

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL

Merili Martverk

**SOOST SÕLTUV RESSURSSIDE JAOTAMINE
(SOO ALLOKATSIOON) PUTUKATEL**

Magistritöö

Juhendaja: prof. Toomas Tammaru

TARTU 2019

Soost sõltuv ressursside jaotamine putukatel

Soo allokatsiooni teooria (*sex allocation theory*) on olnud oluline evolutsioonibioloogia osa juba pikemat aega. Käesolev töö keskendub keskkonnatingimustele, mis võiksid soodustada ühte või teist sugu järglaste eelistamist putukatel. Samuti käsitletakse töös lähemalt soost sõltuvat ressursi paigutust munasse. Käesoleva töö empiirilises osas uuriti võsavaksiku (*Ematurga atomaria*) ja võrkvaksiku (*Chiasmia clathrata*) sugude suhet sõltuvalt keskkonnatingimustest.

Töös ei leitud, et võsavaksikul sõltuks järglaskonna sugude suhe vanemputuka keskkonnast, küll aga oli paremates keskkonnatingimustes liblikatel suuremad munad. Muna sugu ei sõltunud tema suurusest ega munemise järjekorrast. Muna suurusel ei olnud mõju nuku kaalule, kuid muna suurus mõjutas liblika ellujäämist. Võrkvaksiku nuku kaal sõltus rööviku kasvutingimustest. Arengukestus sõltus soost sõltus võsavaksikul, aga mitte võrkvaksikul. Mitmed plastilise soo allokatsiooni evolutsioneerumise tingimused näivad vaksiklastel olevat täidetud, kuid nähtust ennast pole senini veenvalt tõendatud ühelgi kromosomaalse soo determinatsiooni süsteemiga putukal.

Märksõnad: seisundist sõltuv soo allokatsioon, sugude suhted, kehasuuruse sooline dimorfism, võsavaksik, võrkvaksik

Sex allocation in insects

Sex allocation is one of the most studied fields in evolutionary biology. This study focuses on mechanisms leading to biased sex ratios in insects. Also the possibility of allocating resources in favor of one sex is considered. The empirical part of the study presents data on sex allocation in two geometrid moths: the common heath (*Ematurga atomaria*) and the latticed heath (*Chiasmia clathrata*).

Environmental conditions experienced by the adults did not affect offspring sex ratio in the common heath, although better environmental conditions led to larger eggs. Egg size was not sexually dimorphic, neither did laying order of the eggs affect sex ratio. Pupal weight did not depend on the egg size, but larger eggs had higher survival rates. Pupal weight in the latticed heath depended on rearing conditions of the larvae. Larval development time was dependent on sex in the common heath, but not in the latticed heath. Some conditions for the evolutionization of plastic sex allocation appear to be met in geometrid moths, but the phenomenon itself has not been convincingly proven in any insect with chromosomal sex determination system

Key words: conditional sex allocation, sex ratio, sexual size dimorphism, *Ematurga atomaria*, *Chiasmia clathrata*

Sisukord

1.	Sissejuhatus.....	7
2.	Soo allokatsiooni mehhanismid	11
2.1	Soo determinatsioon.....	11
3.	Soo allokatsioon haplodiploidsetel putukatel	14
3.1	Soo allokatsioon ja viljastamata emased.....	14
3.2	Lokaalne ressurside suurendamine (<i>local resource enhancement, LRE</i>).....	14
3.2.1	<i>Allodapini</i> mesilased ja LRE.....	14
3.2.2	Teised mesilased ja LRE.....	15
3.3	Lokaalne ressursikonkurents (<i>local resource competition, LRC</i>).....	16
3.3.1	Koloonia jagunemine	16
3.3.2	Koloonia pungumine.....	18
3.3.3	Lokaalne paarumiskonkurents (<i>local mating competition, LMC</i>)	18
4.	GSD putukate soo allokatsioon.....	21
4.1	Lokaalne paarumiskonkurents.....	21
4.2	Lokaalne ressurside suurendamine.....	21
5.	Seisundist sõltuv soo allokatsioon	22
5.1	Seisundist sõltuv soo allokatsioon putukatel.....	22
5.2	Emaste kohasus sõltub kehasuurusest.....	22
5.2.1	Peremeesorganismi kvaliteedist sõltuv munemine	23
5.2.2	Emasembrüotele suuremad munad	25
5.3	Isase kohasus sõltub rohkem paaritumisedukusest.....	27
5.3.1	Varasemad munad isastele	27
5.4	Sugude suhted, mis on mõjutatud teiste organismide poolt	28
6.	Materjalid ja meetodid.....	30
6.1	Uuritavad liigid.....	30
6.2	Esimene uurimus: võsavaksik	30

6.2.1	Katse kirjeldus	30
6.2.2	Andmeanalüüs	31
6.3	Teine uurimus: võrkvaksik	32
6.3.1	Katse kirjeldus	32
6.3.2	Andmeanalüüs	33
6.4	Töö autori roll	33
7.	Tulemused	34
7.1	Võsavaksiku katse tulemused	34
7.1.1	Sugu mõjutavad faktorid	34
7.1.2	Äsjakoornud rööviku kaalu sõltuvus soost	36
7.1.3	Soo sõltuvus vanema parameetritest	36
7.1.4	Soo sõltuvus munemisjärjekorrast	37
7.1.5	Arengukestuse sõltuvus soost	37
7.1.6	Nuku kaalu mõjutavad faktorid	38
7.1.7	Muna kaalu sõltuvus vanema keskkonnast	39
7.1.8	Järglaste ellujäämus sõltuvalt muna kaalust	40
7.2	Võrkvaksiku katse tulemused	41
7.2.1	Soo sõltuvus rööviku keskkonnatingimustest ja pesakonnast	41
7.2.2	Nuku kaalu sõltuvus soost, pesakonnast ja rööviku keskkonnatingimustest	41
7.2.3	Arengukestuse sõltuvus soost ja rööviku keskkonnatingimustest	41
7.2.4	Soo sõltuvus koorumispäevast	42
8.	Arutelu	43
8.1	Võsavaksik	43
8.2	Võrkvaksik	47
	Kokkuvõte	49
	Summary	51
	Tänuavaldused	53
	Kasutatud kirjandus	54

1. Sissejuhatus

Soo allokatsiooni teooria (*Sex allocation theory*) seletab, kuidas ja miks just nii jaotatakse ressursse emas- ja isassigimisfunktsiooni vahel. Lahksoolistel organismidel taandub probleem peamiselt sugupoole arvukuse suhte seletamisele. Hermafrodiitsed organismid peavad seevastu „otsustama“, kas käesoleval sigimisperioodil peaks investeerima emas- või isasfunktsiooni; järjestikustel hermafrodiitidel tuleb langetada otsus, kummast soost tasub olla enne ja kui kaua seda sugu olla (Charnov jt. 1981). Sugude suhte evolutsiooni tulemus sõltub: 1) piirangutest emaste ja isaste järglaste tootmisel ja 2) kohasusest, mis kaasneb ühte või teist sugu olemise või üht või teist sugu järglaste saamise eelistamisega (Hardy 2002).

Enamike lahksuguliste liikide populatsioonides on emaseid ja isaseid ligikaudu võrdsel arvul. Ka hermafrodiitsetel ehk mõlemasoolistel organismidel esineb umbes võrdselt isas- ja emasfunktsiooni (Hardy 2002). Teoses *The Genetical Theory of Natural Selection* (1930) pakkus Fisher sugupoolte 1:1 suhte välja lihtsa seletuse. Seletus tugineb sagedusest sõltuva valiku ideele. Fisher juhtis tähelepanu asjaolule, et olukorras, kus mõlema sugupoole tootmine on võrdselt kulukas, on kasulikum saada seda sugupoolt esindavaid järglasi, mida populatsioonis on vähem. Seda puhtalt seetõttu, et haruldasema sugupoole esindaja reproduktiivväärtus on suurem. Nimelt kui populatsioonis on isaseid rohkem kui emaseid, siis üks isane sigib keskmiselt vähem kui ühe emasega ja seetõttu on vanematel kasulikum saada selles populatsioonis emaseid. Seetõttu on kõrgem kohasus nendel vanematel, kes on geneetilise soodumusega toota rohkem emaseid ning vastavate geenide sagedus populatsioonis kasvab. Selline valik toimub seni kuni 1:1 sugude suhe taastub ja sama toimib ka vastupidises lähteolukorras (Edwards 1998).

Sellegipoolest on olemas olukordi, kus sugude suhe ei ole 1:1. Üheks põhjuseks võib olla asjaolu, et ühest soost järglase tootmine on kulukam kui teise (Charnov 1982). Teiseks võib sugude suhet mõjutada vanema konditsioon ning lisaks on olulised ka keskkonnatingimused (Trivers & Willard 1973; Charnov 1982; Clutton-Brock & Iason 1986; Edwards 1998). Vanemate panus järglastesse võib mõjutada järglaste sigimisedukust ja seeläbi vanemate endi kohasust (Hardy 2002). Heades keskkonnatingimustes oleks emastel kasulik saada seda sugu järglast, kes headest tingimustest rohkem võidab ning kehvades tingimustes teist sugu (Charnov 1982).

Vanema konditsioon mõjutab sugude suhet eriti polügüünsetel liikidel, kus konkurents sigimispartneri pärast on isastel palju tugevam kui emastel. Seeläbi võib isase kohasus olla

tugevamalt mõjutatud vanemapoolsest investeeringust (Trivers & Willard 1973; Clutton-Brock & Iason 1986). Seega juhtudel, kus vanema konditsioon on hea, on tal kasulik saada järglasteks poegi, kuna pojad võivad headest tingimustest rohkem (Charnov 1982). Seda on leitud näiteks punahirvel, kelle puhul on sotsiaalsel staatusel suurem mõju poegade sigimisedukusele kui tütarde sigimisedukusele. Dominantsed emased saavadki rohkem poegi kui madalamal staatusel emased (Clutton-Brock jt. 1984). Lisaks on teada, et punahirvede poegade kohasus sõltub keha suurusest ning see omakorda kasvust varajases nooruses, seega saadava rinnapiima hulk võib mõjutada tugevamalt poegade kohasust kui tütarde oma (Clutton-Brock jt. 1981).

Sarnane on olukord ka grupilise eluviisiga polügüünsetel reesusmakaakidel (*Macaca mulatta*), kelle kohta on teada, et kõrgema staatusega makaagid saavad esimesena ligipääsu toidule, veele ja ruumile. Madalama staatusega loomadel võib esineda alatoitumist, suuremat vigastuste hulka ja stressi ning üleüldist halvemat füüsilist konditsiooni. Seetõttu ei pruugi olla neil emastel kasulik panustada järglastesse sama palju kui neil, kes on kõrgemal sotsiaalsel tasemel. Nii on neil emastel vähem poegi võrreldes dominantsete emastega. Lisaks sellele on suurematel makaakide gruppidel õigus ressursse kasutada enne kui väiksematel gruppidel. Uuringus selgus, et väiksemate gruppide emastel oli vähem poegi kui suuremate gruppide emastel (Meikle jt. 1984).

Vanema konditsiooni ja kvaliteeti võib iseloomustada ka näiteks toitumus või välimus. Hästi toitunud emastel peaks olema võimalik investeerida järglastesse rohkem. Laborikatsetes hiirtega on leitud, et emaseid järglasi oli rohkem selliste emadel, kellele söödeti väherasvast toitu. Samas hiired, kes said tavalist toitu, said suuremaid pesakondi ja sugude suhe oli üsnagi võrdne (Rivers & Crawford 1974). Emased võivad kohandada järglaskonna sugude suhet ka vastavalt partneri kvaliteedile – kui on hea partner, siis on kasulikum saada neid järglasi, kes sellest rohkem võivad (nt. sebra-amadiini (*Poephila guttata*) puhul poegi) (Burley 1981).

Sugude suhe võib sõltuda ka sellest, millal on munad munetud. Ibeeria kuldnoka (*Sturnus unicolor*) järglaste sugude suhe sõltub kurna munemise kuupäevast. Nimelt on pesitsushooaja alguses kuldnoka sugude suhe kallutatud tütarde poole ja hooaja edenedes on kuldnokal rohkem poegi. Samuti leiti, et aasta vanuselt sigimise tõenäosus on tütardel sõltuv munemiskuupäevast, aga ei sõltu sellest, milline oli kaal lennuvõimeliseks saades. Vastupidine olukord on poegadel, kelle puhul on oluline lennuvõimeliseks saamise kaal ja

kuupäev ei ole oluline. Pojad sigivad harvemini aasta vanuselt kui tütreid. Seetõttu ongi kuldnokkadel kasulikum hooaja alguses muneda rohkem emaseid, kuna nende sigimisedukus aasta vanuselt sõltub sellest, kui vara nad on munevad (Cordero jt. 2001).

Samuti võivad optimaalset sugude suhet mõjutada keskkonnatingimused. Näiteks Seišelli roolinnu järglased jäävad tihti oma sünniterritooriumile vanematele appi. Kui keskkonnatingimused on halvad (möödetuna toidu kättesaadavusega), siis sellised aitajad pigem vähendavad vanemate sigimisedukust konkureerides väheste ressursside pärast. Heades keskkonnatingimustes aga üks-kaks abistajat suurendavad vanemate sigimisedukust, seeläbi suurendades enda kaasavat kohasust (*inclusive fitness*). Enamasti on abistajateks tütreid ning seetõttu on vanematel kasulik mõjutada järglaste sugu vastavalt keskkonnatingimustele. Komdeur jt. (1997) leidsid, et ilma abistajateta vanemad saavad heades tingimustes 13% poegi ja halbades tingimustes 77% poegi (Komdeur jt. 1997).

On veel teisigi näiteid, kus sugulaste vaheline koostöö tekitab valikusurve sugude suhtele, näiteks osal mesilaseliikidest areneb pesas rohkem tütreid, kes jäävad koos emaga pesa kaitsma ja ühiselt järgaste eest hoolitsema (Schwarz 1987). Samas on ka olukordi, kus sugulased omavahel konkureerivad. Näiteks olukorras, kus õed ja vennad arenevad koos ning hiljem üksteisega paarituvad, peaks emane tootma poegi vaid nii palju, kui on vajalik ülejäänud hulga tütarde viljastamiseks. Tugevalt tütarde ülekaaluga sugude suhe vähendab poegade omavahelist paarumiskonkurentsi ja suurendab samaaegselt ka poegade sigimisedukust (Hamilton 1967; Clutton-Brock & Iason 1986).

Lisaks sugude arvulisele suhtele on oluline, kui palju ressursse panustavad vanemad eri soost isendite tootmiseks. Kuna heades tingimustes on kasulikum panustada sellele sugupoolele, kes sellest rohkem võidab, oleks juba alguses kasulikum jagada ressursse vastavalt sellele, millist sugupoolt oleva järglase kohasus on kõrgem. Siinkohal on üheks oluliseks faktoriks sooline dimorfism kehasuuruses, mis on defineeritud kui keskmine kehasuuruse erinevus sugude vahel, teatud juhtudel ka kindlate kehaosade sugudevaheline erinevus. Kehasuurus mõjutab emastel eelkõige viljakust ja isastel partneri leidmise edukust (Fairbairn & Blanckenhorn 2007). Vanemad saavad mõjutada soolise dimorfismi kujunemist, muutes järglaste kasvukeskkonda, näiteks hoolitsedes poegade ja tütarde eest ebavõrdselt. Samuti on võimalik panustada juba eri soost järglastesse erinevalt nende loote- ja munastaadiumis (Holden & Mace 1999; Badyaev 2002; Blanckenhorn jt. 2007). Järglase kohasus võib seega sõltuda sellest, kui palju temasse paigutati ressursse munastaadiumis – suuremast munast

areneb tavaliselt suurem isend ning putukatel võivad valdavalt suuremast kehakaalust emased (on viljakamad). Seetõttu oleks kasulikum panustada juba munastaadiumis rohkem ressursse sugupoolele, kes tingimustest rohkem võib (Godfray 1994; Kojima 2015).

Käesoleva magistritöö eesmärgiks on analüüsida soo allokatsiooniga seotud nähtusi putukatel, eelkõige liblikatel. Magistritöös antakse ülevaade teguritest, mis võiksid soodustada kõrvalekaldeid 1:1 sugude suhtest ning kuidas need mõjutavad vanemate kohasust. Eraldi analüüsitakse vanema konditsiooni, keskkonnatingimuste ja järglase kulukuse mõju. Magistritöö annab ülevaate siiani tehtud töödest, kus on putukatel leitud sugude suhte erinemist 1:1-st. Töös käsitletakse ka mehhanisme, millega sugu määratakse. Lisaks pööratakse tähelepanu sellele, kui palju ressursse kulutavad vanemad eri soost järglastele: näiteks panustades erinevalt eri sugu munade suurusesse.

Magistritöö praktiline osa analüüsib plastilise soo allokatsiooni võimalikkust ja seda soosivaid valikusurveid kahel vaksiku liigil. Originaalse empiirilise andmestiku põhjal otsitakse otseseid tõendeid kõnealusest plastilisusest, uurides järglaskonna sugude suhte sõltuvust vanemliblikate poolt kogetud keskkonnatingimustest ning järglase soo sõltuvust muna suuruselt ja muna munemise ajast. Lisaks uuritakse, kas mitmed plastilise soo allokatsiooni evolutsioneerumise tingimused on täidetud, näiteks kas muna suurus üldse on plastiline ning kas järglaskonna sugude suhtes on geneetilist muutlikkust (sugude suhte erinevus pesakonniti). Samuti küsitakse, kas muna suurus mõjutab isendi lõppkaalu (nuku kaalu) – vastasel korral poleks põhjust oodata valikusurvet sooti erineva muna suuruse tekkeks. Kolmanda küsimuste blokina on vaatluse all asjaolud, mis võiksid tekitada valikusurvet plastilise soo allokatsiooni kasuks; nii on uuritud, kas rööviku arengukestus on soost sõltuv – küsimus on oluline, kuna parasvöötme putukad arenevad enamasti ajastressi tingimustes (nt. vajadus saavutada õigeaegselt talvitumiseks sobiv arengustaadium) ning sooti erineva arengukestuse tingimustes peaks looduslik valik optimeerima järglase sugu sõltuvalt ajastressi määrast. Tehnilise lisaküsimusena uuriti, kas erinev keskkonnakvaliteet mõjutab sugude suhet röövikukasvatustes – mõistagi ei ole alust eeldada, et röövikud suudaksid muuta oma sugu keskkonnakvaliteedist sõltuvalt, kuid keskkonnast sõltuv sugude suhe viitaks soost sõltuvale suremusele, mis on sugude suhte uurimisel oluliseks segavaks faktoriks.

2. Soo allokatsiooni mehhanismid

2.1 Soo determinatsioon

Rääkides soo allokatsioonist on oluline mõista, kuidas sugu proksimaalsel tasemel määratakse. Organismidel soo determinatsiooni mehhanismid varieeruvad (Bachtrog jt. 2014). Selgroogsetel määratakse sugu peamiselt kromosomaalselt (*genotypic sex determination*, GSD). Mõnel juhul sõltub sugu ka keskkonnast (*environmental sex determination*, ESD) (Bull 1983). Putukatel on levinud eelkõige kromosomaalne soo määramise mehhanism, kuid osal putukatest määratakse sugu kogu genoomiga. Proksimaalne mehhanism on soo allokatsiooni seisukohalt oluline, kuna mõne mehhanismi korral on järglaste sugude suhet lihtsam mõjutada (on nõrgemad arengulised piirangud) kui teistel juhtudel (Bull 1983; Bachtrog jt. 2014).

Haplodiploidsetel loomadel (herilased, mesilased, sipelgad) määratakse sugu kogu genoomiga (Bachtrog jt. 2014). Neil organismidel arenevad isased viljastumata haploidsetest munadest ja emased viljastatud diploidsetest munadest (Bachtrog jt. 2014). Seega sel juhul on sugude suhe otseselt vanema kontrolli all ja sugu sõltub sellest, kas muna viljastatakse või mitte (Bull 1983; Bachtrog jt. 2014).

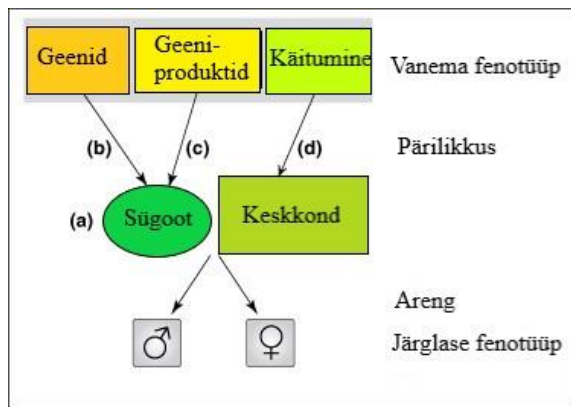
Mõnel juhul on sugu määratud keskkonnatingimuste poolt, sellist soo määramise mehhanismi nimetatakse keskkonnast sõltuv soo determinatsioon (*environmental sex determination*) (Bachtrog jt. 2014). Näiteks võib roomajatel sugu olla määratud temperatuuriga ja kirpvähilistel valgusperioodi pikkusega (Guler jt. 2012; Bachtrog jt. 2014). Sellisel juhul pole vanematel soo määramisel otseselt rolli, kuid on juhtumeid, kus emased veeagaamid valisid välistemperatuurist sõltuvalt munemiskohta (päikese kiirgusele avatus) ja reguleerisid sellega pesa sees olevat temperatuuri, ning seetõttu välistemperatuuril ei olnud olulist mõju pesa enda temperatuurile (Doody jt. 2006).

Sagedusest sõltuva valiku tõttu on ka primaarne sugude suhe tasakaalus (Edwards 1998). See tähendab, et soo määramise mehhanismid peaksid tagama võrdse osakaalu poegi ja tütreid (Uller jt. 2007). Genotüübilisel soo determinatsioonil järglase sugu on määratud meioosi käigus kromosoomide juhusliku lahknemisega, mille tulemusest sõltub, kas pronukleusse jääb sugu määrav geenialleel või mitte (Uller jt. 2007). Imetajatel on isased heterogameetsed (XY) ja nende sugu määratakse Y kromosoomis asuva *SRY* geeniga, kui *SRY* geen puudub on tegemist tütreaga. Lindudel on emased (ZW) heterogameetsed ja isaste (ZZ) sugu määratakse kahekordse Z kromosoomil asuva *DMRT1* geenidoosiga (Smith jt.

2009; Quinn jt. 2011). Genotüübiline soo määramine on iseloomulik ka mitmete lüljalgsetele: kahetiivalistele, mardikalistele, liblikalistele ja osale lestalistest (Bachtrog jt. 2014).

Liblikatel on emane heterogameetne ning kõige iseloomulikum sugukromosoomi süsteem on WZ/ZZ (Traut jt. 2007) Liblikatel esineb ka Z0/ZZ, W₁W₂Z/ZZ ja WZ₁Z₂/Z₁Z₁Z₂Z₂ sugukromosoomi süsteeme (Nagaraju jt. 2014). Liblikatel WZ/ZZ sugukromosoomi süsteemiga WZ embrüod arenevad emasteks ja ZZ isasteks, Z0/ZZ süsteemiga Z0 emasteks ja ZZ isasteks, W₁W₂Z/ZZ süsteemiga W₁W₂Z emasteks ja ZZ isasteks ning WZ₁Z₂/Z₁Z₁Z₂Z₂ süsteemiga WZ₁Z₂ emasteks ja Z₁Z₁Z₂Z₂ isasteks (Traut jt. 2007; Nagaraju jt. 2014). Siidiliblikal määratakse sugu W kromosoomilt ekspresseeritud *Fem* piRNA-ga (*female-enriched PIWI-interacting RNAs*), kui on olemas W kromosoom saab liblikast emane sõltumata Z arvust (Kiuchi jt. 2014). Z0/ZZ süsteemiga liblikatel sõltub sugu Z kromosoomide arvust, kui on üks (Z0), siis areneb temast emane kui kaks (ZZ), siis areneb isane (Sahara jt. 2012). Pole teada, kuidas teistel WZ/ZZ süsteemiga liblikatel sugu määratakse (Sahara jt. 2012). Kuna liblikatel on emane heterogameetne on soo määramine otseselt emase kontrolli all. Sugu määratakse viljastamise hetkel (mis toimub liblikatel munemise käigus) sõltuvalt sellest, milline on sel hetkel sugukromosoomide orientatsioon ootsüüdis (Megraw & Kaufman 2000; Telfer 2009).

Sugude suhted aga ei ole alati tasakaalus (st 1:1), järelikult ei pane ka kromosomaalne soo määramise süsteem sugude suhet jäigalt paika ning ruumi jääb ka adaptiivsele plastilisusele sugude suhtes (Uller jt. 2007). Soo determinatsiooniga on seotud neli erinevat geenide kategooriat: 1) geenid, mida ekspresseeritakse järglases, mis mõjutavad organismi arenemist emaseks või isaseks (nt. *SRY*) (Joonis 1. a); 2) vanemate geenid, mis mõjutavad soo määramisfaktorite jaotumist järglaste vahel (nt. geenid, mis kontrollivad kromosoomide jagunemist) (Joonis 1. b); 3) vanemlikku päritolu geenid, mille produktid (näiteks mRNA ja rebu hormoonid) toimivad järglases soo determinatsiooni faktoritena (Joonis 1. c); 4) geenid, mis mõjutavad ESD mehhanismidega organismidel soo määramisega seotud käitumist (nt. geenid, mis mõjutavad munemiskoha valikut ESD-ga liikidel) (Joonis 1. d) (Uller jt. 2007). Kõik need geenid võivad põhimõtteliselt reageerida valikule ning soo determinatsioon sõltub teatud piirini sellest, milline on geneetiline variatsioon neis geenides (Uller jt. 2007).



Joonis 1. Soo determinatsiooniga seotud geenid: a) järglases ekspresseeritavad geenid; b) vanemate geenid, mis mõjutavad soo määramisfaktorite jaotumist järglaste vahel; c) vanemate geenid, mille produktid toimivad järglases soo determinatsiooni faktorina; d) geenid, mis mõjutavad ESD soo määramissüsteemiga organismiel käitumist (modifitseeritud Uller jt. 2007 järgi).

3. Soo allokatsioon haplodiploidsetel putukatel

3.1 Soo allokatsioon ja viljastamata emased

Fisheriteooria ennustab võrdselt mõlemasse soosse panustamist populatsiooni tasemel. Sellest järeldub, et kui osa isendeid on piiratud saama vaid ühele poole kaldu sugude suhtega järglasi on kasulik teistel isenditel mõjutada oma järglaste sugude suhet vastupidises suunas (Wright 2014). Üheks selliseks näiteks on viljastamata haplodiploidsed putukad, kelle viljastamata munadest arenevad pojad ja viljastatud munadest tütreid (Cook 1993). Seega emased, kes ei ole paaritunud või mingil muul põhjusel ei saa oma mune viljastada (näiteks sperma ülekande häired kopulatsioonil, spermavarude ammendumine jt), on siiski võimelised saama poegi. See soodustab populatsioonis isaste ülekaaluga sugude suhet ning vähendab isaste paarumisedukust. Seetõttu on paaritunud emastel kasulikum saada rohkem tütreid (Godfray 1990). Sellist sugude suhte mõjutamist on nähtud näiteks ripstiivalisel *Kladothrips rugosus*'l, kui viljastamata emaste osakaal oli 0,24, siis sugude suhe viljastatud emaste järglastel oli 0,36. Kalifornia ripslasel (*Frankliniella occidentalis*) oli viljastamata emaste osakaal 0,21-0,25 ja järglaste sugude suhe viljastatud emastel 0,26. Ektoparasitoidisel kiletiivalisel oli viljastamata emaste osakaal 0,17-0,2 ja sugude suhe viljastatud emaste järglastel 0,34-0,36. Kärjeherilasel *Polistes metricus* oli viljastamata emaste osakaal 0,26 ja sugude suhe viljastatud emastel 0,38 (Metcalf 1980; Antolin & Strand 1992; Guertin jt. 1996; Ode jt. 1997; Kranz jt. 2000).

3.2 Lokaalne ressurside suurendamine (*local resource enhancement, LRE*)

Fisheriteooria ressurside võrdsest panustamisest järglasesse eeldab seda, et sugulaste vahel ei ole omavahel konkurentsi või koostööd. Kui sellised interaktsioonid esinevad, siis üks sugu võib olla eelistatud (Hamilton 1967). LRE esineb, kui ühel sugupoolel on sugulaste kohasust suurendav mõju. Näiteks kui ühest soost järglased jäävad tõenäolisemalt appi vanematele. Et aidata teisi järglasi kasvatada, siis valik peaks olema suunatud selle sugupoole kasuks (Trivers & Hare 1976). LRE arvatakse olevat üks põhjustest, miks paljudel mesilastel on järglaste seas rohkem tütreid (West 2009).

3.2.1 *Allodapini* mesilased ja LRE

Kõige paremini on uuritud mesilastel LRE võimalikkust *Allodapini* triibusse kuuluvatel liikidel, kus emased kasvatavad oma järglasi ühises urus (*communal burrow*) (West 2009; Schwarz 1987). Mesilasel *Exoneura robusta* üks kuni üheksa emast jagavad ühte urgu ja

keskmise kohasus grupis oleval emasel arvatakse tõusvat grupi suurusega kahel põhjusel: 1) algselt sigimine emase kohta tõuseb grupi suuruse kasvuga, arvatavasti tööjaotuse tõttu mitme emaga pesades (see kehtib, kui grupis on viis kuni seitse emast, hiljem kas jääb samaks või isegi langeb); 2) koloonia ellujäämine võib paraneda grupi suuruse kasvuga - kaasneb parem kaitse röövloomade ja parasiitide vastu nagu sipelgad ja parasitoidsed kiletiivalised (Schwarz 1988; West 2009). Ühes pesas elavate emaste sugulus on üsna kõrge ($r=0,5-0,6$), mis viitab sellele, et leviku ajal säilitatakse sugulaste grupid ja tihti ühes urus olevad emased on õded (Schwarz 1987; Schwarz 1988). Seetõttu võibki arvata, et LRE soodustab emaste ülekaaluga sugude suhet. *E. robusta* sugude suhe ja nagu ka paljude teiste *Allodapini* mesilase sugude suhe on väga emaste poole kallutatud (West 2009). Järglaste kasvatamisel õdede abistamine on põhjuseks, miks ka *Exoneura richardsoni* järglaste hulgas on tihti rohkem emaseid. Seehulgas mida väiksem pesakond, seda tugevamalt on sugude suhe kallutatud emaste kasuks (Cronin & Schwarz 1997).

Exoneura nigrescens on üsna väikeste kolooniatega liik, kellel nagu eelnevatel *Allodapini* mesilastelgi on emaste ülekaaluga sugude suhe. Samuti on teada, et kui pesakond on väike, on sugude suhe rohkem kallutatud emaste kasuks. Võrdselt on sugusid vaid kõige suuremates pesakondades. Isased nukud on 96% emase nuku kaalust, mille järgi võiks eeldada, et sugude suhete arvud alahindavad emastesse panustamist. Huvitav on seejuures, et *E. nigrescens*'i esimene pesakond koosneb pea alati vaid tütardest (tavaliselt üks-kaks tütart) (Bull & Schwarz 2001). Samuti on teada, et need tütreid aitavad kasvatada oma õvesid järgmistest pesakondadest orvuks jäänud kolooniates. Lisaks on teada, et emased, kes pesitsevad üksi, tihtipeale ei suuda toota üldse pesakondi kisklussurve tõttu. Nendel põhjustel võibki eeldada, et emase esimene pesakond tütreid on justkui kindlustus (*insurance model*) selleks, et tema järgnevad pesakonnad saaksid tema surma puhul kaitset (Bull & Schwarz 2001).

3.2.2 Teised mesilased ja LRE

Mesilasel *Diadasina distincta* l on samuti emaste ülekaal ja põhjuseks arvatakse olevat LRE. Nimelt on isaste osakaal sellel liigil 20% kevadel kuni 60% hilissuvel, sel perioodil mesilane läbib viis põlvkonda (Martins jt. 1999). Lisaks on emased isastest ligi kolm korda suuremad. Emased jäävad samasse piirkonda ja pesitsevad oma õdede lähedal. Seega kui emased saavad rohkem tütreid, siis see viib suurte pesade kogumike moodustumiseni. Need kogumikud on vähem parasitoidide poolt parasiteeritud. See on oluline, kuna seetõttu

populatsioon kasvab kiirelt aasta alguses ja rohkem tütreid viib nende tulevaste põlvkondade eksponentsiaalsele pesitsemisele suurtes kogumikes (Martins jt. 1999).

Puidumesilasel *Xylocopa sulcatipes* on isaseid ligi 40%. Emased on isastest keskmiselt 1,2 korda suuremad, seega emastesse panustatakse veelgi rohkem. Sellel liigil on teada, et munemise järjekorral on samuti soole mõju. *X. sulcatipes* 'el on keskmiselt järglasi ühes pesakonnas kolm kuni kuus, maksimaalselt 10. Esimesed munad, mis muneti on väga suure tõenäosusega emased, nimelt 2% esimesest kahest munast on vaid isased. Samas hilisemad munad on tavaliselt isased, 65%-75% areneb neljandast kuuenda munani isane. Selle põhjuseks arvatakse olevat samuti LRE. Nimelt kui esimesed tütreid kooruvad, aitavad nad emal kaitsta pesa kiskjate eest. Pojad pesa kaitsel ei osale (Stark 1992).

3.3 Lokaalne ressursikonkurents (*local resource competition, LRC*)

Lokaalse ressursikonkurentsiga on tegemist, kui ühe sugupoole tootmine viib suurema järglaste vahelise konkurentsini mingi limiteeriva ressursi suhtes. Sellisel juhul on eelistatud selle sugupoole tootmine, kes konkureerib vähem (Clark 1978).

Lokaalne ressursikonkurss esineb ühiselulistel putukatel, kui kuninganna või koloonia konkureerib ressurside pärast. See saab juhtuda kõige lihtsamini liikidel, kus esineb kolooniate jagunemine (*colony fission*), kolooniate pungumine (*colony budding*) või kui pesas võetakse nende enda tütreid paljunemisevõimelisteks kuningannadeks (West 2009).

3.3.1 Koloonia jagunemine

Koloonia jagunemine toimub ühiselulistel putukatel, kui monogüünne (ühe kuningannaga) koloonia toodab isased ja kuningannad ning töölisel seejärel jagunevad kaheks sülemiks. Sel juhul on iga uus sülem juhitud uue kuninganna poolt, või siis üks sülem on juhitud uue kuninganna poolt ja teine endise kuninganna poolt. Koloonia jagunemine toimub näiteks osal meemesilastest, sipelgatel (*army ants*), astlata mesilastel (*stingless bee*) (Page & Metcalf 1984; Kronauer jt. 2004; West 2009). Koloonia jagunemine soodustab isaste ülekaaluga sugude suhet. Selle põhjuseks on see, et sülemis või sülemites on väga tugev konkurents kui on sündinud uus kuninganna (Pamilo 1991; West 2009). Kuninganna ilma sülemita ei saa hakkama, seega ei ole otstarbekas toota rohkem kuningannasi kui palju on vaja sülemite juhtimiseks (Pamilo 1991).

Meemesilaste kolooniates toodetakse isasmesilasi ja töomesilasi suurtes kogustes, samas kuningannasid on nendega võrreldes tühiselt. Meemesilase koloonia paljunemistsükkel algab kevadel uue neitsikuningannaga, kui vana kuninganna lahkub pesast umbes poolte

töölismesilastega, et alustada mujal uut pesa (Page & Metcalf 1984). Uus kuninganna paaritub ja hakkab munema mõne päeva jooksul pärast täiskasvanuks saamist. Uus koloonia hakkab kiiresti kasvama: kasvab töomesilaste arv, samuti toodetakse mõned isased mesilased ning nektari ja mee tagavarad suurenevad. Isasmesilaste ja töomesilaste kasvatamine hakkab langema pärast kesksuve (seejuures isasmesilaste arv langeb kiiremini) ja kesk- või hilissügiseks enam uusi pesakondi ei tule (Page & Metcalf 1984). Sügisel ja talvel koloonia elab neist ressurssidest, mis eelnevalt kogutud. Munemine algab kesktalvel ja töomesilaste arv hakkab kasvama sõltuvalt sellest, kui palju ressursse saadaval on. Koloonia kiire laienemise faasis (tavaliselt kevadel), toodetakse isasmesilasi suurtes kogustes ja kui koloonia on saavutanud piisava suuruse, toodetakse mitmed neitsikuningannad. Peale seda toimub koloonia jagunemine ja neitsikuningannad hakkavad omavahel võistleva koloonia domineerimise eest. Mõnikord võib juhtuda, et ühes tsükliks tekib kaks-kolm sülemit, sel juhul neitsikuningannad lahkuvad koos sülemiga pärast seda, kui emakuninganna on lahkunud (Page & Metcalf 1984).

Page ja Metcalf (1984) analüüsisid eelnevaid uurimusi meemesilastega ja leidsid, et need kolooniad, mis moodustavad sülemeid, toodavad rohkem isasmesilasi ja vähem töomesilasi enne sülemi moodustumist, võrreldes kolooniatega, kus sülemeid ei moodustata. Kolmeteistkümnest kolooniast, milles sülemeid ei moodustatud, vaid ühes oli sel ajal suurem panustamine isasmesilastesse (Page 1981; Page & Metcalf 1984). Kolooniad, mis moodustavad sülemeid ülejäänud ajal, panustavad tõenäoliselt rohkem töölistesse ja vähendavad isastesse panustamist peaaegu samale tasemele, kui on kolooniates, milles sülemeid ei moodustu. Peale sülemi moodustumist kasvatatakse algselt vaid töomesilasi. Väikestes kolooniates (näiteks alles asutatud) kasvatatakse kas vähe või üldse mitte isasmesilasi (Free & Williams 1975). Isasmesilaste tootmine on väga aastaajast sõltuv ja enamik isasmesilasi kasvatatakse sülemlemise ajal või enne seda (Allen 1965; Page 1981).

Bourke 1997 analüüsis eelnevaid kimalase (*Bombus*) uuringuid ja leidis, et 11 populatsiooni seitsme liigi kimalase sugude suhte mediaan oli 0,32 (vahemik 0,07-0,64), kus kolmel populatsioonil (*B. melanopygus* ja kaks *B. terricola* populatsiooni) tuli statistiliselt oluliseks, et sugude suhe oli isaste poole kaldu (Bourke 1997).

Üheks põhjuseks, miks kimalastel on sugude suhe isaste poole kaldu, võib pidada seda, et kuninganna paaritub mitmeid kordi (Bourke & Franks 1995, West 2009). Samas nüüdseks arvatakse, et kuningannade paaritumissagedus paljudes kimalaste perekondades on väike

(alla kahe) (Crozier & Pamilo 1996; West 2009). Teisalt on ka teada juhtumeid, kus töomesilased osalevad sigimisprotsessis, nimelt toodavad isasmesilasi viljastamata munadest. Näiteks *B. melanopygus*'e koloonias 39% isastest tuli töomesilastelt, teistel liikidel on see näitaja madalam (Owen & Plowright 1982; Duchateau & Velthuis 1988). Peamiseks põhjuseks peetakse seda, et kuna omavahel konkureerivad koloonia üle just emased, siis peaks olema soodustatud isastega ülekaalus sugude suhe. Kuningannale optimaalne sugude suhe oleks üks tütar, kes jääb paigale ja nii palju kodust lahkuvaid poegi kui võimalik (Charnov jt. 1981). Kuningannad võivad konkureerida ka talvitumiskoha pärast peale pesast lahkumist, näiteks *B. impatiens* kuningannad pesitsevad urgudes sünnipesa lähedal, seega konkureerimine sama talvitumiskoha üle on võimalik (Szabo & Pengelly 1973; Bourke 1997).

3.3.2 Koloonia pungumine

Koloonia pungumine on suuresti juhuslik protsess, kus üks või rohkem eelnevalt paaritunud kuningannat lahkuvad koos mõnede töölistega, et alustada uut kolooniat. Need koloonia pungad (*buds*) jäävad sünnikoloonia (*parent colony*) lähedusse. See võib viia iseseisvate kolooniateni, millel igalühel on üks pesitsuskoht (*monodomy*) või siis kolooniateni, millel on palju pesitsuskohti, mille vahel vahetatakse töölisi ja pesakondi (*polydomy*). Koloonia pungumine esineb sipelgatel ja termitidel (Bulmer jt. 2001; Buczkowski & Bennett 2009; West 2009). Lisaks sellele, et kuningannad konkureerivad omavahel tööliste pärast, võivad nad hakata konkureerima ka ressursside pärast, kuna uued pesitsuskohad on tihti sünnipaiga lähedal (Pamilo 1991). Mõnel juhul võib sõltuda sugude suhe kuningannade arvust, näiteks kui sipelgal *Formica exsecta*'l on palju kuningannasid, siis järglaste hulgas on rohkem poegi. Samas kui pesa oli hea toiduallika lähedal, soodustas see tütarde hulka. Viimane siis vähendas tütarde vahelist konkurentsi (Brown jt. 2002). Samuti on eksperimentaalselt lisatud selle sipelga kolooniasse kuningannasid ja neid eemaldatud, mille tulemusena esimesel juhul hakati tootma rohkem poegi ja teisel juhul rohkem tütreid (Kümmerli jt. 2005).

3.3.3 Lokaalne paarumiskonkurents (*local mating competition, LMC*)

Lokaalse ressursikonkurentsi üks erijuht on lokaalne paarumiskonkurents (Hamilton 1967). Kui struktureeritud populatsioonides toimub paaritumine lokaalselt ja omavahel suguluses isased konkureerivad paarilise üle ning paaritumine võib olla õvede vahel, siis on kasulik emaste ülekaaluga sugude suhe (West 2009). Kui paaritumine toimub ühe ema järglaste vahel, siis Hamiltoni teooria kohaselt, peaks emane tootma vaid nii palju poegi kui palju on vajalik, et kõik tütreid saaks viljastatud (Hamilton 1967). Seda eelnevalt mainitud isaste

omavahelise konkurentsi tõttu, kui ka selle tõttu, et kui toota poja asemel tütar, on poegadel rohkem partnereid (Hamilton 1967).

On leitud, et paarumiskonkurents ei mõjuta sugude suhteid ainult struktureeritud populatsioonides, vaid ka juhtudel, kui populatsioon on jagunenud lokaalpopulatsioonidesse (deemidesse), kus elupaigad paiknevad ruumis hajusalt, kuid iga sobiva elupaiga hõivab vaid üks paar, ning õvede vaheline konkurents sõltub sugude suhtelisest levimiskaugusest. Sel juhul on sugude suhe kallutatud selle soo suunas, kes levib kaugemale ja seetõttu seda mõjutab vähem sugulaste vaheline konkureerimine (Bulmer & Taylor 1980).

Lokaalne paarumiskonkurents on emaste sugude suhte ülekaalu põhjustajaks mitmetes taksonides (West 2009). Üsna palju näiteid on haplodiploidsete putukate seas. Näiteks solitaarne parasitoid *Trichopria drosophila* parasiteerib äädikakärbse (*Drosophila melanogaster*) nukkudel. Tema järglaste sugude suhe on emaste poole kaldu juhtudel, kui munemiskohas on ainult üks emane. Sel juhul on poegade osakaal järglaste seas $26 \pm 16\%$. Kui munemas on rohkem emaseid, siis poegade osakaal suureneb, mis on kooskõlas ka LMC mudelitega (Li jt. 2018).

Parasiitne kiletiivaline *Nasonia vitripennis* muneb mune kaarõmbeliste (*Cyclorhapha*) kärbeste nukkudesse. Tavaliselt on järglaste hulgas 5-25% poegi, kes on lennuvõimetus. Seega paaritumine toimub nuku peal või läheduses. Nukud võivad paikneda looduses nii hajusalt kui kogumikes ja sellest sõltub lokaalse paarumiskonkurentsi tase: paaritumine võib toimuda vaid ühe ema järglaste vahel kui ka mitme ema järglaste vahel. Laborikatsed näitasid, et mida rohkem emasputukaid pandi petri tassi munele, seda rohkem isaseid oli järglaste hulgas. Juba siis, kui oli kaks emast, oli järglaste hulgas statistiliselt oluliselt rohkem poegi. Kui tassis oli 12 emaherilast, oli järglaste sugude suhe 50:50 juures (Werren 1983).

Kiletiivalised sugukonnast *Agaonidae* on samuti hea näide lokaalsest paarumiskonkurentsis. Igat viigipuud umbkaudu 1000st liigist tolmeldab üks liigispetsiifiline kiletiivaline, mõnel juhul ka mitu (Molbo jt. 2003). Mõnel viigipuu liigil siseneb tavaliselt ainult üks emane vilja, samas mõnel teisel liigil isegi viis kuni kaheksa emast (West 2009). Seejärel emane muneb mune ja samaaegselt ka tolmeldab õisi, kuid auk, mille kaudu ta vilja sisenes suletakse puu poolt ning emane jääb sinna lõksu ja sureb seal pärast munemist (Frank 1984). Järglased arenevad vilja sees, pojad närivad end õitest välja ja hakkavad otsima paarilist (kelleks on siis valdavalt nende õed) (Greeff 2002; Greeff jt.

2003). Kuna emane enamasti sureb vilja sees, on lihtne kindlaks teha, kui palju emaseid on sinna munenud ja seega määrata ka sugude suhteid. See on teinud need kiletiivalised populaarseks uurimisobjektiks lokaalse paarumiskonkurentsi osas. Uuritud on vähemalt 22 liiki viigipuid tolmeldavaid kiletiivalisi (West 2009). Järglaste sugude suhe on tütarde ülekaaluga ning poegade osakaal järglaste hulgas tõuseb sõltuvalt emaste kiletiivaliste arvust, kes munevad samale viljale (West 2009). Lisaks võimaldab liikideülene võrdlus uurida *inbreeding*'u mõju sugude suhtele. Nii on suurema *inbreeding* 'u tasemega emade järglaste hulgas rohkem tütreid (Herre 1985).

Ka mardikatel on uuritud lokaalset paarumiskonkurentsi (Hamilton 1967; Kirkendall jt. 2015). Nimelt arvatakse, et ürasklased (*Scolytinae*) on haplodiploidsed (valdav osa mardikaid XO, XX soodeterminatsiooni mehhanismiga) (Uller jt. 2007; Kirkendall jt. 2015). Uuritud on küll vaid üksikuid liike *Coccotrypes* ja *Xylosandrus* perekonnast (Kirkendall 1993; Kirkendall jt. 2015). Tugevalt emaste ülekaaluga sugude suhted on tavalised seentest toituvatele haplodiploidsetele *Xyleborini* mardikatele. Selle põhjuseks on lähisugulusristamine (*inbreeding*) ja lokaalne paarumiskonkurents (Biedermann 2010). *Xyleborinus saxesenii* ema järglaste seas on väga vähe poegi, keskmiselt 0,96. Viljastatud tütarde arv ei sõltunud sellest, kui palju poegi oli, poegade arv varieerus nullist kolmeni ja tütarde arv ühest 86ni. Näiteks pesakonnas, kus oli üks poeg ja 60 tütar, ühtegi viljastamata tütar ei leitud (Biedermann 2010).

4. GSD putukate soo allokatsioon

4.1 Lokaalne paarumiskonkurents

Lokaalne paarumiskonkurents on põhjuseks, miks küürtirtlane *Umbonia ataliba* järglaste hulgas on rohkem tütreid, ühe poja kohta on keskmiselt 3,17 tütart. Emane tirtlane valvab mune ja nümfe nii kaua kui neist saavad täiskasvanud. Tütarde ülekaalu ei saa seletada sellega, et isaseid oleks raskem kasvatada täiskasvanuks, nimelt on isased väiksemad kui emased ja samuti on neil lühem arengukestus. Kuid kuna paaritumine toimub koorumiskohas, ning õvede vahel (99,3% paaritumisest) ning valdav osa emaseid lahkeb pesast pärast paaritumist, saab seletada tütarde ülekaalu lokaalse paarumiskonkurentsiga (Masters jt. 2010).

4.2 Lokaalne ressursside suurendamine

Keraämbliklasel *Anelosimus domingo* on tugevalt emaste ülekaaluga sugude suhted. Ta elutseb troopilistes vihmametsades ning moodustab seal kolooniaid, mis võivad koosneda ühest emast ja tema järglastest (kuni mõni tuhat ämblikku). Koloonia liikmed aitavad üksteist, ehitades koos ühist pesa, püüavad koos saaki ning hoolitsevad järglaste eest. Sarnase käitumisega on veel teisigi troopilisi ämblikke, kõiki neid ühendab tugeva emaste ülekaaluga sugude suhe. *A. domingo* sugude suhte hindamiseks koguti kuues koloonias 15 munakogumikku, mis kokku sisaldasid 232 muna. Ämblikul oli keskmiselt ühe isase kohta 9,3 emast (sugude suhe 0,097) (Avilés jt. 2000). Tal on isane heterogameetne. Isasämblikul on X_1X_2O kromosoomid (jaguneb viljastumisel X_1X_2 ja ilma sugukromosoomita gameetideks) ja emasel on $X_1X_1X_2X_2$ kromosoomid (jaguneb X_1X_2 ja X_1X_2 gameetideks). Kui sperm, mil pole sugukromosoomi viljastab muna, siis sellest munast saab isane, ning kui omavahel X_1X_2 paarid saavad kokku, siis emane (White 1977; Avilés jt. 2000). Mis meetodil meiosis käigus 1:1 oodatavast suhtest kõrvale kaldutakse ei ole teada (Avilés jt. 2000). Liigil *Anelosimus eximius*, mis on lähedane liik *A. domingo*'le, uuriti spermide moodustumist. Spermatogeneesi lõpu faasides moodustatakse võrdselt spermatiide koos kromosoomidega ja ilma, kuid sellegipoolest on ka sellel liigil juba varajases arengujärgus embrüote sugude suhe kallutatud (Avilés & Maddison 1991). Selle järgi võiks arvata, et mehhanism, mis mõjutab sugude suhteid toimub pärast meiosis, kuid vahetult enne viljastumist või viljastamise hetkel. Samas kahjustatud või arenemata embrüosid ei ole leitud, seega soost sõltuv suremine ei saa olla põhjuseks, miks on emaseid rohkem. Sugude suhet arvatavasti mõjutab spermivalik (Avilés jt. 2000).

5. Seisundist sõltuv soo allokatsioon

5.1 Seisundist sõltuv soo allokatsioon putukatel

Trivers ja Willardi teooria kirjeldab, kuidas optimaalne soo allokatsioon sõltub erinevatest keskkonnatingimustest. Sugude suhted on mõjutatud, kui mingi keskkonnafaktor mõjutab järglaste kohasust erinevalt. Valik viib selleni, et järglase sugu varieerub koos keskkonnatingimustega – sugu, mis võidab rohkem headest keskkonnatingimustest, peaks olema rohkem toodetud heades tingimustes ja teist halvades tingimustes (Charnov 1982).

Kehasuuruse tõus mõjutab emaste kohasust rohkem kui isaste kohasust. Seda seepärast, et suurematel emastel on kõrgem viljakus ning elumus kui väikesematel emastel. Isaste kohasust suurus oluliselt ei mõjuta, nimelt suurte isaste paaritumise edukus on tihti sama või mitteoluliselt suurem kui väikestel isastel (Godfray 1994).

5.2 Emaste kohasus sõltub kehasuurusest

Paljudel putukatel sõltub emaste viljakus tugevalt kehasuurusest, peamiselt seetõttu, et suuremad emased munevad rohkem mune kui väiksemad emased, kuid mõnel juhul võib ka muna suurus korreleeruda emase suurusega (Gilbert 1984; Oberhauser 1997). Munade suurusest sõltub omakorda munade koorumise protsent, nimelt suuremad munad kooruvad tõenäolisemalt kui väikesed munad (Fox 1993). Samuti suuremast munast võib areneda suurem vastne, näiteks äädikakärbsel (*Drosophila melanogaster*) on suurest munast arenenud vastsed pikemad kui väikesest munast koorunud vastsed (Azevedo jt. 1997). Lisaks võib muna suurusega korreleeruda ka hilisem valmiku suurus (Fox 1993).

Parasitoidil *Lariophagus distinguendus* sõltub viljakus keha suurusest (möödeti pea laiust), nimelt suuremad emased parasitoidid tootsid rohkem mune kui väikesemad. Suuremad nimelt elasid kauem kui väikesed ja kokku munesid umbes kolm ja pool korda rohkem mune kui väikesed. Samas vaadeldi ka isase paaritumise edukust sõltuvalt tema suurusest ning selgus, et viljastatud emaste arv korreleerub isase keha suurusega. Suured isased viljastasid umbes kaks korda rohkem emaseid, seega mõjutas kehasuurus isaste kohasust vähem kui emaste oma (Van den Assem & Van Iersel 1989).

Parasitoidi *Diglyphus begini* suuremad emased tootsid oluliselt rohkem järglasi kui väikesed emased. Suuremad isastel oli rohkem järglasi kui väikestel juhul, kui emaste kättesaadavus oli hea. Kui aga emaste kättesaadavus oli madal, siis isase suurusest järglaste arv ei sõltunud.

Samuti ei sõltunud isase suurusel sperma kvaliteet. Sigimisedukuse kontekstis võitsid emased kehasuurusest rohkem kui isased (Heinz 1991).

5.2.1 Peremeesorganismi kvaliteedist sõltuv munemine

Järglase kohasus solitaarsetel parasitoididel sõltub peremeesorganismi suurusel. Nimelt peremehe suurusel sõltub arengu käigus olevate ressursside kättesaadavus ja sellest lähtuvalt ka järglase suurus täiskasvanuna ehk mida suurem peremees, seda suurem on parasitoid täiskasvanuna (Godfray 1994; West jt. 2002). Peremehe kvaliteet on väga oluline, sest parasitoidi arengu käigus on see ainuke toitainete allikas ja sellest sõltub parasitoidi hilisem viljakus ja eluiga (Kishani Farahani jt. 2016).

Seega soosib looduslik valik, et väikestesse peremeestesse munetaks poegadeks ja suurtesse peremeestesse tütardeks arenevaid mune (Godfray 1994; West 2009). Lisaks on teada, et oluline ei ole mitte lihtsalt peremehe suurus, vaid oluline on suhteline peremehe suurus. Emased peaksid munema tütreid suhteliselt suurtesse peremeestesse ja poegi suhteliselt väikestesse peremeestesse (Charnov jt. 1981). Esiteks varieerub peremeeste suurus geograafiliselt ning erinevad parasitoidi populatsioonid puutuvad kokku erineva peremeesorganismi suuruse jaotusega. Teisisõnu, ühe kindla suurusega peremees võib olla mingis populatsioonis suhteliselt suur ja teises suhteliselt väike ning sellest sõltub, mis sugu muna oleks kasulikum muneda (Charnov jt. 1981). Samuti võib peremehe suurus muutuda põlvkonnast põlvkonda ja seetõttu peaksid parasitoidid olema valmis kiiresti muutma oma strateegiat vastavalt sellele, millised peremehe suurused sel hetkel lokaalselt kättesaadavad on (Charnov jt. 1981).

Parasitoidne kiletiivaline *L. distinguendus* muudab oma strateegiat sõltuvalt sellest, millised peremehed on saadaval. Nimelt muneb ta oma munad terakärsaka (*Sitophilus granarius*) vastsetesse, kes arenevad nisu terades (Charnov jt. 1981). Seejuures ta muneb igasse vastsesse vaid ühe muna (Niedermayer jt. 2016). Katse käigus pakuti parasitoidile munemiseks peremehi, kes olid 1,4 mm pikad. Kui see suurus oli ainuke, millega parasitoidid kokku puutusid, siis sellele munetud munad olid 15% pojad. Sel juhul kui neile pakuti lisaks väiksemaid peremehi (1 mm pikkuseid vastseid), siis muneti 1,4 mm pikkusele vastsele vaid 2% poegi. Vastupidisel juhul, kui valikus olid lisaks suuremad vastsed (1,88 mm pikkused vastsed), olid munetud munadest 30% pojad (Charnov jt. 1981).

Käguvamplaste (*Ichneumonidae*) hulka kuuluv *Dolichomitus* sp. parasiteerib erinevaid ürasklaste nukke ja eelnukke. Eksperimentaalselt uuriti, kas sugude suhe sõltub sellest, mis

liiki mardikale parasiit muneb (Kishi 1970). Katses kasutati kolme erinevat peremeesliiki. Kui munad muneti *Pissodes nitidus*'ele, mis on nendest kõige väiksem, siis 49st munast kaheksa suri ning 41 olid pojad, ehk emaseid ei olnud. Kui munad muneti suurimale peremeheliigile (*Schirahoshizo* spp.), siis 100st munast kümme suri, munadest arenes ka 82 poega ja 8 tüdarta. Kui munetud oli *Niphades variegatus*'le, siis 100st munast seitse suri, ning arenes 39 poega ja 54 tüdarta. Seega sugude suhe sõltus sellest, kes oli peremeesorganism ja rohkem emaseid tuli suurematest peremeestest. Kõige suurematesse peremeestesse (üle 68 mg) muneti vaid tüdreid ja kõige väiksematesse (alla 39 mg) muneti vaid poegi. Lisaks tehti katse, kus väiksematesse peremeestesse munetud munad tõsteti ümber suurtesse peremeestesse. Selle tulemusena jäi sugude suhe samaks, mis oleks olnud väiksel peremehel. Samas tõsteti ka suurematesse peremeestesse munetud munad väiksematesse peremeestesse. Selle tulemusena paljud neist järglastest surid, mis näitab, et väiksed peremehed pole piisavalt ressursirohked tüdarte arenguks (Kishi 1970).

On olemas ka parasitoide, kelle järglaste sugude suhe ei sõltu peremehe suurusest. Seda võib seletada mitmel viisil: 1) peremehe suurus ei ole limiteeriv ressurss ehk ressursse on üle mõlemas suuruses, 2) emased ei pruugi olla võimelised hindama peremehe suurust, näiteks kui peremees on osaliselt või täielikult mullaga kaetud (Godfray 1994; West & Sheldon 2002; West 2009).

Katses parasitoidse kiletiivalisega *Heterospilis prosopidis* selgus, et emane ei suuda mõjutada sugude suhet vastavalt ette antud peremehe suurusele (Jones 1982). On võimalik, et valik on kohandanud neile fikseeritud suurusest sõltuva sugude suhte vastavalt põlvkondade vältel kohatud peremeesorganismi suuruse varieerumisele ning üksikindiviidid ei suuda seda koheselt muuta. Sellegipoolest poegade osakaal oli suurem väikestes peremeestest (11 päevased) ja tüdarte osakaal suurem suurtes peremeestest (15, 17 ja 19 päevased). Väikestes peremeestest oli ka suurem suremus (30,6%). Katse käigus selgus, et tüdred saavad rohkem kasu suurest peremehest. Nimelt emase kohasus suurenes 21 korda kui teda kasvatati 15 päevasel peremehel 11 päevase asemel, kuid samaaegselt isase kohasus suurenes vaid 3 korda (Jones 1982).

Lisaks peremehe suurusele on veel teisigi faktoreid, mis näitavad selle kvaliteeti. Üheks selliseks näitajaks võib olla munetud muna vanus (Kishani Farahani jt. 2016). Võrreldes jahuleediku (*Ephestia kuehniella*) erineva vanusega munades (1, 25 ja 45 päeva) glükogeeni, triglütseriidide ja proteiini sisaldust, selgus, et mida värskem muna, seda suurem proteiini ja

glükogeeni sisaldus. Samas triglütseriidi sisaldus 1 ja 25 päeva munades oli sarnane, kuid 45 päevaselt triglütseriidi sisaldus oli oluliselt väiksem. See tähendab, et toitainete sisaldus langeb ajas (Kishani Farahani jt. 2016). Eksperimentaalselt kasvatati neil munadel munaparasitoidi *T. brassicae*. Selgus, et muna vanusest sõltus hiljem täiskasvanud isendi keha suurus ning nende enda proteiini ja triglütseriidi sisaldus. Muna vanus ei mõjutanud glükogeeni sisaldust täiskasvanud parasitoidil. Muna vanus mõjutas hiljem täiskasvanu viljakust ja tema sugude suhteid. Nimelt ühe-päevasel munal kasvanud parasitoididel oli tütarde ülekaaluga järglaste sugude suhe (ühe poja kohta kolm tütar), samas vanematel munadel kasvanud parasitoidide järglaste sugude suhtes oli rohkem poegi (ühe tütre kohta kaks poega). Lisaks sõltus *T. brassicae* eluiga sellest, millisel munal ta oli kasvanud - kõige pikem eluiga oli kõrgeima kvaliteediga munal kasvanud kiletiivalistel. Seega peremehe kvaliteedist sõltub oluliselt parasitoidi hilisem elukäik (Kishani Farahani jt. 2016). Kuigi otseselt ei uuritud soost sõltuvat munemist, võiks eeldada, et kuna muna kvaliteedist sõltub oluliselt emase suurus ning viljakus, oleks kasulikum munedate parema kvaliteediga munadesse tütreid.

5.2.2 Emasembrüotele suuremad munad

Järglase suurus on huvitavaks elukäigutunnuseks ka seetõttu, et teda mõjutavad üheaegselt nii ema kui järglase parameetrid – emane toodab mune ja seega määrab muna suuruse, kuid muna suurusel endal võivad olla mõjud järglaste kohasusele (Fox & Czesak 2000). Seega on muna suurus valiku all nii vanempõlvkonnas kui järglastes endis (Fox & Czesak 2000). Vanematel on lõivsuhe munade arvu ja suuruse vahel (Smith & Fretwell 1974). Muna suurus võib sõltuda ema keha suuruselt ja ressurssidest, näiteks võivad vanemad emased toota väiksemaid mune (Kojima 2015).

Muna suuruselt endast sõltub algsete ressursside kättesaadavus ja seeläbi võib muna suurus mõjutada järglase suurust (Kojima 2015). Näiteks ninasarvikipõrnikal *Trypoxylus dichotomus*, kellel on tugev keha suuruse erinevus, oli nuku suurus sõltuv muna suuruselt. Väiksematest munadest arenenud mardikad osaliselt jõudsid arengus järele suurematest munadest arenenud mardikatele kasvukiiruse suurenemisega, kuid nuku suurus ikkagi korreleerus muna suuruselt (Kojima 2015). Ka liblikatel on teada (nt. viinamarja-kobarmähkur (*Lobesia botrana*) ja silmiklane *Bicyclus anynana*), et muna suuruselt võib sõltuda äsjakoornud rööviku suurus (Fischer jt. 2002; Torres-Vila & Rodriguez-Molina 2002).

Üldiselt muna suurusel on suurem mõju järglase kohasusele halvema kvaliteediga keskkondades (Fox & Czesak 2000). Männiöölane (*Panolis flammea*) munes headele toidutaimedele (keerdmänni (*Pinus contorta*)) rohkem mune kui halbadele toidutaimedele (kunstlik puu ja sitka kuusk (*Picea sitchensis*)), seejuures munade arv ja muna suurus olid pöörvõrdelises seoses. Nimelt heale taimele munetud munad olid väiksemad kui halvale taimele munetud munad (Leather & Burnand 1987). Seega liblikas võis „eeldada“, et heades tingimustes pole algne kehasuurus limiteerivaks faktoriks, aga halbades tingimustes on kasulikum panustada muna suurusesse, et suurendada kohasust (Leather & Burnand 1987). Orasheinasiilmik (*Pararge aegeria*) muneb suuremad munad headele toidutaimedele kui isasliblikat pole läheduses, isasliblika juuresolekul ei toimunud enam valikulist munemist. Parim strateegia emasliblikal oleks pärast paaritumist vältida kontakti isasliblikaga ja keskenduda munemisele. Varasemad uuringud on näidanud, et isaste juuresolek võib vähendada sigimisväljundit. Suuremad munad munetakse heale toidutaimete suurendamiseks nende järglaste ellujäämissansse, kellesse on panustatud rohkem ressursse (Gibbs jt. 2005).

Putukatel on emase kehasuurus ja tema kohasus omavahel tugevasti seotud (Rivero & West 2002). Lähtudes sellest, et suuremast kehasuurusest võivad putukatel enamasti emased rohkem, oleks emastel kasulikum muneda need munad, millest arenevad tütreid, kas paremale toidutaimetele või muneda need munad suuremana kui ülejäänud. Soost sõltuvat munemist on leitud näiteks solitaarsel savihirilasel *Symmorphus allobrogus* (Budriene jt. 2013). Sel herilasel on emased täiskasvanuna suuremad kui isased. Seejuures uurides mune, selgus, et emasteks arenevad munad olid keskmiselt pikemad ja laiemad kui munad, kellest arenesid isased. Seejuures emaseks arenevate munade keskmine ruumala oli 16,3 % suurem kui isaseks areneva muna ruumala. Suurimate munade hulgas oli nii emaseid kui isaseid, kuid väikeste munade hulgas oli isaseid rohkem. *S. allobrogus* ei viljasta väiksemaid mune ja nendest arenevad isased (Budriene jt. 2013).

Samuti on leitud, et herilase *Pachodynerus nasidens* emaseks arenevad munad on pikemad (keskmine pikkus 2,97 mm) kui isaseks arenevad munad (keskmine pikkus 2,4 mm) (Jayasingh 1980).

Walzer ja Schausberger (2015) uurisid röövlesti *Neoseiulus californicus*, *Phytoseiulus persimilis* ja *Amblyseius andersoni*. Selgus, et kui toidu kättesaadavus oli väiksem, oli nende järglaste sugude suhe võrdne, kuid kui toidu kättesaadavus paranes, oli järglaste hulgas rohkem tütreid. *P. persimilis*'e isaseks arenevad munad olid väiksemad kui emaseks

arenevad munad. *N. californicus*'l on emaseks arenevad munad suuremad kui isaseks arenevad munad vaid heades toitumistingimusteks. *A. andersoni* emaseks arenevad munad olid keskmiselt veidi suuremad kui isaseks arenevad munad (Walzer & Schausberger 2015).

Ka kedriklestal *Tetranychus urticae*'l olid emaseks arenevad munad keskmiselt suuremad kui isaseks arenevad munad, samuti oli suuremal munal suurem tõenäosus areneda emaseks (Macke jt. 2011).

5.3 Isase kohasus sõltub rohkem paaritumisedukusest

Isaste sigimisstrateegiaks putukatel peaks olema paarituda võimalikult paljude emastega (Fagerström & Wiklund 1982). Putukatel on üheks iseloomulikuks nähtuseks protandria, mis kujutab seda, et isased kooruvad enne emaseid, et saavutada maksimaalne sigimisedukus (Fagerström & Wiklund 1982). Protandria tekke põhjusteks võib pidada, et see: 1) aitab vältida sugulusristumist; 2) aitab emastel paarituda kõige kvaliteetsemate partneritega - isastega, kes elavad piisavalt kaua; 3) kindlustab, et koorunud emased saaksid viljastatud võimalikult kiiresti, et vältida surma enne munemist; 4) aitab varajastel paarituda rohkemate emastega, kui neil isastel, kes kooruvad hiljem (Wiklund & Fagerström 1977).

Paljudel liblikatel ja teistel putukatel on isastel välja kujunenud mehhanismid, millega nad saavad takistada emaseid rohkem paaritumast pärast seda, kui nad juba ühe korra on paaritunud. Nimelt paaritumise ajal kantakse emasele valgulised struktuurid, mis sulgevad suguteed ja takistavad järgnevaid paaritumisi (Wiklund & Fagerström 1977). Paljud liblikad on ka monogaamsed ja seetõttu on isastel kasulikum olla varajane, et paarituda (Wiklund & Fagerström 1977). Polügüünsetel isastel aga protandria peaks suurendama võimalust paarituda mitme emasega (Wiklund & Fagerström 1977).

Teder (2014) uuris putukatel soolist dimorfismi kehasuuruses (SSD) 169 liigil, ning leidis, et 142 liigil (84%) oli emane suurem sugupool ja 27 liigil (16%) isane sugupool. Samuti selgus uuringust, et vastse arengukestus oli emastel pikem (128 liigil, 76%) ja seejuures emaste vastsete arengukestus oli 5% pikem kui isastel. Samuti võttis suuremal sugupoolel rohkem aega areneda (134 liiki, 79%) (Teder 2014).

5.3.1 Varasemad munad isastele

Üheks võimaluseks, kuidas saavutada isaste varasem koorumine, oleks munedada isased munad esimesena. Autorile teadaolevalt praegusel hetkel ei ole näiteid olukordadest, kus putukad munevad esimesed munad isastena. Lindude puhul näiteid on: salupällil (*Otus*

scops) on esimesed munad tavaliselt isased (17 tk 18st esimesest munast olid isased, 94%) (Blanco jt. 2002).

5.4 Sugude suhted, mis on mõjutatud teiste organismide poolt

Paljudel juhtudel saab sugulisi kõrvalekaldeid (nt. soo-spetsiifiline suremus) seletada arengu käigus tekkinud erinevate defektidega, nagu kahekordse viljastumise käigus tekkinud kahetuumne muna, sugukromosoomi elimineerimine või sugu determineeriva geeniekspressiooni häiring. Need vead võivad tekkida juhuslikult aga võivad olla ka indutseeritud kindlate keskkonnatingimuste poolt (Kageyama jt. 2012). Näiteks metsasäasel *Aedes stimulans* võivad kõrged temperatuurid põhjustada isaste arenemist morfoloogiliselt emasteks, kes omavad munasarju ja munajuha (Horsfall & Anderson 1961).

Tihti peale on aga suguliste kõrvalkallete põhjuseks erinevad bakterid ja protistid. Nimelt kui lüljalgsed kannavad teatud parasiite või endosümbionte, siis nad võivad takistada soo determinatsiooni ja eristamise mehhanisme. Kõige tugevamat mõju soolisele fenotüübile avaldavad mikroobid, mida kantakse üle emalt tema järglastele (kutsutakse ka tsütoplasmaatilised parasiidid, *cytoplasmic parasites*). Tsütoplasmaatiline pärilikkuse ülekande sõltub tsütoplasma struktuuridest või tsütoplastmast aga mitte tuumageenidest, ehk tegemist on kromosoomivälise pärilikkusega. Seega kuna isased ei saa üle kanda tsütoplasmaatilisi parasiite oma järglastele, puudub parasiitidel võimalus seal paljuneda. Parasiidid on selle takistamiseks töötanud välja mehhanismid, mille käigus isased kas tapetakse, muudetakse emasteks või siis indutseeritakse peremehe partenogeneesi (Kageyama jt. 2012).

Üks tuntumaid rakusiseseid baktereid on *Wolbachia* sp, kes põhjustab nii isaste emaseks muutmist (*feminization, FM*), isaste tapmist (*male killing, MK*), partenogeneesi (*parthenogenesis inducing, PI*) kui ka sperma-muna kokkusobimatust (*sperm-egg incompatibility, cytoplasmic incompatibility, CI*) (Werren jt. 2008). Samuti mõjutavad peremehe sugude suhteid ka näiteks bakterid *Carinium* (mehhanismid CI, PI, FM), *Spiroplasma* (mehhanism MK), *Rickettsia* (mehhanismid MK, PI) ja *Arsenophonus* (mehhanism MK), nematoodid perekonnast *Gasteromermis* (mehhanism FM) (Kageyama jt. 2012).

Liblikatel on näiteks teada *W. pipientis* esinemist põualibliklastest *Eurema hecabe*'l. Seal on mehhanismiks isaste muutmine emasteks. Vaatamata sellele, et neil on isaste kromosoomid, nad on morfoloogiliselt ja käitumuslikult emased ning samuti viljastumisvõimelised (Narita

jt. 2007; Narita jt. 2011). *W. pipientis* on leitud ka koerlibliklastel *Acraea encendon*, *A. encedana*, *Hypolimnas bolina* ja leediklastel *Ostrinia furnacalis*, *O. orientalis*, *O. scapularis*, *O. zaguliaevi*, seal on mehhanismiks isaste tapmine (Kageyama jt. 2012). *Spiroplasma ixodetis* esinemist on leitud monarhliblikal *Danaus chrysippus* ja leediklasel *O. zaguliaevi*, mehhanismiks isaste tapmine (Kageyama jt. 2012).

6. Materjalid ja meetodid

6.1 Uuritavad liigid

Võsavaksik (*Ematurga atomaria*) on päevase eluviisiga liblikas (Leraut 2009; Vellau jt. 2013). Ta on tavaline liik mitmesugustes elupaikades üle Euroopa ning on väga arvukas kanarbikurohketes soodes ja nõmmedel (Leraut 2009; Vellau jt. 2013). Tema röövikud on polüfaagsed ning neil on viis kasvujärku (Leraut 2009; Vellau & Tammaru 2012). Põhja-Euroopas on võsavaksiku röövikute peamiseks toiduks kanarbik ja mustikas (Porter 1997; Sandre jt. 2013). Võsavaksikute suurus on populatsiooniti erinev: näiteks samadel tingimustel kasvades oli Gruusia madalamatest kõrgustest pärit populatsiooni nukkude kaal keskmiselt kaks korda suurem kui Eesti populatsioonidel (Meister jt. 2018).

Võrkvaksik (*Chiasmia clathrata*) on laia levikuga liblikas, kellel on sõltuvalt suve pikkusest üks või kaks pesakonda aastas: kui rööviku arenguks sobivat aega on üle 130 päeva aastas, on võrkvaksikul kaks põlvkonda (Välimäki jt. 2013). Lõunapoolsetest regioonidest pärit võrkvaksikutel on suurem tõenäosus saada valmikuks diapausi läbimata kui põhjaregioonides, seejuures emastel on see tõenäosus suurem kui isastel (Wiklund jt. 1992; Välimäki jt. 2013). Seda saab seletada protandriaga, mille tõttu isastel on kasulikum pigem kooruda järgmisel aastal kui samal suvel liiga hilja (Wiklund jt. 1992; Välimäki jt. 2013). Välimäki jt. (2013) uurisid 18 võrkvaksiku populatsiooni Lõuna-Eestist (57°N) Põhja-Soomeni (66°N) ning leidsid kõikides uuritud populatsioonides peale kõige põhjapoolsema populatsiooni, et emased olid isastest suuremad. Võrkvaksiku röövikud on polüfaagsed, ning toituvad näiteks madaratest ja liblikõielistest (Porter 1997).

6.2 Esimene uurimus: võsavaksik

6.2.1 Katse kirjeldus

Katses kasvatati laboritingimustes võsavaksikuid viiest populatsioonist, seejuures on esindatud nii Eesti kui Gruusia päritolu võsavaksikud. Gruusia päritolu võsavaksikud olid püütud 2012-2013 aasta käigus kahest populatsioonist: Marelisi (madalamad kõrgused) ja Gveleti (kõrgemad kõrgused). Eesti päritolu võsavaksikud on püütud Tähtverest, Karilatsist ja Tõstamaalt. Katse viidi läbi 2016. aastal kasutades eelnevalt laboris mitme põlvkonna jooksul kasvatatud võsavaksikuid.

Juuni alguses koorunud võsavaksikute emased paaritati samast populatsioonist pärit isasega, selleks paigutati paar ühiselt purki ning munemiseks paigutati purki ka salvrätik, mis oli eelnevalt immutatud kas puhta veega või suhkrulahusega. Igapäevaselt tõsteti liblikapaar

järgmisesse purki, sellega sai teha kindlaks, mis päeval munad olid munetud. Paaritumisel ja munemisel olid liblikad 23°C juures ja valguseks päevavalgus.

Salvrätiku veega või suhkrulahusega immutamise eesmärgiks oli tagada emaliblikatele erinevad keskkonnatingimused ja mõjutada ema toitumusega tema konditsiooni. Katse käigus uuriti, kas ema toitumisel võib olla mõju järglaste sugude suhtele ja munade suurusele.

Katses oli kokku 30 emaliblikat. Iga emase iga munemispäeva kohta munetud munadest võeti juhuslikult 10 muna (kuuel juhul võeti 30 muna), millel mõõdeti ära pikkus (defineeritud kui muna kõige pikem koht), laius (defineeritud kui muna kõige laiem koht) ja kaal. Kui päevas munetud munade arv oli väiksem kui 10, mõõdeti ära kõik munetud munad. Muna suuruse hindamiseks mune nii kaaluti kui mõõdeti, seetõttu, et ei ole teada, kas ja kuidas emaliblikas muna suurust hindab.

Järgnevalt paigutati mõõdetud munad üksikult purki. Mune jälgiti igapäevaselt ning rööviku koorumispäev dokumenteeriti. Äsjakoornud röövikud kaaluti ning kasvatati üksikult purgis 20°C juures, valgusrežiimil 14:10 ja toidutaimeks kasutati harilikku mustikat (*Vaccinum myrtillus*). Röövikutel vahetati toitu iga kolmas päev. Röövikute positsiooni kasvukapis muudeti juhuslikult, et vältida asukoha mõju rööviku kasvule. Röövikuid jälgiti igapäevaselt ning eelnukkumispäev dokumenteeriti.

Pärast nukkumist oodati vähemalt nädal aega ja siis määrati nukkude sugu. Nukkude sugu määrati vaadeldes morfoloogilisi tunnuseid.

6.2.2 Andmeanalüüs

Leidmaks tõendeid soo allokatsiooni plastilisuse kohta võsavaksikutel, uuriti, kas järglaste sugude suhe sõltus emaliblika keskkonnast munemise ajal (toidetud või mitte). Leidmaks tõendeid muna suuruse plastilisusest, uuriti muna suuruse sõltuvust vanema poolt kogetud keskkonnast ja soost. Tõendamaks allokatsiooni plastilisust uuriti ka järglaste soo sõltuvust munemise ajast (emase esimesed vs viimased munad). Uuriti ka soo allokatsiooni evolutsioneerumise võimalikkust analüüsides võsavaksikute järglaste sugude suhte erinemist pesakonniti (viitaks geneetilisele muutlikkusele) ning seda, kas muna kaalust sõltub hilisem nuku kaal (sel juhul oleks oodata valikusurvet muna suurusele).

Lisaks uuriti, kas rööviku arengukestus sõltus soost, sest ajastressi tõttu parasvöötme keskkonnas võib valikusurve tõttu olla eelistatud üks sugu teisele.

Soo sõltuvust munemisjärjekorrast uuriti logistilise regressiooni teel. „Munemisjärjestus“ kirjeldab mitmendal päeval on muna munetud. Lisaks sai munemisjärjestus jagatud ka kategooriatesse „algus“, „keskmine“ ja „lõpp“ ning analüüsitud hii-ruut testiga. Kategooriatesse jagamine toimus munemispäev/(munemispäevad kokku) suhte alusel. Kui suhte väärtus oli alla 1/3 (kaasa arvatud) siis sai defineeritud see munemispäev alguseks, kui väärtuseks oli rohkem kui 1/3 ning kuni 2/3 (kaasa arvatud) sai defineeritud kui keskmine ning üle 2/3 defineeriti kui lõpp (analüüsi võeti liblikad, kes munesid vähemalt 3 päeva). Gruppidesse jagamine toimus seetõttu, et „munemisjärjestus“ per se ei anna infot, kas muna on munetud alguses või lõpus. Mõned liblikad munesid ühe päeva ja teised munesid kuus päeva, seetõttu munemisjärjestus väärtusega „1“ ei anna kogu informatsiooni muna reaalsest munemisjärjestusest.

Andmeanalüüsiks kasutati t-teste ja hii-ruut, GLM teste ja logistilist regressiooni. Andmeanalüüsi viidi läbi programmis STATISTICA- Version 13.5.0.17 (TIBCO Software Inc.). Samas programmis on koostatud ka graafikud.

6.3 Teine uurimus: võrkvaksik

6.3.1 Katse kirjeldus

Laboratoorses kasvatuskatses kasutatud emaliblikad püüti 2018. aasta mais Eestist, kokku neljast populatsioonist: Maaritsa (5 liblikat), Niitsiku (9 liblikat), Piusa (6 liblikat) ja Tabina (3 liblikat). Liblikad paigutati ükshaaval purkidesse, pakkudes neile munemiseks aas-seahernest (*Lathyrus pratensis*) ning toiduks suhkrulahusega immutatud salvrätikut. Purgid olid 23°C juures ja valguseks päevavalgus.

Iga päev jälgiti, kas munetud munadest kooruvad röövikud, ning koorumisel eraldati need gruppidesse purkidesse (võimalusel moodustati neli viiest gruppi, ning juhul kui koorus rohkem röövikuid, tehti lisagrupid, kus oli maksimaalselt 20 röövikut), edaspidi käsitletud kui treatment=grupp. Lisaks 49 röövikut kolmelt emaselt pandi üksikult kasvama, edaspidi käsitletud kui treatment=üksik. Röövikud kasvatati valgusrežiimil L3 ning valguse ja pimeduse suhe oli 16:8 tundi. Rööviku toidutaimeks oli aas-seahernes. Röövikuid kasvatati topsides, millel oli tagatud taimetele vee kättesaadavus ning seetõttu taimi vahetati vastavalt vajadusele. Taimede seisukorda jälgiti igapäevaselt.

Samuti jälgiti röövikute arengut igapäevaselt ning nende viimasesse kasvujärku jõudes eraldati osad röövikud juhuslikult gruppides elavates purkidest ning kasvatati eraldi teistel tingimustel, seejuures eri pesakondadest röövikud olid eraldi purkides, edaspidi käsitletud

kui treatment=halb. Neid röövikuid kasvatati viimases kasvujärgus kordamööda ühel päeval koos toidutaimega ning teisel päeval ilma toidutaimeta, eesmärgiks imiteerida rööviku arenemise jaoks halbu keskkonnatingimusi. Samuti dokumenteeriti eelnukkumispäev ning nukkude sood määrati, kui nukkumisest oli möödas vähemalt nädal, kasutades morfoloogilisi tunnuseid.

6.3.2 Andmeanalüüs

Võrkvaksikute katses uuriti, kas soo allokatsiooni evolutsioneerimiseks vajalik geneetiline muutlikkus on olemas, uurides järglaste sugude suhte sõltumist pesakonnast.

Uurides põhjuseid, mis võiksid tekitada valikusurvet plastilise soo allokatsiooni osas, vaadeldi arengukestuse sõltuvust soost (ajastressi tingimustes võib olla eelistatud üks sugu teisele). Samuti uuriti, kas röövikute kasvutingimused mõjutavad sugude suhet. Selline mõju viitaks soost sõltuvale suremusele, mis ühelt poolt näitab, kas mingitel tingimustel võiks olla valikusurve suurema elumusega soo kasuks ning teiselt poolt annab lisainformatsiooni sugude suhete uurimise taustast, et kui palju teatud tingimustes primaarne sugude suhe erineb sekundaarsest sugude suhtest.

Andmeanalüüsis kasutati GLM analüüsi ja hii-ruut teste. Andmeanalüüsi viidi läbi programmis STATISTICA- Version 13.5.0.17 (TIBCO Software Inc.). Samas programmis sai koostatud ka joonised. Koorumisjärjekord on jagatud gruppideks „algus“, „keskmine“ ja „lõpp“ samal põhimõttel kui võsavaksiku katses munemisjärjekord.

6.4 Töö autori roll

Võsavaksiku katses osales autor liblikate paaritamises. Kõik muna suuruse andmed (kaal, pikkus, laius) on kogutud autori poolt. Samuti on äsjakoornud röövikute kaal mõõdetud töö autori poolt. Röövikute kasvatamine viidi valdavalt läbi töö autori poolt, kuid abiks olid ka töökaaslased. Nukkude kaal on mõõdetud töö autori poolt. Nukkude sood on osaliselt määratud ka töökaaslaste poolt.

Võrkvaksiku katses viis autor läbi pilootuuringu ning katses kasutatud liblikad on kõik püütud autori enda poolt. Liblikate munetamine ning gruppidesse jagamine toimus autori poolt. Röövikute toitmisel, nukkude kaalumisel ja sugude määramisel olid abiks ka töökaaslased.

Andmeanalüüs on viidud läbi töö autori poolt.

7. Tulemused

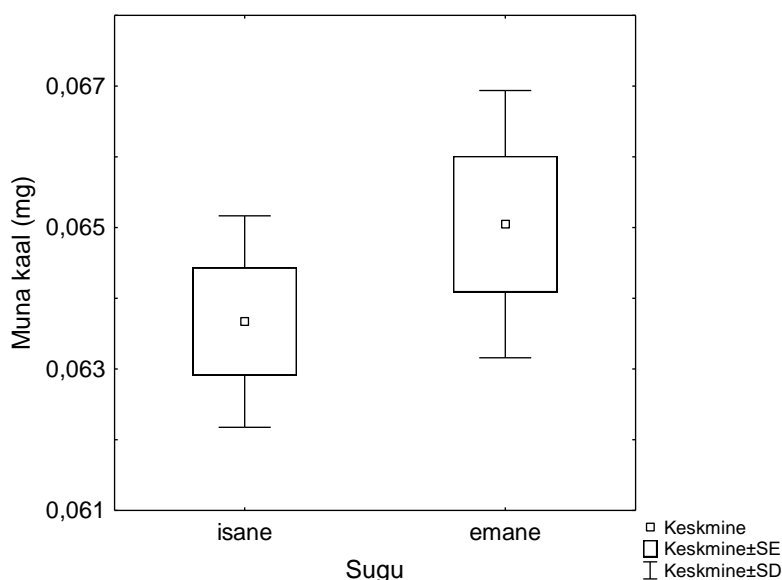
7.1 Võsavaksiku katse tulemused

Kokku sai mõõdetud ja kaalutud 1218 võsavaksiku muna. Munad olid pärit liblikatelt kolmest piirkonnast Gveleti (Gruusia), Marelisi (Gruusia) ja Eesti populatsioonidest (Karilatsi, Tähtvere, Tõstamaa). Muna kaal erines vaksikute päritolupiirkondede vahel ($F_{2,1214}=357,51$; $p<0,001$), Eesti populatsioonide munade keskmine kaal oli 0,0531 mg ($N=618$), Marelisi populatsiooni munade keskmine kaal oli 0,0593 ($N=399$) ja Gveleti populatsiooni munade keskmine kaal oli 0,0815 mg ($N=138$). Munadest koorus 578 röövikut, piirkondade vahel rööviku kaal erines ($F_{2,575}=213,01$; $p<0,001$), nimelt äsjakoorunud rööviku keskmine kaal oli Eesti populatsioonides 0,0326 mg ($N=310$), Marelisi populatsioonis 0,0393 mg ($N=180$) ja Gveleti populatsiooni keskmine oli 0,0515 mg ($N=88$). Kokku nukkus 412 röövikut, kellest 229 olid isased ning 183 emast.

7.1.1 Sugu mõjutavad faktorid

7.1.1.1 Muna kaalu sõltuvus soost

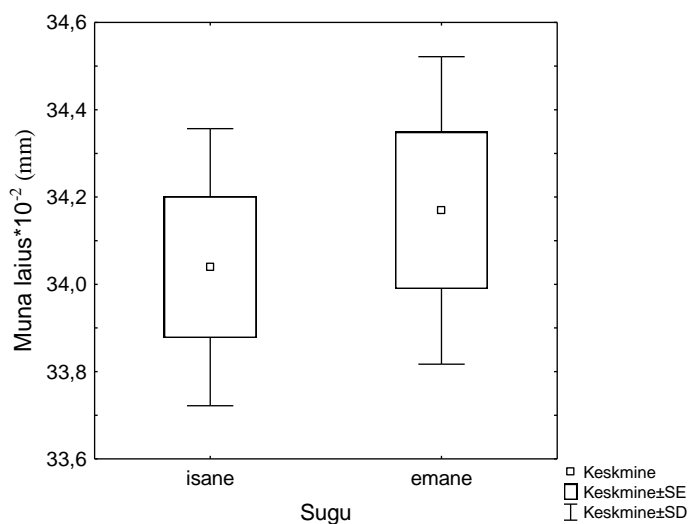
Katse tulemusena ei leitud, et sool oleks mõju muna kaalule ($t=-1,13$; $df=410$; $p=0,25$) (Joonis 2.). Emased olid küll keskmiselt veidi suuremad; isase muna keskmine kaal oli $0,0637\pm 0,012$ mg ja emase muna keskmine kaal $0,065\pm 0,013$ mg (keskmine \pm SD; \pm kirjeldab siin ja edaspidi standardhälvet).



Joonis 2. Võsavaksiku muna kaalu sõltuvus soost. Ei leitud, et sugu mõjutaks muna kaalu. Emaste munade kaal oli keskmiselt veidi suurem kui isaste munade kaal.

7.1.1.2 Muna laiuse sõltuvus soost

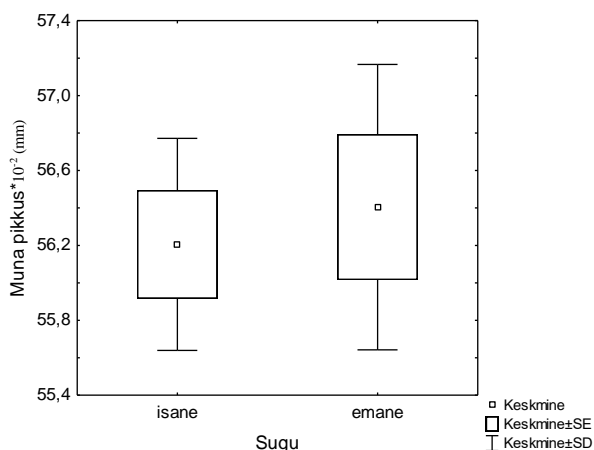
Katse tulemusena ei leitud, et sool oleks mõju muna laiusele ($t=-0,54$; $df=410$; $p=0,59$). Keskmiselt oli emase muna laius natuke suurem, nimelt emase muna laiuse keskmine oli $0,342\pm 0,024$ mm ja isase muna laiuse keskmine oli $0,34\pm 0,025$ mm (Joonis 3.).



Joonis 3. Võsavaksiku muna laiuse sõltuvus soost. Keskmiselt olid emased munad laiemad kui isased munad, kuid katses ei leitud, et sool oleks mõju muna suurusele.

7.1.1.3 Muna pikkuse sõltuvus soost

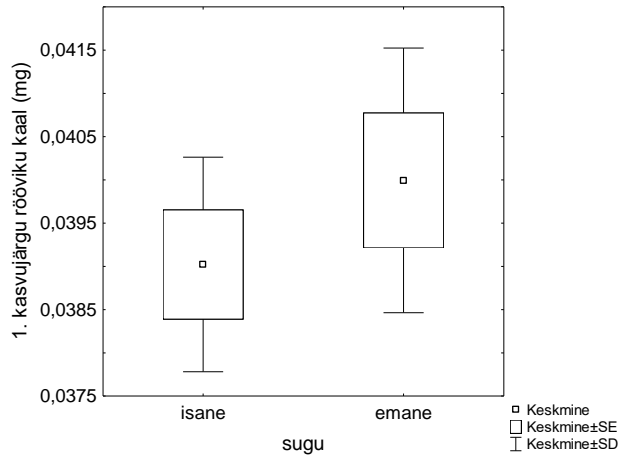
Katse tulemusena ei leitud, et sool oleks mõju muna pikkusele ($t=-0,42$; $df=410$; $p=0,68$). Sellegipoolest oli keskmiselt emase muna pikkus ($0,564\pm 0,053$ mm) veidi suurem kui isase muna pikkus ($0,562\pm 0,044$ mm) (Joonis 4.).



Joonis 4. Võsavaksiku muna pikkuse sõltuvus soost. Emased munad olid keskmiselt veidi pikemad kui isased, kuid katses ei leitud, et sool oleks mõju muna pikkusele.

7.1.2 Äsjakoorunud rööviku kaalu sõltuvus soost

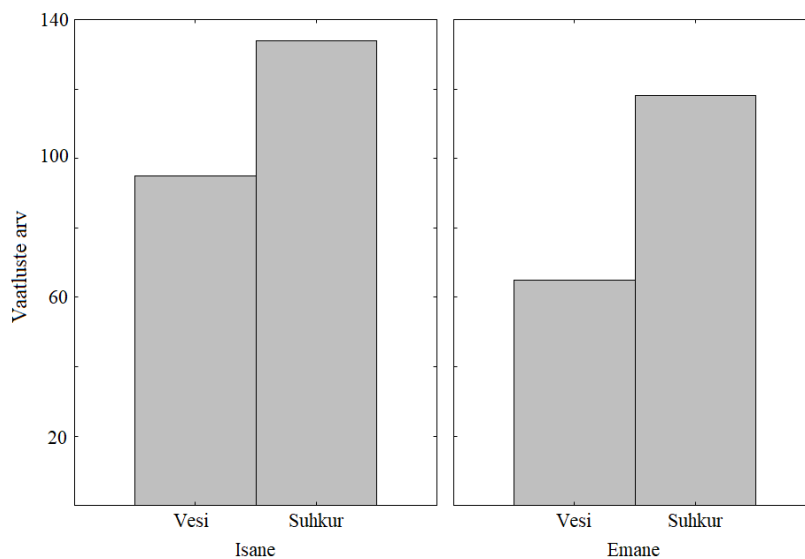
Ei leitud, et sool oleks mõju rööviku kaalule ($t=-0,98$; $df=410$; $p=0,33$), kuigi keskmiselt oli emase rööviku kaal ($0,04\pm 0,01$ mg) suurem kui isasel ($0,039\pm 0,01$ mg) (Joonis 5.).



Joonis 5. Äsjakoorunud võsavaksikute röövikute kaalu sõltuvus soost. Joonisel on kujutatud esimese kasvujärgu rööviku kaale munast koorudes, isased röövikud olid veidi väiksemad kui emased. Sool siiski mõju rööviku kaalule ei leitud.

7.1.3 Soo sõltuvus vanema parameetritest

Soo ja vanema keskkonnast (kas toideti suhkrulahusega või veega) vahel ei leitud statistiliselt olulist assotsiatsiooni ($\chi^2=1,52$; $df=1$; $p=0,22$) (Joonis 6.). Soo sõltuvust pesakonnast ei olnud juhuslikult erinev ($\chi^2=28,15$; $df=29$; $p=0,51$).



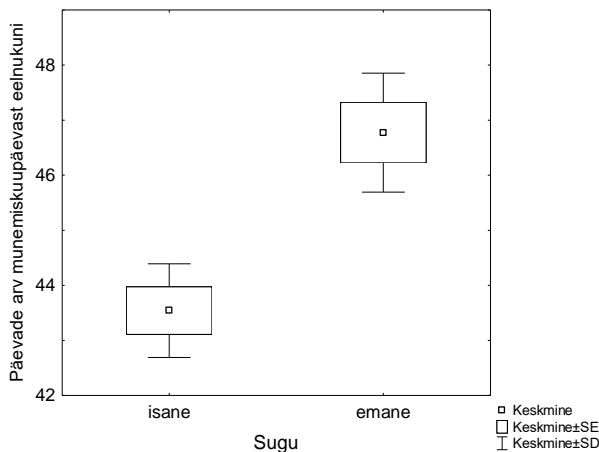
Joonis 6. Võsavaksiku soo sõltuvus vanema poolt kogetud keskkonnast. Vanema keskkonna ja järglase soo vahel ei leitud statistiliselt olulist assotsiatsiooni.

7.1.4 Soo sõltuvus munemisjärjekorrast

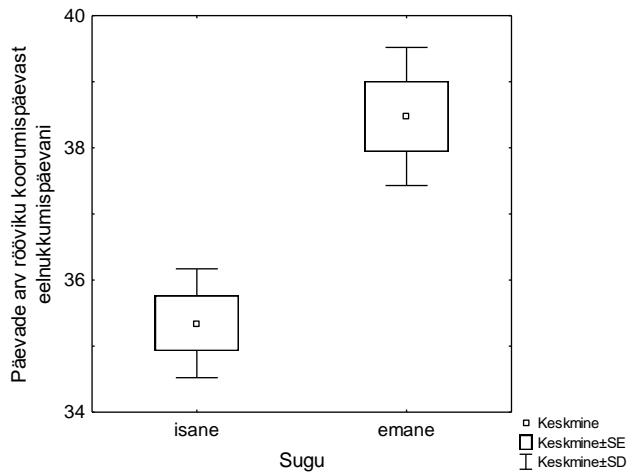
Logistilise regressiooni tulemus näitab, et muna sugu ei sõltunud munemisjärjekorrast ($\text{Chi}^2=0,49$; $\text{df}=1$; $p=0,49$). Samuti ei sõltunud sugu ka sellest, kas muna oli munetud munemisperioodi alguses, keskel või lõpus ($\text{Chi}^2=2,57$; $\text{df}=2$; $p=0,17$).

7.1.5 Arengukestuse sõltuvus soost

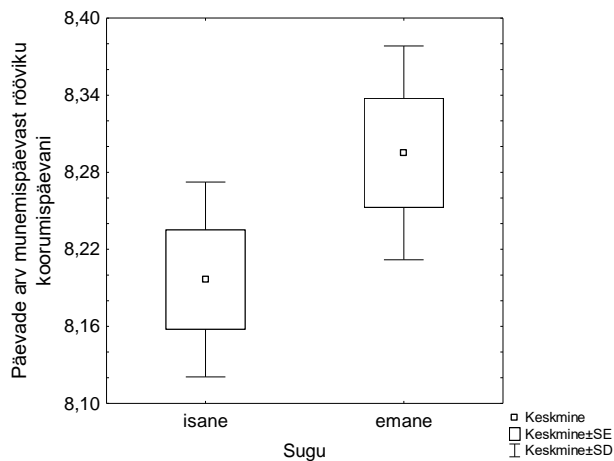
Leiti, et kui arengukestus (aeg munemisest eelnukuni) on pikem, on suurem tõenäosus olla emane ($\text{Chi}^2=21,1$; $\text{df}=1$; $p<0,001$). Emastel kulus kauem aega, et areneda munast eelnukuks, keskmiselt $46,77\pm 7,41$ päeva kui isastel, kel kulus keskmiselt $43,54\pm 6,46$ päeva ($t=-4,67$; $\text{df}=401$; $p<0,001$) (Joonis 7.). Samuti kulus emastel rohkem aega, et esimesest kasvujärgust eelnukuni jõuda (emastel kulus $38,48\pm 7,18$ päeva ja isastel $35,35\pm 6,26$ päeva) ($t=-4,67$; $\text{df}=401$; $p<0,001$) (Joonis 8.). Ei leitud, et emastel oleks muna staadium pikem kui isastel, emased olid keskmiselt munastaadiumis $8,3\pm 0,57$ päeva ja isased $8,2\pm 0,59$ päeva ($t=-1,71$; $\text{df}=410$; $p=0,09$) (Joonis 9.).



Joonis 7. Soo sõltuvus arengukestusest (munast eelnukuni) võsavaksikutel. Joonisel on kujutatud arengukestuse pikkust munast eelnukuni. Võsavaksikul oli isaste arengukestus lühem kui emastel ($t=-4,67$; $\text{df}=401$; $p<0,001$).



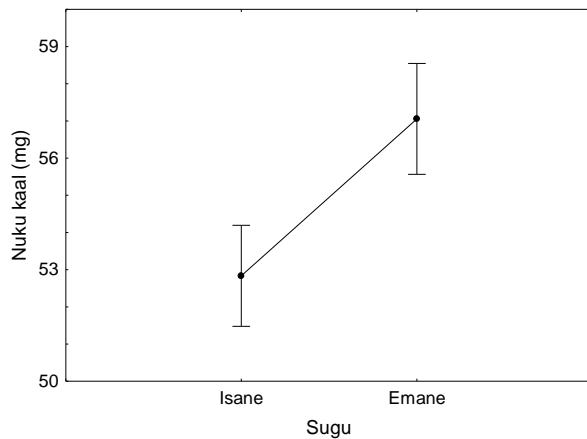
Joonis 8. Soo sõltuvust arengukestusest (rööviku koorumispäevast eelnukuni) võsavaksikutel. Leiti, et isastel nukkudel kulub vähem aega rööviku koorumispäevast eelnukuni ($t=-4,67$; $df=401$; $p<0,001$).



Joonis 9. Soo sõltuvus munastaadiumi pikkusest võsavaksikutel. Katses ei leitud, et munastaadiumi pikkus sõltuks soost, siiski olid isased veidi vähem muna staadiumis kui emased.

7.1.6 Nuku kaalu mõjutavad faktorid

Nuku kaalu analüüsiva GLM testi tulemusena leiti, et nuku kaal sõltub soost ($F_{1,380}=28,87$; $p<0,001$) ja pesakonnast ($F_{29,380}=41,56$; $p<0,001$), kuid nuku kaal ei sõltunud muna kaalust ($F_{1,380}=0,07$; $p=0,85$). Emased nukud olid suuremad kui isased (keskmise isase nuku kaal 52,84 mg ja emase nuku kaal 57,06 mg) (Joonis 10.).

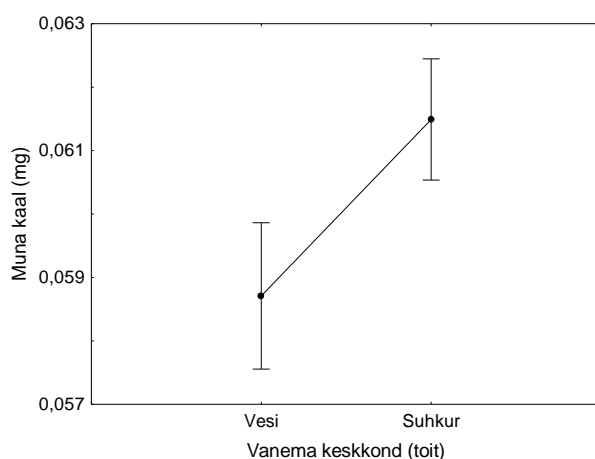


Joonis 10. Nuku kaalu sõltuvus soost võsavaksikul. Nuku kaal sõltus soost ($F_{1,380}=28,87$; $p<0,001$), keskmine isase nuku kaal oli 52,84 mg ja emase nuku kaal 57,06 mg. Punktid kujutavad keskmisi nuku kaale mõlemal sool ning vertikaaljooned kujutavad 95% usaldusintervalle.

GLM analüüsi tulemusena selgus, et nuku kaal erines ka populatsiooniti ($F_{4,406}=256,94$; $p<0,001$), lisafaktorina kaasatud sugu. GLM analüüsi tulemusena (lisafaktor sugu) selgus, et ka kolme eri piirkonna (Gveleti, Marelisi, Eesti) vahel on nuku kaal erinev ($F_{2,408}=492,01$; $p<0,001$). Gveleti populatsiooni keskmine kaal 57,06; Marelisi 74,62 ja Eesti 44,6 mg.

7.1.7 Muna kaalu sõltuvus vanema keskkonnast

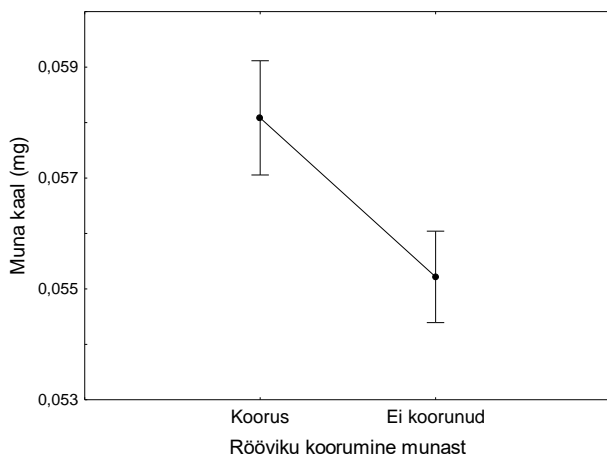
Muna kaal sõltus vanema keskkonnast ($F_{1,1211}=16,67$; $p<0,001$), lisafaktorina kaasatud populatsioon (Joonis 11.). Kui vanem oli saanud toiduks suhkrulahust, oli tema munade keskmiseks kaaluks 0,062 mg ja kui toiduks oli saadud ainult vett, oli keskmine muna kaal 0,059 mg.



Joonis 11. Muna kaalu sõltuvus vanema keskkonnast. Võsavaksiku muna kaal sõltus sellest, kas vanemat toideti suhkrulahuse või veega ($F_{1,1211}=16,67$; $p<0,001$). Suhkrulahusega toidetud vanemate munad (0,062 mg) olid keskmiselt suuremad kui veega toidetud vanemate munad (0,059 mg). Punktid kujutavad erinevast keskkonnast pärit emade munetud munade keskmisi kaalusid ning vertikaaljooned 95% usaldusintervalle.

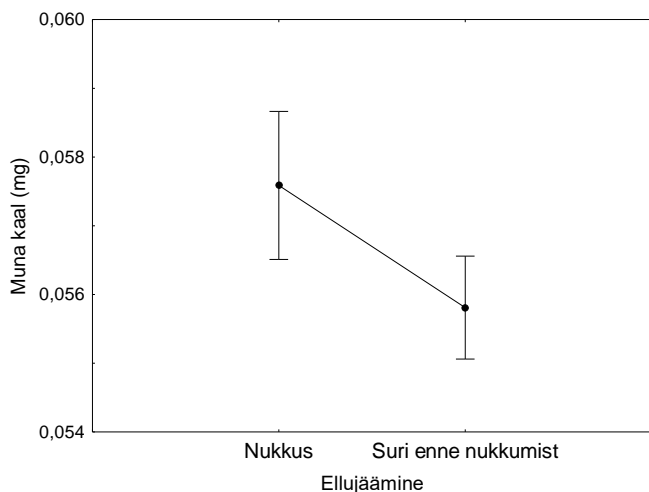
7.1.8 Järglaste ellujäämus sõltuvalt muna kaalust

Muna kaalust sõltus, kas munast koorus röövik või mitte ($F_{1,1164}=20$; $p<0,001$), analüüsi oli kaasatud lisafaktor pesakond. Keskmiselt koorunud muna kaal oli 0,058 mg ja koorumata jäänud muna kaal 0,055 mg (Joonis 12.).



Joonis 12. Võsavaksikute rööviku koorumine sõltuvalt muna suurusest. Võsavaksiku muna kaalust sõltus, kas röövikud koorusid või mitte ($F_{1,1164}=20$; $p<0,001$). Suurtematest munadest oli suurem tõenäosus kooruda. Punktid kujutavad keskmisi kaale, millal röövik koorus ja millal mitte. Vertikaaljooned tähistavad 95% usaldusintervalle.

Muna kaalust sõltus ka ellujäämine ehk kui paljud jõudsid nukustaadiumisse ($F_{1,1165}=9,02$; $p=0,003$), analüüsi oli kaasatud pesakond lisafaktorina. Nukustaadiumini jõudnud liblikatel oli keskmine muna suurus 0,058 mg ja nendel, kes ei jõudnud 0,056 mg (Joonis 13.).



Joonis 13. Muna kaalust sõltuv ellujäämus võsavaksikutel. Liblika arenemine nukustaadiumini, sõltus muna kaalust ($F_{1,1164}=9,02$; $p=0,003$), suurematel munadel oli suurem tõenäosus nukkuda kui väiksematel munadel. Punktid kujutavad keskmisi muna kaalusid, millal munast arenes nukk ja millal järglane suri enne nukkumist. Vertikaaljooned tähistavad 95% usaldusintervalle.

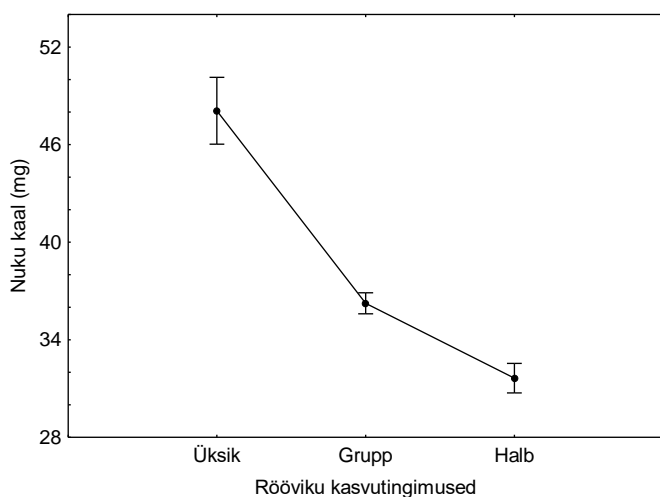
7.2 Võrkvaksiku katse tulemused

7.2.1 Soo sõltuvus rööviku keskkonnatingimustest ja pesakonnast

Hii-ruut testi rakendades ei leitud, et sugu oleks sõltunud sellest, millises keskkonnas röövik oli kasvanud ($\text{Chi}^2=0,26$; $\text{df}=2$; $p=0,89$). Samuti ei leitud, et pesakonniti oleks sugu erinenud ($\text{Chi}^2=20,6$; $\text{df}=22$; $p=0,55$).

7.2.2 Nuku kaalu sõltuvus soost, pesakonnast ja rööviku keskkonnatingimustest

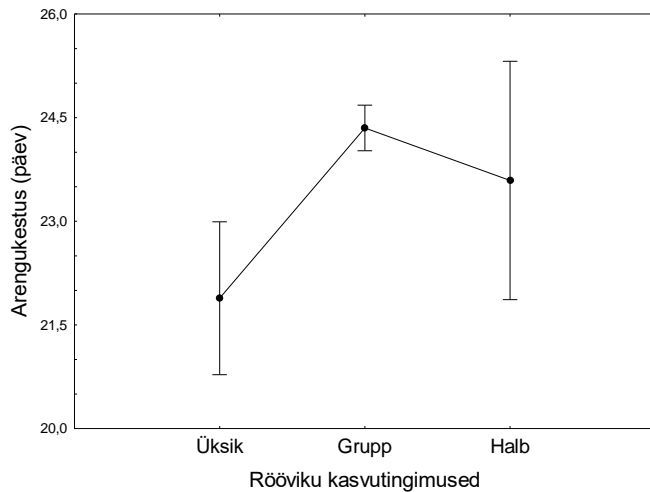
GLM analüüsi tulemusena ei leitud, et nuku kaal oleks sõltunud soost ($F_{1,658}=1,88$; $p=0,17$), kuid isaste nukkude keskmine kaal (38,9 mg) oli siiski suurem kui emaste nukkude (38,4 mg) kaal. Nuku kaal sõltus rööviku kasvutingimustest ($F_{2,658}=140,78$; $p<0,001$) ning pesakonnast ($F_{22,658}=7,09$; $p<0,001$). Üksikuna topsis kasvanud röövikute keskmine nuku kaal oli 48,08 mg, mitmekesi topsis olnud röövikute keskmine nuku kaal oli 36,24 mg ja halbades kasvutingimustes röövikute keskmine nuku kaal oli 31,64 mg (Joonis 14.).



Joonis 14. Võrkvaksiku nuku kaalu sõltuvus rööviku kasvutingimustest ($F_{2,658}=140,78$; $p<0,001$). Kõige suurema nuku kaaluga olid üksikult kasvanud röövikud (keskmine 48,08 mg), kõige väiksemad halbades keskkonnatingimustes (keskmine 31,64 mg) ning grupis kasvanud olid vahepealsed (keskmine 36,24 mg). Punktid tähistavad keskmisi nuku kaale erinevates kasvutingimustes, vertikaaljooned tähistavad 95% usaldusintervalle.

7.2.3 Arengukestuse sõltuvus soost ja rööviku keskkonnatingimustest

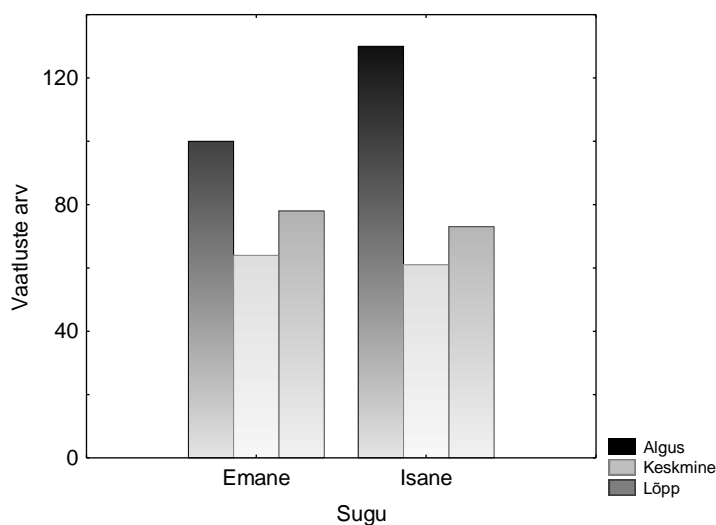
GLM analüüsi rakendades ei leitud arengukestuse (päevade arv rööviku koorumisest eelnukuni) sõltuvust soost ($F_{1,492}=2,54$; $p=0,11$), kuigi emaste keskmine arengukestus (23,45 päeva) oli pikem kui isaste keskmine arengukestus (23,1 päeva). Arengukestus sõltus pesakonnast ($F_{22,492}=3,15$; $p<0,001$) ja rööviku kasvutingimustest ($F_{2,492}=9,47$; $p<0,001$) (Joonis 15.).



Joonis 15. Võrkvaksiku arengukestuse sõltuvus rööviku kasvutingimustest. Arengukestus sõltus rööviku kasvutingimustest ($F_{2,492}=9,47$; $p<0,001$). Üksikuna kasvanud röövikutel oli kõige lühem arengukestus (keskmiselt 21,9 päeva), grupina kõige pikem (keskmiselt 24,35 päeva) ja halbades tingimustes vahepealne (keskmiselt 23,59 päeva). Punktid kujutavad keskmisi arengukestusi erinevates kasvutingimustes ning vertikaaljooned 95% usaldusintervalle.

7.2.4 Soo sõltuvus koorumispäevast

GLM analüüsi tulemusena selgus, et sugu ei sõltu koorumisjärjekorrast ($F_{1,494}=1,89$; $p=0,17$), analüüsis lisafaktor pesakond. Emane röövik koorus keskmiselt 2,54 koorumispäeval ja isane 2,35 koorumispäeval. Koorumispäev on defineeritud kui „mitu päeva on möödas esimesest rööviku koorumisest pesakonnas“. Jagades koorumispäevad kolme gruppi: „algus“, „keskosa“ ja „lõpp“ ning analüüsid tulemusi hii-ruut testiga, ei leitud koorumisajal ning sool (seost $\text{Chi}^2=3,2$; $\text{df}=2$; $p=0,2$) (Joonis 16.).



Joonis 16. Soo sõltuvus koorumisajast võrkvaksikutel. Koorumisaja ja soo vahel sõltuvust ei leitud ($\text{Chi}^2=3,2$; $\text{df}=2$; $p=0,2$), kuid alguses oli veidi rohkem isaseid koorujaid ning lõpus veidi rohkem emaseid koorujaid.

8. Arutelu

Soo allokatsiooni plastilisust katses ei suudetud tõestada. Võsavaksiku järglaste sugu ei sõltunud vanema poolt kogetud keskkonnast, sugu ei sõltunud muna munemise järjekorrast ning muna suurusest. Sellegipoolest emased munad olid veidi suuremad kui isased munad, mis näitab, et soo allokatsioon võib siiski eksisteerida ning edaspidised analüüsid peaksid kasutama suuremaid valimeid.

Plastilise soo allokatsiooni tekkeks vajalikke tingimusi uurides selgus, et sugude suhe ei erinenud kummalgi liigil pesakondade vahel ning võsavaksikutel ei sõltunud nuku kaal muna suurusest. Muna suurus oli plastiline, paremates keskkonnatingimustes mununud emaliblikatel olid suuremad munad.

Plastilist soo allokatsiooni soodustavaid faktoreid uurides selgus, et võsavaksikul sõltus arengukestus soost. Võrkvaksiku rööviku kasvutingimustel ei olnud mõju sugude suhtele.

Järgnevalt analüüsin soo allokatsiooniga seotud ja ka muid katse tulemusi täpsemalt liigiti.

8.1 Võsavaksik

Uurimuses oli kaasatud kolmest piirkonnast võsavaksikuid. Piirkondade vahel nukkude kaalud erinesid ja kõige suuremad liblikad olid Marelisi populatsioonis (Gruusia madalamad kõrgused), seejärel Gveleti (Gruusia mägi piirkond) ning kõige väiksemad Eesti populatsioonides. Mitmed varasemad uurimused on leidnud seose muna suuruse ja täiskasvanud isendi kehakaalu suures (Fox 1993; Kojima 2015), ometi käesolevas uurimuses ei leitud, et muna suurusest sõltuks nuku suurus. Meister jt. (2018) leidsid, et võsavaksikutel munade ja äsjakoornud röövikute suurus erineb populatsiooniti, kuid rööviku kestumisel teise kasvujärku see vahe kaob ning suuruse erinevus tekib uuesti arengu käigus läbi erineva arengukestuse.

Kõige suuremad munad olid pärit Gveleti populatsioonist (mäGINE piirkond). Varasemates uuringutes on leitud, et suuremate munade munemine suurendab kohasust eriti just kehvemates tingimustes ja tihtipeale munevad putukad suuremad munad halvemas keskkonnas, et suurendada nende võimalust ellu jääda. Näiteks Leather ja Burnand (1987) leidsid, et männiõlane muneb halvale toidutaimetele suuremad munad ning heale toidutaimetele väikesed munad. Just nimelt seetõttu, et kui keskkonnatingimused on head, siis järglasel on piisavalt palju ressursse saadaval ning kui keskkonnatingimused on halvad,

oleks järglasel võimalus kasutada munas olevaid ressursse. Võib oletada, et mägistel aladel on toitumistingimused kehvemad ja seetõttu ka suurem muna suurus antud populatsioonis.

Suuremal muna suurusel oli eelised järglase ellujäämusel. Suurematel munadel oli suurem tõenäosus kooruda kui väikesematel munadel. Ka varasemad uurimused on leidnud, et suuremate munade koorumisprotsent on suurem (Fox 1993). Selle peamiseks põhjuseks saab pidada seda, et suuremates munades on arenevale embrüole rohkem ressursse ja võimalik, et suurem muna pakub ka paremat kaitset negatiivsete keskkonnafaktorite eest. Samuti sõltus muna suurusest nuku staadiumini jõudmise tõenäosus, nimelt oli suuremast munast pärit röövikul suurem tõenäosus nukkuda.

Toidu kättesaadavus täiskasvanutele on üks olulisemaid keskkonnatingimusi ning varasemad uuringud on näidanud, et sellest sõltub paljudel liikidel sugude suhe (Rivers & Crawford 1974; Komdeur jt. 1997). Samuti on selgunud, et järglaste toidu kättesaadavusel on oluline mõju sugude suhtele. Näiteks peremeesorganismi suuruse mõju parasitoidi järglaste sugude suhtele (Kishi 1970). Katses olnud valmikuid manipuleeriti, osale liblikatest anti toiduks suhkrulahust ja teistele vett, imiteerides seeläbi head ja halba keskkonda. Käesolevas uurimuses ei leitud, et vanema toitmisel oleks mõju järglaste sugude suhtele. Järgnevates uurimustes oleks asjakohane manipuleerida ka signaale järglaste keskkonna oodatavast kvaliteedist, näiteks siis osale emaliblikatest eksponeerida munemisel röövikute toidutaime ja teistele mitte. Lisaks oleks hea kaasata vanemate konditsiooni hindamiseks nende enda kaal, sest varasemad uuringud on leidnud mõju emasorganismi ja tema munetud munade vahel, nt. Schenk ja Söndgerath (2005) uurisid muna suuruse erinevusi üheksal erineval kiili liigil ja leidsid, et ema suurus mõjutab muna pikkust ja laiust eri liikide muna suuruste vahel. Samuti vaksiklaste fülogeneetilisel uurimisel Davis jt. (2012) leidsid, et ema suurusel ja muna suurusel on positiivne korrelatsioon. Seejuures muna suurusel oli väiksem fülogeneetiline signaal (*phylogenetic signal*) kui keha suurusel, millest järeldati, et muna suurus on mõjutatud ema keha suurusest mitte vastupidi. Suurematel emadel võib olla suurem sigimiseks kasutatavate ressursside hulk (Meikle jt. 1984) ja seeläbi võimalus rohkem panustada järglastesse (näiteks suurema muna suuruse läbi).

Vanema toitmisest sõltus munetud munade kaal. Nendel liblikatel, keda toideti suhkrulahusega oli suurem muna kaal kui neil, keda toideti veega. Sarnaseid tulemusi on näidatud ka varasemates uuringutes, näiteks Walzer ja Schausberger (2015) leidsid, et toitumistingimused mõjutavad röövlestade munade suurusi ning seejuures *N. californicus*'l

heades tingimustes kasvavad mõlemast soost muna kaalud, kuid emaste munade kaal tõuseb pisut enam. Põhjuseks võib pidada emaliblika konditsiooni paranemist ning seeläbi võimalust panustada rohkem järglastesse. Kuna munasse panustatavate ressursside hulk on plastiline, loob see eeldused ka plastiliseks soo allokatsiooniks, kuid seda siis liblikalistel seni näidatud ei ole.

Võsavaksiku munade suurus (nii kaal, pikkus kui laius) ei sõltunud sellest, mis soost munaga tegemist oli (kuigi keskmine emaseks arenev muna oli pikem ja laiem ning kaalus rohkem kui keskmine isaseks arenev muna). Samuti ei leitud, et äsjakoorunud rööviku kaal sõltuks tema soost (sellegipoolest, oli keskmiselt emase rööviku kaal veidi suurem kui keskmise isase rööviku kaal). Ka mitmed teised autorid (Ernsting & Isaaks 2002; Yasuda & Dixon 2002; Schenk & Söndgerath 2005; Tammaru jt. 2010) pole uurides soolist dimorfismi kehasuuruses, leidnud, et muna suurus varieeruks sugude vahel. Kakstäpp-lepatriinul (*Adalia bipunctata*) kujunes sooline dimorfism kehasuurus välja läbi emase suurema kasvukiiruse. Hooghännal *Orchesellea cincta* on emased suuremad ning kehasuuruste erinevus saavutatakse läbi suurema kasvukiiruse ning ka pikema arengukestuse. Kevadpaabusilmal (*Saturnia pavonia*) leiti, et dimorfism kujunes läbi pikema arengukestuse.

Võsavaksikutel oli arengukestus emastel pikem kui isastel (emastel kulus kauem aega nii munemispäevast eelnukkumispäevani kui ka rööviku koorumispäevast eelnukkumispäevani). Seega võib suurema nuku kaalu põhjuseks olla pikem arengukestus. Munastaadiumi kestus ei sõltunud soost (kuigi emased olid natuke kauem munastaadiumis kui isased). Isaste lühemat arengukestust võib seletada protandriale toimiva valiku tulemusena isastel on kasulik kooruda enne emaseid, et saavutada maksimaalne sigimisedukus. Autorile teadaolevalt pole uuritud, kas võsavaksik on monogaamne (kui tegemist pologüünse liigiga, siis varasemalt valmikuks saamine võimaldaks paarituda rohkemate emastega kui neil, kes kooruvad hiljem) ning kas isased liblikad takistavad kuidagi järgnevatel isastel juba paaritunud emasega paaritumast. Järgnevates uurimustes võiks neid aspekte käsitleda. Tugevam valikusurve protandriale on bivoltiinsetel liblikatel (suurema ajastressi tõttu), seega sobiks järgnevatesse uuringutesse kaasata ka teisi liike (nimelt tasub isastel pigem läbida diapaus, kui on oht hiljaks jääda).

Võttes arvesse, et liblikal toimub viljastumine munemishetkel, oleks üheks võimaluseks sugude suhet mõjutada nii, et ühest soost munad munetakse enne kui teised. On üksikuid uurimusi, kus on leitud soost sõltuvat munemisjärjekorda putukatel (Jayasingh 1980), kuid

käesolevas töös seda ei täheldatud. Autor peab üheks võimalikuks põhjuseks seda, et tihti peale on esimesena munetud munad suuremad kui viimased (näiteks Giron ja Casas (2003) leidsid, et viimased munad on parasitoidisel kiletiivalisel *Eupelmus vuiletti* 12% väiksemad kui esimesed, ning ajas vähenes oluliselt ka toitainete sisaldus) ning emasel liblikal oleks kasulik muneda suurematesse munadesse emaseid liblikaid, kuna nende kohasus võib headest tingimustest rohkem (Kishi 1970) või lihtsalt emased võivad suuremast kehasuurusest rohkem kui isased (Van den Assem & Van Iersel 1989; Heinz 1991). Samas oleks emasel liblikal kasulik muneda esimesena isaseid mune protandria tõttu. Need kaks aspekti tekitabki lõivsuhte ja pole võimatu, et just seetõttu ei olegi munemisjärjekorral mõju soole. Need samad aspektid võiksid ka seletada osaliselt, miks muna suurus ei sõltu soost. Siinkohal tuleb märkida, et võsavaksiku suguline dimorfism kehasuuruses on suhteliselt tagasihoidlik (antud katses olid emased nukud isastest 1,08 korda raskemad) võrreldes mõne teise liigiga ning järgnevates uurimustes oleks paslik kasutada ka suurema soolise dimorfismiga liike (kuigi nt. Tammaru jt. (2010) ei leidnud erinevusi kevadpaabusilmal). Soolise dimorfismi uurimusi muna suuruses on liblikatel väga vähe ning iga uurimus täiendaks olemasolevaid teadmisi soolise dimorfismi kujunemise mehhanismidest. Liblikad oleks heaks uurimisobjektiks seetõttu, et neil on emane heterogameetne ja seega sugu saab määratud ema poolt.

Võttes arvesse eelmainitud, võiks järeldada, et emasel võsavaksikul sõltub keskkonnast (suhkrulahus, vesi) kui palju ta oma munadesse panustada saab. Heas keskkonnas kasvanud emastel on munad suuremad ja suuremal munal on omakorda suurem tõenäosus saada nukuks. Muna suuruses endast ei sõltunud nuku kaal ega putuka sugu, kuigi emased munad olid veidi suuremad kui isased munad. On võimalik, et laboratoorses tingimustes on emaliblikas stressis olenemata pakutud toidust ning seetõttu ei ole valmiku toitmisel sugude suhtele olulist mõju. Järgnevates katsetes tuleks tähelepanu pöörata rohkematele aspektidele kui lihtsalt valmiku toitmine (nt. rööviku toidutaimelise lisamine). Samuti kuna on teada, et liblikal on nukust väljumisel juba valmis palju mune ning seetõttu muna suurust on raske mõjutada, tuleks rohkem pöörata tähelepanu emaliblika vastseperioodi keskkonnatingimustele. On võimalik, et emaliblikas „tundis end hästi“ kui sai suhkrulahust, ning manipuleeris sugude suhet emaste kasuks, kuid röövikuperioodil kogutud ressursside hulk ei olnud piisavalt suur ja munemise lõppjärgus ei saanud muna suurust mõjutada. Seetõttu munes ta väikeseid emaseid mune, kellel jäi munas olevatest ressurssidest puudu ning seetõttu jäid koorumata (nt. Kishi (1970) leidis, et kui munad suuremalt peremehelt

tõsta väiksemasse peremehesse, siis sugude suhe oli isaste kasuks, järeldades, et emastel oli suurem suremus seetõttu, et väiksemas peremehes elades ilmnes ressurside puudus). Kas järglaste sugude suhe sõltub ainult valmiku etapis kogetust või ka rööviku perioodist, ning mis juhtub kui need tingimused on olnud omavahel vastandlikus suhtes, ei ole teada ning vääriks laiemat uurimist. Samuti oleks oluline samm edasi töötada välja meetodid, mis võimaldaksid järglase sugu määrata juba munastaadiumis, et vältida soospetsiifilise suremuse mõju sugude suhetele.

8.2 Võrkvaksik

Võrkvaksiku katse puhul oli eesmärgiks mõjutada liblikatel keskkonnatingimusi röövikuperioodis ning näha, kuidas see mõjutab elumust ja täiskasvanud liblika konditsiooni. Käesolevas katses ei leitud, et rööviku kasvutingimustel oleks mõju soost sõltuvale elumusele, ehk sugude suhted erinevate manipulatsioonide vahel ei erinenud. On võimalik, et kui osa röövikutest oleks kasvatatud juba algusest peale halbades tingimustes, oleks kasvutingimustel olnud mõju sugude suhetele, sest mõned varasemad uurimused on siiski pidanud soospetsiifilist suremust kehvades tingimustes kallutatud sugude suhte tekke põhjuseks (Kishi 1970).

Küll aga sõltus rööviku kasvutingimuste manipulatsioonist, milline oli nuku kaal täiskasvanuna. Üksikuna kasvanud (headel kasvutingimustel) nukkudel oli kehakaal tervelt 1,52 korda suurem kui nendel nukkudel, keda kasvatati halbades tingimustes. Kuna keha suurusel on oluline mõju emaste viljakusele, siis rööviku perioodi keskkonnal on oluline mõju ema kohasusele (nt. Meister jt. (2018) leidsid, et suurtematel võsavaksikutel Marelisi populatsioonist on 1,4 korda rohkem mune kui väiksematel Eesti populatsioonides). Kuna rööviku kasvutingimustest sõltub nuku kaal ning nuku kaalust emastel viljakus, on kasulik saada halbadel tingimustel isaseid ja headel emaseid järglasi.

Käesolevas uurimuses ei leitud, et arengukestusel oleks soospetsiifiline mõju (kuigi emaste keskmine arengukestus 23,45 päeva oli veidi pikem kui isaste 23,1 päeva). Selline tulemus on üsnagi ebatavaline. Nimelt võrkvaksikul on meie laiuskraadidel kaks põlvkonda ning sellest tulenevalt on arengukestus arenguga põlvkonnas lühem võrreldes diapausi läbiva (talvituva) põlvkonnaga. Eriliselt satub arengukestuse pikkus surve alla isastel liblikatel, kelle puhul varasem nukust koorumine annab suurema paaritumisedukuse (Wiklund & Fagerström 1977; Välimäki jt. 2013) ning isaste kohasus sõltub koorumispäevast enam kui emase kohasus (Iwasa jt. 1983). Seetõttu peaks kahe põlvkonnaga liblikatel olema lühem arengukestus, seda on varasemalt leitud ka justnimelt võrkvaksikul (Välimäki jt. 2013).

Samas leidsid viidatud autorid, et kõige põhjapoolsemates populatsioonides, kus läbitakse vaid üks põlvkond aastas, on sooline dimorfism madal ning isaste koorumisaeg (ja seeläbi kohasus) ei sõltu rööviku arengust, vaid diferentseerumata nuku arengukiirusest peale diapausi. Seega ei ole diapausiga areneval röövikul nii suurt ajastressi, kui neil, kes arenevad otse. Antud uurimuses aga võrkvaksikul ei esinenud – vastupidiselt ootustele – kahte põlvkonda ja kõik nukud läksid diapausi. See võibki seletada, miks ei esinenud soolist dimorfismi nuku suuruses ning arengukestuses. Mis põhjustel liblikad diapausi läksid, ei ole teada. Pilootuurinus, kus saavutati liblikate otsene areng sai kasutatud tugevamat valgusrežiimi kui päris uurimuses, kuid eelnevalt uurimused madalama valgusega ei ole takistanud teise põlvkonna teket. Muid tingimusi nagu toidutaim ja temperatuur ei muudetud. Kuna looduses on palju varieeruvust võiks järgnevates uurimustes kasutada igaks juhuks tugevamat valgust.

Arengukestus sõltus ka sellest, mis tingimustel röövik oli kasvanud. Heades tingimustes (üksikuna) oli rööviku arengukestus lühem kui grupis kasvades ja halbades tingimustes. Halbades tingimustes oli arengukestus veidi väiksem kui grupis kasvades. Selline tulemus on tavaline putukatel, nimelt võivad putukad märgatavalt pikendada oma vastseperioodi kui on vähe ressursse. Olenemata pikemast vastseperioodist jäävad nad siiski väiksemaks kui nende liigikaaslased, kes on heades tingimustes kasvanud (Teder jt. 2014). Varasemad uurimused on ka leidnud, et grupis kasvamine põhjustab röövikute kiiremat kasvu, näiteks karuslasel *Halysidota caryae* on suuremates gruppides kiirem kasv kui väiksemates gruppides, voodilutikatel (*Cimex lectularius*) on kiirem arengukestus gruppides kui üksikuna ning ka kedrikul *Malacosoma disstria* on kasvukiirus suurem gruppides (Lawrence 1990; Despland & Le Huu 2007; Saenz jt. 2014). Kiirem kasv arvatakse olevat evolutsioneerunud vältimaks toidukonkurentsi hilisemas röövikueas. On võimalik, et käesolevas katses röövikud ei saanud signaali toidupuudusest, kuna grupid ei olnud piisavalt suured ning toit ei olnud limiteeritud.

Võrkvaksikute sugu ei sõltunud röövikute koorumispäevast. Kuigi tuleb öelda, et keskmiselt koorus emane röövik hiljem kui isane röövik, see on kooskõlas hüpoteesiga, et isastel oleks kasulikum varem saada täiskasvanuks.

Võttes arvesse eelnevat, et rööviku eluetapis kogetud keskkonnatingimused mõjutavad oluliselt keha suurust ning nuku suurusest sõltub emase viljakus, võiks järgnevalt uurida, kas ja kuidas mõjutab rööviku eluetapp ema ressursside paigutamist eri soost järglastesse.

Kokkuvõte

Soo allokatsiooni teooria seletab, millal ja kuidas on lahksoolistel organismidel kasulik jagada ressursse erinevast soost järglaste vahel ehk teooria pakub vastuseid küsimusele, kummast soost järglasesse investeerimine tagab antud tingimustel kõrgema kohasuse. Putukate puhul on valdavalt nii, et emaste kohasus sõltub rohkem kehasuurusest (seeläbi saavutatakse suurem viljakus) ja isastel paaritumisedukusest. Heades tingimustes, mil ressursse on piisavalt, oleks kasulikum saada emaseid järglasi – sugupoolt, kes võidab headest tingimustest rohkem. Samas on ka olukordi, kus sugude suhteid mõjutavad sugulaste vaheline konkurents ja koostöö ning ka teised organismid (nt. rakusisesed bakterid). Putukate puhul on näiteid plastilisest soo allokatsioonist siiski vaid genoomse soo määramise mehhanismiga liikidest ning selliste nähtuste võimalikkus kromosomaalse soo determinatsiooniga liikidel vajab uurimist.

Töö eesmärgiks oli uurida, kas ja mis põhjustel panustavad kromosomaalse soo determinatsiooniga putukate vanemad enda eri soost järglastesse erinevalt. Siinkohal oli uurimise all nii sugude suhe järglaskonnas kui ka vanema otsused ressursside paigutamise kohta eri soost järglastesse (muna suurus). Liblikad sobivad soo allokatsiooni uurimise objektiks hästi, sest neil on emane heterogameetne ning sugude suhe seega emaliblika kontrolli all. Soo allokatsiooni uuritigi kahe liblika: võsavaksiku ja võrkvaksiku näitel.

Käesolevas töös leiti, et võsavaksikul ei sõltunud järglaste sugude suhe keskkonnatingimustest (valmiku toitmine suhkrulahusega või veega), küll aga leiti, et paremate keskkonnatingimustega kaasneb suurem muna suurus. Muna suurusel endal oli oluline mõju liblika ellujäämusele, nimelt sellest sõltus, kas munast koorus röövik ning samuti rööviku nukkumise tõenäosus. Järglase sugu muna suurusel ei sõltunud, kuigi emaste munade keskmine kaal ja mõõdud olid veidi suuremad kui isaste munade omad. Järglase sugu ei sõltunud ka liblika munemisjärjekorrast. Arengukestus oli isastel veidi lühem, mis on kooskõlas protandria hüpoteesiga. Nuku kaal ei sõltunud muna suurusel, aga oli sõltuv soost. Emased nukud olid suuremad kui isased.

Katses võrkvaksikutega selgus, et rööviku keskkonnast sõltub tema arengukestus ning nuku kaal. Nuku kaalul on oluline mõju emase viljakusele, seega rööviku kasvutingimustel on oluline mõju emase kohasusele. Röövikute arengukeskkond ei mõjutanud soost sõltuvat suremust. Võrkvaksiku muna koorumise päev ja rööviku arengukestus ei sõltunud soost.

Käesolevas uurimuses ei leitud otseseid tõendeid plastilisest soo allokatsioonist ega tuvastatud ka geneetilist muutlikkust sugude suhtes. Küll leiti, et muna ja vastkoorunud rööviku suurus on plastiline, mis on üheks tingimuseks plastilise soo allokatsiooni väljakujunemiseks. Kuna arengukestus on sooti erinev vähemalt ühel uuritud liikidest, on põhjust eeldada ajastressist tulenevat valikusurvet ühe või teise sugupoole enamusega järglaskondade produtseerimiseks. Lõppjärelendusena jääb autor optimistlikuks plastilise soo allokatsiooni võimalikkuse osas kromosomaalse soo määramise mehhanismiga putukatel.

Summary

Sex allocation theory explains when and how should the resources be allocated to offspring representing opposite sexes. Natural selection should have favoured investments into that sex with highest returns in terms of parental fitness. In insects, usually, female fitness depends on body size (larger body has higher fecundity) and male fitness depends on mating success. In good environmental conditions, where there are enough resources to be allocated to reproduction, it would be more beneficial to produce female offspring, the sex that gains more from good conditions. Sometimes, sex ratios are also biased, because of competition or cooperation between relatives or through the impact of other organisms (like some bacteria). Evidence of plastic sex allocation in insects is found only in haplodiploids and studies should be conducted in species with chromosomal sex determination.

The present study attempts to answer the question when and why insects with chromosomal sex determination allocate resources differently between sexes. The study focuses on conditional allocation in the offspring sex ratios and resource allocation in eggs. Butterflies and moths are good study objects, because their females are heterogametic and thereby sex ratio is under maternal control. Sex allocation is studied in two geometrid species: *Ematurga atomaria* and *Chiasmia clathrata*.

The study found that in *E. atomaria* environmental conditions experienced by the adults did not affect the offspring sex ratio, but on average, eggs laid by females from better conditions were larger. Larger eggs had higher survival rates and were more likely to produce offspring attaining the pupal stage. Egg size did not depend significantly on sex, but there was still the tendency for female eggs being slightly larger than male eggs. Offspring sex did not depend on laying sequence. Development time was a bit shorter in males than females, which is consistent with the protandry hypothesis. Pupal weight did not depend on egg size, but depended on the sex: female pupae were larger than males.

In *C. clathrata*, larval development conditions affected larval development time and pupal weight. As pupal weight largely determines female fecundity, larval conditions affect the female fitness. Adverse larval development conditions did not cause sex-specific mortality. Hatching date of eggs and larval development time did not depend on sex.

The present study found no direct evidence of plastic sex allocation direct allocation, or evidence of genetic differences in sex ratio. It was however found that egg size as such is plastic, which is one of the preconditions for the evolution of plastic sex allocation. Since

larval development time is very different among sexes at least in one of the species studied, variable developmental time stress may well select for environment-specific sex ratios. In conclusion, the author remains optimistic about the possibility of plastic sex allocation in insects with the chromosomal sex determination mechanisms.

Tänuavaldused

Suur tänu Toomas Tammarule juhendamise ning abi eest. Tänan Hendrik Meisterit, Daniel Valdmat ja Britta Kalganit nõuannete ja abi eest katsete läbiviimisel. Samuti tänan teisi entomoloogia labori töökaaslasi, kes olid abiks andmete kogumisel ning sõpru ja pere nende toetuse eest.

Kasutatud kirjandus

- Allen, M.D., 1965. The effect of a plentiful supply of drone comb on colonies of honeybees. *Journal of apicultural research*, 4: 109–119.
- Antolin, M.F. & Strand, M.R., 1992. Mating system of *Bracon hebetor* (Hymenoptera: Braconidae). *Ecological Entomology*, 17: 1–7.
- Azevedo, R.B.R., French, V. & Partridge, L., 1997. Life-history consequences of egg size in *Drosophila Melanogaster*. *The American Naturalist*, 150: 250–282.
- Avilés, L. jt., 2000. Precise, highly female-biased sex ratios in a social spider. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267: 1445–1449.
- Avilés, L., & Maddison, W., 1991. When is the sex ratio biased in social spiders?: Chromosome studies of embryos and male meiosis in *Anelosimus* species (Araneae, Theridiidae). *The Journal of arachnology.*, 19: 126–135.
- Bachtrog, D. jt., 2014. Sex determination: why so many ways of doing it? *PLoS Biology*, 12, e1001899.
- Badyaev, A.V., 2002. Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends in Ecology & Evolution*, 17: 369–378.
- Biedermann, P.H.W., 2010. Observations on sex ratio and behavior of males in *Xyleborinus saxesenii* Ratzeburg (Scolytinae, Coleoptera). *ZooKeys*, 56: 253–267.
- Blanckenhorn, W.U. jt., 2007. Proximate causes of Rensch's rule: does sexual size dimorphism in arthropods result from sex differences in development time? *The American naturalist*, 169: 245–257.
- Blanco, G. jt., 2002. Sex-biased initial eggs favours sons in the slightly size-dimorphic Scops owl (*Otus scops*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 76: 1–7.
- Bourke, A.F.G. & Franks, N.R., 1995. *Social Evolution in Ants*, Princeton University Press
- Bourke, A.F.G., 1997. Sex ratios in bumble bees. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 352: 1921–1933
- Brown, W.D., Keller, L. & Sundström, L., 2002. Sex allocation in mound-building ants: The roles of resources and queen replenishment. *Ecology*, 83: 1945–1952.
- Buczkowski, G. & Bennett, G., 2009. Colony budding and its effects on food allocation in

- the highly polygynous ant, *Monomorium pharaonis*. *Ethology*, 115: 1091–1099.
- Budriene, A., Budrys, E. & Nevronyte, Ž., 2013. Sexual size dimorphism in the ontogeny of the solitary predatory wasp *Symmorphus allobrogus* (Hymenoptera: Vespidae). *Comptes Rendus - Biologies*, 336: 57–64.
- Bull, J., 1983. *Evolution of Sex Determining Mechanisms*, Menlo Park, CA: Benjamin/Cummings
- Bull, N.J. & Schwarz, M.P., 2001. Brood insurance via protogyny: A source of female-biased sex allocation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268: 1869–1874.
- Bulmer, M.G. & Taylor, P.D., 1980. Dispersal and the sex ratio. *Nature*, 284: 448–449.
- Bulmer, M.S., Adams, E.S. & Traniello, J.F.A., 2001. Variation in colony structure in the subterranean termite *Reticulitermes flavipes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49: 236–243.
- Burley, N., 1981. Sex ratio manipulation and selection for attractiveness. *Science*, 211: 721–722.
- Charnov, E.L., 1982. *The Theory of Sex Allocation* (Vol. 18), Princeton University Press
- Charnov, E.L. jt., 1981. Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature*, 289: 27–33.
- Clark, A.B., 1978. Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science*, 201: 163-165
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E., 1981. Parental investment in male and female offspring in polygynous mammals. *Nature*, 289: 487–489.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E., 1984. Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. *Nature*, 308: 358–360.
- Clutton-Brock, T.H. & Iason, G.R., 1986. Sex ratio variation in mammals. *The Quarterly review of biology*, 61: 339–374.
- Cook, J.M., 1993. Sex determination in the Hymenoptera: a review of models and evidence. *Heredity*, 71: 421–435.
- Cordero, P.J. jt., 2001. Seasonal variation in sex ratio and sexual egg dimorphism favouring daughters in first clutches of the spotless starling. *Journal of Evolutionary Biology*, 14:

829–834.

- Cronin, A.L. & Schwarz, M.P., 1997. Sex ratios, local fitness enhancement and eusociality in the allodapine bee *Exoneura richardsoni*. *Evolutionary Ecology*, 11: 567–577.
- Crozier, R.H. & Pamilo, P., 1996. *Evolution of Social Insect Colonies: Sex Allocation and Kin Selection*. Oxford University Press
- Davis, Robert B., jr., 2012. Disentangling determinants of egg size in the Geometridae (Lepidoptera) using an advanced phylogenetic comparative method. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 210-219.
- Despland, E., & Le Huu, A., 2007. Pros and cons of group living in the forest tent caterpillar: separating the roles of silk and of grouping. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 122: 181-189.
- Doody, J.S. jr., 2006. Nest site choice compensates for climate effects on sex ratios in a lizard with environmental sex determination. *Evolutionary Ecology*, 20: 307–330.
- Duchateau, M.J. & Velthuis, H.H.W., 1988. Development and reproductive strategies in *Bombus terrestris* colonies. *Behaviour*, 107: 186–207.
- Edwards, A.W.F., 1998. Natural selection and the sex ratio: Fisher's sources. *The American Naturalist*, 151: 564-569.
- Ernsting, G., & Isaaks, J.A., 2002. Gamete production and sexual size dimorphism in an insect (*Orchesella cincta*) with indeterminate growth. *Ecological Entomology* 27: 145-151.
- Fagerström, T. & Wiklund, C., 1982. Why do males emerge before females? protandry as a mating strategy in male and female butterflies. *Oecologia*, 52: 164–166.
- Fairbairn, D.J. & Blanckenhorn, W.U. & Székely, T. (Eds.), 2007. *Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*, Oxford University Press.
- Fischer, K., Zwaan, B.J. & Brakefield, P.M., 2002. How does egg size relate to body size in butterflies? *Oecologia*, 131: 375–379.
- 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. & Czesak, M.E., 2000. Evolutionary ecology of progeny size in arthropods.

- Annual Review of Entomology*, 45: 341–369.
- Frank, S.A., 1984. The behavior and morphology of the fig wasps *Pegoscapus assuetus* and *P. jimenezi*: descriptions and suggested behavioral characters for phylogenetic. *Psyche*, 91: 289–307.
- Free, J.B. & Williams, I.H., 1975. Factors determining the rearing and rejection of drones by the honeybee colony. *Animal Behaviour*, 23: 650–675.
- Gibbs, M. jt., 2005. Egg size-number trade-off and a decline in oviposition site choice quality: female *Pararge aegeria* butterflies pay a cost of having males present at oviposition. *Journal of Insect Science*, 5: 39.
- Gilbert, N., 1984. Control of fecundity in *Pieris rapae*: I. The problem. *The Journal of Animal Ecology*, 53: 581.
- Giron, D., & Casas, J., 2003. Mothers reduce egg provisioning with age. *Ecology Letters* 6: 273-277.
- Godfray, H.C.J., 1990. The causes and consequences of constrained sex allocation in haplodiploid animals. *Journal of Evolutionary Biology*, 3: 3–17.
- Godfray, H.C.J., 1994. *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*, Princeton University Press.
- Greeff, J.M., 2002. Mating system and sex ratios of a pollinating fig wasp with dispersing males. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269: 2317–2323.
- Greeff, J. jt., 2003. Dispersal and fighting in male pollinating fig wasps. *Comptes Rendus Biologies*, 326: 121–130.
- Guertin, D.S. jt., 1996. Host-searching and mating in an outbreeding parasitoid wasp. *Ecological Entomology*, 21: 27–33.
- Guler, Y. jt., 2012. Integrating field and laboratory evidence for environmental sex determination in the amphipod, *Echinogammarus marinus*. *Marine Biology*, 159: 2885–2890.
- Hamilton, W.D., 1967. Extraordinary sex ratios. *Science*, 156: 477–488.
- Hardy, I., 2002. *Sex ratios. Concepts and Research Methods*, Cambridge University Press.

- Heinz, K.M., 1991. Sex-specific reproductive consequences of body size in the solitary ectoparasitoid, *Diglyphus begini*. *Evolution*, 45: 1511–1515.
- Herre, E.A., 1985. Sex ratio adjustment in fig wasps. *Science*, 228: 896-898.
- Holden, C. & Mace, R., 1999. Sexual dimorphism in stature and women's work: a phylogenetic cross-cultural analysis. *American journal of physical anthropology*, 110: 27–45.
- Horsfall, W.R. & Anderson, J.F., 1961. Suppression of male characteristics of mosquitoes by thermal means. *Science*, 133: 1830–1830.
- Iwasa, Y. jt., 1983. Emergence patterns in male butterflies: a hypothesis and a test. *Theoretical Population Biology* 23: 363-379.
- Jayasingh, D.B., 1980. A new hypothesis on cell provisioning in solitary wasps. *Biological Journal of the Linnean Society*, 13: 167–170.
- Jones, W.T., 1982. Sex ratio and host size in a parasitoid wasp. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10: 207–210.
- Kageyama, D., Narita, S. & Watanabe, M., 2012. Insect sex determination manipulated by their endosymbionts: incidences, mechanisms and implications. *Insects*, 3: 161–199.
- Kirkendall, L.R., 1993. *Evolution and Diversity of Sex Ratio in Insects and Mites: Ecology and evolution of biased sex ratios in bark and ambrosia beetles*, Chapman & Hall
- Kirkendall, L.R., Biedermann, P.H.W. & Jordal, B.H., 2015. *Bark Beetles. Evolution and Diversity of Bark and Ambrosia Beetles*, Academic Press.
- Kishani Farahani, H. jt., 2016. The effect of host nutritional quality on multiple components of *Trichogramma brassicae* fitness. *Bulletin of Entomological Research*, 106: 633–641.
- Kishi, Y., 1970. Difference in the sex ratio of the pine bark weevil parasite, *Dolichomitus* sp. (Hymenoptera: Ichneumonidae), emerging from different host species. *Applied Entomology and Zoology*, 5: 126–132.
- Kiuchi, T. jt., 2014. A single female-specific piRNA is the primary determiner of sex in the silkworm. *Nature*, 509: 633–636.
- Kojima, W., 2015. Variation in body size in the giant rhinoceros beetle *Trypoxylus dichotomus* is mediated by maternal effects on egg size. *Ecological Entomology*, 40: 420–427.

- Komdeur, J. jt., 1997. Extreme adaptive modification in sex ratio of the Seychelles warbler's eggs. *Nature*, 385: 522–525.
- Kranz, B.D. jt., 2000. Split sex ratios and virginity in a gall-inducing thrips. *Journal of Evolutionary Biology*, 13: 700-706
- Kronauer, D.J.C. jt., 2004. Extreme queen-mating frequency and colony fission in African army ants. *Molecular Ecology*, 13: 2381–2388.
- Kümmerli, R., Helms, K.R. & Keller, L., 2005. Experimental manipulation of queen number affects colony sex ratio investment in the highly polygynous ant *Formica exsecta*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272: 1789–1794.
- Lawrence, W. S., 1990. The effects of group size and host species on development and survivorship of a gregarious caterpillar *Halisidota caryae* (Lepidoptera: Arctiidae)." *Ecological Entomology*, 15: 53-62.
- Leather, S.R. & Burnand, A.C., 1987. Factors affecting life-history parameters of the pine beauty moth, *Panolis flammea*: The hidden costs of reproduction. *Functional Ecology*, 1: 331-338.
- Leraut, P., 2009. *Moths of Europe-Volume 2: Geometrid moths*, N.A.P Editions
- Li, J. jt., 2018. Offspring sex ratio shifts of the solitary parasitoid wasp, *Trichopria drosophilae* (Hymenoptera: Diapriidae), under local mate competition. *Entomologica Fennica*, 29: 97-104.
- Macke, E. jt., 2011. Sex allocation in haplodiploids is mediated by egg size: evidence in the spider mite *Tetranychus urticae* Koch. *Proceedings of the Royal Society B: Biological sciences*, 278: 1054–1063.
- Martins, R.P. jt., 1999. Seasonal variation in the sex allocation of a neotropical solitary bee. *Behavioral Ecology*, 10: 401–408.
- Masters, K.L., Masters, A.R. & Forsyth, A., 2010. Female-biased sex ratios in the neotropical treehopper *Umberia ataliba* (Homoptera: Membracidae). *Ethology*, 96: 353–366.
- Megraw, T.L. & Kaufman, T.C., 2000. The centrosome in *Drosophila* oocyte development. *Current Topics in Developmental Biology*, 49: 385-407.
- Meikle, D.B., Tilford, B.L. & Vessey, S.H., 1984. Dominance rank, secondary sex ratio, and

- reproduction of offspring in polygynous primates. *The American Naturalist*, 124: 173-188.
- Meister, H. jt., 2018. How to become larger: ontogenetic basis of among-population size differences in a moth. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166: 4–16.
- Metcalf, R.A., 1980. Sex Ratios, parent-offspring conflict, and local competition for mates in the social wasps *Polistes metricus* and *Polistes variatus*. *The American Naturalist*, 116: 642–654.
- Molbo, D. jt., 2003. Cryptic species of fig-pollinating wasps: implications for the evolution of the fig–wasp mutualism, sex allocation, and precision of adaptation. *National Academy of Sciences*, 100: 5867-5872.
- Nagaraju, J. jt., 2014. Lepidopteran sex determination: A cascade of surprises. *Sexual Development*, 8: 104–112.
- Narita, S. jt., 2007. Unexpected mechanism of symbiont-induced reversal of insect sex: feminizing *Wolbachia* continuously acts on the butterfly *Eurema hecabe* during larval development. *Applied and environmental microbiology*, 73: 4332–4341.
- Narita, S. jt., 2011. *Wolbachia*-induced feminisation newly found in *Eurema hecabe*, a sibling species of *Eurema mandarina* (Lepidoptera: Pieridae). *Ecological Entomology*, 36: 309–317.
- Niedermayer, S., Pollmann, M. & Steidle, J.L.M., 2016. *Lariophagus distinguendus* (Hymenoptera: Pteromalidae) - Past, present, and future: The history of a biological control method using *L. distinguendus* against different storage pests. *Insects*, 7: 39.
- Oberhauser, K.S., 1997. Fecundity, lifespan and egg mass in butterflies: effects of male-derived nutrients and female size. *Functional Ecology*, 11: 166–175.
- Ode, P.J., Antolin, M.F. & Strand, M.R., 1997. Constrained oviposition and female-biased sex allocation in a parasitic wasp. *Oecologia*, 109: 547–555.
- Owen, R.E. & Plowright, R.C., 1982. Worker-queen conflict and male parentage in bumble bees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11: 91–99.
- Page, R., 1981. Protandrous reproduction in honey bees. *Environmental entomology*, 10: 369–362.
- Page, R.E. & Metcalf, R.A., 1984. A population investment sex ratio for the honey bee (*Apis*

- mellifera L.). *The American Naturalist*, 124: 680–702.
- Pamilo, P., 1991. Evolution of Colony Characteristics in Social Insects. I. Sex Allocation. *The American Naturalist*, 137: 83–107.
- Porter, J., 1997. *The Colour Identification Guide to Caterpillars of the British Isles:(Macrolepidoptera)*, Penguin.
- Quinn, A.E. jt., 2011. Evolutionary transitions between mechanisms of sex determination in vertebrates. *Biology letters*, 7: 443–448.
- Rivero, A. & West, S.A., 2002. The physiological costs of being small in a parasitic wasp. *Evolutionary Ecology Research*, 4: 407–420.
- Rivers, J.P.W. & Crawford, M.A., 1974. Maternal nutrition and the sex ratio at birth. *Nature*, 252: 297–298.
- Sahara, K., Yoshido, A. & Traut, W., 2012. Sex chromosome evolution in moths and butterflies. *Chromosome Research*, 20: 83–94.
- Saenz, V.L., jt., 2014. Group living accelerates bed bug (Hemiptera: Cimicidae) development. *Journal of Medical Entomology* 51: 293–295.
- Sandre, S.-L. jt., 2013. Phenotypic plasticity in a generalist insect herbivore with the combined use of direct and indirect cues. *Oikos*, 122: 1626–1635.
- Schenk, K. & Söndgerath, D., 2005. Influence of egg size differences within egg clutches on larval parameters in nine libellulid species (Odonata). *Ecological Entomology* 30: 456–463.
- Schwarz, M.P., 1987. Intra-colony relatedness and sociality in the allodapine bee *Exoneura bicolor*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21: 387–392.
- Schwarz, M.P., 1988. Local resource enhancement and sex ratios in a primitively social bee. *Nature*, 331: 346–348.
- Smith, C.A. jt., 2009. The avian Z-linked gene DMRT1 is required for male sex determination in the chicken. *Nature*, 461: 267–71.
- Smith, C.C. & Fretwell, S.D., 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *The American naturalist*, 108: 499–506.
- Szabo, T.I. & Pengelly, D.H., 1973. The over-wintering and emergence of *Bombus*

- (*Pyrobombus*) *impatiens* (Cresson) (Hymenoptera: Apidae) in southern Ontario. *Insectes Sociaux*, 20: 125–132.
- Stark, R.E., 1992. Sex ratio and maternal investment in the multivoltine large carpenter bee *Xylocopa sulcatipes* (Apoideh: Anthophoridae). *Ecological Entomology*, 17: 160–166.
- Tammaru, T. jt., 2010. Proximate sources of sexual size dimorphism in insects: locating constraints on larval growth schedules. *Evolutionary Ecology* 24: 161-175.
- Teder, T., 2014. Sexual size dimorphism requires a corresponding sex difference in development time: A meta-analysis in insects. *Functional Ecology*, 28: 479–486.
- Teder, T., Vellau, H. & Tammaru, T., 2014. Age and size at maturity: A quantitative review of diet-induced reaction norms in insects. *Evolution*, 68: 3217-3228.
- Telfer, W.H., 2009. Egg formation in lepidoptera. *Journal of Insect Science*, 9: 1–21.
- Torres-Vila, L.M. & Rodriguez-Molina, M.C., 2002. Egg size variation and its relationship with larval performance in the Lepidoptera: the case of the European grapevine moth *Lobesia botrana*. *Oikos*, 99: 272–283.
- Traut, W., Sahara, K. & Marec, F., 2007. Sex chromosomes and sex determination in Lepidoptera. *Sexual Development*, 1: 332–346.
- Trivers, R. & Willard, D., 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 179: 90–92.
- Trivers, R.L. & Hare, H., 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insect. *Science*, 191: 249–263.
- Uller, T. jt., 2007. The evolution of sex ratios and sex-determining systems. *Trends in Ecology & Evolution*, 22: 292–297.
- Van den Assem, J. & Van Iersel, J.J.A., 1989. Is being large more important for female than for male parasitic wasps? *Behaviour*: 160–195.
- Vellau, H., Sandre, S.-L. & Tammaru, T., 2013. Effect of host species on larval growth differs between instars: The case of a geometrid moth (Lepidoptera: Geometridae). *European Journal of Entomology*, 110: 599–604.
- Vellau, H. & Tammaru, T., 2012. Larval crowding leads to unusual reaction norms for size and time at maturity in a geometrid moth (Lepidoptera: Geometridae). *European Journal of Entomology*, 109: 181–186.

- Välimäki, P. jt., 2013. Latitudinal clines in alternative life histories in a geometrid moth. *Journal of Evolutionary Biology*, 26: 118–129.
- Walzer, A. & Schausberger, P., 2015. Food stress causes sex-specific maternal effects in mites. *Journal of Experimental Biology*, 218: 2603–2609.
- Werren, J.H., 1983. Sex ratio evolution under local mate competition in a parasitic wasp. *Evolution*, 37: 116-124
- Werren, J.H., Baldo, L. & Clark, M.E., 2008. Wolbachia: master manipulators of invertebrate biology. *Nature Reviews Microbiology*, 6: 741–751.
- West, S.A., 2009. *Sex Allocation*, Princeton University Press.
- West, S.A., Reece, S.E. & Sheldon, B.C., 2002. Sex ratios. *Heredity*, 88: 117–124.
- White, M., 1977. *Animal Cytology and Evolution*, CUP Archive.
- Wiklund, C. & Fagerström, T., 1977. Why do males emerge before females? *Oecologia*, 31: 153–158.
- Wiklund, C., Wickman, P.O. & Nylin, S., 1992. A sex difference in the propensity to enter direct/ diapause development: a result of selection for protandry. *Evolution*, 46: 519–528.
- Wright, S., 2014. *The Genetical Theory of Natural Selection*, Clarendon Press.
- Yasuda, H. & Dixon, A.F.G., 2002. Sexual size dimorphism in the two spot ladybird beetle *Adalia bipunctata*: developmental mechanism and its consequences for mating. *Ecological Entomology*, 27: 493-498.
- Kaudsed viited

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Merili Martverk,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Soost sõltuv ressursside jaotamine (soo allokatsioon) putukatel“, mille juhendaja on Toomas Tammaru, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi Dspace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Merili Martverk
24.05.2019