

TARTU ÜLIKOOL
LOODUS- JA TEHNOLOOGIATEADUSKOND
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA ÕPPETOOL

Kaie Hein

**MUNA SUURUSE MÕJU PUTUKATE EDUKUSELE HILISEMAS
ARENGUS**

Bakalaureusetöö (12 EAP)

Juhendaja: prof. Toomas Tammaru

Tartu 2013

Sisukord

1. Sissejuhatus	3
2. Putukamuna suurust mõjutavad tegurid	4
2.1 Muna suuruse ja hulga vaheline lõivsuhe	4
2.2 Muna suuruse varieerumine liikide ja põlvkondade vahel	5
2.3 Liigi suurus	6
2.4 Liigisiseseid individuaalsed erinevused.....	7
2.4.1 Emase putuka suurus	7
2.4.2 Emase putuka vanus	8
2.4.3 Emase putuka toitumine	9
2.4.4. Isase putuka panus.....	10
2.4.5 Peremeestaime mõju	11
2.4.6 Temperatuur	12
2.4.7 Geneetika.....	13
3. Muna suuruse mõju vastse edukusele.....	14
3.1 Muna suurus ja koorumisprotsent.....	14
3.2 Muna suurus ja koorunud vastse suurus	15
3.3 Muna suurus ja vastse ellujäämisvõime.....	16
3.4 Muna suurus ja vastse arengu pikkus	16
3.5 Muna suurus ja toidupuudus	17
3.6 Muna suurus ja õhuniiskus	18
4. Arutelu.....	19
Kokkuvõte	20
Summary.....	21
Tänuavaldused	22
Kasutatud kirjandus	23
LIHTLITSENTS.....	26

1. Sissejuhatus

Putukavastse varase arengu jooksul kogetud tingimused võivad avaldada valmiku kohasusele nii negatiivset kui ka positiivset mõju (Cicero et al. 2011). Vastseperioodil puutuvad vastsed sageli kokku toidupuuduse või madalakvaliteedilise toiduga (Solbreck et al. 1989) ning muutlike keskkonnatingimustega. Need olud võivad tõsta vastsete suremust. Suuremast munast koorunud vastseid peetakse sageli keerulistes keskkonnaoludes edukamaks: nende suremus võib olla madalam ning vastseperiood lühem (Fox & Czesak, 2000). Seega jõuavad nad tõenäolisemalt valmikuikka ning annavad ise edukaid järglasi (Steinwascher, 1984). Panustatud energiakoguse indikaatoriks peetakse muna suurust. Sealjuures on oma vastsete edukuse määramisel sageli suur osakaal emasel, kes otsustab, kuidas jagada järglaste vahel oma piiratud ressursse (Simon & Fretwell, 1987). Siiski pole kõik mainitud seosed alati ilmsed ega ka üldkehtivad üle kõigi putukate.

Käesoleva töö esimese osa eesmärgiks on selgitada, milliseid tulemusi on andnud uurimused, mis on proovinud hinnata vanemate mõju järglastele. Põgusalt on puudutatud liikidevahelisi erinevusi, kuid põhirõhk on liigisisestel individuaalsetel erinevustel. Mitmete peatükkidena on tutvustatud emase suuruse, toitumise ja vanuse tähtsust muna suuruse reguleerimisel. Samuti leiab tutvustamist, kuidas munemise perioodil valitsenud keskkonnatingimused mõjutavad muna suurust. Vähem on andmeid selle kohta, milline on munasuuruse varieerumisel isase roll ja kui suured on populatsioonisisesed geneetilised erinevused.

Teine osa tööst otsib vastust küsimusele, kui üldkehtiv on hüpotees, et suuremast munast koorunud vastsed võiksid olla edukamad. On kirjeldatud muna suuruse mõju vastse suremusele, arenguperioodi pikkusele ning edukusele keerulisemates keskkonnaoludes.

2. Putukamuna suurust mõjutavad tegurid

2.1 Muna suuruse ja hulga vaheline lõivsuhe

Smith ja Fretwell esitasid 1987. aastal mudeli, millega kirjeldasid munade hulga ja suuruse vahelist lõivsuhet. Mudel põhineb eeldusel, et putukavalmikul on paljunemiseks kasutada fikseeritud kogus ressursse, mida ta saab järglaste vahel jagada (Smith & Fretwell, 1987). Tõepoolest, energiat vajab emane putukas kolmeks põhiliseks funktsiooniks – kasvuks, enesesäilituseks ning paljunemiseks (Fox, 2000). Paljunemiseks kasutatavat energiat saab putukas jagada erinevalt. Eeldatavasti on igas keskkonnas olemas üks parim ehk loodusliku valiku poolt soovitud algoritm. Ressursi jagamise algoritmi ja seeläbi muna suuruse optimumi mõjutavad ökoloogilised valikusurved (Smith & Fretwell, 1987).

Näiteks on üksikusse järglasesse rohkem investeerinud emase järglaste arv väiksem, kuid indiviidi vähem panustades on järglaste arv seda suurem (Smith & Fretwell, 1987). Määravaks võivad saada looduslikud vaenlased, toidukonkurents ja suremus (Smith & Fretwell, 1987). Emased, kelle vastsete suremus on väike, munevad vähem, kuid suuremaid mune.

Sellise seose leidis Price (1973) parasitsetel kiletiivalistel. Ta leidis, et liigid, mille emased munesid suuremaid mune, munesid neid korraga vähem. Sellega tõstab muidu väheviljakas emane oma viljakust keskkonnas, kus ohte vastsetele on palju. Suuremast munast koorunud vastne on arenenum ja seeläbi lüheneb aeg, mil ta on ohtudele eksponeeritud (Price 1973).

Villet (1990) uuris troopiliste karnivoorsete sipelgate (*Ponerinae*) muna suuruse ja hulga vahelist lõivsuhet. Sipelgad munevad väikseid mune, kuid munakurn on suur. Emane sipelgas, kes investeeris üksikindiviidi kohta vähem ressursse, munes rohkem mune (Villet, 1990). Muna suurus allus selles uurimuses looduslikule valikule, kuna valiku puudumisel oleks muna suurus olnud määratud vanema suurusega. Selle tulemusel järeldas Villet (1990), et nende karnivoorsete sipelgate muna suurus varieerub elupaiga ja emapoolse investeeringu koosmõjul.

Munade suuruse ja hulga vaheline lõivsuhe tuleb eriti selgelt esile semelpaarsetel liikidel. Tavaliselt kasutavad nad energiaallikana vastsena kogutud ressursse (st. on varusigijad, *capital breeders*) ning neil puudub vanemhool. Seevastu tulusigijate (*income breeders*) puhul, kus emane kasutab valmikuna hangitud energiat, osutab vanemlikku hoolt või muneb elu jooksul mitu korda, muutub praktikas lõivsuhte olemasolu demonstreerimine keeruliseks (Fox, 2000).

Smith ja Fretwelli mudel seletab, kuidas ema võiks jagada oma järglaste vahel olemasolevaid ressursse ja maksimeerida enda kohasust. Kurna suurus on küll oluline faktor, kuid muna suuruse seletamisel tuleb arvestada ka ökoloogilisi valikusurveid, keskkonnamõjusid ning liigi eripära (Price, 1973; Villet, 1990). Seda, kuidas muudab sigimispingutus (*reproductive effort*) muna suurust, munade arvu ja ema enda kohasust, on põhjust veel uurida (Fox, 2000).

2.2 Muna suuruse varieerumine liikide ja põlvkondade vahel

Keskkonnatingimuste muutlikkuse korral varieerub seos järglase suuruse ja kohasuse vahel. Tulemuseks on erinev optimaalne munasuurus erinevates keskkondades. Mitmed uuringud on manipuleerinud keskkonnatingimustega ning proovinud selgitada keskkonna mõju ulatust optimaalsele muna suurusele. Mitmed tööd on näidanud, et valik muna suurusele erineb keskkondade vahel (Fox & Czesak, 2000).

Ilmastikutingimused varieeruvad ajas ja ruumis oluliselt ja võivad põhjustada olulist valikusurvet muna suurusele (Fox & Czesak, 2000). Azevedo ja ta kaastöölised (1996) võrdlesid munade suurusi erinevaid geograafilisi laiuskraade asustavatel liikidel. Paralleelselt viidi läbi katse laboritingimustes (Azevedo et al. 1996). Kõrgete laiuskraadide Austraalia ja Lõuna-Ameerika hariliku äädikakärbse (*Drosophila melanogaster*) populatsioonides munevad emased suuremaid mune. Vaatlustega kooskõlas leiti, et laboritingimustes muneti 16,5°C juures suuremaid mune kui 25°C juures.

Mõnel juhul sõltub muna suurus sellest, kas see talvitub või mitte (Fox & Czesak, 2000). Kilgiliigid, millel muna on talvituvaks arengujärguks, munesid suuremaid mune kui need kilgiliigid, kelle järglaste diapaus on nümfistaadiumis (Carriere et al. 1997). Hüpoteesi toetab ka Fitzpatrick'i ja Troubridge'i (1996) töö. Selles munesid mähkurlase *Rhopobota naevana* esimese põlvkonna emased väiksemaid mune, panustades järglastesse vähem ressursse. Teise põlvkonna emased munesid suuremad talvituma jäävad munad, kuhu paigutasid ressursse suuremal hulgal.

Muna suurus võib mõjutada ka vastse võimet levida (Fox & Czesak, 2000). Kilgid (*Gryllidae*) munevad oma munad pinnasesse, kust koorunud peavad ise pinnale tulema. Koorunute suremus on positiivses korrelatsioonis munade sügavusega mullas, kuid on negatiivses seoses muna suurusega. See võib olla valikuteguriks, mis mõjutab pinnasesse munetavate munade suurust (Carriere et al. 1997).

Valik võib lisaks avaldada survet vastavalt kiskluse intensiivsusele. Kui röövputukad ohustavad enim noorstaadiumites, võib valik soosida järglaskonda, kes on koorunud suurest munast ja kelle areng on seega kiirem ning röövputukatele eksponeerituse aeg lühem (Fox & Czesak, 2000).

2.3 Liigi suurus

Korduvalt on leitud, et sugukonna või perekonna piires korreleerub muna suurus liigile tüüpilise kehasuurusega. Sellist seost võivad põhjustada morfoloogilised piirangud (Davis et al. 2012). Seda seeläbi, et munade suurus sõltub puhtmehhaaniliselt valmiku suurusest ja ka munasarjade arvust. Sealjuures munevad liigid, mille emastel on munasarju vähem, suuremaid mune kui sarnase suurusega liigid paljude munasarjadega (Stewart et al. 1991).

Emase putuka kaal võib ennustada, kui palju saab ta investeerida oma järglastesse ressursse (Fox, 1993). Samas leidub mitmeid empiirilisi tõendeid, et suuremad liigid investeerivad võrreldes oma kehakaaluga järglastesse suhteliselt vähem kui väiksemate liikide esindajad.

Stewart ja ta kaastöölised uurisid (1991) seost muna suuruse, munajuhade arvu ning täiskasvanu kaalu vahel. Selgus, et nii suured kui väikesed liigid investeerivad ressursse sarnasel hulgal. Ressursside paigutamine sigimisse näib lehetäitoidulistest lepatriinulistel olevat suurusest sõltumatu, ent munajuhade suurus seab muna suurusele piirid. Uurimusest järeldub, et muna suurus on määratud munasarjade arvuga kehasuuruse ühiku kohta, kusjuures liigid, mil on kehasuuruse kohta palju munasarju, munevad väiksemaid mune (Stewart et al. 1991).

Silmiktriinu (*Anatis ocellata*), kes oli uuritavatest lepatriinulaste liikidest suurim, munes suurimaid mune kuid siiski suhteliselt väikesed võrreldes munasarjade arvuga. Väiksem kümmetäpp-lepatriinu (*Adalia bipunctata*) munes suhteliselt suuri mune. Seega kalduvad lepatriinulised sõltumata liigist paigutama sigimisse sarnasel hulgal ressursse ning piirang muna suurusele on pigem morfoloogiline (Stewart et al, 1991).

2.4 Liigisisesed individuaalsed erinevused

2.4.1 Emase putuka suurus

Paljude putukaliikide emastel korreleerub viljakus kehasuurusega. Põhiliselt munevad suuremad emased rohkem mune (Gilbert, 1984). Samuti kalduvad suuremad emased munema suuremaid mune, väiksed emased väiksemaid mune (Oberhauser, 1997).

Emase putuka kehakaal sobib küll sageli hästi viljakuse mõõduks, kuid kehakaalu kasutamine olukorras, kus uuritakse kehasuuruse ja muna suuruse vahelist seost, tekitab probleeme. Seda seetõttu, et munade kaal moodustab mõnel juhul suure osa emase putuka kaalust. Seega on vajadus munade massist sõltumatu kehasuuruse mõõdu järgi. Seetõttu peaks kehakaalu asemel kasutama emase keha pikkust, mis ideaalis oleks korrelatsiooniliselt emase keha massiga, mis ei sisalda munade kaalu (Honek, 1993). Sageli kasutatakse praktilistel põhjustel kehasuuruse mõõduna siiski emase kaalu.

Mõned uurimused viitavad emase putuka suuruse, viljakuse ja munasarjade suuruse ning arvu vahel. Suurematel emastel oli rohkem munasarju, seega munevad nad rohkem mune (Honek, 1993) kui väiksemad putukad. Samas võivad suurematel emastel olla suuremad munasarjad/munajuhad, milles oleksid võimelised kujunema suuremad putukamunad (Wassermann & Asami, 1985).

Muna suuruse ja emase putuka kehasuuruse vahel on tuvastatud ka pöördvõrdeline seos: mida väiksem oli väike-kapsaliblika (*Pieris rapae*) emane, seda suuremaid mune ta munes (Jones et al. 1982). Kõnealusel juhul võis seos olla põhjustatud nii emase kehasuuruse kui ka peremeestaimete toiteväärtuse vähenemisest suve jooksul. Kesksuvel, kui toidutaimed on madalama kvaliteediga ja vastsete suremus selle tagajärjel kõrge, on eelis suuremast munast koorunud järglasel (Jones et al. 1982).

Ühe liigi piires võib leida ka erinevad mustreid. Oberhauseri uurimus monarhliblikaga (*Danaus plexippus*) (1997) näitas, et suuremad monarhliblikaemased munesid suuremaid mune. Munemise perioodi vältel kaotasid nad 88% oma esialgsest kaalust, samuti vähenes munade kaal (Oberhauser, 1997). Seevastu ei leidnud Corkum ja tema kaastöölised sama liigi emaseid uurides monarhliblika suuruse ja muna kaalu vahelist seost (Corkum et al. 1997).

Seos munasuuruse ja emase kehasuuruse vahel võib ka puududa. Kahe kilgiliigi (*Gryllus firmus* ja *G. veletis*) emase kehasuurus ei mõjutanud märkimisväärselt tema munetud munade keskmist suurust, kuigi suuremate putukate viljakus oli kõrgem kui väikestel emastel (Carriere & Roff, 1995).

Solbreck ja ta kaastöölised (1989) uurisid pikklutiklase *Lygaeus equestris* emase mõõtmete seost tema munade suurusega. Katses kasutatud pikklutiklase Sitsiilia ja Põhja-Itaalia populatsioonide esindajad olid sarnaste mõõtmetega, kuid Sitsiilia putukad munesid palju väiksemaid mune kui Põhja-Itaalia pikklutiklased *L. equestris*. Liigisiselt puudus korrelatsioon emase ja muna suuruse vahel mõlemas populatsioonis (Solbreck et al. 1989).

Emade kehasuuruse mõju munade massile on sageli keeruline üheselt kindlaks teha. Seda seetõttu, et oluline roll on ka emasputuka toitumisel (Fox, 1993) ning muneja vanusel, kuna emase suurus kahaneb varude kulumisel munemisperioodi vältel (Oberhauser, 1997). Emase ja muna suurus võivad olla seotud ka geneetiliselt (Azevedo et al. 1996).

2.4.2 Emase putuka vanus

Paljude putukaliikide emaste vanus mõjutab nende munade suurust. Vanusest tulenev muna suurus võib reguleerida järglaste edukust. Paljudes uuringutes liblikalistega (Fox & Czesak, 2000) ning mardikalistega (Fox, 1993) on tuvastatud statistiliselt oluline seos ema vanuse ning muna suuruse vahel.

Wassermann ja Asami (1985) uurisid ema vanuse mõju muna suurusele teramardikal *Callosobruchus maculatus*. Seose leidmiseks mõõdeti kümne emase munade pikkus ja läbimõõt kaheksa päeva jooksul. Iga päev mõõdeti ühe emase putuka kohta kümme muna. Muna suurus oli katses konstantne munemisperioodi esimese nelja päeva jooksul, vähenes aga viiendal ja kuuendal päeval (Wassermann & Asami, 1985).

Sama mardikaliigiga tegi uurimuse Fox (1993). Munade läbimõõt, ka pikkus mõõdeti iga kaheteistkümne tunni järel seitsme päeva jooksul. Näidati, et suurimad munad munesid emased poole päeva jooksul pärast nukust väljumist. Muna läbimõõt ning pikkus vähenesid emase putuka vananedes (Fox, 1993).

Vaid väheste liikide puhul on leitud, et emaste putukate vanus ei mõjuta muna suurust (Fox, 2000). Carriere ja Roff (1995) ei leidnud kolme kilgiliiki (*Gryllus firmus*, *G. veletis* ja *G. pennsylvanicus*) uurides emase vanuse mõju muna suurusele. Keskmine muna kaal püsis muutumatuna kogu munemisperioodi vältel (Carriere & Roff, 1995).

Üldine tendents, et muna suurus väheneb munemisperioodi vältel on siiski ilmne. Munade suuruse vähenemise põhjuseid võib olla mitmeid. Näiteks teramardika *Callosobruchus maculatus* esialgselt munetud munad on moodustunud enne nukust väljumist vastsena kogutud reservidest (Fox, 1993). Täiskasvanud emased mardikad ei toitu ja ei kogu varusid. Munade munemiseks kasutavad nad rasvikusse talletatud varusid, mis munemise käigus vähenevad. Sellepärast on munemisperioodi lõpuks tulemuseks väiksemad ja vähem kvaliteetsed munad (Wassermann & Asami, 1985).

2.4.3 Emase putuka toitumine

Emase putuka toitumine mõjutab munade suurust paljudel putukaliikidel. Toidupuuduse all kannatavad emased munevad üldiselt väiksemaid mune kui hästitoitunud emased (Fox & Czesak, 2000). Sealjuures on oluline mitte ainult toidu kogus, vaid ka kvaliteet (Kyneb & Toft, 2006).

Munadesse investeeritavad toitained võib putukas olla kogunud kolmel erineval moel: 1) toitumisel vastseperioodil, 2) toitumisel valmikuna, 3) isasepoolse „annetusena“ paaritumisel. Mitmed uurimused on näidanud, et paljudel putukatel on esmaseks allikaks just vastseperioodil manustatud toitainete tagavara (Braby & Jones, 1995).

Toitainete kvantiteedist tulenevat munade suurust uuris Steinwascher (1984) metsasääse *Aedes aegypti* näitel. Emased on erineva suurusega ja seetõttu on ka ema toitainetevaraks kogutud imetajate vere hulk varieeruv. Sellest tulenevalt on ka investeeritud ressursside hulk erinev. Munade munemiseks piisab ühekordsest vereimemisest. Suurem kogus toitu tähendab, et emane muneb rohkem suuremaid mune, samas kui väiksem annus toitu tähendab vähem mune. Seega mõjutab toiduhulk nii muna suurust kui munade hulka (Steinwascher, 1984).

Toitainete mõju munade suurusele uurisid Kyneb ja Toft (2006) polüfaagse röövtoidulise mardikalise *Tachyporus hypnorum* näitel. *T. hypnorum*'i toiduks oli kas harilik äädikakärbes (*Drosophila melanogaster*), kaera-lehetäi (*Sitobion avenae*) või toominga-lehetäi (*Rhopalosiphum padi*). Eelnevalt oli teada, et lehetäidest koosnev dieet on madalama kvaliteediga kui harilikul äädikakärbsel põhinev. Tulemus toetas hüpoteesi – emased, kelle saagiks olid lehetäid, munesid väiksemaid mune, samas kui äädikakärbestest toitunud emased munesid suuremaid mune. Kui kaera-lehetäist koosnev dieet viis munade suuruse ning hulga vähenemiseni, siis toominga-lehetäi puhul olid munad küll väiksemad, kuid munade arv ei vähenenud (Kyneb ja Toft, 2006).

Toitainete varu vähenemist aja jooksul peetakse põhjuseks, miks munad munemisperioodi vältel väiksemaks muutuvad. Seda hüpoteesi üritasid uurida Fox ja Dingle (1994). Ühele osale mardikatest *Callosobruchus maculatus* võimaldati juurdepääs pärmile ja suhkrulahusele, teisele osale piirati juurdepääs täielikult. Selles uurimuses ei leitud seost valmiku toitumise ja munasuuruse vahel.

2.4.4. Isase putuka panus

Tähelepanu on pööratud ka isase rolli järglase edukusse panustamisele. Mõnede putukaliikide isased kannavad paaritumisel emasele üle toitaineid, mis võivad olla munade moodustamise üks allikatest (Fox & Czesak, 2000). Isane putukas võib järglasesse panustada mitmel erineval moel. Sääskkoonlaste (*Bittacus: Mecoptera*) isased viivad paaritumisel emasele putukale saagi, koonlaste isased eritavad nõret ja sihktiivaliste (*Orthoptera*) emased saavad spermatofoorist lisatoitained (Boggs & Gilbert, 1975), mille valgulist osa kasutavad emased munade moodustamiseks (Butlin et al. 1987).

Teatud tingimustel võib isase panusel olla olulisem osakaal. Isase roll on suurem, kui emased paarituvad oma elu jooksul korduvalt, kui ema on toitunud vaid vastsenä või valmiku toidust puudub valk. Vähem oluline on isase roll nendel liikidel, mille emased toituvad ka valmikuna ning paarituvad vaid korra (Oberhauser, 1997). Veel on uuritud, kas isase mõju leevendab ka emase vanusest ja ressursside kulumisel tulenevat munasuuruse vähenemist (Fox, 1993).

Boggs ja Gilbert (1975) tegid katse, milles uurisid isase panust munade moodustamisel. Uuritavad monarhliblika (*Danaus plexippus*) ja *H. hecale* isased toitsid radioaktiivse ^{14}C süsiniku märkega suhkrusegul. *H. erato* viienda järgu vastsetele süstiti kas ^{14}C või ^3H märkega aminohapet. Täiskasvanuna toitsid nad radioaktiivse aminohapete ja suhkruvee segust. Seejärel paaritati isased emastega, kes polnud varem paaritunud. Emased munesid katse lõpus esimesed munad, mis sisaldasid isasele üleviidud radioaktiivset jälge. Boggs ja Gilbert järeldasid tulemuse põhjal, et mõlema uuritud liigi emased tarvitasid munade moodustamisel isaselt investeeritud materjali (Boggs & Gilbert, 1975).

Mitmetest uurimustest hoolimata on isase panuse seos muna suurusega ebaselge (Oberhauser, 1997). Fox (1993) leidis, et mitu korda paaritunud vanem *C. maculatus*'e emane munes suuremad munad kui need, kes olid paaritunud vaid korra, seega aitas isase investering vähendada emase eest tulenevat negatiivset mõju muna suurusele.

Samal ajal ei näita mitmed teised uurimused seost paaritumissageduse, isase või spermatofoori suuruse vahel (Fox & Czesak, 2000). Svard ja Wiklund (1988) uurisid mitmekordse paaritumise efekti monarhliblika munade suurusele. Monarhliblikas on polüandriline liik, kes koorub nukust ilma valminud munadeta, seega eeltoodud hüpoteeside kohaselt oleks oodata isase panust muna suuruse määramisel. Paaritumiskordade suurem arv ei muutnud muna suurust (Svard & Wiklund, 1988). Samuti tuvastas Oberhauser (1997) isase rolli emase viljakuse tõstmisel, kuid ei näinud seost monarhliblika isase panuse ja muna suuruse vahel.

2.4.5 Peremeestaime mõju

Muna suurust mõjutavad taime keemiline kaitstud herbivooride vastu (Fox et al. 1997), toitainete sisaldus (Leather & Burnand, 1987), taimelehe kõvadus (Braby, 1994) või sobiva peremeestaime kättesaadavus (Leather & Burnand, 1987). Hästi kaitstud taimel on vastsete suremus kõrgem ja valik soosib emaseid, kes munevad suuremaid mune. Kaitsmata peremehel on suremus madal ja valik soosib emaseid, kes munevad väiksemaid mune (Fox et al. 1997).

Selleks, et uurida, kuidas mõjutab taim muna suurust, eksponeeriti seemnetoidulisele teramardiklasele *Stator limbatus* emasele kas õiekat paloverdet (*Cercidium floridum*) või visa paloverdet (*C. microphyllum*). Varieeruva seemne keemilise koostise tõttu munesid emased suuremaid mune õieka paloverde ja väiksemaid visa paloverde seemnetel (Fox et al. 1997).

Männiöölase (*Panolis flammea*) munade suurust vastavalt keerdokkalise männi (*Pinus contorta*) toitainete sisalduse mõjule uurisid Leather ja Burnand (1987). Headel peremeestaimedel munevad emased palju, kuid väikseid mune, kehvadel peremeestel vähem, kuid suuremaid mune (Leather & Burnand, 1987). Koerliblikaliste *Mycalasis sirius* ja *M. terminus* emased munevad suuremaid mune lämmastikuaesel lehel kui lämmastikurikkal (Braby, 1994).

Muna suurus võib olla seoses taimelehe jäikusega – liigid, kes toituvad kõva lehega taimel, munevad suuri mune (Braby, 1994). Punnpealaste (*Lepidoptera; HesperIIDae*) munad on suuremad kõvalehelistel taimedel (Nakasuji, 1987). Positiivne seos muna ja peakapsli suuruse vahel toob kaasa selle, et putukavastsetel, kes kooruvad suuremast munast, on suuremad suised, millega lehest läbi süüa (Braby, 1994).

Muna suurust mõjutab ka see, kui kiiresti leiab emane putukas munemiseks sobiva peremeestaime. Emased liblikad, kes ei leia sobivat munemispaika, munevad suuremaid ja rohkem arenenumaid mune kui emased sobival peremeestaimel. Munemisperioodi edasilükkumisel munesid männiöölased (*Panolis flammea*) väiksemaid mune kui männiöölased, kellel oli võimalus muneda varem (Leather & Burnand, 1987).

2.4.6 Temperatuur

Muna suurust võib mõjutada ka temperatuur. Madalamatel temperatuuridel munevad emased suuremaid mune kui kõrgematel temperatuuridel (Fox & Czesak, 2000). Selle kinnituseks sooritasid Azevedo ja teised (1996) katse, milles uurisid mitme aasta vältel temperatuuri mõju muna suurusele. Selleks kogusid nad suurtelt laiuskraadidelt Austraaliast ja Lõuna-Ameerikast harilikke äädikakärbseid (*Drosophila melanogaster*) ning vaatlesid nende putukate munade suuruse erinevust 16,5 °C, 25 °C ja 29 °C juures. 16,5 °C juures munesid emased putukad suuremaid mune kui 29 °C juures (Azevedo et al. 1996).

Avelar (1993) sai sarnase tulemuse, kui kolme äädikakärbse liigi, *D. simulans*, *D. subobscura* ja *D. phalerata*, isendid munesid kõrgematel temperatuuridel väiksemaid mune kui madalamal temperatuuril (Avelar, 1993). Muna suuruse seos temperatuuriga ei leia siiski kinnitust kõikides uurimustöodes (Fox & Czesak, 2000).

See, miks temperatuur muna suurust mõjutab, pole veel selge ning vajab täiendavat uurimist (Fox & Czesak, 2000; Azevedo et al. 1996). Ühe hüpoteesi kohaselt mõjutab madal temperatuur emase füsioloogiat (Azevedo et al. 1996), mille tulemusel aeglustub emase ainevahetus. Keha ülalpidamiseks kulub energiat vähem ning seetõttu saab suunata rohkem ressursse rebu moodustamiseks (Fox & Czesak, 2000). Teise hüpoteesi kohaselt võib harilik äädikakärbes madalamatel temperatuuridel munemisperioodi edasi lükata, millest sõltuvalt võib rebumoodustamine suurenda (Fox & Czesak, 2000).

Selgitust vajab ka see, kas muna suurust mõjutab vaid munemisperioodil või putuka elutsükli vältel püsinud temperatuur (Fox & Czesak, 2000; Azevedo et al. 1996). Lisaks vajab uurimist, kas temperatuur mõjutab muna suurust sõltumatult. Oma uurimustöös näitasid Azevedo ja teised (1996) temperatuuri mõju sõltumata teistest teguritest nagu ema suurusest, toitumisest, munetud pesakondade arvust, kiskjate olemasolust, valguse tasemes, sooritades katset laboritingimustes, milles muud faktorid olid kontrollitud.

2.4.7 Geneetika

Muna suuruse geneetilise varieerumise kohta on andmeid suhteliselt vähe (Fox & Czesak, 2000). Arvatavasti tuleneb andmete vähesus sellest, et munasuuruse pärilikku varieerumist on keeruline mõõta. Kvantitatiivgeneetilisi meetodeid saab rakendada liikidel, kel on lühike elutsüklil, suur järglaskond ning keda saab kasvatada kontrollitud tingimustes (Azevedo et al. 1996). Vaatamata meetodikate keerukusele on mitmed uurijad siiski tuvastanud geneetilisi erinevusi muna suuruses.

Azevedo ja kaastöölised (1996) tuvastasid ema genotüübi efekti muna suurusele. Nad viisid selleks läbi retsiprooksed ristamised erineva suurusega mune munevate hariliku äädikakärbse (*Drosophila melanogaster*) populatsioonide vahel. Juhul, kui muna suurus varieerub geneetiliselt, avaldub ristamisel saadud emastel järglastel vaid emapoolne mõju. Muna kaalu ja suurust mõjutas täielikult ema genotüüp, isa genotüübi efekt puudus. Ainult emapoolse genotüübi mõju on seletatav sellega, et hariliku äädikakärbse munad on täielikult moodustunud enne viljastumist (Azevedo et al. 1996).

Fox (1993) kasutas teramardiklase *Callosobruchus maculatus* päritavuskoeffitsiendi leidmiseks poolõvede (*half-sib*) meetodit (ühte isast paaritati mitme emasega). Leiti, et nii muna kaal kui muna läbimõõt olid kõrge päritavusega omadused ($h^2 = 0,55$) (Fox, 1993).

Muna suuruse päritavuse koeffitsient oli kõrge ka Seko (2006) uurimuses. Seko ja tema kaastöölised uurisid punnpea *Parnara guttata* munasuuruse päritavust täisõvepesakondade meetodil (arvesse võeti mõlemate vanemate mõju); h^2 oli $0,69 \pm 0,31$, mida pidasid uurijad muna suuruse kõrge pärilikkuse tunnistajaks (Seko et al. 2006). Tagasihoidlikum oli muna suuruse pärilikkus troopilise silmikalse *Bicyclis anynana* puhul – mõõdukas kuni keskmine $h^2 = 0,2-0,4$, ehk 40% muna suuruse varieerumisest moodustas pärilik varieerumine (Fischer et al. 2004).

3. Muna suuruse mõju vastse edukusele

3.1 Muna suurus ja koorumisprotsent

Putuka kohasuse määrab esmalt see, kas vastne koorub või mitte. Muna suurus ja munade koorumise protsent näib olevat muna suurusega positiivses korrelatsioonis. Munad, mis kooruvad, on tõenäoliselt suuremad kui koorumata munad. Munade koorumise määrab seetõttu kaudselt näiteks emase vanus, sest vanem emane muneb väiksemaid mune (Fox, 1993).

Munade koorumise edukusena mõistetakse muna eluvõimet, ehk kas muna suudab elus püsida putukavastse koorumiseni. Munade koorumisedukus on koorunud munade arv terve munakurna kohta (Azevedo, et al. 1996). Hüpoteesi, et tõenäolisemalt kooruvad suuremad putukamunad, kontrollisid McLain ja Mallard (1991) katses roheliste riisilutikatega (*Nezara viridula*), kus leiti, et tõenäolisemalt koorusid suuremad riisilutika munad.

Azevedo (1996) ja tema kaastöölised uurisid muna suuruse mõju putukate kohasuse komponentidele hariliku äädikakärbse (*Drosophila melanogaster*) varal. Erineva suurusega mune munenud emaste populatsioone ristati omavahel. Selles uurimuses oli munade suurusel positiivne mõju munade koorumisele. Azevedo ja ta kaastöölised järeldasid, et suuremad munad kooruvad edukamalt kui väiksemad munad (Azevedo et al. 1996).

Munade koorumise edukuse seost muna suurusega on keeruline eristada muudest vanema fenotüübi mõjudest (Fox, 1993). Fox näitas oma uurimustöös, et vanemad emased munesid väiksemaid mune. Väikeste munade koorumisprotsent oli madalam. Munad, mida ühe korra paaritunud teramardiklane *C. maculatus* munes viie kuni kuue päeva vanuselt ja korduvalt paaritunud emane kuue kuni 9 päeva vanuselt, olid väiksemad ja koorusid vähem tõenäoliselt. Fox ei suutnud aga tuvastada, kas seos tuleneb otseselt muna suurusest või emasputuka vanusest, sest muna suurus polnud selles katses sõltumatu ema vanusest (Fox, 1993).

3.2 Muna suurus ja koorunud vastse suurus

Munade suuruse ja nendest koorunud vastsete kaalu või kehasuuruse vahel oli positiivne seos kahes uurimuses. Azevedo ja ta kaastööliste uurimuses (1997) leiti, et hariliku äädikakärbse (*D. melanogaster*) muna suurus ennustab emase mõju koorunu kaalule ehk suuremast munast koorunud vastsed olid pikema kehaga kui väiksemast munast koorunud vastsed (Azevedo et al. 1997).

Munad ja mõne tunni vanused esimest järku hariliku äädikakärbse vastsed koguti nõelale ning viit muna sisaldavad grupid mõõdeti 0,002 milligrammise täpsusega (Azevedo et al. 1997). Võrreldes väikeste emaste munadega, millest koorusid kerged vastsed, koorusid suurte emaste suurematest munadest raskemad vastsed. Katse tulemusel järeldati, et muna suurusel on positiivne mõju vastskoorunu kaalule.

Corkumi ja tema kaastööliste uurimuses (1997) mõõdeti seost muna suuruse ja esimese kasvujärgu vastsete kehapiikkuse vahel. Korrelatsiooni väljaselgitamiseks mõõdeti kolmkümmend ühepäeviku *Hexagenia limbata* ühe päeva vanuseid vastseid. Leiti nõrk, kuid positiivne seos muna kaalu ja esimest järku vastsete kehapiikkuse vahel.

Suuremast munast koorunud vastsed arenevad tõenäoliselt suuremaks valmikuks (Fox & Czesak, 2000). Fox (1993) leidis, et suurematest munadest koorunud teramardika *Callosobruchus maculatus* vastsed arenevad kiiremini ning neist saavad suuremad putukavalmikud kui väiksemast munast koorunud vastsed. Sarnast seost märkas ka Steinwascher (1984): suuremast munast koorunud emased metsasääsed (*Aedes aegypti*) kasvavad kiiremini ning on valmikuna suuremad.

Suuremad valmikud võivad paljunemisel edukamad olla korrelatsiooni tõttu emase suuruse ning viljakuse vahel ning isase suuruse ning paaritumis- ning viljastamise edukuse vahel (McLain & Mallard, 1991). Seega võib tsükkel olla iseennast kordav – suuremast munast koorunud vastsetest arenevad suuremad valmikud, kes omakorda munevad suuremad munad ning annavad aluse suuremale ning edukamale järglaskonnale (Steinwascher, 1984).

Hüpoteesi korduva tsükli kohta ei toeta aga mitu asjaolu. Mõningatel juhtudel võib väiksem ning aeglasemalt arenev emane muneeda suuremad munad, geneetiliselt erinevused on olulisemad kui muna suurusel tingitud erinevused ning isase viljakusele ei pruugi kehasuurus mingit mõju avaldada (Steinwascher, 1984).

3.3 Muna suurus ja vastse ellujäämisvõime

Eeldust, et suuremast munast koorunud vastne on elujõulisem kui väikesest munast koorunu, uuris Braby (1994) oma katses kolme liblikaperekonna *Mycalesis* liigiga. Braby jagas katsesse kaasatud *Mycalesis*'e vastsed ellujäävuse alusel kolme rühma. Esimesse rühma kuulusid vastsed, kes surid esimeses kasvujärgus, teise teises vastsejärgus surnud ja kolmandasse kolmanda arengujärguni elanud vastsed. Eluvõime oli statistiliselt oluliselt seotud muna suurusega. Suuremast munast koorunud vastsed elasid kauem kui need vastsed, koorusid väikesest munast (Braby, 1994).

Carriere ja Roff (1995) püüdsid leida munade suuruse ja vastse ellujäävust kolmel kilgiliigil – *Gryllus veletis*, *G. firmus* ja *G. pennsylvanicus*. Nende kilkide valmikud munevad pinnasesse erinevates sügavustes. Muna suuruse ja sellest tuleneva vastse eluvõime vahelise seose tuvastamiseks sisestati pinnasesse iga liigi munadest viiskümmend keskmisele ja ekstreemsesse sügavusse 20 ml katseklaasis. Peale seda, kui vastsed olid koorunud, jäid paljud liiva lõksu ja surid. Mulla sügavus ja niiskus olid negatiivses seoses koorunute arvuga, kes pinnale pääsesid *G. firmus* ja *G. veletise* puhul. Samuti mõjutas mullatüüp *G. firmus*, kuid mitte *G. veletise* vastsete eluvõimet. Kõige kolme liigi suurematest munadest koorunud vastsed jäid ellu suurema tõenäosusega (Carriere & Roff, 1995).

Muna suuruse ja vastsete ellujäämise ning teiste kohasuse komponentide vahel ei leidnud seost Steinwascher (1984) metsasääsel (*A. aegypti*). Sellest järeldas ta, et muna suurus ei määra sellel liigil vastse suremust.

3.4 Muna suurus ja vastse arengu pikkus

Suuremast munast koorunud vastsetel kulub mõnel juhul arenguks vähem aega (Fox & Czesak, 2000). Lühem arenguperiood on vastsele kasulik, sest väheneb suremust põhjustavate elementidele, näiteks kiskjatele (McLain & Mallard, 1991) ning keskkonnamürkidele (Fox & Mousseau, 1996) vastuvõtlik aeg.

Rohelise riisilutika (*Nezara viridula*) vastsete arengutsüklil oli lühem, kui väiksemast munast koorunud vastsetel. Suuremast munast koorunud isased läbisid vastseperioodi kiiremini, kui väiksemast munast koorunud (McLain & Mallard, 1991).

Samas pole seos muna suuruse ja arengukiiruse vahel selge, sest Braby (1994) katses kolme koerlibliklaste liigiga *Mycalesis sirus*, *M. terminus* ja *M. perseus* oli seos muna suuruse ning vastse arengukestuse vahel vaid liblikal *M. sirus*. Vastseperiood oli lühem ka madalakvaliteedilisel toidutaimel (punahein, *Themeda*), millel vastse areng üldiselt pikenes (Braby, 1994). Seost ei leidnud oma töös ka Karlsson ja Wiklund (1984) kirjutimesilmikute (*Lasiommata megera*) puhul: vastsete arengukiirus ei erinenud väikestest või suurtest munadest koorunud isenditel.

3.5 Muna suurus ja toidupuudus

Mõne uurimuse kohaselt suudab suuremast munast koorunud järglaskond taluda toidupuudust edukamalt (Fox & Czesak, 2000). Vastseas kogetud toidupuudus avaldub pikemas arenguperioodis ja munemisele eelnevas perioodis. Mõned liigid – näiteks pikklutiklane *Lygaeus equestris* – eelistavad toidupuuduse korral investeerida teatud organitesse teiste arvel. Eelistades lennulihasid ja välisskeleti arengut, avaldub negatiivne mõju sigimiselundkonnale (Solbreck et al. 1989).

Lygaeus equestris vastsete puhul tuleb toidupuudust sageli ette. Solbreck ja ta kaastöölised (1989) uurisid, kas muna suurusel sõltub nendest koorunud vastsete vastupidavus näljaperioodil. Põhja-Itaaliast ja Sitsiiliast pärit olnud pikklutiklase vastseid kasvatati individuaalselt kolmel erineval toiduastmel. Kõnealune uuring näitas, et vastsed, kes olid koorunud suurest munast, jäid toidupuuduses tõenäolisemalt ellu. Näljatingimustes investeeriti suurem osa ressursse eksoskeleti arengusse kui siseorganitesse. Emased putukad saavad vastseperioodil kogetud nälga osaliselt kompenseerida, kui suudavad hõivata paremaid elupaiku (Solbreck et al. 1989).

Kui kolme *Mycalesis*'e liigi vastseid kasvatati jäigemal lämmastikuvaesel hirsil (*Panicum*), siis suurematest munadest koorunud vastsetel oli märkimisväärselt suurem tõenäosus ellu jääda ja jõuda valmikustaadiumisse kui väiksemast munast koorunutel. Vastsete ellujäämisvõime vähenes jäigal lehel, kuid pehmel lämmastikurikkal riisil (*Oryza sativa*) suuremast munast koorunud vastsetel eelis puudus (Braby, 1994).

Seemnetoidulise teramardiklase *Stator limabatus* vastsed suutsid paremini hakkama saada madalakvaliteetsel õiekal paloverdel (*Cercidium floridum*), kui nad olid koorunud suuremast munast. Muna suurus ei olnud oluline sel juhul, kui vastseid kasvatati toitainerikkal *Acacia greggii*'l (Fox & Mousseau, 1996).

3.6 Muna suurus ja õhuniiskus

Kolme metsasääse (*Aedes*) liiki võrrelnud uurimus näitas, et muna eluvõime on korrelatsioonis muna suuruse, elupaiga ja elupaiga niiskusega (Sota & Mogi, 1991). Suuremast koorunud vastsed suudavad paremini hakkama saada madala õhuniiskusega paikades (Fox & Czesak, 2000). Metsasääsed munevad munad väikeste looduslike või kunstlike veekogude piirile. Niiskustaseme langus põuaperioodil häirib väikestes vesielupaikades elutsevate putukate arengut ning võib põhjustada nende surma (Sota & Mogi, 1991).

Metsasääsk (*Aedes aegypti*) on seotud kuiva kliima ning inimasustusega – selle liigi munad pidasid kõigil uuritud suhtelistel õhuniiskustel kõige kauem vastu. *A. albopictus* elab troopilises ja parasvöötmes ning tema munad pidasid vähem vastu madala õhuniiskusega tingimustes. Metsaliikide (*A. riversi*, *A. galloisi*, *A. flavopictus*) munade eluvõime varieerus kõrgel suhtelisel niiskusel, kuid madala õhuniiskuse juures oli nende suremus vaadeldud liikidest suurim (Sota & Mogi, 1992).

Metssääse munad olid suurimad ja metsaliikide munad kõige väiksemad. Sota ja Mogi (1992) uurisid, kuidas munade suurus mõjutab järglaskonna eluvõimet kolme õhuniiskuse taseme juures: 42%, 68% ja 88%. Metsasääsk (*A. aegypti*) elas kauem kõikidel õhuniiskusel, kuid keskkonna kuivenedes nende eluiga lühenes. Liigid *A. flavopictus*, *A. albopictus* ja *A. riversi* eluiga oli kõikuv 68% ja 88% juures, kuid oli lühike 48% õhuniiskusel (Sota & Mogi, 1992).

4. Arutelu

Muna suurust mõjutavatest teguritest on rohkesti uuritud emapoolseid faktoreid: suurust, vanust ja toitumist. Kõige rohkem said toetust ema vanuse ja toitumise mõju, samal ajal viitasid mitmed tööd isendi suuruse ning tema munade mõõtmete vahelise seose puudumisele. Nii emase suuruse kui ka vanuse mõju munade suurusele ei saa sageli eristada emase toitumuse mõjust.

Vähem on näiteid nii isa fenotüübi kui ka geenide rolli kohta munasuuruse määramisel. On tuvastatud isa mõju muna koostisele, kuid mitte olulist mõju muna suurusele. Geneetilised uurimused on raskendatud meetodiliste piirangute tõttu, kuid mitmed tööd on siiski tuvastanud muna suuruse kõrge pärilikkuse.

Ilmnevad ka peremeestaime ning temperatuuri mõjud. Näiteid nende tegurite efekti munade mõõtmetele on vähe ning mõned aspektid vajavad lähemat selgitamist. Olulisemaks küsimuseks on, kas munade suurust mõjutab vaid munemisperioodi või kogu emase putuka elu jooksul kogetud õhutemperatuur.

On töid, milles on leitud positiivne seos muna suuruse ja sellest koorunud vastse hilisema edukuse vahel. Valdavalt kooruvad edukamalt suuremad munad, nendest koorunud vastsed on suuremad ning elujõulisemad. Nõrgemalt on seotud muna suurus ja vastse arenguks kuluv aeg. Samas on näidatud suuremast munast koorunud putuka kõrgemat kohasust vaid stressirohketes tingimustes, näiteks toidupuuduse ja madala õhuniiskuse korral.

Uuritud putukaseltside esindatus on pigem ühekülgne. Enim on töid mardikaliste, liblikaliste ning kiletiivaliste kohta. Tagasihoidlikum on ka kahetiivaliste ning sihktiivalistega seotud uurimuste hulk. Ühtegi tööd ei õnnestunud leida mitme putukaseltsi, näiteks kiililiste kohta. Ökoloogiliselt olulistest rühmadest on saanud enam tähelepanu herbivoorid, vähem röövtoidulised ja parasiitsed liigid.

Autor järeldeb, et eelpool nimetatud muna suurust mõjutavad faktorid ning muna suurusest sõltuvad kohasuse komponendid pole universaalsed ning ei kehti kõigil putukaliikidel. Eraldi lüngana teadmistes tuleb mainida asjaolu, et ei õnnestunud leida ühtegi tööd, milles oleks püütud vastata küsimusele, kas seos muna suuruse ja sellest koorunud isendi kohasuse vahel on sõltumatu faktorist, mis muna suuruse varieeruvust tekitab. Seda teemat on vähe uuritud ning vajaks seetõttu tulevikus lähemat selgitamist.

Kokkuvõte

Muna suurus, millest vastne koorub, on putukaisendi kohasuse komponendiks. Sageli eeldatakse, et mida suurem on muna, seda edukam on sellest koorunud vastne, kuid nii muna suuruse determinatsioon kui ka muna suuruse mõju kohasusele võivad põhineda erisugustel seostel, mis pole lõpuni selged. Munasuuruse varieerumisel osalevad mitmed tegurid, eelkõige emane putukas ning munemisel ümbritsev keskkond. Looduslik valik soosib suuremaid mune, kuid munade suurusele seab nende moodustamisel piirangud ressursi hulk, tagavara, mis tuleb emasel putukal optimaalselt järglastesse investeerida.

Töös vaadeldi, milliseid tulemusi on andnud munasuuruse nii liikidevahelise kui ka liigisisese varieerumise põhjuste uurimine ning milliseid muna suuruse mõjusid järglaskonna edukusele on leitud. Selgus, et käsitletud on liikidevahelisi ja nende elupaigalisi erinevusi, kuid enim on uuritud liigisisest individuaalset mõju muna suurusele. Teine osa töid otsib seost muna suuruse ja vastse kohasuse vahel, ehk kas suurem muna annab eelise väiksemast munast koorunud vastse ees.

Selgub, et muna suuruse varieerumist põhjustavaid mitmed erinevad tegurid. Mitmed uurimused on kinnitanud, et muna suurus võiks olla isendi edaspidist edukust ennustavaks suuruseks. Samal ajal kui paljud uuringud toetavad erinevate mõjurite seost muna suuruse varieerumisega ning muna suuruse muutlikkuse seost vastse kohasusega, puudub universaalne muster, mis oleks kehtinud kõigis uuringutes. Seega vajavad täiendavat uurimust veel mitmed teemad.

Summary

EFFECT OF EGG SIZE ON INSECT PERFORMANCE

The size of an egg where insect larvae hatches from is an indicator of its fitness. Generally it is assumed that larger egg results better performing larvae. However, egg size determination as well as the effect to fitness is a complex matter which is not fully understood. The variation of egg size is influenced by number of factors but mainly maternal and environmental. Natural selection favors bigger eggs, but the egg size is often determined by limited resources, which mother is required to share between her offspring.

In current thesis, previous data on interspecific and intraspecific variations on egg size and its influences on offspring fitness is reviewed. It appears that there are studies where interspecific variation and habitat differences are looked into, but most studies concentrate on intraspecific individual variation in egg size. Other papers examine connections between egg size and larval fitness, in other words do larger egg gives advantages compared to larvae hatched from small egg.

Several aspects appear to cause variation in egg size. Many studies have confirmed that egg size indeed may predict later success of insect larvae. However, when many findings support influences causing variation in egg size and the effect of egg size on offspring fitness, general pattern explaining egg size variation has not emerged. Thus several topics need further analyses.

Tänuavaldused

Suur tänu juhendajale Toomas Tammarule abi ja suunamise eest lõputöö valmimisel.

Kasutatud kirjandus

- Avelar T. (1993). Egg size in *Drosophila* – standard unit of investment or variable response to environment? - the effect of temperature. *Journal of Insect Physiology* **39**:283-289
- Azevedo R. B. R., French V., Partridge L. (1996). Thermal evolution of egg size in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* **50**:2338-2345
- Azevedo R. B. R., French V., Partridge L. (1997). Life-history consequences of egg size in *Drosophila melanogaster*. *The American Naturalist* **150**:250-282
- Braby M. F. (1994). The significance of egg size variation in relation to hostplant quality. *Oikos* **71**:119-129
- Braby M. F., Jones R.E. (1995). Reproductive patterns and resource allocation in tropical butterflies: influence of adult diet and seasonal phenotype on fecundity, longevity and egg size. *Oikos* **72**:189-204
- Boggs C. L., Gilbert L. E. (1975). Male contribution to egg production in butterflies: Evidence for transfer of nutrients at mating. *Science* **206**:83-84
- Butlin R. K., Woodhatch C. W., Hewitt G. W. (1987). Male spermatophore investment increases female fecundity in a grasshopper. *Evolution* **41**:221-225
- Carriere Y., Roff D. A. (1995). The evolution of offspring size and number: a test of the Smith-Fretwell model in three species of crickets. *Oecologia* **102**:389-396
- Carriere Y., Masaki S., Roff D.A. (1997). The coadaptation of female morphology and offspring size: a comparative analysis in crickets. *Oecologia* **110**:197-204
- Cicero L., Sivinski J., Rull J., Aluja M. (2011). Effect of larval host food substrate on egg load dynamics and adult female egg size in four species of braconid fruitfly (Diptera: Tephritidae) parasitoids. *Journal of Insect Physiology* **57**:1471-1479
- Corkum L. D., Ciborowski J. J. H., Poulin R. G. (1997). Effects of emergence date and maternal size on egg development and sizes of eggs and first-instar nymphs of a semelparous aquatic insect. *Oecologia* **111**:69-75
- Davis R.B., Javoiš J., Pienaar J., Öunap E., Tammaru T. (2012). Distangling determinants of egg size in the Geometridae (Lepidoptera) using an advanced phylogenetic comparative method. *Journal of Evolutionary Biology* **25**:210-219
- Fitzpatrick S. M., Troubridge J. T. (1993). Fecundity, number of diapause eggs, and egg size of successive generations of the blackheaded fireworm (Lepidoptera, Tortricidae) on cranberries. *Environmental Entomology* **22**:818-823
- Fox C. W. (1993). The influence of maternal age and mating frequency on egg size and offspring performance in *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). *Oecologia* **96**:139-146
- Fox C. W. (1997). The ecology of body size and larval performance in a seed beetle, *Stator limbatus* persistence of environmental variation across generations? *Evolution* **51**:1005-1010

- Fox C. W. (2000). Natural selection on seed-beetle egg size in the field and the lab: Variation among environments. *Ecology* **11**:3029-3035
- Fox C.W., Wadell K.J., des Lauriers J., Mousseau T.A. (1997). Seed beetle survivorship, growth and egg size plasticity in a paloverde hybrid zone. *Ecological entomology* **22**:416-424
- Fox C. W., Dingle H. (1994). Dietary mediation of maternal age effects on offspring performance in a seed beetle (Coleoptera: Bruchidae). *Functional Ecology* **8**:600-606
- Fox C. W., Czesak M. E. (2000). Evolutionary ecology of progeny size in Arthropods. *The Annual Review of Entomology* **45**:341-369
- Fox C.W., Mousseau T.A. (1996). Larval host plant affects the fitness consequences of egg size in the seed beetle *Stator limbatus*. *Oecologia* **107**:541-548
- Fischer K., Bot A.N.M., Zwaan B.J. (2004). Genetic and environmental sources of egg size variation in the butterfly *Bicyclus Anyana*. *Heredity* **92**:163-169
- Gilbert N. (1984). Control of fecundity in *Pieris rapae*. *Journal of Animal Ecology* **53**:581-588
- Honek A. (1993). Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: A general relationship. *Oikos* **66**:483-492
- Jones R.E., Hart J.R., Bull G.D. (1982). Temperature, size and egg production in the cabbage butterfly, *Pieris rapae* L. Australian. Journal of Zoology. **30**:223-232
- Karlsson B., Wiklund C. (1984). Egg weight variation and lack of correlaton between egg weight and offspring fitness in the wall brown butterfly *Lasiommata megera*. *Oikos* **43**:376-385
- Kyneb A., Toft S. (2006). Effects of maternal diet quality on offspring performance in the rove beetle *Tachyporus hypnorum*. *Ecological Entomology* **4**:322-330
- Leather S. R., Burnand A.C. (1987). Factors affecting life history parameters of the pine beauty moth, *Panolis flammea* (D&S): the hidden costs of reproduction. *Fuctional ecology* **1**:331-338
- McLain D. K, Mallard S.D. (1991). Sources and adaptive consequences of egg size variation in *Nezera viridula* (Hemiptera: Pentatomidae). *Psyche* **98**:135-164
- Nakasuji F. (1987). Egg size of skippers (Lepidoptera: Hesperiiidae) in relation to their host specificity and to leaf toughness of host plants. *Ecological research* **2**:175-183
- Oberhauser K. S. (1997). Fecundity, lifespan and egg mass in butterflies: Effects of male-derived nutrients and female size. *Functional Ecology* **11**:166-175
- Price P.W. (1973). Reproductive strategies in parasitoid wasps. *The American Naturalist* , **107**:684-693
- Seko T., Miyatake T., Fujioka S., Nakasuji N. (2006). Genetic and environmental sources of egg size fecundity and body size in the migrant skipper, *Panrnare guttata guttata* (Lepidoptera: Hesperiiidae). *Population Ecology* **48**:225-232
- Smith C. C., Fretwell S. D. (1987). The optimal balance between size and number of offsprings. *The American Naturalist* **108**:499-506
- Solbreck C., Olsson R., Anderson D. B., Forare J. (1989). Size,life history and responses to food shortage in two geographical strains of a seed bug *Lygaeus equestris*. *Oikos* **55**:387-396

- Sota T., Mogi M. (1992). Interspecific variation in desiccation survival time of *Aedes* (*Stegomyia*) mosquito eggs is correlated with habitat and egg size. *Oecologia* **90**:353-358
- Steinwascher K. (1984). Egg size variation in *Aedes aegypti*: Relationship to body size and other variables. *American Midland Nature* **112**:76-84
- Stewart L.A., Hemptinne J-L., Dixon A. F. G. (1991) Reproductive tactics of ladybird beetle relationships between egg size, ovariole number and developmental time. *Functional Ecology* **5**:380-385
- Svard L., Wiklund C. (1988). Fecundity, egg weight and longevity in relation to multiple matings in females of the monarch butterfly. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **23**:39-43
- Wasserman S. S., Asami T. (1985). The effect of maternal age upon fitness of progeny in the Southern Cowpea Weevil, *Callosobruchus maculatus*. *Oikos* **45**:191-196
- Villet M. (1990). Qualitative relations to egg size, egg production and colony size in some ponerine ants (Hymenoptera-Formicidae). *Journal of Natural History* **24**:1321-1331

LIHTLITSENTS

Mina, Kaie Hein (30.07.1990),

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Muna suuruse mõju putukate edukusele hilisemas arengus“, mille juhendaja on Toomas Tammaru,
 - 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus **23.05.2013**