosta

### 2.1 Jälkeläishuollon määritelmä ja yleistä tietoa jälkeläishuollosta

Jälkeläishuolto on yksilön toimintaa, jonka tarkoitus on parantaa sen jälkikasvun selviytymistä, kasvua ja tulevaa kelpoisuutta [Gardner & Smiseth, 2010; Wong ym., 2013; Thrasher ym., 2015]. Jälkeläisiä huoltaessaan yksilö käyttää jälkikasvunsa olosuhteiden parantamiseen resursseja, jotka ovat pois sen muista toiminnoista. [Gardner ym., 2010; Thrasher ym., 2015]. Jälkeläishuollosta on resurssien jakamisen lisäksi yksilölle myös muita kustannuksia. Nämä vanhemman kustannukset voidaan jakaa kolmeen eri kategoriaan: energeettiset kustannukset, selviytymiskustannukset ja lisääntymiskustannukset [Manica & Johnstone, 2004]. Energeettiset kustannukset voivat johtua vanhempien vähentyneistä ruokailumahdollisuuksista tai suorasta energiaa tarvitsevasta rasituksesta [Manica & Johnstone 2004; Gilbert ym., 2010]. Selviytymiskustannukset pienentävät vanhemman elossasäilymiskykyä, esimerkiksi altistamalla vanhemman saalistukselle jälkeläishuollon aikana, muun muassa lisääntyneen näkyvyyden vuoksi [Manica & Johnstone, 2004; Gilbert ym., 2010]. Lisääntymiskustannukset johtuvat vanhemman jälkeläishuollon vuoksi menettämistä paritteluista [Gilbert ym., 2010]. Jälkeläishuollon oletetaan kehittyvän vain tilanteissa, joissa jälkeläisten saama hyöty huollosta ylittää hoidosta vanhemmalle koituvat kustannukset [Thrasher ym., 2015].

Hedelmöityksen jälkeinen jälkeläishuolto on monimuotoinen ilmiö ja sen ilmeneminen sekä piirteet ovat monimuotoisia eri taksoneissa [Kokko & Jennions, 2008]. Esimerkkeinä tunnetuista selkärankaisten ryhmistä, joilla edes yksi vanhemmista huoltaa jälkeläisiä, ovat linnut, nisäkkäät, kalat ja matelijat [Klug ym., 2013]. Kaikilla nisäkkäillä ainakin naaras hoitaa jälkeläisiä ja useimmilla linnuilla molemmat vanhemmat osallistuvat jälkeläishuoltoon [Kokko & Jennions 2008]. Jälkeläishuollottomia selkärankaisia lajeja kuuluu muun muassa sammakoiden (anoura) ja suomumatelijoiden (squamata) lahkoihin [Klug ym., 2013].

Jälkeläishuollossa vaihtelevia tekijöitä löytyy muun muassa huoltavan vanhemman, jälkeläishuollon keston ja huoltoon käytetyn investoinnin suuruuden osalta [Gardner & Smiseth, 2010]. Jälkeläishuolto voi tapahtua kahden vanhemman yhteistyönä tai vain toisen vanhemman toimesta [Beal & Tallamy, 2006]. Nisäkkäillä jälkeläisiä hoitavista lajeista 90 %:lla naaras hoitaa jälkeläisiä yksin ja 10 %:lla yhdessä koiraan kanssa. Linnuista jälkeläisiä huoltaa molemmat vanhemmat 90 %:lla tapauksista, mutta yleensä naaras panostaa lisääntymiseen koirasta enemmän [Kokko & Jennions, 2008]. Matelijoilla naaraat hoitavat poikasia yksin tai yhdessä koiraan kanssa. Sammakoilla koiraan tai naaraan yksin suorittama jälkeläishuolto on kehittynyt yhtä usein [Kokko & Jennions, 2008]. Kaloilla jälkeläishuolto vain koiraan, molempien vanhempien ja vain naaraan toimesta on kehittynyt suhteessa 9:3:1 [Kokko & Jennions, 2008].

Selkärangattomista suurimmalla osalla jälkeläisiä hoitavista lajeista jälkeläishuollon suorittaa naaras, joskus molemmat vanhemmat ja harvoin vain koiras [Zeh & Smith, 1985; Kokko & Jennions, 2008]. Kun verrataan hyönteisiä esimerkiksi nisäkkäisiin ja lintuihin, joiden on pakko huoltaa jälkeläisiään, havaitaan että hyönteisten luokan sisällä on paljon eroa jälkeläishuollon eri muotojen esiintymisessä ja jälkeläisten jälkeläishuollon tarpeessa [Wong ym., 2013]. Joillain hyönteislajeilla, joilla koiras hoitaa jälkeläisiä yksin, naaras voi ottaa koiraan tehtävät hoitaakseen, mikäli koiras ei jostain syystä hoidakaan jälkikasvuaan [Beal & Tallamy, 2006]. Tällaisesta jälkeläishuollosta käytetään termiä ”amphisexual care” [Beal & Tallamy, 2006]. Tässä LuK-työssä käsittelen koiraan yksin suorittamaa jälkeläishuoltoa (exclusive paternal care) hyönteisillä. Jatkossa tekstissä koiraan jälkeläishuolto tarkoittaa koiraan yksin suorittamaa jälkeläishuoltoa, ellei toisin mainita.

## 2.2 Miksi jälkeläishuolto on harvinaista hyönteisillä?

Hyönteisten jälkeläishuolto on harvinainen ilmiö, vain noin yhdellä prosentilla hyönteisistä tavataan jonkinlaista jälkeläishuoltoa [Trumbo, 2012]. Hyönteisten jälkeläishuollon kehittymistä on todennäköisesti vaikeuttanut huollosta tulevien selvien etujen puuttuminen ja huoltamiseen tarvittavien sopeutumien kehittämisen haasteellisuus [Trumbo, 2012]. Hyönteisille on kehittynyt kuivumista estäviä munarakenteita ja munanasettimet, joilla munat pystytään munimaan piiloon saalistajilta, nämä vähentävät jälkeläishuollon etuja monilla lajeilla [Trumbo, 2012]. Lisäksi hyönteisten pieni koko, lyhyt elinikä ja rajalliset mahdollisuudet muuttaa ympäristöään ja karkottaa vihollisia vaikeuttavat toimivien jälkeläishuoltotapojen kehittymistä [Trumbo 2012].

Kuitenkin jälkeläishuoltoa on kehittynyt joillekin hyönteisille, kuten erittäin ankarissa oloissa eläville ja suurta saalistuspainetta kohtaaville lajeille [Gilbert ym., 2015]. Hedelmöityksen jälkeisen jälkeläishuollon eri tapoja on useita [Klug ym. 2013]. Taksonien välillä on eroja myös siinä, huolletaanko jälkeläisiä ollenkaan. [Klug ym., 2013]. Kun jälkeläishuoltoa esiintyy, se voi vaihdella tilapäisestä munien vartioinnista, aina vanhempien yhteistyönä suorittamaan jälkeläisten ruokkimiseen aikuisuuteen asti [Gilbert & Manica, 2015].

Hyönteisten jälkeläishuolto itsessään on jo harvinainen ilmiö, mutta pelkästään koiraan jälkeläishuolto on vanhempainhuollon harvinaisin muoto hyönteisillä [Tallamy, 2000]. Koiraan jälkeläishuolto on kehittynyt ainakin kolmessatoista eri niveljalkaisten sukulinjassa (lineage) [Thrasher ym., 2015]. Näitä ovat ainakin luteiden (*Heteroptera*)-alalahkon heimoissa (Palleluteet (*Coreidae*), Petoluteet (*Reduviidae*) ja Jättivesiluteet (*Belostomatidae*)), sekä Ripsiäisten (*Thysanoptera*)-alalahkon heimoissa (*Phlaeothripidae*) [Beal & Tallamy 2006].

### 2.3 Millaista jälkeläishuoltoa hyönteisillä esiintyy?

Hyönteisten jälkeläishuolto voi olla esimerkiksi munien vartioimista ja niistä huolehtimista, jälkeläisten kantamista tai puhtaanapitoa, ja munimista ennen tai sen jälkeen tapahtuvaa resurssien tarjoamista (provisioning) [Gilbert & Manica, 2015]. Tässä Luk-tutkielmassa käsitellään munimisen jälkeen tapahtuvaa jälkeläishuoltoa.

Koiraan jälkeläishuolto on yleensä munien suojelemista saalistajilta ja ympäristön luomilta haasteilta, kuten kuivumiselta [Zeh & Smith, 1985]. Esimerkiksi *Belostoma flumineum* jättivesiludelajin koiraat huoltavat selässään olevia munia pitämällä ne kosteina, hapettamalla niitä tuomalla ne kosketuksiin ilman kanssa (exposing them to atmospheric air) ja silittämällä munia takajaloillaan, niin että vettä virtaa niiden ylitse [Wong ym., 2013].

Kun vanhempi huoltaa jälkeläisiä, se käyttää jälkeläistensä hyvinvointiin keräämiään resursseja [Gardner ym., 2010; Thrasher ym. 2015]. Jälkeläishuoltoon käytettyä investointia on kahta eri tyyppiä: jaettava- (shareable) ja ei- jaettava (nonshareable) investointia [Zeh & Smith, 1985]. Jaettava investointi on resurssien käyttöä, joka on mahdollista tehdä samalla panostuksella usealle eri jälkikasvulle (offspring) samaan aikaan, eli investointi on jälkeläisten lukumäärästä riippumatonta [Zeh & Smith, 1985]. Ei-jaettava investointi kuluttaa sitä enemmän vanhemman resursseja mitä enemmän samaan aikaan huollettavaa jälkikasvua on [Zeh & Smith, 1985]. Vartioiminen on esimerkki jaettavasta investoinnista, koska koiras kykenee todennäköisesti vartioimaan useampaa eri munarykelmää (brood) samanaikaisesti [Zeh & Smith, 1985].

### 3. Jälkeläishuollon synnyn syyt ja mekanismit

#### 3.1 Miksi huoltaa jälkeläisiä?

Ensimmäiset selitykset selkärangattomien jälkeläishuollon synnylle painottavat ekologisten paineiden merkitystä, joita ovat: vakaat ja järjestyneet ympäristöt, karut ympäristöt, rikkaat ja lyhytaikaiset (ephemeral) resurssit sekä suuri saalistuspaine [Trumbo, 2012; Wong ym., 2013]. Eniten todisteita on löydetty luonnollisten vihollisten, kuten saalistajien, mikrobien ja kannibalististen yksilöiden vaikutuksesta jälkeläishuollon kehitykselle [Wong ym., 2013]. Vaikka hyvin moni selkärangaton laji kohtaa ainakin yhden näistä paineista, silti jälkeläishuolto on harvinainen ilmiö [Trumbo, 2012]. Poikkeuksena sosiaaliset hyönteiset, joiden toimintaan kuuluu jälkeläishuolto ja joista jo pelkästään muurahaisten biomassasta kattaa yli puolet kaikkien hyönteisten biomassasta [Nowak ym., 2010]. Jälkeläishuolto ei välttämättä synny suoraan ekologisista paineista, vaan lajin elinkierron (life-history) esisopeumista (preadaptation), jotka vaikuttavat nykyiseen tai tulevaan lisääntymiseen panostamisen kannattavuuteen [Wong ym., 2013]. Jälkeläishuolto kehittyy kuitenkin todennäköisimmin haastavissa ja kilpailua vaativissa olosuhteissa, koska näissä ympäristöissä jälkeläishuollon edut ovat todennäköisesti suuria [Bonsall & Klug, 2011]. Jälkeläishuolto parantaa jälkeläisten selviytymistä ja, siten yksilön kelpoisuutta suorasti [Wong ym., 2013]. Lisäksi jälkeläishuolto parantaa jälkeläisten kelpoisuutta, mikä parantaa vanhempien kelpoisuutta epäsuorasti [Wong ym., 2013].

Vanhemman käyttämät resurssit sen nykyisen jälkikasvun selviytymisen parantamiseen ovat pois sen tulevasta lisääntymiskyvystä [Zeh & Smith, 1985]. Stiver ja Alonzon (2009) mukaan tämä resurssien jako, lisääntymisen ja jälkeläishuollon välillä ei välttämättä olekaan yhtä suoraviivainen kuin on ajateltu. Kun koiras pystyy parittelemaan uusien naaraiden kanssa jälkeläisiä huoltaessaan, sen ei tarvitse puhtaasti jakaa aikaansa lisääntymisen ja jälkeläishuollon välillä [Stiver & Alonzo, 2009]. Jälkeläishuolto voi myös toimia parittelua edistävänä tekijänä, eikä sen esteenä, jos naaraat suosivat jälkeläisiä huoltavia koiraita [Stiver & Alonzo, 2009].

Klug ym. (2013) mukaan lajille todennäköisesti kehittyy jokin jälkeläishuoltotapa, jos munien kuolleisuus on suuri ilman jälkeläishuoltoa. Erityisesti naarasmunien kuolleisuus vaikuttaa jälkeläishuoltotapojen kehittymiseen [Klug ym., 2013]. Kun aikuisten kuolleisuus on korkea, oletetaan yksilöltä suurempaa sen hetkiseen lisääntymiseen panostamista, koska yksilön myöhäisempi lisääntyminen on epävarmaa [Klug ym., 2013]. Bonsall ja Klugin (2011) mallin mukaan, kun jälkeläishuolto parantaa munien selviytymistä, mutta laskee vanhemman tulevaa

lisääntymiskykyä, jälkeläishuollon määrän nostaminen parantaa vanhemman kelpoisuutta (fitness gains). Jälkeläishuolto kehittyy todennäköisimmin, kun jälkeläisten nuoruusvaiheen (juvenile phase) kuolleisuus on suhteellisen matala [Klug ym., 2013].

Jälkeläishuolto pienentää erityisesti jälkeläisten loiskuolleisuutta [Zeh & Smith 1985]. Esimerkiksi loispistiäisten pääsy munien luo on jälkeläishuollon vuoksi vähäisempää petoluteilla [Gilbert ym., 2010]. Loiset ovat yleensä isäntälajejaan pienempiä, joten hyönteisille tyypillinen pieni koko ei estä sen jälkeläisten puolustamista [Zeh & Smith, 1985].

Kokeissa, joissa munia hoitava vanhempi poistetaan, lopputuloksena on munien korkea kuolleisuus saalistajien, kuivumisen tai sienihyökkäyksen (fungal attack) vuoksi [Trumbo, 2012; Ohba & Maeda, 2017]. Gilbert ym. (2010) suorittamassa kokeessa *Rhinocoris tristi* petoludelajin munia vartioivien koiraiden poistaminen päiväksi alensi jälkeläisten kuoriutumismenestystä 11,9 %:lla verrattuna kontrolliryhmään. Korkea saalistuspaine ei kuitenkaan aina välttämättä johda jälkeläishuollon syntyyn, vaan munia voidaan suojella myös esimerkiksi munien päälle laitettavien eritteiden avulla tai munimalla munat piiloon [Gilbert ym., 2010]. Esimerkiksi jälkeläishuolloton *Rhinocoris kumarii* munii munansa lohcareiden alle [Gilbert ym., 2010]. Jälkeläisiä huoltavien lajien munat ovat kuitenkin yleensä vailla suoja, kuten munakoteloita (egg case) ja myrkkyjä, joita jälkeläisiä huoltamattomien lajien munilla on niitä suojelemassa [Trumbo, 2012]. Vanhemman hoivasta ajatellaan olevan enemmän hyötyä kuin munien sopeumista tilanteissa, joissa vanhemmat kärsivät ympäristön haasteista munia vähemmän tai munien suojauskien tuottaminen veisi enemmän resursseja kuin vanhemman läsnäolo [Wong ym., 2013]. Jälkeläishuolto on parempi kuin munien sopeumat myös, jos suojaaminen vaatii vanhemmalta muuntautuvaa jälkeläishuoltokäytöstä, koska munan rakenteet ovat toiminnaltaan pysyviä, ei muuntautuvia. Kuitenkin, jos pelkästään vanhemman toiminta ei riitä suojelemaan munia, vanhemmat voivat käyttää lisäksi munien päälle eritettäviä yhdisteitä tai hyökkäyskemikaaleja (offensive chemicals), lisäsuojana [Ohba & Maeda, 2017].

Koiraat huoltavat jälkeläisiä naaraan kanssa, mikäli niiden todennäköisyys paritua uudelleen on pieni tai jos kahden vanhemman jälkeläishuollosta on suuri etu, kuten lajeilla, jotka käyttävät ja puolustavat hyvin rajallista resurssia (bonanza-type resource) [Gilbert & Manica, 2015]. Naaraan kanssa jälkeläisiä hoitavat koiraat ovat kuitenkin oletettavasti silti tarkkaavaisia uusien lisääntymismahdollisuuksien varalta [Gilbert & Manica, 2015].

### 3.2 Kuinka jälkeläisiä huoltava sukupuoli määräytyy?

Oletetaan että, kun jälkeläishuolto on tärkeää jälkeläisten selviytymiselle ja molemmat vanhemmat ovat yhtä kykeneväisiä riittävään jälkeläishuoltoon yksin, naaraan ja koiraan tulisi kummankin yrittää jättää jälkeläiset toisen huollettaviksi, koska jälkeläishuollosta on kustannuksia vain jälkeläisiä huoltavalle yksilölle [Zeh & Smith, 1985; McNamara & Wolf, 2015].

Huoltavan vanhemman ajatellaan määräytyvän usean tekijän pohjalta, esimerkiksi kilpailu parittelukumppaneista, territoriaalisuus ja sukusolujen vapauttamisen erot sukupuolten välillä voivat olla merkitseviä tekijöitä [Gilbert & Manica, 2015]. Myös epävarmuus vanhemmuudesta ja sukupuolten eroavaisuudet elinkierron (life history) piirteissä voivat olla määrääviä tekijöitä siinä, mihin suuntaan jälkeläishuolto kehittyy [Gilbert & Manica, 2015]. Jälkeläishuollon edut ja kustannukset kullekin sukupuolelle ovat pohjimmiltaan sen takana, kumpi vanhemmista huoltaa jälkeläisiä [McNamara & Wolf, 2015].

Koska hyönteisnaaras voi paritella useasti, sisäistä hedelmöitystä ja munasolujen suurta kokoa verrattuna siittiöihin (anisogamia), on usein pidetty tekijöinä, jotka lisäävät koiraan jälkeläishoidon kustannuksia yli jälkeläisten selviytyvyyden paranemisesta saadun edun [Tallamy, 2000]. Sisäinen hedelmöitys mahdollistaa koiraille jälkeläisten hylkäämisen ennen naarasta ja luo fyysisen etäisyyden koiraiden ja munien välille [Gilbert ym., 2015]. Sisäinen hedelmöitys vähentää myös koiraiden varmuutta isyydestään. [Zeh & Smith, 1987; Gilbert & Manica, 2015]. Isyyden varmuus ei kuitenkaan voi suoraan vaikuttaa koiraan jälkeläishuollon evoluutioon, mikäli koiras ei voi parantaa isyyden todennäköisyyttä huoltamalla jälkeläisiä, tai isyyden varmuus huoltavien ja hylkäävien yksilöiden välillä ei vaihtelee [Zeh & Smith, 1985].

Koiraiden kilpailu naaraista sekä naaraiden siittiöiden säilöminen siittiösäiliöön ja siitä aiheutuva siittiökilpailu lisäävät koiraiden lisääntymismenestykseen vaihtelua [Gilbert & Manica, 2015]. Ilman jälkikasvua jäävien koiraiden jälkeläishoitovalinnat jäävät luonnonvalinnan näkymättömiin, kun taas paljon jälkeläisiä, useiden naaraiden kanssa saavat koiraat, siirtävät todennäköisemmin geneejään eteenpäin hylkäämällä jälkikasvunsa ja parittelemalla uuden naaraan kanssa [Gilbert & Manica, 2015]. Usein ajatellaan, että jälkeläisiä hoitavien yksilöiden on vaikeampi houkutella uusia kumppaneita verrattuna hylkääviin yksilöihin [Ohba ym., 2016].

Tallamyn (2000) mukaan sukusolujen tuottamiskyky on naaraan lisääntymismenestykselle merkittävä tekijä, koska naaraan lisääntymisen alkuinvestointi on kookkaampien sukusolujen

vuoksi suurempi kuin koirilla. Koiraan lisääntymismenestyksen ajatellaan olevan enemmän riippuvainen sen saamien paritteluiden kuin tuotettujen sukusolujen lukumäärästä [Tallamy 2000]. Koska koiraan menestyminen on riippuvainen paritteluiden määrästä, koiras pyrkii parittelemaan useiden naaraiden kanssa [Tallamy, 2000].

Naaraan jälkeläishuollon yleisyyttä on perusteltu myös sillä, että naaraalla olisi enemmän menetettävää, jos jälkeläiset eivät selviydy, koska naaras laittaa sukusoluihinsa koirasta enemmän resursseja [Kokko & Jennions, 2008]. Nykytiedon mukaan ajatellaan kuitenkin, että aiempi investointi ei voi yksin selittää naaraiden jälkeläishuollon yleisyyttä [Kokko & Jennions, 2008; Thrasher ym., 2015]. Toiminnan kannattavuus määräytyy sen tulevien hyötyjen perusteella, ei jo tehdyn investoinnin mukaan [Kokko & Jennions, 2008]. Tekijät, kuten esimerkiksi kumppanien saatavuus ja uusien paritteluiden todennäköisyys, vaikuttavat jälkeläishuollon tarjoamaan etuun yksilön kelpoisuudelle, poikasten hylkäämiselle ja uudesta kumppanista kilpailulle [Klug ym., 2013; Thrasher ym., 2015]. Kuitenkin naaraan suurempi alkuinvestointi voi vaikuttaa sen mahdollisuuksiin lisääntyä myöhemmin, ja tätä kautta nostaa jälkeläishuollon arvoa naaraalle [Tallamy 2000; Klug ym., 2013; Thrasher ym., 2015]. Klug ym. (2013) mallinnuksen mukaan naaraan jälkeläishuollon yleisyyttä ei kuitenkaan voida selittää sen suuremmilla sukusoluilla, vaan muut sukupuolten väliset elinkierto-ominaisuuksien erot pitää ottaa huomioon.

Maynard Smithin peliteorian mallin mukaan koiras huoltaa jälkeläisiä, jos huoltamisen myötä koiraan eloon jäävien jälkeläisten kokonaismäärä on suurempi kuin tilanteessa, jossa se hylkäisi jälkeläisensä ja tavoittelisi uusia paritteluja [Fromhage ym., 2007]. Fromhage ym. kertovat artikkelissaan, että tämän ennusteen oikeellisuutta on koeteltu väitteellä, jonka mukaan koiraan jälkeläishuollon hyöty sen kelpoisuudelle on puolet uusien paritteluiden tuomasta hyödystä. Fromhagen ym. (2007) mallin mukaan jälkeläishuollon hyöty koiraan kelpoisuudelle on yhtä suuri, ellei parempi, kuin hylkäävän ja uusia paritteluja tavoittelevan koiraan, mikä tukee aiemmin mainitun Smithin peliteorian oletusta.

Klug ym., (2013) tutkimuksessa testattiin matemaattisten mallien avulla sukupuolispesifien elinkierto-ominaisuuksien vaikutusta jälkeläishuoltotapojen kehittymiseen. Malleja luotiin tilanteesta, jossa harvinainen jälkeläishuollollinen mutantti valtaa vakaan lähtöpopulaation, joka ei huolla jälkeläisiään [Klug ym., 2013]. Klug ym., (2013) tutkimuksessa havaittiin, että eri sukupuolta olevien munien kuolleisuuden ja kypsymisen eroavaisuudet, sekä vanhempien ja jälkeläisten elinvaiheiden kuolleisuuden erot, vaikuttivat siihen mikä jälkeläishuoltotapa

tuotti mutantille suurimman edun [Klug ym., 2013]. Jos koirasmunien kuolleisuus oli korkea, äidin jälkeläishuolto oli mutantille edullisin jälkeläishuoltotapa [Klug ym., 2013]. Korkea naarasmunien kuolleisuus johti puolestaan koiraan jälkeläishuoltoon [Klug ym., 2013]. Jos naarasmunat kypsyivät nopeasti, kaikkia jälkeläishuoltotapoja suosittiin [Klug ym., 2013].

Klug ym., (2013) mallinnuksessa havaittiin lisäksi, että aikuisten naaraiden ja koiraiden kuolleisuuden ollessa korkea, kaikkien jälkeläishuoltotyyppien (äidin, isän tai molempien huolto) kelpoisuusedut (fitness gains) olivat suuremmat kuin jälkeläishuollottomalla strategialla. Kuitenkin jos koiraiden kuolleisuus oli huomattavasti suurempaa kuin naaraiden kuolleisuus, parhaat kelpoisuusedut saatiin aikaan isän hoivalla verrattuna ei hoito- strategiaan [Klug ym., 2013]. Tämä toimi päinvastaisesti, kun naaraiden kuolleisuus oli korkeampi [Klug ym., 2013]. Tämän vastaisesti Kokko ja Jennions (2008) havaitsivat, että yleisempi sukupuoli, eli sukupuoli, jonka yleinen kuolleisuus on pienempi, hoitaa enemmän jälkeläisiä, koska sen on hankalampi löytää parittelukumppaneita. Koska tulokset ovat ristiriitaisia, kilpailu parittelukumppaneista ja eri sukupuolisten yksilöiden määrän suhteellisen vaihtelu sekä sen merkitys kumppanin saatavuuteen, vaikuttavat todennäköisesti siihen kumpi vanhempi huoltaa jälkeläiset [Klug ym. 2013]. McNamara ja Wolfin (2015) mallin mukaan jälkeläishuoltoon vaikuttaa sukupuolten välisestä kilpailusta johtuva hajauttava valinta (disruptive selection). Tämän periaatteen mukaan pieninkin ero jälkeläishuollon hyödyissä ja kustannuksissa sekä jälkeläistenhuoltokyvyssä sukupuolten välillä aiheuttaa ajan myötä suuren eron sukupuolten tarjoamaan jälkeläishuoltoon ja jälkeläistenhuoltokykyyn [McNamara & Wolf, 2015].

### 3.3 Hypoteeseja koiraan jälkeläishuollon selittämiseksi

Gilbert ja Manican (2015) mukaan koiraan jälkeläishuollon kehittymisen hypoteesit voidaan jakaa kahteen eri luokkaan: Koiraan jälkeläishuolto voi kehittyä joko suoraan tilanteesta, jossa jälkeläishuoltoa ei ole olemassa tai kehittyä naaraan suorittaman jälkeläishuollon tilalle. Naaraan jälkeläishuollosta kehittyminen voi tapahtua joko välivaiheen kautta, jossa molemmat vanhemmat huoltavat jälkeläisiä, tai ilman välivaihetta [Gilbert & Manica, 2015].

Tallamy (2000) artikkelissa tutkitaan koiraan jälkeläishuollon kehittymistä seksuaalivalinnan kautta. Artikkelissa koiraan jälkeläishuoltoa selitetään parantunut hedelmällisyys- hypoteesin (enhanced fecundity hypothesis) ja taakkahypoteesin (handicap principle) kautta [Tallamy, 2000]. Näiden hypoteesien mukaan koiraan jälkeläishuolto on mieluummin kehittynyt seksuaalivalinnan seurauksena, koiraan parittelumahdollisuuksia parantamaan, kuin luonnonvalinnan kautta jälkeläisten selviytymistä helpottamaan [Tallamy, 2000].

Parantunut hedelmällisyys- hypoteesin mukaan koiras parantaa lisääntymistodennäköisyyttään tarjoamalla jälkeläishuoltoa ja siten antaa naaraalle mahdollisuuden välttää suurikustannuksinen jälkeläishuolto [Tallamy, 2000]. Tämä hypoteesi perustuu oletukselle, että jälkeläishuolto huonontaa naaraan kykyä kerätä ravintoa ja siten huonontaa sen tulevaa lisääntymiskykyä [Tallamy 2000]. Gilbert ja Manican (2015) mukaan on kuitenkin epätodennäköistä, että koiraan jälkeläishuolto olisi syntynyt parantunut hedelmällisyys-hypoteesin kautta. Koiras voisi teoreettisesti hyötyä naaraan jälkeläishuollosta vapauttamisesta siten, että kun naaraan ei tarvitse laittaa voimavaroja jälkeläisten huoltamiseen, se pystyy munimaan enemmän munia jo sen hetkisen lisääntymisen aikana [Gilbert & Manica, 2015]. Parantunut hedelmällisyys-hypoteesi olettaa, että lajilla on täytynyt olla ensin naaraan jälkeläishuoltoa, jotta koiras voi ylipäänsä vapauttaa naaraa jälkeläishuollon kustannuksista [Gilbert & Manica, 2015]. Gilbert & Manican (2015) testien mukaan koiraan jälkeläishuolto kehittyi todennäköisemmin jälkeläishuollottomasta tilanteesta kuin naaraan jälkeläishuollon kautta. Gilbert ja Manican (2015) mukaan parantunut hedelmällisyys hypoteesi on epätodennäköinen selittämään koiraan jälkeläishuollon kehittymisen, mutta voi olla koiraan jälkeläishuoltoa ylläpitävä tekijä, kun hoitavat koirat saavat naaraiden suosion vuoksi lisäparitteluja ja niiden jälkeläiset säilyvät lisäksi paremmin hengissä.

Tallamyn (2000) mukaan seksuaalivalinnan, taakkahypoteesi (handicap principle), voi selittää koiraan jälkeläishuoltoa. Taakka-hypoteesin mukaan, valikoivampi sukupuoli arvioi lisääntymiskumppanin laatua, kustannuksia aiheuttavan piirteen perusteella. Esimerkiksi jättivesilude-koiraiden selkään munituista munista on koiraalle kustannuksia huonontuneen ruuanhankinta- ja uintikyvyn vuoksi [Tallamy, 2000]. Myös pysyvällä paikalla munien vartioiminen voi altistaa koiraan saalistajille [Tallamy, 2000]. Koiras, jolla on selässään tai vartioitavanaan munia, on selvinnyt näistä kustannuksista ja on siten laadukas lisääntymiskumppani [Tallamy 2000].

Overlapping broods hypoteesin mukaan koiraan jälkeläishuollon kehittyminen on mahdollista tilanteessa, jossa koiras voi huoltaa usean eri naaraan kanssa saatuja jälkeläisiä samaan aikaan [Gilbert & Manica, 2015]. Tämä pienentää koiraan jälkeläishuollon kustannuksia, kun koiras ei jälkeläisiä huoltaessaan menetä paritteluja [Gilbert & Manica, 2015]. Kun populaation tiheys on korkea, jälkeläisiä huoltavan koiraan ei tarvitse odottaa kauan uutta kumppania, jolloin sen jälkeläishuollon lisääntymiskustannukset ovat pienet, jos koiraan on mahdollista huoltaa useaa munamassaa kerralla [Manica & Johnstone, 2004]. Koiraan jälkeläishuoltoa kohtaan kohdistuva valinta vahvistuu edelleen, jos naaraat kehittävät mieltymyksen hoitavia koiraita

kohtaan [Tallamy, 2000]. Naaraat voivat suosia hoitavia koiraita, taakka- hypoteesin lisäksi myös, koska koiraan jälkeläistenhylkäämistodennäköisyys pienenee munien määrän kasvaessa, koska vartiointi on jaettava investointi ja sen kustannukset ovat siten koiraalle kiinteitä [Zeh & Smith, 1985]. Lisäksi jos jälkeläishuolto parantaa koiraan uudelleenpariutumistodennäköisyyttä, se on varmasti evolutiivisesti vakaa käytösmalli [Zeh & Smith, 1985]. Esimerkiksi *Appasus major* ja *Appasusu japonicus* lajeilla on kokeellisesti todettu, että naaraat suosivat hoitavia koiraita ja seksuaalivalinnalla on todennäköisesti merkitys koiraan jälkeläishuollon ylläpidossa [Ohba ym., 2016].

## 4. Esimerkkilajeja

### 4.1 Yleistä koiraan jälkeläishuoltoa harjoittavista lajeista

Koiraan jälkeläishuoltoa on havaittu vain lajeilla, joilla ei ole jälkeläisten ruokintakäytöstä (provisioning), joten pienet energieettiset jälkeläishuoltokustannukset voivat olla tärkeitä koiraan jälkeläishuollon kehittymiselle [Gilbert & Manica 2015].

Munien suojeleminen vaatii munien munimista munaryhmiksi (clumping of eggs), koska vanhempien on vaikeaa, ellei mahdotonta huolehtia jälkeläisistä, jotka ovat hajallaan ympäristössä [Ohba ym., 2006; Trumbo, 2012]. Munien muniminen ryhmiksi on voinut alun perin olla jälkeläishuoltoon liittymätön piirre, naaras voi esimerkiksi yrittää parantaa jälkeläistensä ruokailumahdollisuuksia tai pienentää muniinsa kohdistuvaa saalistuspainetta [Trumbo, 2012]. Munan lisääminen munaryhmään, voi pienentää yksittäiseen munaan kohdistuvaa saalistusta (dilution effect) [Trumbo, 2012; Ohba ym., 2016].

Petolajeilla on muihin lajeihin verrattuna paras mahdollisuus aggressiivisesti puolustaa suurta määrää munia avoimella, naaraille näkyvillä olevalla paikalla [Manica & Johnstone, 2004]. Muut kuin petolajit eivät pysty tehokkaasti suojelemaan muniaan kuin sellaisen määrän, jonka ne pystyvät kehollaan peittämään [Manica & Johnstone, 2004]. Jotkin lajit kantavat jälkeläisiä sisällään tai päällään [Tallamy, 2000]. Esimerkiksi jotkin jättivesiludekoiraat kantavat selässään munia [Ohba, 2019].

Koiraiden suorittama naaraiden vartioiminen munintaan asti ja territoriaalisuus helpottavat koiraan jälkeläishuoltokäytöksen syntyä, koska koiras tulee näin kosketuksiin munien kanssa [Gilbert & Manica, 2015]. Esimerkiksi *R. tristis*- petolude lajilla koiras ratsastaa naaraan selässä parittelun jälkeen [Thomas & Manica, 2004].

## 4.2 Jättivesiluteet

### 4.2.1 Yleistä jättivesiluteista

Jättivesiluteet (giant water bugs), *Heteroptera; Belostomatidae*, on suurikokoisten makeanveden petohyönteisten heimo, johon kuuluu noin 150 lajia, jotka ovat jakautuneet trooppisille ja subtrooppisille alueille [Ohba, 2019]. Kaikilla tunnetuilla jättivesiluteilla koiraat huoltavat jälkeläisiä [Smith, 1997]. *Belostomatidae* jakautuu kahteen alaheimoon, joista *Belostomatinae* alaheimoon kuuluu kahdeksan sukua; *Horvathinia*, *Hydrocyrius*, *Limnogeton*, *Abedus*, *Weberiella*, *Belostoma*, *Appasus* ja *Diplonychus* ja *Lethocerinae* alaheimoon kuuluu kolme sukua; *Benacus*, *Kirkaldyia* ja *Lethocerus* [Ohba, 2019]. Ryhmään kuuluvat lajit ovat ulkonäöltään, litteitä, ruskeita ja kooltaan aina yhdeksästä millimetristä yli 110 mm pituisia [Smith, 1997].

Lajit elävät makean veden elinympäristöissä, joihin kuuluvat esimerkiksi: joet, suot, riisipellot, järvet ja lammet [Ohba, 2019]. Kalattomissa lyhytaikaisissa lammissa (temporary ponds) jättivesiluteet ovat usein ravintoketjun huipulla olevia petoja [Ohba, 2019]. Lajit tarrautuvat saaliiseen jaloillaan, puretuvat pistävillä suuosillaan saaliiseen ja ruiskuttavat siihen proteiineja hajottavia entsyymejä sisältävää sylkeään ja imevät saaliin hajonneita kudoksia suuosillaan [Smith, 1997; Ohba, 2019]. Saalislajeihin kuuluu hyönteisiä, vesikirppuja (cladocerans), katkoja (amphipods), nuijapäitä (tadpoles) ja pieniä kaloja [Ohba, 2019]. Joidenkin lajien on kuitenkin havaittu hyökkäävän myös isomman saaliin, kuten vesikäärmeiden ja lintujen kimppuun [Ohba, 2019].

Selkärankaissaaliin hyödyntämisen mahdollistamiseksi, täytyi jättivesiluteiden koon kasvaa [Smith, 1997]. Koska hyönteisten kehitykseen ei voi lisätä nahan luonteja (molts), hyönteisten koon kasvamisesta seuraa myös munien koon kasvu [Smith, 1997]. Jättivesiluteiden munista tuli liian suuria kehittymään ilman huoltoa veden alla, koska munat eivät kokonsa vuoksi saaneet enää riittävästi happea [Smith, 1997]. Munan koon suurentuessa sen kaasuja vaihtavan pinnan pinta-alan suhde munan tilavuuteen pienenee ja hapen siirtyminen diffuusion kautta heikkenee [Smith, 1997]. Jättivesiluteidenmunilla ei ole tarvittavia kuivumista estäviä rakenteita, minkä vuoksi vedenpinnan yläpuolelle munitut munat eivät selviä ilman huolenpitoa [Smith, 1997]. Jälkeläishoito on välttämätöntä jättivesiluteille, koska huoltamattomat munat kuolevat niin veden alla kuin avoimessa ilmassa. [Smith, 1997]. Jättivesiluteilla koiraan jälkeläishuolto on todennäköisesti syntynyt perättäisten paritteluiden ja koiraan suorittaman naaraan vartiointikäytöksen kautta [Zeh & Smith, 1985].

### 4.2.2 *Belostomatinae* ja *Belostoma Lutarium*

*Belostomatinae*- alaheimossa vedessä elävät koiraat hapettavat eri tavoin niiden selkään munittuja munia [Smith, 1997]. Vesiympäristöissä hapen saatavuus voi olla rajoittavana tekijänä munien selviytymiselle ja hapen saaminen munamassan keskelle voi tarvita paljon resursseja [Smith, 1997].

[Trumbo, 2012]. Koiraan jälkeläishuoltopumppaaminen (brood pumping), munien silittäminen (brood stroking) ja munien ”huljuttelu” veden pinnalla (surface brooding) ovat olennaisia munien kehitykselle ja selviämiselle [Ohba ym., 2016]. *Belostomatinae* jättivesiluteilla saattaa olla mahdollisuuksia polygyniaan, eli useamman eri kumppanin kanssa paritteluun [Trumbo, 2012]. *Belostomatinae*- lajien koiraat voivat kantaa selässään vain rajallisen määrän munia ja hyvin eri aikaan munittujen munien kantaminen ei olisi tehokasta, koska se pidentäisi jälkeläishuoltoon käytettävää aikaa [Trumbo, 2012]. Nämä seikat pienentävät koiraiden useamman naaraan kanssa parittelemisen todennäköisyyttä [Trumbo, 2012]. *Belostomatinae* lajeilla polygynian, sopivien munimisaikkojen saatavuus ja naaraan jälkeläishuoltokustannusten suuruus voivat olla koiraan jälkeläishuoltoon johtavia tekijöitä [Trumbo, 2012].

Kun koiras on juuri saanut vaillinaisen munarykelmän huollettavakseen, se saattaa paritella toisen naaraan kanssa ja ottaa tältä vastaan munia [Trumbo, 2012]. Koiras voi kuitenkin myös poistaa vaillinaisen munarykelmän selästään ja tehdä tilaa kokonaisuudelle toisen naaraan munarykelmälle [Trumbo, 2012]. Tämä viittaisi siihen, että munien vastaanottaminen useammalta naaraalta ei ole aina edullisin vaihtoehto koiralle [Trumbo, 2012]. Kuitenkin tätäkin tapahtuu, koska esimerkiksi *Appasus japonicus* koiraiden on dokumentoitu kantavan selässään kerralla jopa 155 munaa, kun taas naaraat eivät koskaan laske yli 50 munaa, niinpä koiraat ottavat vastaan munia useammalta naaraalta ja huoltavat useita munaryhmiä kerralla (caring for overlapping broods) [Ohba ym., 2016].

*Belostoma lutarium* on *Belostomatinae*- alaheimoon kuuluvan jättivesiluteen koiras hoitaa yhden tai useamman naaraan munia selässään [Thrasher ym., 2015].

Lajin jälkeläishuoltoon liittyy munien hapettaminen ja niiden suojeleminen munia syöviltilä pedoilta niitä välttelemällä [Thrasher ym., 2015]. Koiras liikkuu ylös ja alas veden pinnassa takajalkojaan koukistamalla ja ojentamalla, jolloin selässä olevat munat ovat lähellä veden pintaa ja hapettaa munia pumppausliikkeen (brood pumping) avulla, [Thrasher ym., 2015]. Koiraiden on havaittu joskus kaapivan selässään olevia munia irti, jolloin irrotetut munat kuolevat [Thrasher ym., 2015].

#### 4.2.3 *Lethocerinae* ja *Kirkaldyia deyrolli*

*Lethocerinae*- alaheimossa koiraat hoitavat vedenpinnan yläpuolelle tyypillisesti kasvillisuuteen munittuja munia [Smith, 1997]. Alaheimon jälkeläishuoltoon kuuluu munien varjostaminen, kastelu ja suojeleminen saalistajilta [Smith, 1997]

*Kirkaldyia deyrolli* on *Lethocerinae*- alaheimoon kuuluvan jättivesiluteen koiraat hoitavat yhden naaraan vedenpinnan yläpuoliseen kasvillisuuteen laskemia munia [Ohba ym., 2006; Ohba & Maeda, 2017]. Lajin koiras puolustaa munia saalistajilta ja kastelee niitä kuivumisen estämiseksi [Ohba & Maeda, 2017]. Koiras suojelee jälkeläisiä saalistajilta vielä jonkin aikaa kuoriutumisen jälkeen, laboratorio-olosuhteissa vartiointikäytös loppui vuorokauden sisällä kuoriutumisesta [Ohba ym., 2006]. Tämä lyhyt suojelupätkä on todennäköisesti lajille tärkeä, koska vasta kuoriutuneet pehmeät toukat (teneral nymphs) ovat erityisen haavoittuvaisia saalistajille [Ohba ym., 2006]. Munia kastellessaan koiraat työntävät suuosansa munien väleihin ja ruiskuttavat niiden ruumiin pintarakenteissa olevaa vettä munien päälle [Ichikawa, 1988].

Ohban ym. (2017) tutki laboratorio olosuhteissa koiraan kykyä puolustaa munia *Tetramorium tsushimae*- lajin muurahaisilta. Tutkimuksessa havaittiin, että muurahaiset hyökkäsivät todennäköisemmin munien kimppuun, kun koirasta ei näkynyt munien lähetyvillä: Koiraan havaittiin hyökkäävän munia lähestyvien muurahaisten kimppuun ja joissain tapauksissa vapauttavan banaanintuoksuista trans-2-heksenylyli asetaatiksi epäiltyä yhdistettä [Ohba ym., 2017]. Tutkimuksessa saatiin selville, että aineella oli vahvasti muurahaisia karkottava vaikutus [Ohba ym., 2017]. Yhdisteellä on mahdollisesti käyttöä myös lajin parittelukäyttäytymisessä feromonina [Ohba ym., 2017].

*Kirkaldyia deyrolli*- koiraat puolustavat munia myös saman lajin naarailta [Ichikawa, 1991; Ohba & Maeda, 2017]. Ichikawan (1991) tutkimuksessa laitettiin sukukypsiä naaraita samaan terraarioon munia vartioivan koiraan kanssa. Tutkimuksessa havaittiin, että koiras käänsi päänsä naarasta kohti ja liikutti etujalkojaan aggressiivisesti, kun naaras tuli kymmenen senttimetrin päähän tikusta, jolla koiraan vartioimat munat olivat [Ichikawa, 1991]. Kun naaras tuli vielä lähemmäs tikkua, koiras hyökkäsi etujalkojaan käyttäen naaran kimppuun [Ichikawa, 1991]. Naaraat yrittävät hyökkäyksillään karkottaa munia suojelevan koiraan ja sitten syödä koiraan vartioimat toisen naaraan munat, saadakseen koiraasta parittelukumppanin, ja laskeakseen parittelun jälkeen omat munansa koiraan vartioitaviksi [Ichikawa, 1991; Ohba & Maeda, 2017]. Jos trans-2-heksenylyli houkuttelee naaraita muurahaisten karkottamisen lisäksi,

yhdisteen käytön täytyy olla koiraan viimeinen suojelukeino, koska se voi myös tuoda parittelukumppania etsivän naaraan paikalle [Ohba & Maeda, 2017].

### 4.3 Petoluteet (*Reduviidae*)

Petoluteilla jälkeläishuolto on todennäköisesti kehittynyt territoriaalisen käytöksen ympärille, koska territoriaalisuus on alun perin mahdollistanut, jälkeläisten suojelemisen pienillä kustannuksilla, koska koiras puolustaa jo reviiriään ja voi paritella myös uusien naaraiden kanssa [Trumbo, 2012]. Koiraan territoriaalisuuden lisäksi naaraan nopea muniminen laskee koiraan jälkeläishuoltokustannuksia ja tekevät koiraan jälkeläishuollosta siten evolutiivisesti vakaan käytösmallin [Zeh & Smith, 1985].

#### 4.3.1 *Rhynocoris tristis*

*Rhynocoris tristis* on pieni, n. 1cm pitkä, petolude, jonka koiraat suojelevat saalistajilta ja loisilta, munaryhmää (egg clutch), jossa on usean eri naaraan munia [Beal & Tallamy, 2006]. *R. tristis* lajilla koiras huoltaa jälkeläisiä oksilla, jotta naaraat huomaavat sen paremmin ja koiras voi paritella uudestaan, vaikka koiras ja sen munat olisivat paremmassa suojassa lehtien alla [Trumbo, 2012]. Vartioiva yksilö puolustaa munia nostamalla etujalkansa ja ojentamalla imukärsänsä, uhkailevasti lähestyvää saalistajaa kohti [Beal ym., 2006]. Ilman vartiointia munien on havaittu tuhoutuvan maasto-olosuhteissa lähes täysin. Munien kuolleisuus johtuu loisampiaisten (parasitic wasps) ja petojen hyökkäyksistä [Thomas & Manica, 2004; Beal & Tallamy, 2006]. *R. tristis* koiraat syövät kuitenkin myös vartioimiaan munia, tasatakseen jälkeläishuollon energeettisiä kustannuksia [Thomas & Manica, 2004].

Lajin munaryhmät ovat aktiivisia lisääntymispaikkoja ja munia vartioivat koiraat kohtaavat naaraita todennäköisemmin, tämän vuoksi koiraat taistelevat munien hallinnasta riippumatta siitä, ovatko ne munille sukua vai ei [Beal & Tallamy, 2006]. Naaraat suosivat koiraita, joilla on jo munia, koska koiras hylkää suuremman munaryhmän epätodennäköisemmin [Thomas & Manica, 2004]. Jos naaras ei onnistu löytämään jo vartioivaa koirasta, se aloittaa uuden munaryhmän vartioimattoman koiraan kanssa [Thomas ym., 2004]. Koiraat eivät todennäköisesti menetä paritteluita munia vartioidessaan, koska vartioivat koiraat kohtaavat naaraita todennäköisemmin kuin munia vartioimattomat ja naaraat ensisijaisesti etsivät jo vartioivia koiraita [Thomas & Manica 2004; Beal & Tallamy, 2006].

Beal ja Tallamyn (2006) tutkimuksessa havaittiin, että laboratorio-oloissa *Rhynocoris tristis*-naaraat vartioivat muniaan, mikäli koiras poistettiin munia vartioimasta tai kuoli vartioidessaan. Naaras hyötyy muniensa vartioimisesta, mikäli koiras on siihen kykenemätön, koska naaras on laittanut munien tuottamiseen suhteellisen paljon voimavaroja, ja koska munat tuhoutuivat

ilman hoivaa *R. tristis*-lajilla munien tuotanto on riippuvainen saalistusmenestyksestä [Beal & Tallamy, 2006]. Koiraan jälkeläishuolto mahdollistaa naaraalle vapauden saalistaa muualla kuin muniensa läheisyydessä [Beal & Tallamy, 2006]. Vapaasti saalistamaan kykenevä naaras tuottaa uusia munarykelmiä noin kahdeksan kertaa nopeammin kuin munia vartioimaan joutuvat naaraat [Beal & Tallamy, 2006]. Naaraat vartioivat kuitenkin ensimmäisenä munimaansa munarykelmää, jos koiras ei ole kykeneväinen vartioimaan niitä ja verottaa siten tulevaa lisääntymistään tarjotakseen jo olemassa oleville jälkeläisille niiden tarvitsemaa hoivaa [Beal & Tallamy, 2006]. Koska koiraat kamppailevat munien hallussapidosta, koiraan hylätessä vartioimansa munat tai koiraan kuollessa toinen paikalle sattunut koiras ottaa munat haltuunsa ja vartioitavikseen [Beal & Tallamy, 2006]. Luonnossa naaraan tarvitsee hyvin harvoin ottaa vartiointitehtävä itselleen, ainakin vakiintuneessa (well established) populaatiossa. Pienissä perustajapopulaatioissa tämä saattaa kuitenkin olla tärkeä piirre [Beal & Tallamy, 2006].

## 5. Yhteenveto

Jälkeläishuolto on harvinainen ilmiö muilla kuin aitososiaalisilla hyönteisillä. Kun hyönteisten jälkeläishuoltoa esiintyy, se on yleensä naaraan tai molempien vanhempien yhdessä suorittamaa. Kuitenkin vain koiraan jälkeläishuoltoa esiintyy erityisesti luteilla, esimerkiksi jättivesiluteilla (*Belostomatidae*) ja petoluteilla (*Reduviidae*). Jälkeläisiä huoltavan vanhemman määräytyminen on monimutkainen asia, jonka määrää pohjimmiltaan vanhemmille jälkeläishuollosta koituvien etujen ja kustannusten suhde. Hyönteiskoiraan jälkeläishuollon evoluutioon liittyy tekijöitä, jotka ovat tuoneet koiraan kosketuksiin munien kanssa ja parantaneet huoltavan koiraan lisääntymismenestystä. Huoltavalle koiraalle on tärkeää, että se ei menetä mahdollisia paritteluita jälkeläisiä huoltaessaan. Esimerkiksi *Rhynocoris tristis*-petoluteella koiraan naaraan vartiointi parittelun jälkeen ja munia vartioivan koiraan viehättävyys naaraan silmissä ovat mahdollistaneet munienvartiointikäytöksen synnyn. Koiraan jälkeläishuolto on siis monimuotoinen ilmiö, jonka syntyyn ja ylläpitoon vaikuttavat monet tekijät.

## 6. Lähteet

- Beal, C. A., & Tallamy, D. W. (2006). A new record of amphisexual care in an insect with exclusive paternal care: *Rhynocoris tristis* (Heteroptera: Reduviidae). *Journal of ethology*, 24(3), 305-307.
- Bonsall, M. B., & Klug, H. (2011). The evolution of parental care in stochastic environments. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(3), 645-655.

- Smith, R.A (1997). Evolution of parental care in the giant water bugs (Heteroptera: Belostomatidae). Teoksessa, Choe, J. C., & Crespi, B. J. (1997):*The evolution of social behaviour in insects and arachnids*, s. 116-149, Cambridge University Press, United Kingdom
- Fromhage, L., McNamara, J. M., & Houston, A. I. (2007). Stability and value of male care for offspring: is it worth only half the trouble?. *Biology letters*, 3(3), 234-236.
- Gardner, A., & Smiseth, P. T. (2011). Evolution of parental care driven by mutual reinforcement of parental food provisioning and sibling competition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1703), 196-203.
- Gilbert, J. D. J., & Manica, A. (2010). Parental care trade-offs and life-history relationships in insects. *American Naturalist*, 176(2), 212-226.
- Gilbert, J. D. J., & Manica, A. (2015). The evolution of parental care in insects: A test of current hypotheses. *Evolution*, 69(5), 1255-1270.
- Gilbert, J. D., Thomas, L. K., & Manica, A. (2010). Quantifying the benefits and costs of parental care in assassin bugs. *Ecological Entomology*, 35(5), 639-651.
- Ichikawa, N. (1988). Male brooding behaviour of the giant water bug *Lethocerus deyrollei* vuillefroy (Hemiptera: Belostomatidae). *Journal of Ethology*, 6(2), 121-127.
- Ichikawa, N. (1991). Egg mass destroying and guarding behaviour of the giant water bug, *lethocerus deyrollei* vuillefroy (heteroptera: Belostomatidae). *Journal of Ethology*, 9(1), 25-29.
- Klug, H., Bonsall, M. B., & Alonzo, S. H. (2013). The origin of parental care in relation to male and female life history. *Ecology and Evolution*, 3(4), 779-791.
- Kokko, H., & Jennions, M. D. (2008). Parental investment, sexual selection and sex ratios. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(4), 919-948.
- Manica, A., & Johnstone, R. A. (2004). The evolution of paternal care with overlapping broods. *The American Naturalist*, 164(4), 517-530.
- McNamara, J. M., & Wolf, M. (2015). Sexual conflict over parental care promotes the evolution of sex differences in care and the ability to care. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1803), 20142752.
- Nowak, M. A., Tarnita, C. E., & Wilson, E. O. (2010). The evolution of eusociality. *Nature*, 466(7310), 1057-1062.
- Ohba, S. -. (2019). Ecology of giant water bugs (hemiptera: Heteroptera: Belostomatidae). *Entomological Science*, 22(1), 6-20.
- Ohba, S. -, & Maeda, A. (2017). Paternal care behaviour of the giant water bug *kirkaldyia deyrolli* (heteroptera: Belostomatidae) against ants. *Ecological Entomology*, 42(4), 402-410.
- Ohba, S. Y., Okuda, N., & Kudo, S. I. (2016). Sexual selection of male parental care in giant water bugs. *Royal society open science*, 3(5), 150720.
- Ohba, S., Hidaka, K., & Sasaki, M. (2006). Notes on paternal care and sibling cannibalism in the giant water bug, *lethocerus deyrolli* (heteroptera: Belostomatidae). *Entomological Science*, 9(1), 1-5.

- Stiver, K. A., & Alonzo, S. H. (2009). Parental and mating effort: Is there necessarily a Trade-Off? (invited review). *Ethology*, *115*(12), 1101-1126.
- Tallamy, D. W. (2000). Sexual selection and the evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Animal Behaviour*, *60*(5), 559-567.
- Thomas, L. K., & Manica, A. (2005). Intrasexual competition and mate choice in assassin bugs with uniparental male and female care. *Animal Behaviour*, *69*(2), 275-281. doi:10.1016/j.anbehav.2004.03.009
- Thrasher, P., Reyes, E., & Klug, H. (2015). Parental care and mate choice in the giant water bug *Belostoma lutarium*. *Ethology*, *121*(10), 1018-1029.
- Trumbo, S. T. (2012). Patterns of parental care in invertebrates. *The Evolution of Parental Care*, 81-100.
- Wong, J. W. Y., Meunier, J., & Kölliker, M. (2013). The evolution of parental care in insects: The roles of ecology, life history and the social environment. *Ecological Entomology*, *38*(2), 123-137. doi:10.1111/een.12000
- Zeh, D. W., & Smith, R. L. (1985). Paternal investment by terrestrial arthropods. *American Zoologist*, *25*(3), 785-805.