

Orasheinasilmik on erandlik liik, sest suudab talvituda nii rööviku kui ka nukuna. Enamik parasvöötme putukaliike on kohastunud talvituma ainult ühes kindlas arengujärgus ning peavad oma arengut seetõttu hoolikalt ajastama

Öö pikkus: parasvöötme putukate majakas ja oraakel

„Kelleks sa tahad saada, kui suureks saad?“ Nõnda küsitakse tihti lastelt, aga sama valiku ees seisavad ka paljude loomade vastsed. Et õigesti vastata, tuleb ennustada oma tulevikukeskkonda. Hea tunnus, mille põhjal seda teha, on ööpäevase valgusperioodi pikkus ja selle muutumine.

Toomas Esperk

Lühike eluiga ja sellest tulenev võimalus muutuva keskkonnaga kiirelt kohastuda on kahtlemata üks putukate ja teiste selgrootute evolutsioonilise edukuse põhjusi. Enamiku Eesti putukaliikide elutsük-

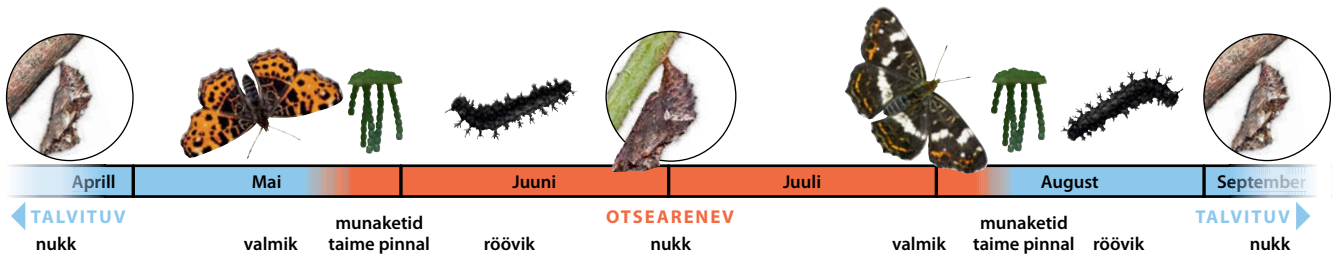
kel vältab ligikaudu ühe aasta. Ent üksjagu putukaliike elab veel palju kiiremat elu, läbides kaks või rohkemgi põlvkonda aastas. Õigupoolest läbitakse need isegi märksa lühema ajaga, sest talveks enamiku meie putukate areng seiskub.

Hiljutises teadusuuringus vaadel-

di 700 Põhja-Euroopa suurliblikaliigi andmeid ning selgitati välja, et ligikaudu pooled neist läbivad alati ainult ühe põlvkonna aastas [16]. Ülejäänud liikidel on aastas rohkem põlvkondi, kas siis alati või mõnikord, kas kogu levila piires või kohati.

Peale selle, et aastas mitme põlvkonnaga eluviis võimaldab lihtsalt kiiremini sigida, on sel muidki eeliseid. Näiteks saab looduslik valik kujundada eri põlvkondade isendite kehaehituse ja -talitluse just selliseks, nagu konkreetsetel aastaajal kõige kasulikum on. Ehituslikud, talitluslikud ja käitumuslikud erinevused eri aastaajal elutsevate põlvkondade vahel on putukaliikide seas üsna levinud [12, 15]. Sellist nähtust, kui samasuguse genotüübiga vastsetest võivad saada mitut tüüpi valmikud, nimetatakse polüfenismiks.

Polüfenismi puhul teeb arenev vastne keskkonnast saadud teabe põhjal otsuse, millist rada pidi edasi areneda. Tegemist on



◇ 1. Nõgeseliblika aastaring Eestis. Talvituva põlvkonna elutsükkel hõlmab ülipikka puhkeseisundit nukustaadiumis, vältides umbkaudu 42 nädalat; sellest kooruvad oranži põhivärvusega pisemad liblikad. Otsearenev põlvkond läbib elutsükli ligikaudu kümne nädalaga; sellest kooruvad musta põhivärvusega suuremad liblikad



Nõgeseliblika talvituva (vasakul) ja otseareneva (paremal) põlvkonna valmikud erinevad välimuselt niivõrd, et liigi kirjeldaja Karl Linné pidas neid eri liikideks ning see eksitus püsis üle saja aasta. Talvituva vormi liblikad lendavad mais, otseareneva omad juulis. Kas ja miks on kummalegi kasulik just selline värvus, pole kuigi hästi teada

Nõgeseliblika nukk kinnitub otsapidi taimevartele, kividele või mujale. Talvitumise korral jääb ta samasse kogu talveks, tajudes ilmastiku järgi, millal jõuab kätte kevad ning valmikul on sobilik aeg kooruda

just nimelt kohastumusliku otsusega, mitte lihtsalt keskkonna mõjuga (nagu näiteks nälja puhul, kui vähe süüa saanud loom jääb lihtsalt kasvus kängu). Kogetud keskkonnaolude põhjal püüab loom ennustada tulevikukeskkonda ja valida tolles keskkonnas hakkamasaamiseks parima arengutee. Näiteks ööde pikenemine kuulutab paljudele loomadele ette talve, isegi kui väljas on veel suur soe suvi.

Eri liigid erisugustes keskkondades ennustavad tulevikku eri keskkonnatunnuste põhjal. Sageli kasutatakse signaaltunnusena näiteks temperatuuri (nt aastaajalised vormid Aafrika silmiklasel *Bicyclus anynana*) [2], toidu kvaliteeti (nt kastide määramine ühiselulistel putukatel) ja asustihedust (nt hulgi sigivad tirtslased) [13].

Parasvöötme putukate puhul on aga kõige usaldusväärsem ja kaugelt kõige enam kasutatud signaaltunnus valge ja pimedada aja suhe **ööpäevas**. Täpsemalt pimedada aja, st öö pikkus: kui teadlased on laboris muutnud üksteisest sõltumatult nii päeva kui

ka öö pikkust, siis on putukate käitumist mõjutanud just viimane neist [14].

Meie putukatest on ilmselt tuntuim aastaajalise polüfenismi näide nõgeseliblikas (*Araschnia levana*).

Sel liigil on tavapäraselt kaks põlvkonda aastas, kusjuures nende põlvkondade valmikud erinevad värvuse ja mustri poolest nii suurel määral, et liigi kirjeldaja Karl Linné pidas neid eri liikideks. See eksitus püsis üle saja aasta. Talvituva põlvkonna valmikutele andis Linné liiginimetuseks *levana*. Need oranži põhivärvusega liblikad lendavad maikuu. Suvise põlvkonna liblikad said aga liiginimetuseks *prorsa*. Nemad lendavad juulis ja nende põhivärvus on must (◇ 1).

Peale tiivavärvi ja -musteri erinevad nõgeseliblika vormid veel mitme tunnuse poolest. Eriti suur on erinevus elueas: talvituva põlvkonna nukk veedab mitu pikka talvekuud puhkeseisundis, suvine põlvkond läbib kogu elutsükli umbes kahe kuu jooksul (◇ 1). Samuti on täheldatud, et

suvise põlvkonna valmikud on talvituvatest suuremad, viljakamad ja paremad levijad, vastsed kasvavad ja läbivad arengu kiiremini ning nende immuunvastus on nõrgem (jäävad kergemini haigeks), nukud sisaldavad rohkem vett [3, 4, 5, 11].

Eeldatavasti on need erinevused adaptiivsed ehk eri põlvkondade isenditele on kasulik olla just sellised, nagu nad on. Näiteks talvituv nukk peab mõistagi oma veesisaldust vähendama nii palju, kui saab, et mitte jäätuda. Üllatuslikult ei ole aga nimetatud eeldust – nõgeseliblika põlvkondadevaheliste erinevuste kasulikkust – suudetud enamiku tunnuste puhul tõestada. Mõistatuseks on jäänud isegi liblikate tiivavärvuse erinevuse põhjus, ehkki seda tunnust on palju uuritud [6, 7].

Eri liiki putukad võivad parasvöötmes talvituda kõigis arengujärkudes, nii muna, vastse, nuku kui ka valmikuna [16]. Ent iga liigi puhul on talvituma kohastunud siiski vaid üks kindel arengujärk. Leidub mõni



Nögeseliblika röövikud. Eelviimases või viimases kasvujärgus on neil tundlik periood, mille jooksul otsustatakse valgusolude põhjal, kas nukk jääb talvituma või areneb kiiresti liblikaks

üksik erand, näiteks orasheinasilmik, *Pararge aegeria*, suudab edukalt talvituda nii vastse- kui ka nukustaadiumis [17]. Üldjuhul peab putukas kogu oma arengu ajastama nõnda, et jõuaks talve tuleku ajaks kindlasti just sellesse arengujärku, muidu ta hukub.

Ent nendel liikidel, kellel on aastas mitu põlvkonda, on ülesanne veel palju keerulisem. Arenev putukas peab mõistatama, kas jõuab enne talve läbida veel ühe täispõlvkonna või ei jõua. Poolik lahendus – alustada uut põlvkonda, ent minna siis talvele vastu vales arengujärgus – saab paraku kõige karmima karistuse: hukub kas isend ise või tema järglased. Samas ei tohi talvituvasse järku pidama jääda ka liiga vara. Esiteks raiskaks see väärtuslikku aega ja teiseks on puhkeseisundis putukas kerge saak röövloomadele, sellal kui ta ise ei saa ei toituda ega sigida.

Otsus talvituma minna tuleb aga teha tükk aega enne seda, kui putukas talvitusjärku jõuab, sest talvitumine eeldab suuri füsioloogilisi muutusi [1, 8], mida tuleb pikalt ette valmistada. Seega peab otsus põhinema mõnel võimalikult usaldusväärsel ja pika ennustusvõimega keskkonnanäitajal.

Veidi lähtuvad parasvöötme putukad talvitumisotsust tehes ka tempe-

ratuurist [1], ent valdav kriteerium on pimeda ja valge aja suhe, nagu öeldud, peamiselt öö pikkus [14]. Järele mõeldes on see tegelikult ootuspärane: üksnes temperatuurile tuginedes jääks jaanipäeva paiku öökülma kogev putukas suvepikkust ennustades jänni.

Vähemalt osa putukaid oskab peale öö pikkuse mõõta sedagi, kas ööd pikenevad või lühenevad. See on samuti ootuspärane: võib ju samasugune pimeda ja valge aja suhe tähendada nii kevadet kui ka sügist, ent edu tagavad nende puhul täiesti erinevad otsused.

Putukad ei seira talvitumisotsuse ja muude sedalaadi otsuste tarbeks keskkonnaolusid siiski sugugi kogu aeg, vaid otsus tehakse suhteliselt lühikese aja jooksul kindlas tundlikus arengujärgus. Näiteks nii nögeseliblikas, naeriliblikas kui ka orasheinasilmik, kes kõik talvituvad nukuna, teevad talvitumisotsuse rööviku eelviimases või viimases kasvujärgus [5]. Selle otsuse järgi läheb areng edasi. Röövikust kooruv nukk võib jääda talvisesse puhkeseisundisse ning jätkata arengut alles kevadet kuulutavate keskkonناسignaalide peale: paljud liigid vajavad signaalina kõigepealt talvepakast ning seejärel piisavat temperatuuritõusu. Või siis nukk talvituma ei siirdu ning temast areneb kiirelt liblikas, kes toob veel

samal suveperioodil ilmale uue põlvkonna.

Huvitav on asjaolu, et kui otsus on tehtud, säilib ometi mingi aja vältel võimalus suunduda teisele rajale: esialgset otsust võidakse muuta, kui keskkonناسignaal drastiliselt muutub. Näiteks lülitab teaduskatset tegev uurija valgustingimused ümber sügisestelt südasuvisteks. Sealjuures saab otsust talvituma minna tagasi pöörata pikema aja jooksul ja hilisemas arengujärgus kui vastupidist otsust: et nukk ei lähe talvituma, vaid areneb kiirelt valmikuks [5].

Kui eelnevast tekkis mulje, et putukate aastaajalised kohastumused on üsna sirgjoonelised ja meile praeguseks hästi teada, siis see ei ole kaugeltki nii. See teemadering pakub teadlastele uurimisainest veel paljudeks aastateks. Mõndagi küsimust hakkame alles taipama, olles vastustest veel väga kaugel. Näiteks: mille alusel ja kuidas teevad talvitumisotsuseid need liigid, kelle puhul annab üpris ki samasugustes valgusoludes mõni populatsioon aastas mitu põlvkonda, aga mõni ainult ühe (nt Lõuna- vs Kesk-Rootsi orasheinasilmikud) [9]. Ehk veelgi põnevam ja peaaegu täiesti uurimata on aga küsimus, kuidas need – tõenäoliselt kohastumuslikud, st edu tagavad – populatsioonidevahelised erinevused saavad üldse

püsida, kui isendid liiguvad populatsioonide vahel ja seega toimub nende vahel ka pidev geenivoog.

Mõistagi pakub putukate aastaaaliste kohastumiste uurijatele rohkelt huvi ja jutuvainet ka kliimamuutuste mõju, mis võib nii mõnegi putukaliigi aastatuhandetega kujunenud kohastumused kiiresti ja saatuslikult pea peale keerata [1, 10]. ■

1. Bale, Jeffrey S.; Hayward, Scott A. L. 2010. Insect overwintering in a changing climate. – *Journal of Experimental Biology* 213: 980–994.
2. Brakefield, Paul M.; Frankino, W. Anthony 2009. Polyphenisms in Lepidoptera: multidisciplinary approaches to studies of evolution. – Whitman, Douglas W.; Ananthakrishnan, T. N. (eds). Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences. Science Publishers, Enfield: 337–368.
3. Esperk, Toomas; Tammaru, Toomas Ontogenetic basis of among-generation differences in size-related traits in a polyphenic butterfly. (Avaldamiseks esitatud käsikiri.)
4. Freitag, Dalial et al. 2019. Longer life span is associated with elevated immune activity in a seasonally polyphenic butterfly. – *Journal*

of *Evolutionary Biology* 32: 653–665.

5. Friberg, Magne; Karlsson, Bengt 2010. Life-history polyphenism in the map butterfly (*Araschnia levana*): developmental constraints versus season specific adaptations. – *Evolutionary Ecology Research* 12: 603–615.
6. Ihalainen, Eira; Lindstedt, Carita 2012. Do avian predators select for seasonal polyphenism in the European map butterfly *Araschnia levana* (Lepidoptera: Nymphalidae)? – *Biological Journal of the Linnean Society* 106: 737–748.
7. Joiris, Augustin et al. 2010. Differential bird predator attack rate on seasonal forms of the map butterfly (*Araschnia levana* L.): Does the substrate matter? – *Ethology* 116: 1020–1026.
8. Košťál, Vladimír et al. 2017. Conceptual framework of the eco-physiological phases of insect diapause development justified by transcriptomic profiling. – *PNAS* 114: 8532–8537.
9. Lindestad, Olle et al. 2020. Analyzing the neutral and adaptive background of butterfly voltinism reveals structural variation in a core circadian gene. – *BioRxiv*. DOI: 10.1101/2020.05.13.093310.
10. Marshall, Katie E. et al. 2020. Evolutionary impacts of winter climate change on insects. – *Current Opinion in Insect Science* 41: 54–62.
11. Morehouse, Nathan I. et al. 2013. Seasonal

selection and resource dynamics in a seasonally polyphenic butterfly. – *Journal of Evolutionary Biology* 26: 175–185.

12. Nylin, Sören 2013. Induction of diapause and seasonal morphs in butterflies and other insects: knowns, unknowns and the challenge of integration. – *Physiological Entomology* 38: 96–104.
13. Pener, Meir Paul; Simpson, Stephen J. 2009. Locust phase polyphenism: an update. – *Advances in Insect Physiology* 36: 1–286.
14. Saunders, David S. 2012. Insect photoperiodism: measuring the night. – *Journal of Insect Physiology* 59: 1–10.
15. Simpson, Stephen J. et al. 2011. Polyphenism in insects. – *Current Biology* 21: R738–R749.
16. Teder, Tiit 2020. Phenological responses to climate warming in temperate moths and butterflies: species traits predict future changes in voltinism. – *Oikos* 129: 1051–1060.
17. Wiklund, Christer; Friberg, Magne 2011. Seasonal development and variation in abundance among four annual flight periods in a butterfly: a 20-year study of the speckled wood (*Pararge aegeria*). – *Biological Journal of the Linnean Society* 102: 635–649.

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

Angerja- evangeelium

Patrik Svensson

Angerjas, *Anguilla anguilla*, on üks kõige mõistatuslikumaid loomi, kelle loodus on loonud. Kala, kes on loodusteaduses omaette müsteerium. Kala, kellest kõik alates Aristotelesest kuni Sigmund Freudini on püüdnud aru saada, aga edutult. Kala, kes on nüüdseks väljasuremise äärel, ilma et me mõistaksime, miks.

