

## Kurna suuruse evolutsioon

[http://lpo.it.da.ut.ee/~horak/loengud/kurna suuruse loeng.doc](http://lpo.it.da.ut.ee/~horak/loengud/kurna%20suuruse%20loeng.doc)

Looduslik valik soosib alati maksimaalset sigimist

**Darwini deemon:** olend, kes alates oma sünnist hakkab paljunema maksimaalse kiirusega ning teeb seda kogu oma lõpmatu eluea vältel

### KURN:

järglaste arv, kelle organism toob ilmale ühe sigimiskorra jooksul

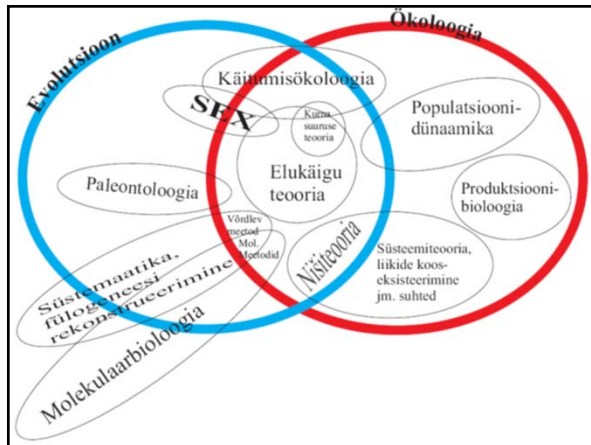
Kurna suurus (või keskmine kurna suurus) võib varieeruda

seltsides  
sugukondades  
liikides  
sama liigi eri populatsioonides  
ühe populatsiooni piires  
ühel ja samal isendil eri sigimiskordadel

Kurna suurus on välja kujunenud loodusliku valiku teel

=> Kurna suuruse varieeruvusel olema adaptiivne seletus ja selle otsimisega **Kurna Suuruse Teooria** tegelebki

Algus: ornitoloogia, hiljem muud selgroogsed, selgrootud, taimed...



**Kurna suuruse teooria:** seletab järglaste arvu varieeruvuse evolutsioonilisi põhjusi elukäiguteooria vaatepunktist

**Elukäiguteooria vaatepunkt:** organismi käsutuses on piiratud hulk ressursi (nt. energiat, aega), mida ta peab kasutama nii, et suurendada oma kohasust  $\approx$  eluajal toodetud järglaste hulka.

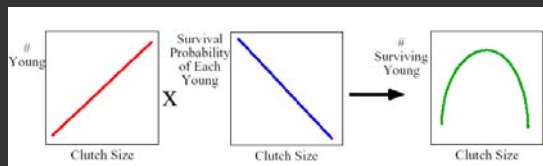
Kuna ressurss on piiratud, ei saa organism samaaegselt suurendada erinevaid kohasuse komponente (viljakust ja elumust)

→ Darwini deemon pole võimalik.

## Lõivsuhe järglaste hulga ja kvaliteedi vahel

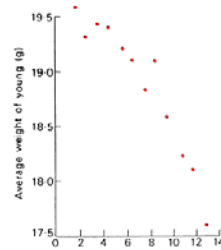
**David Lack 1947:** pesahoidjatel linnuliikidel määrab kurna suuruse poegade maksimaalne arv, keda vanemad suudavad toita

mida rohkem on pesas poegi, seda vähem igaühele neist toitu jätkub, ning optimaalne kurna suurus on määratud **lõivsuhtega järglaste arvu ja kvaliteedi vahel**

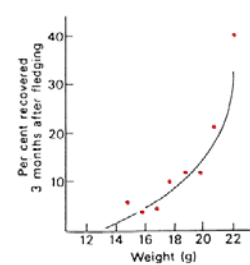


## Clutch Size in Birds: The Great Tit

What accounts for the U-shaped fitness function?



Young in large broods are smaller



Smaller young are less likely to survive

Perrins (1975)

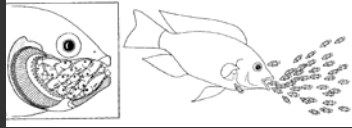
Järglaste toodava toidu hulk ei pruugi poegade kvaliteedi ja hulga vahelises lõivsuhtes olla sugugi ainsaks piiravaks vääringuks (*currency*).

suured pesakonnad võivad sagedamini langeda **kiskjate saagiks** (toidukonkurentsi tõttu on pojad suurtes pesakondades lärmakamad) → **suluspesitsejatel suuremad kurnad**

vanemate võimetust optimaalsest suuremaid kurni

edukalt välja **haududa**

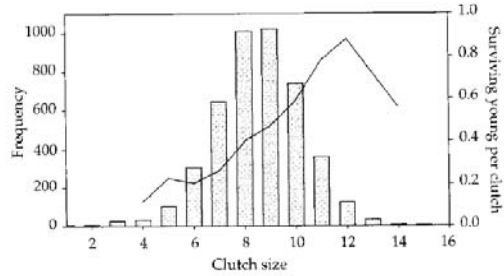
efektiivselt **vaenlase eest kaitsta**



muud füüsilised piirangud...

### Clutch Size in Birds: The Great Tit

**Great tits lay clutches that are smaller than the Lack optimum.**



Bovce & Perrins (1987, in Roff 2001)

Parandused Lacki hüpoteesile:

Individaalse Optimeerimise Hüpotees:

G. Högstedt 1980: **ei ole olemas kogu populatsiooni jaoks sobivaimat kurna suurust**, vaid iga isendi jaoks eksisteerib oma individaalne optimum.

Kõik isendid ei ole võrdsed

parimas seisundis isendeid, kellel on otstarbekas muneda kõige suuremaid kurni, ei pruugi populatsioonis olla sugugi kõige rohkem.

Individaalse Optimeerimise Hüpotees (IOH)

saab testida kurna suurust eksperimentaalselt suurendades v. vähendades

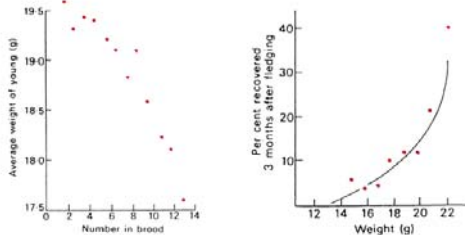
ennustab:

Kui kõik isendid munevad nende jaoks optimaalse suurusega kurni, siis **originaalsuurusega kurnad toodavad rohkem järglasi, kui manipuleeritud**

70% (35/50-st) linnukatsetest näitas, et suurendatud pesakondades lennuvõimestus rohkem poegi, kui originaal-suurusega pesakondadest (Lessells 1991)

Kas need tööd lükkavad IOH ümber?

**Lennuvõimestunud poegade arv pole kõige parem sigimisedukuse mõõdupuu!**

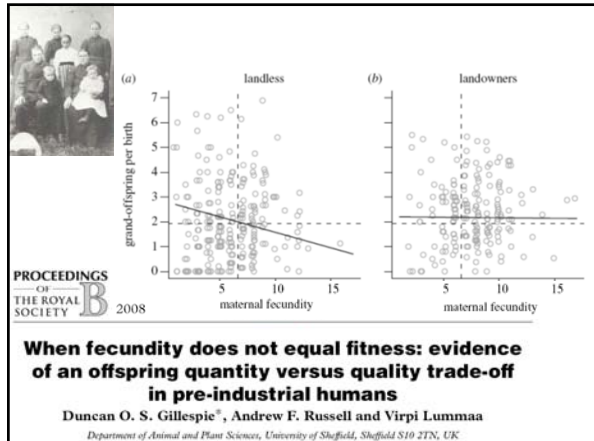


**Young in large broods are smaller**

**Smaller young are less likely to survive**

**Vaja mõõta sigimisikka jõudnud järglaste produktsiooni**

Selliste tööde puhul toetavad IOH-d pooled (7/14) Peam. Lessells 1991 järgi



**When fecundity does not equal fitness: evidence of an offspring quantity versus quality trade-off in pre-industrial humans**

Duncan O. S. Gillespie\*, Andrew F. Russell and Virpi Lummaa  
Department of Animal and Plant Sciences, University of Sheffield, Sheffield S10 2TN, UK

Lawson DW, Alvergne A, Gibson MA (2012) **The life-history trade-off between fertility and child survival**. Proceedings of the Royal Society B: 279:4755-4764

27 Sahhaara-taguse aafrika riiki, 100 000 sünnitajat, andmed alates 1980

Iga lisanduv õve vähendab lapse 5-aastaseks saamise tõenäosust ~14%

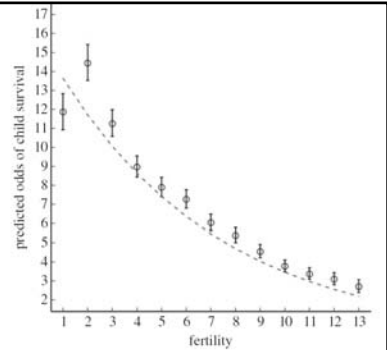


Figure 1. Fertility and predicted odds of child survival. As fertility increases, the odds of child survival to age 5 years decreases. Predicted values are adjusted for maternal age at birth of child, height, educational level, household wealth, marital status and urban versus rural residence (see the elec-

Lawson DW, Mace R, 2011. **Parental investment and the optimization of human family size**. Philos. Trans. Royal Society B: B 366:333-343.

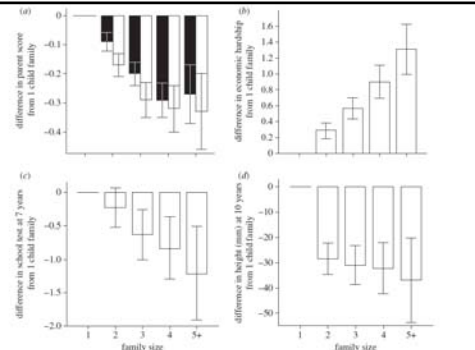
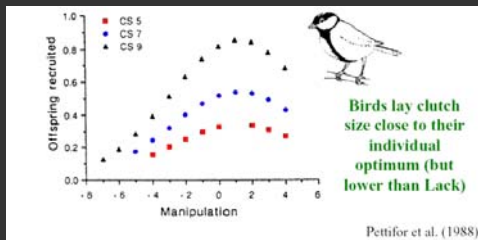


Figure 2. Family size, parental investment and child development in contemporary British families. The relationship between family size and (a) maternal and paternal allocations of care time (standardized parent scores) between 1 and 9 years (filled bars, mother scores, unfilled bars, partner scores; adapted from [51]); (b) maternal perception of economic hardship from 0 to 7 years (adapted from [76]); (c) school test results at 7 years (adapted from [83]); (d) height at age 10 years (from [83,85]). Children with more siblings receive less time from parents, grow up in more economically stressed households and exhibit relatively poor physical and cognitive-educational development. Data are from the Avon Longitudinal Study of Parents and Children, a large cohort study (n = 34 000 and above) of children born in 1991–1992. Confidence intervals are set at 95%.

Rasvatihased Oxfordis:

Suurekurnalised reeglina alati produktiivsemad, kui väikesekurnalised (toetab IOH)

Originaal-suurusega kurnad ikkagi vähem-produktiivsed, kui suurendatud!



Paljud organismid on iteropaarsed, st. sigivad rohkem kui ühe korra elu jooksul

ühe sigimiskorra jooksul toodetud järglaste arvu maksimeerimine ei pruugi olla parim viis kogu elu jooksul toodetud järglaste arvu suurendamiseks...

juhul, kui vanemate investering järglastesse vähendab nende tõenäosust ellu jääda ja veel edaspidigi sigida

**Sigimisel on hind!**

## Sigimine praegu vs. sigimine tulevikus

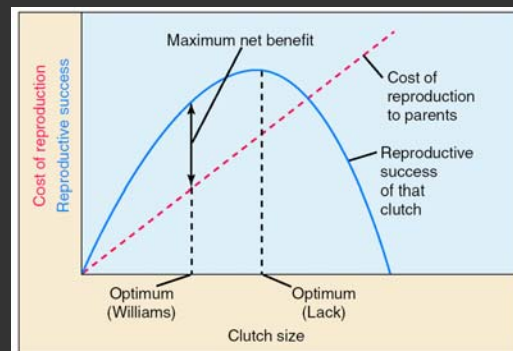
George Williams 1966: **Sigimise hind** (cost of reproduction) võib piirata kurna suurust kuna

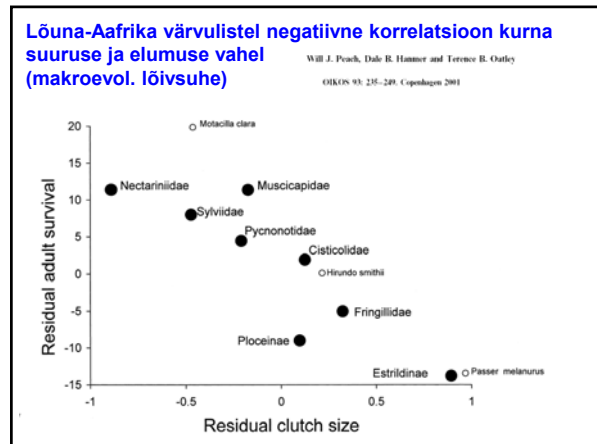
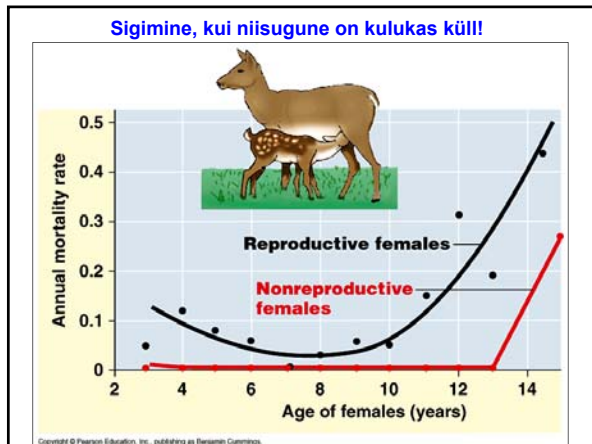
1. Sigimisega seotud jõupingutuste suurendamine võib vähendada isendi šansse ellu jääda ja veelkord sigida
2. Isendid ei püüa suurendada mitte iga üksiku pesitsuskorra vaid kogu elu jooksul toodetud järglaste hulka

**Major Life History Problem:** kuidas jaotada investeringud sigimise ja enesesäilitamise vahel nii, et suurendada elu jooksul toodetud järglaste hulka



Kuna looduslik valik on suunatud elu jooksul toodetud järglaste hulga maksimeerimisele siis määrab optimaalse kurna suuruse **loivsuhe viljakuse ja ellujäämuse vahel** (trade-off between fecundity and survival).





**Korrelatiivsed tõendid sigimise hinna ja kurna suuruse seostest:**

Mandri-Soome talupoegadel 1769-1850 tugev valikusurve kaksikute sünnitamise vastu:

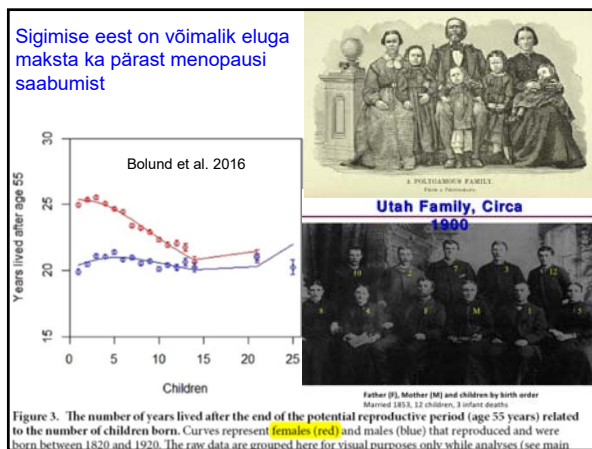
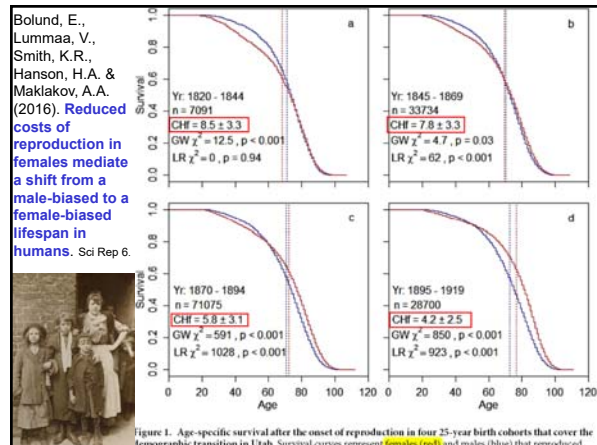
kaksikute suremus oli üksikutega võrreldes väga kõrge (kaksikuist jõudis fertiilsesse ikka vaid **34%**, üksikuist **71%**).

kaksikuid sünnitanud emade elumus sünnitusjärgsel aastal oluliselt madalam (**95.6%**) kui üksiklaste emadel (**99.1%**)

=> lõivsuhe järglaste hulga ja nende kvaliteedi vahel

=> lõivsuhe kurna suuruse ja ema elumuse vahel

... võiks seletada, miks inimese keskm. kurna suurus praegu nii madal



**Enamasti ei ole siiski võimalik lõivsuhteid negatiivsete korrelatsioonidena tuvastada**

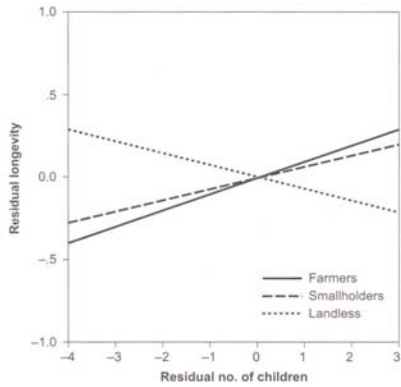
Tavaliselt leiame looduses olukorra, kus suurte kurnadega isendid elavad hoopis kauem, kui väikeste kurnadega isendid

**Kõik isendid ei ole võrdsed**

Need isendid, kelle käsutuses on rohkem ressursi, saavad seda korraka rohkem investeerida erinevatesse kohasuse komponentidesse -

nii sigimiskordade arvu suurendamisse kui ka igal sigimiskorral saadud järglaste arvu suurendamisse

### Sigimise hind Põhja-Saksamaal 1720-1870

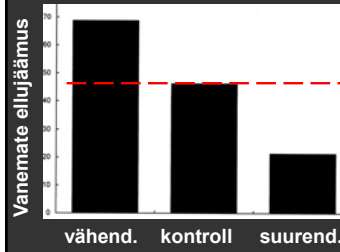


Kas eelnevast johtub, et isendite ebavõrdsuse korral sigimise hinda ei eksisteeri, või et meil pole seda võimalik avastada?

### Pesakonna suuruse manipuleerimise katsed:

Kui näeksime sellist pilti, siis saaksime järeldada, et:

kui vanemad produtseeriksid suuremaid kurni, siis oleks nende elumus väiksem



seetõttu võib sigimise hind kurna suurust piirata

### Kas sigimise hind võib kurna suurust piirata:

Ekspereimetaalselt tõestatud valdavalt laborikatsetes selgrootutega

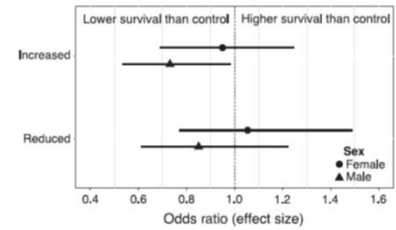
Lindude puhul on suhteliselt sagedasti õnnestunud näidata, et kui linnupoegade arvu pesas eksperimetaalselt suurendada, siis selle tagajärjel väheneb teiste kurnade sagedus või suurus

Harvemini on lindudel õnnestunud näidata seda, et vastuseks kurna suurendamisele väheneb vanemate ellujäämus (ca 8 tööd 40-st; sinithane (Oxfordis), tuuletallaja (Hollandis), must-kärbsenäpp, 2 kajakaliiki)

### Kas sigimise hind võib kurna suurust piirata:

Meta-analüüs, 29 tööd, 19 linnuliiki, 125 'mõju suuruse' hinnangut

Santos E, Nakagawa S (2012) The costs of parental care: a meta-analysis of the trade-off between parental effort and survival in birds. *Journal of Evolutionary Biology* 25:1911-1917



Daan, S., Deerenberg, C. & Dijkstra, C. 1996. Increased daily work precipitates natural death in the Kestrel. *Journal of Animal Ecology*, 65, 539-544.

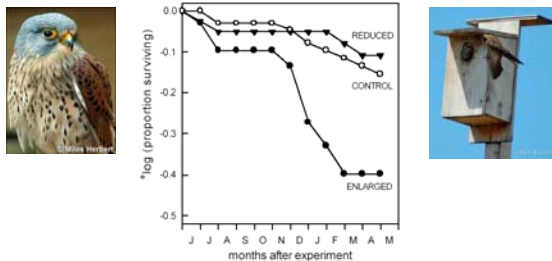
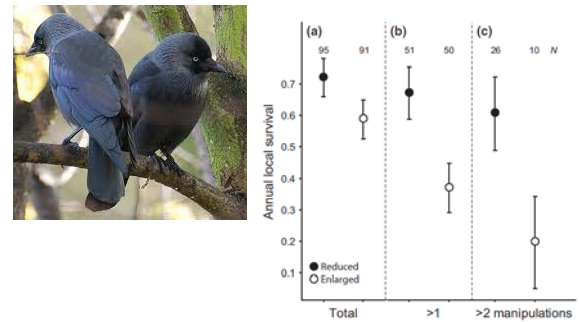


Figure 2. Fraction surviving plotted as a function of time of year for kestrel parents after having raised experimental or control broods.

Boonekamp JJ, Salomons M, Bouwhuis S, Dijkstra C, Verhulst S (2014) Reproductive effort accelerates actuarial senescence in wild birds: an experimental study. *Ecology Letters*, 17:599-605



**Miks on sigimise hinda pesakonna suuruse manipuleerimise katsetes raske avastada:**

1. Suurendatud kurni kasvatavate vanematel pole alati kasulik sigimispingutust suurendada

enamuse kurna suuruse teooria kontekstis tehtud pesakonna suuruse manipuleerimise eksperimente ignoreerib tõsiasi, et kui pessa poegi juurde lisada, siis (järglaste arvu ja kvaliteedi vahelise lõivsuhte tõttu) suurendatud pesakondades poegade keskmine kvaliteet väheneb

teatud olukordades võib pesakonna suurendamise tagajärjel väheneda ka kogu pesakonna reprodutiivne väärtus (st. oodatav sigimisvõimeliste järglaste produktsioon)

sellises olukorras ei ole suurendatud kurni kasvatavate vanemate jaoks sugugi optimaalne oma sigimispingutust suurendada

Tammiru, T. & Hörak, P. (1999) Should one invest more in large broods? Not necessarily. *Oikos* 85: 574-581

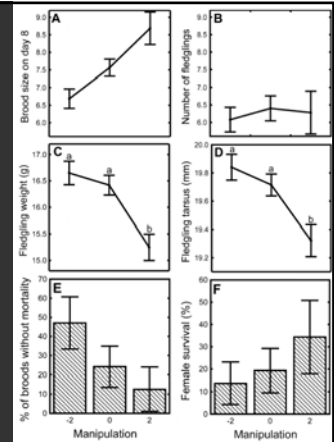
Hörak, P. (2003) When to pay the cost of reproduction? A brood size manipulation experiment in great tits (*Parus major*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54: 105-112.

**Rasvatihaste pesakonna suuruse manipulatsiooni katsed Tartus:**

suurendatud kurnades pesakonna sigimisväärtus vähenes

emalindude ellujäämus suurendatud pesakondades oli kõrgem, kui vähendatud ja kontrollpesades

suurend. pesade emad keeldusid sigimise hinda maksmast



**Kuidas sigimise hinna printsiip võib seletada kurna suuruse populatsioonisisest varieeruvust:**

1. Sigimise hind mikroevolutsioonilise lõivsuhtena

Mikroevolutsiooniline lõivsuhe on isenditevaheline geneetiliselt määratud erinevus ressursi jaotamise reeglites

Et mikroevolutsioonilise lõivsuhtega seletada kurna suuruse varieeruvuse põhjusi ühes populatsioonis,

peaks seal korruga leiduma mitme 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 strateegiade viljelejate kohasus on lõppkokkuvõttes sarnane

(Kui üks päritav strateegia tagaks selle viljelejatele suurema kohasuse teiste strateegiade arvelt, jääksid lõpuks populatsiooni järele vaid selle ühe strateegia viljelejad)

Kui sarnast kohasust on võimalik samas populatsioonis saavutada erinevate strateegiade 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**

St., tuleb mõõta ära hulga vanemate kurna suurus ning elumus, ning nende järglaste kurna suurus ning elumus

Juhul, kui mikroevol. lõivsuhte esineb,

on pikaealiste ning väiksekurnaliste vanemate järglased samuti pikaealised ning väiksekurnalised

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.**

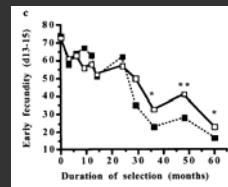
**Experimental evolution of aging, growth, and reproduction in fruitflies**

S. C. Stearns\*, M. Ackermann, M. Doebeli, and M. Kaher

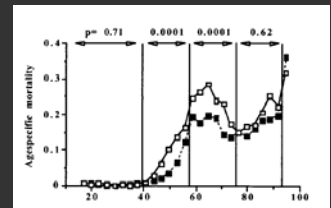


90 % kärbsed tapeti 2x nädalas; sigimiseks aega vaid paar päeva enne surma

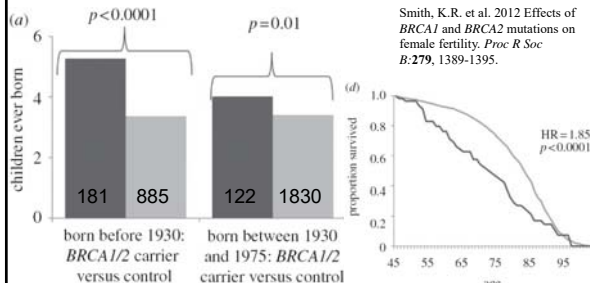
Loomulik suuremus (peale katse lõppu) oli suurend kõrge eksp. suuremusega liinis



Viljakus (munaproduktsioon) suurenes



BRCA1 ja BRCA2 mutatsiooniga naistel on teistest 40-85% suurem tõenäosus haigestuda rinnavähki ja 16-64% kõrgem munasarjavähi risk (taval. pärast menopausi). Utah: vastavate mutatsioonidega naistel **rohkem lapsi ja kõrgem suremus**, väiksem sündidevaheline intervall ja hilisem viimase sünnituse iga.



## 2. Sigimise hind füsioloogilise lõivsuhtena

Füsioloogiline lõivsuhe on reegel, mille järgi isend jaotab mingit piiratud ressursi omavahel konkureerivate eluvalduste vahel.

Füsioloogiline lõivsuhe ei eelda, et seos järglaste hulga ja elumuse vahel oleks geneetiliselt fikseeritud st. **kõik isendid populatsioonis võivad käituda sama reegli järgi**

Füsioloogilise lõivsuhtega saab seletada kurna suuruse populatsioonisest varieeruvust olukorras,

kus mingi osa isendid populatsioonis on valinud sellise taktika, mis näeb ette sigimisinvesteeringuid enesesäilitamise arvelt

**Füsioloogiline lõivsuhe** põhjustaks populatsioonisest kurna suuruse varieeruvust, kui kõik isendid populatsioonis järgiksid sama reeglit:

olukorras A mune väike kurn, et olla võimeline tulevikus veel sigima,

olukorras B investeerid kõik oma ressursid (ka need mida läheks vaja järgmise sigimiseepisoodi elamiseks) ühte suurde kurna

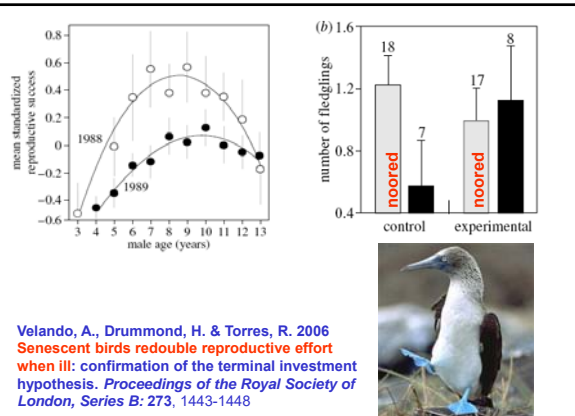
**Kurna suurus ja elumus korreleeruvad negatiivselt**, kui samal ajal on osa isendeid populatsioonis olukorras A ja osa isendeid olukorras B

Olukorda, kus isendid investeerivad käesolevasse sigimisingutusse tulevikus potentsiaalselt saadavate järglaste arvelt nimetatakse lõppinvesteeringuks (ka lõpetav investeering) e. **Terminal Reproductive Investment**

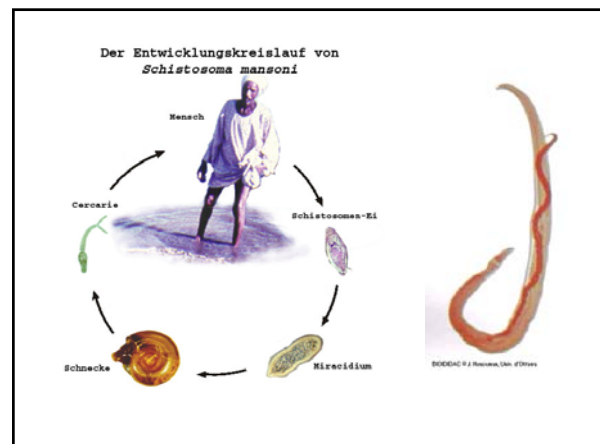
**Lõppinvestering peaks olema optimaalne käitumisviis juhul, kui isendi tõenäosus elada järgmise sigimiskorraneni on väike**

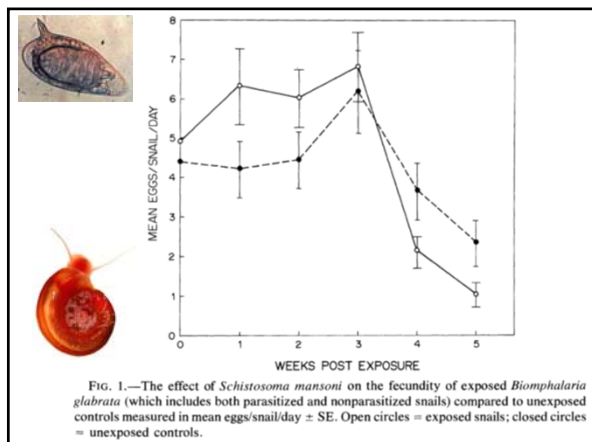
Kui isendi jääsigimiseväärtus läheneb nullile, ei ole tal mingit kasu ressurside kokkuhoidmisest ellujäämise nimel, sest ta saab oma kohasust maksimeerida vaid sigimisse investeerides

**Jääsigimiseväärtus väheneb kõrges eas ja haiguse korral**



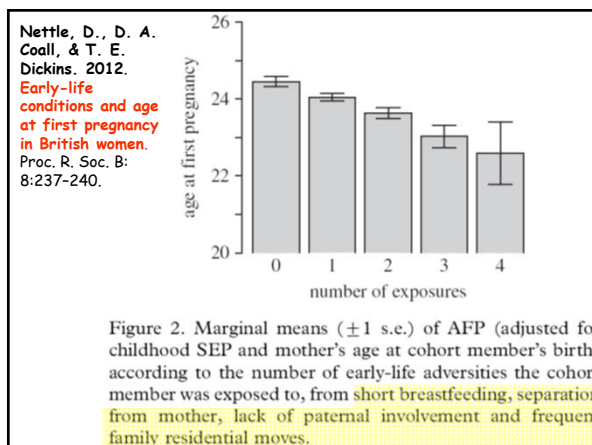
Velando, A., Drummond, H. & Torres, R. 2006 Senescent birds redouble reproductive effort when ill: confirmation of the terminal investment hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*: 273, 1443-1448





Katkise kojaga teod *Nucella sp.* munesid rohkem, kui terve kojaga teod

viimaste hulgas oli ka suuremus madalam



### Test Juhan Auli andmestikus:

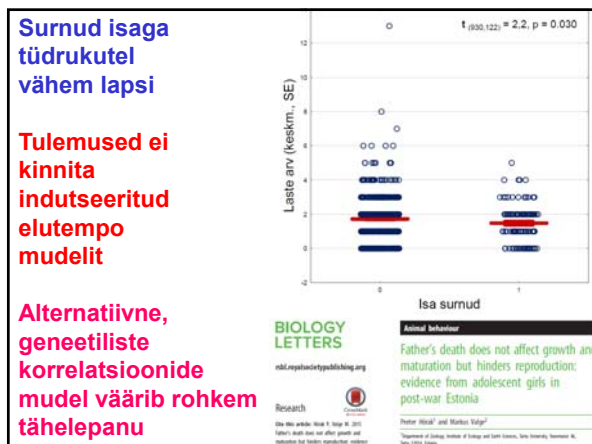
1678 tüdrukut kellest 12 % isa surnud (ema surnud vaid 2 %)

Tõenäoliselt välised surma põhjused (sõda, Stalin)

Möödetud sugulise küpsemise kiirus (rindade ja aksillaarkarvastiku areng 5-pallisel Tanneri skaalal)

Teada esmasünnitusiga ja laste arv

Kas ilma isata kasvamine kiirendab küpsemist ja sigimist ning suurendab sigimisedu?



### Fluktueeruv valikusurve 1. Ebaõnnestumise riski vähendamine

Siiani vaadeldud hüpoteesid käsitlesid isendite kohasust (ja optimaalset kurna suurust) ajas muutumatuna ning eri põlvkondade lõikes stabiilsena

Mis juhtub siis, kui keskkonna ja valikusurve fluktueerumise tagajärjel on erinevate põlvkondade jaoks optimaalne kurna suurus erinev?

Nt. mingil aastal on poegadele toitu palju, ning siis soosib valik suurte kurnadega isendeid (kuna need kasvavad üles rohkem järglasi kui väikste kurnadega isendid)

Aastal, kui toitu on vähe, on aga eelistatud väikste kurnadega isendid, kuna suurtes pesakondades jätkub toitu poja kohta vähem, ning väikesekurnalised isendid saavad rohkem kvaliteetseid järglasi



Gillespie 1977: kui optimaalne järglaste hulk varieerub põlvkonnast põlvkonda on kohasuse mõõduks mitte aritmeediline vaid **geomeetriline keskmine järglaste** arv ( $n$ -s juur järglaste arvu korrutisest  $n$  põlvkonnas [produktist])

$$\bar{x}_g = \sqrt[n]{x_1 \cdot x_2 \cdot \dots \cdot x_n}$$

Geomeetrilise keskmise kasutamine on õigustatud seetõttu, et paljunemine on multiplikatiivne protsess

Mingi isendi geenide levik lõpeb selles punktis, kus tema järglased ei jäta järglasi, ja sellisel juhul on ka geomeetriline keskmine järglaste arv 0

Võrdsete aritm. keskmiste puhul on geom. keskmine suurem selles hulgas, kus tunnuse hajuvus e. dispersioon väiksem

Näide: **Kindlustusstrateegia** (väike kaotus halval aastal, väike võit heal aastal) **tagab fluktueerivas keskkonnas suurema kohasuse, kui riskistrateegia** (suur kaotus halval aastal, suur võit heal aastal).

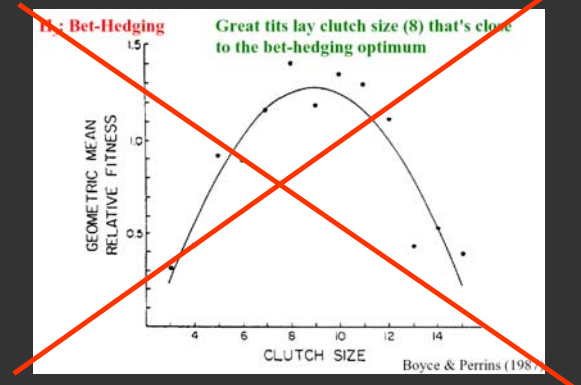
Kui kõik järglased sigiksid, oleks kindlustusstrateegiat järgival paaril 12. põlvkonnas ligi 3 miljonit järglast ning riskistrateegiat järgival paaril 3 korda vähem järglasi (ainult 1 miljon).

Pange tähele, et 12. a. aritmeediline keskmine järglaste arv on mõlema strateegia korral sama (3.5), kuid geomeetriline keskmine on kindlustusstrateegia korral suurem ja dispersioon väiksem.

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.

**Kindlustusstrateegia võiks pakkuda lahenduse meile Individuaalse Optimeerimise Hüpoteesi juurest tuttavale paradoksile, et kõige sagedasem (modaalne) kurna suurus annab vähem järglasi, kui sellest suuremad kurnad**

Boyce, M.S. & Perrins, C.M. (1987) Optimizing Great Tit clutch size in a fluctuating environment. *Ecology* 68, 142-153.

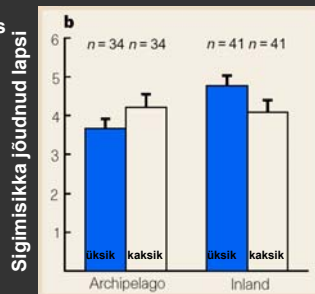


Lummaa, V., Haukioja, E., Lemmetyinen, R., & Pikkola, M. (1998) Natural selection on human twinning. *Nature* 394, 563-568.

1752-1850 **soosis valik kaksikute sünnitamist Soome talupoegadel, kes elasid saarestikus** (kus kalapüügi tõttu oli toidubaas eri aastate lõikes suhteliselt stabiilne).

Samal ajal valitses **Soome sisemaal** (kus ressursside tase fluktueerus tugevamini kui saarestikus sagedaste ikalduste tõttu) **tugev valikusurve kaksikute sünnitamise vastu**

**Kaksikute sagedus sisemaal oluliselt madalam (14.9 %), kui saarestikus (21.3 %)**



## Fluktueeruv valikusurve 2. Pesakonna reduktsioon

Fluktueeruv keskkond ja fluktueeruv valikusurve on looduses ilmselt üsnagi tavalised nähtused, arvatavasti tavalisemadki kui täielik stabiilsus

Kas peale eelkirjeldatud kindlustusstrateegia on võimalik veel leida viise sellega kohastumiseks?

**Teatud tingimustes oleks ilmselt otstarbekas soetada korraga maksimaalne arv järglasi...**

**kui seejärel selgub, et tegemist polnud sugugi soodsaga, tuleks järglaste arvu niimoodi kahandada,**

**...et neid jääks järgi täpselt niipalju, kuipalju jõuab parajasti üles kasvatada**

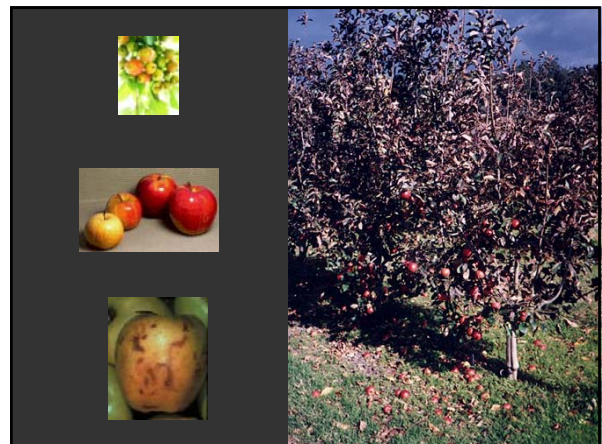
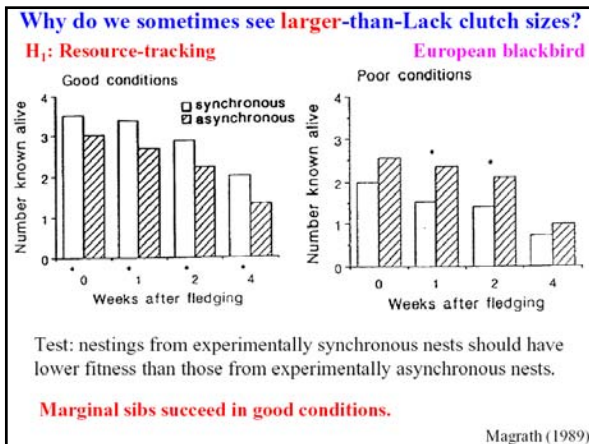
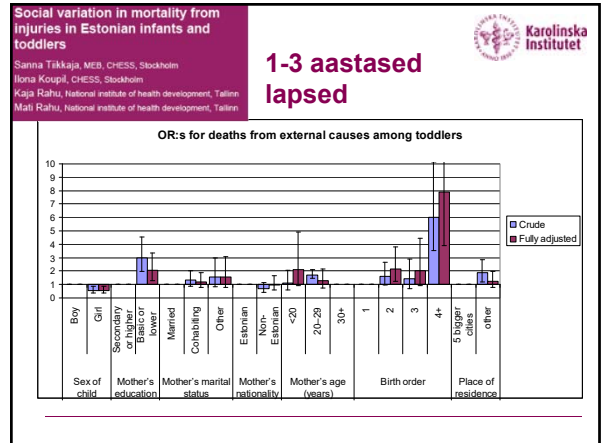
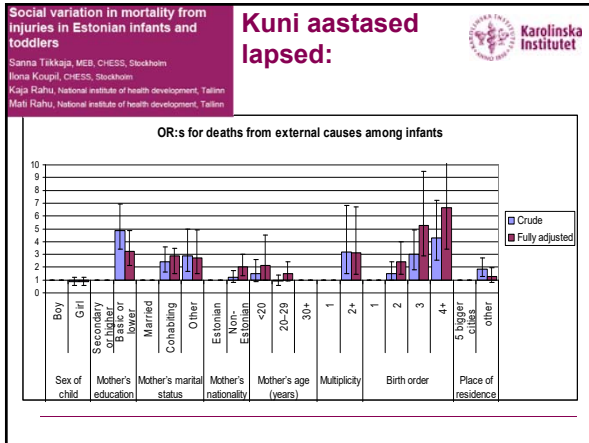
**Pesakonna reduktsiooni hüpotees** seletab (erinevalt eelnevalt käsitletud hüpoteesidest), **miks organismid toodavad vahel rohkem järglasi, kui nad suudavad üles kasvatada** (Lack 1947; 1954)

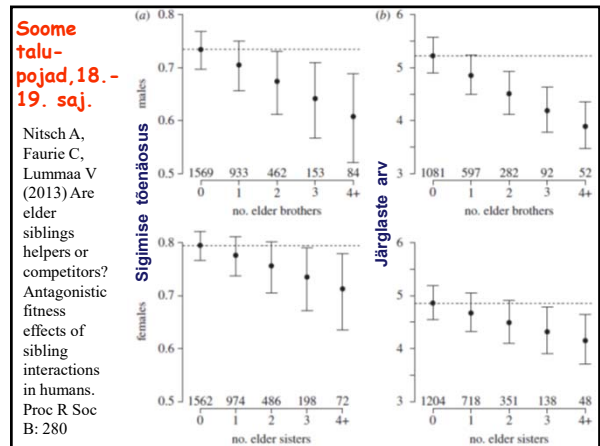
Pesakonna reduktsiooni vahenditeks v. mehhanismideks on **sibliitsiid, infantitsiid** ja (vähemalt teoreetiliselt) ka **suitsiid**.

Pesak. red.-ga kaasaskäivaks nähtuseks peetakse asünkroonset haudumist ja koorumist (emaslind hakkab hauduma enne, kui kurn on täis munetud).

Tulemuseks poegade vanusevahe ja suurushierarhia,

mis võimaldab ebasoodsate toiduolude korral hõlpsamini väikesi poegi surnuks nälgutada (v. lasta neil nälg surra) või võimaldab hõlpsamini suurtel poegadel väikeste ärasöömist.





**Pesakonna reduktsiooni võib esineda ka siis, kui keskkond ei fluktueru**

=> pesakonna suuruse kohandamine vastavalt etteennustamatule toidubaasile ei ole ainus põhjus, miks organismid peaksid algset soetama rohkem järglasti, kui nad suudavad üles kasvatada

**Ice-box hypothesis e. külmikuhüpotees:** osa järglasti on mõeldud toiduvaramana kas vanematele v. teistele järglastele

**Marginal brood members help their sibs (e.g., as food, protectors).**

*Sand tiger sharks (sibs as food)*

Living embryos were exceedingly active in utero. They dashed about, open mouthed, inside the oviduct, snapping at whatever they encountered, including the investigator's hand. In this case, there was only one embryo in each oviduct. (Wourms 1977)

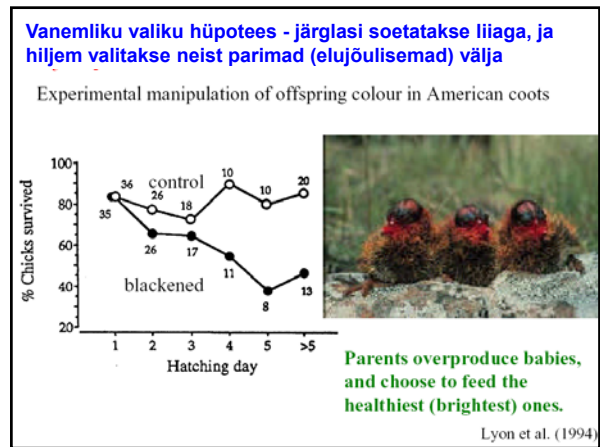
**Marginal brood members help their sibs (e.g., as food, protectors).**

Parasitic wasp with polyembryony (genetically identical sibs). Some develop into a sterile, aggressive morph.

Fertile morph (0.2 mm)

Sterile, aggressive morph (0.1 mm)

Cruz (1981)



### Maitsva tibu hüpotees (*tasty chick hypothesis*):

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

Nii vanematele, kui teistele poegadele on kasulik, kui üks poeg pesakonnas on alatoidetud, nõrk ja jõuetu sellise poja immuunsüsteem pole saanud korralikult välja areneda ja ta on pesakonna kaaslastega võrreldes vähem võimeline ennast parasiitide vastu kaitsma

Alatoitumuse tõttu vaegarenenud immuunkaitse, muudab sellised pojad ektoparasiitidele eriliselt maitsvaks (*tasty chicks*)

mistõttu linnupesades ohtralt leiduvad ektoparasiidid, asuvad eelistatult ründama neid "maitsvaid tibusid" ja seetõttu jätavad teised pojad rahule



Copyright © Takashi Kolke

### Vanemate ja järglaste vaheline geneetiline konflikt

Lapsed on iseendaga rohkem sugulased, kui õdede-vendadega

Emal ja isal on oma lastega ühised pooled alleelid  
Iga laps on iseendaga sugulane 100 %

⇒ Huvide lahknemine vanemliku ressursi jagamisel:  
Vanemate jaoks on kõik lapsed geneetiliselt võrdse väärtusega

Laste jaoks on õvede huvid väärt ainult poolt nende enda geneetilisest huvidest

### Vanemate ja järglaste vaheline geneetiline konflikt

Huvide lahknemine vanemliku ressursi jagamisel:

Kui ressursse napib, on vanema geneetilisest huvidest lähtudes tähtis see, et elama jääks võimalikult palju järglasi

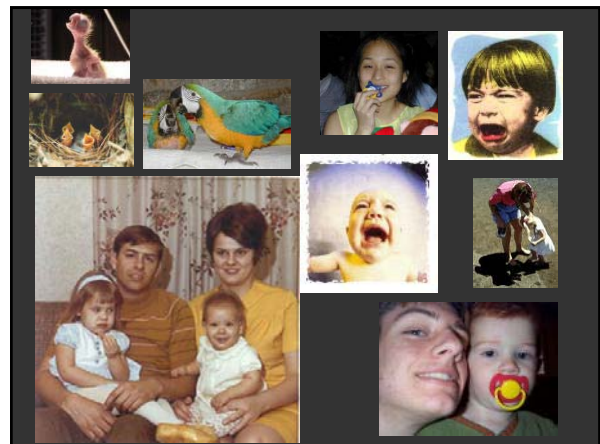
Järglaste geneetilisest huvidest lähtudes on oluline see, et eelkõige jääks elama ta ise ning ainult juhul, kui see ei kahjusta tema ellujäämisšansse, on tähtis ka see, et õved jääksid elama

Õdede-vendade konfliktid on evolutsioonilised

### Vanemate ja järglaste vaheline geneetiline konflikt

Huvide lahknemine vanemliku ressursi jagamisel:  
Mida väiksemad (vanemlikust ressursist sõltuvad) on lapsed, seda tugevam konflikt

Ressursisõltuvuse lõppedes asendub konflikt koostööga ühiste geenide hüvanguks



!Kung San'i emad kannavad oma imikuid pidevalt kaasas ja reageerivad vähimalegi nutuhäälitsusele imetamisega. Imetamisega kaaneb prolaktiini kõrge taseme säilitamine ema organismis, mis omakorda pärsib normaalse ovulatsioonitsükli taastumist => rasedustumist.

Kauakestva ja sagedase imetamise tulemusena ongi neil järjestikuste sündide vahel keskmiselt 35 kuu pikkune intervall.



Lawson D.W., Alvergne A., Gibson M.A. 2012 **The life-history trade-off between fertility and child survival.** *Proc. R. Soc. B: 279, 4755-4764.*

Tänapäeva andmestik 27 Sahaara-taguse Aafrika riigi kohta: mida pikem sündidevaheline intervall, seda suurem lapse ellujäämis-tõenäosus

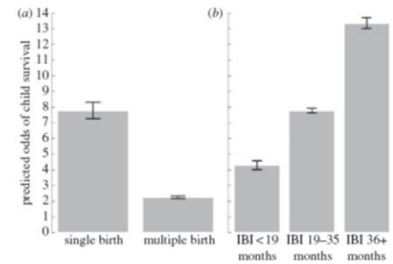


Figure 5. (a,b) Twinning, inter-birth intervals (IBI) and child survival. Short birth intervals and twinning are associated with reduced odds of survival to age 5 years. Predicted

Vanemate ja järglaste vaheline geneetiline konflikt võib seletada ka seda, miks kurnad pole suuremad

Optimaalne kurn vanemate jaoks on tavaliselt suurem, kui optimaalne kurn järglaste jaoks

Järglased võivad võita konfliktis kurna suuruse üle,

kuna valik mõjub samadele geenidele eri eluetappidel erinevas suunas

Näide: mutatsioon, mis paneb ühe linnupoja käituma nii, et ta saab omastada ressursi oma õvete arvelt ja seetõttu kindlustada nende elu hinnaga oma ellujäämise

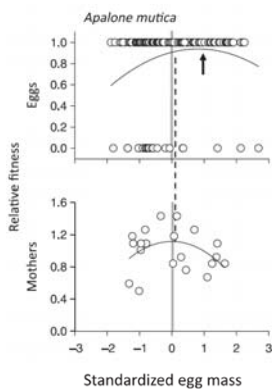
Igas pesakonnas toimub võitlus sama geeni erinevate alleelide vahel (milledest üks on egoistlik ja teine mitte)

Kuna egoistliku alleeli kandjad saavad igas pesakonnas rohkem ressursi (mitte-egoistliku alleeli kandjate arvelt)

⇒ valik soosib sellise egoistliku alleeli levikut järgmistesse põlvkondadesse.

⇒ 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.



Janzen, F.J. & Warner, D.A. (2009) **Parent-offspring conflict and selection on egg size in turtles.** *Journal of Evolutionary Biology* 22, 2222-2230

