



Järglaskonna sugude suhe pika elueaga linnuliikidel

Mark Gimbutas^{*1}, Kalev Rattiste²

¹ Zooloogia osakond, Ökoloogia ja Maateaduste Instituut, Tartu Ülikool, Vanemuise 46 Tartu, 51014

² Zooloogia osakond, Põllumajandus- ja keskkonnainstituut, Eesti Maaülikool, Kreutzwaldi 5, 51014 Tartu

Kokkuvõte

Pika elueaga linnuliikidel on saadud nii liikide vahel kui ka liigi piires väga erinevaid tulemusi esmase sugude suhte muutumise seaduspärade ja põhjuste kohta. Kuigi järglase soo seoseid muna, kurna, vanemlinnu või keskkonna omadustega on leitud väga palju, siis enamasti ei ole need seosed tugevad ega lihtsasti üldistatavad. Esmase sugude suhte muutusi pika elueaga liikidel on leitud sagedamini seoses pesitsusaasta kvaliteediga (toiduküllusega), emalinnu seisundiga (rasvasus), emalinnu kortikosterooni tasemega ja muna munemise järjekorraga. Nimelt, mitmetel positiivse soolise dimorfismiga liikidel kalduvad paremas seisundis emalinnud saama isaseid järglasi. Sigimiseks headel aastatel on järglaskonnas suhteliselt rohkem poegi kui sigimiseks kehvematel aastatel. Parematel aastatel on arvatavasti ka emalindude seisund parem. Kuigi uurijad on oma vastavates töödes alati leidnud emalinnu kortikosterooni taseme seose järglase sooga, on tulemused seose suuna osas vasturääkivad. Kurna hilisemates munades kipub tütarde osakaal olema suurem kui varem munetud munades. Kollektiivselt pesitsevatel lindudel on järglaskonna sugude suhte kujunemisel oluline ka abistajaskonna arvukus ja/või sooline koosseis. Muna suurus ja rebu koostis munemisel ei ole seevastu enamasti embrüo sooga seotud. Kogu asurkonna esmane sugude suhte sigimishooajal on tavaliselt ligikaudu pool, kuigi on täheldatud ka märkimisväärsed kõrvalekaldeid. Kuigi esmase sugude suhte muutumise seost vanalinnu kohasusega on otseselt uuritud harva, siis väga sageli tundub sugude suhte muutus täheldatud suunas siiski olevat emalinnule adaptiivne. Samuti tundub Trivers & Willardi (1973) hüpotees olevat sageli adekvaatne pika elueaga linnuliikide järglaskonna esmase sugude suhte muutuste kvalitatiivseks seletamiseks. Edaspidi tuleks kindlasti uurida lindude soo määramise ja esmase sugude suhte muutumise molekulaarseid ja füsioloogilisi mehhanisme. Esmase sugude suhte muutuste adaptiivsuse uurimisel tuleks paremini kontrollida seletavate hüpoteeside eeldusi. Pika elueaga liikidel tasuks sealjuures silmas pidada ka indiviidi absoluutset konditsiooni.

* E-post: markgimbutas@gmail.com

Sissejuhatus

Sugupooltega organismid jagavad sigides paratamatult ressursse isaste ja emaste järglaste vahel. Vanemate panus järglastesse võib aga mõjutada nende sigimisedukust ja seeläbi ka vanemate endi kohasust. Sooallokatsiooni teooria, mis käsitleb ressursside jagamist erinevast soost järglaste vahel, on osutunud väga viljakaks haruks (Frank 1990). Üks selgemaid aspekte selles ressursijagamises on lihtsalt poegade ja tütarde osakaal järglaskonnas. Vastavat teadussuunda nimetatakse sugude suhte teooriaks ja see on andnud ka reaalsust kvantitatiivse täpsusega kirjeldavaid tulemusi (West, Reece & Sheldon 2002). Kokkuleppeliselt käsitletakse sugude suhet kui isaste osakaalu mingis isendite grupis (West, Reece & Sheldon 2002). Järglaskonnast rääkides tähistab sugude suhte sageli pigem oodatavat isaste osakaalu ehk isase järglase saamise tõenäosust. Käesolevas töös nimetatakse isast järglast pojaks ja emast järglast tütreks.

Järglase soo vanematepoolse valimise võimalikkust ja põhjuseid on uuritud pikka aega. Edu piirdub seni aga üsna väheste taksonitega ja näiteks selgroogsetel ei ole saavutatud veel kuigi head arusaamist sel teemal (Pen & Weissing 2002). Usaldusväärsete ja suhteliselt lihtsate molekulaarsete meetodite leidmine lindude soo tuvastamiseks (näiteks Fridolfsson & Ellegren 1999) on järglaskonna sugude suhte uurimisele lindudel viimase kahekümne aasta jooksul hoo sisse andnud (Alonso-Alvarez 2006). Kuigi sageli eeldatav poegade ja tütarde

saamine võrdsel hulgal ja täiesti juhuslikult on tihti mõistlik eeldus (Postma *et al.* 2011), on kogunenud rohkelt tõendeid sellest võrdtõenäolisusest kõrvalekaldu- mise kohta. Poegade arvu hälbed järjes- tikuste järglaste soo sõltumatuse korral oodatavast võivad mõnikord olla üsna tähelepanuväärsed. Näiteks mitmed emased erispapagooid (*Electus roratus*) said (Heinsohn, Legge & Barry 1997) uuringus järjest üle kümne samasoolise järglase ja seejärel üle kümne teisest soost järglase. Selles töös nähtud pikim seeria koosnes kahekümnest järjestiku- sest isasest järglasest. Tihti on lindudel järglaskonna sugude suhte kõrvalekal- ded 50-st protsendist siiski pigem väikesed (Ewen, Cassey & Møller 2004; Cassey, Ewen & Møller 2006).

Järglaskonna sugude suhte ja selle varieeruvuse evolutsiooniliste põhjuste seletamiseks on pakutud mitmeid hüpo- teese (Komdeur & Pen 2002). Vanim on Ronald A. Fisheri pakutud seletus aastast 1930, mille kohaselt sagedusest sõltuv valik stabiliseerib sugude suhte 50%-le, kui poegade ja tütarde üleskas- vatamine on vanematele võrdselt kulu- kas (Fisher 1930). Isaste ja emaste võrdne arv on üldlevinud lähtekoht sugude suhte uurimisel ja sugude suhte kallu- tamise, manipuleerimise või muu muu- tumise all peetakse silmas enamasti just sugude suhte erinemist 50-st protsendist. Kui poegade ja tütarde üleskasvatamine on vanemate jaoks erineva kulukusega, ennustab Fisher (1930) hüpotees järglas- konna sugude suhte üldist kõrvalekallet „odavamana“ soo poole. Positiivse soolise dimorfismiga liikidel (ehk kui isased on

emastest suuremad) tehtud uuringutes eeldatakse sageli, et poja kasvatamine on vanemlindudele kulukam kui tütre kasvatamine (Komdeur & Pen 2002).

Käesolevas töös on kesksel kohal Trivers ja Willardi (1973) püstitatud hüpotees. Selle hüpoteesi kohaselt peaks looduslik valik soosima vanemate võimet valida järglase sugu sõltuvalt oma suutlikkusest temasse panustada, juhul kui poegade ja tütarde oodatav sigimisedu sõltub vanematepoolsest panusest erinevalt (Trivers & Willard 1973). Üks autorite endi tehtud olulisemaid järeldusi on, et heas seisundis emased peaksid saama pigem poegi ja halvast seisundis emased pigem tütreid, siis kui poegade oodatav sigimisedu on tütarde oodatavast sigimisedust tundlikum halbade tingimuste suhtes üleskasvamise ajal (või kui poegadel on rohkem võita headest tingimustest). Poegade oodatava sigimisedu suurem tundlikkus kasvutingimuste suhtes võib olla seotud sellega, et kasvutingimustel võib olla kauakestvaid mõjusid tulevasele sigimisedukusele ja isaste sigimisedu on sageli varieeruvam kui emaste oma (Addison, Kitaysky & Hipfner 2008). Isaste järglaste endi suurem tundlikkus kasvutingimuste suhtes võib positiivse soolise dimorfismiga liikidel väljenduda kas või selles, et halvast konditsioonis emade järglaskonnas on poegade suremus suurem kui heast konditsioonis emadel, samas kui tütarde suremus ema konditsioonist ei sõltu (Nager *et al.* 2000). Benito ja Gonzalez-Solis (2007) leidsid ka üldisema seose soolise dimorfismi ja järglaste suremuse vahel mitmete linnuliikide seas, nimelt kipub suuremast sugupoolsest järglaste

suremus olema suurem kui väiksemast sugupoolsest järglaste suremus. Isaste järglaste suurem suremus ainuüksi võib seletada ka poegade oodatava sigimisedu suurema varieeruvuse võrreldes tütardega (Lemons *et al.* 2012). Poegade sigimisedu teravam sõltuvus vanematepoolsest panusest võib muidugi väljenduda ka paljudes muudes aspektides peale suremuse, seda ka märkimisväärse soolise dimorfismiga liikidel (Benito *et al.* 2013).

Kolmas oluline lähtekoht käsitleb lokaalset ressursikonkurentsi, lindudel on selle probleemistikuga tegelenud näiteks Gowaty (1993). Mitmetel linnuliikidel hajub üks sugupool sünnikohast rohkem kui teine sugupool. Sünnipaigatruumad järglased võivad teatud liikidel jääda vanemaid järgnevate pesakondade üleskasvatamisel abistama, aga samas tarvitavad nad uue kasvava pesakonnaga sama toiduresurssi. Vanemlindudele annab järglase soo valimine võimaluse saada endale abistajaid ja vältida konkurentsi toidu üle.

Järglaskonna sugude suhte muutumise adaptiivsus on üks oluline seni selge vastuseta jäänud küsimus (Alonso-Alvarez 2006; Booksmythe *et al.* 2015). Lindudel on leitud tulevase järglase soo märkimisväärseid seoseid mitmete teguritega ja uuringutes on ka katseliselt näidatud järglase soo sõltuvust mitmetest manipulatsioonidest. Sageli suudavad autorid oma tööde tulemusi mõne sobiva ülaltoodud hüpoteesi abil tagantjärele ka ära seletada, justkui kinnitades järglaskonna sugude suhte varieeruvuse kohasust tõstvat iseloomu (Schwanz,

Janzen & Proulx 2010). Siiski ei ole teada, kas järglaskonna sugude suhte muutused tulevad emalinnu võimest järglase sugu adaptiivselt valida või kujutavad need endast emalinnu füsioloogiliste piirangute passiivseid tagajärgi (Alonso-Alvarez 2006). Mitmetes meta-analüüsid on leitud järglaskonna sugude suhte (tavaliselt nõrk) seos mingi oletatavasti kohasust näitava tunnusega, mida paljudes teistes meta-analüüsid jällegi näidatud ei ole (Booksmythe *et al.* 2015). Sageli on meta-analüüsil näha soovitud suunas tulemuste kallutatud avaldamine (Booksmythe *et al.* 2015).

Järglase soo võimaliku emalinnupoolse mõjutamise mehhanismide kohta ei ole teada peaaegu mitte midagi, kui välja arvata mõned pigem spekulatsiooni tasemel hüpoteesid (Alonso-Alvarez 2006; Rutkowska & Badyaev 2008; Tagirov & Rutkowska 2013). Ka lindude sugu määrav geen Z-kromosoomil identifitseeriti alles üsna hiljuti (Graves 2009). Erinevalt imetajatest on lindudel heterogameetseks ehk erinevaid sugukromosoomi kandvaks sugupooleks emased ja sugukromosoomi tähistatakse neil vastavalt Z ja W tähega. Isaste genotüüp on ZZ. Kuna lindudel on emased heterogameetseks sugupooleks, siis see loob neile põhimõttelise võimaluse mõjutada tulevase järglase sugu juba enne viljastumist: meioosi käigus munarakku sattuv sugukromosoom määrab tulevase järglase soo (Rutkowska & Badyaev 2008). Imetajatel on võimalik kontrollida järglase sugu alles pärast viljastumist, näiteks abortides teatud soost looteid. Põhjuseks asjaolu, et imetajatel on just isasloomad heterogameetsed, seega

määratakse järglase sugu alles selle spermi poolt, mis munaraku viljastab. Lindudel on järglaskonna soolise koosseisu kohandumine pärast koorumist (ebasoovitavast soost järglaste surm), näiteks lennuvõimestumise ajaks, vanematele arvatavasti palju kulukam kui selle kohandumine viljastumisel või koorumisel (Alonso-Alvarez 2006; Benito & Gonzalez-Solis 2007). Seetõttu on alust arvata, et vanemlinnu jaoks adaptiivne järglaskonna sugude suhte muutus (kui see on olemas) tekib enne viljastumist või embrüonaalse arengu käigus. Siiski on leitud, et ka soost ja keskkonnatingimustest sõltuv pesapojade tapmine võib tõsta emaslinnu kohasust (Heinsohn *et al.* 2011).

Lindudel nimetatakse sugude suhet munemisel enamasti esmaseks sugude suhteks (Alonso-Alvarez 2006, aga vaata ka Korpimäki *et al.* 2000), ja sugude suhet lennuvõimestumisel enamasti teiseseks sugude suhteks (Hasselquist & Kempenaers 2002; Alonso-Alvarez 2006). Suur osa käesolevas töös viidatud järglaskonna sugude suhet käsitlevaid uurimusi väidavad oma tulemusi kehtivat just esmase sugude suhte kohta, kuigi realselt on uuringutes sageli sugude suhet mõõdetud koorumisel või hiljem ja soost sõltuvale embrüote suremusele pole praktiliselt tähelepanu pööratudki. Sugude suhet koorumisel peetakse siiski heaks hinnanguks esmasele sugude suhtele (Hasselquist & Kempenaers 2002).

Sigimisedukus on vanemlinnu seisundi väga oluline indikaator ja see sõltub vanusest ning eelnevast pesitsuskogemusest (Mägi 1974; Rattiste 2004; Weimerskirch,

Lallemand & Martin 2005; Reed *et al.* 2008). Seega võiks eeldada sugude suhte erinevust noorte, keskealiste ja vanade lindude järglaskonnas. Pika elueaga linnuliikidel on need vanuserühmad asukonnas võrdlemisi arvukalt ka esindatud (leidub üsna palju isendeid, kes on elanud raugastumiseni) ja seega võivad sugude suhte seosed linnu vanusega selgemalt ilmnedda kui lühikese elueaga liikidel. Pika elueaga linnuliikideks loetakse liike, kelle puhul on täiskasvanute aastane suremus alla 50%. Enamus mittevärvulisi on pika elueaga ja enamus värvulisi (*Passeriformes*) on lühikese elueaga.

Pika elueaga linnuliikidel on võimalus jagada oma sigimispingutust erinevate pesitsuskordade vahel (Kim & Monaghan 2006). Samuti on erinevalt lühiealistest liikidest pika elueaga liikidel võimalus arvestada sigimisel ka oma käesoleva konditsiooniga varasemate aastate suhtes (Schwanz, Janzen & Proulx 2010). Sellega võib kaasneda Trivers ja Willardi (1973) hüpoteesi tähenduses vastavalt linnu seisundile kas kulukama soo üleskasvatamise edasilükkamine või hoopis selle kaasu otsustamine. Lühiealistel liikidel, kes pesitsevad tõenäoliselt vaid korra või paar elu jooksul, see valikuvõimalus praktiliselt puudub. Seetõttu tasub sellistel liikidel maksimaalselt pingutada juba esimesel pesitsusaastal, sest järgmist pesitsusvõimalust ei pruugi tullagi. Lindude vanuse usaldusväärne määramine pika elueaga lindudel ei ole aga tihti lihtne, vanuse täpne teadmine nõuab aastatepikkust linnupoegade märgistamist. Seetõttu on pika elueaga liikidel tehtud vähe järglaste sugude

suhet vanemlindude vanuse ja pesitsuskogemusega seostavaid uuringuid, samas kui väga paljude vanemlindude hetkeseisundi indikaatorite (näiteks erinevad füsioloogilised näitajad ja munade omadused) seoseid järglaste sooga on uuritud palju (nt Alonso-Alvarez 2006).

Käesoleva töö eesmärk on anda ülevaade vanemlinnu seisundiindikaatorite ja keskkonnategurite seostest järglase sooga ning järglaskonna sugude suhte sigimisoludega kohandumise mõjust vanemlinnu kohasusele, rõhuga pika elueaga linnuliikidel. Esimeses sisupeatükis esitan ülevaate järglase sooga või järglaskonna esmase sugude suhtega seotud teguritest, pöörates tähelepanu ka töödele, kus seoseid järglase sooga ei leitud. Uuringutes tuvastatud sugude suhte muutusi käsitlen nende adaptiivsuse seisukohalt, püüdes enamasti tuge leida Trivers ja Willardi (1973) hüpoteesilt. Teises sisupeatükis toon välja uuritud, kus on leitud sugude suhte muutumise otsene seos mõne olulise kohasuse komponendiga.

Järglase sooga seostuvad tegurid

Muna ja kurna omadused

Muna ja kurna omadused kui vanemlinnu seisundi näitajad

Lindude puhul on emapoolne materiaalne panus oma järglasesse kogu tema embrüonaalse arengu vältel kitsalt piiratud munaga (Chin, Sharp & Burness 2012). Mainitud eripära teeb küllalt lihtsaks selle emapoolse panuse mõõtmise. Muna ja kurna omadused tulenevad vanalindudest

ning neid võib käsitleda kui emaslinnu seisundi indikaatoreid. Näiteks paremas seisundis emaslinnud munevad suuremaid mune kui halvemas seisundis emaslinnud (Nager *et al.* 1999). Järglas-konna sugude suhet võib olla loomulik-um ja sisukam uurida ema- ja isalinnu näitajate valguses. Praktilistel põhjustel ei ole aga paljudes töödes pööratud tähelepanu pesitsevatele lindudele endile. Samuti võivad huvi pakkuda ka munade soolised erinevused omaette. Seetõttu käsitlem eraldi muna (ja kurna) omaduste ning vanemlindude omaduste seoseid järglaste sooga.

Muna mass ja maht

Muna mass on tugevalt positiivselt seotud linnupoja ellujäämusega esimestel elupäevadel (Alquati *et al.* 2007). Samuti võib muna mass mõjutada sealt kooruva linnu kehamõõtusi. Seetõttu on muna mass oluline emapoolse panuse komponent (Alquati *et al.* 2007) ja vastavalt Trivers ja Willardi (1973) hüpoteesile võiks oodata, et suuremad munad sisaldavad pigem isast embrüot (näiteks seetõttu, et suuremaid mune munevad emalinnud saavad sagedamini poegi kui tütreid). Sellegipoolest leidsid kõigist siin käsitletavatest uuringutest ainult Cunningham ja Russell (2001) sinikael-par-dil (*Anas platyrhynchos*), et isast embrüot sisaldavad munad on üldiselt suuremad kui emase embrüoga munad. Üheski teises siin käsitletavas uuringus ei ole täheldatud, et munadel oleks soo järgi üldist massierinevust. Kogu asurkonda hõlmavat seost värske muna massi või mahu ja embrüo soo vahel on otsitud ning ei ole leitud näiteks mustlagel (*Branta*

bernicla) (Lemons *et al.* 2012), käol (*Cuculus canorus*) (Fossøy *et al.* 2012), tutkal (*Philomachus pugnax*) (Thuman, Widemo & Griffith 2003), vöötnokk-kajakal (*Larus delawarensis*) (Meathrel & Ryder 1987; Chin, Sharp & Burness 2012), tõm-mukajakal (*Larus fuscus*) (Bradbury & Griffiths 1999; Nager *et al.* 1999), lõuna-höbekajakal (*Larus michahellis*) (Pérez, Velando & Domínguez 2006; Romano *et al.* 2008; Saino *et al.* 2010; Rubolini *et al.* 2011), roosatiirul (*Sterna dougal-lii*) (Szczyz *et al.* 2001), jõgitiirul (*Sterna hirundo*) (González-Solis *et al.* 2005; Benito *et al.* 2013), pujupüül (*Centrocercus urophasianus*) (Atamian & Sedinger 2010), sini-paabulinnul (*Pavo cristatus*) (Petrie *et al.* 2001; Pike & Petrie 2005) ja kodu-kanal (*Gallus gallus domesticus*) (Aslam *et al.* 2013).

Kurnasisese varieeruvuse käsitlemi-sel on siiski märgatud seoseid muna massi ja soo vahel. On leitud, et naeru-kajaka (*L. ridibundus*) kurna suhteliselt raskematest munadest koorub rohkem isaseid ja kergematest rohkem ema-seid järglaseid, kuigi üle kõigi kurnade ei olnud munade massi ja järglase soo vahel seost (Müller *et al.* 2005). Täpselt samasugune tendents on leitud ka näi-teksträstal (*Turdus merula*) (Martyka *et al.* 2010). Heas konditsioonis emastel sini-paabulindudel leidsid Pike ja Pet-rie (2005), et isase embrüoga munad olid 10% raskemad kui emase embrüoga munad. Kehvemas seisundis emadel sellist seost ei täheldatud. Jõgitiirul tehtud uuringus, kus samuti ei leitud üldist erinevust isast ja emast embrüot sisaldanud munade mahus, olid siiski kolmemunalistes kurnades esimeste

munade hulgas emast embrüot sisaldavad munad suuremad kui isast embrüot sisaldavad munad. Kolmandate munade hulgas oli seos vastupidine (Fletcher & Hamer 2004). Eelmainitud liikidel on isased emastest suuremad, jõgitiirul on erinevus siiski väike.

Mitmed autorid on uurinud munemistsükli jooksul toimuva munade massi muutuse seost järglaste sooga. Nimelt, pika elueaga linnuliikide kurn on reeglina väike, sageli fikseeritud suurusega. Näiteks kajakatel on pesas tavaliselt kolm muna, esimeste munade mass on sarnane ja viimase muna mass tavaliselt, aga mitte alati, väiksem (Mägi 1974). Saab rääkida munade massi asümmeetriast kurnas, mille all mõistetakse kajakate puhul esimese ja kolmanda muna masside vahet (Müller *et al.* 2005; Rubolini *et al.* 2009). Massi asümmeetriat võib tõlgendada samuti kui üht emalinnu seisundi indikaatorit, mis viitab emalinnu võimekusele muneda kõik munad kurnas sarnaselt suured või hoopis emalinnu väljakurnatusele viimase muna munemisel, mis väljendub tugevalt positiivses massi asümmeetrias (kolmas muna on oluliselt kergem) (Rubolini *et al.* 2009). Müller *et al.* (2005) leidsid naerukajakal, et positiivse massi asümmeetria korral koorusid esimestest munadest pigem pojad ja viimasest tütreid. Kui kurna raskeim oli viimane muna, siis ilmnis vastupidine seos. Üldist erinevust erimärgiliste massi asümmeetriatega kurnadest pärit järglaste sugude suhtes siiski ei olnud. Eelnev on hästi kooskõlas sama uuringu ülalesitatud tulemusega muna suhtelise massi kohta kurnas. Samas nähti

lõuna-hõbekajakal tehtud uuringus täpselt vastupidist seost – negatiivse massi asümmeetria korral (esimene muna oli kolmandast kergem) koorus esimestest munadest rohkem isaseid ja viimasest munast rohkem emaseid järglasi (Rubolini *et al.* 2009).

Muna massi ja järglase soo seos võib sõltuda munemisajast pesitsushooajal. Lõuna-hõbekajakal kasvavad isased järglased emastega võrreldes kiiremini ja on vastuvõtlikumad halbadele keskkonnatingimustele, arvatavasti peamiselt toidupuudusele (Rubolini *et al.* 2009). Sellel kajakaliigil on täheldatud, et ainult isastest koosnevate kurnade munad on suuremad hooaja hilistes, aga mitte varajastes kurnades (Rubolini *et al.* 2009). Autorite arvates võib see olla seotud keskkonnatingimuste halvenemisega (toidubaasi vähenemisega) pesitsushooaja jooksul. Nimelt, hilisematest kurnadest koorunud isased järglased, kes kasvavad üles eeldatavasti toiduvaesemas keskkonnas kui varem koorunud sookaaslased, võivad vajada emapoolset lisainvesteeringut raskema muna näol. Vastasel juhul, arvestades võimalikku isaste sigimisedu suurt varieeruvust, kannataks hilja koorunud poja oodatav sigimisedu liiga palju. Tütred aga ei ole nii tundlikud halvema keskkonna suhtes.

Harvemini on mõõdetud lisaks muna massile veel vastkoorunud järglase enda mass ja suurus (näiteks jooksme pikkus). Üldisi soolisi erinevusi või muud muna massiga võrreldes uut infot ei ole enamasti leitud (Meathrel & Ryder 1987; Pérez, Velando & Domínguez 2006). See

pole üllatav, sest muna mass ja vastkoorunud linnupoja mass on reeglina tugevas positiivses korrelatsioonis (Alquati *et al.* 2007). Siiski, Nager *et al.* (1999) leidsid, et tõmmukajaka vastkoorunud pojad olid keha mõõtmete poolest suuremad kui tütreid, kuigi järglaste massid ei erinenud.

Muna koostis

Muna moodustumisel satub temasse mitmeid aineid, mille kogus sõltub emaslinnust. Erinevast soost embrüod võivad munas leiduvate ainete suhtes olla erineva tundlikkusega või vajada muna komponente erineval määral. Seega võib muna koostisel olla soospetsiifilisi mõjusid järglase ellujäämisele ja tulevasele sigimisedukusele. Sageli ongi uuritud seoseid embrüo soo ja munas leiduvate ainete kontsentratsioonide või muna rebusisalduse vahel.

Chin, Sharp ja Burness (2012) leidsid, et muna rebusisaldus on seotud embrüo sooga. Isast embrüot sisaldavates võõtnokk-kajaka munades oli keskmiselt 8% rohkem munavalge kuivainet kui emase embrüoga munades. Samas sisaldasid emaste embrüotega munad keskmiselt 2% rohkem rebu kuivainet kui isaste embrüotega munad. Värske muna kogumassi ega ka ligikaudu 72 h vanuse embrüo massi osas sugudevahelised erinevused puudusid. Kuna uuriti ainult kolm ööpäeva inkubeeritud mune, siis autorite arvates ülaltoodud erinevused ei tulene isaste ja emaste embrüote endi erinevast ainevahetusest, vaid tegu on emalinnu poolse erineva panustamisega munasse.

Uurijad on saanud mitmesuguseid tulemusi paljude hormoonide ja muude rebu komponentide taseme soospetsiifiliste erinevuste kohta värskes munas. Korrelatiivses uuringus lõuna-hõbekajakatega ei leidnud Rubolini *et al.* (2011) emaste ja isaste embrüotega mõnepäevaste munade vahel erinevusi mitmete rebu koostisosade (vitamiin E, vitamiin A, erinevad karotenoidid, testoteroon, dihüdrotestoteroon, androstendioon, östradiool, kortikosteroon) kontsentratsioonides ega nende kontsentratsioonide omavahelistes korrelatsioonides. Soolisi erinevusi testoterooni, dihüdrotestoterooni, androstendiooni ega östradiooli kontsentratsioonis ei leidnud Pilz, Adkins-Regan ja Schwabl (2005) värsketel ida-põldvuti (*Coturnix japonica*) munadel. Lisaks eelmises töös uuritud hormoonidele ei erinenud paaripäevased erinevast soost embrüoid sisaldavad kanamunad ka progesterooni ega glükoosi kontsentratsiooni poolest rebus (Aslam *et al.* 2013). Karotenoid luteiini süstimine lõuna-hõbekajaka värskelt munetud munadesse mõjutab erinevast soost järglaste kasvukiirust, immuunsüsteemi võimekust ja ellujäämist erinevalt (Romano *et al.* 2008). Luteiini kontsentratsioon kontrollgrupi munades aga ei sõltunud soost. Autorite arvates võib olla tegu mitteoptimaalse luteiini jagamisega järglaste vahel, sest emaslinde ei olegi võimaline kontrollima luteiini kandumist munasse sõltuvalt embrüo soost.

Vahel on siiski leitud erinevusi isaseid ja emaseid embrüoid sisaldavate munade koostises. Sini-paabulinde käsitlevas töös leidsid Petrie *et al.* (2001) et isast

embrüot sisaldavate munade rebus on rohkem androstendiooni ja testosterooni ning vähem dihidrotestosterooni ja östradioli kui emaste embrüotega munades. Erinevused olid ligikaudu pooleteisekordsed. Pilz, Adkins-Regan ja Schwabl (2005) arvates näitavad selle töö tulemused pigem erinevast soost embrüote füsioloogia eripärasid, sest Petrie *et al.* (2001) töös ei võetud proove mitte värs-kete, vaid kümnepäevaste paabulinnu-munade rebus.

Ülalmainitud seoste juures tasub meesles pidada, et hormoonide tase rebus sõltub nende tasemest emalinnu veres (Alonso-Alvarez 2006). Kuna muna sugu määratakse lõplikult alles mõned tunnid enne ovulatsiooni, kui munarebu on põhiosas juba moodustunud, siis on kaheldav erinev panustamine rebu koostisosadesse sõltuvalt soost (Alonso-Alvarez 2006). Mitmed eeltoodud tööd näivad seda seisukohta ka toetavat. Pigem võib olukord olla vastupidine, et juba akumulunud hormoonid mõjutavad tulevase järglase sugu, näiteks suunates meioosi esimese jagunemise tulemust või soospetsiifiliselt mõjutades embrüo ellujäämist (Alonso-Alvarez 2006).

Muna munemise järjekord

Mitmemunaliste kurnade esimesed munad kooruvad varem ja reeglina sisaldavad rohkem toitaineid kui järgnevad munad (Rubolini *et al.* 2011). Viimasena mune-tud munad on seevastu tihti väiksemad ja kooruvad hiljem. Seetõttu on viimasest munast koorunud järglased nõrge-mad, kasvu pooldest oma õvedest maha

jäänud ja pesakonnasisese konkurentsi tagajärjel on viimasest munast koorunud järglaste ellujäämus tihti väga madal. Seda on leidnud näiteks Legge *et al.* (2001) kuukabarral (*Dacelo novaeguineae*). Järelikult on ka muna järjekord kurnas või poja järjekord koorumisel oluline tegur, mille kaudu avaldub emalinnu-poolne mõju järglase ellujäämusele ja kvaliteedile.

On täheldatud sugude ebaühtlast jaotumist kurna esimeste ja viimaste munade vahel. Sellega võib, aga ei pruugi, kaasneda terve kurna sugude suhte hälbimine 50%-st. Vööt-nokk-kajakal esimesena mune-tud munadest koorus 56% ja kolmandana mune-tud munadest 42% isaseid, mõlemad erinesid statistiliselt oluliselt 50-st protsendist. Samas ei erinenud aga kogu kurna sugude suhe 50%-st (Meathrel & Ryder 1987). Vööt-nokk-kajakal on isaslinnud suuremad kui emaslinnud ja arvatavasti võivad rohkem emapoolsest lisainvesteeringust, avaldugu see lisainvesteering siis näiteks koorumises enne ödesid (Meathrel & Ryder 1987). Legge *et al.* (2001) leidsid, et kuukabarral koorus esimestest muna-dest enamasti poeg (63% poegi), teisena mune-tud munadest enamasti tütar (32% poegi) ja kolmandana mune-tud munade sugude suhe ei erinenud 50%-st. Selle liigi emaslinnud on suuremad kui isa-sed ja erinevus on olemas juba lennuvõi-mestumise ajal. Samuti tuleb sageli ette noorema õe või venna tapmist vanema õve poolt, ligi pool kolmandana kooru-nud järglastest hukub pesas (Legge *et al.* 2001). Töös leitud sugude jaotumine kurnas võib autorite arvates leevendada pesakonnasisese konkurentsi tagajärgi

teisena koorunud isaste suhtes, et mitte anda lisaeelis niigi suuremat kasvu õele. Tähelepanuväärne kõrvalekalle soolisest võrdsusest on leitud valge-toonekurel (*Ciconia ciconia*): pesa vanimatest poegadest moodustasid 80% isased ning üldine sugude suhe uuringus oli 56% (Tryjanowski *et al.* 2011). Autorid ei mõõtnud siiski esmast sugude suhet, vaid külastasid keskmiselt 37 päeva vanuseid poegi ja hindasid nende koorumise järjekorra poegade noka pikkuse põhjal. Seega võivad nendes tulemustes olla kajastunud pesasisese vägivalla tagajärjed.

Poegade ja tütarde jaotumine kurnas võib sõltuda pesitsuskorrast hooaja jooksul. Mustvarese (*Corvus corone corone*) esmaskurnades vähenes sõltuvalt koorumise järjekorrast ühtlaselt poegade osakaal, samas kui järelkurnades poegade osakaal hoopis kasvas ning esimesena kooruvad järglased olid suure tõenäosusega emased (Canestrari *et al.* 2012).

Tiirudel on saadud vastakaid tulemusi sugude jaotumise kohta sõltuvalt munemise järjekorrast. Roosatiiru kurnades koorus esimestest munadest 42% isaseid, teisena munetud munade puhul ei erinenud isaste ja emaste järglaste sagedused (Szczys *et al.* 2001). Tulemus ei tundu autorite arvates joonduvat ühegi levitud seletusega sugude suhte muutustele. Selles roosatiirude asurkonnas täiskasvanud lindude hulgas on sugude suhe kaldus emaste poole ja emastel on väiksem oodatav sigimisedu. Samuti on esimesena munetud munadest koorunud järglaste ellujäämus lennuvõimestumiseni kõrgem kui hiljem koorunud õvedel. Seega võiks emalinnu kohasust suurendada

kõrgema oodatava sigimiseduga isaste munemine esimesena, ometi koorub esimesena munetud munadest rohkem emaseid (Szczys *et al.* 2001). Jõgitiiru puhul ei erinenud Fletcheri ja Hameri (2004) uuringus esimesena ega teisena munetud munade sugude suhe 50%-st, seevastu kolmandana munetud munade hulgas oli 65% emaseid. Palju suurema valimiga (Benito *et al.* 2013) Benito *et al.* (2013) uuring aga ei tuvastanud jõgitiiril sugude suhte erinevust 50% ei esimesena, teisena ega kolmandana munetud munade hulgas. Neil tiirudel ei esine märkimisväärtset soolist kehasuuruse dimorfismi (Szczys *et al.* 2001; Benito *et al.* 2013).

Erinevast soost järglaste jaotumine kurnas võib sõltuda vanemlinnu toitumistingimustest. Kui tõmmukajaka pesast eemaldada munemistsükli ajal mune, siis emalind muneb eemaldatud munade asemele uued. Selline asendusmunade munemine kurnab emalindu. Kui asendusmunade munemist kompenseeriti lisatoitmisega, siis ei muutunud sugude suhe munemistsükli jooksul, vaid jäi 50%-i lähedale. Lisatoiduta jäetud emalindude munade sugude suhe aga kahanes ühtlaselt ja viimastest munadest koorus 75% tütreid (Nager *et al.* 1999). Sarnases eksperimendis lõuna-hõbekajakatega, kus vanemlindudele anti lihtsalt lisatoitu ja mune ei eemaldatud, ei nähtud efekti järglase soole esimese, teise ega kolmanda muna puhul (Saino *et al.* 2010).

Kurna suurus

Kurna suurus on pika elueaga liikidel reeglina väike ja fikseeritud. Näiteks kajakatel kolm muna, paljudel kahlaajatel

neli muna ja paljudel kotkastel kaks muna. Mõnedel pika elueaga liikidel, näiteks tiirudel ja lagledel, varieerub kurna suurus siiski väiksemates või suuremates piirides. Kurna suurus on seotud emalinnu seisundiga ja läbi ema seisundi võivad kurna suurusele mõjuda keskkonnanätingimused (Benito *et al.* 2013). Samuti võib suuremates pesakondades esineda tugevam konkurents, eriti järglastevaheline toidukonkurents nendel liikidel, kel järglased sõltuvad toitmisel osas vanemlindudest. Kuna erinevast soost järglastel võib olla erinev tundlikkus kasvukeskkonna omadustele, näiteks toitmissagedusele, ja need kasvukeskkonna omadused võivad sõltuda kurna suurusest, siis on alust uurida kurna suuruse ja tema sugude suhte sõltuvust.

Kurna suuruse ja sugude suhte vahel ei ole tihti mingit seost leitud. Seda nii suuremate kurnadega lindudel, näiteks tuuletallaja (*Falco tinnunculus*) (Korpimäki *et al.* 2000), mustvares (Canestrari *et al.* 2012), pujupüü (Atamian & Sedinger 2010) ja sini-paabulind (Pike & Petrie 2005), kui ka väiksemate ja vähevarieeruvate kurnadega lindudel, näiteks roosatiir (Szczys *et al.* 2001) ja koldjalg-höbekajakas (*Larus cachinnans*) (Alonso-Alvarez & Velando 2003).

Jõgitiirul, kelle kurn on enamasti kahe- või kolmemunaline, on saadud mõneti vasturääkivaid tulemusi. González-Solís *et al.* (2005) ei leidnud statistiliselt oluliselt erinevat sugude suhet kahe- ja kolmemunalistes kurnades, kuigi märkisid, et kahemunalistes kurnades tundus olevat rohkem emaseid. Fletcher ja Hamer (2004) leidsid, et kahemunaliste ja kolmemuna-

liste kurnade seas ei erinenud sugude suhe 50%-st, aga just kolmemunaliste kurnade seas oli rohkem ainult emastest koosnevaid kurni kui ainult isastest koosnevaid. Benito *et al.* (2013) suutsid näidata, et kolmemunalistes kurnades on 45% isaseid ja see oli oluliselt vähem kui pool. Järglase sugu ei sõltunud eelnevates uuringutes munemise või koorumise järjekorrast, välja arvatud Fletcher ja Hamer (2004) töös, kus kolmandast munast koorunute hulgas oli rohkem emaseid.

Munemisaeg

Pesitsemisega varem alustavad linnud on tihti vanemad, kogenumad ja sigimisel edukamad kui hooaja lõpupoole alustavad linnud (Mägi 1974; Brommer & Rattiste 2008). Samuti on varem koorunud järglastel seetõttu paremad toitumistingimused ja suuremad võimalused lennuvõimestumiseni elada. See annab alust arvata, et varem munetud munade ja varem kooruvate järglaste seas esineb sugude suhte kaldumist 50%-st kasvutingimuste suhtes nõudlikuma soo suunas. Tihti loetakse kasvutingimuste suhtes nõudlikumaks suuremaks kasvavat ja seega intensiivsemat toitmist vajavat sugupoolt (Benito & Gonzalez-Solis 2007), kuigi oodatava sigimisedu tundlikkus koorumisaja või kasvutingimuste suhtes võib avalduda ka muul moel (näiteks Dijkstra, Daan & Buker 1990).

Eeltoodud hüpoteesiga kooskõlas olev lihtne suundumus järglaskonna sugude suhtes on vähemalt ühel korral vaieldavalt ka leitud. Tuuletallaja emaslinnud on küll suuremad kui isaslinnud, kuid

varem koorunud isastel leiti olevat palju suurem tõenäosus pesitseda juba üheaastasena, võrreldes hilisematest kurnadest koorunud isastega (Dijkstra, Daan & Buker 1990). Tütarde tõenäosust juba üheaastasena pesitseda koorumisaeg ei mõjutanud. Leitigi, et isaste järglaste osakaal 684 tuuletallaja pesakonna hulgas kahanes iga nädalaga ligi 2%, mida hiljem kurna munemist alustati (Dijkstra, Daan & Buker 1990). Soo määramise täpsusega selles uuringus võib olla aga probleeme, sest seal kasutati vähemalt 20-päevase pesapoja soo määramiseks sabasulgede morfoloogiat. Dijkstra, Daan ja Buker (1990) ise kontrollisid oma meetodi täpsust 193 täiskasvanuna tabatud linnu abil, kellest 191 sugu oli pojana õigesti määratud. Korpimäki *et al.* (2000) seevastu kontrollisid seda meetodit molekulaarsete tunnuste abil ja määrasid sabasulgede põhjal poja soo valesti 31% juhtudest. Võimalik, et see erinevus peegeldab noorlindude erinevat ellujäämist seoses soospetsiifiliste tunnustega sabal: oma soo jaoks „ebatüüpilise“ välimusega noorlindude suremus on suurem. Ka Roulin *et al.* (2010) leidsid, et isase moodi noorte emaste loorkakkude (*Tyto alba*) suremus esimese eluaasta jooksul oli kõrgem kui tüüpilisema sulestikuga noortel emastel.

Sagedamini ilmneb sugude suhte hooajaline muutus seoses muna munemise järjekorraga. Kajakatel on reeglina isaslinnud suuremad kui emaslinnud. Hõbekajakal esimesena munetud munadest koorunud järglaste seas oli rohkem isa-seid just varasemates kurnades, hooaja jooksul see isaste ülekaal kadus (Kim & Monaghan 2006). Lõuna-hõbekajakal

kurnade esimeste munade sugude suhe samuti langes hooaja jooksul, kurna viimase muna puhul tõusis ja teise muna puhul ei sõltunud munemise ajast (Romano *et al.* 2008).

Vähe on uuritud sugude suhet esmasja järelkurni eristades. Pikeaalised linnuliigid reeglina kasvatavad ühel pesitsushooajal üles ainult ühe pesakonna, küll aga kurna hävimise tõttu tuleb sagedasti ette jätku- ja järelkurnade munemist (Mägi 1974). Sugude suhte trend hooaja jooksul võib kajastada esmaskurnast hiljem munetavate järelkurnade efekti, sest uuringutes on emaslinnud sageli individuaalselt tuvastamata ja seetõttu ei saa öelda, kas vaadeldav kurn on sel aastal antud emaslinnu esimene kurn või järelkurn. Siiski, Cunningham ja Russell (2001) analüüsisid sinikael-par-dil kindla emalinnu järjestikuseid kurni ja leidsid, et isaste osakaal järelkurnades oli sarnane seoses isaste osakaaluga esmaskurnas. Poegade osakaalu üldist vähenemist ei täheldatud. Järelkurnadele on tähelepanu pööratud ka mustvaresel. Kogu kurna sugude suhe kahel esimesel pesitsuskatsel ei erinenud 50%-st, teises järelkurnas aga koorusid peamiselt emased järglased (Canestrari *et al.* 2012). Andmeid sugude suhte kohta jätkukurnades pakuvad munade eemaldamise eksperimendid. Näiteks, Nager *et al.* (1999) leidsid suurema tütarde osakaalu tõmmukajaka neljandana munetud munade seas, kaheteistkümnendana munetud munadest koorus juba ligikaudu 75% tütreid. Harilikult on tõmmukajaka kurnas kolm muna, nagu kajakatel ikka (Nager *et al.* 1999). Kaheteistkümnnes erinevatel linnuliikidel tehtud uurimuses

ei ole leitud aga mingisugust sõltuvust munemise või koorumise aja ja kurna sugude suhte vahel (vt elektroonilist lisamaterjali).

Vanemlindude omadused

Seisund ja hormoonide tase

Vanemlinnu seisundi ehk konditsiooni all mõistetakse enamasti linnu keha energiavarude hetkeseisukorda (Green 2001; Schulte-Hostedde *et al.* 2005). Seisundi arvuliseks kirjeldamiseks kasutatakse konditsiooniindeksit. Konditsiooniindeks on linnu kehamõõtmete alusel arvutatud näitaja, mis peaks olema positiivses seoses linnu energiavarude suuruse ja seeläbi ka üldise tervisliku seisundi ja reproduktiivse võimekusega (Green 2001; Schulte-Hostedde *et al.* 2005). Indeks arvutamisel kasutatakse näiteks kehamassi, tiiva pikkust, noka pikkust või kolesterooli kontsentratsiooni vereplasmas. Mõnikord iseloomustatakse emalinnu konditsiooni lihtsalt esimese muna munemise või esimese poja koorumise kuupäeva abil, sest varem alustanud linnud on paremas tervislikus seisundis, nende munad on sageli raskemad, kurnad suuremad ning poegade suremus väiksem (näiteks Addison, Kitaysky & Hipfner 2008). Mitmed eelnevalt käsitletud muna ja kurna omadused on samuti vaadeldavad emalinnu seisundi indikaatoritena.

Trivers & Willard (1973) püstitatud hüpotees käsitleb vanemate motivatsiooni manipuleerida oma tulevaste järglaste sugu sõltuvalt oma võimest neisse panustada. See panustamisvõime

sõltub arvatavasti vanemlinnu seisundist. Kuna paremas seisundis linnud võivad eelistatult üles kasvatada enam ressursse vajavat sugu, siis on oodata järglaskonna sugude suhte sõltuvust vanemlinnu seisundist.

Tihti ongi leitud seos kurna sugude suhte ja emalinnu konditsiooni vahel. Meathrel ja Ryder (1987) väitsid, et vööt-nokk-kajaka kehvas konditsioonis emalinnud munevad väiksemaid, madalama kvaliteediga ja suurema tütarde osakaaluga kurnasid. Parema konditsiooniga emaste mustlagled (Lemons *et al.* 2012) ja sini-paabulindude (Pike & Petrie 2005) pesakondades oli suhteliselt rohkem poegi kui halvema konditsiooniga emastel. Nendel liikidel on isased suuremad kui emased. Mustlagledel on näidatud poegade 20%-i võrra suuremat suremust enne lennuvõimestumist võrreldes tütardega, seega koorumise ajal võib poegade oodatava sigimisedu varieeruvus olla suurem kui tütardele (Lemons *et al.* 2012). Seega ongi Lemons *et al.* (2012) arvates heas konditsioonis emalindudel vastavalt Trivers ja Willardi (1973) hüpoteesile kasulikum panustada rohkem varieeruvama sigimisedukusega sugupoolde ehk isastesse. Thuman, Widemo ja Griffith (2003) leidsid tutkstel, et sel aastal, mil kogu asurkonna emalindude konditsioon oli kehvem, oli kogu asurkonna sugude suhe kaldus tütarde poole. Samas sellel üldise halva konditsiooni ja tütarde ülekaalu aastal said suhteliselt paremas konditsioonis emalinnud pigem tütreid ja halvemas konditsioonis emad pigem poegi (Thuman, Widemo & Griffith 2003). Täiskasvanud lõunatir-kudel (*Uria aalge*) on isased veidikene

suuremad kui emased. Küll aga leidsid Kristensen *et al.* (2012), et just tütreid kasvasid kiiremini ja mõlemad vanemad kaotasid tütre kasvatamise käigus rohkem kehamassi kui poegade üleskasvatamisel. Paremas konditsioonis emased lõunatirgud kasvasidki tõenäolisemalt üles tütre (Kristensen *et al.* 2012). Konditsiooniindeksina kasutati kõigis eelnevates töödes suhtelist kehamassi, see tähendab keha suuruse (hinnatuna näiteks jooksme või noka pikkuse järgi) suhtes korregeeritud kehamassi. Sisuliselt peegeldab selline näitaja keha rasvavarusid (Schulte-Hostedde *et al.* 2005). Näiteks emalinnu mass ainuüksi ei olnud mustlaglel kuigi tugevasti järglaskonna sugude suhtega seotud (Lemons *et al.* 2012).

Katseliselt saab emalinnu seisundit tõsta lisatoitmisega munemise ajal (Nager *et al.* 1999; Pérez, Velando & Domínguez 2006; Saino *et al.* 2010) ja langetada kurnast munade eemaldamisega (Nager *et al.* 1999), mis paneb emalinnu järjest uusi mune munema ja seeläbi kurnab teda. Uuringute tulemustest järeldub, et emalinnu konditsiooni langetamine viib ressursipuudusele vähem tundliku soo, näiteks tõmmukajakal tütarde, ületootmiseni (Nager *et al.* 1999). Konditsiooni tõstmine aga ei pruugi esmasele sugude suhtele mõju avaldada, nii oli näiteks lõuna-hõbekajakal (Pérez, Velando & Domínguez 2006; Saino *et al.* 2010). Pérez, Velando ja Domínguez (2006) küll leidsid, et lõuna-hõbekajaka emaslinnu lisatoitmine vähendas isaste embrüote suremust ja ei mõjutanud emaste embrüote ellujäämist. Statistiliselt olulisi esmase sugude suhte erinevusi katse- ja kontrollgrupi vahel ei täheldatud.

Emalinnu konditsioon ei pruugi aga alati olla seotud tema järglaste sugude suhtega. Addison, Kitaysky ja Hipfner (2008) leidsid, et sarvõrdil on poja üles kasvatamine vanemate jaoks kulukam kui tütre üles kasvatamine. Samuti leiti uuritavas koloonias seos järglase soo ja isa sarve pikkuse vahel, seega mingisugune sugude suhte muutus sel liigil esines. Ometi ei olnud järglase sugu seotud ema konditsiooniga, mida väljendati poja kooremise kuupäevaga. Järglaskonna sugude suhe ei olnud ema konditsiooniga seotud ka läänesõtkal (Jaatinen *et al.* 2013) ega ida-põldvutil (Pike & Petrie 2006).

Leitud on järglase soo seoseid ema vereplasma hormoonide ja tähtsamate metaboliitide tasemega. Koldjalg-hõbekajakal on kolesterooli kontsentratsioon vereplasmas heaks konditsiooniindeksiks, rohkem kolesterooli tähendab paremat konditsiooni (Alonso-Alvarez & Velando 2003). Parema seisundiga emalindude kurnades leitigi olevat suhteliselt rohkem isaseid järglasi (Alonso-Alvarez & Velando 2003). Emalinnu massi, tiiva pikkuse ega ka suhtelise massiga ei olnud kurna sugude suhe selles uurin-gus seotud. Alonso-Alvarez (2006) arvas, et leptiin kui keha rasvasusest märku andev hormoon võib olla samuti oluline järglase soo määramisel, sest ta vahendab informatsiooni emalinnu rasvasuse ja seeläbi munasse panustamise võime kohta.

Kortikosteroidide kui lindude peamiste stressihormoonide mõju uurimisel sugude suhtele on see enamasti ka leitud. Sini-paabulindudel oli järglaste sugude suhe

ja emalinnu vereplasma kortikosterooni tase negatiivselt seotud ehk kõrgema kortikosterooni tasemega linnud munesid väiksema isaste osakaaluga kurni (Pike & Petrie 2005). Lõunatirkudel ei leitud poja ja tütre kasvatanud vanemate vereplasma kortikosterooni kontsentratsioonides erinevust kahte uuringuaastat eraldi vaadates. Küll aga oli 2009. aastal kogu asurkonna vanemlindude keskmine kortikosterooni tase kõrgem ja sel aastal oli ka kogu asurkonna järglaste sugude suhe isaste poole kaldu (Kristensen *et al.* 2012). Selles lõunatirkukoloonias leiti, et just tütre kasvatamine on vanematele ressursimahukam. Pinson *et al.* (2011) näitasid, et kortikosteroonisüsti saanud kodukanade munade hulgas oli 83% isast embrüot sisaldavaid mune. Ida-põldvuttidel leidsid Pike ja Petrie (2006), et kõrgema kortikosterooni tasemega emastel oli kurnas suurem tütarde osakaal. Selles uuringus näidati ka katseliselt, et kortikosterooni manustamine emalinnule vähendab isaste osakaalu tema kurnas ligikaudu 30%-ni (Pike & Petrie 2006). Testosterooni ja östradioli manustamine ei mõjutanud selles töös esmast sugude suhet kurnas.

On näidatud ka teiste hormoonide otsest mõju järglaste soole. Progesteron mõjutab kodukanal tema järgmise muna embrüo sugu. Selle hormooni süstimine kanale mõni tund enne ovulatsiooni langetab isase embrüoga muna saamise tõenäosust 30%-ni. Kontrollgrupi kanade hulgas ei leitud erinevust isase ja emase embrüoga muna munenud kanade vereplasma progesterooni tasemes (Correa, Adkins-Regan & Johnson 2005). Testos-

terooni süstimine enne ovulatsiooni aga tõstab isase embrüoga muna saamise tõenäosust 68%-ni (Pinson, Wilson & Navara 2011).

Vanus ja pesitsuskogemus

Pika elueaga linnuliikidel on vanus väga oluline lindu iseloomustav ja tema seisundi mõjutav tegur. Sigimisedukus kui vanemlinnu seisundi otsene indikaator sõltub vanusest (Rattiste 2004; Weimerskirch, Lallemand & Martin 2005; Reed *et al.* 2008). Vanusega on reeglina seotud ka isendi pesitsuskogemus ehk varasemate pesitsemiste arv. Pesitsuskogemuse olemasolu võib järglaste kasvatamise edukusele avaldada lisamõju võrreldes ainuüksi vanusest tulenevate tervislike näitajatega. Ometi on järglaste sugude suhte ja vanuse seost harva uuritud, sest lindude täpset vanust on välistunnuste põhjal raske määrata, eriti just pika elueaga linnuliikidel. Leidsin kaks pika elueaga linnuliikidel tehtud uuringut, kus pesitsevate lindude täpne vanus või eelnevate pesitsuskordade arv oli teada ja seda oli kasutatud järglaskonna sugude suhte analüüsil.

Rändalbatrossi (*Diomedea exulans*) ühe kuu vanuste järglaste sugu oli seotud vanemlindude vanusega (Weimerskirch, Lallemand & Martin 2005). Alla kümne ja üle kolmekümneaastased linnud kalduisid saama rohkem emaseid, vahepealse vanusega linnud rohkem isaseid järglasti (mudeli järgi kõige rohkem 21-aastaste vanemlindude seas, kellel oli poja saamise tõenäosus 66%). Samavanuste lindude seas oli varem edukamalt pesitsenud

lindude järglaste hulgas rohkem isaseid. Kuna järglaste suremus selles uuringus oli väga väike (kaks 292-st), siis autorite arvates kehtivad saadud tulemused ka esmase sugude suhte kohta. Arvestades, et sel liigil esineb märgatav sooline kehasuureuse dimorfism (isased on emastest 20% võrra suuremad) ja pojad nõuavad kasvamisel rohkem ressursse, on tegu Trivers ja Willardi (1973) hüpoteesiga väga hästi sobituva ja oodatava tulemusega (Weimerskirch, Lallemand & Martin 2005).

Jõgitiiru sugude suhe koorumisel sõltus emalinnu pesitsuskogemusest: väiksema pesitsuskogemusega emalindudel oli kurnas suhteliselt rohkem isaseid järglasi kui suurema pesitsuskogemusega emadel. Isa pesitsuskogemused ei mõjutanud järglaste sugude suhet. Autorite arvates on tulemus üllatav, sest samas uuringus leiti positiivne seos isa massi ja poegade osakaalu vahel järglaskonnas. Samuti oli üleüldise sigimisedukuse mõttes parematel aastatel kurnades suhteliselt rohkem isaseid järglasi. Seega võiks arvata, et just pojad on nõudlikumad keskkonnaningimuste suhtes ja võivad rohkem suuremast investeringust, mida kogenumad emad saaksid pakkuda (Benito *et al.* 2013). Jõgitiirude puhul pole poegade kasvatamise suuremat rressursimahukust otseselt küll leitud (Benito *et al.* 2013). Autorite arvates on suurem emaste osakaal kogenud emalindude kurnas siiski põhjendatav sellega, et kogenumad emad panustasid pigem järglaste arvule kui kvaliteedile. Nimelt oli kogenumatel emalindudel sagedamini kolmemunalisi kurnasid võrreldes vähem kogenumadega, kellel olid tihti kahe-

munalised kurnad. Aga ka kogenud emad võivad kolmest pesakonda kasvatades olla oma võimete piiril ja mitte suuta isastele järglastele tagada piisavalt häid kasvutingimusi.

Vanemlinnu vanuse seost järglaskonna sugude suhtega on uuritud sagedamini värvulistel, kes on reeglina lühikese elueaga ja kelle vanuse määramine laias laastus (üheaastased ja vanemad linnud) võib olla lihtne. Sõltuvalt liigist on saadud mitmesuguseid tulemusi. Poegade osakaal kurnas ei sõltunud vanemlindude vanusest näiteks kaelus-kärbsenäpil (*Ficedula albicollis*) (Ellegren, Gustafsson & Sheldon 1996; Rosivall *et al.* 2004). Polüüünisel turpiialasel *Agelaius phoeniceus* on vähemalt viieaastastel emastel järglaste sugude suhe isaste poole kaldu (62% poegi), nooremate emaste kurnades olid ülekaalus pigem tütreid (43% poegi) (Blank & Nolan 1983). Isalinnu vanuse mõju selle liigi puhul ei uuritud. Suitsupääsukesel (*Hirundo rustica*) sõltus järglaskonna sugude suhe emalinnu vanusest aga negatiivselt (Saino *et al.* 2002). Sinitihasel (*Cyanistes caeruleus*) leiti kolmest uuringuaastast ühel üldine seos ema vanuse ja järglaste sugude suhte vahel: teist või enamat aastat pesitsevatel emalindudel oli kurnas suhteliselt rohkem poegi (Griffith *et al.* 2003). Uuringu teisel aastal leiti, et vanemate emalindude kurnas on seda rohkem isaseid järglasi, mida hiljem nad mune- mist alustasid. Kolmandal uuringuaastal ei tuvastatud aga mingit seost ema vanusega. Kahes eelnevas töös ei leitud isalinnu vanusel olulist mõju.

Ornamendid

Lisaks vanemlinnu konditsioonile võib järglaskonna sugude suhe korreleeruda ka isalinnu sekundaarsete sootunnustega. Need ei pruugi peegeldada linnu hetkeseisundit, vaid näiteks sulestikuornamentide puhul hoopis linnu seisundit sulgimise ajal. Sarvörd on urgudes pesitsev alklane, kelle kurn on ühemunaline. Sigimiseks soodsamal uuringuaastal leiti positiivne seos isa sarve pikkuse ja isase järglase saamise tõenäosuse vahel (Addison, Kitaysky & Hipfner 2008). Sini-kael-partidel (*Anas platyrhynchos*) on teatud isased emaste poolt eelistatumad kui teised ja emalindude paarumiskäitumist jälgides saab nende poolehoiu tuvastada. Eelistatud isapartidega paaritunud emadel ei kaldunud järglaste sugude suhe poegade poole, küll aga munesid nad raskemaid mune võrreldes kehvemate isapartidega paaritunud emadega (Cunningham & Russell 2000).

Sugude suhtega võivad olla seotud ka emalinnu sulestikuornamendid. Nii isastel kui emastel loorkakkudel on sulestikul tumedad täpid, kuid emastel on need täpid keskmiselt suuremad. Emased ise on ka sel liigil suuremad kui isased. Kaksteist aastat kestnud uuringus (Roulin *et al.* 2010) nähti, et järglaste sugu sõltus mõlema vanema täppide suuruselt. Kui nii ema kui isa täpid olid väga väiksed (läbimõõt 0,5 mm), siis esimesest munast koorus ligikaudu 70% juhtudel poeg. Kui ühel vanematest olid täpid suured (2,0 mm), siis oli esimesest munast koorunute seas poegade osakaal 40%. Kurna järgmiste munade hulgas see seaduspära nõrgenes (Roulin *et al.* 2010).

Rohkelt tõendeid isa kvaliteedi mõju kohta järglaskonna sugude suhtele on saadud värvulistel. Ultravioletvalguses erksama lagipealaiguga isastel sinitihastel leiti järglaskonnas olevat suhteliselt rohkem poegi kui tuhmima laiguga isastel (Griffith *et al.* 2003). Isalinnu lagipealaigu ultravioletse värvi maskeerimine päikesekaitsekreemiga tõi teises uuringus kaasa seose pöördumise: enne kreemitamist erksama lagipeaga isadel oli nüüd järglaskonnas isegi suhteliselt vähem poegi kui enne kreemitamist tuhmima lagipeaga isadel (Sheldon *et al.* 1999). Suurema valge laubalaiguga isastel kaelus-kärbsenäppidel (*Ficedula albicollis*) täheldati järglaskonnas suuremat poegade osakaalu kui väiksema laubalaiguga isalindudel (Ellegren, Gustafsson & Sheldon 1996). Põhja-maskisääliku (*Geothlypis trichas*) esmakordselt pesitsevate isade seas oli järglaste hulgas suhteliselt rohkem poegi neil, kelle rind oli ultravioletvalguses eredam, kuid vanemate isaste järglaskonnas sellist seost ei leitud (Taff *et al.* 2011).

Keskkonna omadused

Sotsiaalne keskkond

Mitmed linnuliigid pesitsevad grupeeringutena, kus lisaks pesitsevale paarile on ka poegade toitmisel abistavaid linde. Tihti on abistajad pesitsuspaari vanemad järglased, kes ei ole sünnipaigast lahkunud. Vanemate juurest lahkumisel võivad olla ka soolised erinevused. Sageli lahkub üks sugupool pesakohast varem või ei naase enam oma sünnikohta, teine sugupool aga jääb pigem abistajaks või tuleb ise tagasi pesitsema oma sünnikoha

lähedale. Vanemlindudele võib olla kasulik saada sellest soost järglasi, kes neid hiljem aitama jäävad. Teiselt poolt vähendab levimine aga konkurentsi sugulaste vahel (Canestrari *et al.* 2012).

On leitud seoseid abistajaskonna koosseisu ja järglaste soo vahel. Seišelli roolindudel (*Acrocephalus sechellensis*) näitasid Komdeur *et al.* (1997) eksperimentaalselt abistajate arvu ja sugude suhte sõltuvuse. Sellel pika elueaga värvulisel (täiskasvanute aastane ellujäämus 81%, kurn ühemunaline) saabub suguküpsus juba esimesel eluaastal, aga mõned linnud ei kasuta seda võimalust sigimiseks, vaid jäävad oma vanemate territooriumile abistajateks. Tütred jäävad keskmiselt 3,3-ks aastaks vanemate juurde, pojad lahkuvad varem (keskmiselt 1,2 aasta pärast). Komdeur *et al.* (1997) katses vaatluse all olnud kuus paari, kellel kõigil oli juba kaks abistajat, said kõik isase järglase. Kui paaridelt abistajad ära võeti, siis järgmisel aastal said nad 5 tüdarta ja vaid üks paar sai poja. Analoogilist seost abistajate arvu ja järglase soo vahel täheldati ka teistel, manipuleerimata paaridel (Komdeur *et al.* 1997). Mustvarestel lahkuvad vanemate juurest hiljem just pojad ja nad on abistajatena ka palju efektiivsemad kui tütred (Canestrari *et al.* 2012). Vastkoorunute sugude suhte ja isaste abistajate arvu vahel oli statistiliselt ebaoluline negatiivne seos, lennuvõimestumise ajal oli rohkemate isaste abistajatega pesades juba oluliselt rohkem tütreid (Canestrari *et al.* 2012). Ka kuukabarral on pojad paremateks abilisteks kui tütred. Kui abistajate hulgas oli palju emaseid, siis kurna sugude suhe oli isaste poole kaldu. Abiliste puudumisel või

isaste abiliste olemasolul kurna sugude suhe ei erinenud oluliselt 50%-st (Legge *et al.* 2001).

Polüügünsetel liikidel võib emaslindude seas esineda teatav hierarhia, nii et kõrgema astme emastel võib järglaste üleskasvatamine olla tulemuslikum. Rästas-roolinnul (*Acrocephalus arundinaceus*) leiti, et kõrgeima staatusega emadel moodustasid pojad 54% järglaskonnast, madalama staatusega emadel aga 48% (Westerdahl *et al.* 2000). Sini-paabulindudel seevastu ei leitud seost emase hierarhiataseme ja tema järglaskonna sugude suhte vahel, kuigi ühe isase ja kolme emase koospidamisel ilmnes emaste vahel dominantsusjärjestus (Pike & Petrie 2005). Erinevalt sini-paabulindudest kaasneb emastel rästas-roolindudel kõrgema staatusega ka isalinnupoolne abi pesakonna toitmisel (Westerdahl *et al.* 2000; Pike & Petrie 2005).

Elupaiga ja pesitsusaasta iseloom

Ümbritsev keskkond ja eelkõige toitmistingimused piiravad vanemlindude võimalusi järglaste kasvatamisel. Kui erinevast soost järglaste tundlikkus kasvutingimuste suhtes on erinev, siis on vanematel motivatsiooni kohandada sugude suhet sõltuvalt ümbritsevatest tingimustest (Trivers & Willard 1973). Meathrel ja Ryder (1987) leidsid, et halvemal aastal said vöötokk-kajakad rohkem „odavamast“ soost järglaseid, tütreid. Parematel aastatel ei erinenud järglaskonna sugude suhe 50%-st. Samasuguse tendentsi leidsid ka Thuman, Wido ja Griffith (2003) tutkastel. Aasta headust väljendati nendes uuringutes

asurkonna emalindude keskmise konditsiooniindeksiga. Paremate toitumisalade lähedal kasvatasid emased mustlagled suurema poegade osakaaluga pesakondi (Lemons *et al.* 2012). See tulemus on meie arvates aga veidi kaheldava väärtusega, sest toitumisala headus määrati sel alal toituvate laglepoegade kasvukiiruse järgi ja isased laglepojad kasvavadki Lemons *et al.* (2012) järgi kiiremini kui emased.

Seišelli roolinnul näitasid Komdeur *et al.* (1997) elupaiga kvaliteedi muutuse mõju järglase soole. Madala kvaliteediga elupaikades pesitsenud paarid said peamiselt poegi (20-st järglasest 18 olid isased), pärast nende paaride üleviimist uutele eeldatavasti hea kvaliteediga aladele kaldus sugude suhe tütarde poole (34-st järglasest olid 29 emased). Hea kvaliteediga aladelt uutele hea kvaliteediga aladele üle viidud paaridel järglaste sugude suhe ei muutunud, mõlemal juhul oli tütreid rohkem. Seišelli roolindudel on sugude suhte manipuleerimise peamine motivatsioon arvatavasti pigem sobiva abistajaskonna tagamine kui erinevast soost järglaste kasvatamise ressursimahukusega arvestamine. Nimelt, abilisteks jäävad peamiselt tütreid ja mitte pojad. Hea kvaliteediga territooriumitel on kasulik omada kuni kahte abilist, halva kvaliteediga aladel on ka üks abiline toidutagavaradele liiga koormav (Komdeur *et al.* 1997).

Sageli ei ole keskkonnanätingimuste soodsus seotud sugude suhtega otse, vaid pigem määrab see vanemlindude sigimisvalikute tasuvuse (või võimalikkuse) ja mõjub sugude suhtele koosmõjus

muude teguritega. Hõbekajakas on märkimisväärse soolise dimorfismiga liik, isased on emastest 20% suuremad (Kim & Monaghan 2006). Sigimiseks kehvemal aastal (munemist alustati hiljem, poegade üleüldine suremus suurem ja kasv väiksem) ei täheldatud sugude suhte erinevust 50%-st ei varaste ega hiliste pesitsejate järglaskonnas. Paremalt aastal aga oli varaste pesitsejate järglaste seas 70% poegi, hiliste pesitsejate järglaste hulgas oli poegi ja tütreid võrdselt (Kim & Monaghan 2006). Kahel järjestikusel aastal, üks keskpärane ja teine sigimiseks soodne, uuriti ka sarvõrdi järglaste sugu. Paremalt pesitsusaastal koorus pikema sarvega isastel tõenäolisemalt poeg, kehvemal aastal järglase sugu isa sarvega seotud ei olnud (Addison, Kitaysky & Hipfner 2008). Pesitsemiseks paremal aastal oli ka kogu asurkonna järglaste seas suurem isaste osakaal. Sarve pikkust peetakse sarvõrdidel isaslinnu kvaliteedi näitajaks (Addison, Kitaysky & Hipfner 2008) ja arvatavasti on see pärilik, nagu mitmed teised kehaosade mõõtmed lindudel (Larsson, Rattiste & Lilleleht 1997). Addison, Kitaysky ja Hipfner (2008) arvates poleks sigimiseks kehvemal aastal kasvanud poeg nii või teisiti isa geneetiliselt potentsiaali ära kasutada suutnud ja seetõttu poleks ka suure sarvega isastel kasulik saada eelistatult poegi.

Järglaskonna sugude suhte mikroevolutsioonilisi aspekte

Lindudel sugude suhte muutuseid avastanud töid on väga palju. Mitmed neist on leidnud kaudseid tõendeid, et sugude suhte erinevus 50%-st mõjutab vanemlinnu kohasust. Palju vähem uurimusi

on suutnud leida otsese seose sugude suhte manipuleerimise ja mõne olulise kohasuse komponendi vahel. Ühes uurin-gus on hinnatud ka linnu järglaskonna sugude suhte päritavust.

Kurna sooline koosseis võib olla seotud pesakonna lennuvõimestumisedukusega. Tõmmukajakal tehti katse, mille käigus asendati mitmete lindude kurnad uute, sama koloonia teiste paaride kurnadega (Nager *et al.* 2000). Mõnede kasuemade seisundit oli aga eelnevalt katseliselt lan-getatud, eemaldades kurnast ühe muna, mispeale emalinnud munesid neljanda muna. Leiti, et halvendatud seisundiga kasuemadel ainult isastest koosnevates pesakondades elab lennuvõimestumiseni märgatavalt vähem järglasi (umbes 10%) kui muu koosseisuga pesakondades. Manipuleerimata seisundiga kasuemade pesakondades ei sõltunud poegade ellu-jäämus pesakonna koosseisust ja tütarde ellujäämus ei sõltunud emalinnu seisun-dist ega pesakonna koosseisust (Nager *et al.* 2000). Ka sugude järjestus kurnas võib mõjutada lennuvõimestuvate järglaste arvu pesakonnas. Hõbekajakal leidsid Kim ja Monaghan (2006), et sigimiseks soodsal aastal lennuvõimestus rohkem järglasi sellistes kurnades, kus esimesest munast koorus tütar. Sigimiseks kehve-mal aastal sellist seost ei leitud ja samuti ei olnud kogu järglaskonna sugude suhe seotud pesakonna ellujäämusega enne lennuvõimestumist.

Need tuuletallajad, kes alustavad pesitsemisega juba üheaastaselt, saavad elu jooksul arvatavasti märkimisväärselt roh-kem järglasi kui liigikaaslased, kes alus-tavad pesitsemist vanemas eas (Dijkstra,

Daan & Buker 1990). Hooaja jooksul varem koorunud isaslinnud alustavad pesitsemist üheaastaselt sagedamini kui samal aastal hiljem koorunud sookaasla-sed. Dijkstra, Daan ja Buker (1990) leid-sidki, et varasemates pesakondades oli suhteliselt rohkem isaseid järglasi kui hilisemates pesakondades.

Roulin *et al.* (2010) leidsid, et loorkaku sulestiku tumedate täppide suurus on valiku all, emaste seas on eelistatud suure-mate täppidega linnud. Isaste seas leiti olevat nõrk eelis väiksemate täppidega lindudel. Väikeste täppidega vanemad saidki rohkem poegi ja suuremate täppi-dega vanemad tütreid. Kuna samas töös hinnati täpi suuruse päritavuseks 61%, siis autorite arvates on tegu adaptiivse järglaskonna sugude suhte muutumisega.

Postma *et al.* (2011) hindasid sugude suhte päritavuseks ligikaudu 0%. Uuring tehti laulusidrikutel (*Melospiza melodia*). Ei leitud toetust, et isaste järglaste arv laulusidriku pesakonnas sõltuks millestki enamast peale lihtsa juhuse (binoom-jaotus, kus katsete arv on võrdne kurna suurusega ja edu tõenäosus on vasta-valt Mendeli seadustele 50%). Pesakonna sugude suhte hajuvuse aditiivgeneetiline komponent ja keskkonnast tingitud kom-ponent hinnati nullilähedaseks. Võib arvata, et järglaskonna sugude suhte puhul ei ole oodata niivõrd geneetilist varieeru-vust iseenesest, vaid pigem on geneeti-liselt kontrollitud emaslinnu võimekus sugude suhet muuta. Autorite arvates peaks aga vastava geneetilise taustaga võimekuse olemasolu väljenduma ka muutunud sugude suhetes endis – mida aga ei täheldatud (Postma *et al.* 2011).

Arutelu

Viimase paarikümne aasta jooksul on tehtud väga palju uurimusi järglaste sugude suhte kohta lindudel, sealhulgas ka pika elueaga liikidel. Kuigi mõnede silmapaistvate vaatluste (nt Heinsohn, Legge & Barry 1997) ja katsete (nt Komdeur & Pen 2002) varal on selge, et lindudel esineb järglaskonna esmase sugude suhte muutusi 50%-st, ei võimalda uuringute tulemused sageli teha selgeid üldisi järeldusi järglase oodatava soo varieeruvuse seaduspärade või põhjuste kohta. Enamasti on küll leitud mingeid sugude suhte seoseid ühtede või teiste teguritega, kuid need seosed on tihti pigem nõrgad ja mõjud väikesed. Ewen, Cassey ja Møller (2004) ning Cassey, Ewen ja Møller (2006) leidsid meta-analüüsil, et ainult isa kvaliteedil, muna järjekorral kurnas ja pesitsemise algusajal on uuringutes järjepidev nullist veidi erinev efekt järglase soole. Benito ja González-Solís (2007) hindasid oma meta-analüüsi tulemusena uuritud 83-e linnuliigi keskmiseks sugude suhteks koorumisel 51,6%, mis oli statistiliselt oluliselt erinev 50%-st. Käesolevas töös käsitletud ja pärast 2004. aastat ilmunud (Benito ja Gonzalez-Solis (2007) artikli andmed koguti septembris 2004) 26-e üksikuurimuse seast kahes on leitud ja ära märgitud kogu valimi andmete põhjal 50%-st hälbiva järglaskonna sugude suhte, 15-s uuringus ei ole autorid täheldanud järglaskonna sugude suhte erinemist 50%-st kogu valimit tervikuna vaadates (ülejäanud üheksas uurimuses polnud autorid valimi üldise sugude suhte kohta midagi öelnud).

Järglaskonna sugude suhte seos emalinnu konditsiooniga on sobiva konditsiooniindeksi kasutamisel sageli leitud just Triversi ja Willardi (1973) poolt ennustatud suunas. Positiivse soolise dimorfismiga liikidel kalduvad suurema suhtelise kehamassiga või kõrgema kolesterooli tasemega emad saama rohkem poegi kui kehvemas toitumuses emad (Nager *et al.* 1999; Alonso-Alvarez & Velando 2003; Pike & Petrie 2006; Kristensen *et al.* 2012; Lemons *et al.* 2012). Samuti suudavad paremas konditsioonis emad poegadesse ka suhteliselt rohkem panustada (Pike & Petrie 2005). Vanemlindude lisatoitmiseega enne munemist ei ole siiski saavutatud suuremat poegade osakaalu järglaskonnas (Pérez, Velando & Domínguez 2006; Saino *et al.* 2010).

Väga oluline sigimisedukuse ja konditsiooniga seostuv näitaja on linna vanus (Rattiste 2004; Weimerskirch, Lallemand & Martin 2005; Reed *et al.* 2008). Nende väheste pika elueaga linnuliikide uuringute korral, mil emalinnu või isalinnu vanus on teada, on leitud seos vanema vanuse ja järglase soo vahel (Weimerskirch, Lallemand & Martin 2005; Benito *et al.* 2013). Tugeva positiivse soolise kehasuuruse dimorfismiga rändalbatrossil said oma parimates pesitsusaastates linnud enamasti poegi ning väga noored ja väga vanad linnud said rohkem tütreid (Weimerskirch, Lallemand & Martin 2005). Autorite arvates on eelnev tulemus heas kooskõlas Triversi ja Willardi (1973) hüpoteesiga. Väikse positiivse soolise dimorfismiga jõgitirudel said suurema pesitsuskogemusega emalinnud rohkem tütreid (Benito *et al.* 2013).

Ebaselge on seos vanalinnu kortikosteronitaseme ja tema järglaste soo vahel. Kõrgem kortikosteronitaseme on lindudel seotud stressi ja halva konditsiooniga (Pike & Petrie 2006) ning kortikosterooni manustamise mõju järglase soole on mitmel korral katseliselt näidatud. Seega võiks eeldada kortikosterooni taseme kui emaslinnu konditsiooniindeksi seost järglaskonna sugude suhtega Trivers ja Willardi (1973) ennustatud suunas. Tulemused on aga olnud vasturääkivad nii omavahel kui eeltoodud hüpoteesiga. Nimelt, nii sini-paabulinnul kui ka kodukanal on isased selgelt suuremad kui emased ja polüüünse paaritumissüsteemi tõttu võib arvata, et neil liikidel on isaste sigimisedu väga varieeruv. Seega paremas konditsioonis ehk madalama kortikosterooni tasemega emaslinnud peaksid Trivers ja Willardi (1973) hüpoteesi kohaselt saama tõenäolisemalt poegi. Sini-paabulinnul leiti, et kõrgema kortikosterooni tasemega emadel oli kurnas rohkem tütreid kui madalama kortikosterooni tasemega emadel (Pike & Petrie 2005). Munevatele kanadele kortikosterooni manustamine aga hoopis vähendas tütre saamise tõenäosust 20%-ni (Pinson *et al.* 2011). Kanalisele erandlikult negatiivse soolise dimorfismiga ida-põldvuttidel leiti nii katseliselt kui vaatluste teel, et kõrgem kortikosterooni tase on seotud suurema tütarde osakaaluga kurnas (Pike & Petrie 2006).

Teistsugused konditsiooniindeksid peale ema vanuse ja rasvasuse näitajate ei ole sageli seotud järglaste sugude suhtega või on see seos keerukam ja uuringutes mitte eriti järjepidevalt nähtav. Kuigi munemise alustamise aega (Addison,

Kitaysky & Hipfner 2008), muna massi (Fossøy *et al.* 2012), munade massi asümmeetriat (Rubolini *et al.* 2009) ja kurna suurust (Benito *et al.* 2013) võib lugeda emalinnu seisundi näitajateks, ei ole eelmainitud näitajate ja sugude suhte lihtsat seost sageli nähtud (näiteks González-Solís *et al.* 2005; Addison, Kitaysky & Hipfner 2008; Fossøy *et al.* 2012).

Järglaste sugude suhe asurkonnas tervikuna võib sõltuda pesitsusaastast. Samuti on aastati erinevad mitmete tegurite seosed järglase oodatava sooga. Kuna vanemlindude konditsioon pesitsushooajal kujuneb keskkonna mõjul, siis on eelmainitud vanemlindude konditsiooni mõjud järglase soole tõlgendatavad keskkonnamõjudena. Sellegipoolest võib erinevate vanemlindude konditsioon ühel ja samal aastal olla erinev, kuigi keskkonnamõju on kõigi jaoks sama-sugune. Tekib küsimus, et kas lindudel peaks järglase soo kujunemisel olema oluline vanemlinnu suhteline konditsioon (teiste samal hooajal pesitsevate lindude suhtes) või peaks pigem arvestama linnu absoluutset konditsiooni, see tähendab konditsiooni võrreldes enda ja teiste seisundiga varasematel aastatel (Schwanz, Janzen & Proulx 2010). Schwanz, Janzen ja Proulx (2010) leidsid mudelsimulatsioonide tulemusena, et lühikese elueaga liikide puhul (ekstreemsel juhul semelpaarsed ehk elu jooksul vaid üks kord sigivad, kattumata põlvkondadega liigid) on oluline ainult suhteline konditsioon teiste sigijate suhtes antud aastal. Pika elueaga liikidele peaksid suuremal või vähemal määral olema olulised aega ka eelnevad aastad

ehk absoluutne konditsioon. Autorite arvates peaks siis lühikese elueaga liikidel kogu asurkonna järglaste sugude suhe olema aastati püsiv, pika elueaga liikidel seevastu võib kogu asurkonna järglaste sugude suhe ka kõikuda vastavalt konkreetse aasta iseloomule. Tõepoolest on mitmetel pika elueaga linnuliikidel leitud, et pesitsuseks parematel aastatel koorub asurkonnas tervikuna suhteliselt rohkem „nõudlikumat“ sugupoolt (Thuman, Widemo & Griffith 2003; Addison, Kitaysky & Hipfner 2008; Kristensen *et al.* 2012; Benito *et al.* 2013). Suhtelise konditsiooni (see tähendab konditsioon võrreldes antud aasta pesitsejate keskmise konditsiooniga) ja järglaskonna sugude suhteseos võib seejuures puududa (Addison, Kitaysky & Hipfner 2008) või olla hoopis vastupidine (Thuman, Widemo & Griffith 2003). Schwanz, Janzen ja Proulx (2010) arvates peaski pika elueaga liikidel olema suhteline konditsioon pigem vähetähtis järglaskonna sugude suhte kujunemisel.

Sageli on leitud seoseid järglase soo ja munemise (koorumise) järjekorra vahel. Iga muna munemine kurnab emalindu ja seega on esimesse munasse panustamine lihtsam kui viimasena munetud munasse (Nager *et al.* 1999). Samuti annab asünkroonse koorumise korral esimesena koorumine järglasele olulise eelise pesakonnasiseses konkurentsis. Viimastest munadest kooruvate järglaste suremus kipub tihti olema suurem võrreldes varem koorunud õvedega (Bradbury & Griffiths 1999). Tütarde suremus kipub mitmetel positiivse soolise dimorfismiga liikidel olema väiksem võrreldes poegade suremusega (Benito

& Gonzalez-Solis 2007), vähemalt mõnel liigil ka sõltumata koorumise järjekorrast (González-Solís *et al.* 2005). Seega võib tütarde ülekaal hiljem kooruvates munades olla emalinnule adaptiivne juba seetõttu, et sellisel juhul lennuvõimestub kokkuvõttes rohkem järglasi. Samuti võib poegade suurema oodatava sigimisedu tõttu olla vanemlindudele kasulikum poegade suurem oodatava varem kooruvates munades. Fletcheri ja Hameri (2004) arvates võivad heas konditsioonis emaslinnud kompenseerida viimasena munetud munast koorumise puuduseid oma poegadele, aga mitte tütardele, munedes viimasena munetud munade hulgas isaseid embrüoid sisaldavad munad raskemad kui emaseid embrüoid sisaldavad munad. Arvestades poegade arvatavasti suuremat tundlikkust kasvutingimuste suhtes, tundub selline seaduspära emalinnule adaptiivne (Fletcher & Hamer 2004). Sugude ebavõrdsel jaotumisel sõltuvalt munemise järjekorrast on ühel värvulisel selgitatud ka võimalik mehhanism, nimelt kasvavad aed-karmiinneevikesel (*Haemorrhous mexicanus*) isaseks saavad ootsüüdid enne ovulatsiooni palju kiiremini kui emaseks saavad ootsüüdid ning seetõttu munetakse vastavad munad ka varem (Badyaev *et al.* 2005).

Isase ja emase embrüoga vastmunetud munad on pika elueaga linnuliikidel keskmiselt üsna sarnase suuruse ja koostisega. Seda ka juhul, kui esineb (soospetsiifilist emapoolset järglastesse panustamist motiveerida võib) märkimisväärne sooline kehasuuruse dimorfism, näiteks lõuna-hõbekajakal (Pérez, Velando & Domínguez 2006) ja pujupüül

(Atamian & Sedinger 2010). Rebu koostise sõltumatust embrüo soost toetab ka asjaolu, et meioos läheb lõpuni ja embrüo sugu määratakse alles paar tundi enne ovulatsiooni, kui rebu on suure osas juba moodustunud (Alonso-Alvarez 2006).

Siiski on täheldatud ka soospetsiifilist panustamist suuremaks kasvavast sugupoolest embrüoga munasse kas suurema muna kaudu või mõnel muul moel. Chin, Sharp ja Burness (2012) leidsid, et positiivse soolise dimorfismiga vööt nokk-kajakal oli isaste embrüotega munades rohkem munavalget kui emaseid embrüoid kandvates munades. Kuna munavalget peetakse oluliseks loote luustikulise suuruse kujunemisel ja rebu pigem lihtsalt massi juurdekasvul, siis Chin, Sharp ja Burness (2012) arvates on loogiline, et just kehamõõtmete poolest suuremaks kasvava soo arenguks on oluline panustada munasse rohkem munavalget.

Oluline puudujääk lindude, eriti pika elueaga liikide, esmase sugude suhte uurimisel on asjaolu, et ainult üsna harva on uuritud tulevase järglase soo kohandumise otsesest mõju vanemlindude kohasusele. Seetõttu ei ole saavutatud üksmeelt küsimuses, kas esmase sugude suhte kõrvalekalle võrdsusest on üldse linnu aktiivne adaptiivne saavutus või kõigest emalinnu füsioloogiliste piirangute passiivne kõrvalnähtus (Alonso-Alvarez 2006). Siiski on leitud järglaskonna sugude suhte muutuste mõju mingile olulisele vanemlinnu kohasuse komponendile (näiteks Dijkstra, Daan & Buker 1990; Roulin *et al.* 2010) või vähemalt on suudetud küllalt hästi põhjendada, miks

peaks esmase sugude suhte muutus nähtud suunas olema adaptiivne. Teiselt poolt aga on kurioosuks näiteks erispapagoide, kellel küll selgelt esinevad väga märgatavad muutused esmases sugude suhtes (Heinsohn, Legge & Barry 1997), kuid sellegipoolest tapavad mõned emalinnud juba koorunud järglasi, et saavutada pesakonna lennuvõimestumisedu kust tõstev sooline koosseis (Heinsohn *et al.* 2011). Samuti pole mõnikord leitud esmase sugude suhte muutusi selles suunas, mis autorite arvates peaks vanemlindudele kasulik olema (näiteks Szczyz *et al.* 2001).

Paljudes uuringutes ei ole positiivse soolise dimorfismiga liikidel kontrollitud poegade oodatava sigimisedu suuremat tundlikkust kasvutingimuste suhtes võrreldes tütardega. Autorid on oma tulemuste tõlgendamisel Triversi ja Willardi (1973) hüpoteesi valguses tihti pidanud piirduma soolisel dimorfismil tuginevate spekulatsioonidega poegadele ja tütardele panustamise tulemuslikkuse kohta. Tõsi, puhtalt soolisest kehasuuruse dimorfismist tulenev sugude erinev tundlikkus kasvutingimustele võib olla väga mõistlik oletus (Benito & Gonzalez-Solis 2007) ning isaste sigimisedu suurem varieeruvus võrreldes emastega on looduses küllaltki levinud nähtus. Siiski võib soolise dimorfismi kasutamine ainsa argumendina emapoolse soospetsiifilise panustamise tulemuslikkuse kohta alt vedada, sest järglase oodatav sigimisedu võib vanematepoolsest panusest sõltuda hoopis mõnel teisel moel. Näiteks lõunatirkudel on täiskasvanud isased veidikene suuremad kui emased, kuid ometi leidsid Kristensen

et al. (2012), et pesitsushooaja alguses paremas konditsioonis vanemad said sagedamini tütreid kui poegi. Selles uurin-gus selgus aga lisaks, et tütreid kasvasid kiiremini kui pojad ja tütre kasvatatud vanemad kaotasid rohkem kehamassi kui poja vanemad. Seega olid Kristensen *et al.* (2012) leitud sugude suhte muutuse-d siiski kooskõlas Trivers ja Willardi (1973) hüpoteesiga selles mõttes, et üles kasvatamisel rohkem ressursse nõudvat sugu kasvatasid need vanemad, kes olid ka võimelised järglastesse rohkem ressurse panustama.

Kasutatud kirjandus

- Addison, B., Kitaysky, A.S. & Hipfner, J.M. (2008) Sex allocation in a mono-morphic seabird with a single-egg clutch: test of the environment, mate quality, and female condition hypotheses. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 135-141.
- Alonso-Alvarez, C. (2006) Manipulation of primary sex-ratio: an updated review. *Avian and Poultry Biology Reviews*, **17**, 1-20.
- Alonso-Alvarez, C. & Velando, A. (2003) Female body condition and brood sex ratio in Yellow-legged Gulls *Larus cachinnans*. *Ibis*, **145**, 220-226.
- Alquati, A.B., Rubolini, D., Romano, M., Boncoraglio, G., Fasola, M. & Saino, N. (2007) Effects of egg albumen removal on yellow-legged gull chick phenotype. *Functional Ecology*, **21**, 310-316.
- Aslam, M.A., Hulst, M., Hoving-Bolink, R.A., Smits, M.A., de Vries, B., Weites, I., Groothuis, T.G. & Woelders, H. (2013) Yolk concentrations of hormones and glucose and egg weight and egg dimensions in unincubated chicken eggs, in relation to egg sex and hen body weight. *General and Comparative Endocrinology*, **187**, 15-22.
- Atamian, M.T. & Sedinger, J.S. (2010) Balanced sex ratio at hatch in a greater sage-grouse (*Centrocercus urophasianus*) population. *The Auk*, **127**, 16-22.
- Badyaev, A.V., Schwabl, H., Young, R.L., Duckworth, R.A., Navara, K.J. & Parlow, A. (2005) Adaptive sex differences in growth of pre-ovulation oocytes in a passerine bird. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **272**, 2165-2172.
- Benito, M. & Gonzalez-Solis, J. (2007) Sex ratio, sex-specific chick mortality and sexual size dimorphism in birds. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**, 1522-1530.
- Benito, M.M., Schielzeth, H., González-Solis, J. & Becker, P.H. (2013) Sex ratio adjustments in common terns: influence of mate condition and maternal experience. *Journal of Avian Biology*, **44**, 179-188.
- Blank, J.L. & Nolan, V. (1983) Offspring sex ratio in red-winged blackbirds is dependent on maternal age. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **80**, 6141-6145.
- Booksmythe, I., Mautz, B., Davis, J., Nakagawa, S. & Jennions, M.D. (2015) Facultative adjustment of the offspring sex ratio and male attractiveness: a systematic review and meta-analysis. *Biological Reviews*.

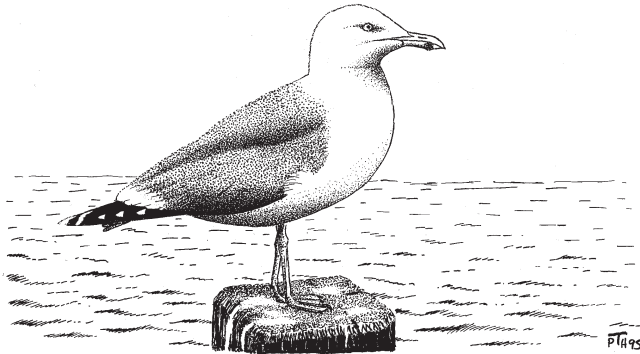
- Bradbury, R. & Griffiths, R. (1999) Sex-biased nestling mortality is influenced by hatching asynchrony in the lesser black-backed gull *Larus fuscus*. *Journal of Avian Biology*, **30**, 316-322.
- Brommer, J.E. & Rattiste, K. (2008) "Hidden" reproductive conflict between mates in a wild bird population. *Evolution*, **62**, 2326-2333.
- Canestrari, D., Vila, M., Marcos, J.M. & Baglione, V. (2012) Cooperatively breeding carrion crows adjust offspring sex ratio according to group composition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **66**, 1225-1235.
- Cassey, P., Ewen, J.G. & Møller, A.P. (2006) Revised evidence for facultative sex ratio adjustment in birds: a correction. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **273**, 3129-3130.
- Chin, E.H., Sharp, C.M. & Burness, G. (2012) Sex-biased resource allocation in ovo in a sexually size-dimorphic species. *Journal of Avian Biology*, **43**, 385-389.
- Correa, S.M., Adkins-Regan, E. & Johnson, P.A. (2005) High progesterone during avian meiosis biases sex ratios toward females. *Biology Letters*, **1**, 215-218.
- Cunningham, E.J. & Russell, A.F. (2000) Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard. *Nature*, **404**, 74-77.
- Cunningham, E.J. & Russell, A.F. (2001) Maternal investment: sex differences in avian yolk hormone levels. *Nature*, **412**, 498-498.
- Dijkstra, C., Daan, S. & Buker, J.B. (1990) Adaptive seasonal variation in the sex ratio of kestrel broods. *Functional Ecology*, **4**, 143-147.
- Ellegren, H., Gustafsson, L. & Sheldon, B.C. (1996) Sex ratio adjustment in relation to paternal attractiveness in a wild bird population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **93**, 11723-11728.
- Ewen, J.G., Cassey, P. & Møller, A.P. (2004) Facultative primary sex ratio variation: a lack of evidence in birds? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **271**, 1277-1282.
- Fisher, R.A. (1930) *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press.
- Fletcher, K.L. & Hamer, K.C. (2004) Offspring sex ratio in the Common Tern *Sterna hirundo*, a species with negligible sexual size dimorphism. *Ibis*, **146**, 454-460.
- Fossøy, F., Moksnes, A., Røskaft, E., Antonov, A., Dyrce, A., Moskat, C., Ranke, P.S., Rutila, J., Vikan, J.R. & Stokke, B.a.G. (2012) Sex allocation in relation to host races in the brood-parasitic common cuckoo (*Cuculus canorus*). *PLoS ONE*, **7**, e36884.
- Frank, S.A. (1990) Sex allocation theory for birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **21**, 13-55.
- Fridolfsson, A.-K. & Ellegren, H. (1999) A Simple and Universal Method for Molecular Sexing of Non-Ratite Birds. *Journal of Avian Biology*, **30**, 116-121.
- González-Solís, J., Becker, P.H., Wendeln, H. & Wink, M. (2005) Hatching sex ratio and sex specific chick mortality in common terns *Sterna hirundo*. *Journal of Ornithology*, **146**, 235-243.
- Gowaty, P.A. (1993) Differential dispersal, local resource competition, and sex ratio variation in birds. *American Naturalist*, **263**-280.

- Graves, J.A.M. (2009) Birds do it with a Z gene. *Nature*, **461**, 177-178.
- Green, A.J. (2001) Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology*, **82**, 1473-1483.
- Griffith, S.C., Ornborg, J., Russell, a.F., Andersson, S. & Sheldon, B.C. (2003) Correlations between ultraviolet coloration, overwinter survival and offspring sex ratio in the blue tit. *Journal of Evolutionary Biology*, **16**, 1045-1054.
- Hasselquist, D. & Kempnaers, B. (2002) Parental care and adaptive brood sex ratio manipulation in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **357**, 363-372.
- Heinsohn, R., Langmore, N.E., Cockburn, A. & Kokko, H. (2011) Adaptive secondary sex ratio adjustments via sex-specific infanticide in a bird. *Current biology*, **21**, 1744-1747.
- Heinsohn, R., Legge, S. & Barry, S. (1997) Extreme bias in sex allocation in Eclectus parrots. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **264**, 1325-1329.
- Jaatinen, K., Öst, M., Gienapp, P. & Merilä, J. (2013) Facultative Sex Allocation and Sex-Specific Offspring Survival in Barrow's Goldeneyes. *Ethology*, **119**, 146-155.
- Kim, S.Y. & Monaghan, P. (2006) Sex of the first hatched chick influences survival of the brood in the herring gull (*Larus argentatus*). *Journal of Zoology*, **270**, 116-121.
- Komdeur, J., Daan, S., Tinbergen, J. & Mateman, C. (1997) Extreme adaptive modification in sex ratio of the Seychelles warbler's eggs. *Nature*, **385**, 522-525.
- Komdeur, J. & Pen, I. (2002) Adaptive sex allocation in birds: the complexities of linking theory and practice. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **357**, 373-380.
- Korpimäki, E., May, C.A., Parkin, D.T., Wetton, J.H. & Wiehn, J.J. (2000) Environmental- and parental condition-related variation in sex ratio of kestrel broods. *Journal of Avian Biology*, **31**, 128-134.
- Kristensen, D.L., Erikstad, K.E., Reiertsen, T.K., Moum, T., Barrett, R.T. & Jenni-Eiermann, S. (2012) Are female offspring from a single-egg seabird more costly to raise? *Behavioral Ecology*, **24**, 136-143.
- Larsson, K., Rattiste, K. & Lilleleht, V. (1997) Heritability of head size in the common gull *Larus canus* in relation to environmental conditions during offspring growth. *Heredity*, **79**, 201-207.
- Legge, S., Heinsohn, R., Double, M.C., Griffiths, R. & Cockburn, A. (2001) Complex sex allocation in the laughing kookaburra. *Behavioral Ecology*, **12**, 524-533.
- Lemons, P.R., Sedinger, J.S., Nicolai, C.A. & Oring, L.W. (2012) Sexual dimorphism, survival, and parental investment in relation to offspring sex in a precocial bird. *Journal of Avian Biology*, **43**, 445-453.
- Martyka, R., Rutkowska, J., Dybek-Karpiuk, A., Cichoń, M. & Walasz, K. (2010) Sexual dimorphism of egg size in the European blackbird *Turdus merula*. *Journal of Ornithology*, **151**, 827-831.

- Meathrel, C.E. & Ryder, J.P. (1987) Sex ratios of ring-billed gulls in relation to egg size, egg sequence and female body condition. *Colonial Waterbirds*, **72-77**.
- Mägi, E. (1974) Järelkurnade munemine kalakajakatel (*Larus canus* L.). Diplomitöö.
- Müller, W., Groothuis, T., Eising, C., Daan, S. & Dijkstra, C. (2005) Within clutch co-variation of egg mass and sex in the black-headed gull. *Journal of Evolutionary Biology*, **18**, 661-668.
- Nager, R., Monaghan, P., Griffiths, R., Houston, D. & Dawson, R. (1999) Experimental demonstration that offspring sex ratio varies with maternal condition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **96**, 570-573.
- Nager, R.G., Monaghan, P., Houston, D.C. & Genovart, M. (2000) Parental condition, brood sex ratio and differential young survival: an experimental study in gulls (*Larus fuscus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **48**, 452-457.
- Pen, I. & Weissing, F.J. (2002) Optimal sex allocation: steps towards a mechanistic theory. *Sex ratios: concepts and research methods*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 26-45.
- Pérez, C., Velando, A. & Domínguez, J. (2006) Parental food conditions affect sex-specific embryo mortality in the yellow-legged gull (*Larus michahellis*). *Journal of Ornithology*, **147**, 513-519.
- Petrie, M., Schwabl, H., Brande-Lavridsen, N. & Burke, T. (2001) Maternal investment: sex differences in avian yolk hormone levels. *Nature*, **412**, 498-498.
- Pike, T.W. & Petrie, M. (2005) Maternal body condition and plasma hormones affect offspring sex ratio in peafowl. *Animal Behaviour*, **70**, 745-751.
- Pike, T.W. & Petrie, M. (2006) Experimental evidence that corticosterone affects offspring sex ratios in quail. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **273**, 1093-1098.
- Pilz, K.M., Adkins-Regan, E. & Schwabl, H. (2005) No sex difference in yolk steroid concentrations of avian eggs at laying. *Biology Letters*, **1**, 318-321.
- Pinson, S.E., Parr, C.M., Wilson, J.L. & Navara, K.J. (2011) Acute corticosterone administration during meiotic segregation stimulates females to produce more male offspring. *Physiological and Biochemical Zoology*, **84**, 292-298.
- Pinson, S.E., Wilson, J.L. & Navara, K.J. (2011) Elevated testosterone during meiotic segregation stimulates laying hens to produce more sons than daughters. *General and Comparative Endocrinology*, **174**, 195-201.
- Postma, E., Heinrich, F., Koller, U., Sardell, R.J., Reid, J.M., Arcese, P. & Keller, L.F. (2011) Disentangling the effect of genes, the environment and chance on sex ratio variation in a wild bird population. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **278**, 2996-3002.
- Rattiste, K. (2004) Reproductive success in presenescent common gulls (*Larus canus*): the importance of the last year of life. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **271**, 2059-2064.

- Reed, T.E., Kruuk, L.E., Wanless, S., Frederiksen, M., Cunningham, E.J. & Harris, M.P. (2008) Reproductive senescence in a long-lived seabird: rates of decline in late-life performance are associated with varying costs of early reproduction. *The American Naturalist*, **171**, E89-E101.
- Romano, M., Caprioli, M., Ambrosini, R., Rubolini, D., Fasola, M. & Saino, N. (2008) Maternal allocation strategies and differential effects of yolk carotenoids on the phenotype and viability of yellow-legged gull (*Larus michahellis*) chicks in relation to sex and laying order. *Journal of Evolutionary Biology*, **21**, 1626-1640.
- Rosivall, B., Török, J., Hasselquist, D. & Bensch, S. (2004) Brood sex ratio adjustment in collared flycatchers (*Ficedula albicollis*): results differ between populations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **56**, 346-351.
- Roulin, A., Altwegg, R., Jensen, H., Steinsland, I. & Schaub, M. (2010) Sex-dependent selection on an autosomal melanic female ornament promotes the evolution of sex ratio bias. *Ecology Letters*, **13**, 616-626.
- Rubolini, D., Ambrosini, R., Romano, M., Caprioli, M., Fasola, M., Bonisoli-Alquati, A. & Saino, N. (2009) Within-clutch egg size asymmetry covaries with embryo sex in the yellow-legged gull *Larus michahellis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 1809-1819.
- Rubolini, D., Romano, M., Navara, K.J., Karadas, F., Ambrosini, R., Caprioli, M. & Saino, N. (2011) Maternal effects mediated by egg quality in the Yellow-legged Gull *Larus michahellis* in relation to laying order and embryo sex. *Frontiers in Zoology*, **8**, 24.
- Rutkowska, J. & Badyaev, A.V. (2008) Meiotic drive and sex determination: molecular and cytological mechanisms of sex ratio adjustment in birds. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **363**, 1675-1686.
- Saino, N., Ambrosini, R., Martinelli, R., Calza, S., Møller, A. & Pilastro, A. (2002) Offspring sexual dimorphism and sex-allocation in relation to parental age and paternal ornamentation in the barn swallow. *Molecular Ecology*, **11**, 1533-1544.
- Saino, N., Romano, M., Caprioli, M., Ambrosini, R., Rubolini, D. & Fasola, M. (2010) Sex allocation in yellow-legged gulls (*Larus michahellis*) depends on nutritional constraints on production of large last eggs. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **277**, 1203-1208.
- Schulte-Hostedde, A.I., Zinner, B., Millar, J.S. & Hickling, G.J. (2005) Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology*, **86**, 155-163.
- Schwanz, L.E., Janzen, F.J. & Proulx, S.R. (2010) Sex allocation based on relative and absolute condition. *Evolution*, **64**, 1331-1345.
- Sheldon, B.C., Andersson, S., Griffith, S.C., Örnborg, J. & Sendecka, J. (1999) Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios. *Nature*, **402**, 874-877.
- Szczys, P., Nisbet, I.C., Hatch, J.J. & Kesseli, R.V. (2001) Sex ratio bias at hatching and fledging in the roseate tern. *Condor*, **103**, 385-389.
- Taff, C.C., Freeman-Gallant, C.R., Dunn, P.O. & Whittingham, L.A. (2011) Relationship between brood sex ratio and male ornaments depends on male age in a warbler. *Animal Behaviour*, **81**, 619-625.

- Tagirov, M. & Rutkowska, J. (2013) Chimeric embryos—potential mechanism of avian offspring sex manipulation. *Behavioral Ecology*, **24**, 802-205.
- Thuman, K.A., Widemo, F. & Griffith, S.C. (2003) Condition-dependent sex allocation in a lek-breeding wader, the ruff (*Philomachus pugnax*). *Molecular Ecology*, **12**, 213-218.
- Trivers, R.L. & Willard, D.E. (1973) Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science (New York, N.Y.)*, **179**, 90-92.
- Tryjanowski, P., Sparks, T.H., Bochenski, M., Dabert, M., Kasprzak, M., Kaminski, P., Mroczkowski, S., Wisniewska, E. & Jerzak, L. (2011) Do males hatch first and dominate sex ratios in White Stork *Ciconia ciconia* chicks? *Journal of Ornithology*, **152**, 213-218.
- Weimerskirch, H., Lallemand, J. & Martin, J. (2005) Population sex ratio variation in a monogamous long-lived bird, the wandering albatross. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 285-291.
- West, S.A., Reece, S.E. & Sheldon, B.C. (2002) Sex ratios. *Heredity*, **88**, 117-124.
- Westerdahl, H., Bensch, S., Hansson, B., Hasselquist, D. & von Schantz, T. (2000) Brood sex ratios, female harem status and resources for nestling provisioning in the great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **47**, 312-318.



Summary

Offspring sex ratio of long-lived bird species

Various results have been obtained about the patterns and causes of bias in the primary sex ratio of long-lived bird species. Many studies have found correlations between offspring gender and numerous factors of eggs, clutch, parent, and environment. Nevertheless, these correlations are usually weak and not easily generalizable. Of long-lived bird species, primary sex ratio biases are most often found in terms of the quality of the breeding year (food abundance), female condition (body fat), female corticosterone levels, and laying sequence. In many species showing positive sexual size dimorphism (males are larger), females in better condition tend to produce relatively more male offspring. In years of favourable breeding conditions, there are usually more males in broods compared to years of lower quality. Female condition is also probably higher in high quality years. All relevant studies have found a correlation between female corticosterone levels and offspring gender, although they often have contradicting results regarding the direction of the effect. Later laid eggs of a clutch tend to produce more females. The number and gender composition of helpers is often an important factor in terms of the primary sex ratio in cooperatively breeding birds. Egg size and yolk composition at laying are usually not related to the gender of embryos. The primary sex ratio of a whole population is usually around a half, although remarkable biases have been found. There are very few studies where primary sex ratio bias has been directly compared to (a good correlate of) fitness of females. However, the observed bias of primary sex ratios can frequently be explained as if it was adaptive for the female. The hypothesis of Trivers & Willard (1973) often appears to be adequate for qualitatively explaining primary sex ratio bias among long-lived bird species.

Future studies should concentrate on uncovering the molecular and physiological mechanisms of sex determination and primary sex ratio bias of birds. The assumptions of explanatory hypotheses should be tested before addressing the adaptiveness of primary sex ratio biases. Life-long changes of individuals' condition should be compared to the long-term average condition of the breeding population for long-lived species.