

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

Leino Algmaa

**PROTANDRIA EVOLUTSIOONILISED PÕHJUSED
PUTUKATEL**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Tiit Teder

Tartu 2014

Sisukord

1. Sissejuhatus	3
2. Protandria – mõiste, olemus, esinemine taime- ja loomariigis.....	5
3. Hüpoteesid protandria põhjuste kohta	7
3.1 Protandria hüpoteeside jagunemine	7
3.2 Kaudse valikusurve läbi tekkiv protandria	7
3.3 Otsese valikusurve läbi tekkiv protandria.....	9
4. Protandria putukatel.....	12
4.1 Protandria uurimine ja seda peamiselt mõjutavad faktorid putukatel.....	12
4.2 Kaudse valiku läbi tekkiv protandria putukatel	14
4.3 Otsese valikusurve läbi kujunev protandria putukatel	16
4.3.1 Paarumisvõimaluse hüpotees.....	17
4.3.2 Ootamise hinna hüpotees.....	20
4.3.3 Partneri valiku hüpotees	21
4.3.4 Inbriidingu vähendamise hüpotees	22
5. Arutelu	24
Kokkuvõte	26
Evolutionary explanations of protandry in insects	28
Tänuavaldused.....	30
Kasutatud kirjandus	31
Lisa 1. Ülevaatluk tabel protandria seletustest üksikutel liikidel.....	35

1. Sissejuhatus

Sugudevaheline varieeruvus selle kõigil tasanditel on teaduse huviorbiidis olnud pikka aega. Erisused ei avaldu vaid morfoloogias ning füsioloogilises soospetsiifikas, vaid ka käitumismustrites ja sigimisstrateegiates. Igal liigil on kujunenud kindlad viisid, kuidas vastassoost isendid üksteist ära tunnevad ja partnereid valivad. Suguküpsuse saavutanud organismile on need oma geneetilise materjali levitamisel asendamatud. Värvus-, heli-, lõhna- ja valgussignaalid ühes muude morfoloogiliste tunnustega, dominantse isase süsteemid ja väärtuslike territooriumite kaitsmine on vaid vähesed näited paljudest võimalikest variantidest, mille abil omale sigimispartnereid kindlustatakse. Nende üldlevinud nähtuste kõrval on umbkaudu viimase poole sajandi vältel tähelepanu pälvinud üks sagedasti esinev ilming, mida nimetatakse protandriaks.

Protandriaks nimetatakse nähtust, mille puhul asustavad isased keskkonna ja/või saavutavad suguküpsuse enne emaseid (Wiklund ja Fagerström, 1977). Protandria ilmneb putukate ning teiste lülijalgsete seas ja on samas jälgitav lindude, kalade, imetajate, roomajate, kahepaiksete ja taimede puhul (Morbey ja Ydenberg, 2001). Protandria evolutsiooniliste põhjuste kohta on erinevatel taksonitel pakutud erinevaid seletusi. Ka putukate puhul võib protandria eeldatavasti tuleneda erinevate valikusurve tulemusel, mis võivad üheaegselt kui ka eraldiseisvatena viia isaste varasema suguküpsuse saavutamiseni.

Juhul, kui isaste suguküpsuse saavutamine enne emaseid *per se* annab mõlemale või vähemalt ühele sugupoolele eelise, on protandria kujunenud otsese valiku tulemusel (Wiklund *et al*, 1991; Nylin *et al*, 1993). Isastele mõjuv otsene valikusurve võib viia protandriani, kui varasemal isasel on suurem võimalus oma geene levitada, sest saab esimesel võimalusel paarituda suguküpseks saanud emastega. Emased võivad aga näiteks vähendada aega, mis tuleks veeta oodates, kuni potentsiaalne partner saavutab sigimisvalmiduse. Alternatiivina võib protandria kujuneda kaudse valiku tagajärjena (Wiklund ja Solbreck, 1982). Kaudse valiku puhul on isased sigimiseks valmis enne emaseid tänu mõjuritele, mis teisejärgulistena põhjustavad isaste varasuse. Näiteks olukord, kus kasvukiirus on soost sõltumatu, kuid emastel on valmikuna suurem optimaalne kehasuurus, viib paratamatult selleni, et isased jõuavad teatud aja võrra enne emaseid suguküpsuseni (Nylin ja Gotthard, 1998).

Protandria teke ja säilimine evolutsiooniliselt stabiilse strateegiana putukatel on tekitanud hulgaliselt küsimusi. Peamiseks küsimuseks on eristada kaudse valiku mehhanisme otsesest valikust. Viimase puhul pakub huvi, kas tegu on isaste, emaste või nii isaste kui emaste reproduktiivset edukust suurendava strateegiaga ning milliste mehhanismide tõttu on see ilming erinevates rühmades välja kujunenud ehk siis kas tõenäolisem on kaudne või otsene valik. Protandria seletamiseks pakutud hüpoteeside mitmekesisuse taustal puudub selge ülevaade, kuivõrd osad seletused on universaalsemad või enamesinevad. Käesolev bakalaureusetöö käsitleb protandria teket, olemust ja levikut ning samuti hüpoteese suuremates taksonites, empiiriliste uurimuste tutvustamisel keskendub aga peamiselt protandriale putukatel.

2. Protandria – mõiste, olemus, esinemine taime- ja loomariigis

Paljude liikide näitel võib täheldada, et erinevast soost isendite ilmumine sigimisalale on varieeruv. Protandria ehk siis ilming, mille puhul on esimestena aktiivsed peamiselt isased, on laialt levinud, kuigi mitte kõigile organismirühmadele omane nähtus (Zonneveld, 1996). Protandria määr, ehk kui palju varem jõuavad isased enne emaseid suguküpsuseni, kõigub liigiti oluliselt. Liblikate puhul on tavaline, et isased väljuvad nukust mitmeid päevi enne emaseid (Wiklund ja Fagerström, 1977). Põhja-Ameerika kõrbetes levinud sihktiivalise *Ligurotettix coquilletti* isased jõuavad valmikuikka koguni 3-5 nädalat enne emaseid (Wang, 1990). Seevastu ühepäevikulistel edestavad isased emaseid vaid mõne tunni jagu. Protandria kõrval eksisteerib ka vastupidine, ent harvemini esinev võimalus, mille puhul emasloomad asustavad keskkonna enne isaseid ja seda nähtust teatakse kui protogüüniat. Protogüünia aluseks võib osadel organismirühmadel (nt linnud) olla vahetuses olevad soorollid (Morbey ja Ydenberg, 2001).

Isassugupoole varasemat ilmumist/suguküpsuse saavutamist on võimalik registreerida ka selgroogsetel (Michener, 1983; Morbey *et al.*, 2012). See tähendab, et sarnaselt putukatele on osade selgroogsete isased enne emaseid sigimiseks valmis ja ootavad nende tulekut või vastuvõtlikuks muutumist. Näiteks kalade, kahepaiksete ja imetajate esindajatel, kelle puhul esineb protandria, on isased sigimiseks varemalt valmis eesmärgiga paaruda mitmete emastega (Michener, 1983; Semlitsch *et al.*, 1993; Morbey, 2001). Protandria ilmneb siinjuures eriti keskkonnaoludes, mis põhjustavad talvel vähese või puuduva aktiivsuse. Roomajatel on lisaks leitud, et isased on emastest varasemad, saavutamaks õigeaks ajaks maksimaalne viljastamisvõime (Olsson ja Madsen, 1996; Morbey ja Ydenberg, 2001).

Lindude puhul seostub protandria rändse eluviisiga, kusjuures neil on võimalik jälgida protandriat kogu rändeprotsessi juures: isaste varasemat tegutsemist võib näha talvitumisalalt lahkumises, vahepealsetesse rändealadesse jõudmises ja muidugi pesitsuspaika saabumise ajaks (Morbey *et al.*, 2012). Lindude puhul kogutakse enamik andmeid protandriast nende rändelennu vahepealsetest peatusaladest, ja liikidelt, mille isased ja emased oluliselt erinevad või liikidelt, millel on kujunenud välja kindlad soorollid (Morbey *et al.*, 2012).

Kaladel, kes on võimelised oma sugu muutma, saab kirjeldada protandria erivormi. Näiteks hermafroditne klounkala (*Amphiprion percula*), veedab elu väikestes gruppides, mille kõik liikmed on esialgu reproduktiivses mõttes isased. Aja möödudes muudab neist suurim sugu ja asub emaslooma positsioonile (Madhu K. ja Madhu R., 2006). Kuna algselt on „sigimisareenil“ vaid isased, siis käsitletakse nähtust „protandrialiku hermafroditismina“ (*protandrous hermaphroditism*). Mõlemasoolistel loomadel on protandria seega oluliselt erinev teistele organismidele omasest isaste varasemast suguküpsusest.

Protandria esineb ka arvukatel taimeliikidel, eriti spetsialiseerunud sügomorfsete õitega taimedel (Fägerström ja Wiklund, 1982; Willmer, 2011). Protandria võib esineda nii ühe- kui kahekojalistel taimedel ja vastavalt fülogeneetilistele analüüsidele tolmlevad protandria ilminguga taimed mesilaste ning kärbeste abil ja protogüünia ilminguga taimed vastavalt tuule või mardikate abil (Willmer, 2011). Protandria on taimedel seejuures sagedasem kui protogüünia.

3. Hüpoteesid protandria põhjuste kohta

3.1 Protandria hüpoteeside jagunemine

Loomariigi suure mitmekesisuse juures ei ole üllatav, et protandriaale leidub seletusi rohkem kui üks. Kokku on esitatud vähemalt seitse sisuliselt erinevat, ent mitte tingimata üksteist välistavat hüpoteesi, mis pakuvad selgitusi isasloomade varasemale ilmumisele ja/või suguküpsuse saavutamisele. Üheselt mõistetavalt on need välja toodud Morbey ja Ydenbergi (2001) töös, milles kasutatud klassifikatsiooni alusel neid tutvustan.

Erinevaid seletusi protandriaale saab selgelt jagada kahte klassi. Ühele poolele jäävad hüpoteesid, mis käsitlevad protandriat kui kaudse valiku produkti. Näiteks putukate puhul esinev looduslik valik suurema kehasuurusega emaste suunas võib tingida protandria kõrvaltulemina, kui isased on väiksemad ja soolised erinevused kehasuuruses on ontogeneetiliselt määratud emaste-isaste vahelise erinevusega arengukestuses. Vastanduvale poolele jäävad hüpoteesid, mis näevad protandriat kui otsese valiku tulemust, kus suguküpsuse erinev ajastamine tagab isastele või emastele selge kohastumusliku eelise. Näiteks osadel liblikatel, kelle isased paarituvad mitu korda, annab protandria võimaluse mitme monogaamse emasega paarumiseks (Wiklund ja Fagerström, 1977). Erinevat tüüpi hüpoteesi on üle taksonite uuritud eraldiseisvatena, kuna nad sobivad osade sigimissüsteemide kirjeldamiseks paremini kui teistele (Morbey ja Ydenberg, 2001). Samas võivad erinevad hüpoteesid, mis üksteist ei välista, toimida vaadeldaval liigil üheskoos, nii nagu on näiteks leitud Põhja-Ameerikat asustaval närilisel *Spermophilus richardsonii* (Michener, 1983).

3.2 Kaudse valikusurve läbi tekkiv protandria

Kaudse valiku hüpoteesideks loetakse kõik need võimalused, mille puhul ühe sugupoole varasem ilmumine/suguküpsuse saavutamine pole olnud otseselt valiku objektiks, vaid on tingitud valikust arengukestusega korreleeruvatele tunnustele, nagu näiteks sugudevahelistest erinevustest kehasuuruses (Wiklund ja Solbreck, 1982). Kaudne mõju võib avalduda ka muudest soospetsiifilistest omadustest, mis mõjutavad ühest soost isendite ajastamist, aga mitte sugudevahelist saabumisaega (näiteks territoriaalne konkurents) (Morbey ja Ydenberg, 2001), mis viivad kaudselt isaste varasema ilmumiseni. Eristatakse kolme hüpoteesi.

Kohahõive hüpotees (*rank advantage hypothesis*) kirjeldab olukorda, kus parema pesitsusterritooriumi saamiseks tuleb isastel võimalikult vara kohal olla, et see enda jaoks kindlustada. Nähtus on sage rändlindudel (Ketterson ja Nolan, 1976; Morbey *et al*, 2012). See seletab protandriat kui isaste kohastumust saabuda võimalikult varakult, et omandada väärtuslik pesitsusterritoorium. Kuna esmaselt on valiku aluseks isaste jõudmine talvitusalt pesitsusalale enne teisi isaseid ja selle tagajärjel alles ilmneb emaste edestamine, siis on tegu kaudse valiku tulemusel kujunenud protandria mehhanismiga.

Keskkonnatundlikkuse hüpoteesi (*susceptibility hypothesis*) järgi on isased emastest varasemad tänu oma suuremale kasvule või sellega seonduvatele omadustele (nt külmataluvus või näljaperioodide üleelamise võimekus), mistõttu tulevad nad paremini toime sigimiseladel valitsevate ebasoodsate oludega paaritumishooaja alguses (Morbey *et al*, 2012). Protandria kujuneb seega kaudselt läbi soospetsiifiliste ellujäämustõenäosuste erisuste. Näiteks suitsupääsukese (*Hirundo rustica*) puhul jäävad varakult ja seetõttu ebasoodsatesse keskkonnaoludesse (piiratud hulk toitu) saabunud isastest tõenäolisemalt ellu suuremad, tagades omale paremad võimalused paarumiseks (eriti väärtusliku emasega) ja kõrgema reproduktiivse edukuse (Møller; 1994). Francis ja Cooke (1986) kirjeldasid värvuliste alamsugukonna *Parulinae* esindajate puhul isaste reeglipärast saabumist enne emaseid, kes olid ühtlasi keskmiselt väiksemad. Saadud tulemusi seletasid nad valikusurvega isastele saabuda niivõrd vara, kui toiduallikad või kliimaatilised olud seda võimaldavad, sellal kui väiksemad emased saavad vahetult pesitsuse alustamiseks sobivaimaks ajaks.

Viimaseks kaudse valiku alla klassifitseeruvaks hüpoteesiks on piirangu hüpotees (*constraint hypothesis*). Näiteks lindudel esineb olukordi, mille korral isased ei lenda sedavõrd kaugemale lõunasse talvituma kui emased. Kui nüüd kumbki sugupool alustab samal ajal ja ühes tempos sigimiseladele naasmist, siis on ilmne, et isased jõuavad kohale enne emaseid (Morbey & Ydenberg, 2001). Piiranguks on siinkohal rände alustamise aeg ja kiirus. Putukatel, näiteks liblikatel, väljendub piiranguhüpotees olukorras, mille puhul isased on emastega võrreldes väiksemad, ent mõlemad sugupooled kasvavad sarnase kiirusega (Wiklund ja Solbreck, 1982; vt pikemalt 4.2).

3.3 Otsese valikusurve läbi tekkiv protandria

Otsese valiku hüpoteeside puhul on eelduseks, et sugude erinev ajaline ilmumine mõjub otseselt emaste ja/või isaste kohasusele ja on seeläbi ka otseseks valikuobjektiks. Positiivne efekt sigimisedukusele võib eksisteerida vaid ühele või siis mõlemale sugupoolele korraga (Morbey ja Ydenberg, 2001). Teooriad, mille puhul rakendub otsene valikusurve, jagunevad paarumisvõimaluse, ootamise hinna, partneri valiku ja inbriidingu vältimise hüpoteesideks.

Paarumisvõimaluse hüpoteesi (*mate opportunity hypothesis*) kohaselt peaks polügüünsetel isastel suurendama protandria võimalust emastega paaruda (Wiklund ja Fagerström, 1977; Morbey ja Ydenberg, 2001). Selle hüpoteesi rakendamise eelduseks on diskreetse sigimisperioodi olemasolu (Singer, 1982) ja protandria määr sõltub sealjuures teguritest (näiteks isaste ellujäämistõenäosus), mis mõjutavad paarumisvõimalusi (Morbey ja Ydenberg, 2001). Paarumisvõimaluse hüpoteesi ilmestavad hästi perekonna idalõhi (*Oncorhynchus spp*) liigid: neil on väga kindel hooajaline sigimisperiood, selle perekonna isased saavad kudemisalale enamasti enne emaseid, paarituvad neist mitmetega ja püsivad kauem kudemisvõimelised (Morbey, 2001).

Imetajate seast saab näiteks tuua Põhja-Ameerikas elava närilise *Spermophilus richardsonii*. Tegu on liigiga, kes elab urgudes ja magab talveund. Michener (1983) dokumenteeris viie aasta vältel selle liigi isendite käitumist talveune lõppemisest alates. Igal aastal, nädal kuni kaks enne emaseid, lõpetasid isased oma talveune ja jäid ootama emaseid. Viimane isane, keda täheldati, ärkas unest enne, kui kõik emased seda teinud olid. Isased, kes ajastaks end emastest hilisemaks, vähendaks oma kohasust paarumisvõimaluse puudumise tõttu, sest üle nelja päeva aktiivsed olnud emased on juba enamasti viljastatud. Emaste edestamine mitmete nädalate võrra (liiga varajane une lõpetamine) oleks isastele samuti negatiivse efektiga, sest seeläbi võib reproduktiivne võimekus langeda või lõppeda sootuks enne sigimisperioodi lõppu (Michener; 1983).

Ootamise hinna hüpoteesi (*waiting cost hypothesis*) kohaselt tuleb emastel isaste järele oodata, et nad saavutaks sigimisvalmiduse (Fagerström ja Wiklund, 1982; Lederhouse *et al*, 1982). Emastel võib sel juhul olla energeetiliselt soodsam või ohutum isaste saabumist oodata, püsites senistes keskkonnaoludes. Seeläbi jääb neile alles rohkem ressursse, mida nad saavad kasutada järglaste arvu suurendamiseks või nende eest paremini

hoolitsemiseks, tõstes nii oma individuaalset kohasust. Näiteks kivisisaliku (*Lacerta agilis*) puhul näitasid Olsson ja Madsen (1996), et emased eelistavad paaritumisel varasemaid isaseid. See järeldus sellest, et emaste muutumine vastuvõtlikuks hiliste isaste paaritumiskatsetele võttis poole rohkem aega, kui seda kulus varasemate isastega paaritumiseni jõudmiseks. Kui võrreldi viljastamise edukust, siis see osutus kõrgemaks just nende pesakondade puhul, mille vanemaks oli varasem isane. Arvatavasti polnud hilisematel isastel moodustunud piisavalt sperme ja/või need polnud lõplikku küpsusastmesse jõudnud. Nende kahe asjaolu põhjal sai järeldada, et emastel on kasulik jääda ootama, kuni isased saavutavad maksimaalse viljastamispotentsiaali.

Omalaadseks protandria tekke seletuseks on paarilise valiku hüpotees (*mate choice hypothesis*) (Wang *et al.*, 1990; Wedell, 1992). Selle puhul üritavad emased sigimiseks leida isaseid, kes on suutnud kõige kauem keskkonnas vastu pidada. Kõnealune hüpotees on reaalne juhtudel, mille puhul emased on suutelised hindama potentsiaalse partneri eluiga. Täiendavalt peavad parema kvaliteediga isased suutma keskkonnas ellu jääda suurema tõenäosusega kui kehva kvaliteediga isased (Morbey ja Ydenberg, 2001). Kokko *et al.* (1999) poolt kogutud tulemused näitasid, et isased tedred (*Tetrao tetrix*), kes hõivasid positsiooni tedremänguplatsil varasemalt, olid üldjoontes edukamad ja pikemas perspektiivis ka elujõulisemad. Kuna emased eelistavad isaseid, kes hõivavad tedremänguplatsi keskseid osi ehk edukamaid isendeid, oli võimalik tuletada seos paarilise valiku ja protandria vahel.

Mõlemale sugupoolele kasulikku põhjust kirjeldab inbriidingu vältimise hüpotees (*outbreeding hypothesis*). Selle puhul eeldatakse, et samasse pesakonda kuuluvad isased jõuavad varasemalt suguküpsuks saades keskkonnas hajuda ja seetõttu vähendada võimalust, et nad paarituvad omale geneetiliselt lähedaste emastega (Wedell, 1992; Mazzi *et al.*, 2011). See hüpotees aga ei seleta, miks peaks protandria olema eelistatum, kui võrrelda seda samaväärse protogüüniaga (Wiklund ja Fagerström, 1977). Ühtlasi ei sobi hüpotees hästi pikemaealistele loomadele (nt selgroogsetele), kuna isaste varasem lahkumine pigem ei mõjuta hiljem kohatavate partnerite sugulusastet (Morbey ja Ydenberg, 2001). Hüpotees võib osadel loomaliikidel olla asjakohane, kui vaadelda seda üheskoos teiste mõjuritega, mis annaksid seletuse protogüünia välistamiseks.

Taimede puhul on inbriidingu vältimise hüpotees leidnud rohkem teaduslikku toetust (Fägerström ja Wiklund, 1982; Willmer, 2011). Taimedel räägitakse protandriast

olukorras, kus isetolmlemise vähendamiseks vabastatakse tolmuterad enne, kui sama taime õite emakasuudmed oleks jõudnud staadiumini, kus neid omastada võiksid (Willmer, 2011). Taimedele on protandria seega tarvilik iseviljastumise ärahoidmiseks või siis iseviljastumise tõenäosuse vähendamiseks. Kõige tõhusamalt toimib tolmuterade vabastamine (protandria) enne, kui sama taime õied neid omastada saavad üksikute õite puhul. Korvõisikute puhul protandriast üksi ei piisa ja iseviljastumise vältimiseks on tarvilikud täiendavad meetmed (Willemstein, 1987).

4. Protandria putukatel

4.1 Protandria uurimine ja seda peamiselt mõjutavad faktorid putukatel

Putukate puhul on protandria põhjuseid ja seda mõjutavaid tegureid uuritud nii looduses kui laborikatsetes või hankides tulemusi nii kontrollitud tingimustest kui ka looduslikest oludest üheaegselt (nt. Wiklund *et al*, 1991). Katsed protandria analüüsimiseks looduses on raskesti teostatavad, kuna putukate areng sõltub oluliselt paljudest biotilistest ja abiotilistest faktoritest: temperatuur, valguspäeva pikkus, vastsestaadiumi jooksul kätte saadava toidu hulk ja selle kvaliteet, asustustihedus ning kiskluse surve on ühed peamistest keskkonnamõjuritest (Fagerström ja Wiklund, 1982; Nylin ja Gotthard, 1998).

Protandria olemuse võimalikult usaldusväärseks hindamiseks oleks iga liigi puhul tarvis väga pikka ajavahemikku (näiteks paarkümmend aastat või üle kolmekümne generatsiooni (Néve ja Singer, 2008; Zwaan *et al*, 2008) ja tõhusaid meetmeid, mis arvestaks kõiki rakenduvaid mõjureid või vähemalt olulisemaid. Andmete kogumise hõlbustamiseks kasutatakse enamasti kontrollitud laboritingimusi. Korralikult läbi töötatud katsedisaini juures on need tulemuslikud (Wiklund *et al*, 1996; Zijlstra *et al*, 2002; Zwaan *et al*, 2008; Moynihan ja Shuker, 2011), aga paratamatult terviklikku ettekujutust mehhanismidest looduses ei anna. Saadud laboratoorsed tulemused aitavad siiski tuvastada, millised faktorid on protandria avaldumisel kriitilise tähtsusega ja mis võib olla soosinud selle evolutsiooni. Kogutud andmed lihtsustavad ka välitööde kulgu, kui neid ette võtta.

Protandriat uurivate tööde puhul ei ole enamasti probleemiks protandria tuvastamine, pigem on keeruliseks selle evolutsiooniliste põhjuste väljaselgitamine. Selleks, et saaks anda protandria esinemisele seletuse, on eelkõige vaja jõuda selgusele, kas tegu on otsese valikusurve läbi kujunenud nähtuse või siis kaudse valiku tagajärjel kujunenud ilminguga. Putukate puhul on probleemiks tuvastada, kas sooline dimorfism kehasuuruses on seotud protandria tekkega või siis on isaste varasem valmikuikka jõudmine sellest sõltumatu ja kujunenud muud laadi kaudsete või otseste mõjude tulemusel. Wiklund ja Solbreck (1982) ning Nylin *et al* (1993) on töödes liblikatega välja pakkunud rea ideid, mida rakendades oleks võimalik eristada otsest valikut protandriale kaudsest valikust.

Esiteks on kaudset ja otset valikut protandriaie võimalik eristada uurides protandria määra diapausi ja seda mitte läbivatel põlvkondadel. Kaudse valiku puhul ei tohiks diapausi läbivatel ja ilma selleta arenevatel põlvkondadel nukustaadiumis veedetud aja pikkuses olulisi soolisi erinevusi olla. Diapaus ühtlustab tekkinud arenguaja erinevused üle muna- ja vastsestaadiumi ja seetõttu sõltub protandria esinemine vaid ajast, mis isendeil kulub diapausi järgselt nukust valmikuks arenemiseks. Siit järeldub, et juhul kui protandria on kaudselt kujunenud, avaldub see tugevamini diapausita põlvkondades kui diapausi läbivates. Otsest valikut lähtuvate teooriate puhul on protandria määr erinevatel ajaperioodidel arenevatel põlvkondadel aga sarnane. See on võimalik, kui soolised erinevused nukustaadiumi läbimise ajas on diapausis viibinud isenditel suuremad kui mittetalvituvatel. Diapausi järgne nukustaadiumi läbimise erinevus sugudevaheliselt on seejuures ligikaudu võrdväärne mittetalvituvate isendite summaarse soolise arenguaja erisusega üle muna-vastne-nukk perioodide (Wiklund ja Solbreck, 1982).

Teise idee järgi on kaudse ja otse valiku eristamisel küsimuseks, kas kasvuperioodi keskkonnaoludel on mõju protandria määra kujunemisel. Arengut kasvuperioodil võib mõjutada näiteks toidu hulk ning selle kvaliteet, temperatuur ja populatsiooni tihedus (Zonneveld, 1996; Hayashi, 1999). Adaptiivse protandria puhul peaks selle määr olema konstantne sõltumata arengu kestel kogetud keskkonnamõjudest (Nylin *et al*, 1993). Kaudselt kujuneva protandria puhul aga sõltub selle määr kasvuperioodil kogetud keskkonnaoludest, sest näiteks kasvu- ja arengukiirus sõltub putukatel ja teistel kõigusoojastel organismidel kogetud temperatuuridest (Nylin ja Gotthard, 1998). Nylin *et al* (1993) põhjal on selleks, et eristada kaudselt kujunevat protandriat otsest, vaja kombineerida eksperimentaalseid ja võrdlevaid uuringuid nii isendite kui populatsioonide tasemel, mis kogevad erinevaid keskkonnatingimusi. Nende uurimisobjektiks oli küll üks liblikaliik, aga katsedisaini põhimõte on rakendatav ka teiste putkarühmade uurimisel. Kõnealuse uurimuse käigus kasutati erinevaid temperatuure ja valgusperioodi pikkust ning jälgiti, kuidas see mõjutab katseobjektidel rööviku- ja nukustaadiumis veetud aega ja muutusi kehamassis nende arenguetappide vältel.

Kaudsel või otse protandrial on võimalik teha vahet ka juhul, kui võtta vaatluse alla selle olemasolu üksikul liigil, millel on jälgitavad nii kattuvate kui diskreetsete põlvkondadega populatsioonid (Nylin, *et al*, 1993). Kui ilmneb, et protandria esineb vaid sellistes populatsioonides, kus põlvkonnad ei kattu, siis on uurimise all oleva liigi

protandria ilmselt otsese valiku tagajärg. Seevastu liigil, mille kattuvate ja mittekattuvate populatsioonide puhul on protandria alati tuvastatav, võib seda seletada pigem kaudse valiku tagajärjel kujunenud nähtusena. Mittekattuvad põlvkonnad on levinud eelkõige kõrgematel laiuskraadidel, sest sealne vahepealne ebasoodne kliima ühtlustab arenguajad. Kui põlvkonnad on kattuvad ehk siis uue põlvkonna esindajad võivad veel kohata eelnevast generatsioonist pärit isendeid, pole isastel põhjust varem kooruda, sest võimalus emase kohtamiseks on kogu aeg olemas (Singer, 1982; Nylin *et al*, 1993). Selle poolt on ka Wiklund *et al* (1996) seisukoht, millega nad väidavad, et aeg, mis kulub isastel arenemiseks, ei tohiks olla lühem emaste omast oludes, kus varasemast ilmumisest tulenev eelis on kadunud. See tähendab, et isased peaksid arenema kiiremini vaid perioodiliselt vahelduvates keskkonnaoludes, mis muudab põlvkonnad mittekattuvateks. Näiteks Nylin *et al* (1993) leidsid katsetes viielt erinevalt laiuskraadilt pärineva orasheinasilmiku (*Pararge aegeria L.*) populatsioonidega protandria ainult põhjapoolsematel asurkondadel. Samades tingimustes kasvatatud lõunapoolsematel populatsioonidel väljusid eri soost esindajad nukust ilma märkimisväärse ajalise erinevuseta, täpselt nagu looduslikes oludes. Bradshaw *et al* (1997) aga näitasid, et *Wyeomyia smithii* lõunapoolsete ja omavahel kattuvate populatsioonide puhul on protandria vastu eeldusi samaväärne diskreetsete põhjapoolsete populatsioonidega. Sellist olukorda seletati valikusurve lahususega – põhjapoolsematel aladel on ilmselt peamine otsene valikusurve ja lõunapoolsemates domineerib kaudse valiku mõju.

4.2 Kaudse valiku läbi tekkiv protandria putukatel

Putukate puhul on kaudse valiku mehhanismidest protandria seletamisel kõige sagedamini leidnud empiirilist kinnitust piirangu hüpotees, kuna organismi elukäiku, sealhulgas sigimist, mõjutab oluliselt kehasuurus. Piirangu hüpoteesi kohaselt on valik emaste kehasuurusele ühes soost sõltumatu kasvukiirusega viinud isaste varasema suguküpsuse saavutamiseni. Nylin ja Gotthard'i (1998) järgi on lülijalgsete seas emased enamasti suuremad kui isasloomad ja see aspekt soodustab protandria kujunemist juhul, kui mõlema sugupoole arengukiirus on võrdne. Kogukamad emasindiviidid on ka märkimisväärselt viljakamad kui nende väiksema kehamassiga sookaaslased. See mõjub protandriat soodustavalt, sest loodusliku valiku tõttu on eelistatud eelkõige need isendid, kes suudavad eluea jooksul rohkem järglasi anda. Selle tagajärjel muutuvad suurema kehamassiga (kuni teatud optimumini) emasloomad sagedastemaks (Nylin ja Gotthard,

1998). Kõnealuse hüpoteesi puhul ei ole seega valikuobjektiks isaste varasem suguküpsus, vaid tegu on loodusliku valikuga emaste kehasuurusele. Protandria kujunemisel võib seega olla oluline osa looduslikul valikul.

Teder (2014) näitas täiendavalt, et putukarühmades, kus esineb sugudevaheline dimorfism kehasuuruses, peab selle tekkeks ja säilimiseks loodusliku valiku poolt eksisteerima samasuunaline suguline dimorfism vastseperioodi pikkuses: analüüsis kasutatud 169 putukaliigist kulus suuremal sugupoolel kauem arenemiseks 79% juhtudest. Nende tulemuste taustal ei leidnud Teder (2014) põhjust arvata, et protandria (kui see on adaptiivne) määr peaks sõltuma soolisest dimorfismist kehasuuruses ja seetõttu pidas ta protandriat pigem kaudse valiku tagajärjeks.

Tõendeid kaudse valiku läbi kujunevale protandriale on leitud ka termiidiliigil *Reticulitermes speratus* (Matsuura, 2006). Nendegi putukate puhul on valikusurve suurekasvuliste emaste suunas. Isased jõuavad võrdsete kasvukiiruste juures varemalt lennuvõimelisteks areneda kui emased samas koloonias. Aga kuna pulmalennule minnakse üheaegselt, pole isastel mingit kasu varasemast suguküpsuse saavutamisest. Uuringus näidati, et enne lendu ei olnud paarumist toimunud. Selleks võeti pesast lahkuma hakkavad emased ja uuriti nende spermateeke, mis osutusid tühjadeks, kinnitades suguühete puudumist. Seega isased ei saavuta mingit eelist olles neist varasemad ja on ainult oma väiksema kasvu tõttu suguküpsed enne emaseid.

Ülejäänud kaudset valikut iseloomustavad hüpoteesid on putukatel vähemolulised. Keskkonnatundlikkuse hüpotees kehtimise kohta ei ole putukatel tõendeid leitud (vt ka Morbey ja Ydenberg, 2001). Kohahõive hüpoteesi rakendatavust, mille järgi isased konkureerivad teiste isastega väärtusliku territooriumi pärast on näidatud kindlat ala kaitsvate liikide puhul (Wang *et al*, 1990). Uurides territoriaalse eluviisiga rohutirtse *Ligurotettix coquilletti*, eesmärgiga leida põhjus, miks isased kolm kuni viis nädalat enne emaseid kooruvad, hinnati mitmeid hüpoteese. Esiialgu oletati soolise dimorfismi tõttu, et protandria on seletatav piirangu hüpoteesi alusel. Ometigi ei kinnitanud saadud tulemused protandria sõltumist vaid kehasuuruste erinevustest. Pigem oli tegu isaste strateegiaga hõivata alad, kus terve valmikuea vältel oleks võimalik kohata hulgaliselt emaseid.

4.3 Otsese valikusurve läbi kujunev protandria putukatel

Darwin (1874) oli teadaolevalt esimene, kes täheldas, et enamiku putukaklasside puhul väljuvad isased nukustaadiumist peaaegu alati enne vastassugu. Ta oletas, et need isased, kes kevadel on esimestena valmis paaruma või on kõige aktiivsemad, jätavad endast maha suurema hulga järglasi ning nad peaks pärima sarnased instinktid. Nüüdisajal on see idee kooskõlas otsese valikusurve läbi kujuneva protandria olemusega ehk teisisõnu adaptiivse protandria seletustega.

Wiklund ja Fagerström (1977) töötasid välja matemaatilise mudeli, mis kasutades seitset teoreetilist omadust liblikatel (rakendatavad ka teistele putukatele) aitaks hinnata isastele adaptiivse protandria esinemist.

- 1) Isas- ja emasloomade populatsioonid väljuvad nukustaadiumist kindlatel aegadel, mis on geneetilise kontrolli all
- 2) Kõik emased saavad viljastatud
- 3) Emased paarituvad vaid korra
- 4) Emased paarituvad päeval, mil nad kooruvad nukust
- 5) Isastele on omane konstantne suremuse määr, mis ei sõltu indiviidi vanusest
- 6) Isased on suutelised mitmekordselt paarituma
- 7) Selleks, et paaritumine aset leiaks, pole vaja midagi muud, kui et isane kohtaks emast ehk siis isastel pole vaja sooritada ühtki tegevust, mis oleks tarvilik enne sigimist

Nende omaduste põhjal loodud teoreetiline mudel ennustab, et valikusurve rakendub isaste väljumiskõvera keskmisele väärtusele põhjustades optimaalse protandria, mille alusel ühtib isaste kohasuskõvera maksimum koorumiskõvera omaga. Selle mudeli puuduseks on eeldus, et kõik emased on võrdse viljakusega. Arvestades, et kõik emased on ühesuguse sigimispotentsiaaliga, võib selle mudeli põhjal protandriat oluliselt alahinnata (Kleckner *et al*, 1995). Seda seepärast, et looduslikes oludes ei saavuta kõik emased ühesugust suurust, mistõttu isastel oleks konkureerides paarumisvõimaluse pärast ja oma kohasuse suurendamiseks otstarbekas saavutada suguküpsus veelgi varem. Täiendavalt peab adaptiivne protandria olema stabiliseeriva valiku surve all, kuna varakult ilmuvad isased riskivad ebasoodsast keskkonnast või kisklusest tingitud võimalusega hukkuda enne paaritumisvõimalust ja liiga hilja saabuvad isased kohtavad kas liiga vähe või juba paaritunud emaseid, kannatades vähenenud paaritumisvõimaluse tõttu (Holzapfel ja Bradshaw, 2002).

4.3.1 Paarumisvõimaluse hüpotees

Selle hüpoteesi järgi on protandria putukatel eriti soositud juhul, kui põlvkonnad ei kattu (Singer, 1982). Kattuvate põlvkondade korral oleks hiljem kooruvad isased uue põlvkonna emaste jaoks varasemalt ilmunud partneriteks. Selle tõttu ei oleks protandria väljakujunemine soositud: esimese põlvkonna hilised isased võivad sel juhul olla sama edukad kui nende varasemad sookaaslased.

Paarumisvõimaluse hüpoteesi järgi mõjutab protandriat putukatel oluliselt ka emasisendite hulk ja viljakus. Isasel on kasulikum paarituda monogaamse emasega (Wiklund ja Fagerström, 1977) või vähemalt esmakordselt paaruva emasega, sest emaste poolt munetavate munade arv väheneb pärast iga edukat viljastamist (Wedell, 1992, Kleckner *et al*, 1995; Moreira ja Peckarsky, 1994; Taylor *et al*, 1998). Päevaliblikatel tekitavad emaste monogaamia enamasti isased, kes mehaaniliselt sulgevad emaste suguteed pärast paarumist, aga esineb ka liike, mille emased on monogaamsed selletagi (Wiklund ja Fagerström, 1977). Isasel võib seejuures olla tarvilik emast teatud aja jooksul teiste isaste eest „valvata“ (Bennett *et al*, 2012). Põhjuseks on hoida ära teistkordne viljastamine, sest suguteede sulgemiseks kasutatav spermatofoor on veel kuivamata ja seetõttu eemaldatav. Liikidel, kus on levinud polüandria, on isasel otstarbekas olla kõige esimene, sest spermakonkurentsis oleks tal teiste isaste ees eelis. Seda seepärast, et ta on esimeste munade ainuviljastaja ning lisaks on tal võimalus osaleda uute munade viljastamises, kui emasisendi spermateegis hoiustatud spermid omavahel segunevad.

Lihtsaks näiteks ilmestamaks, kui oluline võib olla saavutada suguküpsus enne emaseid, sobib kaevurherilaste hulka kuuluv liik *Sphecius grandis*. Tegu on koloniaalse kiletiivalisega ning liigi esindajatel on ühekordne sigimisperiood. Kuna emased paarituvad esimesel võimalusel, oleks isastel kõige kasulikum saada suguküpseks enne esimeste emaste ilmutumist ja püsida elus ülejäänud aja, kuni uusi partnereid võib leida. See pole aga realiseeritav, sest võrreldes perioodiga, mil emaste arvukus järgemööda suureneb, on isaste eluiga oluliselt lühem. Isase järgnevaks parimaks tegevuskavaks on kooruda valmikuks vahetult enne aega, mil emaseid võib kõige rohkem kohata (Hastings, 1989) ehk siis saavutada suguküpsus enne potentsiaalseid partnereid.

Paarumisvõimaluse hüpoteesi ilmestab väga hästi ka Wedelli (1992) uuringud heinaritsika (*Decticus verrucivorus*) elukäigust läbi terve elutsükli. Kõnealusel liigil

avalduub selgelt protandria: emaste koorumise kõrgaeg algab umbkaudu viis päeva isaste omast hiljem ja koorumisperioodi lõpu poole väljuvad munadest peamiselt emased. Emased munevad pärast kopulatsiooni, kusjuures võrreldes esimest munetavat pesakonda järgmisega, on munade hulk ligi 40 protsenti suurem ja samuti munemise kiirus (mune/päeva kohta). Seetõttu on vastassugupoolele kasulik olla esimene, kes sigimisvõime saavutanud emasega paaritub. Seda toetab lisaks see, et varemalt paaritunud emasega kopuleerudes paigutuvad seemnerakud spermateeki ja võimalus, et emane kasutab sealt just kõnealuse isase sperme, on proportsionaalne sellele, kui suure osa uued spermid kogumahust moodustavad (Wedell, 1992). Teisisõnu on need isased, kes teistest isastest hiljem suguküpsuse saavutavad, tugevnenud spermakonkurentsi tõttu madalama sigimisedukusega

Selleks, et isane suudaks suurendada oma spermide kasutust viljastamisel, peab ta suutma hinnata, kas emane on varemalt paaritunud. Heinaritsika puhul on isased selleks suutelised, sest isased kopuleeruvad varemalt paaritunud emastega pikemalt kui esmakordselt viljastatavate emastega (Wedell, 1992). Wedelli (1992) tulemused näitasid täiendavalt, et olles kohanud varemalt viljastamata emast, oli spermatofoori suurus vaatamata isase enda sigimisstaatussele ikkagi suurem. Esimest korda paarituvad isased andsid emasele alati keskmisest suurema spermatofoori, kuid selle lõplik suurus sõltus ikkagi emase paaritumisstaatussest. Kõige selle põhjal võib väita, et isastel eksisteerib mehhanism, mille alusel suudavad nad varieerida oma sigimiskäitumist vastavalt kohatud emase „väärtusele“.

Paarumisvõimaluse hüpoteesi kohaselt pole oluline ainult mitmete emastega paarumisvõimalus, vaid ka emaste kohtamise võimalus üleüldiselt. Seda seepärast, et paarumisvõimaluse hüpoteesi kohaselt toimivad isased võtavad omale riski kõrge suremuse näol, ilma et jõuaks seejuures ühtegi emast kohata. See tähendab, et on olemas väike optimaalne ajaaken, mille vältel võivad nad emaseid leida. Kui ajastada koorumine emaste omast oluliselt varasemaks, on oht ikkagi partnerita jääda, sest selleks ajaks, kui esimesed emased saavutavad suguküpsuse, on liiga varajane isane juba hukkunud. Samas juhul, kui varakult ilmumine ei muuda oluliselt suremuse määra, on kõigil isastel kasulik kooruda (vaegmoondegaga liigid) või lõpetada nukkumine esimesel päeval, mil emased seda tegema hakkavad (Morbey ja Ydenberg, 2001).

Kui sigimispartneri leidmise aeg on ikkagi piiratud, on isastel kõige eelistatum leida üles emaste koorumiskohad ja seal ümbruses neid oodata. Näiteks hävimisohus mosaiikliblika *Euphydryas editha taylori* isased kaitsevad umbes 5 m² suurust ala, millel ei ole isendi ja tema järglaskonna jaoks väärtuslikke ressursse (Bennet *et al*, 2012). Nendel aladel võis aga täheldada noori emaseid, kes alles hiljuti nukust väljusid ja kellega isane ka paaritus. Selle alusel arvasid Bennet *et al* (2012), et sellel liigil on protandria kujunenud kui meede, mille abil kuni kaks nädalat varasemad isased omaile sigimispartnerit tagada üritavad.

Sarnane on olukord liigi *Nomia melander* isaste jaoks. Tegu on erakmesilasega, kes ehitab pesa vaid järglaskonna üleskasvamiseks. Mayer ja Miliczky (1998) kogusid kaheksa aasta vältel andmeid mesilaseliigi isaste sigimiskäitumise, sealjuures selgelt esineva protandria põhjuste, kohta. Isastel oli kõrgendatud huvi alade vastu, millelt toimusid emaste väljalennud sagedasti, ja nad vältisid piirkondi, kus urgudest väljumine polnud veel alanud või oli alles väga harv. Kõrgendatud huvi väljendus mõne aakri suurusele alale jaotunud pesapaikade ümbruse patrullimises mitmete tundide vältel. Isaseid oli suhtarvuna ligi poole rohkem kui monogaamseid emaseid, mis põhjustab paarumisvõimalusele tugeva konkurentsi. Isastel oli soodne olla esimene, kes uue emase leiab; ühelgi kopulatsiooni segama tulnud isasel ei õnnestunud esimest edukat minema tõrjuda. Põhjuseks on arvatavasti isaste spetsiaalselt partnerist kinnihoidmiseks moodustunud struktuur tagajäsemete neljandal lülil. Nende andmete põhjal sai järeldada, et protandria on kujunenud sigimisedukuse tõstmiseks võimalikult paljude monogaamsete emastega paarituses.

Piiratud ligipääs emastele võib tuleneda ka liigisisestest morfoloogilistest erinevustest. Näiteks Moynihan ja Shuker (2011) tõid oma katsetes karjaviisilise parasitoidiga *Nasonia vitripennis* välja protandria olulisuse sigimissüsteemis, kus emased hajuvad peatselt peale koorumist. Isased ei saa neile järgneda, kuna erinevalt emastest ei sobi nende tiibade ehitus pikkadeks lendudeks. Seepärast soosib valik isaste suguküpsemist enne emaseid, mis võimaldab neil oodata emaseid koorumispaiga vahetus läheduses. Arengukiirust munast valmikuni mõjutab nii pesakonna kui peremeesorganismi suurus. Mida pikem oli aeg toitumiseks (väiksem pesakond suuremas peremehes), seda suuremaks kasvasid individid ning nende puhul oli alati võimalik jälgida kiiremat elutegevusprotsesside (vastne-nukk, nukk-täiskasvanu staadium ja täiskasvanu väljumine

peremehest) avaldumist. Suurematel isastel on suurem varu sugurakke, sest neid ei toodeta valmikueas juurde ja see annaks emaste enamusega sugude suhte juures sellisele isasele suure eelise. Katses ilmnes, et isaste kehasuurus siiski ei mõjuta kohasust, oluline on hoopis väljumisaeg enne konkurente. Seepärast lõpetavad väikest kasvu isased toitumise ja alustavad nukkumist samal ajal kui pesakonna suuremad seda teevad. Tuues ohvriks suuruse, üritavad nad võita arengukestuses, kuna jätkates kasvamist saaks nad veel hiljem suguküpseks ja võimalused sigimispartneri leidmiseks osutuks veelgi väiksemaks.

4.3.2 Ootamise hinna hüpotees

Fägerström ja Wiklund (1982) tõid välja, et protandria võib kujuneda valikust emastele, et nad saaksid vähendada aega, mis tuleks isast oodates ebasoodsates keskkonna tingimustes viibida. Hüpoteesi kohaselt on emasel turvalises kookonis või mõnel muul moel puhkestaadiumis väiksem risk juhuslike olude tõttu hukka saada. Protandria toimib seega läbi valiku emastele, kes jäävad pikemalt ohutumatesse oludesse, kuni isased saavutavad sigimisvalmiduse. Isase järgi peab ootama, kui tal on enne suguküpsuse saavutamist vaja aega, et saavutada füsioloogiline või käitumuslik valmidus või siis peab isane emast otsima (Lederhouse *et al*, 1982; Taylor *et al*, 1998; Morbey ja Ydenberg, 2001). Nii võib see olla näiteks parasiitsetel eluvormidel, kus isased vastutavad sobiva peremeesorganismi leidmise eest ja saavad alles seejärel hakata vastassoost liigikaaslasi ligi meelitama (Grewal *et al*, 1993).

Kevikuliste puhul kuulub sigimiskäitumise juurde isase trummeldamine kõval pinnasel. Moreira ja Peckarsky (1994) oletasid, et isaste varasem ilmumine liigi *Agneta capitata* puhul võib tuleneda tarvidusest omandada täiuslik trummeldamise rütm ja sagedus. Selle saavutamiseks kulus isastel keskeltläbi kuus päeva, mis oli sisuliselt vastavuses ajaga, mille võrra isased emaseid edestasid. Taylor *et al* (1998) tegid katseid samuti kevikuliste hulka kuuluva liigiga *Megarcys signata*. Laborikatses trummeldamise tarvilikkus ei ilmnenud, kuna osal päevavanustel isastel õnnestus paaruda ka ilma selleta. Keerukates looduslikes oludes mängib selline käitumine ilmselt siiski olulist rolli emase ligimeelitamisel (Taylor *et al*, 1998).

Veel ühe ootamise hinna hüpoteesi näiteks sobiks pääsusaba *Papilio polyxenes*. Sellel liblikaliigil on nii talvituva kui otse areneva generatsiooni puhul isased oluliselt väiksemad kui emased (Lederhouse *et al*, 1982). Talvituvad isendid olid mõlema sugupoole puhul

samuti oluliselt väiksemad kui ilma diapausita arenenud liigikaaslased. Mõlemat laadi põlvkondades oli ka selgelt tuvastatav protandria, talvituvate liblikate puhul mõnevõrra lühem. Protandria võiks selle liigi puhul olla ainuüksi piiranguhüpoteesi alla sobituv, kuna tulemustes kajastus, et isased on kiirema arenguga nii rööviku- kui nukustaadiumis. Teisalt, võttes arvesse Lederhouse *et al* (1982) poolt mainitud üksikasju, mis puudutavad isaste sigimisvalmidust peale nukkumist, siis saab liigi *P. polyxenes* edukalt paigutada praegusesse alapeatükki. Seda seepärast, et isastel on suguti koorumisjärgse päeva või enama aja jooksul alles pehme ja territooriumite asustamiseks, mis on tarvilikud emaste edukaks kohtamiseks, kulub ka täiendav aeg.

4.3.3 Partneri valiku hüpotees

Partneri valiku hüpoteesi kohaselt eelistavad emased paarituda selliste isastega, kes on võrreldes teistega kauem elus püsinud. Seega peaks isased putukad saavutama suguküpsuse enne emaseid, et neil oleks suurem võimalus osutada emaste poolt valituks. Partneri valiku hüpotees on aga nõrgal positsioonil, kuna pole leitud, milliste meetmetega peaks suutma emased tuvastada, kui kaua on potentsiaalne partner valmikuna looduses viibinud. Ühtlasi võiks sellistel eeldustel kujunev käitumismuster realiseeruda vaid väga konstantsetes tingimustes (ühtlane ilmastik, külluslikult toitu ja madalal tasemel kisklus), kus isastel on paremad võimalused ellujäämiseks. Vastasel juhul kaotaks evolutsioon peagi valiku varastele isastele.

Wiklundi ja Fagerströmi (1977) arvates on partneri valiku hüpotees täiesti välistatav hüpotees liblikatel. Nende hinnangul peaks olukorras, kus hukub märkimisväärne osa varakult valmikuks koorunud isastest (karmid keskkonna tingimused), mõjuma otsene valik, mis vähendab sugupoolte vahelist lõhet suguküpsuse saavutamises, kaotades selle lõpuks sootuks. See kehtib muidugi juhul, kui isased pole kohanenud laiemale ökoloogilisele amplituudiga, mis sel juhul soodustaks protandria teket, sest suurem oleks varasusele vaatamata madalam. Suurim suuremustõenäosus on putukatel ja teistelgi loomadel, kellel puudub lõimetishoole, siiski valmikueelsel/noorlooma perioodil.

Varasem suguküpsuse saavutamine ühes pikaeealisusega ei tundu putukate puhul olevat omadusteks, mida emased võiks suuta isaste seas tuvastada. Näiteks uurides protandriat liigil *Ligurotettix coquilletti*, ei leidnud Wang *et al* (1990) otsest kinnitust, et emased oleks suutelised eristama varasemaid isaseid hilistematest või et isased kooruksid

sedavõrd ühisel ajavahemikul, et oleks välistatud hilisemate „petjate“ olemasolu. Eeldused olid selleks aga olemas, sest varasemad isased olid keskmiselt pikema elueaga ja elutsedes ühel põdsal nooremate sookaaslastega, olid vanemad isased emaste eest konkureerides edukamad. Varaste isaste pikaealisus ei seostunud ainult geneetiliselt päranduvate omadustega. Pigem õnnestus varasematel isastel hõivata väärtuslikumad toitumisalad ja sedasi oma ellujäämust tõsta.

4.3.4 Inbriidingu vähendamise hüpotees

Lähisugulastega paaritumise vältimiseks eksisteerib mitmeid meetodeid, millest peamised kaks on ühe sugupoole hajumine uutele aladele ja lõhnatajule orienteeritud eristamine. On leitud, et protandria võiks samuti olla üheks võimalikuks meetmeks inbriidingu surve vähendamisel. Inbriidingu vältimine oleks samaväärse efektiga, kui emased saavutaks suguküpsuse enne isaseid ehk siis protogüünia tingimustes. Protandria on aga oluliselt levinum nähtus kui protogüünia ehk siis ei ole õigustatud selle seletamine ainult inbriidingu vähendava meetmena (Wiklund ja Fagerström, 1977).

Näiteks liigil *Trissolcus basalis* (Wollaston) näib protandria inbriidingu pigem soosivat (Loch ja Walter, 2002). Selle liigi isased edestavad emaseid üks kuni kaks päeva. Kõige esimene isane kehtestab selle aja jooksul veel koorumata munadel oma ülemvõimu ja hoiab teisi isaseid eemal. Dominantne isane võib küll vahetuda, aga üldiselt on tegu sama ema pojaga. Koorunud emastest viljastas dominantne isane üle 80 protsendi (Loch ja Walter, 2002) põhjustades nii tugeva inbriidingu.

Eelnev ei tähenda, et inbriidingu vähendamise hüpotees oleks täiesti väljaspool kaalutlusi, sest ei saa välistada, et hüpotees ei võiks eksisteerida mõne teise levinuma hüpoteesiga üheaegselt või teatud iseärasustega liikide seas. Näiteks putukaliikidel, mille sugu määratletakse haplodiploidse mehhanismi alusel, võib protandria toimida kui inbriidingu vähendav mehhanism. Haplodiploidsed putukad on enamasti seltsist kiletiivalised, ja nende sugu määratleb vastavalt kromosoomistiku ploidsusele. Kui see on haploidne, areneb isane, kui diploidne siis emane. Diploidsus peab olema aga heterosügootne, muidu on tulemiks ikkagi isane. Emased saavad vastavalt sellele, kas viljastavad muna või mitte määrata pesakonna soolise suhte ja sellel läbi ka protandria võimalikkuse.

Näiteks Mazzi *et al* (2011) jälgisid parasiitse juuluklase *Cotesia glomerata* arengut erinevatel temperatuuridel. Tegemist on haplodiploidset soomääratlust omava kiletiivalisega, kelle vastsed elavad kapsalibliklaste röövikutes endoparasitoididena. Sellel liigil esineb protandria. Uurimuse käigus ilmnes, et kõrgemal temperatuuril kiireneb emaste areng ja seeläbi väheneb aeg, mille võrra isased enne emaseid kooruvad. Isaste reaktsioon kõrgemale temperatuurile oli samuti positiivne, kuid emaste omast nõrgem. Mõlema temperatuuri juures alustasid isased koorumist enne emaseid. Kalduvus protandriale, mis oli ilmne, sest iga pesakonna puhul ligi 80 protsenti isastest oli väljunud enne esimest emast, sõnastati kui eeldatavat strateegiat, mis vähendab inbriidingu võimalust. Umbkaudu 30 protsenti isastest hajub keskkonda, enne kui sama pesakonna emased kooruda jõuavad. Tegu pole seega täieliku inbriidingu vastase mehhanismiga, kuid selle survet vähendav mõju on ilmselt oluline geneetilise mitmekesisuse alalhoiuks.

5. Arutelu

Arusaadavalt ei ole käesoleva töö põhjal võimalik võtta kategoorilisi seisukohti protandria evolutsiooniliste tekkemehhanismide ja püsimise kohta, kuid üldisemaid järeldusi saab siiski teha. Siinkohal tuleb välja tuua, et protandria hüpoteeside näitlikustamisel ei kasutatud kõiki vaadeldud töid, kuid ülevaade enamikust putukatöödest, milles protandria evolutsioonilist päritolu selgelt uuriti, on võimalik leida tabelist (Lisa 1). Kokku oli sellised artikleid 18 ja nende põhjal osutus seitsmest põhilisest hüpoteesist putukatel toetuslikuks viis (välja jäid keskkonnatundlikkuse hüpotees ja partneri valiku hüpotees), millest kõige enam viidati paarumisvõimaluse hüpoteesile.

Üle kõigi artiklite jäi leidmata täiesti universaalne seletus protandriale, mida saab lugeda ootuspäraseks tulemuseks. Üht seletuste rühma ei saa otseselt teisele eelistada, sest sõltuvalt vaatluse all olevast organismirühmast varieerub nende rakendatavus. Paljud tööd liblikatega annavad aluse eeldada, et selles taksonis esinev protandria on kujunenud eelkõige otsese valiku produktina, sest ei ole leitud tõendeid fikseerunud arengukiirustest (nt Wiklund ja Solbreck, 1982; Nylin *et al.*, 1993; Morbey ja Ydenberg, 2001). Teisalt näitavad kvantitatiivsete uurimuste tulemused üle mitmete putukaklasside, et emastele rakenduv valik olla võimalikult suur, põhjustab kaudselt isaste kiirema arengu valmikuks, sest suurema kasvu saavutamiseks veedavad emased pikema aja vastsestaadiumis (Teder, 2014). Seniks kuni ei ole leitud kinnitust soost sõltuvate arengukiiruste kohta, võib sugulist dimorfismi kehasuuruses pidada seega üheks peamiseks põhjuseks, mis loob isastel putukatel eeldused varasema suguküpsuse saavutamiseks (Teder, 2014).

Hüpoteesidest oleks seega kõige edukamalt rakendatavaks juhuslikku protandriat kirjeldav piiranguhüpotees. Teised kaudselt kujunevat protandriat kirjeldavad hüpoteesid ei sobigi siinjuures eriti hästi protandria seletamiseks putukatel. N-ö teisel kohal rakendatavuse poolest putukatel on seega otsese valikuna kujunevat protandriat kirjeldav paarumisvõimaluse hüpotees. Näiteid ootamise hinna ja inbriidingu vähendamise hüpoteesidele leidub putukatel vähemal määral. Olukord võib tuleneda siiski ka sellest, et puuduliku teabe pärast on neist mööda vaadatud, kuigi võivad eksisteerida samaaegselt paarumisvõimaluse hüpoteesiga. Partneri valiku hüpoteesi kasutus putukatel on aga sisuliselt välistatud, sest ei ole leitud, et emased suudaks varaseid isaseid tuvastada.

Küsimusele, kas tegu on ainult isaste või emaste kohasust tõstva valikuproduktiga, võib läheneda mitmeti, aga pigem pooldaks, et putukatel on protandria kujul tegu nii isaste kui emaste kohasust suurendava strateegiaga. Seda seepärast, et vaatamata esialgsetele soospetsfiilistele valikusurvetele, on lõpptulemuseks üks või teine sugupool läbi oma tütarde või poegade (sõltuvalt siis vastavalt kas algne valik oli emaste või isaste kohasuse tõstmise suunas) ikkagi saavutanud kaudselt suurema võimaluse oma geneetilise materjali levikuks uutes põlvkondades.

Omandanult selle teabe, võib tekkida küsimus, kuidas on võimalik tuvastatud protandria põhjuste abil midagi praktilist korda saata. Iseenesest on seegi kasulik, et laieneb teadmistebaas sigimiskäitumist ja arengulisi iseärasusi puudutavates küsimustes. See omakorda aitab hinnata, millele võiks edasisi uuringuid ette võttes rohkem või täiendavalt tähelepanu pöörata. Putukate puhul võiks olla näiteks mõistlik jälgida üheaegselt erinevaid adaptiivset protandriat kirjeldavaid hüpoteese. Selleks tuleks aga peale paarumisvõimaluse hüpoteesi ka teisigi adaptiivse protandria hüpoteese põhjalikumalt modelleerida (Morbey ja Ydenberg, 2001). Otseselt praktilisema väljundi leiab ka looduskaitsealises küsimustes. Seda seepärast, et protandria põhjuste selgitamiseks tehtava töö käigus koguneb täiendavalt kõrvalist teavet, mis võib aidata paremini organiseerida kaitsealade planeerimist (vt ka Bennet *et al*, 2012).

Kokkuvõte

Suguküpsuse saavutamine ja/või ka ilmumine isastel enne emaseid ehk siis protandria on sage fenomen putukatel ja teistelgi loomarühmadel. Sealjuures ka taimedel, mille puhul vabastavad taime õied tolmutterad enne, kui sama taime õite emakasuudmed neid omastada saavad. Taimede puhul on protandria eranditult seotud inbriidingu vähendamisega, teistel rühmadel, eriti putukatel, pole protandria tekke ja tarvilikkuse seletusele nii lihtsalt läheneda võimalik. Tulipunktiks on eristada, kas protandria avaldub kaudse valiku tõttu või on tegu otsese valikusurve produktiga, mis viib isaste suguküpsuse saavutamisele enne emaseid ja on otseselt adaptiivne ühele või mõlemale sugupoolele.

Kokku on protandria seletamiseks erinevatel organismirühmadel püstitatud seitse erinevat, aga üksteist mitte täielikult välistavat hüpoteesi. Eelneva põhjal saab need jagada kahte klassi – kaudset valikusurvet kirjeldavad hüpoteesid (juhuslik protandria) ja otsest valikut kirjeldavad hüpoteesid (kohastumuslik protandria). Kohahõive, keskkonnatundlikkuse ja piirangu hüpoteesid kuuluvad kaudse valikusurve hüpoteeside alla. Kohahõive hüpoteesi järgi toimib territoriaalsele sugupoolele valik jõuda kohale enne samast soost konkurente. Keskkonnatundlikkuse hüpotees eeldab, et isased suudavad veel ebasoodsa kliimaga alal paremini vastu pidada kui emased, mis põhjustab nende varasema saabumise/suguküpseks saamise, sellal kui emased väldivad varajase sigimisperioodi karmimaid olusid. Vastavalt piirangu hüpoteesile on valik mõnele muule omadusele kui saabumise aeg/suguküpsuse saavutamine, põhjustanud kaudselt emaste edestamise isaste poolt, sest nende kahe vahel on positiivne korrelatsioon.

Ülejäänud neli hüpoteesi jaotuvad otsest valikusurvet kirjeldavate hüpoteeside klassi. Kõigi nende hüpoteeside puhul eeldatakse, et isaste ja emaste suguküpsuse saavutamisel on otsene mõju kohasusele ja valik erinevale ajastamisele rakendub just selleks, et seda hoida. Paarumisvõimaluse hüpotees väidab, et isastele rakendub valik saavutada suguküpsus enne emaseid, et suurendada oma võimalusi mitmekordseks paaritumiseks. Ootamise hinna hüpoteesi kohaselt on valikusurve hoopis emastele, kes viivitades suguküpsuse saavutamise ootavad ära isased, et nad saavutaks sigimiskõlblikuse. Paarilise valiku hüpotees kirjeldab protandria teket kui emastele rakenduvat valikut olla hilisemad, et neil oleks võimalus leida isane, kes on kõige kauem elus püsinud. Inbriidingu vältimise hüpotees kirjeldab protandriat kui meetodit, mille puhul varem suguküpseks saanud isased

saavad keskkonnas hajuda, mis peaks vähendama võimalust, et nad paarituvad oma suguõdedega.

Protandria põhiküsimusele – on see juhuslikult kaasnev või adaptiivne nähtus – on võimalik leida selgitust kasutades üht või kõiki neist järgnevatest variantidest. Esmalt võib võrrelda protandria esinemist noorjargu ajal erinevaid temperatuure kogenud generatsioonidel, teades, et adaptiivne protandria ei tohiks sõltuda temperatuuri erisustest, aga juhuslik seda teeb. Teiseks on adaptiivne protandria konstantne sõltumata sellest, kas põlvkonnad arenevad otse või läbivad diapausi, sellal kui juhuslikult kujunev protandria peaks kaduma diapausi läbivatel generatsioonidel. Kolmandaks võib protandria olla erinev liikidel, millel on kattuvad ja/või mitte kattuvad generatsioonid. Kui protandria on juhusliku valiku tulemus, siis on see mõlemal juhul olemas, kui aga adaptiivne, siis see ei esine kattuvate põlvkondade puhul.

Käesoleva töö põhjal tundub protandria putukatel olevat nii emaste kui isaste reproduktiivset edukust suurendav strateegia ja seletus selle tekkele paistab tulenevat valikust suuremate ja viljakamate emaste suunas. Siiski ei saa öelda, et piiranguhüpotees on ainsaks protandria seletuseks putukatel, sest peaaesjalikult päevaliblikate, aga ka teiste putukarühmade esindajate protandriat saab seletada paarumisvõimaluse hüpoteesiga ja haplodiploidse soomääratlusega putukatel leiab toetust inbriidingu vältimise hüpotees. Ootamise hinna hüpotees on ka reaalne, kui isastel tuleb viibida kindel aeg valmikuperioodis, kuna muidu ei omandaks nad morfoloogilisi ja käitumuslikke omadusi, mis on tarvilikud emastega paaritumiseks. Partneri valiku hüpotees on putukate seas aga nõrgal positsioonil. Enamikul putukarühmadel on esmaseks protandria seletuseks siiski suguline dimorfism kehasuurustes ehk siis lähtumine piiranguhüpoteesist, kuni pole leitud tõendeid selle hüpoteesi ümberlukkamiseks.

Evolutionary explanations of protandry in insects

Leino Algmaa

Summary

Protandry – the earlier arrival to breeding site and/or sexual maturation of male individuals before females is a common phenomenon among insects and other animal taxa. It also occurs among plants as a way of outbreeding in which it is achieved by releasing pollen before the stigmas of the flowers of the same plant could use it. Outbreeding hypothesis is the primary explanation of protandry in plants, while among other taxa, especially insects, the evolutionary origin of protandry can not be approached so easily. The main question and goal is to figure out whether the phenomenon of protandry occurs as an incidental by-product of selection on some other life history traits or protandry is selected for per se and is directly adaptive for either or both sexes.

A total of seven different but not entirely mutually exclusive hypotheses exists to explain protandry among various taxa. As suggested before, these can be categorized into two classes of explanations – indirect selection hypotheses (incidental protandry) and direct selection hypotheses (adaptive protandry). Rank advantage hypothesis, susceptibility hypothesis and constraint hypothesis are the indirect selection hypotheses. According to the rank advantage hypothesis selection acts on territorial sex to arrive before competitors of the same sex. The susceptibility hypothesis predicts males to be more enduring to adverse environmental conditions which leads to earlier arrival/maturing while females avoid harsh period early in breeding season. According to the constraint hypothesis selection acts on a trait other than arrival timing and earlier arrival/maturing occurs because of a correlation between these two.

The remaining four theories are categorized as direct selection hypotheses. All of these hypotheses state that there are fitness consequences for maturation of males or females and selection acts directly to maintain different timing among sexes. The mate opportunity hypothesis states that selection acts directly on males to arrive/mature before females so that they could increase their mating opportunities. The waiting cost hypothesis, on the other hand, suggests selection on females to be later than males in order to reduce time spent waiting for males while the latter achieve maturity. The mate choice hypothesis is also

viewed as selection on females to be later than males so that they could identify and then mate with males with highest survivorship. The outbreeding hypothesis explains protandry as a strategy by which earlier males have time to disperse in environment so that they are less likely to mate with females related to them.

In insects one can assess the main problem of protandry – is it incidental or adaptive – by using one or all of the following study methods. First, it is possible to compare the degree of protandry over gradient of environmental conditions (temperature, food quality) experienced during the juvenile development, knowing that adaptive protandry should be independent of it while incidental should be not. Secondly, adaptive protandry should also be constant irrespective if the individuals enter the diapause or not while incidental protandry is more relevant to direct generation than diapausing ones. Thirdly, there can be different protandry in species with discrete and/or overlapping generations. If protandry is incidental, it exists in both cases, if it is adaptive, it should not occur in species/populations with overlapping generations.

Over the course of this review protandry in insects seems to be beneficial to both sexes and caused by selection acting on females to grow bigger and therefore more fertile. This does not mean that the constraint hypothesis is the only explanation that can be used to explain protandry in insects. For example, there is plenty of evidence that in butterflies and some other insect species, the mate opportunity hypothesis is more suitable and the outbreeding hypothesis could be applied to insects with haplodiploid sex determination. Even the waiting cost hypothesis has some support as there are species with males who need to spend some time as adults in order to achieve reproductive readiness. Same cannot be told of the mate choice hypothesis as it seems very unlikely explanation for protandry among insects. Nevertheless, sexual size dimorphism which leads to incidental protandry should be considered as perhaps the most likely reason that causes male individuals achieve maturity before females in a wide array of insects.

Tänuavaldused

Soovin eriti tänada oma juhendajat Tiit Tederit, kelle väsimatuse ja nõuanneteta ei oleks töö valmimine mõeldav olnud. Täiendavad tänusõnad Eveli Otsingule ja Jaan-Juhan Oidermaale, kes oma lingvistilist võimekust ja abi lahkelt jagasid.

Kasutatud kirjandus

- Baughman J. F. 1991. *Do protandrous males have increased mating success? The case of Euphydryas editha*. The American Naturalist 138: 536-542.
- Bennet V. J., Smith W. P., Betts M. G. 2012. *Evidence for mate guarding behavior in the Taylor's Checkerspot butterfly*. Journal of Insect Behavior 25: 183-196.
- Bradshaw W. E., M. Holzapfel C. M., Kleckner C. A., Hard J. J. 1997. *Heritability of development time and protandry in the pitcher-plant mosquito, Wyeomyia smithii*. Ecology 78: 969-976.
- Carvalho M. C., Queiroz P. C. D., Ruzszyk A. 1998. *Protandry and female size-fecundity variation in the tropical butterfly Brassolis sophorae*. Oecologia 116: 98-102.
- Darwin C. 1874. *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray, London, 2d ed; tenth thousand, lk 212-213.
- 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.
- Francis C. M., Cooke F. 1986. *Differential timing of spring migration in wood warblers (Parulinae)*. The Auk 103: 548-556.
- Grewal P. S., Selvan S., Lewis E.E., Gaugler R. 1993. *Male insect-parasitic nematodes: a colonizing sex*. Experientia 49: 605-608.
- Hastings J. 1989. *Protandry in western cicada killer wasps, (Sphecius grandis, Hymenoptera: Sphecidae): an empirical study of emergence time and mating opportunity*. Behavioral Ecology and Sociobiology 25: 255-260.
- Hayashi F. 1999. *Ejaculate production schedule and the degree of protandry in fishflies (Megaloptera: Corydalidae)*. Functional Ecology 13: 178-189.
- Holzapfel C.M., Bradshaw W.E. 2002. *Protandry: the relationship between emergence time and male fitness in the pitcher-plant mosquito*. Ecology 83: 607-611.
- Ketterson E. D., Nolan V. J. 1976. *Geographic variation and its climatic correlates in the sex ratio of eastern-wintering Dark-eyed Juncos (Junco hyemalis hyemalis)*. Ecology 57: 679-693.

- Kleckner C. A., Hawley W. A., Bradshaw W. E., Holzapfel C. M., Fisher I. J. 1995. *Protandry in Aedes sierrensis: the significance of temporal variation in female fecundity*. Ecology 76: 1242-1250.
- Kokko H., Rintamäki P.T., Alatalo R.V., Höglund J., Karvonen E., Lundberg A. 1999. *Female choice selects for lifetime lekking performance in Black Grouse males*. Proceedings of Royal Society of London, Series B 226: 2109-2115.
- Lederhouse R. C., Finke M. D., Scriber J. M. 1982. *The contributions of larval growth and pupal duration to protandry in the Black Swallowtail butterfly, Papilio polyxenes*. Oecologia, 53: 296-300.
- Loch A.D., Walter G. H. 2002. *Mating behavior of Trissolcus basalis (Wollaston) (Hymenoptera: Scelionidae): potential for outbreeding in a predominantly inbreeding species*. Journal of Insect Behavior 15: 13-23.
- Madhu K., Madhu R. 2006. *Protandrous hermaphroditism in the clown fish Amphiprion percula from Andaman and Nicobar Islands*. Indian Journal of Fisheries 53: 373-382.
- Matsuura K. 2006. *Early emergence of males in the termite Reticulitermes speratus (Isoptera: Rhinotermitidae): protandry as a side effect of sexual size dimorphism*. Annals of the Entomological Society of America 99: 625-628.
- Mayer D. F., Miliczky E. R. 1998. *Emergence, male behavior, and mating in the Alkali Bee, Nomia melanderi Cockerell (Hymenoptera: Halictidae)*. Journal of the Kansas Entomological Society 71: 61-68.
- Mazzi D., Hatt F., Hein S., Dorn S. 2011. *Ladies last: duel rhythmicity of adult emergence in a parasitoid with complementary sex determination*. Physiological Entomology 36: 47-53.
- Michener G. R. 1983. *Spring emergence schedules and vernal behavior of Richardson's ground squirrels: why do males emerge from hibernation before females?* Behavioral Ecology and Sociobiology 14: 29-38.
- Morbey Y. E. 2001. *Protandry models and their application to salmon*. Behavioral Ecology 13: 337-343.
- Morbey Y.E., Ydenberg R.C. 2001. *Protandrous arrival timing to breeding areas: a review*. Ecology Letters 4: 663-673.

- Morbey Y. E., Coppack T., Pulido F. 2012. *Adaptive hypotheses for protandry in arrival to breeding areas: a review of model and empirical tests*. *Journal of Ornithology* 153: 207-215.
- Moreira G. R. P., Peckarsky B. L. 1994. *Multiple developmental pathways of Agnetina capitata (Plecoptera:Perlidae) in a temperate forest stream*. *Journal of the North American Benthological Society* 13: 19-29.
- Moynihan M. A., Shuker M. D. 2011. *Sexual selection on male development time in the parasitoid wasp Nasonia vitripennis*. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 2002-2013.
- Møller A.P. 1994. *Phenotype-dependent arrival time and its consequences in a migratory bird*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35: 115-122.
- Néve G., Singer M. C. 2008. *Protandry and postandry in two related butterflies: conflicting evidence about sex-specific trade-offs between adult size and emergence time*. *Evolutionary Ecology* 22: 701–709.
- Nylin S., Wiklund C., Wickman P.-O. 1993. *Absence of trade-offs between sexual size dimorphism and early male emergence in a butterfly*. *Ecology* 74: 1414-1427.
- Nylin S., Gotthard K. 1998. *Plasticity in life-history traits*. *Annual Review Entomology* 43: 63-83.
- Olsson, M., Madsen, T. 1996. *Costs of mating with infertile males selects for late emergence in female sand lizards (Lacerta agilis L.)*. *Copeia* 2: 462-464.
- Semlitsch R.D., Scott D.E., Pechmann J., Gibbons J.W. 1993. *Phenotypic variation in the arrival time of breeding salamanders: individual repeatability and environmental influences*. *Journal of Animal Ecology* 62: 332-340.
- Singer M. C. 1982. *Sexual selection for small size in male butterflies*. *The American Naturalist* 119: 440-443.
- Taylor B. W., Anderson C. R., Peckarsky B. L. 1998. *Effects of size at metamorphosis on stonefly fecundity, longevity, and reproductive success*. *Oecologia* 114: 494-502.
- Teder T. 2014. *Sexual size dimorphism requires a corresponding sex difference in development time: a meta-analysis in insects*. *Functional Ecology* 28: 479-486.
- Zijlstra W. G., Kesbeke F., Zwaan B. J., Brakefield P. M. 2002. *Protandry in the butterfly Bicyclus anynana*. *Evolutionary Ecology Research* 4: 1229-1240.

- Zonneveld C. 1996. *Being big or emerging early? Polyandry and the trade-off between size and emergence in male butterflies*. *The American Naturalist* 147: 946-965.
- Zwaan B. J., Zijlstra W. G., Keller M., Pijpe J., Brakefield P. M. 2008. *Potential constraints on evolution: sexual dimorphism and the problem of protandry in the butterfly *Bicyclus anynana**. *Journal of Genetics* 87: 395-405.
- Wang G., Greenfield M. D., Shelly, T. E. 1990. *Inter-male competition for high-quality host-plants: the evolution of protandry in a territorial grasshopper*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27: 191-198.
- Wedell N. 1992. *Protandry and mate assessment in the wartbiter *Decticus verrucivorus* (Orthoptera: Tettigoniidae)*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31: 301-308.
- Wiklund C., Fagerström T. 1977. *Why do males emerge before females? A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies*. *Oecologia* 31: 153-158.
- Wiklund C., Lindfors V., Forsberg J. 1996. *Early male emergence and reproductive phenology of the adult overwintering butterfly *Gonepteryx rhamni* in Sweden*. *Oikos* 75: 227-240.
- Wiklund C., Nylin S., Forsberg J. 1991. *Sex-related variation in growth rate as a result of selection for large size and protandry in a bivoltine butterfly, *Pieris napi**. *Oikos* 60: 241-250.
- Wiklund C., Solbreck C. 1982. *Adaptive versus incidental explanations for the occurrence of protandry in butterfly, *Leptidea sinapis* L.* *Evolution* 36: 56-62.
- Willemstein S. C. 1987. *An evolutionary basis for pollination ecology*. Brill Academic Publishers, Leiden, lk. 212.
- Willmer P. 2011. *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press, Princeton, lk. 73-75.

Lisa 1. Ülevaatlük tabel protandria seletustest üksikutel liikidel

Liik	Selts	Keskmiselt mitu päeva enne emaseid	Hüpootees protandria seletamiseks	Viide
<i>Aedes sierrensis</i>	Kahetiivalised	19	Paarumisvõimaluse/Piirangu	Kleckner <i>et al</i> , 1995
<i>Bicyclus anynana</i>	Liblikalised	2/6	Paarumisvõimaluse	Zijlstra <i>et al.</i> 2002
<i>Bicyclus anynana</i>	Liblikalised	1,6-2,63	Paarumisvõimaluse	Zwaan <i>et al</i> , 2008
<i>Brassolis sophorae</i>	Liblikalised	~3,72	Paarumisvõimaluse	Carvalho, <i>et al.</i> , 1998
<i>Cotesia glomerata</i>	Kiletiivalised	7,5/11,5h*	Inbriidingu vähendamise	Mazzi <i>et al</i> , 2011
<i>Decticus verrucivorus</i>	Sihktiivalised	5-7	Paarumisvõimaluse	Wedell, 1992
<i>Euphydryas aurinia</i>	Liblikalised	8,6	Piirangu	Néve ja Singer, 2008
<i>Euphydryas editha bayensis</i>	Liblikalised	4-8	Paarumisvõimaluse	Baughman, 1991
<i>Euphydryas editha taylori</i>	Liblikalised	7-14	Paarumisvõimaluse	Bennett <i>et al</i> , 2012
<i>Gonepteryx rhamni</i>	Liblikalised	8	Paarumisvõimaluse/Ootamise hinna	Wiklund, <i>et al.</i> , 1996
<i>Leptidea sinapis</i>	Liblikalised	3-4	Paarumisvõimaluse	Wiklund ja Solbreck, 1982
<i>Ligurotettix coquilletti</i>	Sihktiivalised	14-21	Kohahõive	Wang, 1990
<i>Neochauliodes sinensis</i>	Suurtiivalised	~7,63	Paarumisvõimaluse/Ootamise hinna	Hayashi, 1999
<i>Nomia melanderi</i>	Kiletiivalised	1-2/7+**	Paarumisvõimaluse	Mayer <i>et al</i> , 1998
<i>Papilio polyxenes</i>	Liblikalised	2-5	Ootamise hinna/Piirangu	Lederhouse <i>et al</i> , 1982
<i>Parachauliodes japonicus</i>	Suurtiivalised	~6,63	Paarumisvõimaluse	Hayashi, 1999
<i>Pararge aegeria</i>	Liblikalised	2-4	Paarumisvõimaluse/Piirangu	Nylin, 1993
<i>Trissolcus basalus</i>	Kiletiivalised	1-2	Paarumisvõimaluse/Inbriidingu vältimise	Loch ja Walter, 2002
169 erinevat	Erinevad seltsid	-	Piirangu	Teder, 2014

*Võrdluses on vastavalt kõrgem ja madalam temperatuur arenemisel

**Esines suur varieeruvus katselaikude vahel, mis tulenesid teadmata geneetilistest või keskkondlikest mõjudest

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Leino Algmaa (sünnikuupäev 14.03.1990),

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

Tartus, 22.05.2014