Kurna suuruse evolutsioon

http://lepo.it.da.ut.ee/~horak/loengud/kurna suuruse loeng.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

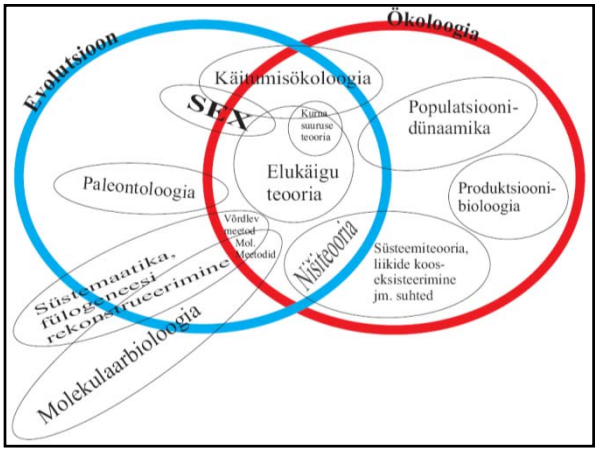
Kurna suurus (või keskmine kurna suurus) võib varieeruda

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 ressurssi (nt. energiat, aega), mida ta peab kasutama nii, et suurendada oma kohasust ≈ eluajal toodetud järglaste hulka.

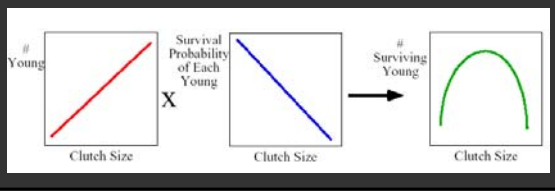
Kuna ressurss on piiratud, ei saa organism samaaegselt suurendada erinevaid kohasuse komponente (viljakust ja elumust)

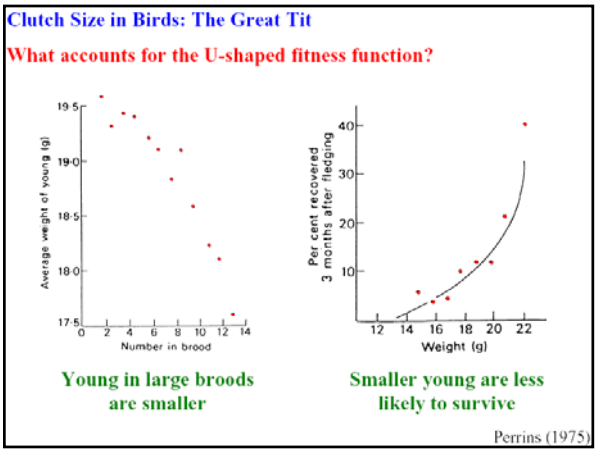
→ Darwini deemon pole võimalik.

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





Järglastele 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 võimetus optimaalsest suuremaid kurni

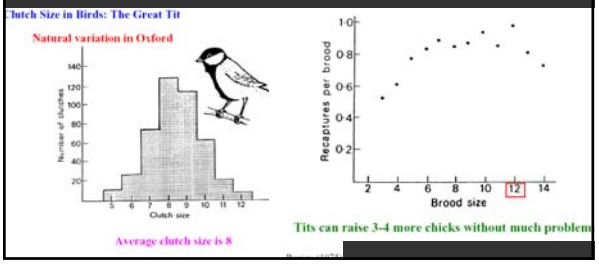
edukalt välja haududa

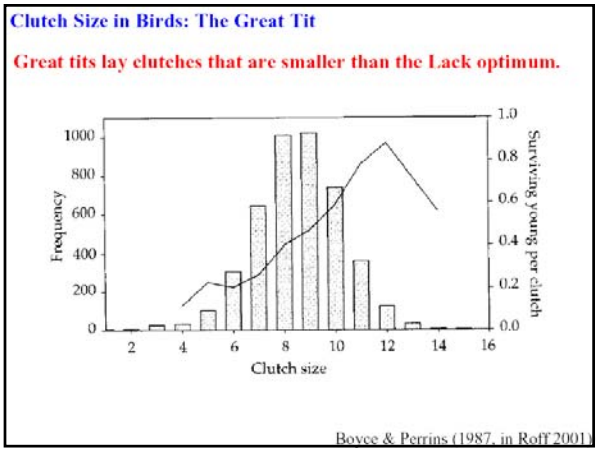
efektiivselt vaenlase eest kaitsta

muud füüsilised piirangud...

Lacki hüpotees ennustab:
eeldusel et kõik isendid on võrdsed ja populatsioonis 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





Parandused Lacki hüpoteesile:

Individuaalse Optimeerimise Hüpotees:

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

Kõik isendid ei ole võrdsed

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

Individuaalse Optimeerimise Hüpotees (IOH)

saab testida kurna suurusi eksperimentaalselt suurendades v. vähendades

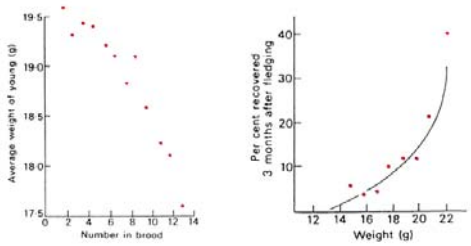
ennustab:

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 pesakondadest lennuvõimestus rohkem poegi, kui originaal-suurusega pesakondadadest (Lessells 1991)

Kas need tööd lükkavad IOH ümber?

Lennuvõimestunud poegade arv pole kõige parem sigimisedukuse mõõdupuu!

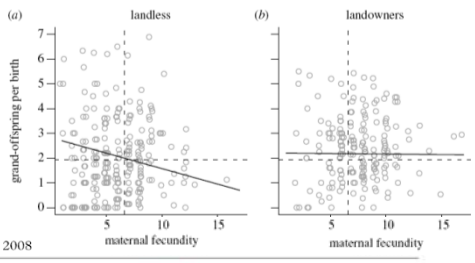


Young in large broods are smaller

Smaller young are less likely to survive

Vaja mõõta sigimisikka jõudnud järglaste produktsiooni

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



PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY B 2008

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

Ellujäämistõenäosus 12 tähendab, et 12-st lapsest 1 on viiendaks eluaastaks surnud

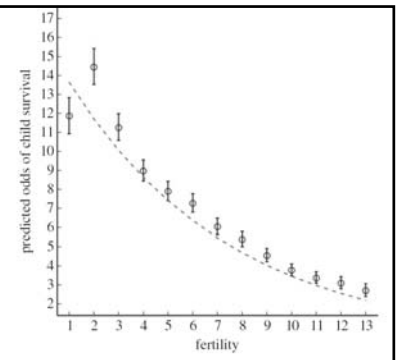


Figure 1. Fertility and predicted odds of child survival. As fertility increases, the odds of child survival to age 5 years decreases. Predicted values are adjusted for maternal age at birth of child, height, educational level, household wealth, marital status and urban versus rural residence (see the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

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

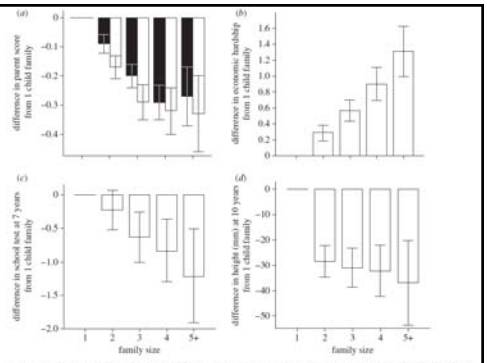
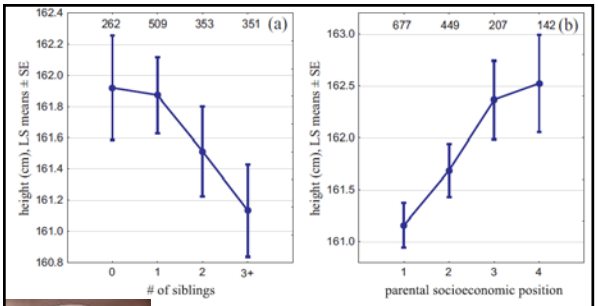
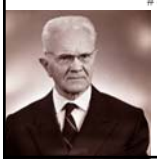


Figure 2. Family size, parental investment and child development in contemporary British families. The relationship between family size and (*a*) maternal and paternal allocations of care time (standardized 'parent scores') between 1 and 9 years (filled bars, mother score; unfilled bars, partner score; 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 ($n = 14\,000$ and above) of children born in 1991–1992. Confidence intervals are set at 95%.

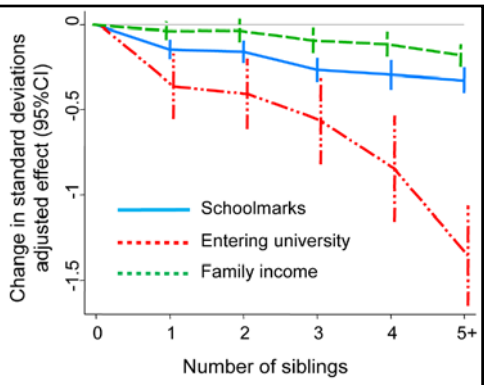




Juhan Aul: 16.-18. a. vanused eesti koolitüdrukud, sündinud 1938-53. N=1475

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.

10939 last, sündinud Uppsalas 1915-29



Lawson, D.W., Makoli, A. & Goodman, A. (2013) **Sibling Configuration Predicts Individual and Descendant Socioeconomic Success in a Modern Post-Industrial Society**. *PLoS ONE* **8**, e73698.

1700-1919 sündinud islandlased. Mida rohkem õvesid seda lühem elu ja vähem lapsi

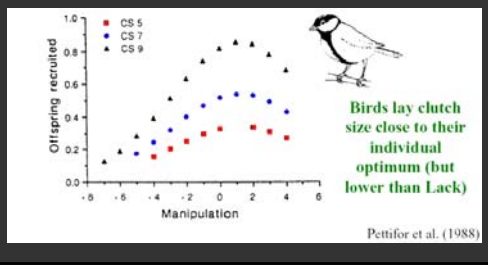
sibling number	standardized reproduction	average reproduction	standardized lifespan	average lifespan	*n*
0	0.129 (0.01)	2.71 (0.02)	0.086 (0.00)	52.4 (0.24)	14 736
1	0.079 (0.01)	2.55 (0.02)	0.082 (0.00)	52.2 (0.24)	14 049
2	0.066 (0.01)	2.51 (0.02)	0.079 (0.00)	52.1 (0.22)	16 448
3	0.064 (0.00)	2.50 (0.02)	0.074 (0.00)	52.0 (0.21)	18 560
4	0.052 (0.00)	2.46 (0.02)	0.024 (0.01)	50.5 (0.22)	18 535
5	0.026 (0.01)	2.38 (0.02)	0.007 (0.01)	49.9 (0.23)	17 004
6	0.022 (0.01)	2.37 (0.02)	−0.016 (0.01)	49.2 (0.25)	15 305
7	0.011 (0.01)	2.33 (0.02)	−0.045 (0.01)	48.2 (0.27)	13 317
8	−0.021 (0.01)	2.23 (0.03)	−0.075 (0.01)	47.2 (0.30)	10 472
9	−0.058 (0.01)	2.11 (0.03)	−0.122 (0.01)	45.6 (0.34)	8341
10	−0.036 (0.01)	2.18 (0.03)	−0.140 (0.01)	45.0 (0.38)	6844
>10	−0.077 (0.01)	2.04 (0.02)	−0.173 (0.01)	43.7 (0.26)	14 209

Lynch, R.F. 2016 **Parents face quantity–quality trade-offs between reproduction and investment in offspring in Iceland**. *Royal Society Open Science* **3**.

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 investeering järglastesse vähendab nende tõenäosust ellu jääda ja veel edaspidigi sigida

Sigimisel on hind!

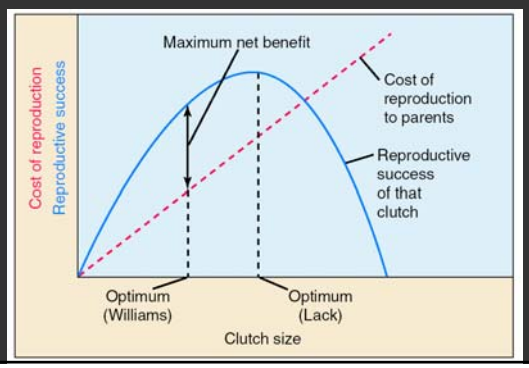
Sigimine praegu *vs.* sigimine tulevikus

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

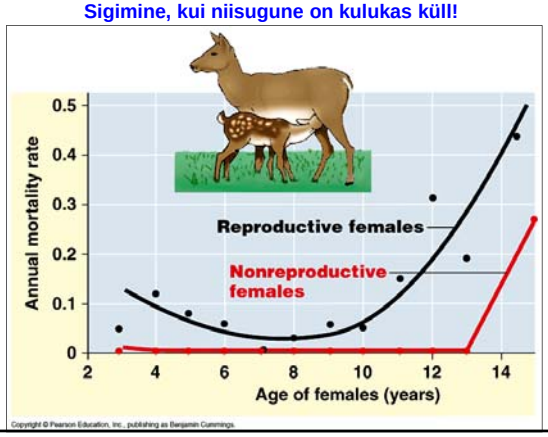
1. Sigimisega seotud jõupingutuste suurendamine võib vähendada isendi šansse ellu jääda ja veelkord sigida
2. Isendid ei püüa suurendada mitte iga üksiku pesitsuskorra vaid kogu elu jooksul toodetud järglaste hulka

Major Life History Problem: kuidas jaotada investeeringud 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 lõivsuhe viljakuse ja ellujäämuse vahel *(trade-off between fecundity and survival)*.



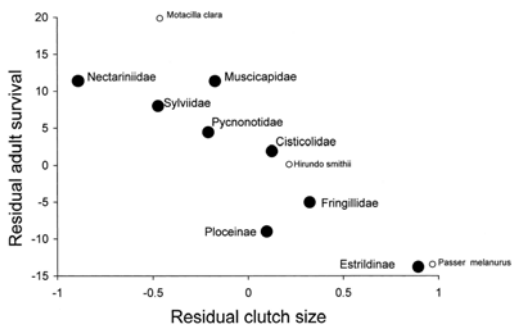
Sigimine, kui niisugune on kulukas küll!



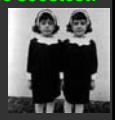
Lõuna-Aafrika värvulistel negatiivne korrelatsioon kurna suuruse ja elumuse vahel (makroevol. lõivsuhe)

Will J. Peach, Dale R. Hanmer and Terence B. Oatley

OIKOS 93: 235–249. Copenhagen 2001



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 ressurssi, saavad seda korraga rohkem investeerida erinevatesse kohasuse komponentidesse -

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

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.

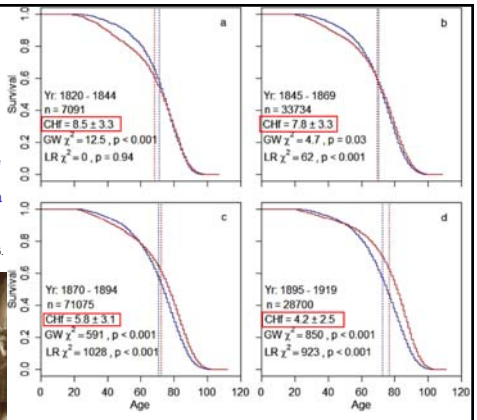


Figure 1. Age-specific survival after the onset of reproduction in four 25-year birth cohorts that cover the

Sigimise eest on võimalik eluga maksta ka pärast menopausi saabumist

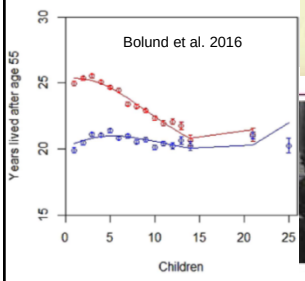
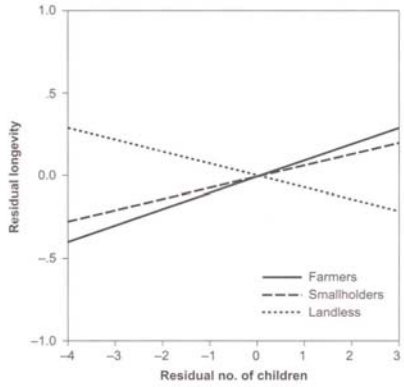


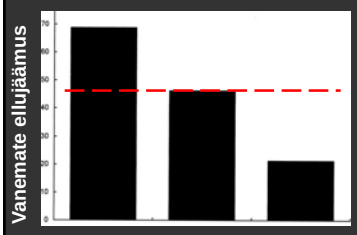
Figure 3. The number of years lived after the end of the potential reproductive period (age 55 years) related to the number of children born. Curves represent females (red) and males (blue) that reproduced and were born between 1820 and 1920. The raw data are grouped here for visual purposes only while analyses (see main

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:

Eksperimentaalselt tõestatud valdavalt laborikatsetes selgrootutega

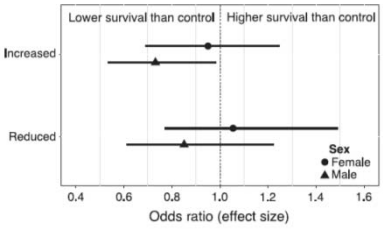
Lindude puhul on suhteliselt sagedasti õnnestunud näidata, et kui linnupoegade arvu pesas eksperimentaalselt suurendada, siis selle tagajärjel väheneb teiste kurnade sagedus või suurus

Harvemini on lindudel õnnestunud näidata seda, et vastuseks kurna suurendamisele väheneb vanemate ellujäämus (ca 8 tööd 40-st; sinitihane (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.

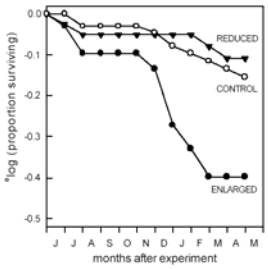
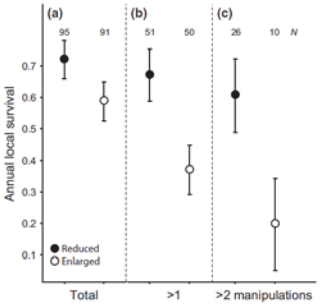


Figure 2. Fraction surviving plotted as a function of time of year for kestrel parents after having raised experimental or control broods.

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

enamus kurna suuruse teooria kontekstis tehtud pesakonna suuruse manipuleerimise eksperimente ignoreerib tõsiasja, 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 reproduktiivne väärtus (st. oodatav sigimisvõimeliste järglaste produktsioon)

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

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

Hõrak, P. (2003) When to pay the cost of reproduction? A brood size manipulation experiment in great tits (*Parus major*).

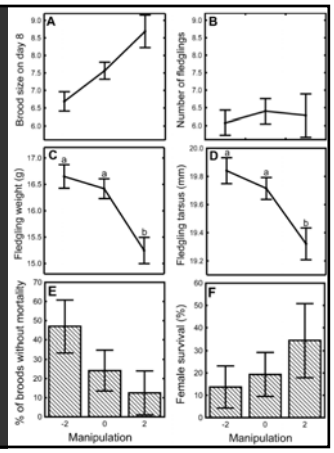
***Behavioral Ecology and Sociobiology* 54,** 105-112

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 korraga 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 strateegiate viljelejate kohasus on lõppkokkuvõttes sarnane

(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

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

Juhul, kui mikroevol. lõivsuhe esineb,

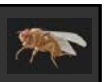
on pikaealiste ning väiksekurnaliste vanemate järglased samuti pikaealised ning väikesekurnalised

ning lühiealiste ning suurekurnaliste vanemate järglased on samuti lühiealised ning suurekurnalised.

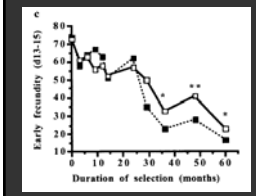
Sellist seost nimetataksegi negatiivseks geneetiliseks korrelatsiooniks elukäiguomaduste vahel. Geneetilise korrelatsiooni mehhanismiks võivad olla antagonistlik pleiotroopia v. geenide aheldatud pärandumine.

Experimental evolution of aging, growth, and reproduction in fruitflies

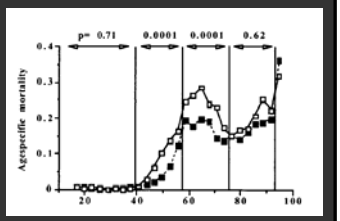
S. C. Stearns*, M. Ackermann, M. Doebeli, and M. Kaiser



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

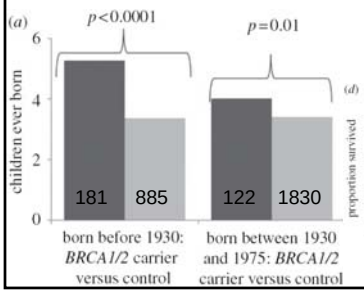


Loomulik suremus (peale katse lõppu) oli suurenud kõrge eksp. suremusega liinis

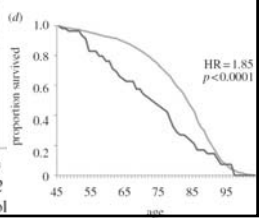


Viljakus (munaproduktsioon) suurenes

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.



Smith, K.R. et al. 2012 Effects of *BRCA1* and *BRCA2* mutations on female fertility. *Proc R Soc B*:**279**, 1389-1395.



---

2. Sigimise hind füsioloogilise lõivsuhtena

Füsioloogiline lõivsuhe on reegel, mille järgi isend jaotab mingit piiratud ressurssi omavahel konkureerivate eluavalduste 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 populatsioonisisest varieeruvust olukorras,

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

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,

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

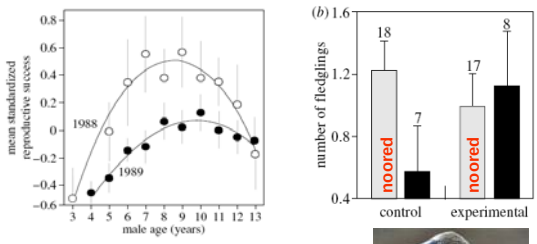
Kurna suurus ja elumus korreleeruvad negatiivselt, kui samal ajal on osa isendeid populatsioonis olukorras A ja osa isendeid olukorras B

Olukorda, kus isendid investeerivad käesolevasse sigimispingutusse 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 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

Jääksigimisväärtus 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

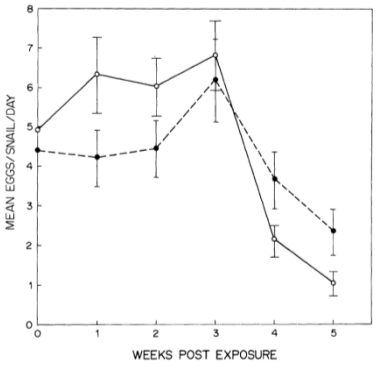


FIG. 1.—The effect of *Schistosoma mansoni* on the fecundity of exposed *Biomphalaria glabrata* (which includes both parasitized and nonparasitized snails) compared to unexposed controls measured in mean eggs/snail/day ± SE. Open circles = exposed snails; closed circles = unexposed controls.

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

viimaste hulgas oli ka suremus madalam

Nettle, D., D. A. Coall, & T. E. Dickins. 2012. Early-life conditions and age at first pregnancy in British women. Proc. R. Soc. B: 8:237-240.

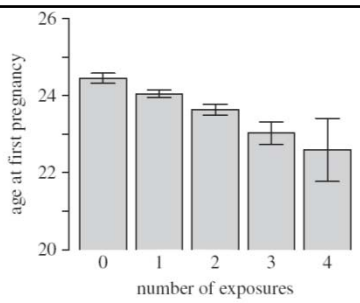
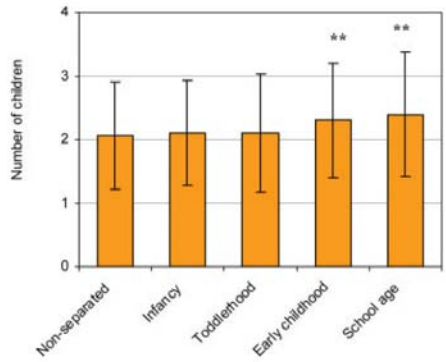


Figure 2. Marginal means (±1 s.e.) of AFP (adjusted for childhood SEP and mother's age at cohort member's birth) according to the number of early-life adversities the cohort member was exposed to, from short breastfeeding, separation from mother, lack of paternal involvement and frequent family residential moves.

232 evakueeritud (vanematest lahutatud) tüdrukut, 279 mitte-lahutatud tüdrukut.

Sündinud Helsinkis 1934-44



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.

Test Juhan Auli andmestikus:

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

Tõenäoliselt välised surma põhjused (sõda, Stalin)

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

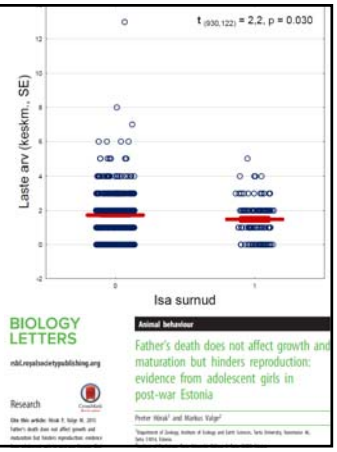
Teada esmasünnitusiga ja laste arv

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

Surnud isaga tüdrukutel vähem lapsi

Tulemused ei kinnita indutseeritud elutempo mudelit

Alternatiivne, geneetiliste korrelatsioonide mudel väärib rohkem tähelepanu



Fluktueeruv valikusurve
1. Ebaõnnestumise riski vähendamine

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

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

Nt. mingil aastal on poegadele toitu palju, ning siis soosib valik suurte kurnadega isendeid (kuna need kasvatavad 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 pölvkonnast pölvkonda on kohasuse mõõduks mitte aritmeetiline vaid geomeetriline keskmine järglaste arv (n-s juur järglaste arvu korrutisest n pölvkonnas [produktist])

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

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 fluktueeruvas keskkonnas suurema kohasuse, kui riskistrateegia (suur kaotus halval aastal, suur võit heal aastal).

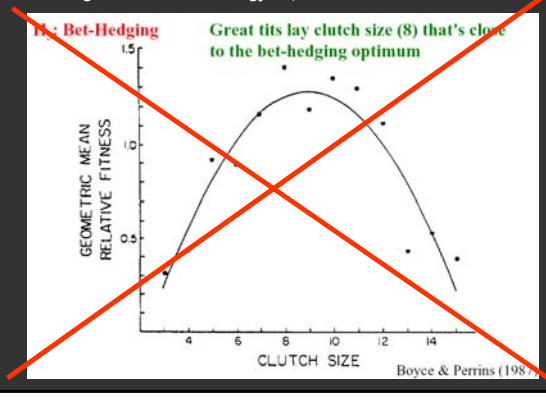
Kui kõik järglased sigiksid, oleks kindlustusstrateegiat järgival paaril 12. põlvkonnas ligi 3 miljonit järglast ning riskistrateegiat järgival paaril 3 korda vähem järglasi (ainult 1 miljon).

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

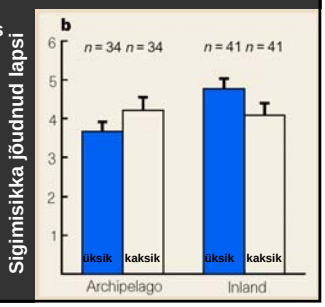


Lummaa, V., Haukioja, E., Lemmetyinen, R., & Pikkola, M. (1998) Natural selection on human twinning. *Nature* 394, 563-568.

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 soodsa aastaga, 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)

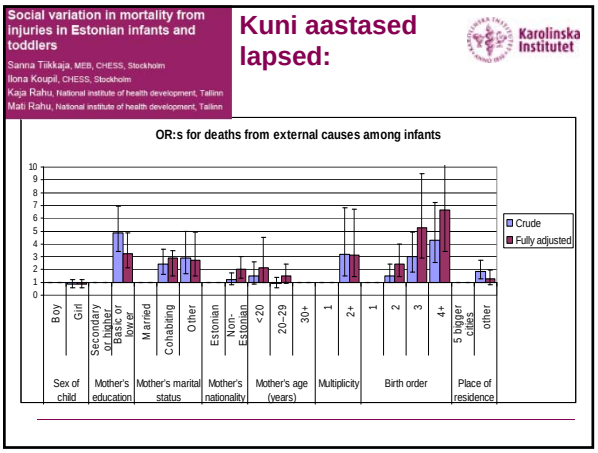
Pesakonna reduktsiooni vahenditeks v. mehhanismideks on siblitsiid, infantitsiid ja (vähemalt teoreetiliselt) ka suitsiid.

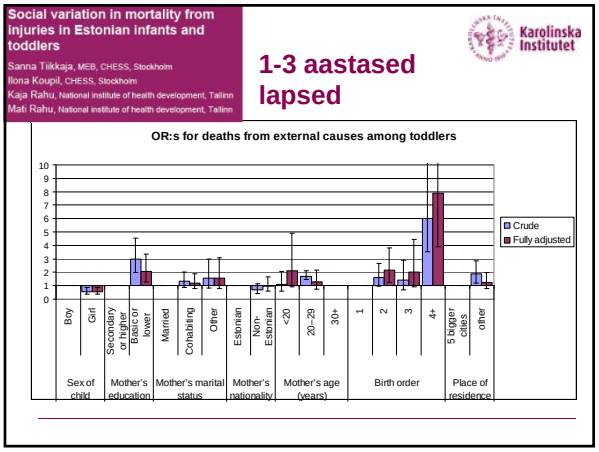
Pesak. red.-ga kaasaskäivaks nähtuseks peetakse asünkroonset haudumist ja koorumist (emaslind hakkab hauduma enne, kui kurn on täis munetud).

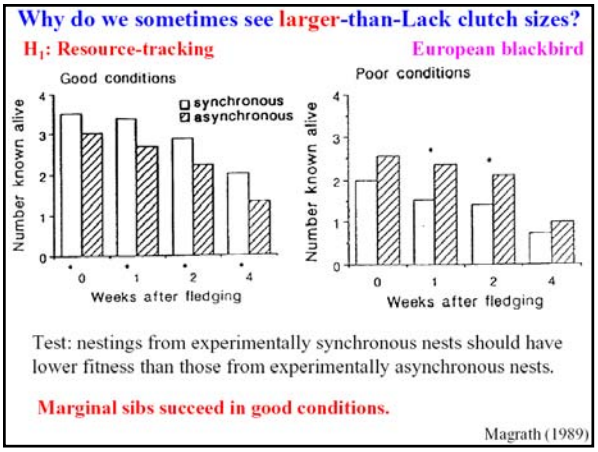
Tulemuseks poegade vanusevahe ja suurushierarhia,

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

Copyright © Takashi Koike

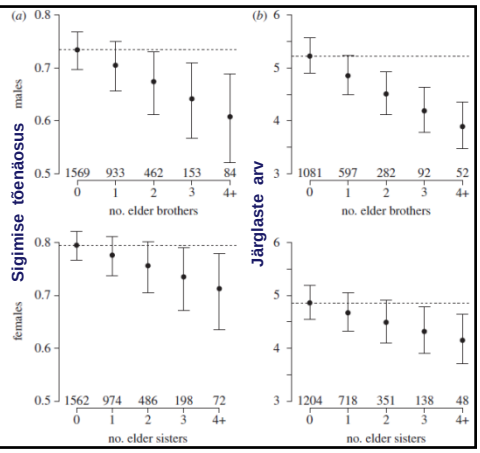

Social variation in mortality from injuries in Estonian infants and toddlers
Sanna Tiikkaja, MEB, CHESS, Stockholm
Ilona Koupil, CHESS, Stockholm
Kaja Rahu, National institute of health development, Tallinn
Mati Rahu, National institute of health development, Tallinn
Kuni aastased lapsed:
Karolinska Institutet
OR:s for deaths from external causes among infants
Crude
Fully adjusted
Boy
Girl
Secondary or higher
Basic or lower
Married
Cohabiting
Other
Estonian
Non-Estonian
<20
20–29
30+
1
2+
1
2
3
4+
5 bigger cities
other
Sex of child
Mother's education
Mother's marital status
Mother's nationality
Mother's age (years)
Multiplicity
Birth order
Place of residence


Social variation in mortality from injuries in Estonian infants and toddlers
Sanna Tiikkaja, MEB, CHESS, Stockholm
Ilona Koupil, CHESS, Stockholm
Kaja Rahu, National institute of health development, Tallinn
Mati Rahu, National institute of health development, Tallinn
1-3 aastased lapsed
Karolinska Institutet
OR:s for deaths from external causes among toddlers
Crude
Fully adjusted
Boy
Girl
Secondary or higher
Basic or lower
Married
Cohabiting
Other
Estonian
Non-Estonian
<20
20–29
30+
1
2
3
4+
5 bigger cities
other
Sex of child
Mother's education
Mother's marital status
Mother's nationality
Mother's age (years)
Birth order
Place of residence


Why do we sometimes see larger-than-Lack clutch sizes?
H1: Resource-tracking
European blackbird
Good conditions
Poor conditions
synchronous
asynchronous
Number known alive
Weeks after fledging
Test: nestings from experimentally synchronous nests should have lower fitness than those from experimentally asynchronous nests.
Marginal sibs succeed in good conditions.
Magrath (1989)

Soome talu-pojad, 18.-19. saj.

Nitsch A, Faurie C, Lummaa V (2013) Are elder siblings helpers or competitors? Antagonistic fitness effects of sibling interactions in humans. Proc R Soc B: 280



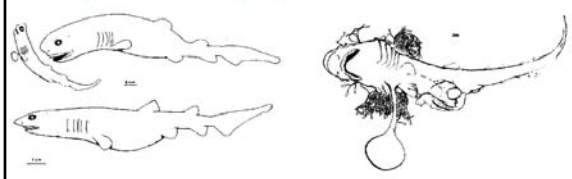
Pesakonna reduktsiooni võib esineda ka siis, kui keskkond ei fluktueeru

=> 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:** **osa järglasi on mõeldud toiduvaruna kas vanematele v. teistele järglastele**

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

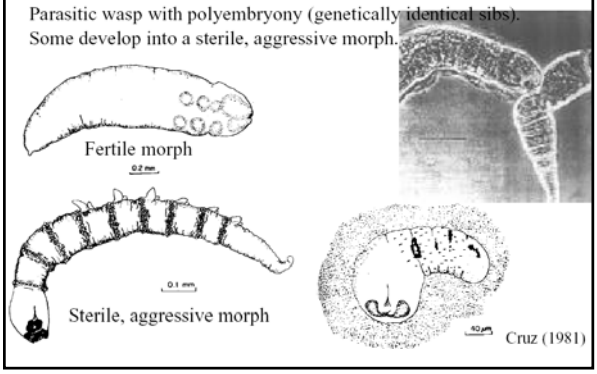
Sand tiger sharks (sibs as food)



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.



Cruz (1981)

Kindlustus-hüpotees (Insurance hypothesis): teine järglane, on igaks juhuks varuks, kui esimesega peaks midagi juhtuma

Insurance (marginal sib is raised when "preferred" sib is harmed).

Progeny choice (parents produce a number of outcrossed offspring, and choose to provision the best, or let the best "emerge").

Black eagle

6 day-old chick kills its day-old sibling

Mock & Forbes (1995)

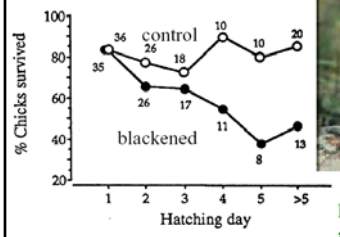
The fate of "insurance" eggs (B egg) in boobys: the B egg often provides the fledgling chick.

Year	Both Eggs Hatched	A Egg Hatched, B Egg Failed	A Egg Failed, B Egg Hatched	Both Eggs Failed
1984	32	4	10	16
1985	18	8	2	15
1986	16	5	7	28

Anderson (1990)

Vanemliku valiku hüpotees - järglasi soetatakse liiaga, ja hiljem valitakse neist parimad (elujõulisemad) välja

Experimental manipulation of offspring colour in American coots



Parents overproduce babies, and choose to feed the healthiest (brightest) ones.

Lyon et al. (1994)

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 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, asuvad eelistatult ründama neid "maitsvaid tibusid" ja seetõttu jätavad teised pojad rahule

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 geneetilistest huvidest

Vanemate ja järglaste vaheline geneetiline konflikt

Huvide lahknemine vanemliku ressursi jagamisel:

Kui 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

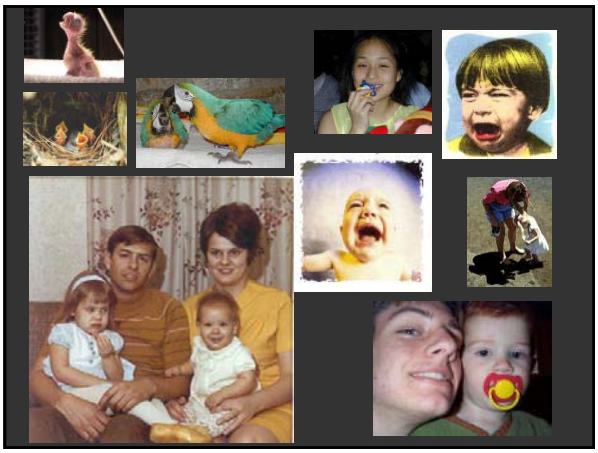
Õdede-vendade konfliktid on evolutsioonilised

Vanemate ja järglaste vaheline geneetiline konflikt

Huvide lahknemine vanemliku ressursi jagamisel:

Mida väiksemad (vanemlikust ressursist sõltuvamad) **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 => rasestumist.

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

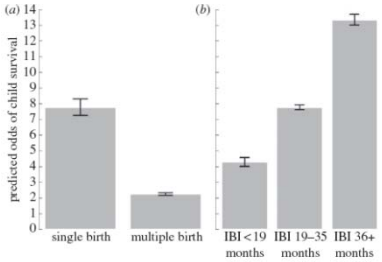


Figure 5. (*a*,*b*) Twinning, inter-birth intervals (IBI) and child survival. Short birth intervals and twinning are associated with reduced odds of survival to age 5 years. Predicted

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 ressurssi oma õvede arvelt ja seetõttu kindlustada nende elu hinnaga oma ellujäämise

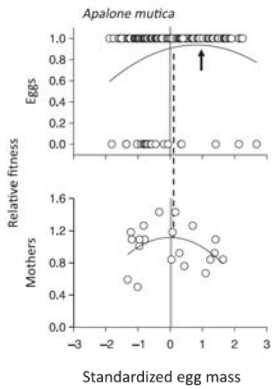
Igas pesakonnas toimub võitlus sama geeni erinevate alleelide vahel (milledest üks on egoistlik ja teine mitte)

Kuna egoistliku alleeli kandjad saavad igas pesakonnas rohkem ressurssi (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