

Evolutsooniline ökoloogia

Loengud 1 - 2: evolutsioonilise ökoloogia olemus, koht teiste teadusharude hulgas, põhimõisted ja põhimõtted

Kirjutas Toomas Tammaru veebruaris 2001, mõnel puhul Peeter Hõraku materjale kasutades; sätestatud veebruaris 2002

Kursuse keskseks eesmärgiks on tutvustada evolutsioonilise ökoloogia lähenemisviisi ehk seletada, kuidas ökoloogid evolutsiooni peale vaatavad ja kuidas evolutsiooniuurijad ökoloogia peale vaatavad. Eesmärgiks pole seega mitte niivõrd faktide esitamine kui näitamine, kuidas evolutsioonilises ökoloogias mõeldakse. Seda selgitamist hakatakse läbi viima nii üldistava jutuna kui ka konkreetsete näidete varal.

Pole vist üllatav, et evolutsiooniline ökoloogia on teadus evolutsiooniõpetuse ja ökoloogia piirimail või täpsemalt kattumisalal. EÖ uurib evolutsioonilist protsessi, mille põhjustas või mida põhjustab ökoloogiline protsess, seega evolutsiooniõpetuse poole pealt ja seest vaadatuna iseloomustab EÖ'd spetsiifiline **objekt**.

EÖ ökoloogia poolt vaadatuna

Ökoloogia on teadus organismide suhetest keskkonnaga, keskkonda tuleb siin mõista laialt, näiteks liigikaaslased on ka kindlasti osa keskkonnast. Ökoloogia poole pealt vaadatuna iseloomustab EÖ'd spetsiifiline **lähenemisviis** - küsimus **miks** tähendab evolutsioonilises ökoloogias "miks nad on selliseks kujunenud"? Need nemad on organismid ja *miks* tähendab täpsemalt "**milliste evolutsiooniliste protsesside toimele on nad selliseks kujunenud nagu me neid praegu näeme**". Ökoloogia kõik harud ei kasuta sugugi evolutsioonilist lähenemisviisi, nii on paljudel juhtudel piisav ja sisukas vaadelda organisme kui muutumatuid. Nii näiteks populatsioonibioloogia ja koosluste ökoloogia esitavad sageli küsimusi teisel tasemel ja küsimus *miks* saab sellisel juhul teise tähenduse. Nii näiteks ei eelda ökoloogia klassikaline küsimus "miks viib kiskja ja saaklooma populatsioonide interaktsioon tsüklilise dünaamikale" tingimata evolutsioonilist lähenemist - me võime vaadata nii kiskjat kui saaklooma väljakujunenud liikidena, meid ei huvita, kuidas ja miks nad sellisteks evolutsioneerusid nagu me neid praegu näeme. Küsimus *miks* tähendab siin muud asja - meid huvitab protsess ja selle põhjused *ökoloogilises aja(skaala)s*, so skaalas, kus me võime populatsioonide genofondi muutustega mitte arvestada. *Evolutsioonilises ajaskaalas* võime ja/või peame selliste muutustega arvestada/ma.

Erinevad ökoloogiaharud kasutavad evolutsioonilist lähenemisviisi ja probleemipüstitust erineval määral, miskiit nägemust asjast peegeldab pilt 1-1. EÖ keskseks osaks võib pidada elukäikude evolutsiooni teooriat ehk lihtsalt elukäiguteooriat (*theory of the evolution of life histories* e. *life history theory*), millest allpool palju juttu tuleb. Rõhuasetuselt eelkõige evolutsiooniline on ka käitumisökoloogia, sellest aga siin ei räägita, kuna eraldi kursus on selle tarbeks. Klassikaline populatsiooniökoloogia on suuremalt jaolt mitteevolutsiooniline, kuid ühisosi võib siingi leida. Nii on küsitud, kas populatsiooni genofondis toimub muutusi, mis on seoses populatsiooni tsükli faasiga. Samuti võib küsida, mismoodi on evolutsioneerunud tunnused, mis mõjutavad populatsioonidünaamikat.

EÖ evolutsiooniõpetuse poolt vaadatuna

(Bioloogilist) evolutsiooni võib defineerida kui populatsiooni genofondi muutumist. Sageli lisatakse, et muutus peab olema kas a) kindlasuunaline ja/ või b) pöördumatu, kuid üldjuhul pole selliseid kitsendust vist mõttekas rakendada. Muidu ei saaks me ju nimetada evolutsiooni uurimiseks seda, kui uurime alleelisageduste muutust ühes lookuses. Uuritava ajaskaala ja muutuste ulatuse baasil on kombeks evolutsiooni jagada mikro- ja makroevolutsiooniks, piiriks on umbes liigiteke. Liigitekkest väiksema ulatusega muutused on **mikroevolutsioonilised**, sellest suuremad vastavalt **makroevolutsioonilised**. Mõistmaks evolutsioonilise ökoloogia kohta evolutsiooniõpetuse sees, tuleks anda ülevaade selle õpetuse **muudest harudest** ja probleemidest ning nende seotusest evolutsioonilise ökoloogiaga.

Paleontoloogid uurivad makroevolutsiooni. Nad opereerivad geoloogilises ajaskaalas, ning vaatlevad suuremastaabilisi sündmusi nagu adaptiivne radiatsioon, massilised väljasuremised v. kehasuuruse muutumine suurtes taksonites pika aja vältel. Enamasti jäävad nende tähelepanu alt välja protsessid, mis toimuvad väiksemate ajavahemike jooksul, kui 100 000 aastat, kuid see-eest näevad nad üldpilti suurema selgusega. Paleontoloogiaalased taustateadmised on kindlasti abiks evolutsioonilisele ökoloogile erinevate tunnuste evolutsiooni kiiruse ja/ ehk ajalooliste piirangute mõistmisel (nt. teadmine selle kohta, milline on meie erinevate kehaosade evolutsiooniline vanus – käed on sadu miljoneid aastaid vanad, kuid lõug vähem kui miljon). Paleontoloog omakorda vajab evolutsioonilise ökoloogi abi leitud evolutsiooniliste seaduspärasuste põhjuslikkuse seletamisel.

Evolutsiooniliste süstemaatikute eesmärgiks on kirjeldada taksonitevahelisi sugulussuhteid nii, et nende põhjal oleks võimalik rekonstrueerida elu areng maal. Süstemaatikas on seisukoht, et süsteem peab olema rangelt fülogeneetiline, küll suhteliselt uus, kuid tänapäevaks muutunud valdavaks. Süstemaatika see osa, mis ei sea eesmärgiks fülogeneesi rekonstrueerimist (eelkõige feneetika – meetodite kogum organismide sarnasuse (vastandina sugulusele) kvantitatiivseks kirjeldamiseks), ei kuulu otseselt evolutsioonilise bioloogia alla. Molekulaarbioloogia arenguga on võimalused fülogeneesipuude rekonstrueerimiseks plahvatuslikult laienenud. Süstemaatikuid ei huvita, miks geenisagedused muutuvad või kuidas on fenotüübid disainitud sigimisedukuse suurendamiseks. Fülogeneetilise süsteemi ja taksonid kirjeldavate andmete olemasolu on eelduseks võrdleva meetodi rakendamiseks evolutsioonilises ökoloogias.

Molekulaarevolutsionistide uurimisvaldkonnaks on DNA järjestustesse talletatud ajalugu. Nende eesmärgiks on kirjeldada populatsioonide v. liikidega minevikus toimunud sündmusi ning nendevahelisi sugulussuhteid pärilikkusaines sisalduva informatsiooni põhjal. Molekulaarevol. kasutavad bioinformaatika (<http://www.ebc.ee/WWW/bi/bi01.html>) meetodikat, mis üldjuhul eeldab, et nende poolt uuritavad genoomi osad on neutraalsed või peaaegu neutraalsed või vähemalt alluvad samale valikusurvele erinevates evolutsioonipuu harudes. Seega on nende uurimisobjektiks tavaliselt genoomi osad, mis ei kodeeri valke (ja seega ei mõjuta fenotüüpe ega oma mingit seost evolutsiooniga loodusliku valiku läbi). Molekulaarevolutsionistid ei huvitu reeglina geenisageduste ega genotüüpide muudatuste adaptiivsusest, välja arvatud juhul kui on tegemist segavate kõrvalekalletega, millega tuleb oma kalkulasioonides arvestada. Selle uurimisvaldkonna problemaatikat on käsitletud R. Villemsi evolutsioonibioloogia loengutes 12-15 (<http://www.ebc.ee/loengud/evol/>). Evolutsioonilised ökoloogid vajavad molekulaarevolutsionistide konstrueeritud

fülogeneesipuid EÖ hüpoteeside testimiseks võrdleval meetodil.

Populatsioonigeneetika uurimisobjektiks on mikroevolutsioon. See leiab aset populatsioonides suhteliselt väheste põlvkondade jooksul. Populatsioonigeneetika põhiliseks probleemiks on selgitada, kuidas varieeruvad populatsioonis mingite alleelide sagedused ning millised mehhanismid neid sagedusi säilitavad või muudavad (looduslik valik, geenisiire, geneetiline triiv). Nagu evolutsioonilisi ökolooge ei huvita geneetilised üksikasjad rohkem kui häda pärast, nii ei huvita populatsioonigeneetikuid eriti fenotüübid. Teisisõnu, populatsioonigeneetikuid ei huvita faktorid, mis tekitavad loodusliku valiku survet, neid huvitab, kuidas populatsiooni genofond valikule reageerib. Seega ei ole populatsioonigeneetika evolutsioonilise ökoloogiaga kattuv uurimisvaldkond, kuid populatsioonigeneetika põhiseisukohtade tundmine on evolutsioonilisele ökoloogile hädavajalik tema enda uurimisvaldkonna probleemide lahendamisel.

Teised evolutsiooniõpetuse harud on siis evolutsiooniline ökoloogiaga võrreldes ehk enamasti rohkem kirjeldavat laadi, vähemalt mis nende eesmärki puutub. Evolutsiooniline ökoloogia kontsentreerub pigem evolutsioonilise muutuse põhjuste ja seaduspärasuste väljaselgitamisele kui muutuste endi kirjeldamisele.

Looduslik valik

Looduslikku valikut peetakse üsna üksmeelselt keskseks evolutsiooni edasi viivaks jõuks. Looduslik valik toimib, kui

- a) populatsioonis on fenotüübilist muutlikkust;
- b) fenotüüpide vahel on erinevusi paljunemisedukuses;
- c) fenotüübid on vähemalt osaliselt geneetiliselt määratud (= esineb geneetilist muutlikkust);

Seega võib põhjuskeskset evolutsioonilist lähenemist kirjeldada läbi mainitud komponentide prisma. Võib siis öelda, et evolutsioonibioloogide eesmärgiks on aru saada

- kuidas tekivad erinevused sigimisedukuses, mis põhjustavad looduslikku valikut;
- kuidas säilib geneetiline varieeruvus, mis võimaldab vastust valikule (*response to selection*) ja seega evolutsiooni loodusliku valiku läbi;
- kuidas piiravad vastust valikule geograafia, aeg, pärilikkus, konfliktid, ontogeneetiline arenguprogramm ja ajalooline (fülogeneetiline) pärand, ehk miks siis pärilikud erinevused sigimisedukuses ei vii alati evolutsioonilisele muutusele.

Looduslik valik pole siiski ainus protsess, mis võib põhjustada evolutsiooni ehk siis populatsiooni genofondi muutumist. Muutusi võivad põhjustada ka geenitriiv ja migratsioon, neist faktoritrest tuleb juttu allpool.

Kohasuse mõiste

Kohasuse (*fitness*) mõiste on evolutsioonilises ökoloogias kesksel kohal. Kohasuse mõistet võib vaadelda loodusliku valiku “pöördmõistena”, st väljendeid “looduslik valik soosib A’d” ja “A’l on kõrgem kohasus” võib vaadelda sünonüümsetena. Kohasust võib seega defineerida kvalitatiivsel tasemel kui (suhtelist) paljunemisedukust ehk **paljuneja panust järglaspõlvkondadesse**. Kohasuse mõiste on põhimõtteliselt rakendatav alleelile, genotüübile, fenotüübile ja isendile. **Kõrgema kohasusega (“kohasem”) alleel on see, millel on rohkem**

koopiaid populatsiooni järglaspõlvkondade genofondis. Kohasem isend on see, mis/ kes tagab oma alleelide suurema esindatuse järglaspõlvkondades. Üldjuhul võib esitatud isendi kohasuse definitsiooni teise poole asendada fraasiga “millel on rohkem järglasi”, sest ei saa ju oma alleele edasi anda teistviisi kui järglasisendite kaudu. Erijuhud on sellised, kus erinevad järglased võivad olla vanemaga eri määral suguluses, tuleb allpool juttu. Kohasem genotüüp või fenotüüp on see, mille kandjad tagavad oma alleelide kõrgema esintatuse järglaspõlvkonnas.

Sageli piisabki kohasuse kvalitatiivsest definitsioonist - seda siis, kui tõdemusest “A’l on kõrgem kohasus kui B’l” piisab meid huvitava probleemi lahendamiseks. Sageli eeldab probleemi iseloom siiski **kvantitatiivse määratluse** kasutamist, milleks üks võimalus on kasutada “paljuneja” (osa)populatsiooni (osapopulatsiooni all mõtlen nt miskit tunnust kandvate elukate kogumit populatsioonis) hetkelise kasvukiiruse r mõistet, r on defineeritud valemi $dN/dt=rN$ kaudu, seda siis pidevalt paljunevate paljunejate puhul. Diskreetsete põlvkondade puhul on sama mõistlikum väljendada suurusega R , mis on lihtsalt populatsiooni arvukuse suhe põlvkondades t ja $t+1$. Näiteks miski genotüübi kohasuse võiks lugeda võrdseks arvuga 3 juhul, kui selle genotüübiga isendite arvukus tõuseb põlvkonnast põlvkonda kolm korda. See oleks kõnealuse genotüübi **absoluutne kohasus** (*absolute fitness*). **Suhtelise kohasuse** (*relative fitness*) saame, kui jagame meid huvitava genotüübi absoluutse kohasuse miski teise genotüübi kohasusega, tavakohaselt võetakse suhtelise kohasuse arvutamise aluseks populatsiooni kõige kõrgema kohasusega genotüübi absoluutne kohasus, sellise genotüübi enda kohasus on seega 1, muude genotüüpide kohasused jäävad seega vahemikku ühest nullini. Siiski pole selline kvantitatiivne lähenemine alati sobivaim ega ka mitte üldaktsepteeritud, seega peaks kohasuse arvuliste väärtuste kasutamise puhul alati täpsustama, milline on selle arvu kvantitatiivne sisu ehk mida see täpselt tähendab ehk kuidas see on arvatud. Siiski siiski, kohasuse väärtus null (*zero fitness*) on üsna üheselt mõistetav.

Asja illustreerimaks pilt sellest, kuidas muutuvad põlvkondade vältel kahe alleeli sagedused populatsioonis, kui ühe alleeli kohasus on 1 ja teise oma 0,8 (pilt 1-2).

Kohasuse mõiste segasemaks ajamine

Toodud pilt iseloomustab siiski evolutsiooni väga lühikese ajavahemiku jooksul. Meid ökoloogidena ei huvita enamasti niivõrd mõne põlvkonna jooksul toimuvad või toimunud muutused kuivõrd just evolutsioon, mis on toimunud pika aja jooksul. Lühikese aja jooksul toimunu ja seega ka vastavad kohasuse väärtused ei ole üldjuhul probleemideta ülekantavad kirjeldama ja ennustama pikaajalist evolutsiooni. Näitena toodud pilt võib isegi kvalitatiivselt muutuda, kui pikendame oluliselt vaatluse all olevat perioodi, seda näiteks seetõttu, et korra saja aasta jooksul toimuv õnnetus võib alleele valida hoopis vastupidises suunas. Seega ettevaatust ja tähelepanu - peaks alati täpsustama, millise pikkusega ajavahemikku on esitatud kohasuse väärtused mõeldud iseloomustama. Uuritav ajavahemik põhjustab seega kohasuse mõiste varjundeid ehk “dialekte”. Kui defineerime kohasuse kui panuse järglaspõlvkondadesse, siis on ju vahet, kui kaugel neid järglaspõlvkondi arvatakse olevat. Sellest määramatusest ja dialektsusest vaba teoreetikute poolt välja pakutud kohasuse definitsioon, mis ekstrapoleerib kohasuse mõistet lõpmatusse tulevikku - nii võib alleeli kohasust väljendada ajaga (põlvkondade arvuga), mis kulub alleeli väljasuremisele populatsioonist. Selline definitsioon jääb muidugi teoreetiliseks abstraktsiooniks, millega pole praktikas suurt midagi peale hakata. Muidugi pole kohasus kellegi ega millegi igiomane omadus, alleeli või teatud fenotüübiga isendi kohasus ei saa kuidagi mitte sõltuda keskkonnast, kus vastavad elukad elavad.

Pane seejuures tähele, et selge mitme põlvkonna taha ulatuv kvantitatiivne sisu on vaid alleeli kohasusel, seda seetõttu, et alleeli järglased on identsed alleelid, fenotüüpide ja genotüüpide järglased seda ei ole, sest geenid grupeeruvad ju igas põlvkonnas ümber ja fenotüübid determineeruvad uuesti. Seega - evolutsiooni täpseks kirjeldamiseks tuleks eelistatult opereerida alleelide kohasustega, asjade seletamine isendite ja genotüüpide ja fenotüüpide kohasuste kaudu jääb alati lähenduseks, mis on enamasti piisav, kuid teatud juhtudel võib seda ka mitte olla. Selliste juhtude näiteks on hõimuvalik ja *bet-hedging* - strateegiad (vt allpool).

Teine mitteühemõttelisust ja dialekte põhjustav aspekt on võimalik vahetegemine “oodatava” ja “realiseerunud” kohasuse vahel. Nimelt on kohasus klassikalises käsitluses paljuneja oodatav panus järglaspõlvkondadesse, st selline panus, mis realiseeruks, kui keskkond oleks stabiilselt “keskmise” ja populatsioon oleks lõpmatult suur. Paljuneja realiseerunud panus järglaspõlvkondesse pole aga kunagi müravaba, st tegelikku panust mõjutavad nii keskkonna juhuslikud fluktuatsioonid kui ka populatsiooni lõplikust suurusest põhjustatud juhuslikkus. Siinkirjutaja pole näinud, et konkreetsetes keskkonnas realiseerunud panust oleks õpikutekstides realiseerunud kohasuseks nimetatud, küll aga kasutatakse terminit kohasus realiseerunud panuse mõttes teaduslikes tavatekstides. Sageli näiteks öeldakse, et kellegi või millegi kohasus *oli* null. Siiski selgub ilmselt enamasti kontekstist, kas kohasust mõisteti oodatava või realiseerunud kohasusena, seega suurt häda neist dialektidest pole.

Kolmas probleem ja suurem häda on selles, et *fitness*-sõna kasutatakse sageli lõdvalt, st tähendustes, mis on eelesitatuga küll miskitpidi seotud, kuid kirjeldavad ikkagi hoopis muid asju. Nii räägitakse mõnikord *populatsiooni kohasusest* mõistes selle all populatsiooni kasvukiirust või miskit muud populatsiooni “edukust” väljendavat parameetrit. Füsioloogid seevastu kasutavad *fitness*-sõna kirjeldamiseks füsioloogiliste või biokeemiliste protsesside kasutegurit vms. Moraal on selles, et a) ei soovitaks küll kellelgi seda pattu teha, et kasutada kohasuse mõistet muus kui evolutsioonilises ökoloogias tänaseks kinnistunud tähenduses, kuid b) tuleb siiski arvestada võimalusega, et teised seda teevad.

Kohasuse praktilised definitsioonid ehk kohasuse mõõdud

Ideaalne viis evolutsiooni uurida oleks igal pool ja alati jälgida alleelisageduste dünaamikat hulga põlvkondade jooksul. Paraku pole see enamuste süsteemide puhul võimalik. Üheks takistuseks on kindlasti ebapiisav informatsioon meid huvitavate tunnuste geneetilise tausta kohta ja see viga ilmselt paraneb ajapikku. Teine takistus ei kao kunagi kuhugi - organismide puhul, kelle põlvkonnakestus on samas suurusjärgus inimese omaga või on sellest isegi pikem, ei ole kuidagi võimalik vaadelda evolutsioonilisi muutusi pika aja jooksul. Seega on ja jääb olema süsteeme, kus kohasust otseselt mõõta ei õnnestu, sellest saab aga ümber. Ümber saab nii, et kasutame kohasuse mõõtusid ehk praktilisi definitsioone, st mõõdame parameetreid, mis eeldatavasti korreleeruvad ‘tegeliku’ kohasusega piisavalt hästi. Piisava headuse üle otsustamisel pole meil muud teed kui tugineda oma teadmistele uuritavast süsteemist.

Esimesena pähe tulev lähendus isendi kohasusele oleks lihtsalt järglaste arv. Sageli pole see siiski piisav, kui meid huvitab kohasus pikemas ajalises perspektiivis, näiteks võimaliku lõivsuhte (mõistet vt allpool) tõttu järglaste arvu ja kvaliteedi vahel (seletatakse järgnevates loengutes). Üks samm edasi oleks lugeda paljunemiseni jõudvate järglaste arvu, selline nõks vähendaks järglaste erinevast kvaliteedist tulenevat efekti. Kui võimalik, oleks tore uurida (paljunevate) järglaste arvu kahe, kolme jne. põlvkonna pärast - mida kaugemale ajas saame minna, seda usaldusväärsema lähenduse kohasusele saame. Mõistagi, mida põlvkond edasi,

seada keerulisem on sellist uurimust läbi viia.

Sageli pole järglaste kokkulugemine looduses üldse võimalik või siis vähemalt poleks see kuigi mõttekas ettevõtmine. Näiteks võiks tuua pelaagilist marja heitvad kalad, näiteks tursa või siis samuti miljoneid seemneid tootvad orhideed. Sellistel puhkudel võime kohasuse mõõduna kasutada näiteks isendi eluiga. Nii on ehk mõistlik oletada, et tursakalal on seda kõrgem kohasus, mida kauem ta elab, st mida rohkem kordi ta kudedes jõuab; mõne klonaalse taime puhul võiks sobivaks mõõduks olla näiteks klooniga asustatud laigu eluiga. Mõnedel juhtudel võib kohasuse rahuldavaks mõõdupuuks olla ka miski morfoloogiline parameeter, näiteks kehasuurus. Seega on see praktilise töö läbiviija privileeg otsustada, millist kohasuse praktilist definitsiooni kasutada, siiski kaasneb sellega kohustus oma valikut lugejale põhjendada.

Kohasuse praktilisi definitsioone ei kasutata siiski vaid praktilises töös, ka evolutsioonilises ökoloogias kasutatav matemaatiline modelleerimine tugineb sageli miskile kohasuse mõõdule, mis pole päris kohasus ise. Mudelis on muidugi võimalik evolutsiooni kuitahes mitme põlvkonna ulatuses läbi mängida, siiski pole selline lahendus alati parim või piisavalt mõistlik, uuritava probleemi seisukohalt piisavalt hea tulemus võib saada ka kohasuse lähendusi kasutades.

Kohasuse komponendid

Valik toimib elutsükli kõigis osades, valikut võib vastavalt jagada komponentideks (pilt 1-3).

Paljuneja edukust valikus iseloomustab kohasus, seega võib ka kohasust jagada vastavateks komponentideks. Nii võime suguliselt sigiva eluka kohasuse komponentideks pidada elumust (tõenäosust elada sigimiseani), edukust sugulises valikus, viljakust, sugurakkude edukust spermakonkurentsis jne. Miski kohasuse komponendi 'olulisust' evolutsiooniuurija jaoks iseloomustab selle komponendi väärtuste hajuvus (dispersioon) populatsioonis - tähelepanu väärib see komponent, mille osas genotüübid suurel määral erinevad.

Tähtis on tähele panna, et komponentidest terviku kokkuarvutamisel tuleb kavalalt kasutada nii korrutamise- kui liitmistehet, esimest üksteisele järgnevate lülide puhul, teist paralleelsete harude osas (pilt 1-4).

Isendivalik ja rühmavalik

Kaasaegses evolutsiooniõpetuses on domineeriv isendi- e. individuaalvaliku (*individual selection*) paradigma. Nimelt arvatakse, usutakse ja eeldatakse, et evolutsioonilised muutused on seletatavad alleelide (genotüüpide, isendite) kohasuste erinevustega populatsioonide sees. Nii arvatakse, et evolutsioonilised muutused - st muutused alleelisagedustes - on alguse saanud sellest, et miski alleel *on oma populatsiooni sees* olnud edukam paljuneja kui miski teine alleel, ehk siis nii, nagu seni räägitud. Teisisõnu, kinnistunud on need geneetiliselt determineeritud omadused, mis on kasulikud isendile (tõstavad tema kohasust).

Alternatiiviks on rühmavalik (*group selection*). Rühmavaliku ideoloogiast lähtudes on evolutsiooniliste muutuste tõukejõuks olnud uute tunnuste kasulikkus rühmale ehk siis populatsioonile. Võiks ju arvata, et evolutsioonis kinnistuvad tunnused, mis soodustavad populatsiooni kasvu ja sellest sõltuvalt või sellest sõltumata vähendavad populatsiooni väljasuremisriski. Tunnused, mis väljasuremisriski suurendavad, surevad välja koos

populatsioonidega, mis nende kandjatest koosnevad.

Paraku on enamus tunnuseid kasulikud nii isendile populatsiooni sees kui ka populatsioonile endale. Seega on sageli raske otsustada, kas miski tunnus kinnistus individuaalvaliku või rühmavaliku mehhanismidega, mõlemad seletused on ühtviisi sobivad. Teooriate võrdlevaks proovikiviks on tunnused, mis on isendile kahjulikud (alandavad kohasust) kuid populatsioonile kasulikud (vähendavad väljasuremise riski). Sellise tunnuse näiteks on altruistlik käitumine (vt lähemalt käitumisökoloogia loengut) või ka näiteks sigimisest loobumine populatsiooni ähvardava ressursside ammendamise korral.

Tänapäeval on üldlevinud seisukoht, et isendile kahjulikud ja populatsioonile kasulikud tunnused üldjuhul ei kinnistu, **seega pole rühmavalik üldjuhul evolutsiooni oluliseks teguriks**. Seda sellepärast, et a) isendile kahjulik tunnus peab ju kuidagimoodi kinnistuma oma populatsioonis, enne kui tema eelis rühmavaliku seisukohast avalduda saab, b) individuaalvaliku mehhanismid töötavad palju kiiremini ja jäävad seetõttu rühmavaliku mehhanismidele alla (pilt 1-5).

Siiski pole rühmavaliku põhimõttes midagi loogiliselt väära. Võib mõttes konstrueerida olukordi, kus miski isendile kahjulik tunnus kinnistub populatsioonis juhuslikult ja populatsioonide tekkimine ja väljasuremine on nii kiire, et rühmavalik suudab individuaalvalikuga konkureerida. Sellele vaatamata ei tohi rühmavaliku loogikaga minna asju seletama muidu kui erandjuhul, erandjuht on selline, kus seletajal on tõesti veenvad argumentid varnast võtta (vt pilt 1-6). Aga üldjuhul ja alati - **ärgem kunagi öelgem**, et miskist on nii, sest **see on kasulik liigile või populatsioonile**, miskist on looduses nii nagu ta on ikka seepärast, et see on kasulik alleelile, genotüübile või isendile (tõstab nende kohasust). Individuaalvaliku paradigma muutus muide valdavaks alles 1970. aastatel.

Siiski siiski - on olemas **hõimuvalik** (*kin selection*). Hõimuvaliku loogika on lihtne - alleel võib edukalt jõuda järglaspõlvkondadesse kahel erineval viisil. Esiteks traditsioonilisel viisil - programmeerides ennast kandva organismi paljunema. Teiseks veidi vähem traditsioonilisel viisil - programmeerides organismi kaasa aitama oma sugulaste paljunemisele. Seda sellepärast, et lähematel ja kaugematel sugulastel on vastavalt suurema või vähema tõenäosusega olemas sama alleeli koopia. Sugulaste paljunemisele kaasa aitamine saab tavaliselt teoks käitumise mehhanismidega, hõimuvalikut käsitletaksegi põhjalikumalt käitumisökoloogia loengus. Hõimuvalik töötab eelkõige arenenud närvisüsteemiga loomade puhul, sest eeldab see ju sugulaste äratundmist. Hõimuvaliku mehhanismidega usutakse olevat arenenud sugulaste vältimine kannibalistliku käitumisega kahepaiksetel ning lindude hulgas laialt levinud olukord, et noored linnud, kes ise veel ei paljune, aitavad oma vanematel järgmisi pesakondi üles kasvatada. Üldisema teooria koha pealt on olulised kaks aspekti. Esiteks, altruism sugulaste (rühma) suhtes ei ole vastuolus individuaalvaliku paradigmat ja sel puhul ei ole tegemist kitsas ("pahas") mõttes rühmavalikuga. Teiseks, hõimuvalik on üks neist olukordadest, kus evolutsiooni ei saa seletada isendi kohasuse mõistega opereerides, peab tuginema alleeli kohasusele. Siiski - võib rääkida isendi inklusiivsest (kaasavast?) kohasusest (*inclusive fitness*), inklusiivne kohasus sisaldab ka sugulaste kohasust. Teisisõnu, inklusiivne kohasus mõõdab nende isendi A geenide hulka, mis levivad järgmiste põlvkondade genofondidesse nii tema enda kui tema sugulaste paljunemise läbi.

Kohastumine ja kohanemine

Pikaajaline evolutsioon loodusliku valiku mehhanismide kaudu stabiilses keskkonas

viib **kohastumuste** (*adaptation*) tekkele. *Laiemas tähenduses* on kohastumus igasugune tunnus või omadus, mis on *kasulik* (ehk *laiemas mõttes adaptiivne*), st tõstab isendi kohasust. Kohastumine on kohastumiste tekke protsess. Sellise laia tõlgenduse korral jääb veidi segaseks, et millega võrreldes tõstab. Mõnikord on vastus lihtne - tõstab võrreldes selle tunnuse või omaduse puudumisega, näiteks sarv oleks kohastumus, kui sarve puudumisel oleks kohasus madalam. Mõnikord pole “puudumine” aga kuigi üheselt defineeritav, näiteks mis värvi on loom, kellel puudub tunnus “punane värv”?

Kohastumusel on siiski ka **kitsam** ja ehk ka teaduslikum **definiitsioon**. Vastavalt kitsamale definiitsioonile on omadus või tunnus A kohastumus, kui ta on tekkinud (evolutsioonis kinnistunud), *sest* ta on tõstnud isendi kohasust. Tunnus on siis adaptiivne kitsamas mõttes. Seega eeldab adaptiivsus kitsamas mõttes põhjuslikku seost omaduse kinnistumise ja tema mõju vahel kohasusele. Vastus küsimusele ‘millega võrreldes?’ saab niisuguse lähenemise korral loogilise vastuse - võrreldes eellasolekuga. Seega: seisund A1 on kohastumus (B'le) võrreldes eellsasseisundiga A0 siis ja ainult siis, kui A1 tekkis A0'st loodusliku valiku teel valikufaktori B toimetel. Nii on lehekärsaka roheline värvus (A1) varjevärvusena lehel kohastumus kiskluse vastu (B) siis ja ainult siis, kui enne (evolutsioonilises ajaskaalas) lehele kolimist kärsakas teist värvi (A0) ja just kisklus oli see faktor, mis rohelist värvi selekteeris. Kas miski seisund on adaptatsioon või mitte, sõltub sellest, kuidas on defineeritud kasutatav taustsüsteem: eellasseisund ja valikufaktor. Seega peaks kohastumusest ja adaptiivsusest rääkides alati taustsüsteemi paika panema.

Kitsamas mõttes adaptiivsuse ja kasulikkuse osas on võimalikud kõik neli loogilist kombinatsiooni. Tundub normaalne, et adaptiivne tunnus on kasulik. Tunnus võib olla kasulik olemata seejuures kohastumus, sellist seisundit võib nimetada **eksaptatsiooniks**. Inimese võime kiiresti mõelda on kahtlemata kasulik tänavaliikluses toimetulekuks, samas ei tekkinud see võime kindlasti mitte vastusena liikluse poolt tekitatud valikusurvele. Adaptiivne seisund võib olla kahjulik muutunud/ erandlikus keskkonnas, nii on jänese valge karv kindlasti kohastumus, kuid ei pruugi lumeta talvel kuidagi kasulik olla. Siiski järeldub kohastumuse definiitsioonist, et adaptiivne tunnus peab olema olnud adaptiivne kunagi evolutsiooni käigus.

NB! Kohastumist ei tohi segi ajada **kohanemisega**. Kohanemine on kasulike tunnuste arenemine ühe organismi eluea jooksul, nii kohaneb taimeleht erinevate valgustingimustega. Oluline on tähele panna, et inglise keeles käib *adaptation* nii kohastumise kui kohanemise kohta, meie siin järgigem ikka häid eesti traditsioone ja ärge segi ajagem. Peale selle on oluline tähele panna, et kohanemise võime olemasolu võib küll kohastumus olla.

Piirang

Kõik organismid pole optimaalsed, kõikmõeldavaid kohastumusi pole evolutsiooni käigus välja kujunenud. Kui pikaajalisele kindlasuunalisele valikusurvele ei järgne vastust (vastavat muutust genofondis), võib rääkida **piirangust** (*constraint*). Piiranguid võib jaotada:

- **absoluutseteks ja suhtelisteks**. Absoluutset piirangut ei ületa evolutsioon kunagi, nii ei saa organism minna vastuollu füüsikaseadustega - miski loom ei saa näiteks rohkem kasvada, kui ta sööb. Suhtelise piirangu puhul on küsimus pigem ajas - uue kohastumuse tekkimiseks võib kuluda nii palju aega, et meid huvitavas ajaskaalas võib asi tunduda piiranguna. Nii võib pidada piiranguks asjaolu, et linnumuna koore paksus ei saa olla väiksem teatud väärtusest - muna kukuks kokku. Siiski selline piirang oleks ületatav, kui koor oleks miskist muust materjalist, näiteks sarvainest. Pole ilmselt põhimõtteliselt võimatu, et

sarvkoorsuse mutatsioon kunagi tekib (piirang pole absoluutne), aga see oleks ilmselt nii haruldane asi, et realistlikus ajaskaalas on ikkagi tegu piiranguga,

- **füüsikalisteks, arengulisteks (*developmental c.*) vms.**, vastavalt sellele, mistüüpi mehhanismid evolutsiooni piiravad. Füüsikalise piirangu näitena ei saa maismaaimetaja olla sinivaala suurune (tugisüsteem ei peaks vastu). Arenguline piirang tuleneb ontogeneetilise süsteemi konservatiivsusest, nii on bilateraalsümmeetriliste loomade areng muude sümmeetriatüüpide poole ilmselt tugevat piiratud.

Sageli räägitakse **geneetilisest piirangust**. Geneetiline piirang väljendub geneetilise muutlikkuse (mõistet seletatakse täpsemalt kuskil hilisemas loengus) puudumises miski tunnuse osas. Siiski pole geneetiline piirang miski piirangu erivorm, tegu on lihtsalt teise vaatenurgaga - kõigi muude piirangutega kaasneb alati ka geneetilise muutlikkuse puudumine.

Mõnikord vaadeldakse ka lõivsuhet (seletus kohe allpool) piiranguna. Minule selline lähenemine eriti ei meeldi, sest lõivsuhe on nagu evolutsioonilise ökoloogia "siseasi", see on uuritav ja seletatav EÖ meetoditega, EÖ seisukohast tundub asjalikum käsitleda piiranguna evolutsioonifaktoreid, mis jäävad oma põhjuste ja nende uurimise meetodite poolest väljapoole EÖ valdkonda.

Lõivsuhe

Lõivsuhe (*trade-off*, eestikeelseks vasteks pakutud ka **kompromiss-sõltuvus**) evolutsioonilise ökoloogia kontekstis on olukord, kus ühe funktsiooni kaudu realiseerunud kohasus on negatiivses põhjuslikus seoses teise funktsiooni kaudu realiseerunud kohasusega. Kujutagem ette taime, mis võib paljuneda nii vegetatiivselt kui ka generatiivselt ning mõlemad paljunemisviisid on piiratud sama ressursi poolt. Selge see, et mida rohkem ressursi investeerida generatiivsesse paljunemisse, seda vähem jagub seda vegetatiivse paljunemise tarbeks ja vastupidi. Sellisel puhul öeldakse, et kahe paljunemisviisi vahel on lõivsuhe. Ehk piltlikult: kahte head asja korraga ei saa. EÖ praktikas tuleb lõivsuhet ette peamiselt kahel tasandil.

Füsioloogiline lõivsuhe ilmneb ühe isendi tasemel. Seda näeme alati, kui isend jaotab miskit piiratud ressursi kahe või enama funktsiooni vahel (*allocate to different functions*). Ressursiks on enamasti energia või aine. Nii jagab taim orgaanilist ainet ja energiat vegetatiivsete ja generatiivsete osade vahel, hermafrodiit isas- ja emafunktsiooni vahel, kudev kala seisab ülesande ees jagada paljunemiseks ette nähtud ainet suurema või väiksema arvu marjaterade vahel (kui mune on vähem, saavad nad vastavalt suuremad olla). Füsioloogilise lõivsuhet katselisel kindlakstegemisel oleks ideaalne, kui saaks kontrollida (kas katseliselt või statistiliselt) kasutada oleva ressursi koguhulka, muidu võime hõlpsasti saada positiivse seose negatiivse asemel - taim, mille poolt kasutatav ressursi koguhulk on suurem, võib kergesti investeerida rohkem nii vegetatiivsesse kui ka generatiivsesse paljunemisse, ehk teisisõnu, ressursi hulga varieeruvus võib lõivsuhte varjata. Nii võib ka inimpopulatsioonis kergesti leida positiivse korrelatsiooni näiteks riietusele ja eluasemele kulutatud raha vahel, seda seetõttu, et varakamatel inimestel on võimalus investeerida rohkem mõlemasse. Indiviidi tasemel on aga kindlasti tegemist lõivsuhtega kaheks mainitud funktsiooniks kulutatava raha hulga vahel.

Füsioloogiliseks lõivsuhteks oleks veidi imelik nimetada olukorda, kus jagatav ressurss on näiteks aeg. Sisulist vahet aga pole - isendi tasemel lõivsuhe esineb aja jaotamisel näiteks kasvamise ja sigimise vahel, näiteks üheaastasel taimel lühikese põhjamaise suve olukorras.

Põhimõtteliselt teine asi on **mikroevolutsiooniline lõivsuhe**. Mikroevolutsioonilise lõivsuhte olukorras ilmneb kõnealune negatiivne korrelatsioon genotüüpide tasemel.

Geneetilise korrelatsiooni mõistest vt lähemalt allpool, siinkohal niipalju, et negatiivne geneetiline korrelatsioon kohasuse komponentide vahel (mikroevolutsiooniline lõivsuhe) väljendub näiteks selles, et kui valik viib ühe funktsiooni kaudu realiseeruva kohasuse kasvule, siis miski teise funktsiooni kaudu realiseeruv kohasus paratamatult kahaneb. Ehk kui üks asi evolutsioneerub ühes suunas, evolutsioneerub teine asi teises suunas (suund tähendab siin kohasuse suurenemist või vähenemist).

Füsioloogiline ja mikroevolutsiooniline lõivsuhe ei välista teineteist mingil juhul, pigem ja enamasti on asi nii, et tegu on sama asjaga eri suunast vaadatuna. Kui ressursi jaotamise füsioloogiline algoritm on geneetiliselt determineeritud ja populatsiooni isendite vahel esineb ses osas varieeruvust, on meil tegemist nii ühe kui teisega. Siiski on võimalik olukord, kus füsioloogiline lõivsuhe ei too kaasa mikroevolutsioonilist lõivsuhet. Seda näiteks siis, kui on hõlpsasti võimalik evolutsioon kasutada oleva ressursi hulga suurendamise suunas. Geneetiline lõivsuhe ilma füsioloogiliseta võiks ilmuda näiteks juhul, kui negatiivne geneetiline korrelatsioon on tingitud puhtalt geneetilisest asjaoludest, näiteks geenide aheldumisest.

Plastilisus ja reaktsiooninorm

Genotüüp võib erinevates keskkonnatingimustes areneda erinevateks fenotüüpideks. Kui nii, on tegemist plastilisusega. Tunnus, mille väärtus sõltub keskkonnatingimustest, on plastiline. Tunnus, mis ei ole plastiline, on kanaliseerunud.

Tunnuse plastilisust kirjeldab reaktsiooninorm. Kui kvantitatiivne tunnus on sõltuvuses kvantitatiivsest keskkonnaparametrist, on reaktsiooninorm on kujutatav joonena, ehk siis keskkond/ tunnus funktsioonina. Näiteks sõltub kapsapea läbimõõt mulla lämmastiksisaldusest, sõltuvust ehk reaktsiooninormi kirjeldab joon. Kui tunnus on kanaliseerunud, on reaktsiooninorm "lame" (*flat*).

Plastilisus võib olla kasulik, st kõnealune fenotüübiline muutus võib tagada kõrgema kohasuse võrreldes selle puudumisega. Plastilisus ei pruugi olla kasulik, näiteks ei saa kuidagi olla kasulik, kui taim jääb vee puudusel kängu ja ta reproduktiivsed elundid ei arene üldse välja. Plastilisus võib olla adaptiivne või mitte, loogika on sama mis mistahes tunnuse adaptiivsuse puhul (vt ülal).

Loodusliku valiku vormid ja mõiste variandid

Tuletame meelde, et looduslikku valikut võib jaotada a) suunavaks (*directional selection*), b) stabiliseerivaks (*stabilizing*) ja c) lõhestavaks (*disruptive s.*), vastavalt sellele, kas valik mõjutab tunnuse väärtuse keskväärtust (a), vaid selle hajuvust (dispersiooni) (b) või jagab ta keskväärtust suisa mitmeks (c).

Oluline on tähele panna, et loodusliku valiku mõistet kasutatakse kahes erinevas tähenduses. Enamasti pole sellest suurt häda, sest asi selgub kontekstist, aga valvas peab igal juhul olema. Eespool sai mainitud, et evolutsioon loodusliku valiku teel meid huvitava tunnuse osas toimub, kui a) tunnuse väärtuste osas on populatsioonis varieeruvust, b) tunnuse väärtus korreleerub kohasusega, c) tunnuse väärtus on vähemalt osaliselt päritav (esineb **geneetilisest muutlikkust** uuritava tunnuse osas). Kaks eri tähendust tulevad sellest, kas tingimus c) sisaldub loodusliku valiku definitsioonis või mitte.

Loodusliku valiku 'lõdvem' definitsioon ei eelda, et tingimus c) oleks täidetud. Kui fenotüüpide vahel on süstemaatilisi erinevusi kohasuses, on tegemist fenotüübivalikuga (või

fenotüübilise valikuga?) (*phenotypic selection*). Lõdvem definitsioon seega võrdsustab loodusliku valiku mõiste fenotüübivaliku mõistega. Niisuguses mõistete süsteemis räägitakse looduslikust valikust ja vastusest valikule (*response to selection*), viimane tähistab siis fenotüübivaliku mõju järgmistele põlvkondadele, ehk siis populatsiooni genofondi muutumist valiku mõjul. Väljend "loodusliku valiku tugevus" tähistab siin seega fenotüübivaliku tugevust. Selline mõistekasutus on omane populatsioonigeneetika lähenemisviisile. Pane tähele, et looduslik valik lõdvemas mõttes ei vii veel evolutsioonile, selleks peab olema täidetud ka tingimus c), ehk vastus valikule ei tohi olla olematu.

Loodusliku valiku rangem definitsioon eeldab kõigi kolme tingimuse täitumist, selle mõistesüsteemi kohaselt pole fenotüübivalik veel looduslik valik. Teisisõnu, looduslik valik on looduslik valik vaid siis, kui ta jätab oma jälje järeltulevate põlvkondade genofondi, loodusliku valiku tugevust vms kvantitatiivset parameetrit hinnatakse siis selle jälje ulatuse järgi.

Loodusliku valiku tuvastamine looduses

Loodusliku valiku tuvastamine looduses pole mõistagi lihtne ülesanne, kuid samas on selleks mitmeid erinevaid võimalusi. Millist valida, see sõltub nii objektliigi kui ka probleemi olemusest ja spetsiifikast. Alljärgnevalt mõned põhimõttelised lähenemisviisid süstemaatiliselt esitatuna.

Tõendid selle kohta, et looduslik valik on kunagi toimunud ehk siis kohastumus on tekkinud (praegu ei pruugi enam midagi toimuda)

1. Miski tunnuse väärtused sama liigi eri populatsioonides korreleeruvad süstemaatiliselt miski keskkonnafaktoriga. Probleemideks on välistada keskkonnafaktorite otsene mõju (plastilisus), selle vastu aitab eri populatsioonidest pärit isendite kasvatamine samas keskkonnas (*common garden*), mis siis peaks just geneetilised erinevused välja tooma. Välistada tuleks ka geenisiirdega (migratsiooniga) seotud alternatiivsed seletused.

2. Sugulasliikidel on samasugused geograafilise muutlikkuse mustrid. Mida suuremal hulgal liikidel leitakse sarnased seaduspärad, seda vähem tõenäosel on alternatiivsed seletused - vaevalt ju, et mitmel liigil ja ammu eri kohtades migratsioon võib juhuslikult sama seisu tekitada.

3. Miski tunnuse väärtus leitakse optimaalne olevat. Optimaalsusest tuleb edaspidi juttu.

Tõendid selle kohta, et looduslik valik (lõdvemas mõttes) on toimimas:

4. Fikseeritakse populatsiooni fenotüüpide muutumine vastusena teada olevatele keskkonnamuutustele.

5. Tuvastatakse erineva fenotüübiga isenditel erinevad demograafilised parameetrid. Võib näiteks leida, et kollased isendid surevad noorematena kui sinised, või on tuhmidel rohkem poegi kui läikivatel.

6. Vanuseklassid erinevad süstemaatiliselt mingi tunnuse väärtuste poolest. Nt kui kollaseid jõuab rohkem keskikka kui siniseid, võib järeldada, et siniste vastu on valik toimimas. Jällegi, nii saame hinnata vaid fenotüübivalikut.

Tõendeid selle kohta, et looduslik valik kitsamas mõttes (genotüübivalik) on toimimas

7. Fikseeritakse populatsiooni genotüüpide muutumine vastusena teada olevatele keskkonnamuutustele.

8. On rikutud mitmed geneetilised tasakaalud. Lihtsaim näide on Hardy-Weinbergi seadus, mille kehtimise üks tingimus on valiku puudumine. Siiski, HW seaduse mittekehtimine võib viidata ka miski muu eelduse rikutud olemisele.

9. Pikaajalised vaatlused tunnuse väärtuse sagedusjaotuse kohta näitavad pikaajalisi suunatud muutusi (trende) või siis väiksem varieeruvus, kui seda võiks oletada valiku puudumisel.

Osa esitatud meetoditest võimaldab seega fikseerida parasjagu toimuvat valikut, osa kunagi varem toimunud valikut. Loodusliku valiku uurimisele ongi kaks põhimõttelist lähenemist - uurida valiku protsessi, st vaadelda ja mõõta parasjagu toimuvat valikut või siis uurida valiku tulemust. Nimetaksin need kaks lähenemist vastavalt dünaamiliseks ja staatiliseks lähenemiseks, esimest neist kasutab populatsioonigeneetika, teist optimaalsusparadigmale toetuv evolutsiooniuurimine, seejuures olulisel määral elukäikude evolutsiooni teooria.

Kuidas näitame, et looduslik valik kitsamas mõttes võib toimida,

ehk siis, et populatsiooni genofondis võib toimuda muutusi. Selleks on vajalik, et meid huvitava tunnuse osas oleks geneetilist muutlikkust. Geneetilise muutlikkuse olemasolule viitab olukord, kus

- sugulased on omavahel (ühe ema järglased, vanemad-järglased) sarnasemad kui mittesugulastega;

- erinevused populatsioonide vahel;

selliste erinevuste geneetilise algupära kindlakstegemiseks on jällegi vaja *common garden* tüüpi lähenemist, seega siis eri pesa- või pere- vms kondadest pärit olevaid isendeid tuleks kasvatada samades tingimustes selleks, et vältida erinevast keskkonnast tulenada võivaid erinevusi.

Eriti ilus ja oluline oleks muidugi näidata, et tunnus tõesti allub valikule, sellest allpool lähemalt.

***** jutu lõpp *****

Näidisküsimusi (lõplikud küsimused teatatakse hiljem),

1. Too näide probleemist, mis

- kuulub evolutsioonilise ökoloogia valdkonda;
- on ökoloogiline (st ökoloogia valdkonda kuuluv), kuid pole evolutsiooniline;
- on evolutsiooniline, kuid pole ökoloogiline.

2. Too näide evol. ök. probleemist, mille lahendamisel oleks Sul abi vähemalt kolmest spetsialistist järgmiste hulgast: populatsiooniökoloog, populatsioonigeneetik, paleontoloog, süstemaatik, molekulaarbioloog. Mida küsiksid neist igäühelt?

3. Arvuta kahe fenotüübi absoluutsed ja suhtelised kohasused lisatud skeemi põhjal (vt pilt

4. Nimeta vähemalt 3 erinevat kohasuse komponenti a) kodukassil, b) hallitusseenel, c) rukkilillel.

5. Mõttele välja näide olukorrast, kus näeme toimumas fenotüübilist valikut. Mida ja kuidas peaks täiendavalt uurima, et jõuda selgusele, kas fenotüübilise valikuga kaasneb ka valik kitsamas mõttes?

6. Kuidas kontrolliksid väidet, et alleeli a1 kohasus on antud populatsioonis kõrgem kui alleeli a2 kohasus (eeldusel, et Sul on piiramatud tehnilised võimalused tänapäevase arengutaseme piires)? Kuidas uuriksid, kas looduslikus populatsioonis a) on emaste rohekate turskade kohasus suurem kui pruunikate turskade oma; b) isase toonekure kohasus sõltub musta sulepartii ulatusest; c) kuuse kohasus sõltub okaste klorofüllisisaldusest. Hinda realistlikult oma võimalusi välibioloogina (aega on 3 aastat ja Sul on kaks abilist), ja otsusta, millist kohasuse mõõtu (praktilist definitsiooni) igal konkreetsel juhul kasutaksid.

7. Too näide kohastumisest a) päevalillel, b) lehekonnal, c) ahvenal. Esita usutav hüpotees ökoloogilisest tegurist, mis põhjustas sellise kohastumiseni viinud valikusurve. Milline võis olla eellasseisund? Too ühe mainitud liigi puhul näide tunnusest/ omadusest, mis on küll kasulik, kuid pole adaptiivne kitsamas mõttes. Seleta, kuidas selline tunnus võis evolutsioneeruda.

8. Too (realistlik, kuid mitte tingimata faktidega toetatud) näide fenotüübiliselt plastilisest tunnusest a) pääsusabal, b) jääkarul, c) võilillel. Joonista ühele neist realistlik reaktsiooninorm mingi keskkonnaparametri suhtes. Kas tegu võiks olla kohanemisega?

9. Too näide pärna tunnusest, mille väärtus on kanaliseerunud. Too näide reaktsiooninormist, mis ei kujuta endast kohastumust. Selgita, miks arvad nii.

10. Too näiteid vabalt oleseliigi mingi konkreetse tunnuse evolutsiooni tõenäoliselt mõjutavatest piirangutest. Nimeta üks (tõenäone) piirang, mis a) on absoluutne, b) suhteline ja arenguline. Kuidas võiks uurida, kas võib rääkida geneetilisest piirangust?

11. Vali meelepärane liik ja meelepärane tunnus. Selgita, kuidas seletaks a) isendivaliku teooria pooldaja, b) rühmavaliku teooria pooldaja selle tunnuse vaadeldavaid väärtusi (valitud näide peaks olema selline, et siin oleks miski erinevus). Kuidas lükkaks isendivaliku teooria pooldaja rühmavalikule põhinevaid väiteid ümber?

12. Too näide probleemidest, kus uuriksid looduslikku valikut a) dünaamilist lähenemisviisi kasutades; b) staatilist lähenemisviisi kasutades. Selgita, miks valid sellise lähenemisviisi.

13. Huvitab mudateo koja suuruse evolutsioon. Kuidas uuriksid viiel erineval moel, kas uuritava tunnuse väärtus allub/ on allunud looduslikule valikule. Too näide loodusliku valiku tuvastamise meetodist, mida kõnealuses süsteemis kasutada ei saa.

14. Vali meelepärase liigi kaks meelepärast tunnust (elukäiguomadust), mille vahel usud olevat lõivsuhte (trade-off). Selgita, kuidas (st mis meetoditega) tuvastad a) füsioloogilise lõivsuhte, b) mikroevolutsioonilise lõivsuhte.