

Kullerkupu salasuhe kärbestega

Mati Martin

Varsti on käes kullerkupu õitseaeg. Kui teised taimed avavad oma õied, et meelitada putukaid neid tolmeldama, siis kullerkupu kerana suletud õis jätab mulje, et tema putukate abist ei hooligi. Ometi on ju temagi putuktolmleja. Milles asi?

Harilik kullerkupp (*Trollius europaeus*), niisketel niitudel kasvav tulikaliste sugukonda kuuluv mitmeaastane taim, oli veel mõni aeg tagasi üsna tavaline. Viimasel ajal looduses ringi rännates kohtab teda aga üha harvem. Siiski on kevaditi siin ja seal meid veel rõõmustamas kullerkupu kollased õiekerad.

Kullerkupu õis on veidi teistmoodi ehitusega kui tüüpilisel putuktolmlejal taimel. Õie erksavärvilise osa ei moodusta mitte kroonlehed, vaid hoopis tupplehed. Need püsivad kaua tihedalt üksteise vastas, kerana, mis hoiab kiivalt varjul õie sees olevad kroonlehed, tolmukad ja mitu emakat (☉ 1). Kroonlehed on väikesed (5–7 mm), oranžid ja muundunud õienektari mahutiteks ehk nektariumideks (☉ 8).

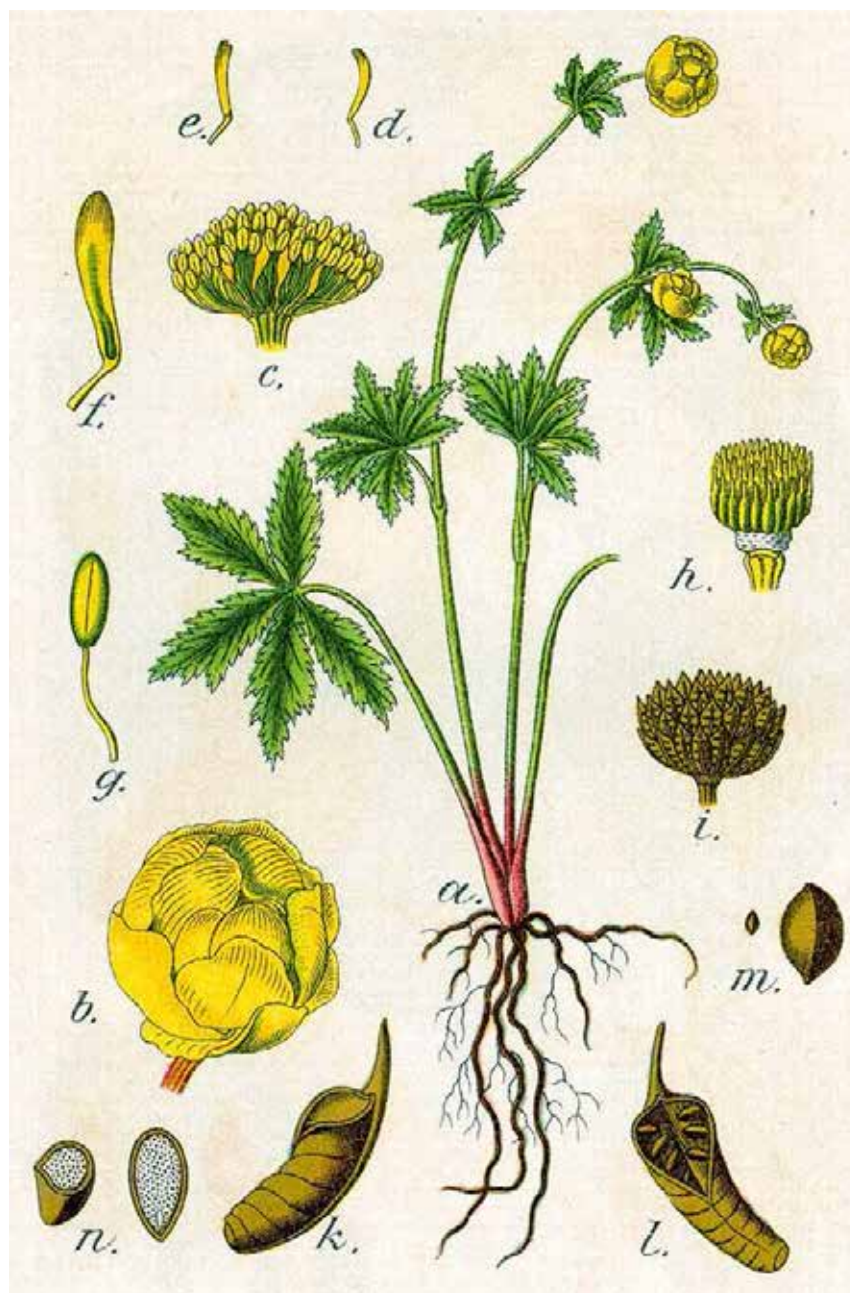
Suletud õis kaitseb õietolmu liigse niiskuse eest. Õitsemise lõpul, kui tolmeldamine hakkab juba lõppema, paotab taim mõnikord küll veidi oma kroonlehti ning nende vahelt paistab siis ka õie sisemus (☉ 6).

Aga kunagi ei näe me kullerkuppude õite kohal hulgaliselt tiirutamas tolmeldajaid ega õitest nektarit imevaid putukaid. Kas putukad ongi kullerkupu hüljanud?

Närijaid on kullerkupul tõepoolest vähe, sest ta on ju tulikate sugulane, ja neid taimi putukad ei armasta. Tulikaliste kibe ja mürgine mahl ei ole kõige meeldivam toidupoolis (☉ 2).

Ometi on mõnede putukaliikide vastsed tunnistanud kullerkupu endale sobivaks koduks, kaevandades tema lehtedes. Sellised putukad on lehevaablane *Pseudodineura henslini* ja mõned liigid kaevandikärblasi perekonnast *Phytomyza*.

Ka mõnede liblikaliikide röövikud suudavad kullerkupulehtedest toituda, näiteks müntöölane *Polychrysia moneta*, kuldöölane *Plusia macrogamma* ja mähkurlane *Cnephasia asseclana*.



PILT: JOHANN GEORG STURM, JACOB STURM

☉ 1. Kullerkupp 1796. aastal välja antud raamatus „Deutschlands Flora in Abbildungen“ („Saksamaa taimestik piltides“). Rahvasuu on seda niiskete paikade kevadlille kutsunud mitmeti: *munalill*, *munaninn*, *haninupp*, *kulder*-, *kuld*-, *kullerkukk* jms. Kollase õie palli moodustavad tupplehed, ent kroonlehed on muundunud nektariumideks (d, e, f) ning koos tolmukate (g) ja emakatega (h) õies varjul

Õitel võib kohata ringi ronimas mitut liiki mardikaid, kes enamasti küll näksivad kroonlehti või harvem lähivad tolmukate kallale (☉ 3). Kollane värv meelitab mõnikord maanduma ka liblikaid, kimalasi ja teisi.

Kohtab ka ehtsaid röövleid, näiteks noori ritsikate vastseid (☉ 3). Huvitav, mida teevad röövtoidulised ritsikavastsed putukavaesel kullerkupuõiel? Ja veelgi kummalisem, miks on end õiele sisse seadnud koguni



FOTO: MATI MARTIN

☉ 2. Hoolimata mitmesugustest kibeainetest, mis peaksid närijad õiest eemale peletama, leidub siiski proovijaid. Kogu kullerkupp on mürgine, sest sisaldab tulikalistele omast südamemürki protoanemoniini. Sellepärast loomad teda tavaliselt ei söö. Kullerkuppude korjamise järel ei tasu sõrmi suhu panna: võib saada mürgituse

ämblik (☉ 3)? Vastust pole vaja kaugele otsida.

Kannatlikum vaateleja võib peagi tähele panna, et õienupul käib siiski üsna vilgas tegevus. Aeg-ajalt laskuvad siia väikesed tumedad kärbsed, kes kiiresti õide varjule kaovad (☉ 4, 5, 6). Mõnikord piiluvad nad sealt välja, nagu hinnates ohu märke, et siis kiiresti teisele õiele lennata ja selle sisse pugeda. Nüüd saab selgeks, miks ritsikavastsed ja ämblikud kullerkupuõitel passivad: just nende pislendurite järele nad suist limpsavadki.

Tegu on õiekärblaste (*Anthomyiidae*) sugukonna perekonnaga **kullerkupukärbes** (*Chiastocheta*). Nõnda peamegi neid kutsuma, sest kahjuks ei ole liikidel eestikeelseid nimetusi.

Liigid. Kui saaksime uurida kullerkupukärbsed kogu hariliku kullerkupu levila ulatuses, siis selguks, et liike on koguni üheksa. Kui liita siia ka teistel kullerkupuliikidel (☉ 7) elutsevad sama perekonna kärbseliigid, saaksime kokku üksteist liiki.

Kindlalt võib eri liikideks arvata vaid selliseid putukaid, keda saab eristada täiskasvanud putuka ehk valmiku välistunnuste põhjal. Kui aga uurida kullerkupukärbeste munade ehitust, võiks eristada veel kuut liiki, kelle valmikutel ei ole välistunnuste

erinevusi leitud [2]. Nii et kokku võiks kullerkupudel elutseda isegi kuni 17 liiki kärbsed. Kõik nad on välimuselt ja ka muude tunnuste poolest üksteisega väga sarnased.

Mitu liiki kullerkupukärbsed Eestis elab, ei ole täpselt teada. Lõuna-Euroopas leidub neid kuus: *C. rotundiventris*, *C. dentifera*, *C. trollii*, *C. inermella*, *C. macropyga*, ja *C. setifera*. Viimast ei ole Põhja-Euroopas kohatud. Seega võiks meil elada viis liiki.

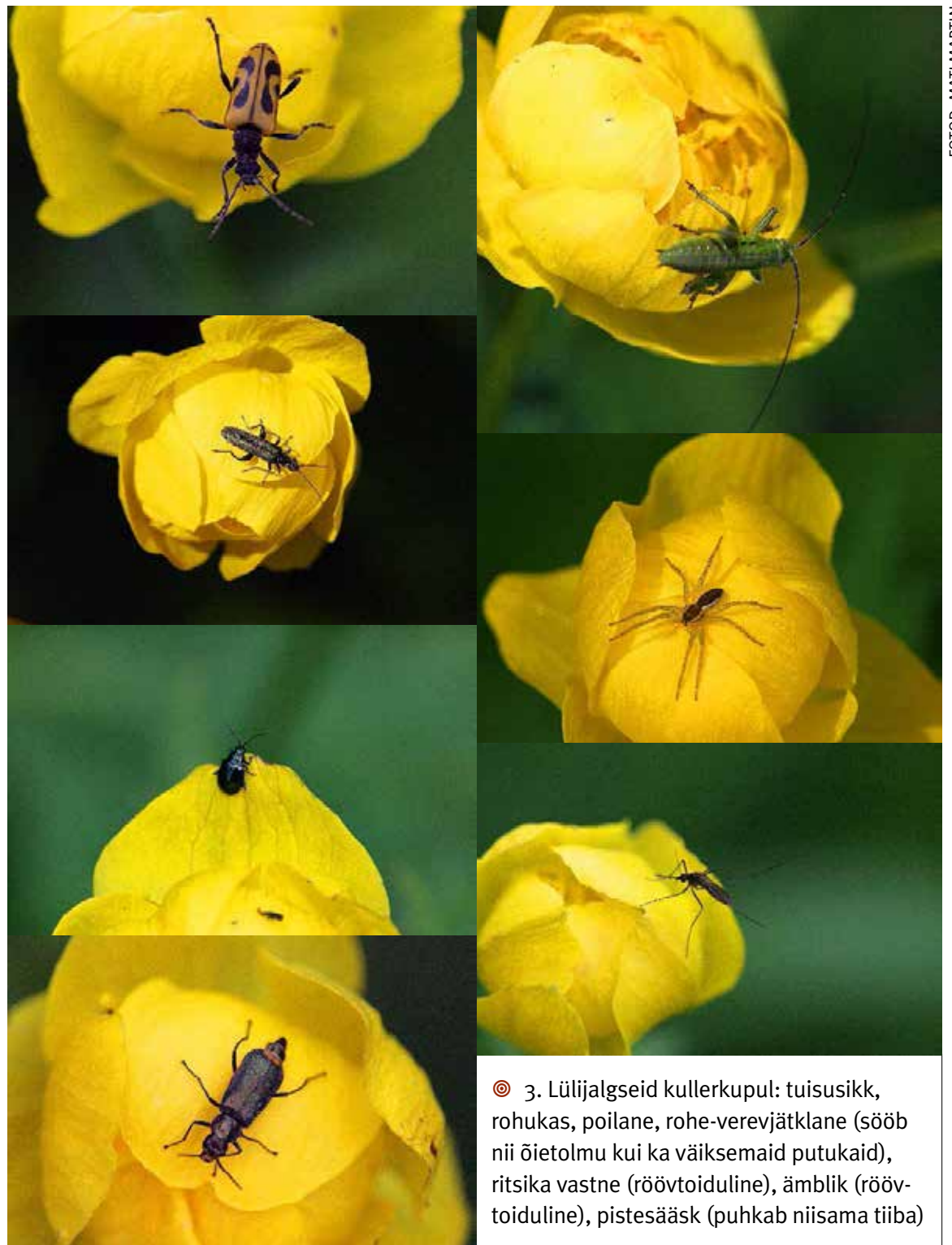
Aga mis asja nad seal õies õieti ajavad? Kas nad on juhukülalised? Selle väljaselgitamiseks on vaeva nähtud juba pikka aega. Praeguseks on pilt enam-vähem klaar.

Kullerkupukärbsed lendavad kohale õite lõhna peale ja suudavad

kerge vaevaga pisikesest õietipuavast sisse ronida. Seega polegi kullerkupul tolmeldajate ligimeelitamiseks vaja õit avada. Vastupidi, kui tehti katse, kus osa õisi avati, siis selgus, et kinniseid õisi tolmeldati isegi tõhusamalt. Suletud ruumis on kärbestel ohutum ja vabam tegutseda.

Kullerkupukärbsed ongi vaata et ainsad hariliku kullerkupu tolmeldajad. Teiste putukaliikide arvele jääb mõningate uuringute põhjal üksnes üks protsent kõigist tolmeldamistest [5].

Kaup kauba vastu. Muidugi ei tolmelda kullerkupukärbsed oma vadereid niisama heast südamest: nad munevad taime viljale ja vaglad kasutavad seemneid toiduks.



FOTOD: MATI MARTIN

☉ 3. Lülilalgseid kullerkupul: tuisusikk, rohukas, poilane, rohe-verevjätlane (sööb nii õietolmu kui ka väiksemaid putukaid), ritsika vastne (röövtoiduline), ämblik (röövtoiduline), pistesääsk (puhkab niisama tiiba)



FOTOD: MATI MARTIN

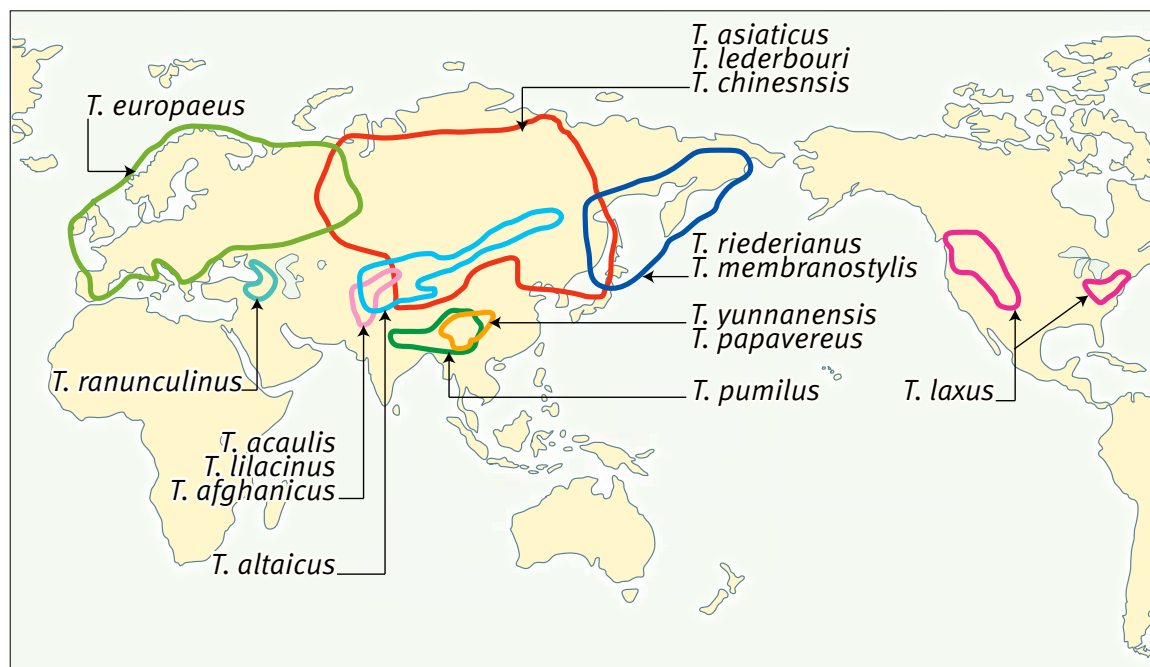
☉ 4. Üks viiest kullerkupukärbse liigist on õiel peatunud, et hetk aru pidada. Kullerkupu ja kärbe suhted on täis vastuolulisi kirgi: ühest küljest meelitab õis oma austajaid ligi, kui neid aga liiga palju saab, peletab neid keemiarelvaga



☉ 5. Sellised nad on – umbes nagu toakärbsed, aga veidi väiksemad. Üsna samasuguse välimusega liike leidub Eesti looduses tegelikult sadu, neil on väga keeruline vahet teha



☉ 6. Kui kullerkupp õitsemise lõpul paotab veidi oma tupplehti, võime näha, kuidas kullerkupukärbsed õies tegutsevad. Juhul kui putukad ei saa tegutseda (pikad vihmaperioodid, külm), on kullerkupul võime pikendada õitseaega, kuni elukaaslased viimaks jaole jõuavad



JOONIS: DESPRÉS, LAURENCE ET AL. 2003 / ELSEVIER

☉ 7. Kullerkupu liikide levik maailmas; kokku on neid 17 [3]. Meie maailmajao ainukesel liigil harilikul kullerkupul eristuvad selgelt Põhja-Euroopa niisked kasvukohad, mis ulatuvad ka Lääne-Siberisse, ja Lõuna-Euroopa kasvukohad, mis on kildudena laiali üle tuhande meetri kõrgusel mägedes, otsekui jääajareliktid.

Kui harilik kullerkupp vajab tolmeldumiseks tingimata kullerkupukärbe abi (obligaatne kärbestolmleja), siis mujal maailmas leidub ka selliseid kullerkupuliike, kes võivad hakkama saada teistegi putukate toel (fakultatiivsed kärbestolmlejad) või pole selle perekonna kärbestega üldse seotud.

Uurimuste järgi võis hariliku kullerkupu suhe kärbestega kujuneda Euroopas välja umbes kolm miljonit aastat tagasi, levis siis ida poole, kandus umbes miljon aastat tagasi ka teistele kullerkupuliikidele, jõudes 0,9–0,5 miljonit aastat tagasi lõpuks Jaapanisse [4]

Sellist suhet, kus tolmeldaja pistab teenustasuks nahka osa seemneid, harrastavad vaid vähesed taime- ja putukaliigid. Tuntud on täakliiliate (*Yucca*) suhe *Tegeticula* perekonna liblikatega (☉ 9) ning viigipuude suhe *Agaonidae* sugukonna kiletiivalistega (☉ 10).

Viigipuu ja täakliilia õitel käivad ainult emasputukad, kullerkupu õites tegutseb aga ka teine sugupool, isased. Nende puhul pole veel kindlalt teada, kas ja mis rolli nad tolmeldamises etendavad.

Viigipuu ja täakliilia tolmeldajate puhul on leitud, et esimesed munejad naudivad suuremat edu kui hilisemad: kui õide on kogunenud juba ülemäära palju mune, hakkab taim manulisi tõrjuma või takistab munade arengut, et tema seemnesaaki liialt ei laastataks.

Kullerkupu puhul on andmed vastakad. Soomes tehtud uurimuse põhjal on seemnesaak ja munetud munade arv positiivses korrelatsioonis: mida rohkem kärbsed munevad, seda tõhusamalt nad tolmeldavad; suur kärbe hulk seemnesaaki ei

kahjustanud [9]. Alpides tehtud uuring andis siiski tunnistust, et ka kullerkupu puhul ei panusta hilisemad munejad enam viljastamise ega suurenda seemnesaaki, vaid vastupidi, hoopis vähendavad seda [1]. Kullerkupu õie eluiga leiti olevat keskmiselt seitse päeva, aga juba kuuendaks päevaks on õis täielikult ära tolmeldatud [1].



FOTO: DEREK RAMSEY / WIKIMEDIA COMMONS

☉ 8. Ameerika kullerkupp (*Trollius laxus*) saab oma ookeanitaguste suguvendade salasuhetest vaid und näha ning on sunnitud õie tolmeldajatele avama. Hästi on näha nii tolmut (pika varrega), emakad (rohelised, keskel) kui ka kroonlehed (oranžid)



FOTO: STAN SHEBS / WIKIMEDIA COMMONS

FOTO: SHERWIN CARLQUIST / WIKIMEDIA COMMONS

9. Suhet, kus tolmeldaja pistab nahka ka osa seemneid, harrastavad üsna vähesed taimerühmad. Tuntumad on täakliiliad (pildil *Yucca rigida* ning tolmupalli õiele paigutav liblikas) ja viigipuud

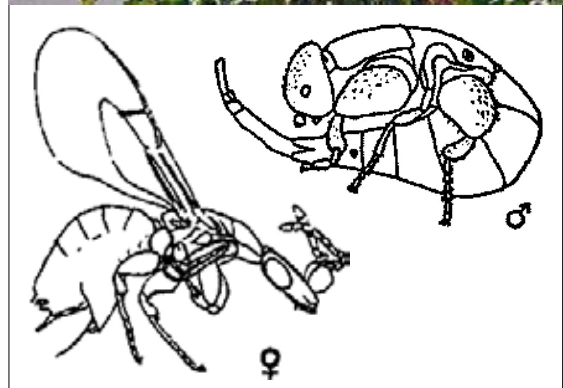


FOTO: MATI MARTIN

11. Kullerkupu kukkurvili koosneb hernekauna meenutavatest sentimeetripikkustest läikivrohelistest osaviljadest. Iga osavilja tipul on konksuke, millega ta saab haakuda mööduva looma või inimese külge. Nii ei levi kullerkupp mitte seemnete, vaid viljadega. Kui aga ükski loom ei juutu taime riivama, siis pudenevad seemned osaviljade seest niisama maha. Pildil on koguviljal näha ka kaks heledat kullerkupukärbse muna



FOTO: MARC RYCKAERT / WIKIMEDIA COMMONS



JOONISED: ESCULAPIO / WIKIMEDIA COMMONS

10. Harilik viigipuu (*Ficus carica*) ja seda tolmeldav kiletüvaline, viigikireslane *Blastophaga psenes*. Emased (vasakul) on head lendajad, isased (paremal) aga veedavad kogu elu viigimarjas: nende roll on vaid emaseid viljastada ja marjast välja aidata. Viigipuu kasvatab kaht sorti emasõisi: lühikesed on kasvatavaks tolmeldajatele, pikkades valmivad seemned

Kuidas vältida laastamist? Kullerkupus pole seemneid kuigi palju, vakladel ei kuluks kaua, et kõik nad nahka panna. Täiesti tühjaks söödud kullerkupu kukkurvilju (11) ei näe me ometi kunagi, keskmiselt pistetakse seemnetest nahka vaid 30–60% [2, 8]. Kuidas on see võimalik?

Nagu viigipuud ja täakliiliad nii valdab ka kullerkupp enesekaitsevõtteid: ta oskab sünteesida protoanemoniini teisi luteoliinisarnaseid flavonoide, mis takistavad kärbe vakladel seemneid süüa ning muudavad ka õie vähem atraktiivseks valmikutele. Neid kaitseaineid koguneb viljadesse seda rohkem, mida suuremaid kahjustusi vaglad on tekitanud [5].

Seega on taime suhe tolmeldajatesse vastandlik: ühest küljest soodustab õie ehitus nende tegevust, teisest küljest aga kasutab taim vaklade vastu keemilist kaitset. Nii kullerkupu kui ka kärbe heaolu oleneb sellest vastandite tasakaalust [6].

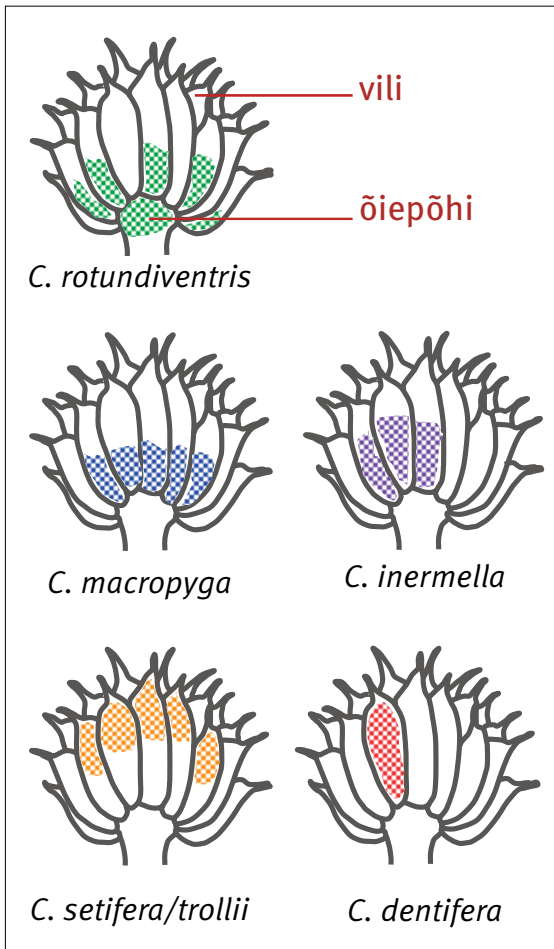
Kärbe omavahelised suhted. Alpides tehtud uuringutega tehti

kindlaks, et üle paarituhandeõielistel kullerkupu kasvualadel domineerib kaks kärbseliiki, *C. dentifera* ja *C. trolli*, vähem arvukam oli *C. inermella* ja veel tagasihoidlikum *C. abruptiventris*. Samas väiksemate õite arvuga aladel valitses just *C. inermella*.

Süüvimata põhjalikumalt eri kärbseliikide suhetesse kullerkupuväljadel, uurime, kuidas saavad nad hakkama ühes õies [5].

Ühe üle tuhandeõielise asurkonna puhul selgus, et 27% õites leidis ühe liigi, 35% kahe, 19% kolme, 8% nelja ja 2% õites viie liigi mune. Huvitaval kombel oli 9% õitest üldse kasutamata [1, 7]. Kuidas siis neil seemned arenevad?

Iga kärbseliik muneb just endale sobival ajal, kui õis või viljad on parasjagu arenenud, et munadest koorunud vaglad saaksid hakata neid usinalt hävitama. Eri liikide munemisaeg erineb paari päeva kuni nädala võrra. Peale selle on eri kärbseliigid kullerkupu omavahel ka ruumiliselt ära jaganud, valdusala piirist üldiselt üle ei minda (12).



JOONIS: IBANEZ, SÉBASTIEN ET AL. 2009 / BIOMED CENTRAL

© 12. Kullerkupukärbse eri liigid asustavad vilja eri piirkondi [5]

Kõige esimesena tuleb veel tolmeldamata õiele *C. rotundiventris*. Kui

üldiselt kehtib looduses seadus „kes ees, see mees”, siis see liik muneb õiele ainult ühe muna. Esimese saabujana saab ta siiski valida toitumiseks kõige paremad palad. Vagel tungib õisiku põhja ning mitme osavilja sisse, kuid sööb iga osavilja alumisest osast ära ainult mõne seemne (© 12).

Üks hilisematest munejatest, *C. dentifera*, aga muneb palju mune juba tolmeldatud ja närbuva õiele. Erinevalt eelkirjeldatud liigist kasutab tema toiduks ainult ühe osavilja seemneid, kuid sööb neist ära enamiku (© 12). Vahepeal munenud liigid maiustavad tavaliselt mitme osavilja kallal, kuid üksnes piiratud.

Vastsed arenevad umbes neli nädalat. Toitumise lõpetanud vaglad kukutavad end maapinnale, kus poevad mulda ja nukkuvad. Elanud üle talve, alustavad nad järgmisel kevadel uut eluringi. ■

1. Després, Laurence; Jaeger, Nicolas 1999. Evolution of oviposition strategies and speciation in the globeflower flies *Chiastocheta* spp.

(Anthomyiidae). – *Journal of Evolutionary Biology* 12: 822–831.

2. Després, Laurence et al. 2002. Speciation in the Globeflower Fly *Chiastocheta* spp. (Diptera: Anthomyiidae) in relation to host plant species, biogeography, and morphology. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22, 2: 258–268
3. Després, Laurence et al. 2003. Using AFLP to resolve phylogenetic relationship in a morphologically diversified plant species complex when nuclear and chloroplast sequences fail to reveal variability. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27, 2: 185–196.
4. Espindola, Anahi et al. 2012. Ecological and historical drivers of diversification in the fly genus *Chiastocheta* Pokorný. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 63, 2: 466–474.
5. Ibanez, Sébastien et al. 2009. Plant chemical defence: a partner control mechanism stabilising plant – seed-eating pollinator mutualisms. – *Evolutionary Biology* 9:261 doi:10.1186/1471-2148-9-261.
6. Jaeger, Nicolas; Després, Laurence 1998. Obligate mutualism between *Trollius europaeus* and its seed-parasite pollinators *Chiastocheta* flies in the Alps. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22, 2: 258–68.
7. Jager, Nicolas et al. 2001. Variation in predation costs with *Chiastocheta* egg number on *Trollius europaeus*: how many seeds to pay for pollination? – *Ecological Entomology* 26: 56–62.
8. Jaeger, Nicolas et al. 2001. Evolutionary conflict between *Trollius europaeus* and its seed-parasite pollinators *Chiastocheta* flies. – *Evolutionary Ecology Research* 2: 885–896.
9. Pellmyr, Olle 1989. The cost of mutualism: Interactions between *Trollius europaeus* and its pollinating parasites. – *Oecologia* 78: 53–59.

Mati Martin (1951) on zooloog, töötab Tartu ülikooli ökoloogia- ja maateaduste instituudis.



Eesti kiilide määraja
Mati Martin.
Joonistanud Elen Apsalon.
Kujundanud Merike Tamm.
Keskkonnaamet, 2013. 232 lk.

Raamatus antakse ülevaade kodumaa kiilide bioloogiast, ehitusest ja tunnustest ning siin on nii valmikut kui ka vastsete määramistabelid. Suure osa raamatust hõlmab kiilide liigiinfo, milles käsitletakse liikide välimust, sarnasust lähisliikidega,

lennuaega jne. Liikide levikut Eestis kujutavad UTM ruudustikuga levikukaardid. Iga liigi kirjelduse juures on nii emase kui ka isase looma foto. Raamat annab ülevaate ka kiiliuuringute ajaloost Eestis. Määrajas on 127 fotot ja ligikaudu 300 joonist.

Kiilimääraja on valminud Euroopa Liidu LIFE programmi projekti „Suur-rabakiili ja mudakonna asurkondade kaitse ja säilitamine levila põhjapiiril Eestis ja Taanis” (lühend DRAGONLIFE) raames; vaata www.keskkonnaamet.ee/dragonlife. Raamatut jaotatakse ja poodi müügile see ei jõua.

Põlvamaad. Nende ja mitmetes teistes ajakirjanumbrites ilmunud artiklite ajakohastatud variandid said koondatud uude Setomaa väljaandesse. Seda väikeseformaadilist ja võrdlemisi õhukest trükist on hea suvel Setomaale minnes kaasa võtta.

Eesti Looduse tellijad said raamatu märtsinumbriga tasuta, teistel on võimalus osta seda meie Tallinna või Tartu toimetusest (kolme euro eest) või raamatupoodidest (umbes kuue euro eest).



Setomaa
Koostanud Helen Külvik.
Looduse raamatukogu 2013/1.
MTÜ Loodusajakiri, 2013. 96 lk.

Eesti Loodus avaldas 2003. aasta juuli-augustinumbrina Setomaa erinumbri, millest 2004. a suvel ilmus korduustrükk. 2010. aasta juuni-juulinumbris tutvustasime lähemalt



Omailmad Jakob von Uexküll.
Koostanud Kalevi Kull ja Riin Magnus.
Eesti mõttelugu 105. Ilmamaa, 2012. 416 lk.

Uexküll on Eestis elanud ja töötanud mõtleja, kelle töid tuntakse paljudes maades ja teadusharudes. Tema vaateil on tugev seos Eestiga, siinsete intellektuaalsete voolude, eelistuste ja traditsioonidega.

Kirjutised on jaotatud kuude valdkonda: *Estica* ja memuaarid (enda omailm; Baer; krahv Keyserling jt), teadusilm, omailmaõpetus (rännud loomade ja inimeste omailmades; omailma uurimise tähtsus elu tunnetamisel; uus omailmaõpetus), eluteaduse eripärad, teoreetiline bioloogia (valitud peatükid 1928 ilmunud raamatust) ja tähendusõpetus.

Esmakordse ülevaatliku Uexkülli tööde tutvustuse lõpetavad kommentaarid ja põhjalik register.