

# Selgrootute keerulised elutsükliid



Parasiitne imiuss *Leucochloridium paradoxum* seab end vastsestaadiumis sisse merevaiklasesse. Seal hakkab ta tekitama spore täis sigipungi ehk sporotsüste ning surub need teo kombitsatesse (pildil). Putukavastset meenutav sporotsüst hakkab kombitsa sees pulseerima, meelitades linde seda ära nokkima. Linnu maksas saavad imiussid suguküpseks ja munevad; munad satuvad linnu väljaheidetega keskkonda. Veekeskkonnas kooruvad neist ripsmetega vastsed ehk miratsiidid, kelle ülesanne on leida taas vaheperemees tigu ja lasta tol end nahka pista

## Toomas Esperk

**S**elgrootute ootamatutest ja kohati suisa kurioossetest paljunemiseripäradest on värvikalt kirjutatud eelmises Eesti Looduse sigimisteemalises erinumbris [6]. Seekord võtame luubi alla paljunemisele järgneva ja uurime elukaart üldisemalt. Täpsemalt keskendume selgrootute keerulistele elutsüklitele, mis oma mitmekülguses ja ootamatuses ei jää sugugi alla ripsusside isadusvõitlusele (ingl *penis fencing*), voodilutikate traumaatilisele viljastamisele, käsnade sisebungumisele ja teistele lennukatele sigimisstrateegiatele.

Keerulise elutsükli olemust on ehk lihtsam tunnetada kui täpselt defineerida. On sõnastatud näiteks nõnda, et keeruline elutsükkel hõlmab järskede muutusi isendi välisehituses, talit-

► Väike-kärbtiiva nukk jäljendab koltunud lehte. Nukk on täismoondega putukatele omane eriline elujärk, milles vastse keha lammutatakse ja ehitatakse üles valmik

luses ja/või käitumises, millega kaasnevad ka elukeskkonna muutused [10]. Niisuguseid järskede muutusi nimetatakse moondeks. Kõige levinum on moone vastse üleminekul valmikuks ehk täiskasvanud isendiks, aga paljudel liikidel toimub moondeid ka vastseperioodi jooksul, näiteks siis, kui vastne asub elama üht tüüpi keskkonnast teise.

Näiteks veedavad tähniksinitiivad, sealhulgas Eesti liigid nõmme-tahniksinitiib ja soo-tahniksinitiib, röö-



vikuna esimesed kasvujärgud toidutaimele, seejärel aga kukutavad end maapinnale ja jäävad ootama mõnda rautsikutöölist, kes peab röövikut tema lõhna jm petusignaalide tõttu rautsikuvastseks ja viib oma pessa. Pesas asub viimase kasvujärgu röövik

sööma sipelgahauet (nõmme-tähniksinitiib) või laseb end toita töölis-sipelgatel (soo-tähniksinitiib) ning veedab seal turvaliselt sipelgate kaitse all terve talve või isegi kaks. Suve alguses röövik nukkub, et siis juuni lõpus või juulis valmiku ehk liblikana lendu minna [9].

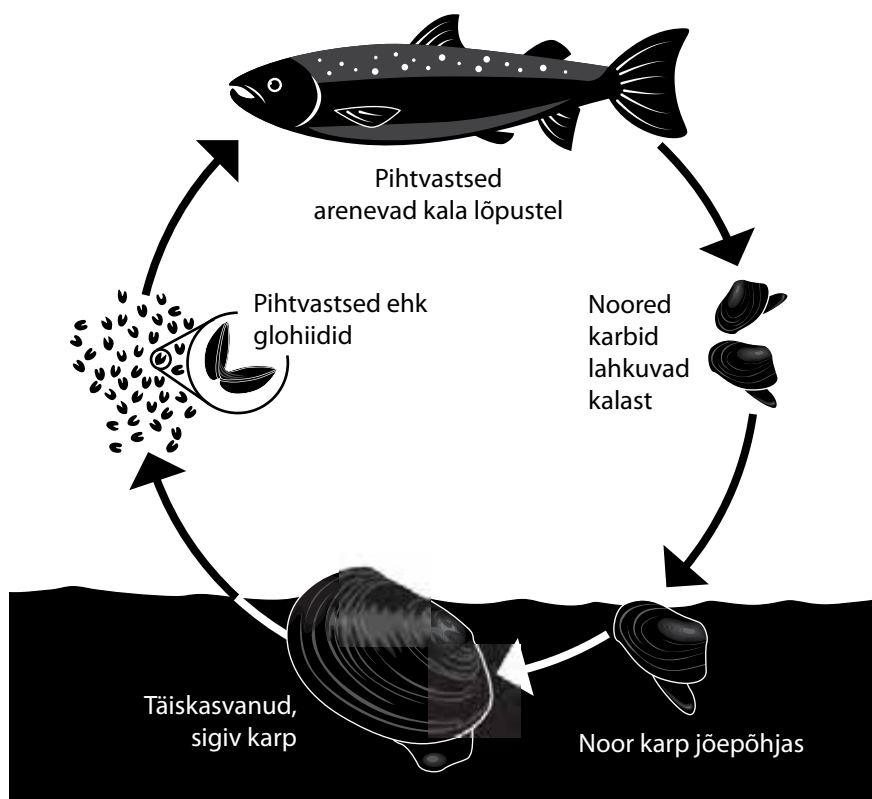
Jõekarbilised, teiste hulgas meie jõe-, järve- ja ebapärlikarbid, kinnituvad vastsestaadiumi alguses mõne kuu vältel kalade lõpustele ja toituvad seal parasiidina kalade verest. Seda arengujärku nimetatakse pihtvastseks ehk glohiidiks. Pärast seda elujärku siirduvad noored karbid veekogu põhja ja muutuvad põhi-ehituselt samasuguseks nagu täiskasvanud, ehkki nad on väga pisi-kesed. Suguküpsuseni kasvavad nad seal veel mitu aastat. Hea ülevaate jõekarbiliste elutsüklist annab saatesarja „Osoon“ erisaade ebapärlikarbi kohta [7].

Tuntuim keeruliste elutsükli-te näide on ilmselt mitmel pereme-hel nugivad parasiitsed ussid. Samuti täismoondega putukad, kellel vastse- ja valmikustaadium erinevad nii elu-viisi kui ka kehaehituse poolest nagu öö ja päev. Suuri erinevusi vastsete ja valmikute ökoloogias on ka vaeg-moondega putukate hulgas. Uurime neid elutsükkeid natuke lähemalt.

**Mitme peremehega parasiitide arengutsükkel** on omane paljudele loomaliikidele. Torkab silma, et need loomad võivad olla üksteisest suguluse poolest küll väga kaugel, kuid näevad tihti üsna sarnased välja, olles valdavalt valmikuna usja kehatüübiga, s.o jäsemeteta, pika ja peene keha-ga. Mitme peremehega elutsükkel on näiteks paljudel lameussidel (sh valdaval osal paelussidest ja imiussidest), keda tänapäeval peetakse rõngusside ja limuste sugulasteks, arvukatel ümarussidel, kes on hoopis lülilalgse-te lähisugulased, ning kidakärsussidel, kes praegusajal on arvatud keriloomadega ühte hõimkonda.

Peale välise sarnasuse on palju sar-nast ka selliste loomade elutsükli-tes. Parasiidi vastsestaadiumid sigi-vad vaheperemehes suguta, st järg-

## Ebapärlikarbi elutsükkel



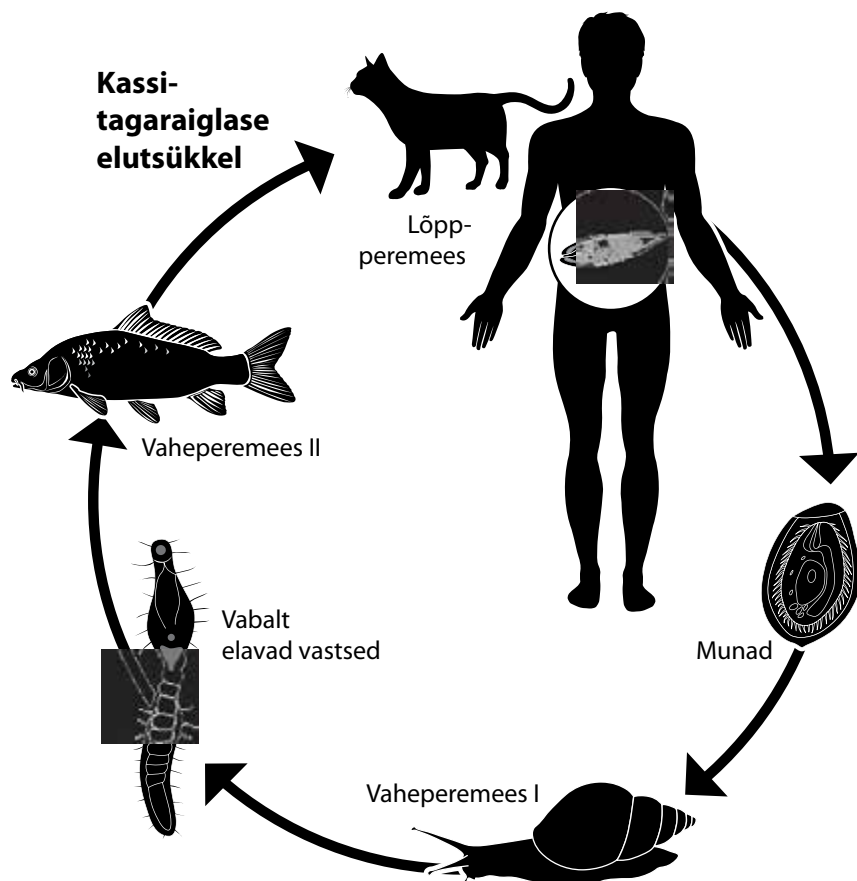
Jõekarbiliste elutsükkel hõlmab omapäraselt pihtvastse elujärku, kus osa arengut tuleb läbida kala lõpustele kinnitunult



Kiilassilma vastne (pildil) peab jahti lehetäidele, aga õrn tiivuline valmik toitub nektarist, õietolmust või mesikastest

lased on vanemloomaga geneetiliselt identsed. Lõpp-peremehes sigitakse aga suguliselt, st järglase pooled gee-nid on ühelt, pooled aga teiselt vane-malt. Vaheperemehed on tihti selg-rootud, eriti limused ja lülilalg-sed. Lõpp-peremees on sageli selgroog-

ne loom, kes toitub vaheperemee-s-test. Nii kanduvadki parasiidivast-sed vaheperemehes lõpp-peremehes-sse paljudel juhtudel samamoodi nagu vanarahva sõnul käib armastus, s.o kõhu kaudu. Sama võib öelda ka lii-kumise kohta lõpp-peremehes taga-



Kassi-tagaraiglase (*Opisthorchis felineus*) kui tüüpilise mitme peremehega parasiitse ussi elutsükkel. Valmik muneb lõpp-peremehe organismis, munad satuvad tema väljaheidetega keskkonda, seal sööb need sisse esimene vaheperemees (tigu), temast väljuvad vabalt elavad vastsed, kelle sööb sisse teine vaheperemees (kala). Teise vaheperemehe sööb koos vastsetega sisse lõpp-peremees (lihasööja imetaja, ka inimene), kelle organismis saavad parasiidid suguküpseks, hakkavad munema ja ring algab otsast. Seesugune tsükkel on üllatavalt sarnane väga eri päritolu parasiidiliikidel, ehkki peremehed erinevad ja neid võib tsükliks olla eri arvul

si vaheperemehesse: üldjuhul väljuvad parasiidi munad keskkonda lõpp-peremehe väljaheidetega, kust vaheperemees need pahaaimamatult sisse sööb.

**Täismoondega putukate eripära** on mittetoituv ja enamasti liikumatu nukustaadiumi olemasolu, nende vastsed erinevad kehaehituselt alati tublisti valmikutest. Nukustaadiumi roll ongi lammutada vastse keha ning ehitada tolle koostisosadest üles täiesti teistsugune valmiku keha. Tihti on vastsed (taas!) usjad, valmikud aga enamikul liikidel tiibadega, lennuvõimelised ega ole sugugi ussi moodi.

Tunduvalt erineb ka täismoondega putukate vastsete ja valmikute ökoloogia, st nende eluviisid ja elukesk-

**Tugev kandidaat kõige varieeruvama elutsükliga putukaseltsi tiitlile on liigirikkaim vaegmoondega putukaselts nokalised.**

kond. Näiteks kiilassilmade ja teiste võrktaivaliste veidi krokodilli meenutavad vastsed on putukamaailmas kardetud röövlloomad, varitsedes taimedel lehetäisid. Rohelised, tihti õhtuti lampide juures lendlevad ning valgustatud tubadessegi tungivad valmikud aga toituvad üldjuhul nektarist, õietolmust või lehetäide eritatud mesikastest [5].

Teise täismoondega putukaseltsi

ehmestiivaliste valmikud on pisut liblikasarnased ega toitu üldse või toituvad nektarist. Nende vastsed on aga puruvanad: vees elavad ja erandlikult valmikutest hoopis paremini tuntud olevused, kes ehitavad enesele koja ja toituvad orgaanilisest pudemest või teistest loomadest.

**Keerulisi elutsükleid leidub ka vaegmoondega putukatel.** Kiilistel, ühepäevikulistel ja kevikulistel elavad vastsed vees ning lennuvõimelised valmikud maismaal, samamoodi nagu paljudel täismoondega putukarühmadel. Kevikuliste vastse- ja valmikujärk varieeruvad oma ökoloogia poolest tunduvalt ka liigiti: vastsete seas leidub nii rööv- kui ka taimtoitudulisi, valmikud võivad toituda vetikatest, samblikest või sootuks mitte [4].

Tugev kandidaat kõige varieeruvama elutsükliga putukaseltsi tiitlile on liigirikkaim vaegmoondega putukaselts nokalised. Sellesse seltsi kuuluvad näiteks kuni 17-aastase vastseperioodiga tsikaadid, kes söövad vastsetena pinnases taimejuuri, lennuvõimelised valmikud on aga tuntud oma valju heli poolest [11]. Samasse putukaseltsi kuuluvad ka lehetäid, kelle mõnelgi liigil sigivad eri põlvkondade valmikud eri moodi – vaheldumisi suguliselt ja partenogeneetiliselt (nn neitsissigimine) –, on vaheldumisi tiivutud ja tiivulised, toitudes seejuures väga eri tüüpi taimedel. Nii võivad oa-lehetäi (*Aphis fabae*) peamiselt suguliselt sigivad sügised ja kevadised põlvkonnad elada mitut liiki põõsastel, peamiselt partenogeneetiliselt sigivad suvised põlvkonnad aga hoopis rohttaimedel, teiste seas ka põllukultuuridel [8].

**Ainuüksi teadmine, et nii paljud keeruliste elutsükklitega liigid tegutsevad senini meie ümber ega ole välja surnud, annab tugeva aluse arvata, et sellistest strateegiatest tulenev kasu on suurem kui nende hind.** Moondega arengu ja ka mitmepereemeheliste parasiitide edukuse peamise põhjusena on tihti pakutud, et eri arengujärgud saavad neil elada väga erisugustes ökoloogi-



Ehmestiivaliste vastsed elavad vees omaehitatud kodades, neid nimetatakse puruvanadeks. Pildil on Silma lahes elav hariliku järvevana vastne meisterdanud koja tigudest



Luhakõrsiku vastne. Kiilid on vaegmoonodega putukad, vee-elulisest vastsest koorub otse lennuvõimeline valmik. Nii vastne kui ka valmik on röövtoidulisel

listes niššides, spetsialiseeruda neile niššidele kogu oma kehaehituse poolest ja tarbida just vastavale arengujärgule sobivat toitu. Üksiti saavad sama liigi eri arengujärgud niimoodi vältida omavahelist konkurentsi (ingl *adaptive decoupling hypothesis*) [2].

Teisalt on keerulistel elukaartel päris kindlasti ka hind, mis on tihti ilmsem ja selgemgi kui kasu. Eriti ilmne on kõrge hind parasiitide puhul, kes peavad elu jooksul hakka-ma saama mitme uskumatult keerulise ülesandega: leidma keskkonnast üles kõik oma eri peremehed, kaval-dama üle nende immuunsüsteemi, jõudma peremehe organismis õigesse elundisse, läbides tolle hapniku-vaese ja tihti muul viisil väga vaenuliku sisekeskkonna, näiteks mao. Sellegipoolest on teadusuuringute põhjal esile tulnud, esmapilgul ootamatultki, et uue vaheperemehe lisan-dumine elutsükklisse võib vähendada parasiitide suremust ja suurendada kehasuurust ning viljakust [1].

Siiski rakenduvad suurte muutuste evolutsioonile tõenäoliselt geneetilised piirangud: sama isendi eri aren-

gularke kujundab paraku ikka üks ja seesama genoom ja seetõttu on väga drastilisi muutusi hõlmavad elutsük-lid evolutsioonis väga visad tekkima. Eri geenide tegevus organismis ole-neb ju tihti mitmeti üksteisest, muu-tused ühes geenis võivad kaasa tuua soovimatuid muutusi teiste geenide kujundatud tunnustes. Selliste genee-tiliste piirangute ulatus on aga siiani suuresti ebaselge, neid välja selgita-da ei ole niisama lihtne ning selleks kohased uurimismeetodid on alles üsna värskest välja töötatud [3].

Igal juhul on keeruliste elutsükklite suur arv looduses meie ümber parim tõestus, et nood on vähemalt teatud oludes edukad. Teadlaste ülesanne on nüüd täpsemalt selgitada, millistes tingimustes ja mis ulatuses need end ära tasuvad. ■

1. Auld, Stuart K. J. R.; Tinsley, Matthew C. 2015. The evolutionary ecology of complex lifecycle parasites: linking phenomena with mechanisms. - *Heredity* 114: 125-132.
2. Benesh, Daniel P. 2016. Autonomy and integration in complex parasite life cycles. - *Parasitology* 143: 1824-1846.
3. Collet, Julie; Fellous, Simon 2019. Do traits separated by metamorphosis evol-

ve independently? Concepts and methods. - *Proceeding of the Royal Society B* 286: 20190445.

4. De Figueroa, José M. T.; López-Rodríguez, Manuel J. 2019. Trophic ecology of Plecoptera (Insecta): a review. - *The European Zoological Journal* 86: 79-102.
5. Devetak, Dušan; Klokočovník, Vesna 2016. The feeding biology of adult lacewings (Neuroptera): a review. - *Trends in Entomology* 12: 29-42.
6. Martin, Mati 2003. Selgrootud sigivad nagu seiklusfilmis. - *Eesti Loodus* 54 (6): 272-277.
7. Osoon. 29. hooaeg, 1056. osa, 08.11.2021. [etv.err.ee/1608385445/osoon]
8. Sandrock, Christoph; Razmijou, Jabrael; Vorburger, Christoph 2011. Climate effects on life cycle variation and population genetic architecture of the black bean aphid, *Aphis fabae*. - *Molecular Ecology* 20: 4165-4181.
9. Vilbas, Margus 2018. Biotic interactions affecting habitat use of myrmecophilous butterflies in Northern Europe. Doktoritöö, Tartu ülikool.
10. Wilbur, Henry M. 1980. Complex life cycles. - *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 11: 67-93.
11. Williams, Kathy S.; Simon, Chris 1995. The ecology, behavior and evolution of periodical cicadas. - *Annual Review of Entomology* 40: 269-295.

**Toomas Esperk** (1977) on Tartu ülikooli ökoloogia ja maateaduste instituudi selgrootute zooloogia kaasprofessor.