

# Elurikkuse jaotus ja selle kujunemine süsteemibioloogia vaatevinklist

---

*Raik-Hiio Mikelsaar* \*

**Elurikkuse** (biodiversiteedi) aluseks on elusolendid, keda jagatakse **prokarüootideks** ehk eeltuumseteks ehk bakteriteks ja **eukarüootideks** ehk päristuumseteks. Mõlema puhul on põhilisteks eluprotsesside kandjateks rakud. Eeltuumused rakud on lihtsama struktuuriga ja biokeemilised protsessid toimuvad neis hajusamalt. Päristuumused rakud aga on märksa komplitseeritumad, neis esineb mitmeid spetsiifilise funktsiooniga organelle, millest tähtsaimaks on membraaniga ümbritsetud tuum. Eukarüootide keerukus on põhjuseks, miks neid peetakse prokarüootide evolutsiooniproductideks. Üha enam levib seisukoht, et eukarüoodid pole arenenud prokarüootidest pikaajalise järkjärgulise väljakasvamise teel, vaid lühiajaliste (äkiliste) liitumisprotsesside tulemusel (Margulis 1981, Martin & Müller 1998, Hedges & Kumar 2009, Mikelsaar

---

\* Tartu Ülikooli Mikrobioloogia instituut; raik.mikelsaar@ut.ee

2011). Päristuumse raku tekkimine eeltuumsete elurite endosümbioosi teel oli väga oluline sündmus: organellidega varustatud rakk hakkas kiiresti evolutsioneeruma ja uusi ainurakseid olendeid ilmus juurde nagu küllusesarvest. Eelmainitud lihtsuse-keerukuse suhet arvestades on ilmne, et ainuraksed eukarüoodid on omakorda hulkraksete eukarüootide esivanemateks.

Selleks, et elurikkuses paremini orienteeruda, on vaja elusolendeid **klassifitseerida**. Seda võib teha nii välise sarnasuse kui ka ühise päritolu selgitamise alusel. Viimasel ajal on valdavaks saanud fülogeneesi-põhine süstematiseerimine, aga nagu allpool ilmneb, võib ainult ühel aspektil tuginemine viia tervikliku looduskäsitluse kadumisele. Seetõttu pakun olendite klassifitseerimiseks ja nende kujunemise demonstreerimiseks välja uudse Elupuu, mis rajaneb niisugusel kompleksel elunähtustele ja -protsessidele käsitlusel, mida on viimastel aastatel hakatud nimetama **süsteemibioloogiaks** (*systems biology*).

**Elupuu** (*Tree of Life*) mõistet kasutas juba liikide tekkimise ja loodusliku valiku kirjeldamisega kuulsaks saanud Charles Darwin, kes kirjeldas 1837. a eluslooduse evolutsiooni puutaolisena, toetudes oma skeemi koostamisel elusolendite fenotüübi võrdlusele. Selline välise sarnasuse ja erinevuse võrdlemine jäi eluslooduse jaotuste tegemisel domineerima rohkem kui sajaks aastaks. 20. sajandi keskpaigas aga sattus selline feneetiline määratlemine olendite süstematiseerimisel üha enam raskustesse. Vaja oli võrdlusprotsessides morfoloogiliste andmete kõrvale kaasata ka funktsionaalseid näitajaid. Esimesena rakendas süsteemibioloogilist lähenemist

Robert H. Whittaker, kes koostas 1969. a viieriigilise loodusjaotuse skeemi: Elupuu allosas on prokarüoodid (*Monera*), kellest kasvavad välja eukarüoodid, algul ainuraksed – protistid (*Protista*) – ja nendest omakorda lehvikutaoliselt kolme haruna hulkraksed – taimed, seened ja loomad. Viimati nimetatud kolme päristuumseharu iseloomustamisel võttis Whittaker organisatsioonitaseme kriteeriumile appi ka toitumistüübi (*mode of nutrition*): taimed toituvad fotosünteesi vahendusel, seentel esineb absorptsioon (imendumine) ja loomadel ingestioon (rakku nn neelamine).

Alates 1970. aastatest sai tänu molekulaargeneetika arenemisele võimalikuks kaasata elusolendite suguluse määramisse ja süstematiseerimisse biopolümeeride (nukleiinhapete ja valkude) monomeerjärjestuste võrdlemist. Selle alusel hakati varsti pärast Whittakeri viieriigilise süsteemi loomist sellesse korrektsioone tegema. 1977. a jagasid Carl R. Woese ja Georg F. Fox ribosomaalse RNA nukleotiidjärjestuse erinevuste alusel prokarüoodid kaheks, nii genotüübi kui ka elukeskkonna poolest erinevaks hiigelrühmaks: arhebakterid ja eubakterid. Seda jaotust võib pidada süsteemibioloogiliseks, sest need rühmad erinevad mitte ainult genotüübi, vaid ka elukeskkonna poolest. Kui eubakterid elavad nn tavamaailmas, siis arhebakterid on kohanenud arhailiste elutingimustega (sellele viitab ka nende nimetus). Veelgi suuremad „vapustused“ tabasid Elupuu eukarüootset osa. Nende tekkes oli suur osa Thomas Cavalier-Smithil, kes 1981. aastal laiendas tunduvalt taimeriigi mõistet, lülitades sellesse primaarplastiidide esinemise alusel ka ainurakseid (protiste), liit-, puna- ja rohevetikaid. Tõeline sensatsioon juhtus aastal 1987, mil ta ühendas seened ja loomad ühte evolutsiooni-

rühma *Opisthokonta* (tagavibursed). Protiste on jagatud mitmesugustesse genotüübilt ja fenotüübilt erinevatesse rühmadesse – ekskavaadid, stramenopiilid, alveolaadid, risaarid, kaelusvibursed jne (Burki *et al.* 2012).

Genotüübi iseloomustamisel rajanev molekulaargeneetika on olnud olendirühmade suguluse määramisel väga efektiivne. Sellel edul on aga ka varjukülg: muud elukarakteristikud on jäämas tagaplaanile ja süsteemibioloogiline lähenemine Elupuu kasvatamisele on teinud vähikäiku. Sisulist süsteematikat on asendamas kuiv kladistika. Klaade on palju, kaasaja uurimismeetodeid kasutades tehakse skeemidesse huvitavaid täpsustusi, aga neid ei mõtestata ja ei arendata terviklikuks bioloogiliseks maailmapildiks. Selles mõttes on ilmekas võrrelda Sina Adli ja tema arvukate kaastöötajate poolt 2005. ja 2012. a avaldatud eukarüoodi-klassifikatsioone. Kuigi viidatud autorid on protistoloogid, uuendasid nad juba 2005. a töös päristuumsete jaotust sellega, et loobusid sinna protistide kui taksonoomilise olendirühma sisseviimisest. Samal ajal aga ei laiendanud nad loomade ja taimede suurrühmade piire ja jätsid need ebamäärasteks. Sellega lükati küll õigustatult ajalukku Whittakeri eelnimetatud süsteemibioloogiline loodusskeem, aga uut paremat asemele ei loodud. Sina Adli kaasautorkond on seitsme aasta jooksul oluliselt uuenenud, konkreetseid rühmi on märgatavalt täpsustatud, kuid süsteemibioloogilist lähenemist pole 2012. a töös juurde tulnud. Tõsi küll, nüüdseks on nad esitanud ka päristuumsete suurjaotuste fülogeneesipuu, kuid selle asemel, et välja pakkuda avarapõhjalist loomade ja taimede käsitlust, pakuvad nad kahe suurklaadi nimetamiseks välja ebamääraseid ja sisulise tähenduseta uusnimetusi *Amorphea* ja *Diaphoretickes*.

Niisiis on süsteemibioloogilise lähenemise vajadus elurikkuse jaotamisel ja mõtestamisel muutunud aktuaalsemaks kui kunagi varem. Käesoleva kirjutise autor soovitab elurikkuse süstematiseerimisele läheneda komplekselt, arvestades ühelt poolt varasemaid feneetilisi, ökoloogilisi, metabolismi ja organisatsioonitaseme andmeid ning teiselt poolt kaasaja molekulaargeneetika ja endosümbioosi uurimise tulemusi. Selgub, et kõige perspektiivsem on rajada eukarüootide üldjaotust plastiidide (kloroplastide) olemasolule või puudumisele rakkudes. Selle alusel saab kõiki eukarüoote, nii nagu Carl von Linné (1707–1778) aegadel, muidugi dialektiliselt uuel tasemel, jälle hõlpsasti taime-ülemriigiks ja looma-ülemriigiks jagada – esimestel on plastiidid, teistel aga neid pole. Plastiide sisaldavad eukarüoodirühmad moodustavad geneetiliste andmete põhjal ühe, ja ilma nende organellideta päristuumsed teise superklaadi (Burki *et al.* 2008, Prous 2009, 2010). Kloroplastidega rakkudel on sageli kaks viburit ja ilma nendeta vormidel üks vibur, mistõttu esimesena nimetatutele on antud nimetus kahevibursed (*Bikonta*) ja teistele – ühevibursed (*Unikonta*) (Stechman & Cavalier-Smith 2003). Viimasel ajal on leitud küll plastiidideta kahe viburiga olendeid (näiteks apusomnaadid), kes on geneetiliselt lähemal ühevibursetele (O'Malley *et al.* 2013), kuid sellised ilmselt rühmade eristumise aegadest pärinevad erandid viimatimainitud fundamentaalset loodusjaotuse kasutamise mõttekust häirida ei tohiks.

Loomulikult kaasneb kloroplastsete plastiidide olemasolu või puudumisega elusolendite ainevahetuslik omapära. Esimesel juhul on tegemist autotroofiaga, mille allikaks on fotosüntees

ja teisel juhul esineb **heterotroofia** – valmis orgaanilise aine tarbimine. Kuna ka seentel esineb omapärane heterotroofia, siis on nende eukarüootide lülitamine erilaadsete loomade hulka molekulaargeneetika uurimistulemuste ja viburite arvu järgi kooskõlas metabolismi omapäraga (Mikelsaar 2009). Tegelikult oleks juba ka toitumuse iseärasusi arvestanud Robert H. Whittaker (1969) võinud seeni loomadega ühte rühma lülitada, sest nii esimesele omistatud absorptsioon (*absorption*) kui ka teiste ingestioon (*ingestion*) kuuluvad ju heterotroofia valdkonda.

Kuna kaasaja molekulaargeneetika uurimistulemused näitavad nii plastiididega kui ka plastiidideta eukarüootide puhul ainuraksete ja hulkraksete eluvormide ühtekuuluvust, siis ei ole uues üldklassifikatsioonis, erinevalt Whittakeri süsteemist, tõepoolest enam tarvidust eristada protiste kui eraldi taksonoomilist ülemriiki. Ainurakk- ja hulkrakkolendeid on otstarbekam käsitleda taime- ja looma-ülemriikide piires. Muidugi jääb sõna protist kasutusele taksonoomiavälise terminina, mis tähistab ainurakset ja kudedeks diferentseerumata hulkrakset taime- ja loomaeluvormi.

Taime-ülemriigi piiritlemisel kloroplastide olemasolu järgi on tähtis arvestada asjaolu, et hulk ainuraksete rühmi on neid sekundaarselt kaotanud, säilitades vaid mittesünteesivaid plastiide (apikoplaste) ja kunagisele fotosünteesivõimele viitavaid geene, või pole neidki enam alles. Sellisel juhul võimaldab neid taimedeks pidada vaid sugulus fotoautotroofidega.

Ülaltoodud kaalutlused lubavad eristada kahte põhilist eukariöodi-ülemriiki ja tuua nende uudsed definitsioonid (Mikelsaar 2009): 1) **taimed** (*Plantae*) – kloroplastidega fotoautotroofsed eukariöodid ja nende mittefotosünteesivad lähisugulased, kes geneetiliselt moodustavad kokku ühe superklaadi, ja 2) **loomad** (*Animalia*) – kloroplastideta heterotroofsed päristuumsed, kes hõlmavad teise superklaadi. Looma-ülemriiki kuuluvad eraldi fülogeneetilise suurühmana ka **seened** – erilaadse heterotroofiaga iseloomustatavad eukariöodid.

Kuna uus sisu vajab alati ka uut vormi, siis on vältimatu mõne **uue termini ja mõiste** sissetoomine äsja iseloomustatud ülemriikide alarühmadesse (vt erineva keerukusastmega *Elupuud 1, 2 ja 3\**).

Taime-ülemriiki (*Plantae*), mis kannab ka nimetust kahevibursed, saab kloroplastsete endosümbiontide iseärasuste alusel jaotada kaheks: 1) varasema nimetusega **esmasplastiidsed** (*Archaeplastida*) – primaarplastiididega taimed, kuhu kuuluvad liitvetikad (*Glaucohyta*), punavetikad (*Rhodophyta*), rohevetikad (*Chlorophyta*) ja hulkrakktaimed (*Metaphyta*), ja 2) uue nimega **teisplastiidsed** (*Neoplastida*) – sekundaar- ja tertsiaarplastiididega taimed – vagutaimed ehk ekskavaadid (*Excavata*) ja värvtaimed ehk kromistid (*Chromista*). Nende kahe hiigelrühma piirid on mõnevõrra tinglikud. Veel hiljuti peeti värvtaimede rühma monofüleetiliseks ja sinna lülitati risaarid (*Rhizaria*), stramenopiilid (*Stramenopiles*), alveolaadid (*Alveolata*) ja

---

\* Elupuude joonised leiab aadressilt: [http://www.elus.ee/tbk/RHM\\_elupuud](http://www.elus.ee/tbk/RHM_elupuud)

hakroobid (*Hacrobia*). Nüüdseks on molekulaarbioloogiliste uurimuste alusel selgunud, et viimatimainitud alarühmast kuuluvad värvtaimede hulka vaid haptofüüdid (arvatavasti koos telonemiidide ja tsentroheliididega) (*Haptophyta*) (Burki *et al.* 2012). Krüptofüüdid (*Cryptophyta*) (koos katablefariididega) aga osutusid sama uurimuse põhjal geneetiliselt ühtekuuluvateks hoopis esmasplastiidsetega, kuigi primaarplastiidid on neil ilmselt ammu kadunud ja nende asemel on need vetikad omandanud punavetikatest pärinevad sekundaarplastiidid. See teisene plastiiditeke (endosümbioos) võis toimuda suhteliselt hiljuti, sest selles fotosünteesivas organellis on seniajani säilinud punavetika tuumajäänuk – nukleomorf.

Vähem arenenud taime-ülemriigi osale (esmasplastiidsetest krüptofüüdid, liit- ja punavetikad ning kõik teislastiidsed) on põhjust anda nimetus **algtaimed** (*Protophyta*) ja selle suurjaotuse ülejäänud, kõrgema organisatsiooniga osale (rohevetikad ja hulkrakktaimed) – **päristaimed** (*Euphyta*).

Looma-ülemriigi (*Animalia*) – ühevibursete – esmast jaotamist viin läbi geneetiliste andmete kombineerimisel viburite iseärasustega: 1) **amööbid** (*Amoebozoa*) – eesviburiga iseloomustatavad ainurakkloomad, kellele omistan sünonüümi **eesvibursed** (*Anterokonta*); vastavalt amööbide algelisele eluvormile sobib neile anda ka nimetus **algloomad** (*Protozoa*), ja 2) **tagavibursed** (*Opisthokonta*) – tagaviburiga varustatud loomsed eukarüoodid. Viimati nimetatud rühm jagatakse omakorda kaheks: a) **seened** (*Fungi*) ja b) uue nimetusega alarühm **pärisloomad** (*Euzoa*) – kaelusvibursed (*Choanoflagellata*) ja hulkrakkloomad (*Metazoa*). Tagavibursete teise klaadi nimetuse eelmainitud muudatus on vajalik



seetõttu, et seni käibel olev nimi loomad (*Animalia*) peab hõlmama kogu heterotroofide suurrühma, sealhulgas ka amööbe.

Süsteemibioloogilist lähenemist tasub rakendada ka **Elupuude üldarhitektuuri ning osa ja terviku vahekorra** hindamiseks. Psühhoogilistel ja tehnilistel põhjustel kajastatakse neis reeglina kas ainult kõige üldisemaid olendirühmi või, kui minnaksegi klassifitseerimisel detailsemaks, siis pühendatakse kogu skeem vaid ühe üldrühma jagamisele. Enamikule bioloogidele ja loodusehuvilistele pakuvad huvi esmajoones hulkrakkolendid, seetõttu olen just neist moodustunud, suhteliselt hiljuti tekkinud rühmi püüdnud Elupuu põhiharude baasil demonstreerida (vt *Elupuu* 3). Selle suhteliselt kompitseeritud skeemi mõistmiseks on soovitatav esmalt tutvuda kahe märksa üldistatuma jaotusega (*Elupuu* 1 ja *Elupuu* 2, vt viited eespool).

Väärrib märkimist, et kui prokarüootide ja ainuraksete eukarüootide (protistide) elu toimub enamasti vees, siis **hulk-raksed organismid** on suures osas üle kolinud **maismaale**, mis on nende evolutsioonile enamasti soodsaks osutunud.

Järgnevalt tutvustan oma süsteemibioloogilist käsitlust hulkrakktaimede ja -loomade evolutsioonist ja faktoritest, mis viisid esimeste hulgas **katteseemnetaimede** tipprühmani ja teiste seas **imetajate** ja „looduse krooni“ – inimese – kujunemisele.

Elupuu 3 vaatlusel torkab kohe silma, et selle **taimeharu on vähem liigendatud kui loomaharu**. Seletan seda asjaoluga, et maismaale siirdudes ja hulkrakseteks muutudes polnud taimedel enam vaja ujuda pikki maid päikesevalguse kätte jõudmiseks, nagu seda pidid tegema ainuraksed vetikad. Hulkrakseteks taimedeks muutuvatel vetikatel tuli endale mineraalainete ja vee hankimiseks vaid juured mulda sirutada ning päikesevalguse kogumiseks lehed soetada. See aga tähendas istuva ehk sessiilse eluviisi omaksvõtmist ja arengustiimulite vähenemist.

Üksjagu evolutsiooni toimus siiski ka **hulkrakktaimede** hulgas. Rohevetikate hulka kuuluvate mändvetikatega ühisest eellasest välja kasvanud hulkraksed sammaltaimed (*Bryoplantae*) olid juurte ja lehtede arenemise seisukohalt üsna primitiivsed ja neis puudusid veel ulatuslikumad vedeliku-transporti süsteemid. Suuremat edu saavutas järgmine evolutsiooniharu soontaimed (*Tracheophyta*), kellel olid juba nõ korralikud lehed ja juured ning juhtkoed torujate kanalitega (trahheed, trahheiidid ja sõeltorud). Soontaimed jagunesid kolme rühma: koldtaimed (*Lycophyta*), sõnajalgtaimed (*Pterophyta*) ja seemnetaimed (*Spermatophyta*). Neist kolmest saavutasid kõige suurema arengu viimatinimetatud, kes panid end seemnete levitamise abil kõige efektiivsemalt maksma. Seemnetaimedel arenes kaks alarühma – paljasseemnetaimed (*Gymnospermae*) ja katteseemnetaimed (*Angiospermae*). Taimeharu evolutsiooni tippu on ilmselt jõudnud katteseemnetaimed, kes suutsid õite ja viljade süsteemi leiutamiseega oma seemneid kõige paremini säilitada ja uutesse elukohtadesse viia ning tublimaid järeltulijaid kasvatada.

Elupuu **loomaharu** märksa suurem liigendatus võrreldes taimeharuga on samuti seotud toitumise eripäraga. Valmis orgaanilisi aineid oli heterotroofidel raskem kätte saada, kui fotosünteesivatel autotroofidel taevast päikeseenergiat püüda ning mullast vett ja soolasid imeda. Seetõttu püüdsid eesviburiga varustatud algloomad (amööbid) aegsasti oma liikumisvõimet ja kehastruktuuri täiustada. Esimeseks täiustuseks sai viburi nihutamine raku tagaossa – tekkis tagavibursete rühm. See jagunes varakult kahte alarühma. Üks neist alarühmadest sisaldas amöboidseid nukleariide ja ainurakseid viburseeni, kellest ulatuslikumat edasiminekut näitasid vaid teisena nimetatud. Viburseened (*Chytridiomycota*), õigemini nende tänapäevase rühma eellased, arendasid välja krohm-, kand- ja kottseentele omase pika, peamiselt lagunevatest orgaanilistest ainetest vajalikke toidukomponente absorbeeriva niidistiku. Selline toitumine oli nii efektiivne (mõnes mõttes sarnane taimejuurte tegutsemisele), et tagasihoidlikule sessiilsele eluviisile ongi seeneriik üldjoontes truuks jäänud.

Hoopis teine lugu oli tagavibursete teise haru, **pärisloomadega** (*Euzoa*). Eriti tänapäeva kaelusvibursete (*Choanoflagellata*) eelkäijatega, kes kogunesid kolooniasse ja hakkasid ühiselt hulkrakkloomi (*Metazoa*) moodustama. Viimasest tekkis kaks evolutsiooniharu: 1) käsнад (*Porifera*), kelle algelised rakud hästi piiritletud kihtidesse ei koondunud, ja 2) epiteelloomad (*Epithelozoa*), kes esmakordselt loomariigis hakkasid kahte lootelehte (ektodermi ja endodermi) moodustama ja seetõttu said endale ka sünonüümne kahelehtsed (*Diploblasta*).

**Epiteelloomad** ehk kahelehtsed jagunesid kaheks: 1) plaatloomad (*Placozoa*) – kunagi akvaariumis avastatatud millimeetrise läbimõõduga algeliste rakukihtidega olendid, kellel on suur väärtus epiteelloomade tekke uurimise seisukohalt, ja 2) pärishulkkrakkloomad (*Eumetazoa*), kes erinevalt eelnimetatutest arendasid oma rakukihid hästi välja. See evolutsioonietapp oli loomariigi ja kogu Elupuu ulatuses ainulaadne, sest siin tekkis eukarüootidel esmakordselt ülioluline toitumisorgan, avar toidu sisseviimise koht – **suu**. Plaatloomad selle tekitamisega hakkama ei saanud, sellepärast olen ma neile andnud sünonüümnime suutud (*Astomia*), küll aga pärishulkkrakkloomad, selletõttu ristisin neid teise nimega – suused (*Stomia*).

**Pärishulkkrakkloomad** ehk suused moodustasid suu kahes plaatloomade taolistest eellastest kujunenud olendirühmas: 1) radiaalse ehitusega kiirloomades (*Radiata*) ehk ainuõssetes (*Coelenterata*), kelle hulka kuuluvad kõrveloomad (*Cnidaria*) ja kammloomad (*Ctenophora*), ning 2) bilateraalse ehitusega kahekülgsedes (*Bilateria*). Suu teket on modelleerinud Bernd Schierwater *et al.* (2009) nn **uus-plakula hüpoteesi** (*new placula hypothesis*) vahendusel. Sellele toetudes olen protsessi täpsemaks mõistmiseks püstitanud nn **toru-gastrea hüpoteesi** (*tube-gastrea hypothesis*). Selle järgi tekkisid lamedast plaatloomaeellasest kiirloomad kübara või kupli taolist moodustist meenutava kerkimise tagajärjel, kahekülgsed aga nii, et sellise eellooma ühes kehaotsas algas teise otsa kulgev vagu ja seejärel toru meenutav keerdumine.

**Kahekülgsed** olid kiirloomadest evolutsiooniliselt tublimad: bilateraalsümmeetria võimaldas neil kolmanda lootelehe

(mesodermi) kujunemist, mistõttu kannavad nad ka teist nime – kolmelehtsed (*Triploblasta*), ja just neist sai alguse loomariigi edasine kiire areng. Väga suurt rolli hakkas selles mängima toetuslik faktor – **Karl Ernst von Baeri** embrüoloogilistes uurimustes avastatud **korda** (*chorda dorsalis, notochord*) ehk **seljakeelik**, millele on kahekülgsede kahele põhiharule sobivate teadusnimetuste (tavakeelepruugis on need juba ammu juurdunud) tuletamiseks mõttekas anda sünonüümnimetus **selgroog**. Sellele vastavalt võib kahekülgsede jagunemist kaheks suureks monofüleetiliseks loomarühmaks käsitleda järgmiselt: 1) selgrootud ehk akordaadid (*Achordata*) ehk esmassuused (*Protostomia*), kellel kolmas looteleht – mesoderm – tekib esmase suu lähedal ektodermist või ektodermi ja endodermi piiriala rakkudest, ja kellel selgroogu ehk seljakeelikut ehk kordat ei moodustu, ning 2) selgroogsed ehk keelikloomad ehk kordaadid (*Chordata*) ehk teissuused (*Deuterostomia*), kellel mesoderm kujuneb keha teises otsas ürgsoole endodermist ja kus sageli moodustub ka teisene suu. Just nende loomade mesodermist pärineb kahekülgsede ellu ilmuv evolutsiooniliselt ülitähtis siseskeleti element – kõhrkoeline vää – korda ehk seljakeelik ehk selgroog. Selgroogsetega ühisest eellasest eristusid prokordaadid (*Prochordata*) ehk ambulakraarid (*Ambulacraria*), kellel ühel alarühmal, poolkeelikloomadel (*Hemichordata*) ilmnevad keeliku ehk korda alged ja kes millegipärast on mõnes arengufaasis bilateraalsümmeetrilalt primitiivsemale radiaalsele üle läinud.

**Selgroo tähtsust evolutsioonis on võimatu üle hinnata.** Selgrootutel ehk akordaatidel (kestloomad, pärgloomad ja harjaslõugsed) esineb küll sageli väliskelett (Proux & Puura 2012) ja nad on välja arendanud rekordilise liigirikkuse, kuid

sisetoese puudumise tõttu ei ole nad suutnud omandada täiuslikumaks tegutsemiseks vajalikke kehamõõtmeid.

Alljärgnevalt käsitleme selgroogsete ehk keelikloomade ehk kordaatide edasist evolutsiooni, sest just nemad on olnud evolutsioonis edukad – jällegi **toestusliku faktori edasise täiustamise** abil. Mesodermaalse päritoluga kõhrkoeline selgroog ehk seljakeelik ehk korda indutseeris osal loomadest enda kohal neuroektodermi ja selle kaudu tsentraal- ja perifeerse närvisüsteemi kujunemist. Samal ajal transformeerus ka selgroog ise, moodustades kujuneva närvi-juhtmestiku (tulevase seljaaju) ümber üksteisega liikuvalt side- ja lihaskoega ühendatud kõvad luukoelised lülid. Tekkis kaela-, rinna- ja nimmelülidest, ristluust ja õndraluust ning lülivaheketastest koosnev **lülisammas** (*columna vertebralis*). Peaaju ümber moodustuv kolju on erilaadne, peapiirkonna lüli. Lisaks närvisüsteemi kaitsmisele võttis rohkete luuliste komponentidega lülisammas evolutsioonis ja ontogeneesis varem tekkinud kõhreliselt selgroolt üle ja arendas täiuseni ka organismi keskse toetamise funktsioonid. Samal ajal ei kao ka selgroog ise areenilt: täiskasvanud isenditel jääb kordast lülivaheketaste kiudsidekoesse rudimendina alles säsituum (*nucleus pulposus*). Selles mõttes polegi päris vale lülisammast selgrooks nimetada (nagu üsna sageli tehakse), sest üks väike osa kordast on säsituumana seal alati olemas. Meditsiinisõnastikus (2004) pole lülisammast kusagil selgrooks nimetatud, kuid (eriti varasemas) bioloogilises kirjanduses on nende sõnade-mõistete samastamine üsna levinud.

Vastavalt lülisamba esinemisele või puudumisele eristatakse **selgroogsetes** loomades järgmisi alarühmi: 1) lülisambatud

ehk avertebraadid (*Avertebrata*) ehk koljutud (*Acraniata*), kahe suhteliselt iseseisva (parafüleetilise) haruga – süstikloomad (*Cephalochordata*) ja mantelloomad (*Tunicata*), ning 2) lüli-sambased ehk vertebraadid (*Vertebrata*) ehk koljused (*Craniata*).

Lüli-sambased ehk vertebraadid ehk koljused leiutasid veel ühe toeselise täiustuse – **luulise lõua** (*gnathos*). Selle kujunemise või puudumise alusel jagunesid lüli-sambased kahte rühma: 1) lõuatud (*Agnatha*) ehk sõõrsuused (*Cyclostomata*), kahe alarühmaga – silmsed (*Petromyzontida*) ja pihksed (*Myxini*), ja 2) lõugsuused (*Gnathostomia*) ehk kalad (*Pisces*). Viimastele tagas evolutsioonis edu ilmselt suurepärase toidu hankimise ja peenestamise aparaat – üla- ja alalõuaga varustatud suu. Kalad jagunesid järgmisteks rühmadeks: 1) kõhrkalad (*Chondrichthyes*) ja 2) luukalad (*Osteichthyes*).

Jälle olid evolutsioonis edukamad kõvemad – **luukalad**, kes jaotusid: a) kiiruimsed (*Actinopterygii*) ja b) lihasuimsed (*Sarcopterygii*). Seekord tegid suuremat progressi uimede juures **lihaskonda arendanud lihasuimsed**, kes jagunesid kahte evolutsiooniharusse: 1) vihtuimsed (*Actinistia*) ja 2) kopskalad (*Dipnoi*), lisaks neljajalgset (*Tetrapoda*). Nüüd tuli jäme ots kopshingamisele üle läinud **neljajalgsete** kätte, kes andsid kaks maismaale siirdunud loomade haru: a) kahepaiksed ehk amfiibid (*Amphibia*), kes ei olnud suutelised kaldast pikaks ajaks kaugemale minema, sest nende järglaskond kasvas noorusajal pärast kehavälisest viljastamisest üles ikka veel vees, ning b) amnioidid (*Amniota*), kes arendasid välja sisemise viljastamise ja lootekestade süsteemi

ning võisid seetõttu oma tulevaste järeltulijatega muretult veekogust kaugemale siirduda.

**Amnioidid** jagunesid kaheks: 1) roomajad ehk reptiilid (*Reptilia*), kelle alarühmadeks on: a) kilpkonnad (*Testudines*), b) soomussisalikud (*Lepidosauria*) ja c) krokodillid (*Crocodylia*), lisaks linnud (*Aves*), ning 2) imetajad ehk mammaalid (*Mammalia*). Roomajate rühm osutus edasise evolutsiooni mõttes imetajatest nigelamaks kahel põhjusel: esiteks ei võimaldanud neil ei roomamine ega lendamine kõiki nelja jäset täiuslikult välja kujundada, ja teiseks takistas munemine ja munade eest hoolitsemine peenemat intellektuaalset arendustegevust. **Imetajad** said neist miinustest üle kahe evolutsioonilise arenduse abil: a) nad täiustasid oma jäsemeid mitmes suunas – jooksmiseks, hüppamiseks, lendamiseks ja puude otsa ronimiseks, nii et sõrmed omandasid võime ümber okste haarata (see osutus hilisema edu suhtes peamiseks), ja b) sünnitamine ja sünnitusjärgne imetamine lubasid järglaskonda kaugele teekonnale ja ka puude otsa kaasa võtta.

Imetajate hulgas osutasid kõigei edukamateks **primaadid**, kes oma jäsemed puude otsas elamise käigus nii välja arendasid, et neid sai maapinnale siirdudes tööriistade valmistamiseks kasutama hakata. Siit oli juba vaid kukesamm või õigemini inimsamm „looduse krooni” – humanoidide ja **inimese** – tekkeni.

Olen kindel, et elurikkuse jaotuse ja kujunemise selgitamiseks vajatakse tänapäeval nii koolides kui ka teadusasutustes kõige enam **süsteemibioloogia nõuetele vastavaid Elupuid**. Minu poolt pakutav loodusjaotus rajaneb, nagu käesolevas artiklis



näitasin, ühelt poolt varasematel fenoloogilistel, metabolismi, ökoloogia ja organisatsioonitaseme andmetel ning teiselt poolt kaasaja molekulaargeneetika ja endosümbioosi uurimise tulemustel. Seetõttu loodan, et uus kompleksne elusolendite klassifikatsioon ja tekkeskeem leiab soodsat kõlapinda ja laia kasutamist.

**Tänuavaldus.** Olen tänulik Marko Proustile, Tarmo Timmile, Mart Viikmaale ja Priit Kersenile suurepärase kirjandusviidete, kommentaaride ja nõuannete eest ning Henn Timmile, Tiit Kaljustele ja Margus Nõmmele ülevaatlike arvuti-graafiliste jooniste eest.

## Kirjandus

---

- Adl, S.M., Simpson, A.G.B., Farmer, M.A., Anderson, R.A., Anderson, O.R., Barta, J.R., Bowser, S.S., Brugerolle, G., Fensome, R.A., Fredericq, S., James, T.Y., Karpov, S., Kugrens, P., Krug, J., Lane, C.F., Lewis, L.A., Lodge, J., Lynn, D.H., Mann, D.G., Mecourt, R.M., Mendoza, I., Moestrup, O., Mozley-Stanridge, S.E., Nerad, T.A., Shearer, C.A., Smirnov, A.V., Spiegel, F.W., Taylor, M.F.J.R. (2005). The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 52: 399-451.
- Adl, S.M., Simpson, A.G.B., Lane, C.E., Lukeš, J., Bass, D., Bowser, S.S., Brown, M.W., Burki, F., Dunthorn, M., Hampl, M., Heiss, A., Hoppenrath, M., Lara, E., le Gall, L., Lynn, D.H., McManus, H., Mitchell, E.A.D., Mozley-Stanridge, S.E., Parfrey, L.W., Pawlowski, J., Rueckert, S., Shadwick, L., Schoch, C.L., Smirnov, A., Spiegel, F. W. (2012). The revised classification of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 59: 429-514.
- Burki, F., Shalchian-Tabrizi, K., Pawlowski, J. (2008). Phylogenomics reveals a new „megagroup“ including most photosynthetic eukaryotes. *Biology Letters*, 4: 366-369.
- Burki, F., Okamoto, N., Pombert, J.-F., Keeling, P.J. (2012). The evolutionary history of haptophytes and cryptophytes: phylogenomic evidence for separate origins. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279: 2246-2254.
- Cavalier-Smith, T. (1981). Eukaryote kingdoms, seven or nine? *BioSystems*, 14: 462-481.

- Cavalier-Smith, T. (1987). The origin of fungi and pseudofungi. Lk. 339-353, raamatus: Rayner, A.D.M., Brasier, C.M. & Moore, D. (toim). *Evolutionary biology of the fungi*, Kd 13, British Mycological Society Symposium Series, Cambridge University Press, Cambridge.
- Hedges, S.B., Kumar, S. (toim) (2009). *The Time-tree of Life*. Oxford University Press.
- Margulis, L. (1981). *Symbiosis in Cell Evolution*. Lk 206-227, W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Martin, W., Müller, M. (1998). The hydrogen hypothesis for the first eukaryote. *Nature*, 392: 37-41.
- Mikelsaar, R-H. (2011). Endosümbioos – päristuumsete läte. Lk 21-25, raamatus: *Bioloogilised interaktsioonid*. XXXVII teoreetilise bioloogia kevadkooli teesid, Tartu.
- Mikelsaar, R-H. (2009). Kui õige avardaks taime ja looma mõisteid? *Eesti Loodus*, 4: 6-11.
- O'Malley, M., Simpson, A.G.B., Roger, A.J. (2013). The other eukaryotes in light of evolutionary protistology. *Biology and Philosophy*, 28: 299-330.
- Prous, M. (2009). Päristuumsete elupuu. *Eesti Loodus*, 2: 48-53.
- Prous, M. (2010). Edusammudest ja probleemidest fülogeneesi rekonstrueerimisel. Lk 96-113, raamatus: *Põlvnemise teooria*. XXXV kevadkooli teesid, Tartu.
- Prous, M., Puura, I. (2012). Loomariigi suurjaotused. *Eesti Loodus*, 1: 8-15.
- Schierwater, B., Eitel, M., Jacob, W., Osigus, H-J., Hadrys, H., Dellaporta, S.L., Kolokotronis, S.-O., DeSalle, R. (2009). Concatenated analysis sheds light on early metazoan evolution and fuels a modern „urmetazoon“. *PLoS Biology*, 7:e1000020.
- Stechmasnn, A., Cavalier-Smith, T. (2003). The root of the Eukaryote tree pinpointed. *Current Biology*, 13: R665-666.
- Whittaker, R.H. (1969). New concepts of organisms. *Science*, 163: 150-160.
- Woese, C.R., Fox, G.E. 1977. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 74: 5088-5090.

