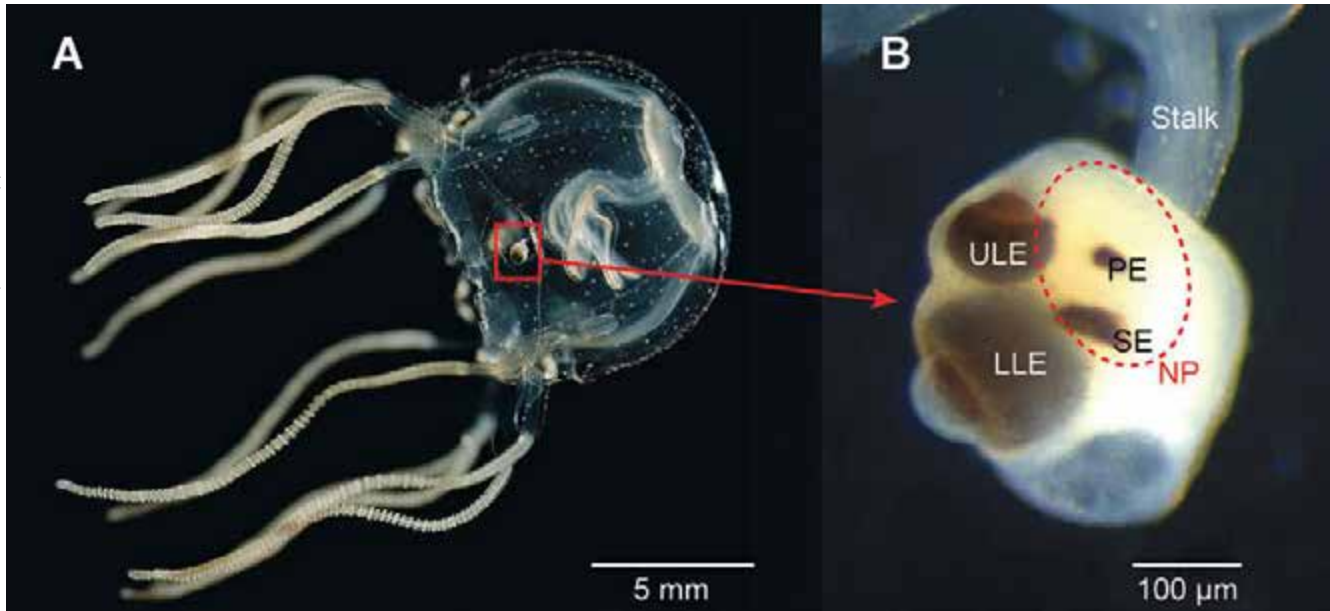


Foto: Bielecki et al. 2014, PLOS ONE 9(6) / Wikimedia Common



Täringmeduus *Tripedalia cystophora* ja üks tema neljast nägemiselundist ehk ropaalist (paremal), millel omakorda leidub nelja tüüpi silmi (märgitud suurtähtlühenditega). Neist kahel suuremal silmal on olemas ka lääts. Punase punktiiriga on tähistatud valgustundlik ala, mis tõenäoliselt aitab jälgida ööpäevarütmi

Nägemiskunst selgrootute moodi: kalmaarisilm, kiilipilk ja ajutud pildid

Toomas Esperk

Inimestena oleme nõus suuremeelselt möönma, et on loomi, kelle mõni meel on tundlikum ja keerukam kui meil endil. Näitena meenuvad tavaliselt kas koera haistmine või kotka pilk, aga enamasti ei turgata pähe selgrootute loomade tajud. Enamgi veel, kuna teame, et paljudel selgrootutel on kesknärvisüsteem tagasihoidlikult arenenud – mitmetes rühmades puuduvad suuremad närvitünnude kogumikud, mida võiks tinglikultki ajuks nimetada –, ent keerulisemad tajud eeldavad aju olemasolu, ei näe me neil loomadelt ka selles vallas suuremat potentsiaali. Kuna inimese juhtiv meel on nägemine ja paljuski võtame infot vastu just silmade kaudu, vaatleme põgusalt, kui potentsiaalikad või potentsiaalitud selgrootud selle meelega poolest tegelikult on.

Valgustundlikest rakkudest keerulise, kujutist tajuva silmani. Silmade mitmekesisus loomariigis on äärmiselt

Foto: NTNU Museum of Natural History and Archeology



suur, ulatudes pelgalt valgust ja varju tajuvatest lihtsatest valgustundlikest rakkudest keeruliste silmadeni, mis tekitavad teravaid kujutisi läätsse, võrkkesta ja sarvkesta abil [12]. Keerukuselt nende äärmuste vahele jääb mitmesuguseid muid silmatüüpe. Selgroogsete silmad on ehituselt

◀ Hiidkalmaar, leitud Norrast Trondheimist 1954. aastal. Tema kogupikkuseks mõõdeti 9,2 meetrit. Hiidkalmaarid võivad kasvada kuni 13, mõnedel andmetel isegi 20 meetri pikkuseks. Nende silmad võivad olla ligikaudu jalgpallisuurused

üsna ühtmoodi (kui rangelt võttes selgroota pihklased välja arvata) ja suure tõenäosusega evolutsioonis tekkinud ainult ühel korral [9], seega on kogu silmatüüpide mitmekesisuse põhjustajad selgrootud. Tänapäeval enam eriti ei kahelda, et selgrootute silmad on evolutsioonis tekkinud mitu korda üksteisest sõltumatult. Näiteks on leitud, et ainuüksi kõrveraksete seas, kelle hulka kuuluvad korallid ja meilgi tavaline meririst, on silmad evolutsiooni vältel tekkinud vähemalt kaheksal korral [17].

Isegi ühel selgrootu looma isendil võib korraga olla kasutuses mitut tüüpi silmi. Teame hästi, et paljudel putukatel on nii liht- kui ka liitsilmad, aga näiteks kõrveraksete hulka kuulu-



Fotod: FireFly5 / Wikimedia Commons

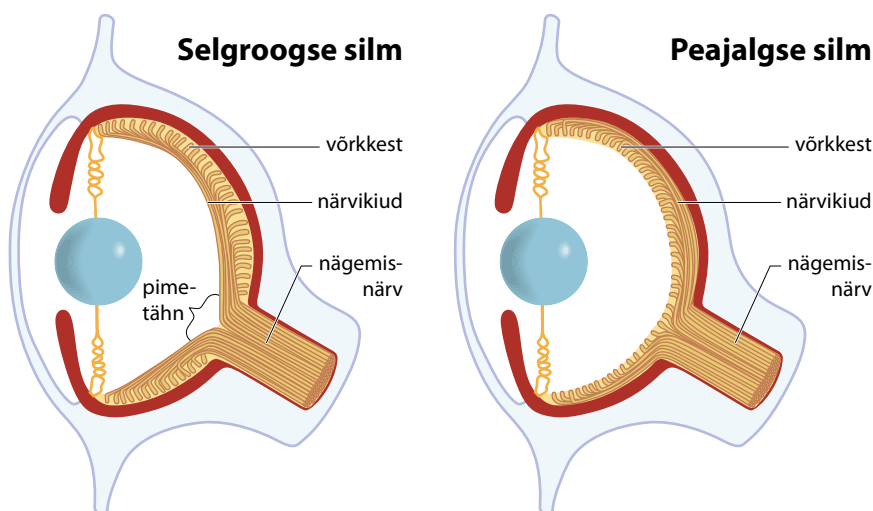
Peajalgsete silmad (piltidel) ja selgroogsete silmad on evolutsioonis tekkinud tõenäoliselt üksteisest sõltumatult, ent on ehituselt ometi erakordselt sarnased

vatel täringmeduusidel leidub meduusistaadiumis korraga nelja tüüpi silmi [7]. Seega, nägemiselundite varieeruvuse poolest ei ole selgroogsetel selgrootutele loomadele suurt midagi vastu panna. See on igati ootuspärane, arvestades, et selgrootuid loomi on üle 30 hõimkonna, selgroogseid aga ainult üks alamhõimkond keelikloomade hõimkonnas, ka kirjeldatud liikide arvus on ligi 20-kordne vahe selgrootute kasuks [5].

Nägemine ilma ajuta? Kuigi silma ehitus on nägemisel väga oluline, tekib silma poolt vastu võetud signaalist kujutis ikkagi alles ajus. Seetõttu on põhjustanud üleüldist hämmeldust asjaolu, et keerulise ehitusega silmi on leitud ja katseliselt nägemist demonstreeritud loomadel, kellel klassikaline kesknärvisüsteem, sealhulgas aju, sootuks puudub.

Nii on täringmeduusidel, kes on eelkõige tuntud mürgisuse poolest, meduusistaadiumis tuvastatud servaelundi-nimelise meeleeelundi koosseisus keerulised silmad, mis sisaldavad detailse kujutise tekkeks kõiki vajalikke osi (lääts, sarvkest, võrkkest) [6, 7]. Kui terav ja üksikasjalik sellise silma abil loodud kujutis tegelikult on, ei ole siiani selge, aga on näiteks ilmnenud, et need loomad suudavad nägemise abil vältida takistusi [2] ja kasutada ümbritsevaid objekte orienteerumiseks [8].

Klassikalises arusaamas, et kõrve-



Kõigi selgroogsete silmapõhjal leidub valgustundetu ala – pimetähn –, mis peajalgsete silmas puudub. Me ei taju pimetähni, sest aju lapib vaatepildi augu kinni. Peajalgsete vaatepilt on aga terviklik

raksetel puudub kesknärvisüsteem, on küll viimasel ajal tehtud korrektiivse [6, 11, 18]: on leitud, et hajuksalt kõrveraksete kehas paiknevad närvitärgud, sh servaelunditega seotud tärgud, võivad sisuliselt talitleda kesknärvisüsteemina. Sellegipoolest avaldab muljet, et ainult tuhatkonna neuroniga struktuur suudab käidelda nii keerulist silma. Võrdluseks: inimaju nägemiskeskus koosneb üle 250 miljonist neuronist [10], seega vahe täringmeduusi servaelundi närvitärguga on rohkem kui 250 000-kordne!

Okasnahksete hulka kuuluvatel meritähedel on kiirte tipus paiknevate silmade – täpsemalt, kümnest kuni paarisajast osasilmast koosne-

vate liitsilmade – olemasolu olnud teada pikka aega. Ent alles päris viimasel ajal on leitud, et nende samuti ilma kesknärvisüsteemita loomade silmad on võimelised tekitama kujutisi. Meritähete nägemisteravus on küll umbes 500 korda väiksem kui inimesel, aga ilma ajuta elukate kohta on seegi suur saavutus ja järjest koguneb teavet selle kohta, et nägemine mängib meritähete puhul olulist rolli orienteerumisel [15, 6] ning süvamere liikide puhul tõenäoliselt ka bioluminestsentsi tuvastamisel ja paarilise leidmisel [1]. Seega näitavad selgrootud meile, et täiesti rahuldaval moel, kuigi natuke tagasihoidlikumalt, on võimalik visuaalsed toimin-

Foto: Hans Hillewaert / Wikimedia Commons



Erinevalt enamikust peajalgse liikidest on laevukese (*Nautilus pompilius*) silm küllaltki lihtsa ehitusega, toimides nõelaaugukaamera põhimõttel

Foto: Sirley / Wikimedia Commons



Putukate liitsilmad erinevad ehituselt selgroogsete silmadest sootuks, kuid on ometi tõhusad nägemisvahendid. Kiilidel on need iseäranis hästi arenenud ja teevad näiteks inimese silmale silmad ette nii nägemisulatuse kui ka spektriosade tajumise poolest

gud ära teha ka ilma suure ja energietiliselt kuluka ajuta.

Mitte kotkasilm, vaid kalmaari- ja kiilipilk! Röövlinnud on põhjusega tuntud oma hea nägemise poolest. Terav pilk võimaldab neil taevastest kõrgustest hästi näha madalal taevas või maapinnal liikuvaid saakloomi, hinnata nende liikumistrajektoori ja kaugusi ning võtta kasutusele kõige tõhusam ründestrategia. Eeskätt nägemisele lootvaid (rööv)loomi leidub aga ka selgrootute hulgas ja on

selgunud, et mõni neist teeb kotkastele selles vallas silmad ettegi.

Nii kuulub tänapäeva loomade hulgas suurimate silmade omaniku au hiidkalmaaridele (perekondade *Architeuthis* ja *Mesonychoteuthis* liigid), kelle silmade suurus on võrreldav jalgpalliga (läbimõõt kuni 27 cm), samal ajal kui neist kaks korda pikema ja ligi 200 korda raskema sinivaala silmade läbimõõt on ligi kaks korda väiksem (15 cm). On pakutud, et nii suured silmad on hiidkalmaaridel evolutsioonis kujunenud selleks, et

aegsasti märgata nende peamist vaenlast kašelotti [3]. Hilisemad uurinud on näidanud, et kui kehasuurust arvesse võtta, on ka teiste kalmaaride suhteline silmasuurus hiidkalmaaride silmasuurusega võrreldav ning palju suurem kui näiteks kaladel [18].

Ent kalmaaride ja teiste peajalgsete limuste silmade erilisus ei piirdu üksnes suurusega. Arvestades seda, et selgroogsete ja peajalgsete silmad on tõenäoliselt evolutsioonis tekkinud teineteisest sõltumatult [14], on nende sarnasus väiksematest erinevustest hoolimata otse hämmastav (vt joonist). Siiski leidub üks tähtis erinevus ja seda peajalgsete silma kasuks: kõigi selgroogsete silmades paikneb pimetähn, mis peajalgsetel puudub (vt joonist). Lühidalt lahti seletatuna tähendab see seda, et selgroogsetel asub võrkkestal nägemisnärvi silmast väljumise kohal valgustundlike rakkudeta ala, mistõttu selles võrkkestapiirkonnas kujutist ei teki ja silma loodav kogupilt on n-ö auguga. Pimetähni olemasolu ei ole otseselt tajutav, sest selgroogsete aju lapib tekkinud augu kinni kujutise lähipiirkondadest saadud info põhjal. Peajalgsetel aga väljub nägemisnärvi võrkkesta tagant ja pimetähni ei teki ning silma vastuvõetav info ümbritsevatest objektidest on terviklik.

Lülialgsete paljudest osasilmadest ehk ommatiididest koosnev liitsilm on teine ja sedakorda ehituselt selgroogsete silmast väga erinev näide hea ja kohati suurepärasegi nägemise kohta. Silmade suhtelise suuruse, osasilmade arvu (Põhja-Ameerika kuningkiilil *Anax junius* on üle 28 000 osasilma), sellest tuleneva läätsete arvu ja nägemisteravuse poolest torakavad nii putukate hulgas kui ka loomariigis üldiselt silma kiililised [3]. Tegelikult ei ole üllatav, et õhust saaki püüdvad röövloomad, kes toetuvad suurel määral nägemisele, on endale evolutsiooni käigus saanud võimsa nägemisaparaadi.

Erinevalt näiteks peajalgsetest eristavad kiilid ka väga hästi värve ja muu hulgas spektriosas, kus paljude selgroogsete, sealhulgas inimese silm tõntsiks jääb (UV-spekter). Värvidel

on kiilide elus keskne osa paarilise leidmisel ja konkurendi äratundmisel ning mõnedel liikidel kasutatakse seda asjaolu ära pettusekski. Nii meenutab osa pigiliidrike (perekonna *Ischnura* liigid) emastest kas enne suguküpsust või isegi kogu valmikuajaperioodi vältel värvuselt isaseid, arvatavasti väldivad nad nii isaste pigiliidrike liigset huvi nende vastu [4].

Kokkuvõtvalt saab järeldada, et meelelist potentsiaali on selgrootutel kõvasti. Ainuüksi lühiretkel meie juhtiva meele nägemise maailma jäävad selgrootute puhul selgroogsetega võrreldes silma väga suur varieeruvus ja rohked originaalsed lahendused. Kõige paremate selgrootutest nägijate nägemisaparatuur ja selle kasutamisevõimekus teeb aga selgroogsetele – teemakohaselt öeldes – silmad ette. ■

1. Birk, Marie H. et al. 2018. Deep-sea starfish from the Arctic have well-developed eyes in the dark. – *Proceedings of the Royal Society B* 285: 20172743.
2. Buskey, Edward J. 2003. Behavioral adaptations of the cubozoan medusa *Tripedalia cystophora* for feeding on copepod (*Dioithona oculata*) swarms. – *Marine Biology* 142: 225–232.

3. Bybee, Seth M. et al. 2012. All the better to see you with: a review of odonate color vision with transcriptomic insight into the odonate eye. – *Organisms Diversity and Evolution* 12: 241–250.
4. Huang, Shao-Chang; Reinhard, Judith 2012. Color change from male-mimic to gynomorphic: a new aspect of signaling sexual status in damselflies (Odonata, Zygoptera). – *Behavioral Ecology* 23: 1269–1275.
5. IUCN Red List version 2021-2: Table 1a: Number of species evaluated in relation to the overall number of described species, and numbers of threatened species by major groups of organisms. [nc.iucnredlist.org/redlist/content/attachment_files/2021-2_RL_Stats_Table_1a_v3.pdf](https://www.iucnredlist.org/redlist/content/attachment_files/2021-2_RL_Stats_Table_1a_v3.pdf).
6. Garm, Anders et al. 2006. *Rhopalia* are integrated parts of the central nervous system in box jellyfish. – *Cell Tissue Research* 325: 333–343.
7. Garm, Anders et al. 2008. Unique structure and optics of the lesser eyes of the box jellyfish *Tripedalia cystophora*. – *Vision Research* 48: 1061–1073.
8. Garm, Anders et al. 2011. Box jellyfish use terrestrial visual cues for navigation. – *Current Biology* 21: 798–803.
9. Lamb, Trevor D. et al. 2007. Evolution of vertebrate eye: opsins, photoreceptors, retina and eye cup. – *Nature Reviews Neuroscience* 8: 960–976.
10. Leuba, G.; Kraftsik, R. 1994. Changes in volume, surface estimate, three-dimensional shape and total number of neurons of the human primary visual cortex from midgestation until old age. – *Anatomy and*

Embryology 190: 351–366.

11. Nielsen, Sofie K. et al. 2021. Neuropeptide expression in the box jellyfish *Tripedalia cystophora* – new insights into the complexity of a „simple“ nervous system. – *Journal of Comparative Neurology* 529: 2865–2882.
12. Nilsson, Dan-Eric 2013. Eye evolution and its functional basis. – *Visual Neuroscience* 30: 5–20.
13. Nilsson, Dan-Eric et al. 2012. A unique advantage for giant eyes in giant squid. – *Current Biology* 22: 683–688.
14. Ogura, Atsushi et al. 2004. Comparative analysis of gene expression for convergent evolution of camera eye between octopus and human. – *Genome Research* 14: 1555–1561.
15. Petie, Ronald et al. 2016a. Visual orientation by the crown-of-thorns starfish (*Acanthaster planci*). – *Coral Reefs* 35: 1139–1150.
16. Petie, Ronald et al. 2016b. Crown-of-thorns starfish have true image forming vision. – *Frontiers in Zoology* 13: 41.
17. Picciani, Natasha et al. 2018. Prolific origin of eyes in Cnidaria with co-option of non-visual opsins. – *Current Biology* 28: 2413–2419.
18. Satterlie, Richard A. 2011. Do jellyfish have central nervous systems? – *Journal of Experimental Biology* 214: 1215–1223.
19. Schmitz, Lars et al. 2013. Allometry indicates giant eyes of giant squid are not exceptional. – *BMC Evolutionary Biology* 13: 45.

Toomas Esperk (1977) on Tartu ülikooli selgrootute zooloogia kaasprofessor, tema eriala on evolutsiooniline putukaökoloogia.

www.KL24.ee www.helmic.ee

MEIE KANGAD, SINU STIIL
 Kangad, lõngad, pärlid, tööriistad, niidid, lukud, pandlad, paelad, pitsid, nõöbid... -
kokku üle 120 000 toote

Otse maaletoojalt: Karnaluku OÜ laos,
 Hermanni 1, c-trepikoda, Tallinn
KÄSITÖÖSÕBRA KAUBAMAJA 24H SINU ARVUTIS