



## Aposemaatiline signaal “oma” ja “võõra” eristajana kiskja- saakloom kommunikatsiooni- mehhanismis

*Georg Brinkmann*

georgb@hot.ee

Erinevate liikide säilimiseks on evolutsiooniliselt välja kujunenud hulk kaitsekohastumusi, mis jagunevad füüsilisteks (organismi kehalised kaitseomadused), käitumuslikeks (vastureaktsioon kiskja rünnakule) ning informatsioonilisteks. Viimaste hulka kuuluvad varje- ning hoiatusvärvused ning mimikri, mis moodustavad looduslikku homöostaasi tagava kiskja-saakloom vahelise kommunikatsioonisüsteemi.

### 1. Aposemaatiline värvus ning erinevad kaitsemehhanismid

Aposemaatiline värvus on hoiatusvärvus, mille abil saakloomad teavitavad kiskjaid oma mittesöödavusest või ohtlikkusest, s.o kaitsemehhanismide olemasolust. Viimaste hulka kuuluvad nt toksilisus ning füüsiline ning käitumuslik kaitsevõime, mida enamik liike kasutab kombineeritult.

Mitmed toksilised herbivoorsed putukaliigid ning ka karnivoorsed kiletiivalised ammutavad taimedelt kehamürke, mis sekvesteeritakse ning säilitatakse kehamahlas või vastavates näärmetes, nt monarhliblikad (*Danaus plexippus*), kelle vastsed toituvad asklepiase lehtedest, sekvesteerivad ning talletavad kahjuliku mõju vältimiseks toksilisi aineid, mis säilivad nende kehas ka valmikuna. Mitmed mereteod (selts *Nudibranchia*) ammutavad oma kehamürgid erinevalt putukatest sama mehhanismi abil loomsest saagist, toiduks tarvitavatest ainuõssetest. Viimastel juhtudel on mürkainete

kontsentratsioon kehas võrdeline selle sisaldusega päritoluorganismis. Mõned putukaliigid suudavad ka hiljem taimi söömata kehamürke sünteesida, kasutades tõenäoliselt analoogset sekvesteerimismehhanismi.

Füüsilisteks kaitsemehhanismideks on ebameeldivusi tekitavad kehastruktuuri omadused: ogad, sarved, küünised või harjased, mis samuti võivad eritada ärritavaid mürkaineid (nt mitmete kiletiivaliste nõelad, liblikaröövikute harjased), või organismi kaitsvad luustruktuurid (nt koorikloomade väline luukest), mis toitumist raskendavad. Käitumuslikeks kaitsekohastumusteks on rünnakule reageerimine vasturünnaku või põgenemisega, viimase hulka kuulub ka autotoomia e mingi taastuva kehaosa loovutamine ohust pääsemiseks.

Kiskja–saakloom koevolutiooni käigus õppisid esimesed hindama viimaste söödavust kaugemalt distantilt, millest sõltuvalt 1) kiskja jahtis samasuguse välimusega isendit ka hiljem, viimane tunnistati söödavaks; 2) kiskja vältis edaspidistel toiduotsingutel samasuguse välimusega isendi püüdmist, viimane tunnistati mittesöödavaks; 3) saaklooma söömine ei avaldanud mõju kiskja toitumiskäitumisele (tegemist on vaid teoreetilise erijuhuga, mille looduslik tõestusmaterjal puudub). Teisel juhul toimunu viitab kiskjate võimele õppida, ära tunda ning vältida halva toitumiskogemuse pakkunud liike (Joron 2002: 3–4). Söödavaid eristabki mittesöödavatest aposemaatiline värvus, osutades saaklooma füüsilistele ning käitumuslikele kaitsekohastumustele, millele on omased erksad toonid, tavaliselt kollase ning punase kombinatsioonid mustaga; vastandlikuks kaitsemehhanismiks on varjevärvused, mille puhul isendi välimus on sarnane väliskeskkonnaga ning kiskjal on teda raske eristada. Erksate värvuste domineerimine arvatakse olevat seotud kiskjate kognitiivse käitumisega, neid on lihtsam ära tunda, pärast ebameeldivusi raskem unustada ning nad on võimalikult erinevad söödavast saagist (Joron 2002: 6).

Aposemaatiline värvus katab kommunikatsioonis vaid ühe tajukanali, kuid juba 1870. aastatel viitab biogeograaf Alfred Russell Wallace oma töödes hoiatussignaali multimodaalsusele: lisaks visuaalsetele signaalidele hoiatavad saakloomad kiskjaid distantilt ebameeldiva lõhna või akustiliste signaalidega

ning viimaste otsused toiduotsinguil langetatakse samuti mitme tajukanali poolt registreeritud informatsiooni arvestades.

Aposemaatilistel signaalidel parasiteerib nn Bates'i mimikri, mille puhul on evolutsiooniliselt sarnaseks kujunenud ohtliku hoiatusvärvusega liigi e modelli ning ohutu liigi e mimeedi väljanägemine. Selle tulemusena assotsieerivad röövlomad, püüdnud mimeedi, selle signaali ohutu toiduga ning kasvab modelli oht saagiks langeda.

## 2. Aposemaatilise värvuse evolutsioonilisi kujunemisteooriaid

Hoiatusvärvuste tekkepõhjuste problemaatika on seotud lahknevusega evolutsiooniteooriast: aposemaatiliste signaalide kujunemine mutatsioonide teel on vähetõenäoline, kuna esimesed silmatorkavad liigid langevad suurema tõenäosusega kiskja ohvriks ning muutuste kinnistumine pole võimalik. Olemasolevatest erinevate, uudsete signaalide tekke ning arengu selgitamiseks on püstitatud erinevaid hüpoteese.

Üheks võimalikuks aposemaatiliste signaalide säilitajaks on neofobia fenomen: kiskjad väldivad uudse välimusega saakloomi ning jahivad tuttava välimusega isendeid. Nähtuse mõju aga kaob saakloomade arvukuse suurenedes, ning signaal säilib juhul, kui on piisavalt isendeid, kes õpetaksid kiskjaid neid vältima (Joron ja Mallet 1999: 208); nähtus ei seostu evolutsioonilise dünaamikaga ning tervele probleemile tõenäoliselt lahendust ei paku.

Preadaptatsiooni idee kohaselt kasutavad mitmed söödavad isendid oma erksavärvilist keha muudeks liigisisesteks ja -välisteks signaliseerimisaktideks, ent toidust ammutatud mürgisusele järgnevalt ka aposemaatilise hoiatusena. Mitmed aposemaatilised liigid omavad keha välispinnal füüsilisi või keemilisi kaitsekohastumusi ning pääsevad rünnakul kiskjate käest elusalt, edastades viimastele samas teate mittesöödavusest, tagades uudse fenotüübi püsijäämise.

Tõestust on ka leidnud hüpotees kehavärvuste ergastumisest lähedaste liikide vahel: kiskjad väldivad endisest tugevama signaaliga saakloomi. Mülleri mimikri e mitme liigi hoiatusvärvuste evolutsiooniline üldistumine on samuti võimalik põhjendus hoiatusvärvuse tekkele ning mitmekesisustumisele. Sarnase hoiatusvärvusega saakloomade territoriaalne kooselu vähendab saagikslangemise tõenäosust ning õpetab kiskjatele suurema hulga eriliigiliste mürgiste isendite vältimist. Kinnistumine erineb tavapärasest hõimuvalikuteooriast, kuna elusorganismi käitumine ei mõjuta sugulaste, vaid sarnase fenotüübiga isendite kohasust. Nähtus toimib väikeste populatsioonide puhul, kus vastav fenotüüp on domineeriv ning geneetiline triiv efektiivsem (Joron ja Mallet 1999: 211).

Aposemaatilised värvused võivad areneda sellegipoolest evolutsiooni käigus graduaalselt kiskjarünnakute mõju vähendavate tegurite ning populatsioonidünaamika tõttu.

### 3. Aposemaatiline värvus kui kiskja–saakloom vaheline kommunikatsiooniakt

1960. aastatel toimunud loodusteaduslike distsipliinide mitmekesisustumisega ning peamiselt tänu bioküberneetikale ning molekulaarbioloogia avastustele suunasid bioloogid enam tähelepanu kommunikatsiooniteadustele: T. A. Sebeoki ning G. Tembrocki tööd rajasid teed bio- ning zoosemiootika arengule (Kull 1999: 396–397).

Kultuurisemiootik Juri Lotman osutab oma töös “Kultuuri dünaamikast” semioosi alguspunkti inimkultuurikesksele käsitlusele:

semiootika peamisi eeldusi on oletus semiootikaelse või -välise ruumi olemasolust. [...] Nii näiteks kultuuri dünaamika mudeli me konstrueerime lähtudes “semiootilisest nullpunktist”, mille asupaik ühitatakse loomariigiga (zoosemiootika juba üsna rohke andmestiku kiuste). (Lotman 1999 [1992]: 141)

Loomade käitumist käsitletakse piiranguvabana ning sellele järgnenud arengut “seaduspärasuste” süsteemi kehtestamisena, ent:

Kõrgemate loomade käitumise tundmaõppimine maalib meile seevastu pildi karmist korraldusest. Elu võtmeaspektid – abielu, poegade üleskasvatamine,

jahipidamine, üldse igasugune olukorrahinnang ja sellekohase käitumise valik – paistavad rangelt ritualiseerituna. (Samas, 142)

Sebeok eristab semiootikas kaht antiteetilist tendentsi: keelekeskset, milles semioos seotud inimeksistentsiga, ning suuremat traditsiooni, mille kohaselt semioos on elu alustalaks ning iseloomulikuks tunnuseks (Sebeok 1999: 387). “Semioosi peab tunnustama ühtviisi nii kultuuri kui ka looduse valdava tõsiasjana” (Sebeok 1977: 180–181).

Sebeok kirjeldab universumi/reaalsuse varasemaid mudeleid kui binaarseid opositsioone, näiteks saakloom–kiskja vastandus, milles suur hulk muud informatsiooni on ebaoluline liigi ellujäämiseks (Sebeok 1986: 13–14), ning zoosemiootiliste süsteemide arengu käigus toimunud distinktiivsete omaduste lisandumist ja mudelite keerukustumist (Sebeok 1995: 7).

Aposemaatiline värvus – kiskja–saakloom vahelises kommunikatsioonis vaadelduna – eraldab toitumisvalikutel “oma” e organismile potentsiaalselt kahjutu saagi “võõrast” e ohtlikust. Lotmani järgi tekib huvi idee või asja vastu tingimustel, et viimane on kas tuttav ning mõistetav (“oma otsimine”) või tundmatu ja võõras (“võõra otsimine”) (Lotman 1999: 56–57). Hoiatusvärvus kui märk mittesöödavusest ilmub krüptiliste isendite sekka “võõrana”, äratades tähelepanu kiskjate seas; pärast isendi mittesöödavuse adumist väldib kiskja sama või sarnase fenotüübiga isendeid kuni uue, radikaalselt erineva aposemaatilise fenotüübi ilmumiseni, mis võib toimuda kirjeldatud signaali ergastumise läbi. Kuna protsess on vähem seotud isendite paigutusega geograafilises ruumis, on distinktoriteks just semiootilised signaalid. “Oma” ja “võõra” eristuse puhul on aposemaatilised signaalid vaid tähistajateks, eristamaks “vastuvõetavat” “vastuvõetamatust”. Kiskja–saakloom aktiivse kommunikatsiooniakti puhul võib semiootilistel piiridel toimivas rünnakus eristada hoiatavate märkide järgnevust: kui kiskja saakloomale läheneb, rakendub esmalt saaklooma füüsiline, seejärel keemiline kaitsevõime, millega on seotud ka ebameeldiv maitse kui märk “vastuvõetamatusest”. Viimase opositsioon “vastuvõetavusega” ongi siinkohal põhiliseks mehhanismiks.

Evolutsiooniliste teooriate puhul välistab vastandus neofobia mõju: nn konservatiivne toitumiskäitumine võib eksisteerida, ent selle mõju struktuuri

tekkimisele on kaheldav. Neofobia fenomen võib olla seotud pigem aposemaatiliste signaalide multimodaalsusega: nõrga eelsignaali (mis hoiatab kiskjat vastuvõetamatuse suhtes), samuti assotsiatsioonide, metonüümiliste protsesside seotusest eelnevate ebameeldivate toitumiskogemustega. Tõenäolisemateks tekkemehhanismideks on aga preadaptatsioon, milles saakloomade signaalid tugevnevad ning omandavad uue tähenduse, ning Mülleri mimikri, mis “oma” ja “võõra” eristust kinnistab.

Kirjeldatud mehhanismide “oma” ja “võõra” vastandumine asub siinkohal zoosemiootilises perspektiivis, ent eksisteerib sarnaselt kõigil looduse tasanditel, mistõttu on aposemaatilise päritolu seotud ka geneetilisel tasandil, ühendatuna geenideterministliku käitumisökoloogia ideedega. Teisalt on aga semiootilise kirjelduse puhul tegemist siiski antropotsentrilistliku vaatepunktiga ning samuti pole inimese meelelundite piiratuse tõttu võimalik kogu struktuuri oma terviklikkuses rekonstrueerida.

### Kasutatud kirjandus

- Joron, Mathieu 2002. Aposematic coloration. — R. T. Cardé and V. H. Resh (eds.), *Encyclopedia of Insects*. New York: Academic Press, 39–45.<sup>1</sup>
- Joron, Matheiu; Mallet, James 1999. Evolution of diversity in warning color and mimicry: polymorphisms, shifting balance, and spectation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 201–233.
- Kull, Kalevi 1999. Biosemiotics in the twentieth century: A view from biology. *Semiotica* 127 (1/4): 385–414.
- Lotman, Juri 1999a [1983]. Kultuuride vastastikuse mõju teooriast. Semiootiline aspekt. — J. Lotman, *Semiosfäär*. Tallinn: Vagabund, 53–73.
- 1999b [1992]. Kultuuri dünaamikast. — J. Lotman, *Semiosfäär*. Tallinn: Vagabund, 139–164.

<sup>1</sup> Käesolevas artiklis olevad viited pärinevad artikli trükieelsest versioonist, mis on kättesaadav aadressil <http://zeldia.cap.ed.ac.uk/joron/joron02apo.pdf> (20.07.2006)

- Sebeok, Thomas A. 1977. Ecumenicalism in semiotics. — T. A. Sebeok (ed.), *A Perfusion of Signs*. Bloomington: Indiana University Press, 180–206.
- 1986. *I Think I Am a Verb*. New York: Plenum.
- 1995. Semiotics and the Biological Sciences: Initial Conditions. *Discussion Papers* 17. Budapest: Collegium Budapest Institute for Advanced Study, 1–30.
- 1999. The Sign Science and the Life Science. *Applied Semiotics* 6/7: 386–393.

## Aposematic signals as distinctors of the *self* and the *other* in predator–prey communication

The paper examines the fundamental opposition of *self* and *other* in aposematic signals in predator–prey communication. The position of aposematism as a warning mechanism is described from the point of view of zoo- and biosemiotic ideas — in order to clarify how the distinction between edible and non-edible prey is drawn in predators' cognitive systems. The opposition is also used to review the common mechanisms and different developments of aposematic signals from the evolutionary perspective: Müllerian mimicry, neophobia, kin-selection and preadaptation.