**Kurna suuruse evolutsioon**   
© Peeter Hõrak 2001-2020

1. Sissejuhatus

Evolutsioonibioloogia keskne tees väidab, et looduslik valik soosib maksimaalset sigimist. Ideaalne organismsarnaneks seetõttu Darwini deemonile, kes on olend, kes alates oma sünnist hakkab paljunema maksimaalse kiirusega ning teeb seda kogu oma lõpmatu eluea vältel. Küsimust, millised faktorid piiravad organismide sigimist, ehk miks Darwini deemon pole võimalik, uurib elukäiguteooria haru mida nimetatakse **Kurna Suuruse Teooriaks (KST**; *clutch size theory*).Kurna suuruse teooriat võib pidada elukäiguteooria keskseks osaks ja mõned teadlased väidavad, et elukäiguteooriat võibki defineerida kui üksikasjalikku vastus küsimusele, **miks looduslik valik ei soosi alati järglaste arvu maksimeerimist.**

**KURN on järglaste arv, kelle organism toob ilmale ühe sigimiskorra jooksul.** Enamus loomi (ka taimi) toob oma järglasi ilmale diskreetsetes gruppides, mida nimetatakse kurnadeks.

Kuna kurna suurus (või keskmine kurna suurus) võib olla erinev erinevates seltsides, sugukondades, liikidel ja ka sama liigi eri populatsioonides või ka ühe populatsiooni piires ning ühel ja samal isendil eri sigimiskordadel, siis on evolutsiooniliste ökoloogide eesmärgiks selgitada selle varieerumise põhjusi. Kuna võib eeldada, et kurna suurus on välja kujunenud loodusliku valiku teel peab KS varieeruvusel olema adaptiivne seletus ja selle otsimisega KST tegelebki. NB! Muuhulgas tähendab see adaptiivse seletuse otsimine ka rühmavalikul põhinevate argumentide automaatset välistamist. St väga vale on arvata, et miskit liiki linnud munevad nt neli muna ja mitte rohkem, sest rohkem pole "liigi edasikestmiseks" vaja. Väiksem kurna suurus saab ikka olla kinnistunud nii, et väiksemat kurna munenud isend (või täpsemalt sellise genotüübiga isendid) tõstab seeläbi oma kohasust - kuidas see võimalik on, sellest tulebki järgnevalt juttu.

**KST, mis selgitab kurna suuruse varieeruvuse** **evolutsioonilisi põhjusi**, mõeldi välja ornitoloogide poolt, et selgitada lindude sigimiskäitumist. Hiljem on KST edukalt viljelenud ülejäänud selgroogsete uurijad. Tänapäeval rakendatakse kurna suuruse teooriat laialdaselt ka selgrootutele ning vahel ka taimedele. Lähtuvalt KST ornitoloogilisest päritolust, on KST-d kõige põhjalikumalt uuritud lindude näitel ning seetõttu on ka enamik käesolevas loengus toodud näiteid lindude kohta. Kuna moodne KST käsitleb kurnas suuruse varieeruvuse evolutsioonilisi põhjusi elukäiguteooria vaatepunktist on KST lähenemisviisil keskne osa *trade-off*’ide e. lõivsuhete kontseptsioonil.

2. Lõivsuhe järglaste hulga ja kvaliteedi vahel

Ajaloolises tagasivaates tuleb kurna suuruse teooria käivitajaks lugeda ühte kaasaegse evolutsioonilise loomaökoloogia rajajat, Oxfordi loomaökoloogi David Lack’i. Lack esitas 1947. a. seisukoha, et pesahoidjatel linnuliikidel (st. liikidel, kes toidavad oma poegi ja kuhu kuuluvad nt. kõik värvulised ja kullilised) määrab kurna suuruse poegade maksimaalne arv, keda vanemad suudavad toita. Seega, **mida rohkem on pesas linnupoegi, seda vähem igaühele neist toitu jätkub, ning sellest tulenevalt on optimaalne kurna suurus on määratud lõivsuhtega järglaste arvu ja kvaliteedi vahel**. Lack’i hüpotees illustreerib klassikalist elukäiguteooria lähenemisviisi - eksisteerib mingi piiratud hulk ressurssi ja seda saab jaotada nii, et üks funktsioon kannatab teise arvelt, st nii, et tekib lõivsuhe. Lõivsuhe järglaste arvu ja kvaliteedi vahel (mis on üks kesksemaid elukäiguteoorias) on seega tingitud asjaolust, et kui järglasi on palju, siis nende šansid ellu jääda on väikesed, seetõttu, et kõigile ei jätku piisavalt ressurssi. Kui aga järglasi on liiga vähe, siis võivad nende ellujäämisšansid küll olla suuremad, kuid selle eest makstakse järglaste väiksema arvuga. Oluline on märkida, et järglastele toodava toidu hulk ei pruugi nende kvaliteedi ja hulga vahelises lõivsuhtes olla sugugi ainsaks piiravaks vääringuks. Lisaks võivad suured pesakonnad sagedamini langeda kiskjate saagiks (toidukonkurentsi tõttu on nt. linnupojad suurtes pesakondades lärmakamad), mis võib seletada, miks suluspesitsejate kurnad on reeglina suuremad, kui avapesitsejatel. Liikidel, kes oma järglasi ei toida, tulevad kurna suurust piiravate teguritena arvesse vanemate võimetus optimaalsest suuremaid kurni edukalt välja haududa või ülisuuri pesakondi efektiivselt vaenlase eest kaitsta (mõlemad võivad toimida nt. hanelistel v. kanalistel). Roomajatel, kahepaiksetel ja putukatel piirab kurna suurust enamasti somaatiliste ressursside hulk, mida emane saaks munade moodustamiseks kasutada. Kuid siingi eksisteerivad lõivsuhted – munade arvu ja suuruse (kvaliteedi) vahel.

Lack’i hüpotees ennustab, et eeldusel, et kõik isendid on võrdsed japopulatsioonis ei ole parajasti toimumas kurna suuruse evolutsioonilist muutust (st. valik kurna suuruse suhtes on stabiliseeriv), siis **peaksid** kõige sagedasemad e**. modaalsed kurnad andma kõige rohkem järglasi**. See ennustus aga osutus enamasti vastuolus olevaks nii vaatlus- kui katseandmetega, mis näitasid, et erinevates linnupopulatsioonides tootsid tavaliselt kõige rohkem lennuvõimestunud järglasi suurimad kurnad, mis ei olnud samas sugugi kõige sagedasemad. Kõige sagedasemateks osutusid tavaliselt keskmised kurna suurused, mis produtseerisid vähem järglasi, kui harvemini esinevad suured kurnad. Miks ei mune siis kõik linnud suuri kurni, kui need annavad rohkem järglasi?

Vastuolu Lacki teooriast püüdis kõrvaldada rootsi teadlane G. Högstedt (1980), kes väitis, et ei ole olemas kogu populatsiooni jaoks sobivaimat kurna suurust, vaid **iga isendi jaoks eksisteerib oma individuaalne optimum.** **Kõik isendid ei ole võrdsed**, vaid võivad üksteisest erineda neile mõjuvate väliste tegurite (nt. toit ja territooriumi kvaliteet) v. individuaalsete omaduste (füsioloogiline seisund, toitumisefektiivsus) poolest ja **parimas seisundis isendeid, kellel on otstarbekas muneda kõige suuremaid kurni, ei pruugi populatsioonis olla sugugi kõige rohkem**. Peale Högstedt'i täiendust on Lacki hüpoteesi hakatud nimetama **Individuaalse Optimeerimise Hüpoteesiks (IOH).**

Individuaalse Optimeerimise Hüpoteesipeaks saama testida kurna suurusi eksperimentaalselt suurendades v. vähendades. Hüpotees ennustab, et kuna kõik isendid munevad nende jaoks optimaalse suurusega kurni, siis originaalsuurusega kurnad toodavad rohkem järglasi, kui manipuleeritud. Esimesel pilgul tundub seegi hüpotees tõele mittevastav, sest 70 %l juhtudest (35/50-st; Lessells 1991), lennuvõimestus suurendatud pesakondadest rohkem linnupoegi, kui originaal-suurusega pesakondadest.

Kas need tulemused lükkavad IOH ümber? Ei, sest sellised tööd kasutavad enamasti vale sigimisedukuse mõõdupuud. Individuaalse Optimeerimise Hüpoteesi paikapidavusega on lood segased peamiselt kahel põhjustel:

Esimeseks põhjuseks on enamikus töödes kasutatud **vale kohasuse mõõt** - valdav osa uurijaid on kasutanud kohasuse mõõduna lennuvõimestunud linnupoegade arvu. Ja sestap pole ime, et on leitud, et vanemad tõepoolest suudavad suurendatud pesakondi vähemalt lennuvõimestumiseni üles kasvatada. Samas aga on enamasti suurendatud pesakondades järglaste kvaliteet madalam, **mis johtub otseselt järglaste hulga ja kvaliteedi vahelisest lõivsuhtest.** Selline kvaliteedi erinevus peegeldub nt. erineva suurusega pesakondades kasvanud linnupoegade kehakaalu erinevustes. Sellistel kehakaalu erinevustel võib olla otsustav mõju lennuvõimestunud järglaste edasisele saatusele, sest paljudtööd on näidanud, et linnupoegade lennuvõimestumisjärgne ellujäävus on peaaegu lineaarselt sõltuv nende lennuvõimestumisaegsest kehakaalust. **Seetõttu pole selliste tööde, mis kasutavad kohasuse mõõduna lennuvõimestunud linnupoegade arvu, väärtus kuigi suur.** Ilmselt sobivam mõõt oleks linnupoegade ellujäävus eani, mil nad hakkavad ise pesitsema. Selliseid töid on tehtud eriti suluspesitsejatel värvulistel, peamiselt tihastel. Kuna Ameerikas peaaegu ei ole sellisteks uurimusteks sobivaid linnuliike, siis on need tööd tehtud enamasti Euroopas.

Selliste tööde puhul toetavad IOH-d pooled. 7-l juhul 14-st produtseerisid kontrollkurnad rohkem sigivaid järglasi, kui eksperimentaalselt suurendatud kurnad; kuid samuti 7-l juhul 14-st osutusid suurendatud kurnad ikkagi produktiivsemateks, kui manipuleerimata kontrollkurnad (peam. Lessells 1991). Siinkohal on oluline märkida, et kuuest toetavast tööst 4 on tehtud rasvatihasel, üks sinitihasel ja üks kaelustikal (kaelus-kärbsenäpil); mittetoetavad tööd on tehtud sinitihasel, tuuletallajal, metstikal (must-kärbsenäpil) ja paaril ameerika liigil. Kokkuvõttes võib öelda, et praeguse seisuga on Individuaalse Optimeerimise Hüpotees on testitud vägagi ebapiisavalt just seetõttu, et kõik tulemused on tihase-, eelkõige rasvatihasekesksed.

Järglaste kvaliteediga arvestamine on oluline ka inimese sigimisedukuse mõõtmisel. Soome talupoegadel ajavahemikus 1709-1815 läbi viidud kolme põlvkonna uuring näitas, et maata talupoegadel (popsid jmt) korreleerus laste arv negatiivselt lapselaste arvuga; maaomanikel selline seos aga puudus. Siin näeme siis taas lõivsuhet järglaste arvu ja kvaliteedi vahel, ning sedagi, et selline lõivsuhe avaldus vaid olukorras, kus ressursid olid tõsiselt piiratud ([Gillespie](http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/275/1635/713.full?sid=0056ac65-2a92-4b2e-84e5-f54a8f38a6ba) et al. 2008). Eeltoodud töö on mh hoiatuseks, et ka inimese evolutsiooni uurides võib kergesti libastuda, kui kasutada vale kohasuse mõõtu ning eirata ressursside ebavõrdse jaotumuse mõju lõivsuhete avaldumisele.

Lõivsuhted järglaste arvu ja kvaliteedi vahel esinevad ka kaasaegses inimühiskonnas. 27-s Sahaara-taguses riigis läbi viidud ulatuslik uuring (alates 1980. a. kogutud andmed ca 100 000 sünnitaja kohta) näitas, et iga perekonda lisanduv laps vähendab iga oma õe või venna viieaastaseks saamise tõenäosust keskmiselt 14 % võrra ([Lawson et al. 2012](http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/early/2012/10/01/rspb.2012.1635)). Suurbritannias 1991-92 sündinud laste hulgas läbi viidud kohordi-uuring (n = 14 000) näitas, et laste arv perekonnas korreleerub negatiivselt nende vaimse võimekusega (IQ, koolihinded) ning et mitmelapselises perekonnas kasvanud lapsed olid kümneaastasena keskmiselt ca 3 cm lühemad kui sama vanad üksiklapsed ([Lawson & Mace 2011](http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/366/1563/333.full)). Hetkel pole siiski teada kui pikalt õvede arvu mõju kestab, st kas on võimalik, et kompensatoorse kasvu tõttu laste täiskasvanuks saades õvede arvu mõju väheneb või kaob. Samuti pole teada mis on selles briti töös ilmnenud lõivsuhte täpne mehhanism. Otsest toidupuuduse mõju oleks ehk raske ette kujutada (tegu on ühe ühendkuningriigi jõukama piirkonnaga kus rahvastik suhteliselt homogeenne). Üks võimalik seletus võiks olla, et lapsed kellel on rohkem õvesid on eksponeeritud rohkematele nakkustele. Nagu ikka ei saa sellelaadiliste uurimuste puhul välistada ka võimalikke geneetilisi korrelatsioone laste arvu ja nende kvaliteedinäitajate vahel. [Hõrak ja Valge (2015a)](http://emph.oxfordjournals.org/content/early/2015/07/20/emph.eov017) leidsid Juhan Auli poolt kogutud andmestikku uurides et 17-aastatste Eesti tüdrukute kasv sõltus õvede arvust vähem – erinevus ühe-lapselisest perekonnast ja viie- või enamalapselisest perest tüdrukute keskmises pikkuses oli vaid 8 mm.

3. Sigimine praegu *vs.* sigimine tulevikus

Teine põhjus, miks mõnedesse IOH tõestustesse umbusuga suhtuda johtub sellest, et suurem jagu selles kontekstis uuritud organisme on iteropaarsed, st. sigivad rohkem kui ühe korra elu jooksul. Sellest lähtub, **et ühe sigimiskorra jooksul toodetud järglaste arvu maksimeerimine ei pruugi olla parim viis kogu elu jooksul toodetud järglaste arvu suurendamiseks.** Seda juhul, kui vanemate investeering järglastesse vähendab nende tõenäosust ellu jääda ja veel edaspidigi sigida. Teisisõnu, **sigimisel on hind** (*cost of reproduction*).

Kontseptsioon sigimise hinnast on veidi noorem, kui Lacki kurna suuruse teooria, kuid siiski ka juba üle 60 a. vana. Esmakordselt esitati sigimise hinna kontseptsioon 1966. a. Ameerika teadlase [George Williams’i](http://www.absoluteastronomy.com/topics/George_C._Williams) poolt (kellel osa 20. ja 21. sajandi evolutsioonilise mõtte arengus tervikuna on olnud on äärmiselt oluline).

Sigimise hinna printsiip lähtub kahest elementaarsest tõsiasjast:

1. Sigimisega seotud jõupingutuste suurendamine võib vähendada isendite edaspidiseid võimalusi ellu jääda ja veelkord sigida, ning
2. Kohasuse seisukohast ei ole oluline suurendada mitte iga üksiku sigimiskorra vaid kogu elu jooksul soetatud järglaste hulka.

Kuna looduslik valik soosib elu jooksul toodetud järglaste hulga maksimeerimist, siis määrab optimaalse kurna suuruse lõivsuhe viljakuse ja ellu jäävuse vahel *(trade-off between fecundity and survival)*. Kui vanemate suremuse tõenäosus kasvab koos kurna suurusega, siis optimaalne kurna suurus (s.o. selline, mis tagab elu jooksul maksimaalse järglaste hulga produtseerimise) on väiksem, kui kurna suurus, mis annab kõige rohkem järglasi ühel sigimiskorral.

**Kuna viljakus ja ellujäävus on kõige kesksemad elukäiguomadused**, **siis on nendevahelise seose uurimine ka elukäiguteooria jaoks keskne tegevus.** Selles kontekstis on peamine küsimus (*Major Life History Problem*) järgmine: **kuidas peaks organismid** (erinevates keskkonnatingimustes) **jaotama investeeringuid sigimise ja eluspüsimise vahel nii, et toota elu jooksul võimalikult palju kvaliteetseid järglasi?**

Sigimise hinna kontseptsioon on tõepoolest üsna ilmselt üks keskne reegel elukäikude evolutsioonis ja peab eriti hästi paika tavaliselt kõrgemate taksonite võrdluses, **st. makroevolutsioonilise lõivsuhtena,** kus nt. suurte keskmiste kurnadega linnuseltsides ja sugukondades on vanemate keskmine elumus madalam, kui väikeste keskmiste kurnadega seltsides ja sugukondades.

Raskem on vastata küsimusele, kas sellist lõivsuhet on võimalik avastada ka ühe populatsiooni sees. Esimesel pilgul võib tunduda, et selle kontrollimiseks pole vaja muud, kui mõõta ära mingi hulga isendite kurna suurused ja elumused, ning asetada samale graafikule. Juhul, kui sigimise hinna printsiip kujundaks kurna suuruse populatsioonisisest varieeruvust, võiksime oodata, et suurte kurnadega vanemate elumus on väiksem, kui väikeste kurnadega vanematel. Kas see on tõepoolest nii?

Mõnikord küll. Üks esimesi korrelatiivseid tõendeid sigimise hinna esinemise kohta on saadud inimesel. Erkki Haukioja kaastöölistega Turu Ülikoolist (Haukioja et al. 1989) tegid kirikuraamatuid uurides kindlaks, et 18. ja 19. sajandil esines mandri-soome talupoegade hulgas tugev valikusurve kaksikute sünnitamise vastu, kuna kaksikute suremus oli üksikutega võrreldes väga kõrge (kaksikuist jõudis sigimisikka vaid 34%, üksikuist 71%). Samal ajal oli ka kaksikuid sünnitanud emade elumus sünnitusjärgsel aastal oluliselt madalam (95.6% vs. 99.1%). Seega, antud juhul näeme pelga vaatluse teel saadud andmestikul korraga kahte põhilist lõivsuhet, st. nii lõivsuhet järglaste hulga ja nende kvaliteedi vahel, kui ka sigimise hinda, kus suure kurnaga kaasnes väiksem elumus. Selline tõend meie suhtelises lähiminevikus esinenud tugevat valikusurvet kaksikute sünnitamise vastu võib seletada, miks tänapäeva inimesel mitmikke (loomulikul viljastamisel) nii harva sünnib. Veel üks näide sigimise hinna avaldumise kohta (jällegi naistel, kuid mitte meestel) pärineb pikaaegsest Utah mormoonide uuringust (140 600 inimest, sündinud 1820-1919; [Bolund et al. 2016](https://www.nature.com/articles/srep24672)). Naiste suremus oli kõrgem kui meestel perioodidel, kui naised sünnitasid palju lapsi; alles 1895. sündinud põlvkonnas (kui keskmine laste arv naise kohta oli langenud 8,5-lt 4,2-le) jäi meeste eluiga naiste omast lühemaks. Naiste suremuse seos laste arvuga ei olnud tingitud ainult sünnitamisega seotud komplikatsioonidest. Ka postreproduktiivse elu pikkus (st peale 55. eluaastat elatud aastate arv) oli paljulapselistel naistel madalam.

Ei saa välistada, et tulemusi, kus lõivsuhted on leitavad negatiivse korrelatsioonina elukäiguomaduste vahel, on kergem leida inimühiskonnas kui muudel elukatel. Tavaliselt leiame looduses olukorra, kus (samas populatsioonis) suurte kurnadega isendid elavad hoopis kauem, kui väikeste kurnadega isendid. Miks see nii on? Jällegi peame tuletama meelde, et **kõik isendid ei ole võrdsed.** Tuues analoogia majandusest, võiksime eeldada, et piiratud ressursi jaotamise puhul saavad inimesed investeerida korraga kas majadesse v. autodesse, mis avalduks siis negatiivses korrelatsioonis majade ja autode hinna vahel, mis inimestel on - st. kallite autode omanikud elaksid viletsates üürikorterites, odavate autode omanikud aga villades. Teame väga hästi, et nii see ei ole ja samuti teame, miks: nii inimühiskonnas kui ka kõigis muudes populatsioonides on erinevate indiviidide kasutuses erinev hulk ressursse. Need kellel on ressursse rohkem, saavad korraga rohkem investeerida erinevatesse eluvaldkondadesse, st. nii autodesse kui majadesse või meid huvitaval juhul, nii ellujäämisesse ja igal sigimiskorral soetatud järglastesse. Mõnikord nimetatakse sellist fenomeni ka hõbelusika efektiks (*silver spoon effect*; 'sündinud hõbelusikas suus' ~ ebavõrdne ressursside jaotumine isendite vahel). Vt. ka ülaltoodud näidet soome popside ja peremeeste kohta.

**Kas eelnevast johtub, et** **isendite ebavõrdsuse korral sigimise hinda ei eksisteeri, või et meil pole seda võimalik avastada?** Kindlasti mitte.

Üheks võimaluseks probleemile läheneda on jällegi kurna v. pesakonna suuruse eksperimentaalne muutmine, ning seejärel vanemate ellujäämuse mõõtmine. Kui suurendatud kurnadega vanemate elumus väheneb võrreldes kontrollide ja vähendatutega, siis võime öelda, uuritud populatsioonis võib sigimise hind tõesti kurna suurust piirata. Siin kohal on siiski oluline tähele panna seda, et vastupidine tulemus, (st et kui vanemate elumus suurendatud kurnades ei vähene), ei tähenda, et kurna suurus ei ole sigimise hinnaga seotud (aga sellest allpool).

Sellegipoolest oleks huvitav teada, kas manipulatsioonieksperimentidega on õnnestunud vanemate elumust mõjutada. [Lessells'i (1991)](https://www.wiley.com/en-ee/Behavioural+Ecology:+An+Evolutionary+Approach,+4th+Edition-p-9780865427310) esitatud kokkuvõtvast tabelist selgub, et peamised tõendid sigimise hinna kohta pärinevad laborikatsetest selgrootutega. Nt. lehmahernemardikad (*Callosobruchus maculatus*) elavad kauem, kui neil ei võimaldata muneda, piirates nende juurdepääsu munemiseks sobivale substraadile v. paarilistele. Mis puutub selgroogsetesse, siis siin on suhteliselt sagedasti õnnestunud uurijatel näidata seda, et kui linnupoegade arvu pesas eksperimentaalselt suurendada, siis selle tagajärjel väheneb teiste kurnade sagedus (see puudutab selliseid liike, kes ühe sigimishooaja jooksul kasvatavad üles mitu pesakonda järglasi) või siis suurus. Hoopis harvemini on aga õnnestunud näidata seda, et vanemad maksavad sigimise eest eluga, st. et vastuseks kurna suurendamisele vanemate ellujäämus väheneb. Selliseid töid on tänapäevaks tehtud ca 30-40 ja oodatud suunas tulemuse on andnud neist vaid ca 8. Ning nendegi tulemuste puhul on paljud uurijad (õigustatult) kritiseerinud andmeanalüüsil kasutatud statistikameetodeid. Liikideks, kelle puhul on leitud, et kurna suurendamise tagajärjel võib vanemate ellujäämus väheneda on nt. sinitihane (Oxfordis), tuuletallaja (Hollandis), ida türanntikat (*Tyrannus tyrannus*)USA-s, samuti must-kärbsenäpp ja 2 kajakaliiki. Värskem meta-analüüs, mis põhines 29 linnu-uurimuse andmetel (19 liiki) leidis, et kurna/pesakonna suuruse vähendamine ei suurenda üldiselt vanemate ellujäämistõenäosust. Pesakonna suurendamine vähendas ellujäämistõenäosust ainult isastel, kuid mitte emastel ([Santos & Nakagawa 2012](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1420-9101.2012.02569.x/abstract)). Autorid spekuleerivad, et kurna vähendamise mõju ellujäämisele puudub seetõttu, et normaalsuuruses pesakonna eest hoolitsemine ei eelda, et sigimisinvesteering toimub ellujäämise arvel. Seetõttu ei ole võimalik pesakonna eksp. vähendamise läbi tekkinud vabanevat ressurssi ka eluea pikendamiseks kasutada. Mõneti vastuoluliselt väidavad nad samas, et pesakonna suurendamine ei vähendanud emaste ellujäämistõenäosust seetõttu, et nende investeering sigimisse on niigi, (st ka normaalsuuruses pesakonna puhul) maksimaalne ja seetõttu pole nad võimelised sigimisse eluspüsimise arvelt ressursse investeerima. Isased aga töötavad normaalsuurusega pesakonna eest hoolitsemisel vähem kui emased ja seepärast on nad võimelised oma sigimispingutust suurendama ja selle eest ka eluga maksma.

Nii et hämmastavad ja segased tulemused. Miks?

1. Kõik loomad ei pruugi katsetajaga kaasa mängida, st. nad ei pruugi oma sigimispingutust vastuseks pesakonna manipuleerimisele suurendada. See seletus põhineb tõsiasjal, et **enamus kurna suuruse teooria kontekstis tehtud pesakonna suuruse manipuleerimise eksperimente ignoreerib tegelikult asjaolu, et kui pessa linnupoegi juurde lisada, siis (järglaste arvu ja kvaliteedi vahelise lõivsuhte tõttu) suurendatud pesakondades linnupoegade keskmine kvaliteet väheneb**. See tähendab omakorda seda, et teatud olukordades võib pesakonna suurendamise tagajärjel väheneda ka kogu pesakonna reproduktiivne väärtus (võiks nimetada ka sigimisväärtuseks, st. oodatav sigimisvõimeliste järglaste produktsioon). Sellisel juhul **võib** **suurendatud pesakonna üleskasvatamine osutuda vanematele ebarealistlikuks ja ülejõukäivaks ülesandeks ning seda isegi juhul, kui nad investeeriksid käesolevasse sigimispingutusse ressursse oma tulevase sigimise arvelt.** On ilmne, et sellises olukorras ei ole suurendatud kurni kasvatavate vanemate jaoks sugugi optimaalne oma sigimispingutust suurendada, vaid võib-olla isegi kasulik vähendada sigimispingutust kontroll- ja vähendatud kurnadega võrreldes. Tammaru & Hõrak (1999) esitasid ülalkirjeldatud olukorda simuleeriva mudeli, mis ennustab, et selline situatsioon, kus vanemad reageerivad pesakonna suurendamisele sigimispingutuse vähendamisega, võib olla tõepoolest üsnagi reaalne ja võib vähemalt teoreetiliselt ära seletada, miks pesakonna suurendamise katsetes negatiivset mõju vanematele ikkagi nii harva täheldatakse. Peatselt leiti mudelile ka katseline tõestus ([Hõrak 2003](https://www.researchgate.net/publication/221962590_When_to_pay_the_cost_of_reproduction_A_brood_size_manipulation_experiment_in_great_tits_Parus_major)), mis põhineb Tartus rasvatihastel läbi viidud pesakonna suuruse manipulatsiooni katsetel.
2. Liiga lühiajalised tööd, mis ei võimalda koguda piisavalt suuri valimeid 0-hüpoteeside ümberlükkamiseks. Nt. värvuliste puhul on üsna reaalne selline olukord, kus emadel, kes munevad 11-munalisi kurni, on ellujäämistõenäosus 40 %, ja emadel, kes munevad 9-munalisi kurni, on ellujäämistõenäosus 44 %. Isegi nii väike elumuste erinevus võib täiesti realistlikel tingimustel olla piisav, et 9-munaliste kurnadega emad annaksid elu jooksul sama palju järglasi, kui 11-munaliste kurnadega emad. Statistiliselt pole nii väikest erinevust elumuses võimalik tõestada isegi siis, kui valimi suurus kummaski klassis on 1000 lindu (Nur 1990).

Eelnevalt veendusime, et isegi sigimise hinna avaldumise kohta (vähemalt selgroogsetel) on tõendid üsna napid või vähemalt segased. Sellegipoolest, võime edasi arutleda küsimuse üle, kas sigimise hinna printsiip võib seletada **miks kurna suurus ühe populatsiooni piires varieerub.** Et sellele küsimusele vastata, peaksime ette kujutama, kuidas sigimise hind populatsiooni tasandil toimib.

Selleks on kaks võimalust: 1) mikroevolutsiooniline lõivsuhe ja 2) füsioloogiline lõivsuhe

Sigimise hind mikroevolutsioonilise lõivsuhtena

Mikroevolutsiooniline lõivsuhe on isenditevaheline geneetiliselt määratud erinevus ressursi jaotamise reeglites. Mikroevolutsioonilised lõivsuhted tekivad siis, kui **üks kohasusega seotud tunnus** (nt kurna suurus) **evolutsioneerub ühes suunas** (nt suuremaks) ning **samaaegselt evolutsioneerub mingi teine** kohasusegaseotud **tunnus** (nt eluiga) **teises suunas** (st lühemaks). Sellest oli juttu Toomase [1. loengus](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe1-09.doc) (lk. 12-13). **Et mikroevolutsioonilise lõivsuhtega seletada kurna suuruse varieeruvuse põhjusi ühes populatsioonis**, peaks seal korraga leiduma erineva (geneetiliselt determineeritud) sigimisstrateegiaga isendeid (ühtedel väike kurn ja pikk eluiga, teistel suur kurn ja lühike eluiga).Mõlemad (või kõik) sellised strateegiad saavad pikema aja jooksul ühes populatsioonis koos esineda vaid juhul, kui kõigi strateegiate viljelejate kohasus on lõppkokkuvõttes sarnane: juhul, kui üks päritav strateegia tagaks selle viljelejatele suurema kohasuse teiste strateegiate arvelt, jääksid lõpuks populatsiooni järele vaid selle ühe strateegia viljelejad. Kui sarnast kohasust on võimalik samas populatsioonis saavutada erinevate strateegiate läbi, siis nimetatakse neid strateegiaid evolutsiooniliselt stabiilseteks. Olukorda, kus erinevad strateegiad saavad samas populatsioonis kõrvuti eksisteerida, nimetatakse evolutsiooniliselt stabiilseks seisundiks (ESS).

Mikroevolutsioonilisi lõivsuhteid on võimalik demonstreerida ainult geneetilisi korrelatsioone mõõtes. See tähendab, et tuleb mõõta ära hulga vanemate kurna suurus ning elumus, ning nende järglaste kurna suurus ning elumus, ning juhul, kui mikroevol. lõivsuhe esineb, näeme sellist pilti, kus pikaealiste ning väiksekurnaliste vanemate järglased on samuti pikaealised ning väikesekurnalised, ning lühiealiste ning suurekurnaliste vanemate järglased on samuti lühiealised ning suurekurnalised. Sellist seost nimetataksegi negatiivseks geneetiliseks korrelatsiooniks elukäiguomaduste vahel. Geneetilise korrelatsiooni mehhanismiks võivad olla antagonistlik pleiotroopia v. geenide aheldatud pärandumine (vt. T. Tammaru  loenguid). Välitingimustes on selgroogsetel loomadel geneetiliste korrelatsioonide mõõtmiseks vajaliku hulga andmete kogumine samahästi, kui võimatu (nt., rasvatihasel tuleb populatsiooni pesitsema tavaliselt ca 4% lennuvõimestunud pesapoegadest). Laborikatsetes selgrootutega (kus on aretatud pika ja lühikese elueaga liine, ning vastavalt uuritud, kas keskmine kurna suurus erineva elueaga liinides muutub) on selliseid negatiivseid geneetilisi korrelatsioone siiski leitud üsna sageli (peam. äädikakärbsel; Kirkwood et al. 1999; Stearns et al. 2000).

**Inimese näide** ([Smith et al. 2012](https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2011.1697)): Mutatsioonid BRCA1 ja BRCA2 [(sagedus ca 1-1,8%)](https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/ijc.31841) geenides on päriliku rinna- ja munasarjavähi kõige olulisemad geneetilised riskifaktorid. BRCA1 mutatsioonide kandjatel on rinnavähi tekke risk 60. eluaastaks kuni 54% ja BRCA2 mutatsioonide kandjatel kuni 71%, lisaks on BRCA mutatsioonide kandjatel kõrgem munasarja- ja mõnede muude vähkide risk. Utah’s 19. saj. lõpust kuni 1974. a sündinud naistel (122 mutatsioonikandjat, 885 kontrolli), näidati, et BRCA mutatsioonidega naistel oli **kõrgem suremus, kuid oluliselt rohkem lapsi, lühem sündidevaheline intervall ning hilisem viimase sünnituse iga**. Mutatsioonikandjate sigivus oli erines kontrollide omast tugevamini naistel, kes olid sündinud enne 1930. a. Nt laste arv (keskmine±SH) enne 1930. sündinutel: 6,22±2,74 vs 4,19±2,68; pärast 1930. sündinutel: 4,13±1,82 vs 3,40±1,75. Autorid oletavad, et varasemates põlvkondades oli seos tugevam seetõttu, et oraalsed kontratseptiivid polnud levinud ja sündimusparameetrid peegeldasid rohkem nn loomulikku viljakust.

Sigimise hind füsioloogilise lõivsuhtena

Füsioloogiline lõivsuhe on reegel, mille järgi isend jaotab mingit piiratud ressurssi omavahel konkureerivate eluavalduste vahel. Oluline on meeles pidada, et füsioloogiline lõivsuhe ei eelda, et seos järglaste hulga ja elumuse vahel oleks geneetiliselt fikseeritud ***st. kõik isendid populatsioonis võivad käituda sama reegli järgi.*** Seega, füsioloogilise lõivsuhte  korral võivad (vastava otsustusreegli suhtes) geneetiliselt sarnased isendid võtta vastu erinevaid otsuseid selle kohta, kuidas oma käsutuses olevat piiratud ressurssi erinevate eluavalduste vahel jaotada. **Füsioloogilise lõivsuhtega saab seletada kurna suuruse populatsioonisisest varieeruvust** olukorras, kus mingi osa isendid populatsioonis on valinud sellise taktika, mis näeb ette sigimisinvesteeringuid enesesäilitamise arvelt, st. sellise intensiivsusega sigimisinvesteeringuid, mis suurendavad antud pesitsuskorra jooksul toodetud järglaste hulka ja samas vähendavad vanemate võimalusi tulevikus järglasi toota e. **jääksigimisväärtust** (*residual reproductive value*).Teisisõnu, füsioloogiline lõivsuhe põhjustaks populatsioonisisest kurna suuruse varieeruvust, kui kõik isendid populatsioonis järgiksid sama reeglit: olukorras A mune väike kurn, et olla võimeline tulevikus veel sigima, kuid olukorras B investeeri kõik oma ressursid (ka need mida läheks vaja järgmise sigimisepisoodini elamiseks) ühte suurde kurna. Kurna suurus ja elumus korreleeruvad negatiivselt, kui samal ajal on osa isendeid populatsioonis olukorras A ja osa isendeid olukorras B (ning ülejäänud kuskil vahepeal).

**Mis tingimustel võiks olukord, kus isendid investeerivad sigimisse oma jääksigimisväärtuse arvelt, esineda?**

Selline olukord peaks esinema juhul, kui isendi tõenäosus elada järgmise sigimiskorrani on väike. Kui isendi jääksigimisväärtus läheneb nullile, ei ole tal mingit kasu ressursside kokkuhoidmisest ellujäämise nimel, sest ta saab oma kohasust maksimeerida vaid sigimisse investeerides. Sellist **investeeringut viimasesse sigimispingutusse jääksigimisväärtuse arvelt** nimetatakse **lõppinvesteeringuks** (ka lõpetav investeering; *Terminal Reproductive Investment*).

**Näiteid**:

1) Kõrge vanus. Sinijalg-suulad on pikaealised linnud, kelle sigimisedukus suureneb üheksanda eluaastani ja hakkab pärast seda seniliseerumise tõttu langema. Seega võiks ennustada, et lõpetav sigimisinvesteering on optimaalne vanade >9 a. lindude jaoks, kuid mitte noorematele. A. Velando kaastöötajatega ([Velando et al. 2006](http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1560321" \t "_blank)) tegid Mehhikos katse, kus nii noortel kui seniilsetel isaslindudel simuleeriti bakteriaalsesse nakkusesse haigestumist. Selleks süstiti linde *E. coli* lipopolüsahhariidiga (LPS), mis põhjustab akuutse põletikuvastuse. Noored LPS-ga süstitud linnud kasvatasid lennuvõimelisteks 18 % vähem linnupoegi, kui füsioloogilise lahusega süstitud noored kontrollid. Seniilsetel LPS-ga süstitud isaslindudel aga suurenes järglaste produktsioon seniilsete kontrollidega võrreldes 98 % võrra (sh oli tegu ainsa menetlusgrupiga, kus kõik koorunud linnupojad üles kasvasid). Järeldus: **tervisliku seisundi halvenemise tajumine viis seniilsed suulad sigimispingutuse olulise suurendamiseni**, samas kui noortel suuladel kaasnes sellega sigimispingutuse vähenemine. Praeguse seisuga üks elegantsemaid katselisi tõendeid lõppinvesteeringu kohta.

2) Haigestumis-või nakatumisrisk võib sigimisinvesteeringut mõjutada ka lühiealistel liikidel. Minchella & Loverde (1981) tegid järgmise katse: **tigusid** (*Biomphalaria glabrata)* **eksponeeriti kastreerivale parasiidile** (Mansoni vereimiuss; *Schisostoma mansoni*), **misjärel hakkasid parasiitidele eksponeeritud isendid rohkem munema.** **Sealjuures vähenes hilisem viljakus** nii nakatunud isenditel kui ka *mittenakatunud, kuid parasiidile eksponeeritud* isenditel, mis näitab, et viimased tegid lõppinvesteeringu tulevikus oodatavate järglaste arvelt. Sarnaselt tigudele on lõppinvesteeringut eksperimentaalselt demonstreeritud ka kilkidel *Acheta* *domesticus*, kes suurendavad oma munemiskiirust bakteriga *Serratia marcescens* nakatumise järel. Mitmes töös on näidatud, et isased jahumardikad (*Tenebrio molitor*) kellel matkiti bakteriaalset nakkust bakterikesta lipopolüsahhariidide (LPS) süstimisega suurendasid suguferomoonide produktsiooni (mis on energeetiliselt kulukas) ja muutusid seeläbi emaste mardikate jaoks atraktiivsemaks (Nielsen & Holman 2012). [Meiegi teadlased on neid asju uurinud.](http://novaator.err.ee/v/loodus/06a33ca5-55f5-4d8e-a1ea-4d041604a475/surmahaigus-ja-toidupuudus-paneb-jahumardika-sigima)

Minu teada ei ole klassikalist lõppinvesteeringut **eksperimentaalselt** seni demonstreeritud ühelgi imetajaliigil. (Mis siinkohal ei tähenda, et peaksime arvama, nagu imetajatel seda ei esineks). Võib-olla kõige lähedasem näide on „looduslik eksperiment“ kus võrreldi Talve- ja Jätkusõja ajal Taanisse ja Norrasse evakueeritud (ja vanematest lahutatud) Helsinki laste saatust eakaaslaste omaga, keda vanematest ei lahutatud ([Pesonen et al. 2008](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ajhb.20735/abstract)). Leiti, et varajases lapsepõlves või koolieas vanematest lahutatud tüdrukutel oli hiljem keskmiselt rohkem lapsi kui tüdrukutel, keda vanematest ei lahutatud, või kes lahutati esimesel kolmel eluaastal. Erinevused olid samas kaunis väikesed, nagu ka valimid (kokku 511 tüdrukut).

[Kaudselt seonduvad lõppinvesteeringute temaatikaga ka sellised näited kus keskkonna kvaliteedi (või selle tajumise) manipuleerimisega on õnnestunud kallutada loomi oma sigimist varasemaks või valimatumaks muutma. Juhan Javoiš ja Toomas Tammaru näljutasid niiduvaksikuid või kärpisid nende tiivaotsi, sisendamaks putukatele, et nende oodatav elupikkus on lühenenud kas kesiste toiduvarude või suurenenud kisklusriski tõttu. Manipuleeritud liblikad hakkasidki kiiremini ja valimatumalt (substraadi kvaliteedi suhtes) munema (Javoiš & Tammaru 2004).](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ajhb.20735/abstract)

**Korrelatiivseid** seoseid on leitud ka imetajatel: Emased rotipojad, kellele sai sünnijärgselt osaks vähem vanemlikke hellitusi (lakkumist ja sugemist) saavutasid suguküpsuse varem ning olid oma kopulatsioonipartnerite suhtes vähem valivad kui rotid, kellele osutati normaalset või ülemäärast emahoolt (Cameron et al. 2008). Massiivses kohordiuuringus (4553 ühe 1958. a. märtsinädala jooksul Suurbritannias sündinud naist) leiti, et neiud, kellele sai sünnijärgselt osaks rohkem väliseid stressoreid (madal sünnikaal, imetamise puudumine, emast eraldamine, sagedane kolimine esimese seitsme eluaasta jooksul, isahoole puudumine) sünnitasid oma esimese lapse nooremana kui neiud, kelle lapsepõlv möödus paremates tingimustes (Nettle et al. 2012). Teine massiivne Briti sünnikohordi uuring (10 000 last, kes olid sündinud ühe 1970. a. aprillinädala jooksul) näitas, et isata kasvanud lapsed, nagu ka need, kes olid põdenud kroonilisi haigusi (nt kasvajad, äge astma, I tüüpi diabeet, epilepsia) hakkasid sigima teistest oluliselt nooremana. Tõenäosus et lapsena kroonilist haigust põdenud isik oli 30. eluaastaks esimese lapse saanud oli 1.7 korda kõrgem kui isikul, kes polnud selliseid haigusi põdenud ([Waynforth 2012](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22456889)).

**Samas on kõigi selliste korrelatiivsete uuringute tõlgendamisel oluline tähele panna, et need ei võimalda tuvastada põhjuslikke seoseid.** Nt on mõlema ülalviidatud artikli tulemusi võimalik ka teistpidi seletada. Saab olla ka nii, et varasem sigimine (ja/või suguküpsuse saavutamine) ning suurem laste arv käib kaasas sellise (kiire) elutempoga, mille osaks ongi ebastabiilsemad peresuhted, suurem kalduvus polügaamiale ja/või varajasem haigestumine. Juhul kui kiire elutempo ja varajase küpsemise/sigimise vahel esinevad geneetilised korrelatsioonid, oleks meil tegu hoopiski mikroevolutsioonilise, mitte füsioloogilise lõivsuhtega. Kaasaegses inimese käitumisökoloogias ja evolutsioonilises psühholoogias on huvitaval kombel geneetilistel korrelatsioonidel põhinevad seletused inimese elukäiguomaduste vahelistele seostele märksa vähem populaarsed kui seletused, mis põhinevad indutseeritud vastustel (nagu lõpetav sigimispingutus). Ka seda temaatikat oleme uurinud Juhan Auli andmetel ([Hõrak & Valge 2015b](http://rsbl.royalsocietypublishing.org/content/11/12/20150752#abstract-1)). Meie tulemused näitasid, et [tüdrukutele osaks saanud traumeerivad lapsepõlvesündmused (isa vägivaldne surm) ei põhjusta varasemat sugulist küpsemist ega sünnitamist vaid (vastupidiselt ennustatule) hoopis vähendavad elu jooksul saadud laste arvu.](http://novaator.err.ee/v/c4fbe6cf-5e91-47db-bcf8-f6ec6c17f384)

Lõivsuhete temaatika lõpetuseks on oluline märkida, et kuigi selline mõiste eesti (ja enamikus suurtes keeltes peale inglise keele) puudub, on vastavates kategooriates mõtlemine inimestele siiski üsna omane. Näiteks paljud aiapidajad teavad, et suure saagi järel on puud külmaõrnad, ja et eriti rikkalikule õuna-aastale järgneb tavaliselt aasta või paar mil õunasaak on madalam (kui üliviljakal aastal osa õunu puude otsast enne valmimist otsast alla raputada, on võimalik järgnevate aastate õunasaaki suurendada). Evolutsiooniline ökoloog märkab siin *Major Life History Problem’*it.

4. Fluktueeruv valikusurve

4.1 Ebaõnnestumise riski vähendamine

Siiani vaadeldud hüpoteesid käsitlesid isendite kohasust (ja optimaalset kurna suurust) ajas muutumatuna ning eri põlvkondade lõikes stabiilsena. Nüüd kujutame ette olukorda, kus keskkonna ja valikusurve fluktueerumise tagajärjel on erinevate põlvkondade jaoks optimaalne kurna suurus erinev. Nt. eeldame, et mingil aastal on linnupoegadele toitu palju, ning siis soosib valik suuremaid kurni munevaid isendeid (kuna need kasvatavad üles rohkem järglasi kui väikseid kurni munevad), järgmisel aastal aga vastupidi, on eelistatud väikesi kurni munevad linnud, kuna suurtes pesakondades jätkub toitu iga linnupoja kohta vähem, ning väikesekurnalised isendid saavad rohkem kvaliteetseid järglasi.

Gillespie (1977) näitas, et sellisel juhul, **kui optimaalne järglaste hulk varieerub põlvkonnast põlvkonda on kohasuse mõõduks mitte aritmeetiline vaid geomeetriline keskmine järglaste arv** (n-s juur järglaste arvu korrutisest n põlvkonnas [produktist]). Kui häid ja halbu aastaid on ühepalju, siis osutub kohasemaks see genotüüp, kellel on sama keskmise kurna suuruse juures väiksem kurna suuruse varieeruvus (Tabel 1). Sellist strateegiat on nimetatud ka *bet-hedging’*uks (võib-olla eestikeelseks terminiks sobiks **kindlustusstrateegia**), ent siinkohal tuleb meeles pidada sedagi, et ka *bet-hedging*'u definitsioonid on erinevatel autoritel üsna erinevad. Algselt tuleneb see termin totalisaatorilt hobuste võiduajamisel, kus osa mängijaid asetas oma panuse sama jooksu juures mitmele hobusele, et täieliku ebaõnnestumise riski vähendada.Kindlustusstrateegiaga puutume kokku ka majanduses: kujutleme talumeest, kes müüb oma (põllul kasvava) saagi juba kevadel, mingi keskmise hinna eest, sest ta ei tea, millised on vilja hinnad sügisel (kas hinnad on madalad või on kõrged), ning kindlustab sel teel endale võimalikult riskivaba stabiilse (kuigi mitte maksimaalse võimaliku) sissetuleku. Selline käitumine ei vii tõenäoliselt kiirele rikastumisele, kuid kindlasti aitab vältida pankrotti paremini kui suure riski ja suure võidu strateegia. Sigimisotsustes pankroti vältimine on kahtlemata veelgi vajalikum kui põllumajanduses v. ärielus, sest pankrot sigimises teeb lõpu isendi geenide edasikandumisele järgmistesse põlvkondadesse.

Tabel 1 (Stearns (1992) Gillespie (1977) põhjal). Näide selle kohta, kuidas kindlustusstrateegia (väike kaotus halval aastal, väike võit heal aastal) tagab fluktueeruvas keskkonnas suurema kohasuse, kui riskistrateegia (suur kaotus halval aastal, suur võit heal aastal). Kui kõik järglased sigiksid, oleks kindlustusstrateegiat järgival paaril 12. põlvkonnas ligi 3 miljonit järglast ning riskistrateegiat järgival paaril 3 korda vähem järglasi (ainult 1 miljon). Pange tähele, et 12. a. aritmeetiline keskmine järglaste arv on mõlema strateegia korral sama (3.5), kuid geomeetriline keskmine on kindlustusstrateegia korral suurem.  Seega on meil siinkohal tegemist Toomas Tammaru [8. loengus](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) kirjeldatud nn. **konservatiivse *bet-hedging*'uga.**

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| [**Järglaste arv kahe erineva sigimisstrateegia korral halbadel ja headel aastatel**:](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | | | | | | | | | | | | | | | |
| [Aasta:](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | | [hea](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [halb](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [hea](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [halb](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | [hea](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [halb](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | [hea](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [halb](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | [hea](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [halb](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [hea](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [halb](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) |
| [**Riskistrateegia**](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | | [5](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [2](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [5](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [2](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | [5](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [2](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | [5](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [2](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | [5](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [2](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [5](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [2](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) |
| [**Kindlustussstrateegia**](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | | [4](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [3](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [4](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [3](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | [4](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [3](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | [4](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [3](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | [4](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [3](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [4](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [3](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) |
| [Pikaajalise keskmise järglaste arvu arvutamine:](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | | | | | | | | | | | | | | | |  |
|  | [summa](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [korrutis](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | | | | [aritmeetiline keskmine](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | | [geomeetriline keskmine](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | | [dispersioon (ruutkeskmine hälve)](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | | |  |
| [**Riskistrateegia**](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [42](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [(5 \* 2 = 10)6 = 1 miljon](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | | | | [3.5](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | | [3.16](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | | [1.57](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | | |  |
| [**Kindlustussstrateegia**](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [42](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | [(3 \* 4 = 12)6 ~ 2.9 miljonit](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | | | | [3.5](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | | [3.46](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | | [0.52](http://lepo.it.da.ut.ee/~tammarut/eloe8-08.doc) | | | |  |

Tänu halbade aastate efektile on suurtes kurnades lennuvõimestunud poegade hulga hajuvus (dispersioon e. ruutkeskmine hälve) suurem, kui väikestes kurnades, mis kokkuvõttes tagab väiksemate kurnade suurema geomeetrilise keskmise kohasuse. Seega, **kindlustusstrateegia võiks pakkuda lahenduse meile Individuaalse Optimeerimise Hüpoteesi juurest tuttavale paradoksile, et kõige sagedasem (modaalne) kurna suurus annab vähem järglasi, kui sellest suuremad kurnad.** Et selline seletus toimiks, peab kurna suurus olema päritav, ning valikusurve peab fluktueeruma aastate lõikes. [Tuletagem siinkohal meelde ka Toomase 8. loengu lõpus rõhutatut: kindlustusstrateegia on üks neid juhte, kus me ei saa evolutsiooni adekvaatselt seletada isendi kohasuse mõistega opereerides, sellise strateegia kasude mõistmiseks peame vaatlema genotüübi kohasust.]

**Tõendid:** Nii kurna suuruse suhteliselt kõrge päritavuskoefitsiendi, kui ka selle kohta et valikusurve võib aastate lõikes varieeruda, on olemas piisavalt head ja selget tõestusmaterjali, esmajoones rasvatihase pikaajalistest populatsiooniuuringutest Hollandis ja Oxfordis (kurna suuruse h2 = ca 40%). See iseenesest aga ei tähenda veel, et tõepoolest valik, mis soodustab väikest dispersiooni ja suuremat geom. keskmist kohasust, põhjustab lahknevuse modaalse ja kõige produktiivsema kurna suuruse vahel. Otsene toetus hüpoteesile pärineb Boyce & Perrinsi (1987) tööst, mis baseerus 23 a. väldanud rasvatihaseuuringutel Oxfordis. Leiti, et modaalsele kurna suurusele vastabki suurim geom. keskmine kohasus! Näide oli nii efektne, et seda kirjeldatakse üksikasjalikult mõlemas elukäiguteooria õpikus (st. nii Stearnsi kui Roffi omas) ... kuid 1993 aastal ilmus selle töö kohta hävitav kriitika (Liou et al. 1993), kus näidatakse et metoodilise vea tõttu eri kurnasuurusklasside geom. keskmise kohasuse mõõtmisel ei ole hüpoteesi tõestus paikapidav (sest Boyce ja Perrinsi poolt kasutatud arvutusviisi tõttu järgib nende poolt saadud geom. keskmiste kohasuste jaotuvus lihtsalt andmete endi sagedusjaotust).

Kaudselt on fluktueeruva valikusurve hüpoteesi õnnestunud testida **populatsioonidevahelises võrdluses**. [Virpi Lummaa](http://human-life-history.science/about-us) koos kolleegidega Turu Ülikoolist ([Lummaa et al. 1998](http://www.nature.com/nature/journal/v394/n6693/full/394533a0.html)) näitas, et aastatel 1752-1850 soosis valik kaksikute sünnitamist soome talupoegadel, kes elasid saarestikus (kus kalapüügi tõttu oli toidubaas eri aastate lõikes suhteliselt stabiilne), samal ajal kui soome sisemaal (kus ressursside tase fluktueerus tugevamini kui saarestikus põllukultuuride sagedaste ikaldumiste tõttu) valitses tugev valikusurve kaksikute sünnitamise vastu (nagu näidatud loengu eelmises osas). Võib arvata, et sellise fluktueeruva valikusurve tulemusena sisemaal oligi seal kaksikute sündide sagedus oluliselt madalam (14.9 promilli), kui saarestikus (21.3 promilli).

4.2. Pesakonna reduktsioon

Fluktueeruv keskkond ja fluktueeruv valikusurve on looduses ilmselt üsnagi tavalised nähtused, arvatavasti tavalisemadki kui täielik stabiilsus.Seetõttu võib küsida, kas peale eelkirjeldatud kindlustusstrateegia on võimalik leida muidki viise sellega kohastumiseks. Loogilise arutluse teel võime jõuda järelduseni, et teatud tingimustes oleks ilmselt otstarbekas soetada korraga võimalikult palju järglasi, ning kui seejärel selgub, et tegemist polnud sugugi soodsa aastaga, tuleks oma järglaste arvu kahandada sellevõrra, et neid jääks järgi just nii palju nagu parajasti jõutakse üles kasvatada. Sellist teguviisi nimetatakse **pesakonna reduktsiooniks** (*brood reduction*) ja looduses tuleb seda tõepoolest ette. Esmakordselt on maininud pesakonna reduktsiooni D. Lack (1947, 1954). **Pesakonna reduktsiooni hüpotees seletab seega** (erinevalt eelnevalt käsitletud hüpoteesidest), **miks organismid toodavad vahel rohkem järglasi, kui nad suudavad üles kasvatada.**

Pesakonna reduktsiooni vahenditeks v. mehhanismideks on **siblitsiid, infantitsiid ja (vähemalt teoreetiliselt) mõnikord ka suitsiid**. Pesakonna reduktsiooniga kaasaskäivaks nähtuseks peetakse ka asünkroonset haudumist ja koorumist, mis tähendab seda, et emaslind hakkab hauduma enne, kui kurn on täis munetud ning tulemuseks on poegade vanusevahe ja suurushierarhia, mis võimaldab ebasoodsate toiduolude korral hõlpsamini väikesi poegi surnuks näljutada (v. lasta neil nälga surra) või võimaldab hõlpsamini vanematel v suurtel poegadel väikeste ära söömist. Siinkohal tuleb lisada, et asünkroonsel koorumisel võib olla muidki põhjusi kui adaptiivne pesakonna reduktsioon ja seos nende kahe nähtuse vahel pole alati üks-ühene.

Inimese vaste pesakonna reduktsioonile ja asünkroonsele koorumisele sarnanevast nähtusest võiks olla talu pärandamine vanimale pojale, et maksimeerida piiratud ressursi efektiivset kasutamist:st. piiratud ressurssi ei jaotata mitte kõigi järglaste vahel võrdselt, sest sellisel juhul saaks igaüks neist ebaefektiivselt väikese osa, vaid ressurss antakse eelistatult kõige elujõulisemale järglasele.

Mõnedes linnuseltsides (nt. kullilised, kakulised, pelikanilised, pingviinilised), on pesakonna reduktsioon laialt levinud ning paljudele liikidele obligatoorne strateegia. Segasem on lugu liikidega, keda peetakse fakultatiivseteks pesakonna reduktsionistideks (sh. paljud värvulised, kellel pesakonna reduktsioon küll esineb, ent pole selge kas see on ka adaptiivne). Matemaatilise modelleerimise abil probleemi uurides on tavaliselt leitud, et nii pesakonna reduktsioon kui asünkroonne koorumine peaksid teoreetiliselt olema väga kasulikud ja esinema looduses sagedamini, kui seda tegelikult ette tuleb. Pesakonna reduktsiooni esineb kindlasti ka taimedel - nt. põuasel suvel võime õunapuude alt rohkesti leida mahakukkunud väikesi õunapabulaid, mille seemned ei ole küpsed. Enamasti kukuvad enne seemnete küpsemist maha ka ussitanud õunad, mida võib samuti käsitleda vanemapoolse adaptiivse otsusena sigimisinvesteeringute piiramisel.

**Pesakonna reduktsiooni võib esineda ka siis, kui keskkond ei fluktueeru,** st. pesakonna suuruse kohandamine vastavalt etteennustamatule toidubaasile ei ole ainus põhjus, miks organismid peaksid algselt soetama rohkem järglasi, kui nad suudavad üles kasvatada. ***Ice-box hypothesis*** e. külmikuhüpotees väidab, et osa järglasi on mõeldud toiduvaruna kas vanematele v. teistele järglastele. Nt. mõned elussünnitajad haid toodavad selleks puhuks troofilisi mune. Samuti on oletatud, et teatud mardikaliigid munevad suuri kurni, mis kooruvad asünkroonselt mitme päeva jooksul, nii et esimesena koorunud vastsed saavad toituda oma koorumata õvedest. Ka mitmed ämblikud ning mere-selgrootud munevad suuri kurni, milles on palju viljastamata mune, mille funktsiooniks on olla toiduks neile, kes kooruvad viljastatud munadest. Selline teguviis on ilmne alternatiiv võimalusele suurendada munade rebuvaru.

Veel üheks adaptiivseks selgituseks pesakonna reduktsioonile, (mis ei eelda valikusurve fluktueerumist) võiks olla ka P. Christe jt. (1998) poolt välja pakutud nn **Maitsva Tibu Hüpotees** *(Tasty Chick Hypothesis)*, mis väidab, et nii vanematele, kui teistele linnupoegadele on kasulik, kui üks poeg pesakonnas on alatoidetud, nõrk ja jõuetu seetõttu, et **sellise poja immuunsüsteem pole saanud korralikult välja areneda ja ta on** pesakonnakaaslastega võrreldes **vähem võimeline** **ennast parasiitide vastu kaitsma**. Alatoitumuse tõttu vaegarenenud immuunkaitse, muudab sellised pojad ektoparasiitidele eriliselt maitsvaks (*tasty chicks*), mistõttu linnupesades ohtralt leiduvad ektoparasiidid, (mitmesugused kirbud, täid, lestad ja verdimevate kahetiivaliste vastsed) asuvad eelistatult ründama neid maitsvaid tibusid ja seetõttu jätavad teised pojad rahule. Otseselt tõestatud seda hüpoteesi esialgu pole, kuid Christe ja tema kolleegide andmed räästapääsukese poegade kohta on sellega vähemalt kooskõlas (st. pessa ära surnud poegadel olid enne suremist tõepoolest halvemad immuunparameetrid).

5. Vanemate ja järglaste vaheline konflikt kurna suuruse üle

Eelnev oli traditsioonilise kurna suuruse teooria vaatenurk pesakonna reduktsioonile. Küsimusel on olemas aga veel teinegi tahk, nimelt me võime käsitleda kurna v. pesakonna suurust kui vanemate ja järglaste vahelise konflikti objekti.

Konflikt saab alguse sellest, et **järglased on iseendaga rohkem sugulased kui õed-vennad** (õved) **omavahel**. Eelnimetatud põhjustel toimubki huvide lahknemine vanemliku ressursi jagamisel. Vanemad on geneetiliselt huvitatud sellest, et tagada oma maksimaalne esindatus järgnevates põlvkondades ning seetõttu on kõik järglased neile geneetiliselt võrdse väärtusega (kuna kõik nad kannavad pooli nende alleele). Järglaste jaoks on aga õvede huvid väärt ainult poolt nende enda geneetilistest huvidest. Sellest tulenevalt, olukorras, kus ressursse napib, on vanema geneetilistest huvidest lähtudes tähtis see, et elama jääks võimalikult palju järglasi; järglase geneetilistest huvidest lähtudes on oluline see, et eelkõige jääks elama ta ise, ning ainult juhul, kui see ei kahjusta tema ellujäämisšansse, on tähtis ka see, et õved jääksid elama. Selle lihtsa tõsiasja sedastas geniaalne ameerika evolutsiooni- ja käitumisteadlane [Robert Trivers](http://www.guardian.co.uk/books/2005/aug/27/featuresreviews.guardianreview9) 1974. aastal.

Eelnevast tuleneb ka tõsiasi, et kui pesakond on viljastatud mitme isase poolt, siis on järglaste huvi siblitsiidi vastu suurem, kui seksuaalse monogaamia puhul, kuna pesakonnakaaslased on omavahel esimesel juhul vähem sugulased. St., polügaamia puhul on nii järglastevaheline kui ka järglaste-vanemate konflikt tugevam, kui monogaamia puhul. Nt. inimesel on perekonnasiseste mõrvade ohvriks kasulapsed oluliselt sagedamini kui oma lapsed.

Inimestest veel: tõenäoliselt on paljudel meist olnud juhust vaadelda, kuidas õed-vennad konkureerivad (mõnikord vägivaldselt) vanemliku investeeringu pärast eriti intensiivselt siis, kui nad on veel väikesed ja sellest investeeringust sõltuvad. Vanemas eas, kui lapsed on saavutanud majandusliku iseseisvuse ja enam vanemliku ressursi pärast ei konkureeri, on õdede-vendade läbisaamine hoopis parem ning järglastevaheline konflikt asendub kooperatsiooniga ühiste geenide edasitoimetamisel (onupojapoliitika ja muu hoolitsus õvede laste eest). Pesakonna reduktsiooni ja järglastevahelise konflikti kontseptsioonidega on igati kooskõlas ka see, inimestel, sh. tänapäeva eestlastel suureneb imikute ja 1-3 aastaste väikelaste välistel põhjustel ärasuremise risk sünnijärjekorras (S. Tiikkaja, I. Koupil, K. Rahu, M. Rahu: isiklik teade).

Vanema-järglase konfliktis kasutatav käitumuslik arsenal võib vahel olla üsnagi tähelepanuväärne. Nt. üks juhtivamaid tänapäeva käitumisökoloogia teoreetikuid, [Amotz Zahavi](https://en.wikipedia.org/wiki/Amotz_Zahavi) ([Zahavi & Zahavi 1997](http://www.amazon.com/gp/product/0195129148/103-7265828-0467027?v=glance&n=283155)) väitis, et sellised käitumised nagu imiku nutt ja linnupoegade kisa toidu mangumisel on selles konfliktis järglaste relvadeks vanematelt ressursi väljapressimises: järglased saadavad oma märgatavakstegemisega signaale kiskjatele ja seeläbi pressivad vanematelt välja suuremaid investeeringuid kui oleks optimaalne vanemate seisukohast. Samuti väitis Zahavi, et jonnivad lapsed üritavad ennast vanematele näidata väiksemana ja abitumana, kui nad seda tegelikult on, sest tegemist on signaaliga, mis püüab vanemaid veenda selles, et olemasolevad lapsed nõuavad parajasti veel nii palju investeeringuid, et järgmiste soetamine tuleb kaugele edasi lükata. Modernses ühiskonnas toimib see signaal (pikemaajalises plaanis) eelkõige psühholoogiliselt. Nn loodusrahvastel (kelle puhul imetamine kestab oluliselt kauem, kui tänapäeva lääne kultuurides) saame rääkida ka järglastepoolsest sünni-intervallide manipuleerimisest otsese hormonaalse mõjutuse teel. Klassikaliseks näiteks on !Kung San'i kütid-korilased Aafrika lõunaosa riikides. San'i emad kannavad oma imikuid pidevalt kaasas ja reageerivad vähimalegi nutuhäälitsusele imetamisega (keskmiselt 2 minutit imetamist iga 15 minuti tagant!). Imetamisega kaasneb ajuripatsi hormooni - prolaktiini - kõrge taseme säilitamine ema organismis, mis omakorda pärsib normaalse ovulatsioonitsükli taastumist, st rasestumist. Kauakestva ja sagedase imetamise tulemusena ongi San'idel järjestikuste sündide vahel keskmiselt 35 kuu pikkune intervall, palju pikem kui sündide vahe tööstusriikides. Näib, et tegu on (vähemalt Sahaara-taguses Aafrikas) adaptiivse käitumisega – mida lühem on seal sündidevaheline intervall, seda suurem on imikute ja väikelaste suremus ([Lawson et al. 2012](http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/early/2012/10/01/rspb.2012.1635)).

**Vanemate-järglaste geneetilise konflikti tähendus** **Kurna Suuruse Teooriale** seisneb selles, et nii saab seletada ka seda, miks nt. linnud ei mune suuremaid kurni, kui nad seda tegelikult teevad. Antud juhul avaldub konflikt selles, et vanemate seisukohast aitaksid nende geene edasi toimetada suuremad kurnad, kuid iga konkreetse järglase geene aitaksid paremini edasi toimetada väikesed kurnad. **Seega on üheks võimalikuks seletuseks olukordadele, kus vanemad on võimelised üles kasvatama rohkem järglasi, kui nad seda parajasti teevad, et konflikti on võitnud järglased.** Selline seletus on vähemalt teoreetiliselt võimalik, kui arvestada, et **valik mõjub samadele geenidele eri eluetappidel erinevas suunas.** Kujutame ette mutatsiooni, mis paneb ühe linnupoja käituma nii, et ta saab oma õvede arvelt osa ressurssi ära krahmata ja seetõttu kindlustada oma ellujäämine pesakonnakaaslaste arvelt. **Igas pesakonnas toimub võitlus sama geeni erinevate alleelide vahel (milledest üks on egoistlik ja teine mitte). Kuna egoistliku alleeli kandjad saavad igas pesakonnas rohkem ressurssi (mitteegoistliku alleeli kandjate arvelt) siis on selge, et valik soosib sellise egoistliku alleeli levikut järgmistesse põlvkondadesse.** Tulemuseks on, et kui sellise egoistliku alleeli kandja asub ise sigima, on tal sellest alleelist, mis ta enda kohasusele nooruses kaasa aitas rohkem kahju, kui kasu, sest kui tema järglased tegutseksid vähem egoistlikult, saaks ta neid üles kasvatada suuremal hulgal. Aga ei saa, sest konflikti on võitnud järglased. Mitmed modelleerimistööd ongi näidanud, et juhul kui valik soosib sellist järglaste käitumist, mille tagajärjeks on ühe õve surm alates teatavast pesakonna suurusest, siis ei tasu vanematel kunagi toota suuremat kurna, kui on järglaste jaoks optimaalne.

Võimalik, et selleks, et järglased saaksid geneetilist konflikti kurna suuruse üle võita, vajalik vanemhool. Liikidel, kus seda ei eksisteeri on kontroll emade käes. Nt kahe Ameerika kilpkonnaliigi puhul on näidatud, et ema jaoks optimaalne keskmine munasuurus on oluliselt väiksem, kui munasuurus, mis maksimeeriks iga üksiku järglase ellujäämust. Emadele oli kasulikum muneda pigem väiksematest munadest koosnevaid (ning selle arvelt suuremaid) kurni, kui et ülemääraselt investeerida järglaste kvaliteeti nende hulga arvelt. Emade võitu selles konfliktis kinnitab asjaolu, et nende jaoks optimaalne munasuurus oli ka populatsiooni keskmisele lähem, kui järglase optimum ([Janzen & Warner 2009](hhttps://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1420-9101.2009.01838.x)).

[Kirjandus](http://www3.interscience.wiley.com/journal/122612616/abstract?CRETRY=1&SRETRY=0)

[**Õpikud:**](http://www3.interscience.wiley.com/journal/122612616/abstract?CRETRY=1&SRETRY=0)

[Lessells, C. M. (1991) The evolution of life histories. - In: Krebs, J. R. and Davies, N. B. (eds.), Behavioural ecology; An evolutionary approach. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 32-68.](http://www3.interscience.wiley.com/journal/122612616/abstract?CRETRY=1&SRETRY=0)

[Stearns, S. C. (1992) The evolution of life histories. - Oxford University Press, Oxford.](http://www3.interscience.wiley.com/journal/122612616/abstract?CRETRY=1&SRETRY=0)

[Roff, D. A. (1992) The evolution of life histories. Theory and analysis. - Chapman & Hall, New York.](http://www3.interscience.wiley.com/journal/122612616/abstract?CRETRY=1&SRETRY=0)

[**Viited:**](http://www3.interscience.wiley.com/journal/122612616/abstract?CRETRY=1&SRETRY=0)

Bolund, E., Lummaa, V., Smith, K. R., Hanson, H. A., & Maklakov, A. A. (2016). Reduced costs of reproduction in females mediate a shift from a male-biased to a female-biased lifespan in humans. [Sci Rep, 6.](https://www.nature.com/articles/srep24672)

[Boyce, M.S. & Perrins, C.M. (1987) *Optimizing Great Tit clutch size in a fluctuating environment*. *Ecology* **68**, 142-153.](http://www3.interscience.wiley.com/journal/122612616/abstract?CRETRY=1&SRETRY=0)

[Cameron, N. M., E. W. Fish, and M. J. Meaney. 2008. Maternal influences on the sexual behavior and reproductive success of the female rat. Hormones and Behavior 54:178-184.](http://www3.interscience.wiley.com/journal/122612616/abstract?CRETRY=1&SRETRY=0)

[Christe, P., Møller, A. P. & de Lope, F. (1998) Immunocompetence and nestling survival in the House Martin: the tasty chick hypothesis. *Oikos* **83**, 175-179.](http://www3.interscience.wiley.com/journal/122612616/abstract?CRETRY=1&SRETRY=0)

[Gillespie, J. H. (1977) Natural selection for variances in offspring numbers: a new evolutionary principle. - *American Naturalist* **111**, 1010-1014.](http://www3.interscience.wiley.com/journal/122612616/abstract?CRETRY=1&SRETRY=0)

[Gillespie, D. O. S., Russell, A. F. & Lummaa, V. (2008) When fecundity does not equal fitness: evidence of an offspring quantity versus quality trade-off in pre-industrial humans. [*Proceedings of the Royal Society B: s* **275**, 713-722.](http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/275/1635/713.abstract?sid=b4e683b1-72ca-4f58-85fb-8b28b7bfa24e)](http://www3.interscience.wiley.com/journal/122612616/abstract?CRETRY=1&SRETRY=0)

[Haukioja, E., Lemmetyinen, R., & Pikkola, M. (1989) Why are twins so rare in *Homo sapiens*? *American Naturalist* **133**, 572-577.](http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/275/1635/713.abstract?sid=b4e683b1-72ca-4f58-85fb-8b28b7bfa24e)

[Hõrak, P. (2003) When to pay the cost of reproduction? A brood size manipulation experiment in great tits (*Parus major*). [*Behavioral Ecology and Sociobiology* **54**, 105-112.](https://www.researchgate.net/publication/221962590_When_to_pay_the_cost_of_reproduction_A_brood_size_manipulation_experiment_in_great_tits_Parus_major)](http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/275/1635/713.abstract?sid=b4e683b1-72ca-4f58-85fb-8b28b7bfa24e)

Hõrak, P., & Valge, M. (2015). Why did children grow so well at hard times? The ultimate importance of pathogen control during puberty. [*Evolution, Medicine, and Public Health*, 167-178.](http://emph.oxfordjournals.org/content/early/2015/07/20/emph.eov017)

Hõrak, P., & Valge, M. (2015). Father's death does not affect growth and maturation but hinders reproduction: evidence from adolescent girls in post-war Estonia[. Biology Letters, 11](http://rsbl.royalsocietypublishing.org/content/11/12/20150752#abstract-1).

[Högsted, G. (1980) Evolution of clutch size in birds: adaptive variation in relation to territory quality. *Science* **210**, 1148-1150.](http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=article&id=doi:10.1007/s00265-003-0608-1)

Janzen, F. J. and Warner, D. A. (2009). Parent-offspring conflict and selection on egg size in turtles. [Journal of Evolutionary Biology 22, 2222-2230.](https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1420-9101.2009.01838.x)

[Javoiš, J., and T. Tammaru. 2004. Reproductive decisions are sensitive to cues of life expectancy: the case of a moth. Animal Behaviour 68:249 - 255.](http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=article&id=doi:10.1007/s00265-003-0608-1)

[Kirkwood, T.B.L., Martin, G.M., & Partridge, L. (1999) Evolution, senescence, and health in old age. Evolution in health and disease (ed S.C. Stearns), pp 219-230. Oxford University Press, Oxford.](http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=article&id=doi:10.1007/s00265-003-0608-1)

[Lack, D. (1947) The significance of clutch size. *Ibis* **89**, 302-352.](http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=article&id=doi:10.1007/s00265-003-0608-1)

[Lack, D. (1954) The natural regulation of animal numbers. - Oxford University Press, Oxford.](http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=article&id=doi:10.1007/s00265-003-0608-1)

[Liou, L., Price, T., Boyce, M.S. & Perrins, C.M. (1993) Fluctuating environments and clutch size evolution in Great Tits. *American Naturalist*, **141**, 507-516.](http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=article&id=doi:10.1007/s00265-003-0608-1)

[Lawson DW, Mace R (2011) Parental investment and the optimization of human family size. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 366:333-343.](http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=article&id=doi:10.1007/s00265-003-0608-1)

Lawson DW, Alvergne A, Gibson MA (2012) The life-history trade-off between fertility and child survival. [Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 279:4755-4764.](http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/early/2012/10/01/rspb.2012.1635)

[Lummaa, V., Haukioja, E., Lemmetyinen, R., & Pikkola, M. (1998) Natural selection on human twinning. *Nature* **394**, 563-568.](http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=article&id=doi:10.1007/s00265-003-0608-1)

[Nettle, D., D. A. Coall, and T. E. Dickins. 2012. Early-life conditions and age at first pregnancy in British women. Proceedings of the Royal Society B: 8:237–240.](http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=article&id=doi:10.1007/s00265-003-0608-1)

[Nielsen, M. L., and L. Holman. 2012. Terminal investment in multiple sexual signals: immune-challenged males produce more attractive pheromones. Functional Ecology:26: 20–28.](http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=article&id=doi:10.1007/s00265-003-0608-1)

[Nur, N. (1990) The cost of reproduction in birds. Evaluating the evidence from manipulative and non-manipulative studies. *Population Biology of Passerine Birds* (Blondel, J., Gosler, A., Lebreton, J.-D., and McCleery, R.), pp. 281-296. Springer Verlag, Berlin.](http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=article&id=doi:10.1007/s00265-003-0608-1)

[Minchella, D.J. & Loverde, P.T. (1981) A cost of increased early reproductive effort in the snail *Biomphalaria glabrata*. *American Naturalist* **118**, 876-881.](http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=article&id=doi:10.1007/s00265-003-0608-1)

[Pesonen, A.-K., Räikkönen, K., Heinonen, K., Kajantie, E., Forsén, T. & Eriksson, J.G. (2008) Reproductive traits following a parent–child separation trauma during childhood: A natural experiment during World War II. *American Journal of Human Biology* **20**, 345-351.](http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=article&id=doi:10.1007/s00265-003-0608-1)

[Pärt, T., Gustafsson, L., & Moreno, J. (1992) "Terminal investment" and a sexual conflict in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *American Naturalist* **140**, 868-882.](http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=article&id=doi:10.1007/s00265-003-0608-1)

[Santos E. & Nakagawa S. (2012). The costs of parental care: a meta-analysis of the trade-off between parental effort and survival in birds.](http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=article&id=doi:10.1007/s00265-003-0608-1) [*[Journal of Evolutionary Biology](http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=article&id=doi:10.1007/s00265-003-0608-1)*[, 25, 1911-1917.](http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=article&id=doi:10.1007/s00265-003-0608-1)](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1420-9101.2012.02569.x/abstract)

Smith, K. R., Hanson, H. A., Mineau, G. P., & Buys, S. S. (2012). Effects of BRCA1 and BRCA2 mutations on female fertility. [*Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 279(1732), 1389-1395.*](https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2011.1697)

Stearns, S. C., Ackermann, M., Doebeli, M., & Kaiser, M. (2000). Experimental evolution of aging, growth, and reproduction in fruitflies. [*Proceedings of the National Academy of Sciences, 97*, 3309-3313.](http://www.pnas.org/content/97/7/3309.abstract)

[Tammaru, T. & Hõrak, P. (1999) Should one invest more in large broods? Not necessarily. *Oikos* **85**, 574-581](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1420-9101.2012.02569.x/abstract)

[Velando, A., Drummond, H. & Torres, R. (2006) Senescent birds redouble reproductive effort when ill: confirmation of the terminal investment hypothesis. [*Proceedings of the Royal Society of London, Series B:*  **273**, 1443-1448](http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1560321)](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1420-9101.2012.02569.x/abstract)

Waynforth, D. (2012) Life-history theory, chronic childhood illness and the timing of first reproduction in a British birth cohort. [*Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **279**, 2998-3002.](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22456889)

Williams, G. C. (1966) Natural selection, costs of reproduction and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist* **100**, 687-690.

Zahavi, A. & Zahavi., A. (1997) The Handicap Principle. A missing piece of Darwin's puzzle. Oxford University Press, Oxford.