

TARTU ÜLIKOOL
LOODUS- JA TEHNOLOOGIATEADUSKOND
ZOOLOOGIA OSAKOND
HÜDROBIOLOOGIA ÕPPETOOL

Irina Petuhova

**VESIKIRBULISTE (O. *CLADOCERA*) VASTASTIKMÕJUD
KERILOOMADEGA (PH. *ROTIFERA*)**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Taavi Virro, *PhD*

TARTU 2013

Sisukord

1. Sissejuhatus	4
2. Keriloomad ja vesikirbulised – üldiseloomustus.....	6
2.1. Vesikirbulised.....	6
2.2. Keriloomad.....	8
3. Keriloomade populatsioonidünaamikat mõjutavad keskkonnategurid.....	11
4. Vesikirbuliste vastastikmõjud keriloomadega.....	15
4.1. Ressursikonkurents.....	15
4.2. Häirimiskonkurents	17
4.3. Kisklus.....	19
4.4. Vahendatud vastasmõjud.....	20
5. Keriloomade kaitsekohastumused	24
5.1. Morfoloogilised kaitsekohastumused.....	24
5.2. Käitumuslikud kaitsekohastumused.....	26
5.3. Kaitsekohastumused elutsüklite tasemel.....	28
6. Järeldused	31
Kokkuvõte	35
Summary.....	37
Tänuavaldused.....	39
Kasutatud kirjandus	40

1. Sissejuhatus

Keriloomad (Ph. *Rotifera*) ja vesikirbulised (O. *Cladocera*) on magevee zooplanktonikoosluste olulisemateks rühmadeks (Gilbert & MacIsaac 1991). Zooplankton on kesksel kohal produtsentide ja konsumentide vahelises troofilises seoses. Keriloomad ja vesikirbulised on head bioindikaatorid koos teiste zooplanktoni organismidega, sest nende abil saab uurida veekeskkonna füüsikalisi ja keemilisi tingimusi, mis põhjustavad muutusi zooplanktoni kvalitatiivsetes ja kvantitatiivsetes parameetrites (Ladu *et al.* 2012).

Keriloomade ja vesikirbuliste bioloogia on sarnane: mõlemas rühmas on peamiseks sigimisviisiks partenogenees, nende populatsioonide arvukuses domineerivad emasloomad, ning neil esineb tsüklormorfoos. Keriloomade ja vesikirbuliste vahelised suhted (nt konkurents) pakuvad uurimiseks väga suurt huvi, kuna nende elutsüklid ja toitumisharjumused on sarnased ning ökoloogilised nišid suuresti kattuvad (Xi & Hagiwara 2007).

Toidukonkurents ja kisklus on kõige tähtsamad biotilised tegurid, mis mõjutavad zooplanktoni kooslusi (Dumont 1977). Kui kiskluse mõju koosluses kahaneb, siis konkurentsi mõju suureneb (Espinosa-Rodriguez *et al.* 2012). On teada, et zooplanktoni arvukust, liigilist mitmekesisust ja konkurentsivõimekust mõjutavad nii toidu hulk kui ka kvaliteet (Conde-Porcuna 2000). Suuremad organismid on tavaliselt efektiivsemad (s.t., et neil on suuremad filtreerimis- ja toitumiskiirused) ning nad söövad suuremaid toiduosakesi. Kui kisklussurve on madal, siis suuremad planktilised herbivoorid on võimelised läbi toidukonkurentsi kahandama väiksemate organismide arvukust (Espinosa-Rodriguez *et al.* 2012).

Paljud uurimistööd on näidanud, et vesikirbuliste mõju keriloomadele avaldub tavaliselt järgmiste mehhanismide kaudu: ressursikonkurents (toidukonkurents), häirimiskonkurents ehk mehaaniline interferents ning kisklus (Gilbert 1988a; MacIsaac & Gilbert 1989; Gilbert & MacIsaac 1991; Gilbert & Dieguez 2011; Espinosa-Rodriguez *et al.* 2012). Kui suur võiks olla vesikirbuliste roll läbi nende mehhanismide keriloomakoosluste struktuuri kujunemisel veekogudes, pole veel selge. Viimase kümnendi jooksul on näiteks Peipsi järves täheldatud zooplanktoni arvukuse olulist kahanemist, kusjuures eriti drastiline langus on tabanud keriloomi (Haberman *et al.* 2010). Kas nende muutuste põhjuseks võivad olla osaliselt ka vesikirbuliste ja keriloomade interaktsioonid, vajaks uurimist.

Käesoleva bakalaureusetöö eesmärgiks on (1) anda ülevaade vesikirbuliste vastastikmõjudest keriloomadega, (2) selgitada välja, kuidas vesikirbulised mõjutavad keriloomade populatsioonidünaamikat, (3) tuua välja keriloomade võimalikud kaitsekohastumused vastuseks vesikirbuliste survele.

2. Keriloomad ja vesikirbulised – üldiseloostus

2.1. Vesikirbulised

Vesikirbulised (*Cladocera*) on lõpusjalgsete (*Branchiopoda*) klassi kuuluv vähkide selts. On teada ligikaudu 620 liiki, mis on jaotatud nelja alamseksi: *Anomopoda*, *Ctenopoda*, *Haplopoda* ja *Onychopoda* (Miyashita *et al.* 2011).

Vesikirbulised on mikroskoopilised veorganismid ja nende kehasuurused on vahemikus 0,2 mm kuni 6 mm (Forró *et al.* 2008). Erandiks on röövtoidulised perekonnad *Leptodora* (kuni 18 mm pikad) ja *Bythotrephes*, mille esindajad (nt *B. longimanus* ja *L. kindtii*) on väga suured võrreldes teiste vesikirbulistega, seega suutelised valima saakorganisme laias vahemikus (Hessen *et al.* 2011). Vesikirbuliste keha ei ole selgelt lülideks segmenteeritud. Enamikul on rindmiku ja abdoomeni ehk tagakeha piirkonnas kahepoolmeline kitiinist koda (karapaks). Mõnedel liikidel on tagakeha viimasel lülil pikk oga (näiteks perekond *Polyphemus*) (Smith 2001). Vesikirbulistele on iseloomulikud järgmised tunnused: liitsilm ehk fasettsilm, mis moodustab suurema osa peast, üheharused antennulad ehk eestundlad ja kaheharused tagatundlad (välja arvatud emastel perekonnast *Holopedium*) ning kuus paari sulgjate harjastega rindmikujalgu, mis moodustavad filteraparaadi (Forró *et al.* 2008).

Vesikirbulised on tähtsal troofilisel tasemel veekogude toiduahelas. Suurem osa neist on herbivoorid ehk fütoplanktoni filtraatorid, teised on röövloomad (*Onychopoda*, *Haplopoda*) (Forró *et al.* 2008). Filtraatorite toiduks on vetikad, ainuraksed, orgaaniline detriit ja bakterid. Toit filtreeritakse ja suunatakse suhu filteraparaadi abil. Vesikirbuline on võimeline valima toiduosakesi suuruse, kuju ja maitse järgi (Smith 2001). Röövtoiduliste vesikirbuliste saagiks on väiksemad vähilaadsed (vesikirbulised, aerjalgsed), protistid (peamiselt ripsloomad) ning keriloomad. Võib esineda kannibalismi, näiteks perekonnas *Leptodora*. Saagi haaramiseks kasutatakse rindmikujäsemeid (Browman 1989).

Vesikirbulised on toiduks zooplanktonitoiduliste kaladele (Forró *et al.* 2008) ning väikesemõõtmelised isendid ja noored vormid võivad olla saagiks röövtoiduliste keriloomadele (näiteks *Asplanchna*) (Chang *et al.* 2010).

Vesikirbuliste sigimisbioloogia on iseloomulik heterogoonia ehk tsükliline partenogenees, kui populatsiooni arengus vaheldub partenogenees ehk neitsisigimine sugulise (biseksuaalse) sigimisviisiga. Pidevalt sugulisel teel sigivatel liikidel ja populatsioonidel kahaneb kohasus (*fitness*), mida põhjustavad kaks faktorit: (1) isased ei ole ise võimelised

tootma järglasi, (2) isaste tootmiseks kulub palju energeetilisi ressursse (Koch *et al.* 2009). Sellepärast vesikirbulised sigivad peamiselt partenogeneetiliselt ning nende populatsioonid koosnevad valdavalt emastest (Forró *et al.* 2008). Munade arv on sõltuv liigist ja võib olla vahemikus 2 kuni 40, tavaliselt on ühel emasloomal 10–20 partenogeneetilist muna. Munade edasine areng toimub haudetaskus ja munadest kooruvad isendid on vähikvastse ehk naupliuse moodi arengustaadiumis (Smith 2001). Biseksuaalsel sigimisel on oma adaptiivne tähtsus – püsimunade tootmine (Koch *et al.* 2009). Püsimunad on morfoloogiliselt sarnased partenogeneetiliste munadega, kuid toodetud munade arv on palju väiksem. Viljastatud munad liiguvad haudetaskusse, kus kambri seintest moodustub munadele paks kaitsekest, mida nimetatakse efiippiumiks (Smith 2001). Tänu sellele koorele on püsimunad võimelised elama üle ebasoodsad keskkonnatingimused ning on sobilikud passiivseks levimiseks. Näiteks *Daphnia* perekonna püsimunad on vastupidavad külmumisele ja kuivamisele. Suguline sigimine toimub mingi aastaaja piiratud perioodi jooksul, näiteks varasuvel või sügisel ja talvel, kui muutuvad järgmised keskkonnategurid: populatsiooni tihedus, toidu kontsentratsioon, valguse intensiivsus ja kalade kairomoonide esinemine. Seega sugulise sigimise alguse indutseerib abiootiliste ja biootiliste keskkonnatingimuste halvenemine, mis pärsib partenogeneesi (Koch *et al.* 2009).

Mõnede vesikirbulistele (*Daphnia*, *Bosmina*) on iseloomulik tsüklomorfoos – sesoonne polümorfism ehk morfoloogiliste tunnuste hooajalised variatsioonid. Näiteks *Bosmina longirostris* tsüklomorfoos on seotud tundlate pikkuse muutumisega (Razak & Saisho 2011), *Daphnia pulex* genereerib kaelaogasid, *D. carinata* moodustab suuri harju ehk kamme, liikidel *D. galeata* ja *D. retrocurva* muutub kiivri kõrgus (Laforsch & Tollrian 2004). Tsüklomorfoosi põhjustavad kisklus (Razak & Saisho 2011) ja toidu kättesaadavus, veeturbulents ning temperatuuri muutumised (Laforsch & Tollrian 2004).

Paljud vesikirbulised on kosmopoliitsed ja eurütermsed (Smith 2001; Forró *et al.* 2008). Mõnede vesikirbuliste levik on aga limiteeritud temperatuuri poolt, näiteks *Daphnia longiremis* on stenotermne külmalembeline liik, *Pseudosida bidentata* soojalembeline. On teada, et mõned vesikirbulised on võimelised tootma hemoglobiini ja tänu sellele taluvad madalat hapnikukontsentratsiooni vees (Smith 2001). Vesikirbuliste levimine on reguleeritud ka veesoolsusega. Üle 600 uuritud liigi on peamiselt magevee süsteemide esindajad ja ainult kaheksa liiki perekonnast *Podonidae* on tõelised merelised vesikirbulised. Näiteks *Pleopis polypheroides* elab aktiivselt Pärnu lahe (Läänemeri) riimvetes (Pöllupüü *et al.* 2010).

Vesikirbuliste populatsioonide tihedused on sõltuvad paljudest füüsikalistest, keemilistest ja bioloogilistest teguritest. Eelkõige mängivad suuremat rolli temperatuur, toidu

hulk ja kvaliteet ning röövloomade arvukus. Kuna vesikirbulised on suhteliselt soojalembesemad zooplankterid, siis esinevad nende populatsiooni arvukuse maksimumid tavaliselt kõrgematel temperatuuridel ja suurema valguse intensiivsusega perioodil. Siis suurenevad toiduresursid (fütoplankton), kooruvad püsimunad, mis elasid ebasoodsad tingimused üle, ning intensiivistub partenogeneetiline sigimine (Smith 2001).

2.2. Keriloomad

Keriloomad (*Rotifera*) on pärishulkraksete (*Eumetazoa*) selgrootute veorganismide hõimkond. On teada ligikaudu 2030 liiki keriloomi, mis on jagatud kolmeks klassiks: *Seisonidea* (3 liiki), *Bdelloidea* (461 liiki) ja *Monogononta* (1570 liiki) (Segers 2007).

Keriloomad on mikroskoopilised organismid ja nende kehasuurused varieeruvad vahemikus 50–2000 µm. Keriloomade morfoloogia ja bioloogia on väga mitmekesine. Nende üheks kogu rühmale iseloomulikuks morfoloogiliseks tunnuseks on ripsmetega kaetud kerielund, mis paikneb keha eesotsas ning millel on liikumis- ja toiduhankimisfunktsioon. Teine karakterne tunnus on lihaseline neel ehk mälumik (mastaks) koos lõugadega. Lõuad koosnevad seitsmest selgelt eristatavast kutikulaarsest plaadikesest ja nende abil toimub toidu töötlemine mitmel viisil (näiteks kraapimine, peenestamine, raku augustamine ja tema sisu välja pumpamine, toiduobjekti haaramine) (Nogrady *et al.* 1993; Segers 2008). Paljude liikide määramine toimub nende lõugade ehituse alusel (Wallace 2002).

Keriloomade keha ei ole segmenteeritud. Keha tagumine osa on kitsam ja moodustab jala, mis on pseudosegmenteeritud. Väljast on keha kaetud kutiikulaga, mis paljudel keriloomadel moodustab karikakujulise paksema toetava kesta ehk rüü. Osadel keriloomadel rüüd ei esine (Nogrady *et al.* 1993). Kutiikula on piisavalt paindlik ja reguleerib kehaõhne hüdrostaatilist rõhku, mida keriloom saab kasutada kehaosade liigutamisel. Kerilooma kerielundi ja jala väljasirutamist ning kokkutõmbumist reguleerivad lihased, mis koosnevad ühest või kahest rakust (Barns *et al.* 1992).

Keriloomad on maailmas laialt levinud. Valdav enamik neist (1488 *Monogononta*, 460 *Bdelloidea*) elavad ainult magevees või riimvees, kuid mõned liigid esinevad ka ajutistes veekogudes, taimede lehtedesse kogunenud vees ja mullas. On teada 70 liiki, mis elavad vaid merevees. *Seisonidae* klassi liigid on ektoparasiitid, kes elavad mere vähilaadsete (peamiselt *Nebalia* perekonna) lõpustel. Keriloomad esinevad litoraalis, pelagiaalis, bentaalis ja

arenaalis. On nii vabalt ujuva kui sessiilse eluviisiga keriloomi (Segers 2008). Paljud liigid on planktilise eluviisiga ja võivad moodustada kuni 30% kogu magevee planktoni biomassist (Conde-Porcuna & Declerck 1998). Mõned keriloomade liigid on kosmopoliitsed, näiteks perekondade *Anuraeopsis* ja *Brachionus* esindajad (Segers 2008). Kuid leidub ka rohkesti piiratud levikuga keriloomi, kes elavad vaid kindlas geograafilises piirkonnas (näiteks nearktises on sugukond *Birgeidae*) (Segers 2008) ning endeemseid, ainult ühes kindlas veekogus elavaid liike (näiteks Peipsi järves elab endeemne liik *Ploesoma peipsiense*) (Virro 1996).

Keriloomad on tähtsal kohal magevee ökosüsteemides ja mängivad suurt rolli energia ülekandmisel toiduahelas autotroofidelt heterotroofidele (Guo *et al.* 2011). Keriloomad on toitumisviisilt peamiselt sedimentaatorid ehk virustajad ja haarajad. Sedimentaatori toit on mitmekesine ja tähtsamaks kriteeriumiks on osakeste suurus. Nende toiduks on bakterid, pärmid, viburloomad, ripsloomad ja vetikad. Haarajad võivad olla nii herbivoorid kui karnivoorid (Ricci & Balsamo 2000). Näiteks *Asplanchna* perekonnas esinevad röövtoidulised liigid ja nende saagiks on teised väiksemad keriloomad ning vähiladsete väikesed isendid või vastsed (Chang *et al.* 2010). Bentoses elavad keriloomad võivad toitumistüübilt substraadi kraapijad. Esineb ka väga spetsialiseerunud toitumisega liike, kes haaravad vetikate filamente või suuremaid rakke, augustavad neid lõugadega ja imevad rakkude tsütoplasma välja (näiteks *Notommatidae* sugukond) (Ricci & Balsamo 2000).

Keriloomadele on iseloomulikud morfoloogilised variatsioonid ehk täpsemalt tsüklomorfoos ja polümorfism. Tsüklomorfoosiks nimetatakse üksteisele järgnevates põlvkondades toimuvaid sesoonseid muutusi näiteks keha suuruses, rüü väljakasvude (ogade) pikkuses, pigmentatsioonis või kesta ornamendis (Nogrady *et al.* 1993). Kui aga morfoloogilised muutused keriloomapõlvkondades on kontrollitud toiduga või kisklussurvega, siis on tegemist polümorfismiga. Näiteks on teada, et *Asplanchna sieboldi* saak mingis osas määrab tema keha suurust eri põlvkondades (Pourriot 1977). Kiskja võib kutsuda oma saagil välja morfoloogilisi muutusi, mis võivad omada kaitsefunktsiooni. Näiteks liigil *Brachionus calyciflorus* toimub põlvkonniti ogade pikenemine, mis aitavad teda kaitsta *Asplanchna* kiskluse eest (Nogrady *et al.* 1993).

Keriloomade sigimisviis erineb sõltuvalt klassist. *Seisonidea* klassile on iseloomulik tavaline suguline sigimine (toimub emaste munarakkude viljastamine isaste poolt) (Wallace 2002). *Bdelloidea* klassi esindajad sigivad eranditult amiktilise partenogeneesi teel (isasloomad puuduvad ning emane muneb viljastamata diploidseid mune) (Ricci & Balsamo 2000). *Monogononta* klassi kuuluvatel keriloomadel nagu ka vesikirbulistel (*Cladocera*) on

peamine sigimisviis tsükliline partenogenees, mille tulemusena domineerivad populatsioonides amiktilised emased (Wallace 2002; Gilbert 2003). Partenogenees vahetub sugulise (biseksuaalse) sigimisega, kui muutuvad teatud keskkonnatingimused (näiteks populatsiooni tiheduse kasv). Sugulisel sigimisel munevad emased viljastatud diploidseid püsime, mis on võimelised üle elama ebasoodsad keskkonnatingimused (Wallace 2002). Püsimeadel on paks kest, mis võib olla reljeefse liigispetsiifilise pinnastruktuuriga (Nogrady *et al.* 1993). Selline puhkeseisund on väga vastupidav ebasoodsatele keskkonnatingimustele ja sobib passiivseks levimiseks tuule, vee või rändavate loomade (nt veelinnud) abil (Segers 2008). Peale puhkeperioodi lõppu, vastuseks liigispetsiifilistele keskkonna signaalidele kooruvad püsimeadest diploidsed amiktilised emasloomad. Stiimuliteks, mis kutsuvad esile püsimeade koorumist, võivad olla muutused valguses, temperatuuris ja veesoolsuses (Nogrady *et al.* 1993).

3. Keriloomade populatsioonidünaamikat mõjutavad keskkonnategurid

Muutusi keriloomade populatsioonide arvukuses, ruumilises ja ajalises jaotuses põhjustavad järgmised biotilised faktorid: toidu hulk ja kvaliteet, ressursi- ja häirimiskonkurents (mehaaniline interferents), kisklus ja parasitism. Abiootilistest teguritest on tähtsamad veetemperatuur, hapnikusisaldus, valguse intensiivsus ja vee pH (Nogrady *et al.* 1993; Arora & Mehra 2003).

Näiteks võib tuua parasvöötme eutroofsetele veekogudele iseloomuliku keriloomade sesoonse dünaamika, mis on hästi jälgitav Peipsi järves, kus keriloomadel esineb kaks arvukuse maksimumi: 1) hiliskevadel-varasüvel ja 2) hilissüvel-varasügisel. Kuid ka talvel esinevad termofobsete liikide populatsioonide maksimumid, näiteks *Notholca squamula* on tõeline külmalembeline liik, mille maksimum on veebruaris (Virro & Haberman 1993). Kuna talvel on vesikirbuliste arvukus veekogudes väga väike, siis toidukonkurents ja mehaaniline häirimine vesikirbuliste ja keriloomade vahel on tühine (Virro *et al.* 2009).

Veetemperatuur on väga oluline keskkonnategur, mis kontrollib keriloomade populatsioonide arvukust ja koosluste mitmekesisust (Berzins & Pejler 1989b). Keriloomad võivad olla termofiilsed või krüofiilsed (termofobsed) ning kas eurütermsed (avarasoojased) või stenotermid (kitsasoojased). Kevadel koos veetemperatuuri, valguse intensiivsuse ja veeturbulentsi tõusuga, kasvab veekogus ka fütoplanktoni, bakteriplanktoni ja ripsloomade osakaal, mis soosib keriloomade populatsioonide kasvu. Seevastu talvel on suviste liikide jaoks ebasoodsad tingimused ja nende populatsioonid kahanevad või isegi kaovad kuni soodsate elutingimuste ilmumiseni (Virro *et al.* 2009).

Näiteks Pakistanis asuva Ravi jõe zooplanktoni uuringus selgus, et keriloomade populatsioonide tihedus on positiivses sõltuvuses veetemperatuurist. Uuritud aladel suurim keskmine populatsioonide tihedus esines suvehooajal, mis on maist juulini ning on kõige kõrgem juunis. Madalaim keskmine keriloomade populatsioonide tihedus leiti sügisel ja talvel, tavaliselt novembris, detsembris, jaanuaris või veebruaris (Sulehria & Malik 2012).

Peipsi järve keriloomakoosluse sesoonset dünaamikat võib pidada põhja-parasvöötme järvedele tüüpiliseks. Mais ja juunis, kui toimub kiire veetemperatuuri tõus, asenduvad talvised liigid suvise kooslusega, mis koosneb suhteliselt eurütermsetest liikidest (nt *Filinia longiseta*, *Keratella cochlearis*, *Polyarthra major*, *Synchaeta oblonga*) või termofiilsetest stenotermidest (nt *Anuraeopsis fissa*, *Polyarthra longiremis*), kelle maksimaalsed populatsioonitihedused langevad soojematele veetemperatuuridele. Sügisel aga toimub vastupidine protsess: kui veetemperatuur langeb, siis suvine kooslus asendub talvisega, mis

koosneb termofobsetest liikidest (nt *Keratella hiemalis*, *Notholca cinetura*, *Polyarthra dolichoptera* jt) (Virro 1996). Sarnane on keriloomade sesoonne dünaamika Võrtsjärves, kuid seal mängivad keriloomad talvel suuremat rolli ja nende populatsioonid on arvukamad (Virro *et al.* 2009).

Tänu oma väikestele mõõtmetele ja läbilaskvatele kestadele on keriloomad väga tundlikud füüsikaliste ja keemiliste muutuste suhtes ümbritsevas keskkonnas (Arora & Mehra 2003).

Keriloomade populatsioonidünaamikat ja koosluste mitmekesisust mõjutab vees lahustunud hapniku hulk (Sulehria & Malik 2012). Kuigi paljud keriloomad vajavad elutegevuseks hapniku kontsentratsioon oluliselt üle 1,0 mg/L, on ka mõned keriloomad, kes lühiajaliselt taluvad anaeroobseid tingimusi. Teised liigid (nt *Anuraeopsis miraclei*, *Filinia hofmanni*, *Polyarthra dolichoptera*) võivad pidevalt elada hapnikuvaeses keskkonnas nagu hüpertroofsete järvede hüpolimnion või reovee tiigid, kus on sageli rikkalik toiduhulk tänu konkurentsi puudumisele (Nogrady *et al.* 1993). Lahustunud hapniku suhtes võib keriloomi klassifitseerida hapnikulembesteks (polüoksübiontsed) ja anoksübiontseteks. On teada, et külmalembesemad stenotermid keriloomad eelistavad hapnikurikast keskkonda ning nende populatsiooni kasv on positiivses korrelatsioonis lahustunud hapniku hulgaga (Berzins & Pejler 1989a).

Keriloomade elukeskkonna happelisus on ka oluline tegur, mis mõjutab populatsioonidünaamikat. Rühmana nad omavad väga laia diapasoonega pH tolerantsust (Berzins & Pejler 1987). Keriloomi võib jagada pH-eelistuse alusel alkalifilseteks ja atsidofilseteks liikideks ning eurüioonseteks, kellel on lai pH taluvus (Nogrady *et al.* 1993). Lõuna- ja Kesk-Rootsis kõik uuritud 227 liiki olid leitud vees, mille pH amplituud oli vähemalt 2,0 ühikut (Berzins & Pejler 1987). Kerilooma *Brachionus plicatilis* metaboolsete vastuste uurimisel pH muutustele leiti, et kerilooma ujumisaktiivsus ja hingamissagedus ei muutunud pH vahemikus 6,5 kuni 8,5. Ujumisaktiivsus oli mahasurutud kui pH väärtus oli alla 5,6 ja üle 8,7 (Nogrady *et al.* 1993).

Järgmiseks oluliseks teguriks on veesoolsus (Cheng *et al.* 2011). Nagu oli varem mainitud, enamik keriloomi elab ainult magevees või riimvees ning ainult umbes 70 liiki on merevee organismid (Segers 2008). Cheng *et al.* (2011) uurisid eurühaliinse kerilooma *Branchionus rotundiformis* populatsioonidünaamikat erinevate soolsustasemetel (5, 10, 20 ja 30‰) ja toiduhulga suhtes ning koos röövloomadega (aerjalalised ja vesikirbulised). Tulemuseks oli see, et *B. rotundiformis* populatsiooni maksimaalne kasvukiirus esines

kõrgemal toiduhulgal ja soolsustasemetel 10 ja 20%. Kõrgema soolsuse ja väiksema toiduhulga korral *B. retundiformis* populatsiooni tihedus kahanes.

Toit on oluline biotiline tegur, mis reguleerib keriloomade populatsioonidünaamikat. Keriloomade kerielundi morfoloogia, mastaksi suurus ja struktuur ning suuõõnsuse mõõtmed määravad toiduosakeste suuruse, mida keriloomad on võimelised toiduks tarvitama (Pourriot 1977). Seega, keriloomad teostavad oma toidueelistusi läbi mitmeastmelist valiku protsessi. Paljud sedimentaatorid tarbivad toiduks kindla suurusega osakesi (tavaliselt 3–17 µm), mis mahuvad nende avatud suuõõnsusse (Nogrady *et al.* 1993). Haarajatel on mastaks ja kerielund kohastunud suuremate toiduobjektide (suuremad vetikarakud või -kolooniad, teised loomad) püüdmiseks ning töötlemiseks. Toiduspektri erinevused liikide ja populatsioonide vahel võimaldavad keriloomadel vähemalt osaliselt vältida toidukonkurentsi (Pourriot 1977). Kuid looduskeskkonnas elavad keriloomad koos paljude teiste veeorganismidega. Nad jagavad oma elupaika vesikirbulistega, aerjalgsetega ja protistidega. Kuna nende ökoloogilised nišid sageli kattuvad, siis võib tekkida nendevaheline ressursikonkurents (Nogrady *et al.* 1993), mis võib oluliselt mõjutada keriloomade populatsioonidünaamikat.

Kisklus on teine oluline biotiline tegur, mis mõjutab keriloomade populatsioone. Keriloomad on saagiks paljudele aerjalgsetele, vesikirbulistele, putukatele, teistele keriloomadele (nt *Asplanchna*) ja zooplanktontoidulistele kaladele (Cheng *et al.* 2011). Keriloomad on äärmiselt tundlikud kiskluse suhtes. Vastuseks kisklussurvele on paljudel keriloomadel välja kujunenud mitmesuguseid kaitsemehhanisme. Selliste mehhanismide hulgas on morfoloogilised kaitseomadused, põgenemisliikumised ja muud kaitsekohastumused, mis aitavad vältida kokkupuutumist röövloomadega (Nogrady *et al.* 1993).

Globaalseks probleemiks, mis mõjutab veekogude ökoloogiat, on tsüanobakterite ehk sinivetikate puhangud, mis vähendavad zooplanktoni ja kalade produktiivsust (Nandini 2000). Kõige sagedasemaks tsüanobakterite toksiiniks on mikrotsüstiin (*microcystin*), mis on tugev hepatotoksiin, ja mida toodavad tsüanobakterite perekonnad, nagu *Microcystis*, *Anabaena*, *Oscillatoria* ja *Nostoc* (Nandini 2000; Hansson *et al.* 2007). Mikrotsüstiin on endotoksiin, mille toime avaldub ainult siis, kui organism neelab seda alla (Nandini 2000). Tsüanobakterid võivad mõjutada zooplanktonit mitmel viisil: (1) filteraparaadi otsese füüsilise blokeerimise kaudu (nn „ummistumine“); (2) olles kehva kvaliteediga toiduks zooplanktonile; (3) läbi võimaliku toksilisuse, mida põhjustavad nende toodetud neurotoksiinid ja hepatotoksiinid (Haberman *et al.* 2010). On teada, et väikesemõõtmelised zooplanktoni isendid on vähem tundlikud tsüanobakterite toksiinide suhtes, seega võivad nad domineerida

zooplanktonikooslustes, kui toimub tsüanobakterite õitseng (Hansson *et al.* 2007). Keriloomade vastuvõtlikkus toksiinidele erineb liigiti. Nii näiteks keriloomad *Brachionus rubens* ja *B. calyciflorus* olid võimelised toituma mürgistest *Microcystis* tüvedest ja jääma ellu, kuid nende keriloomade populatsiooni eluiga kahanes võrreldes keriloomade kultuuriga, mis ei saanud toiduks tsüanobaktereid (Christoffersen 1996). Hansson'i *et al.* (2007) uuringust tuli välja, et keriloomad ja väiksemad vesikirbulised (nt *Bosmina*) olid tõenäoliselt tolerantsed *Microcystis* toksiinide suhtes. Leiti isegi, et keriloomade biomassi ja toksiinide kontsentratsiooni vahel on positiivne seos (Hansson *et al.* 2007). Tsüanobakterid võivad ka kaudselt mõjutada keriloomade populatsioonidünaamikat, alandades vesikirbuliste konkurentsivõimet, kuna on teada, et vesikirbulised on tundlikumad sinikute suhtes (Dumont 1977). Teised autorid aga väidavad, et keriloomad on kõige tundlikumad toksiinide suhtes ja hoopis vesikirbulised on vähem vastuvõtlikud mikrotsüstiinile (Laugaste *et al.* 2007; Haberman *et al.* 2010).

4. Vesikirbuliste vastastikmõjud keriloomadega

4.1. Ressursikonkurents

Konkurents on isendite negatiivne interaktsioon, kui nad kasutavad üht piiratud ressursi, näiteks elukeskkonda või toitu. Konkurents võib olla liigisisene või liikidevaheline (Masing 1992).

Keriloomade ja vesikirbuliste interaktsioonide puhul räägitakse peamiselt ressursikonkurentsist, mille all mõeldakse eelkõige toidukonkurentsi. Herbivoorsetel keriloomadel on tavaliselt sarnane toitumisnišš herbivoorsete vesikirbulistega (Gilbert 1985a; Gilbert 1988a; Gilbert 1988; Espinosa-Rodriguez et al. 2012). Vesikirbulisi peetakse kõige efektiivsemateks herbivoorideks vähilaadsete seas, kes koos keriloomadega märkimisväärselt vähendavad fütoplanktoni arvukust mageveekogudes (Fussmann 1996; Jaramillo-Londono & Pinto-Coelho 2010). Mõlemad kasutavad toiduks vetikarakke, baktereid ja detriiidiosakesi suurusvahemikus 4–17 μm (Gilbert 1985a; Gilbert 1988a; Gilbert 1988; Espinosa-Rodriguez et al. 2012). Keriloomade toitumine on üldiselt selektiivsem (Gilbert 1985a; Gilbert 1988), näiteks perekondade *Polyarthra* ja *Synchaeta* liigid on spetsialiseerunud suhteliselt suurtele krüptofüütidele (Ph. *Cryptophyta*), *Keratella cochlearis*, *Kellicottia bostoniensis* ja *Conochilus unicornis* söövad aga väga väikeseid (1–3 μm) vetika- ja bakterirakke (Gilbert 1985a). Enamik vesikirbulisi kogub väiksemaid ja suuremaid toiduosakesi tõhusamalt võrreldes keriloomadega (Gilbert 1985a; Gilbert 1988a; Gilbert 1988; Espinosa-Rodriguez et al. 2012). Kui ühine ressurss ehk toit on piiratud, siis keriloomad ei ole võimelised konkureerima vesikirbulistega (Gilbert 1985a; Gilbert 1988a; Gilbert 1988; Fussmann 1996; Gilbert & MacIsaac 1991; Xi & Hagiwara 2007; Jaramillo-Londono & Pinto-Coelho 2010).

Looduslikes tingimustes on tavaliselt raske tõmmata täpset piiri ressursikonkurentsi ja häirimiskonkurentsi mõju vahele. Nende mehhanismide eraldamine on võimalik laboratoorsetes tingimustes, kasutades erinevaid eksperimente (Gilbert 1988; MacIsaac & Gilbert 1989; Gilbert & MacIsaac 1991). Mis siis võib põhjustada ressursi- ja häirimiskonkurentsi sama-aegset toimet või üleminekut ühelt mehhanismilt teisele?

Keriloomade ja vesikirbuliste vahelise ressursikonkurentsi tähtsamaks mõjutavaks teguriks on toidu kättesaadavus. Nagu juba varem öeldud, toidukonkurents on terav ainult siis kui keriloomade ja vesikirbuliste ühine toiduressurss on piiratud (Gilbert 1985a; Gilbert 1988a; Gilbert 1988, Gilbert & MacIsaac 1991; Fussmann 1996; Xi & Hagiwara 2007;

Jaramillo-Londono & Pinto-Coelho 2010), seega ressursikonkurents on välistatud toiduhulga kõrgel tasemel (Gilbert & MacIsaac 1991). Kui toitu on rikkalikult, siis on soositud suuremõõtmiliste isendite esinemine koosluses, kuid kui toiduhulk langeb, hakkavad domineerima väiksemad isendid (MacIsaac & Gilbert 1989), sest nende energiavajadus on madalam.

On teada, et vesikirbuline *Daphnia* võib mõjutada keriloomade arvukust nii ressursi- kui häirimiskonkurentsiga kaudu (Gilbert 1985a; Gilbert 1988a; MacIsaac & Gilbert 1989; Gilbert & MacIsaac 1991). Kui toitu on külluses, mõjutab *Daphnia* keriloomi peamiselt häirimiskonkurentsiga läbi. Kui aga toiduressursid on piiratud, siis valdab ressursikonkurents, kuigi ka siis võib *Daphnia* selektiivselt häirida tundlikumaid (ilma kaitsekohastumusega) keriloomi (Gilbert 1988a).

Tähtis on mitte ainult toiduhulk, vaid ka toidu kvaliteet ehk siis energiasisaldus ja koostis (Gilbert 1988a; Conde-Porcuna 2000; Espinosa-Rodriguez et al. 2012). Conde-Porcuna (2000) uuris kuidas lämmastiku ja fosfori sisaldus vetikates mõjutab ressursikonkurentsiga *Daphnia longispina* ja *Anuraeopsis fissae* vahel. Selgus, et P-piirang alandab vetikate toiteväärtust *A. fissae* jaoks, mis põhjustab keriloomade kõrgemat suremust ressursikonkurentsiga *Daphnia* vesikirpudega. N-piiratud toidu puhul kahanes *Daphnia* populatsioonikasv, seega *A. fissae* oli vähem mõjutatud konkurentsist ning tema populatsiooni eluiga oli pikem (Porcuna 2000).

Vesikirbuliste keha suurus mängib olulist rolli konkurentsiga keriloomadega (Gilbert 1985a; Gilbert 1988a; Gilbert 1988; MacIsaac & Gilbert 1989; Espinosa-Rodriguez et al. 2012). Laboratoorses uuringutes on leitud, et ~1,2 mm on vesikirbuliste kriitiline kehasuurus, millest allapoole vesikirbulised tavaliselt ei avalda mehaanilist mõju keriloomadele (Fussmann 1996). MacIsaac & Gilbert (1989) näitasid, et suuremad vesikirbulised (>1,2 mm), nagu *Daphnia pulex* ja *D. magna*, pärssisid *Keratella cochlearis* populatsiooni arvukust mõlema mehhanismi kaudu vaatamata toiduhulgale ning kerilooma populatsioon hääbus kiiremini kui kaheksa päevaga. Samas piiratud toidutasemel, kui toitu anti ainult 0,18 µg/ml igal teisel päeval, oli *K. cochlearis* võimeline väiksema vesikirbulise (<1,2 mm) *D. ambigua* populatsiooni mahasuruma. Kui hakati andma toitu kaks korda rohkem, siis toimus rollide vahetus.

Tavaliselt on keriloomade konkurentsivõimekus madalam kui vesikirbulistel (Gilbert 1985a; Gilbert 1988a; Xi & Hagiwara 2007). Gilbert (1985) pakub järgmiseid võimalikke seletusi, miks vesikirbulised võivad olla edukamad ressursikonkurentsiga keriloomadega: (1) vesikirbulistel on laiem toitumisnišš, sest võivad süüa nii suuremaid kui väiksemaid

toiduosakesi, mis ei ole keriloomadele kättesaadavad; (2) isegi kui vesikirbulised ja keriloomad konkureerivad samade toiduobjektide pärast, võivad vesikirbulised omada energeetilist eelist.

4.2. Häirimiskonkurents

Keriloomad, kes ujuvad liiga lähedal vesikirbulistele nende toitumisprotsessi ajal, võivad koos sissetuleva veevooluga sattuda vesikirbulise filteraparaati (Gilbert 1988b). Osad keriloomad läbivad filtreerimiskambri vigastamata, osad takerduvad kambrisse kauemaks ajaks ja vesikirbuline lükkab neid vahetuva veevooluga välja kas tervetena, vigastatutena või surnutena; üksikuid keriloomi neelatakse juhuslikult koos vetika- ja bakterirakkudega ka alla (Gilbert & Stemberger 1985; Gilbert 1988b; Gilbert & MacIsaac 1991; Gilbert & Dieguez 2011). Vesikirbuliste sellist vastasmõju keriloomadega nimetatakse häirimiskonkurentsiks ehk mehaaniliseks interferentsiks ning seda ei loeta kiskluseks järgmistel põhjustel: (1) herbivoorsed vesikirbulised ja keriloomad söövad peamiselt sarnast toitu (Gilbert 1985a; Gilbert 1988b; Espinosa-Rodriguez et al. 2012), samas kui tõeliste röövlomade toitumine sageli radikaalselt erineb nende saagi toidust; (2) suured vesikirbulised vigastavad ja tapavad keriloomi, kuid ainult väga suured võivad neid juhuslikult alla neelata; (3) herbivoorsete vesikirbuliste jaoks on allaneelatud keriloomadel väike toiteväärtus, sest neil võib olla raskusi kerilooma kehakatete (kutiikula ja rüü) seedimisel (Gilbert & MacIsaac 1991).

Paljud uurimused on pühendatud häirimiskonkurentsile vesikirbulise *Daphnia* ja keriloomade, peamiselt *Keratella cochlearis* vahel (Gilbert & Stemberger 1985; Burns & Gilbert 1986; Gilbert 1988a; Gilbert 1988b; MacIsaac & Gilbert 1989; Gilbert & MacIsaac 1991; Gilbert & Dieguez 2011). Tegemist on kõige laiemalt levinud ja sagedasemate zooplankteritega mageveekogudes (Gilbert 1988a). *Daphnia* toitub tavaliselt väikestest (0,5–20 µm) vetikarakkudest, kui suuremad osakesed sisenevad nende filteraparaati, tajutakse neid võõrarritajatena ja lükatakse tagasi välja (Gilbert 1988b).

Eespool sai mainitud, et tavaliselt looduslikus keskkonnas *Daphnia* mõjutab keriloomade arvukust nii ressursi- kui häirimiskonkurentsi kaudu samaaegselt (Gilbert 1985a; Gilbert 1988a; MacIsaac & Gilbert 1989; Gilbert & MacIsaac 1991). Mõlema mehhanismi osamõju keriloomade kooslustele sõltub vesikirbuliste populatsioonitihedusest ja isendite kehahõõrmetest. Kuid isegi üsna madal *Daphnia* populatsiooni tihedus võib põhjustada *Keratella cochlearis* populatsiooni arvukuse olulist kahanemist (Gilbert 1988a). Burns &

Gilbert (1986) näitasid oma uurimuses, et *Daphnia* isendid keskmise kehapikkusega 2,0 mm ja asustustihedusega 5 isendit/l eemaldasid ühe päeva jooksul 21,5% *Keratella* populatsioonist. Suuremad *Daphnia* isendid (3,0 mm) tihedusega 9 isendit/l olid võimelised elimineerima ühe päeva jooksul kõik keriloomad. Seetõttu võib lugeda kõige olulisemaks teguriks, mis kontrollib häirimiskonkurentsi, vesikirbuliste kehasuurust (Burns & Gilbert 1986; Gilbert 1988a; Gilbert 1988b). Ainult need vesikirbulised, kelle kehapikkus on >1,2 mm, mõjutavad keriloomi füüsiliselt ja häirimise intensiivsus kasvab ligikaudu lineaarselt koos *Daphnia* kehapikkusega (Gilbert 1988a; Gilbert 1988b). Mõned keriloomad, nagu näiteks *Brachionus rubrum*, *Keratella quadrata*, *K. crassa*, võivad eksisteerida koos suurte vesikirbulistega, sest omavad selliseid morfoloogilisi või/ja käitumuslikke jooni, mis kaitsevad neid vesikirbuliste häirimismõju eest (Gilbert 1988a; Gilbert 1988b; Gilbert & Dieguez 2011).

Keriloomade tundlikkus *Daphnia*-poolsele häirimismõjule sõltub ka kerilooma vanusest, suurusest ning vesikirbuliste näljatasemest (Gilbert 1988a). Seega *K. cochlearis* võimalus saada vigastatud või hukkuda sisenemisel või väljumisel vesikirbulise filteraparaadist väheneb kerilooma vanusega ja kasvab koos viibimisajaga seal (Burns & Gilbert 1986). Gilbert & Stemberger (1985) leidsid, et noored keriloomad on eriti tundlikud häirimiskonkurentsi sellepärast, et neil on veel liiga pehmed kehakatted, millel on veel nõrk kaitsefunktsioon. Viibimisaeg filteraparaadis tavaliselt väheneb koos kerilooma kehasuurusega. Suuremad keriloomad, näiteks *Asplanchna priodonta*, viibisid kambris <1 s, väiksemad, nagu *K. cochlearis*, *Polyarthra remata* ja *Synchaeta oblonga*, aga kauem (nt *S. oblonga* kuni 15 s.) (Gilbert 1988b).

Mehaaniline interferents tekitab veel üht võimalikku kahju keriloomade populatsioonidele. Kui *Daphnia* filteraparaati satuvad keriloomade emased koos viimaste külge kinnitunud munadega, siis suure tõenäosusega munad eralduvad emaslooma küljest kas filteraparaati sisenemisel või sealt väljumisel (Burns & Gilbert 1986; Gilbert 1988b). Katses mune kandvate keriloomadega, sai 11% emastest sisenemisel kambrisse viga ja kaotasid munad (Gilbert & Stemberger 1985). Sellised eraldatud munad jäävad looduskeskkonnas kaitsmata ja süüakse ära, või siis settivad sügavale, kus on külmad ja anaeroobsed tingimused, mis takistavad munade arengut ja koorumist (Gilbert 1988a). Munade eraldamine emasloomadest häirimiskonkurentsi tõttu võib kaudselt põhjustada munade hukkamise ja seega keriloomapopulatsiooni sündivuse kahanemise (Gilbert & Stemberger 1985).

Selline vesikirbuliste ja keriloomade vaheline interaktsioon on juhuslikku laadi ja seda ei ole lihtne interpreteerida. Kindlasti ei ole alust arvata, et kõik keriloomad saavad

vesikirbulise filteraparaadis kahju või surevad ära (Gilbert & Stemberger 1985; Burns & Gilbert 1986). Gilbert & Stemberger (1985) oma katses tõestasid, et suurem osa keriloomadest peale kokkupuutumist vesikirbulisega jäävad ellu. *Keratella* isenditest, mis olid isoleeritud peale väljumist *Daphnia* filteraparaadist, jäi 89,7% ellu vähemalt 20–24 tunniks. Vaatamata sellele, mängib häirimiskonkurents olulist rolli keriloomade looduslike koosluste kujundamisel, sest võib suurendada nõrgemate, tundlikumate ja kaitsekohastumuseta keriloomade suremust.

4.3. Kisklus

Lisaks konkurentsile on ka kisklus tähtis biotiline tegur, mis kontrollib zooplanktoni koosluste struktuuri. Mõlemad mehhanismid tavaliselt esinevad looduskeskkonnas koos, kuid kui kisklussurve alaneb, siis liikidevaheline või liigisisene konkurents muutub olulisemaks (Espinosa-Rodriguez *et al.* 2012). Zooplanktoni röövtoidulised esindajad võivad sarnaselt selgroogsetele röövloomadele avaldada selektiivset survet ning eemaldada kooslusest nõrgemat ja aeglasemat saaki. Kiskjatel on kaks troofilist rolli: (1) nad mõjutavad koosluste struktuuri ja funktsioneerimist läbi selektiivse toitumise; (2) ning ise on saagiks suurematele röövloomadele (nt kaladele) (Packard 2001).

Röövtoidulisi vesikirbulisi on teada kolm perekonda – *Polyphemus*, *Bythotrephes* ja *Leptodora*. Nende rindmikujalad moodustavad saagi püüdmise aparaadi, mille suurus (laialisirutatud haardevalmis jalad) määrab saagi maksimaalse võimaliku suuruse (Packard 2001).

Karnivoor *Bythotrephes longimanus* eelistab toiduks aeglast saaki suurusvahemikus 0,5–1,4 mm. Peamiselt toitub ta väiksematest vesikirbulistest, kuid tõenäoliselt ka keriloomadest. Senini on teada, et *B. longimanus* saagiks võivad olla ainult suured keriloomad perekonnast *Asplanchna* ja vahest ka *Conochilus unicormis*, kes moodustab kolooniaid läbimõõduga 0,4–2 mm (Hovius *et al.* 2006).

Polyphemus pediculus valib tavaliselt väiksemat saaki, nagu näiteks *Keratella*, ja eelistab väikestele kergelt haavatavaid keriloomi, nagu *Polyarthra* ja perekonna *Conochilus* üksikud isendid või väiksemad kolooniad (Packard 2001; Hovius *et al.* 2006).

Lisaks suurus-selektiivsusele mõjutab röövtoidulisi zooplanktereid saagi valikul morfoloogiliste ja käitumuslike kaitsekohastumuste olemasolu saakobjektidel. Näiteks keriloomal *Polyarthra* on põgenemismehhanismiks kiired hüpped kiirusega 36 mm/s, samas

kui tavaline keskmine ujumiskiirus on neil 0,3 mm/s (Gilbert 1985a). *Polyphemus* on aktiivne kiskja ja liigub palju kiiremini (15,4 mm/s) kui tema saak, seetõttu võib ta *Polyarthra* kinni püüda enne kui tema põgenemismehhanism sisse lülitub (Packard 2001). Keriloomad perekondadest *Keratella* ja *Kellicottia* omavad kaitseks ogasid (Gilbert 1988a), mis raskendab röövloomadel nende püüdmist. Kuid Packard (2001) leidis oma katse ajal *Kellicottia* rüüde jäänuseid, mille peal olid suured haavad, mis näitasid seda, et kiskjal *Polyphemus* õnnestub siiski haarata keriloomi vaatamata nende ogadele. On selgunud, et *Polyphemus* teeb oma lõugadega keriloomadesse auke ja imeb nende sisu niiviisi välja (Hovius *et al.* 2006). Vesikirbuliste selline käitumisstrateegia tõestab seda, et kiskjad evolutsioneeruvad koos oma saagiga.

Tuntud zooplanktoni kiskja on *Leptodora kindtii*, kes on vesikirbuliste seas üks suuremaid (kuni 18 mm pikk). *Leptodora* on samuti aktiivne kiskja, kes ujub saaki jahtides pidevalt vees ringi. *Leptodora* eelistab toiduks peamiselt endast kümme korda väiksemaid vesikirbulisi, kuid sööb ka aerjalgseid ja keriloomi (Browman *et al.* 1989).

Nagata *et al.* (2011) uurisid kerilooma *Brachionus urceolaris* munade elujõulisust peale seda, kui munadega emaslooma neelab alla *Leptodora kindtii*. Leiti, et osa mune läbis kiskja seedetrakti kahjustamata. Nagata *et al.* (2011) katse jooksul koorusid 75% seedumata munadest edukalt umbes 3 päeva jooksul peale väljumist vesikirbulise soolest. Munade vastupidavus (tänu paksule kestale) seedimisele on efektiivne strateegia, et kompenseerida populatsiooni kadu (Nagata *et al.* 2011).

Ka keriloomade hulgas esineb röövtoidulisi vorme, nagu perekonnad *Asplanchna* ja *Asplanchnopus* (Nandini & Sarma 2005; Chang *et al.* 2010). Keriloom *Asplanchna* on tuntud kiskja, kes toitub peamiselt teistest väiksematest keriloomadest, kuid on teada, et nad söövad ka väiksemaid vesikirbulisi. Näiteks *Asplanchna priodonta* ja *A. girodi* on omnivoorid ja tarbivad toiduks nii fütoplanktonit kui zooplanktonit, sealhulgas ka vesikirbulist *Borminopsis deitersi* (Chang *et al.* 2010). *Asplanchnopus* toitub samuti väikestest vesikirbulistest, keriloomadest ja ripsloomadest. Näiteks *A. multiceps* toitub meelsasti vesikirbulistest *Alona rectangula* ja *Pleuroxus aduncus* (Nandini & Sarma 2005).

4.4. Vahendatud vastasmõjud

Liikidevahelisi ökoloogilisi suhteid kooslustes võib klassifitseerida otsesteks ja kaudseteks. Otsene vastasmõju käsitleb ühe liigi esindajate otsest mõju teisele liigile, nagu näiteks

vesikirbuliste kisklus- ja konkurentsisuhted keriloomadega. Kaudse ehk vahendatud vastasmõjuga on tegemist siis, kui esimese liigi esindajad mõjutavad teist kolmanda liigi vahendusel (Moon *et al.* 2012). Liikidevaheline konkurents ja kisklus on tähtsaimad protsessid, mis mõjutavad looduslike koosluste struktuuri. Kisklus on lisaks ka üks tähtsamaid tegureid, mis mõjutab konkurentsivõimelist vastasmõju (Chase *et al.* 2002).

Lepiskalade kisklus võib kujundada zooplanktoni kooslusi. Kui zooplanktonitoidulisi kalu on palju, siis domineerivad veekogu zooplanktonis väiksemate isenditega liigid. Kui selliseid kalu on vähe või puuduvad nad üldse, siis on suuremad zooplankterid arvukamad ning nad võivad avaldada tugevat kisklussurvet väikesemõõtmelistele ja kergemini haavatavatele isenditele (Browman *et al.* 1989). Tõestatud on lepiskalade selektiivsus vesikirbuliste püüdmisel. Nad valivad suuremat ja nähtavamalt saaki (Conde-Porcuna & Declerck 1998). Keriloomad on aga üdjuhul liiga väikesed, et olla märgatud, samuti on nende energeetiline väärtus kalade jaoks väike (Gilbert 1985a; Gilbert 1988a). Seega, planktonitoidulised lepiskalad võivad vabastada keriloomi vesikirbuliste kisklusest ja/või konkurentsist (Gilbert 1988b; Browman *et al.* 1989). Näiteks ühes katses, kus tiigis ei esinenud lepiskalu, oli *Daphnia pulex* populatsiooni tihedus suur (10–100 isendit/l) ja keriloomade *K. cochlearis*, *Trichocerea* sp. ja *Polyarthra* sp. populatsioonide arvukused olid madalad, mida põhjustas konkurents vesikirpudega. Tiigis, kus lepiskalad (*Gambusia affinis*) esinesid, oli aga vähem vesikirbulisi ning keriloomade populatsioonid olid arvukamad (Gilbert 1988b).

Planktonitoidulised kalad nagu ka paljud teised kiskjad, eelistavad saagiks mune kandvaid vesikirbulisi. Sellised vesikirbulised on palju tundlikumad kiskluse suhtes, sest nad on rohkem märgatavad ja munade raskuse tõttu aeglasemad põgenemisel (Gilbert & Stemberger 1985; Gilbert 1988a; Conde-Porcuna & Declerck 1998). Kalade selektiivne toitumine reproduktiivsetest vesikirbulistest võib põhjustada munade arvukuse vähenemist ühe emase kohta ning seega vesikirbuliste populatsiooni kasvu langust (Conde-Porcuna & Declerck 1998).

Võrreldes keriloomadega võivad vesikirbulised olla tundlikumad ka teiste keskkonnategurite suhtes, nagu tsüanobakterite toksilisus, suspendeeritud setted, kemikaalid (nt insektitsiidid), klaasikääskede (*Chaoborus*) vastsete (Gilbert 1988a) ja vesikirbulise *Bythotrephes* kisklus (Hovius *et al.* 2006).

Keriloomade ja vesikirbuliste vertikaalne migratsioon vastuseks kiskja *Chaoborus* juuresolekule võib mõjutada nendevahelist konkurentsi, muutes nende taksonite ruumilist kattuvust (Gonzalez 1998). *Chaoborus* toitub nii keriloomadest kui vesikirbulistest (Gonzalez

1998; Conde-Porcuna & Declerck 1998). Ühelt poolt keriloomad võivad olla vabastatud konkurentsist vesikirbulistega tänu sellele, et *Chaoborus* vähendab näiteks *Daphnia* populatsiooni arvukust, kuna eelistab saagiks vesikirbulisi. Teiselt poolt võivad klaasiksääse *Chaoborus* kisklussurvest põhjustatud vesikirbuliste ja keriloomade vertikaalsed migratsioonid suurendada nende ruumilist kattuvust ja seega hoopis tõsta konkurentsi taset (Gonzalez 1998). Conde-Porcuna & Declerck (1998) väidavad, et *Chaoborus* vastsete kisklussurvele on minimaalne mõju keriloomade populatsioonide arvukusele ja koosluse struktuurile, mis võib olla tingitud keriloomade kõrgest reproduktiivsusest.

Hovius *et al.* (2006) on teinud kindlaks, et karnivoorsed vesikirbulised perekonnast *Bythotrephes* mõjutavad ka kaudselt teisi zooplanktoni liike. *Bythotrephes* muudab makrozooplanktoni kooslust, mõjutades sellega sekundaarselt mikrozooplanktoni kooslust (Hovius *et al.* 2006). *Bythotrephes* on invasiivne Põhja-Ameerika järvedes aastast 1993 ning sellest ajast alates on märgatud kolonialise kerilooma *Conochilus* populatsioonide kiiret kasvu. *Bythotrephes* eelistab keriloomadele suuremaid vesikirbulisi, nagu *Daphnia* sp. ja *Leptodora kindtii*, mille tulemusena kahaneb nende vesikirbuliste arvukus ja nad ei ole enam võimelised mõjutama keriloomade populatsioone (Hovius *et al.* 2007). *Conochilus* ei ole väga vastuvõtlik kiskja *Bythotrephes* survele, kuid on väga tundlik *Leptodora kindtii* kisklusele, kes reguleerib selle kerilooma arvukust (Hovius *et al.* 2006).

Zooplanktoni populatsioonitiheduste kõikumiste põhjusteks on traditsiooniliselt peetud kisklust, ressursikonkurentsi (toidu piirangud) või abiootilisi tegureid. Kuid ka zooplankteritel, nagu *Daphnia*, on levinud parasiidid ja neil on potentsiaal negatiivselt mõjutada oma peremehe populatsioone (Decaestecker *et al.* 2005). On teada, et väike algloom *Microsporidium* (= *Plistophora asperospora*) võib parasiteerida keriloomadel perekondadest *Asplanchna*, *Brachionus*, *Conochilus*, *Epiphanes*, *Polyarthra* ja *Synchaeta*, nakatades nende õhukesest kutiikulat. On mitu endoparasiitset seent, mis ründavad mullas elavaid keriloomi perekondadest *Adineta* ja *Philodina* (Nogrady *et al.* 1993). Parasiitide mõjust vesikirbuliste ja keriloomade vastasmõjudele ei ole teada. Tõenäoliselt parasiitide negatiivne mõju ühele neist rühmadest annab konkurentsieelise teisele.

Lisaks vesikirbulistele ja röövtoidulistele keriloomadele perekonnast *Asplanchna* mõjutab negatiivselt keriloomade kooslusi ka aerjalgsetete (Subcl. *Copepoda*) kisklussurve (Fussmann 1996; Conde-Porcuna & Declerck 1998). Röövtoiduliste aerjalgsete saagiks on ka vesikirbulised ning eelistatavalt mune kandvad emased, kes on kergelt haavatavad (Conde-Porcuna & Declerck 1998). Omnivoorsed ja herbivoorsed aerjalgsed on potentsiaalsed

toidukonkurendid (Fussmann 1996). Seetõttu mõjutavad aerjalgsed kaudselt ning tõhusalt vesikirbuliste ja keriloomade vahelisi suhteid.

Kaudseid mõjusid võib oodata ka siis, kui veekogu fauna koosseis nihkub, näiteks kui tsüanobakterid tõrjuvad teisi vetikaid, millest toituvad herbivoorsed vesikirbulised ja keriloomad, mingiks ajaks välja. Sellisel juhul võivad keriloomad saada eelise konkurentsivõime vesikirbulistega (Dumont 1977), sest on väiksemad ja rohkem selektiivsed toitumisel, ning oletatavasti seetõttu vähem tundlikud tsüanobakterite toksiinide suhtes (Hansson *et al.* 2007). Kuid on ka andmeid, et vesikirbulised on vähemtundlikud sinikute toksiinide suhtes võrreldes keriloomadega (Laugaste *et al.* 2007; Haberman *et al.* 2010). Hansson *et al.* (2007) uurisid kuut Rootsi järve ning leidsid, et vesikirbulistel (ja aerjagsetel) on tugev negatiivne seos siniku *Microcystis* toksiliste tüvedega. Mikrotsüstiin inhibeeris *Daphnia* sigimist ja populatsiooni kasvukiirust. Suured vesikirbulised (*Daphnia*) olid negatiivses korrelatsioonis sinikute toksiinidega, kuid väiksemate vesikirbuliste (*Bosmina*) biomassis ei märgatud mingeid olulisi muutusi (Hansson *et al.* 2007). Seega võib tsüanobakterite õitsengu ajal täheldada keriloomade arvukuse tõusu, sest väheneb häirimis- ja ressursikonkurents vesikirbulistega, kuna suuremad vesikirbulised vajavad rohkem toitu ja neelavad palju toksilisi tsüanobaktereid või jäävad nälga, kui nende filteraparaat ummistub niitjate tsüanobakterite massi tõttu (Gilbert 1988a; Hansson *et al.* 2007).

Kokkuvõttes võib öelda, et vesikirbuliste ja keriloomade vastasmõjud on paljudest biotilistest ja abiotilistest teguritest sõltuvad, mida peab arvestama nende zooplanktoni rühmade suhete uurimisel.

5. Keriloomade kaitsekohastumused

5.1. Morfoloogilised kaitsekohastumused

Paljud röövloomad veekeskkonnas eritavad kemikaale, mida nimetatakse kairomoonideks, ning mis kutsuvad nende saakobjektidel esile morfoloogilisi, käitumuslikke ja elutsüklite tasemel kohastumuslikke kaitsereaktsioone. Röövloomade poolt indutseeritavateks morfoloogilisteks kaitsekohastumusteks ripsloomadel ning keriloomadel on kasvav kehasuurus ja ogade areng, vesikirbulistel aga kehasuuruse vähenemine või ogade, kaelaogade ja kiivri pikenemine (Gilbert 2009).

Paljudel keriloomadel on morfoloogiliseks kaitsemehhanismiks pikad ogad (hüpodermaalsed väljakasvud) ning mõnedel liikidel suurem ja paksem kehakate ehk rüü. Kairomoonide poolt indutseeritud ogade areng järgnevatel põlvkondades hõlmab endas nii uute ogade lisandumise kui ka olemasolevate ogade pikenemise, mis tõhusalt takistavad kiskja või häirimiskonkurendi poolt allaneelamist (Gilbert 2013). Investeeringud ogadesse on kõige levinum kaitsekohastumus ja vastus kiskjate juuresolekule keskkonnas. Kaitsmise tõhusus sõltub nii ogade pikkusest ja jäikusest kui ka kerilooma kattekudede paksusest (Baião *et al.* 1999).

Palju vaatlusi ja uuringuid on tehtud kerilooma perekonna *Keratella* liikide kohta, kellele on iseloomulikud suured morfoloogilised muutused (polümorfism) ogade pikkuses, rüü suuruses ja kujus ning pinnastruktuurides (Xi *et al.* 2002). Gilbert'i (1988b) uuringu tulemused näitasid, et tagumise (posterioorse) oga olemasolu vähendab liigi *Keratella cochlearis* tundlikkust häirimiskonkurentidele *Daphnia* poolt. *K. cochlearis* f. *typica*, kellel on üks tagumine oga, oli vähem vastuvõtlik vesikirbu *D. pulex* häirimise suhtes kui *K. cochlearis* f. *tecta*, kellel puudub tagumine oga, kuid kehasuurus on sama. *K. testudo* tagumiste ogadega isendid olid samuti vähem ohustatud *D. pulex* mehaanilisest häirimisest võrreldes vormidega, kellel ei olnud ogasid (Gilbert 1988). Kahe indutseeritud ogaga (pikkusega umbes 40 µm) varustatud *K. testudo* vormidel oli 4 korda väiksem tõenäosus saada alla neelatud *Daphnia* poolt (Gilbert 2011).

Keratella ogade arengut indutseerivad erinevad selgrootud kiskjad (*Asplanchna*, *Chaoborus* vastsed, aerjalgsed, vesikirbulised) ja häirimiskonkurendid (*Daphnia*) (Gilbert & Kirk 1988; Gilbert 2009). *Asplanchna* ja vähilaadsete kairomoonid on erinevad, seega ka keriloomad reageerivad erinevate kiskjate juuresolekule ümbritsevas keskkonnas erinevalt (Gilbert 2013). Liikidel *K. cochlearis* ja *K. testudo* toimub *Asplanchna* ja vesikirbuliste

kairomoonide juuresolekul sarnaste morfoloogiliste kaitsekohastumuste areng, sama perekonna liigil *K. tropica* on aga tugevam vastus vesikirbuliste kairomoonidele (Gilbert 2009; Gilbert 2013). Gilbert'i (2009) katses *Asplanchna* ja *Daphnia* poolt indutseeritud *K. tropica* fenotüübid erinesid väga selgelt. Kui *Asplanchna* kairomoonide kontsentratsioon suurenes, siis *K. tropica* parempoolne tagumine oga pikenes kuni 4 korda (keskmisest 24 µm-st kuni 110 µm-ni) ja teine vasakpoolne oga (keskmiselt umbes 20 µm pikk) järk-järgult lühenes kuni täieliku kadumiseni. Kui *Daphnia* kairomoonide kontsentratsioon suurenes, kasvasid *K. tropica* mõlemad tagumised ogad samal ajal 1,5–3 korda (parempoolne kuni 37 µm, vasakpoolne kuni 30,8 µm) (Gilbert 2009). Hilisemas katses *Daphnia* populatsioonitiheduse suurenemisega *K. tropica* parempoolsed ja vasakpoolsed posterioorsed ogad pikenesid 39,4 µm-st (kui *Daphnia* puudus) kuni 72,6 µm-ni (*Daphnia* keskkonnas olemas) (Gilbert 2011).

Asplanchna kairomoonide kontsentratsiooni kasv põhjustab ka keriloomal *Brachionus calyciflorus* pikemate ogade kujunemist (Guo *et al.* 2011; Gilbert 2013). *B. calyciflorus* suurendab tagumiste ogade pikkust, samal ajal vähem investeerides sigimisse, alandades viljakust. Seega ressurside jaotus kasvu ja sigimise vahel tundub olevat paindlik ja võimeline reageerima kisklusriskile (Guo *et al.* 2011).

Mehaanilise interferentsi ajal keriloomade ogad ärritavad *Daphnia* isendit ja võivad teda kahjustada, kui ta juhuslikult haarab keriloomi filteraparaati ning püüab neid alla neelata (Gilbert 1988). Tõenäoliselt pikkade anterioorsete ja posterioorsete ogade tõttu jäävad keriloomad vesikirbu rindmikujalgade sulgjustesse harjastesse kinni, mis raskendab vesikirbulisel kerilooma allaneelamist või vigastamist (Gilbert & MacIsaac 1991).

Ühe kiskja poolt indutseeritud pikad ogad võivad suurendada kerilooma haavatavust teise kiskja poolt. Mõningaid tõendeid selle kohta pakub *K. tropica* näide. Tema pikema posterioorse oga areng, kutsutud esile aerjalgsete või teiste vähilaadsete poolt, võib küll vähendada aerjalgsete kiskluse mõju, kuid tunduvalt suurendada vastuvõtlikkust selgsõudurite (Fam. *Notonectidae*) kisklusele (Gilbert 2013).

On oluline märkida, et keriloomade ogade areng võib olla põhjustatud ka muudest teguritest peale kiskjate kairomoonide. Nii madal veetemperatuur kui vähene toidu kättesaadavus võivad stimuleerida ogade pikenemist mõnedel keriloomadel (Xi *et al.* 2002; Gilbert 2013). Oligotroofses ja külmas veekeskkonnas võib esineda rohkem keriloomi pikkade ogadega. Eutrofeerunud ja soojas veekogus on rohkem lühemate ogadega isendeid (Xi *et al.* 2002).

Morfoloogilised kaitsekohastumused määravad keriloomade vastuvõtlikkust kisklusele ja häirimiskonkurentidele, seetõttu on sellistel adaptatsioonidel tõenäoliselt oluline osa keriloomade populatsioonide arvukuse ja koosluste liigirikkuse kujunemisel (Gilbert & Kirk 1988). Morfoloogiliste kaitsemehhanismide välja arendamine võib olla keriloomade tõhusaks strateegiaks röövlomadega kooseksisteerimisel ja ellu jäämisel.

5.2. Käitumuslikud kaitsekohastumused

Morfoloogiliste kaitsekohastumuste kõrval omavad paljud keriloomad ka käitumuslikke kaitsevastusi kisklusele ja mehaanilisele häirimisele. Kõige rohkem levinud ja tänaseks päevaks suhteliselt hästi uuritud käitumuslikuks kaitsekohastumuseks on põgenemine häirija eest (Gilbert 1985b; Kirk & Gilbert 1988; Gilbert & Kirk 1988; Packard 2001; Xi *et al.* 2002; Hovius *et al.* 2006; Hochberg & Gurbuz 2008). Põgenemismehhanismi omavad keriloomad perekondadest *Keratella*, *Polyarthra*, *Hexarthra* ja *Filinia* (Gilbert 1985b; Gilbert 1988; Kirk & Gilbert 1988; Gilbert & Kirk 1988; Packard 2001; Hochberg & Gurbuz 2008).

Gilbert & Kirk (1988) näitasid oma uuringus, et *Keratella* põgenemine *Asplanchna* ja *Daphnia* eest on tõhus käitumuslik kaitsemehhanism, mis täiendab nende keriloomade morfoloogilisi kaitsekohastumusi (nt pikad ogad). *Keratella testudo* ja *K. cochlearis* põgenemisreaktsioon avaldub ujumiskiiruse ortokineetilises tõusus, mis katsetes kestis 2 s ja ulatus liikumistrajektoori nihkes 2 mm kaugusele ärritusallikast. Sattumisel *Daphnia* filteraparaati sisenevasse veevoolu, *Keratella* ujumiskiirus kiiresti tõusis põgenemisprotsessi esimese veerandi jooksul umbes 3,6 korda kuni 1,8 mm/s ja seejärel järk-järgult langes tavalise ujumiskiiruseni 0,48–0,55 mm/s (Gilbert & Kirk 1988). Arvatavasti liigub *Keratella* veemassis kerielundi ripsmete abil ja võib tõsta oma ujumiskiirust, kui kerielundi ripsmete liikumise rütm kiireneb (Gilbert & Kirk 1988; Wallace 2002; Hochberg & Gurbuz 2008). *Keratella* põgenemismehhanism on tõenäoliselt vähemalt osaliselt efektiivne selgrootute kiskjate ja häirimiskonkurentide vastu, kelle toitumiskäitumine on sarnane *Asplanchna* ja *Daphnia* omadega (Gilbert & Kirk 1988). Kui põgenemiskiirusest ei piisa, et vältida kinnipüüdmist või filtreerimiskambrisse sattumist, siis on võimalik, et morfoloogilised kaitsekohastumused aitavad *Keratella* liikidel pääseda elusana.

Sarnaselt perekonna *Keratella* esindajatele, kasutavad kerielundit ujumisel keriloomad perekonnast *Filinia*. Lisaks sellele omab *Filinia* pikki harjasjaid lihastega

varustatud külgmisi ujujätkeid, mis aitavad kiiresti justkui hüpeta pögeneda kiskja käest (Gilbert & Kirk 1988; Hochberg & Gurbuz 2008).

Keriloomadel perekonnast *Polyarthra* on põgenemismehhanismiks analoogilised kiired hüpped kiirusega kuni 36 mm/s, samas kui nende loomade tavaline keskmine ujumiskiirus on ligikaudu 0,3 mm/s (Gilbert 1985b; Kirk & Gilbert 1988; Packard 2001). *Polyarthra* omab 12 mõlakujulist keha külgedel paiknevat arenenud lihaste süsteemiga varustatud ujujätket, mis võimaldavad kiiresti liikuda või teostada kiireid hüppeid 0,2–3,0 mm kaugusele sõltumatult kerielundi aktiivsusest (Gilbert 1985b; Kirk & Gilbert 1988; Hochberg & Gurbuz 2008). Tavaliselt enamik keriloomi liiguvad vees ujudes spiraalselt, mis arvatavasti on tingitud vee viskoossusest või välisärritajatest (Hochberg & Gurbuz 2008). *Polyarthra* ujub asünkroonselt ujujätkeid liigutades pidevalt hüpeldes. Tema põgenemist vastus ärritajale koosneb 1–3 tsüklilisest jätkete liigutustest. Üks tsükel võib kesta 26 ms: esimese 13 ms jooksul keriloom tõstab oma jätked ülesse pea kohale, teise 13 ms jooksul laseb need alla normaalsesse asendisse, kus jätkab asünkroonseid liigutusi (Gilbert 1985b). Sellist põgenemist vastust võivad kutsuda esile kas füüsiline kontakt kiskjaga, häirimiskonkurendiga või veevoolu ärritused (veevoolu kiiruse muutus, mida põhjustab lähenev organism) (Kirk & Gilbert 1988). Gilbert'i (1988b) katses peaaegu kõik *P. remata* isendid (96 %) pääsesid vesikirbu *Daphnia pulex* filteraparaati tõmbamisest tänu põgenemishüpetele.

Keriloomadel perekonnast *Hexarthra* on eelmisega sarnane käitumuslik kaitsekohastumus. *Hexarthra* isenditel on 6 mõlakujulist radiaalset külgmist jätket, mille abil nad tõstavad oma ujumiskiirust ja sooritavad sarnaselt *Polyarthra* liikidele kiireid hüppeid (Hochberg & Gurbuz 2008). *Hexarthra* ja *Polyarthra* kiire reaktsioon, suur ujumiskiirus ja ennustamatu hüppe suund on väga tõhus kaitsekohastumus selgrootute kiskjate ja häirimiskonkurentide vastu (Gilbert 1985b; Kirk & Gilbert 1988; Packard 2001; Hochberg & Gurbuz 2008).

Keriloomade põgenemisreaktsiooniks ei ole ainult ujumiskiiruse tõus ja kiired hüpped, vaid ka liikumise suuna muutus ja keha pöörlemine, mis muudab kerilooma raskemini kättesaadavaks kiskja korduva rünnaku ajal, sest saak kaob röövloomade vaateväljast. Kuigi selline põgenemisstrateegia on väga tõhus kiskluse ja häirimiskonkurentsi vältimisel, võivad keriloomad olla ohustatud mingi teise röövloomade kisklusest (Hochberg & Gurbuz 2008).

Keriloomade seas on liike, kes elavad kolooniatena, näiteks *Floscularia ringens*, liigid perekondadest *Conochilus* ja *Lacinularia* (Gilbert 1988; Packard 2001; Wallace 2002). On välja toodud kolm olulist põhjust, miks esineb mõnedel keriloomadel koloonialisus: (1) koloonialine eluviis võib parandada isendite energieetikat; (2) koloonial võib olla väiksem

kisklusrisk; (3) koloonia moodustamise viis (erinevat päritolu isendite liitumine) suurendab geneetilist mitmekesisust (Wallace 2002).

Conochilus unicornis moodustab 2–100 isendist sfäärilisi kolooniaid kuni 2 mm läbimõõdus (Gilbert 1988b; Hovius *et al.* 2006), mis on liiga suured, et mahtuda *Daphnia* filteraparaati ja on liiga jäigad, et läbida pilu karapaksi poolmete vahel (Gilbert 1988b). Ka röövtoidualisele vesikirbulisele *Polyphemus* on keriloomade suuremad kolooniad raskesti kättesaadavad ja ta ei ole võimaline neid alla neelama. Väiksemad kolooniad ja üksikud *Conochilus* isendid on aga kergelt haavatavad (Packard 2001). Hovius *et al.* (2006) leidsid oma uuringus, et kiskjast vesikirbuline *Bythotrephes longimanus* vältis toitumist *Conochilus* kolooniatest sõltumata nende suuruselt. Võimalikuks seletuseks sellele võib olla see, et *Conochilus* isendid hoiavad ennast kõik koos sültjas maatriksis, mis võib olla ebameeldiv kiskjatele (Hovius *et al.* 2006). Seega mõnede keriloomade kaitsestrateegiaks on kolooniate moodustamine, mis võib olla tõhusaks käitumuslikuks kaitsekohastumuseks.

5.3. Kaitsekohastumused elutsüklite tasemel

Keriloomad on kõik väikesed, suhteliselt lühikese elueaga ja kiiresti sigivad organismid. Erinevad liigid reageerivad stressi tekitavatele keskkonnateguritele (toidupuudus, kõrge kisklusrisk) erinevate muutustega elutsüklite mustrites (Stelzer 2005).

Keriloomad läbivad peale munast koorumist kolm eluetappi: prereproduktiivne, kui toimub kerilooma keha kasv, reproduktiivne faas (tavaliselt kõige pikem), kui keriloom toodab järglasi partenogeneetiliselt, ja postreproduktiivne etapp. Viimane etapp esineb sageli laboratoorses kultuurides, kuid on tõenäoliselt haruldane looduslikes populatsioonides (Ricci & Balsamo 2000). Keriloomadel klassist *Monogononta* on peamiseks sigimisviisiks partenogenees, mis võib vahelduda biseksuaalse faasiga (heterogoonia), kui keriloomad toodavad püsimume. Klassi *Bdelloidea* esindajad on aga ainulaadsed, sest ei produtseeri püsimume ja nende sigimisviisiks on ainult partenogenees (Ricci & Balsamo 2000; Wallace 2002; Segers 2008). Bdelloidid on võimelised minema puhkeseisundisse oma elu kõikide etappide jooksul (Ricci & Balsamo 2000). Enamiku keriloomade (v. a. *Bdelloidea*) elutsükkel algab, kui püsimumadest kooruvad amiktilised emased. Need emased produtseerivad partenogeneetilisi diploidseid mune, millest arenevad uued partenogeneetilised emased (Wallace 2002; Gilbert 2003). Kui elukeskkonna tingimused muutuvad, siis partenogenees vaheldub biseksuaalse sigimisviisiga (Wallace 2002), mis algab sellest, kui osa amiktilisi

emaseid munevad mune, millest kooruvad miktilised emased. Need omakorda produtseerivad haploidseid mune, millest partenogeneetiliselt arenevad isased. Haploidsete munade viljastamisel arenevad püsimunad (Gilbert 2003).

Paljud kiskjad eraldavad keskkonda kairomoone, mis indutseerivad nende saakobjektidel efektiivseid morfoloogilisi, käitumuslikke ja elutsükli tasemel kaitsekohastumusi (nt muutused esimese reproduktsiooni vanuses ja kehasuuruses, viljakuses, puhkeseisundisse minek) (Gilbert 2009). Kiskjate ja/või konkurentide mõju keriloomade elutsükli muutustele on veel vähe uuritud (Conde-Porkuna 1998). Zooplanktoni käitumise uuringud näitavad, et keemilised signaalid sünkroniseerivad elutsükli tähtsaid protsesse nagu toitumine, kaitse kiskja eest ning paaritumine (Guo *et al.* 2011).

Püsimunade tootmist ja üldiselt keriloomade dormantsust ehk puhkeseisundit võib lugeda kaitsekohastumuseks elutsükli tasemel. Dormantsuse abil on keriloomade populatsioon võimeline üle elama ebasoodsad keskkonnatingimused ja taasalustama aktiivsust (munade areng või looma „ülestõusmine“) (Ricci & Balsamo 2000). Paljude keriloomade püsimunad on paksukestalisel ja suuremad kui partenogeneetilisel munad. Püsimunad on vastupidavad temperatuuri kõikumiste ja kuivamise suhtes, tänu millele on keriloomad kohastunud passiivseks levimiseks tuule, vee ja teiste organismide abil (Segers 2008). Samas nõuab biseksuaalne sigimisviis palju energiat, seetõttu toodetakse isaseid ja seejärel püsime peamiselt populatsiooni kõrgema arvukuse ajal, kui energiaressursse on piisavalt (Gilbert 2003).

Conde-Porkuna (1998) analüüsis liigi *Keratella cochlearis* elutsükli parameetrite muutusi *Daphnia* poolt vahendatud kemikaalide esinemisel ja puudumisel keriloomade elukeskkonnas. Tema uuring ei tuvastanud erilisi elukäigu muutusi. *K. cochlearis* eluiga (keskmiselt 15,10 päeva) ning embrüonaalse arengu kestus (keskmiselt 5,43 päeva) kontrollkeskkonnas ja *Daphnia* juuresolekul ei olnud oluliselt erinevad. Kuid *Keratella* järglaste arv emase kohta ja populatsiooni kasvukiirus langesid märgatavalt *Daphnia* kairomoonide esinemisel (Conde-Porkuna 1998).

Guo *et al.* (2011) töö näitas, et keriloomad kasutavad kiskjate ja konkurentide juuresolekul muutuvat elutsükli strateegiat (madal reproduktsioonitase ja kõrge ellujäämine *versus* kõrge reproduktsioonitase ja madal ellujäämine). Katsetes liigiga *Brachionus calyciflorus* vähenes viimasel järglaste tootmine ja langes populatsiooni kasv karnivoorse kerilooma *Asplanchna* juuresolekul, mis võib olla tingitud suurenenud energiakulutustest morfoloogiliste kaitsemehhanismide tootmiseks (posterioorsed ogad) (Guo *et al.* 2011). Ilmselt on ressursside jaotus paindlik ja lõivusuhtes (*trade-off*) kerilooma elutsükli

omadustega (Stelzer 2005). *Daphnia* juuresolekul aga toimus vastupidine protsess – keriloomade järglaste tootmine ja populatsiooni arvukus kasvasid (Guo *et al.* 2011).

Stelzer (2005) väidab, et elutsükli teooria peamiseks juhtmõteks on see, et üksikud elukäiguomadused ei saa varieeruda sõltumatult teistest, nad on piirangutega ja lõivusuhetes (*trade-off*) terves süsteemis. Lõivusuhte puhul muutused ühes elukäiguomaduses (nt praegune sigimine) põhjustavad teise omaduse muutumist (nt ellujäämist tulevikus). Lõivusuhet, kus praegune sigimise kasv põhjustab tulevikus madalamat ellujäämist ja/või sigivust, nimetatakse sageli sigimise hinnaks (Stelzer 2005). Vastavalt sigimise hinna teooriale, ressurside jaotamisel sigimise ja ellujäämisvõime vahel peaks eeldatavasti olema negatiivne korrelatsioon (Guo *et al.* 2011).

Püsimunad, partenogenees, suhteliselt lühike elutsükkel ja kaitsekohastumused on ilmselt olulisemad omadused, mis võimaldavad keriloomade ellujäämist konkurentsisis ja kisklussurve all ning võimaldavad kooseksisteerimist kiskjatega ja konkurentidega.

6. Järeldused

Vesikirbulised (*O. Cladocera*) ja keriloomad (*Ph. Rotifera*) on tähtsal kohal zooplanktoni kooslustes ja olulised komponendid veekogude toiduvõrgustikes, kus muutused ühes komponendis mõjutavad paratamatult teisi.

Keriloomade ja vesikirbuliste populatsioonitihedusi mõjutavad mitmed abiootilised ja biootilised tegurid, sealhulgas omavahelised vastasmõjud. Enamikes süsteemides on keriloomade ja vesikirbuliste populatsioonid kontrollitud alt-üles („*bottom-up*“) regulatsiooniga, mille korral limiteerivaks teguriks on toiduressursside jaotus ja kättesaadavus (Conde-Porcuna & Declerck 1998). Kui toiduahela ühel tasemel arvukus kasvab, siis kõrgematel tasemetel toimub vastavalt muutus samas suunas. Seega herbivoorsete vesikirbuliste ja keriloomade populatsioonide arvukused kasvavad koos fütoplanktoni hulga suurenemisega. Kui aga toiduressursside hulk ja kvaliteet langeb, siis hakkab kahanema ka tarbijate arvukus ning kasvab nii liigisisene kui liikidevaheline ressursikonkurents, kui nende toitumisnišid kattuvad. Lisaks ressursipiirangule on teiseks oluliseks teguriks, mis mõjutab konkurentsi vesikirbuliste ja keriloomade vahel, vesikirbuliste kehamõõtmed. On teada, et ~1,2 mm on vesikirbuliste kriitiline keha pikkus, millest allapoole nad ei ole võimelised mehaaniliseks interaktsiooniks keriloomadega ning mõjutavad keriloomade populatsioone ainult ressursikonkurentsi kaudu. Üldiselt on vesikirbulised edukamad konkurentsis keriloomadega, sest nad ei ole väga selektiivsed toiduobjektide suhtes. Kuid võib esineda olukordi, kus keriloomad võivad olla edukamateks konkurentideks. Näiteks laborikatsetes (MacIsaac & Gilbert 1989) oli *Keratella cochlearis* võimeline maha suruma väiksema vesikirbulise *Daphnia ambigua* (<1,2 mm), kui nende toiduressurssid olid väga piiratud. Kui aga toiduressurss oli rikkalik, siis osutus *D. ambigua* edukamaks. Mis võiks olla selle põhjuseks, mainitud uurimusest ei selgunud. Oletan, et keriloomad, vaatamata oma selektiivsemalele toitumisele, ei ole väga energiakulukad, kuna on väiksemad ning seetõttu ei vaja nii palju toiduressursse kui nendest mitu korda suuremad vesikirbulised. Vähe on informatsiooni keriloomade ja väiksemate vesikirbuliste ressursikonkurentsi kohta, seda eriti looduslikest kooslustest.

Vesikirbuliste häirimiskonkurentsi mõju keriloomadele pakub suurt huvi. Tänapäevaks on enim uuritud *Daphnia* mehaanilist interferentsi *Keratella* liikidega. Sellist vastasmõju ei tohi lugeda kiskluseks, sest keriloomade kinni püüdmine vesikirbulise filteraparaadiga ja edasine võimalik allaneelamine on juhuslik ning tegemist on herbivoorsete vesikirbulistega, kes omavad keriloomadega sarnast toitumisnišši. Häirimiskonkurentsi mõjutavad

vesikirbuliste kehasuurus, populatsiooni tihedus ja ressursside hulk. Keriloomade populatsiooni mõjutavad negatiivselt läbi häirimiskonkurentsi tavaliselt vesikirbulised keha pikkusega >1,2 mm, kui nende toidubaas on rikkalik. Looduslikes zooplanktonikooslustes toimivad ressursi- ja häirimiskonkurentid vesikirbuliste ja keriloomade vahel samaaegselt ja neid mehhanisme ei ole kerge lahutada.

Keriloomade ja vesikirbuliste populatsioone reguleerib ka ülevalt-alla („*top-down*“) kontrollmehhanism, kui toiduahela ülemisel tasemel toimuv kiskja arvukuse muutus mõjutab alumisel tasemeel tema saagi arvukust. Vesikirbuliste ja keriloomade vastasmõjudes ning üldiselt ökosüsteemides on kisklusel oluline roll. Kiskjad mõjutavad saakliikide arvukust, populatsioonidünaamikat ja koosluste struktuuri. Kui kiskja on väga efektiivne, siis võib kisklus olla palju olulisemaks piiravaks teguriks kui ressursid (Chase *et al.* 2002).

Kisklus mõjutab vesikirbulisi ja keriloomi nii otseselt kui kaudselt. Otseseks on vesikirbuliste ja keriloomade vaheline vastasmõju. Röövtoidulised vesikirbulised perekondadest *Polyphemus*, *Bythotrephes* ja *Leptodora* võivad toituda keriloomadest ja negatiivselt mõjutada nende arvukust. Kuid ka karnivoorsed keriloomad *Asplanchna* ja *Asplanchnopus* on võimelised mõjutama vesikirbuliste populatsioonikasvu, toitudes noorematest ja väiksematest vesikirbulistest.

Keriloomade ja vesikirbuliste vastastikmõjusid kaudselt mõjutavad zooplanktonitoidulised kalad (lepiskalad ja ka röövkalade noorjärgud) ning teised selgrootud kiskjad (nt *Chaoborus*, *Copepoda*). Kolmanda liigi kisklus võib vähendada, suurendada või vähe mõjutada teise liigi kisklussurvet esimese liigi suhtes või nende vahelist konkurentsi. Nii näiteks (Hovius *et al.* 2006; Hovius *et al.* 2007) toitub kiskja *Bythotrephes* selektiivselt *Daphnia* ja *Leptodora* isenditest, vähendades nende populatsioonide arvukusi, mis toob kaasa *Daphnia* konkurentsivõimekuse languse ja *Leptodora kindtii* kisklussurve vähenemise keriloomadele. Järelikult suuremate selgrootutest kiskjate olemasolu zooplanktonikoosluses võib oluliselt modifitseerida vesikirbuliste ja keriloomade vahelisi interaktsioone ning seeläbi keriloomakoosluste struktuuri.

Tänapäeval on aktuaalseks probleemiks veeökoloogias tsüanobakterite vohamine. Selle põhjuseks võivad olla veekogude eutrofeerumine ja kliima soojenemine (Laugaste *et al.* 2007). Tsüanobakterid võivad mõjutada zooplanktoni kooslusi nii otseselt kui kaudselt. Otsene mõju avaldub siis, kui herbivoorsed zooplankterid toituvad mürgistest sinikutest ja surevad tsüanotoksiinide tõttu või kui nende filteraparaat ummistub.

Olukord Peipsi järve planktonis viimastel aastatel (alates 2000 aastast) on täiesti erinev võrreldes varasemate aastatega (Laugaste *et al.* 2007). Zooplanktoni hulga oluline

langus on jälgitav üheksakümnendate aastate lõpust, kui paralleelselt hakkas kasvama tsüanobakterite hulk (Haberman *et al.* 2010). Sellest ajast alates esineb nende massilisi puhanguid Peipsi järves igal suvel. 2005. aastal keriloomade arvukus langes kuni viis korda, vesikirbuliste ja aerjalgsete arvukus ja biomass langesid aga umbes kaks korda (Laugaste *et al.* 2007). Teadlased oletavad, et tsüanobakterid ja nende toksiinide esinemine on peamine faktor, mis põhjustab Peipsi järve zooplanktoni arvukuse kahanemist, eriti keriloomade osas (Laugaste *et al.* 2007; Haberman *et al.* 2010). Laugaste *et al.* (2007) pakuvad, et võimalikuks peamiseks põhjuseks suuremate zooplankterite (vesikirbulised ja aerjalgsed) arvukuse vähenemises on kalamaimude ja lepiskalade (nt tint) kisklussurve. Kuid Haberman *et al.* (2010) ei nõustu sellega ja väidavad, et kalade mõju Peipsi järve zooplanktonile oli märkimisväärne 1960-tel aastatel, kui kalakooslustes domineerisid zooplanktontoidulised räabis ja tint. Praeguseks on järve kalavaru oluliselt langenud kalatööstuse surve all, seega lepiskalade mõju zooplanktonile ei ole tõenäoliselt nii suur (Haberman *et al.* 2010).

Uurides teaduskirjandust, ei leidnud käesoleva töö autor uurimusi, mis käsitleksid vesikirbuliste ja keriloomade vastastikmõjusid Peipsi järves. Arvestades Laugaste *et al.* 2007 ja Haberman *et al.* 2010 töödega, võib oletada, et kuna Peipsi järves domineerivad zooplanktonis herbivoorsed keriloomad ja vesikirbulised, siis valdavateks nendevahelisteks vastastikmõjudeks võiksid olla ressursi- ja häirimiskonkurents. Sellise hüpoteesi püstitamine võiks olla väljakutseks edaspidiseks uurimistööks.

Parasiitide osa toiduahelate ja zooplanktonikoosluste struktuuri modifitseerimisel on veel üks vähe uuritud probleem. Ei ole teada kuivõrd ulatuslikult mõjutavad parasiidid vesikirbuliste ja keriloomade vastasmõjusid. Kuid võib oletada, et looduslikus keskkonnas parasitism kindlasti mängib mingit reguleerivat rolli nende organismide suhetes.

Paljud kiskjad eraldavad keskkonda kairomoone, mis kutsuvad nende saakobjektidel esile kaitsevastuseid. Vaatamata keriloomade väikestele kehamõõtmetele ja lihtsale närvisüsteemile võib neil leida mitmesuguseid huvitavaid kaitsekohastumusi. Reageerides kiskjate poolt vette eritatavatele kairomoonidele ja otsestele ärritajatele on keriloomad võimelised arendama morfoloogilisi, käitumuslikke ja elutsükli tasemel kaitsekohastumusi. Mõnedele keriloomadele (*Keratella*, *Kellicottia*, *Brachionus*) on iseloomulikud rüü väljakasvud ehk ogad, mis vesikirbuliste kisklussurve ja mehaanilise interferentsi mõjul võivad järgnevates põlvkondades kasvada pikemaks ja jäigemaks. Peamiseks levinumaks käitumuslikuks kaitsekohastumuseks on põgenemisreaktsioon, kui keriloomad on võimelised tõstma oma ujumiskiirust (nt *Keratella*) või teostama kiireid hüppeid (*Filinia*, *Polyarthra*, *Hexarthra*) vastuseks ärritajale. Kolooniite moodustumine võib kaitsta keriloomi

häirimiskonkurentide ja mitte väga suurte röövloomade käest. Keriloomade partenogeneetiline sigimisviis, püsimunade moodustamine (Cl. *Monogononta*, Cl. *Seisonidea*) või puhkeseisundi olemasolu (Cl. *Bdelloidea*) on kaitsekohastumused elutsüklite tasemel. Partenogeneetiline sigimisviis aitab säästa energiat, mida emasloomad kasutavad populatsioonitiheduse kiireks kasvuks ja morfoloogiliste ning käitumuslike kaitsekohastumuste arendamiseks. Püsimunad või puhkeseisund aitavad üle elada ebasoodsaid keskkonnatingimusi ja vältima ruumiliste ja ajaliste nišside kattuvust röövloomadega. Üldiselt keriloomade kaitsekohastumused võivad olla tõhusaks kaitseks vesikirbuliste mehaanilise interferentsi ja kisklussurve vastu.

Kokkuvõte

Käesoleva töö eesmärgiks oli anda ülevaade vesikirbuliste (*O. Cladocera*) vastastikmõjudest keriloomadega (*Ph. Rotifera*), vesikirbuliste mõjudest keriloomade populatsioonidünaamikale ning keriloomade kaitsekohastumustest vähendamaks vesikirbuliste mõju.

Vesikirbulised mõjutavad keriloomi läbi kiskluse ja ressursi- ning häirimiskonkurentsi. Herbivoorsete vesikirbuliste ja keriloomade toitumisnišid kattuvad, seega piiratud toidu hulk ja kehvem kvaliteet põhjustavad nende vahelist ressursikonkurentsi. Üldiselt on vesikirbulised tõhusamad ressursikonkurendid ja mõjutavad keriloomade populatsiooni arvukust negatiivselt. Teatud tingimustel on keriloomad toidukonkurentsis edukamad ja võivad väikeste vesikirbuliste populatsiooni alla suruda.

Suured vesikirbulised (>1,2 mm) võivad paralleelselt ressursikonkurentstile negatiivselt mõjutada keriloomade populatsioonitihedust läbi mehaanilise interferentsi. Häirimiskonkurentsi mõju avaldub siis, kui vesikirbulised toitumisprotsessi ajal juhuslikult tõmbavad keriloomi veevooluga oma filterparaati. Keriloomade ellujäämine sõltub nende kaitsekohastumuste efektiivsusest, keha suuruselt ja viibimisajast vesikirbulise filterparaadis.

On teada karnivoorsete vesikirbuliste kolm perekonda - *Polyphemus*, *Bythotrephes* ja *Leptodora*. Nende esindajad on aktiivsed kiskjad ning eelistavad peamiselt kergelt haavatavat ja aeglast saaki, sealhulgas ka reproduktiivseid keriloomi. Seega röövtoidulised vesikirbulised võivad oluliselt mõjutada keriloomade populatsiooni kasvukiirust. Kuid ka keriloomade hulgas leidub röövtoidulisi vorme (perekonnad *Asplanchna* ja *Asplanchnopus*), kes võivad toituda väiksematest ja noorematest vesikirbulistest.

Vahendatud vastasmõjudest räägitakse siis, kui ühe liigi esindajad mõjutavad teist kolmanda liigi vahendusel. Nii näiteks lepiskalad võivad positiivselt mõjutada keriloomade kooslust, sest on suurus-selektiivsed toitujad ja eelistavad suuremat ja nähtavamast saaki, näiteks suuremaid vesikirbulisi. Tsüanobakterite puhangud veekogudes mõjutavad keriloomade ja vesikirbuliste populatsioone negatiivselt, seetõttu avaldavad kaudset toimet nende zooplanktoni rühmade vastastikmõjudele. Mõnede andmete põhjal on tsüanotoksiinide suhtes tundlikumad keriloomad, teiste andmete põhjal aga vesikirbulised.

Keriloomad omavad kaitsekohastumusi, mis aitavad neil vältida häirimiskonkurentsi ja kisklussurvet. Morfoloogilisteks kaitsekohastumusteks on osadel keriloomadel paks kutiikula ehk rüü ja ogade areng. Käitumuslikeks kaitsereaktsioonideks on ujumiskiiruse suurendamine, kiired hüpped ja kolooniaalsus. Kaitsekohastumusteks elutsüklite tasemel on

püsimunade moodustamine ja energiaressurside ümberjaotamine elukäiguomaduste vahel (püsimunade tootmine *versus* populatsioonitiheduse kiire kasv partenogeneetilise sigimise teel).

Vesikirbulised on võimelised mõjutama keriloomade populatsioonidünaamikat ja koosluste struktuuri nii alt-üles kontrolliga läbi ressursikonkurentsi kui ka ülevalt-alla regulatsiooniga läbi kisklussurve ning mehaanilise interferentsi. Erinevad mõjutegurid on omavahel tihedalt seotud ning lisaks tuleb nende vastasmõjude uurimisel arvesse võtta ka muid keskkonna biotilisi ja abiotilisi tegureid. Oluline oleks välja selgitada, kui suur on vesikirbuliste ja keriloomade vastasmõjude osa looduslikes tingimustes keriloomakoosluste struktuuri ja dünaamika kujunemisel.

Interactions between cladocerans (*O. Cladocera*) and rotifers (*Ph. Rotifera*)

Summary

The objective of the present paper was to provide an overview of interactions between cladocerans and rotifers, effects of cladocerans on rotifers population dynamics and rotifers defense responses to reduce the impact of cladocerans.

Cladocerans affect rotifers through predation, exploitative and interference competition. Herbivorous cladocerans and rotifers food niches overlap, thus limited amount of food and its poor quality cause exploitative competition between them. Generally, cladocerans are more effective resource competitors and negatively affect rotifers population abundance. Under certain conditions, rotifers can be more successful and may suppress populations of small cladocerans.

Large cladocerans (> 1.2 mm) may negatively affect the population density of rotifers through mechanical interference in parallel with resource competition. The impact of interference competition expressed when feeding cladocerans accidentally pull rotifers inside their branchial chamber with water currents. Then rotifers survival depends on the efficiency of defense responses, body size, and the length of the stay in cladoceran branchial chamber.

There is known free genera of predatory cladocerans – *Polyphemus*, *Bythotrephes*, and *Leptodora*. Their representatives are active predators and prefer easily vulnerable and slow prey, including reproductive rotifers. Therefore, carnivorous cladocerans can significantly affect the population growth rates of rotifers. Among rotifers occur also carnivorous forms (genera *Asplanchna* and *Asplanchnopus*), who may feed on smaller and juvenile cladocerans.

Indirect interactions are discussed when one species can affect another via the third species. For example, zooplanktivorous fishes can positively affect rotifer communities because they are size-selective feeders and prefer more visible prey like larger cladocerans. Cyanobacteria blooms affect negatively populations of rotifers and cladocerans, thus having an indirect effect on zooplankton group interactions. Some data suggest that the rotifers are more sensitive to cyanotoxins. However, based on other data cladocerans are more sensitive than rotifers.

Rotifers have defense responses, which help them avoid interference competition and predation pressure. Thick cuticle or lorica and the development of spines are morphological responses. Increase of swimming velocity, quick jumping escape movements, and colony formation are behavioral responses. Defenses based on life-history traits are the resting eggs

formation and energy redistribution between life-history characteristics (resting eggs production *versus* rapid growth of population density through parthenogenetic reproduction).

Cladocerans are able to influence population dynamics and community structure of rotifers using bottom-up control through exploitative competition and top-down regulation through predation pressure and interference competition. Various influencing factors are closely interrelated. In addition, studying interactions between these organisms other biotic and abiotic environmental factors have to be taken into account too. It would be important to find out how essential is the role of cladocerans and rotifers interactions in formation of the rotifers community structure and seasonal dynamics under natural conditions.

Tänuavaldused

Täna südamest oma juhendajat Taavi Virrot, kelle kaudu leidsin enda jaoks huvipakkuva teema ning kes oli käesoleva töö valmimise juures suureks abiks. Samuti tänan kõiki, kes aitasid kaasa käesoleva töö valmimisele. Eriti tahaksin tänada oma peret, kes oli mulle suureks toeks käesoleva töö valmimisel.

Kasutatud kirjandus

- Arora, J. & Mehra, N. K. 2003. Seasonal dynamics of rotifers in relation to physical and chemical conditions of the river Yamuna (Delhi), India. *Hydrobiologia* 491: 101–109.
- Baião, C. F., Caramujo, M.J. & Boavida, M.J. 1999. Morphological variation of *Keratella cochlearis* in the presence of cyclopoid copepods in Meimoa Reservoir. *Limnetica* 16: 33–38.
- Barns, R., Keilou, P., Oliv, P. & Golding, D. 1992. Bespozvonochnoē. Novōi obobsestvennōi podhod. Pereveli Safronov, M. A., Uspemskij, I. V., Cetlina, A. B.. Moskva „ Mir“.
- Berzins, B. & Pejler, B. 1987. Rotifer occurrence in relation to pH. *Hydrobiologia* 147: 107–116.
- Berzins, B. & Pejler, B. 1989a. Rotifer occurrence in relation to oxygen content. *Hydrobiologia* 183: 165–172.
- Browman, H. I., Kruse, S. & O'Brien, W. J. 1989. Foraging behavior of the predaceous cladoceran, *Leptodora kindti*, and escape responses of their prey. *Journal of Plankton Research* 11: 1075–1088.
- Burns, C. W. & Gilbert, J. J. 1986. Effects of daphnid size and density on interference between *Daphnia* and *Keratella cochlearis*. *Limnology and Oceanography* 31: 848–858.
- Chang, K. H., Doi, H., Nishibe, Y. & Nakano, S. 2010. Feeding habits of omnivorous *Asplanchna*: comparison of diet composition among *Asplanchna herricki*, *A. priodonta* and *A. girodi* in pond ecosystems. *Journal of Limnology* 69: 209–216.
- Chase, J. M., Abrams, P.A., Grover, J. P., Diehl, S., Chesson, P., Holt, R. D., Richards, S. A., Nisbet, R.M. & Case, T. J. 2002. The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology Letters* 5: 302–315.
- Cheng, S. H., Ka, S., Kumar, R., Kuo, C. H. & Hwang, J. S. 2011. Effects of salinity, food level, and the presence of microcrustacean zooplankters on the population dynamics of rotifer *Brachionus rotundiformis*. *Hydrobiologia* 666: 289–299.
- Conde-Porkuna, J. M. 1998. Chemical interference by *Daphnia* on *Keratella*: a life table experiment. *Journal of Plankton Research* 8: 1637–1644.
- Conde-Porcuna, J. M. 2000. Relative importance of competition with *Daphnia* (Cladocera) and nutrient limitation on *Anuraeopsis* (Rotifera) population dynamics in a laboratory study. *Freshwater Biology* 44: 423–430.

- Conde-Porcuna, J. M. & Declerck, S. 1998. Regulation of rotifer species by invertebrate predators in a hypertrophic lake: selective predation on egg-bearing females and induction of morphological defences. *Journal of Plankton Research* 20: 605–618.
- Decaestecker, E., Declerck, S., Meester, LD. & Ebert, D. 2005. Ecological implications of parasites in natural *Daphnia* populations. *Oecologia* 144: 382–390.
- Dumont, H. J. 1977. Biotic factors in the population dynamics of rotifers. *Archiv für Hydrobiologie – Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 8: 98–122.
- Espinosa-Rodriguez, C. A., Sarma, S. S. S. & Nandini, S. 2012. Interactions between the rotifer *Euchlanis dilatata* and the cladocerans *Alona glabra* and *Macrothrix triserialis* in relation to diet type. *Limnologica* 42: 50–55.
- Forró, L., Korovchinsky, N. M., Kotov, A. A. & Petrusek, A. 2008. Global diversity of cladocerans (*Cladocera*; *Crustacea*) in freshwater. *Hydrobiologia* 595:177–184.
- Fussmann, G. 1996. The importance of crustacean zooplankton in structuring rotifer and phytoplankton communities; an enclosure study. *Journal of Plankton Research* 18: 1897–1915.
- Gilbert, J. J. 1985a. Competition between rotifers and *Daphnia*. *Ecology* 66: 1943–1950.
- Gilbert, J. J. 1985b. Escape response of the rotifer *Polyarthra*: a high-speed cinematographic analysis. *Oecologia* 66: 322–331.
- Gilbert, J. J. 1988a. Suppression of rotifer populations by *Daphnia*: review of the evidence, the mechanisms, and the effects on zooplankton community structure. *Limnology and Oceanography* 33: 1286–1303.
- Gilbert, J. J. 1988b. Susceptibilities of ten rotifer species to interference from *Daphnia pulex*. *Ecology* 69: 1826–1838.
- Gilbert, J. J. 2003. Environmental and endogenous control of sexuality in a rotifer life cycle: developmental and population biology. *Evolution and Development* 5: 9–24.
- Gilbert, J. J. 2009. Predator-specific inducible defenses in the rotifer *Keratella tropica*. *Freshwater Biology* 54: 1933–1946.
- Gilbert, J. J. 2011. Induction of different defences by two enemies in the rotifer *Keratella tropica*: response priority and sensitivity to enemy density. *Freshwater Biology* 56: 926–938.
- Gilbert, J. J. 2013. The cost of predator-induced morphological defense in rotifers: experimental studies and synthesis. *Journal of Plankton Research* 0: 1–12.
- Gilbert, J. J. & Stemberger, R. S. 1985. Control of *Keratella* populations by interference competition from *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* 30: 180–188.

- Gilbert, J. J. & Kirk, K. L. 1988. Escape response of the rotifer *Keratella*: Description, stimulation, fluid dynamics, and ecological significance. *Limnology and Oceanography* 33: 1440–1450.
- Gilbert, J. J. & Dieguez, M. C. 2011. *Daphnia*–rotifer interactions in Patagonian communities. *Hydrobiologia* 662: 189–195.
- Gonzalez, M. J. 1998. Spatial segregation between rotifers and cladocerans mediated by *Chaoborus*. *Hydrobiologia* 387/388: 427–436.
- Guo, R., Snell, T. W. & Yang, J. 2011. Ecological strategy of rotifer (*Brachionus calyciflorus*) exposed to predator- and competitor-conditioned media. *Hydrobiologia* 658: 163–171.
- Haberman, J., Haldna, M., Laugaste, R. & Blank, K. 2010. Recent changes in large and shallow Lake Peipsi (Estonia/Russia): causes and consequences. *Polish Journal of Ecology* 58: 645–662.
- Hansson, L. A., Gustafsson, S., Rengefors, K. & Bomark, L. 2007. Cyanobacterial chemical warfare affects zooplankton community composition. *Freshwater Biology* 52: 1290–1301.
- Hessen, D. O., Bakkestuen, V. & Walseng, B. 2011. The ecological niches of *Bythotrephes* and *Leptodora*: lessons for predicting long-term effects of invasion. *Biological Invasions* 13: 2561–2572.
- Hochberg, R. & Gurbuz, O. A. 2008. Comparative morphology of the somatic musculature in species of *Hexarthra* and *Polyarthra* (*Rotifera*, *Monogononta*): Its function in appendage movement and escape behavior. *Zoologischer Anzeiger* 247: 233–248.
- Hovius, J. T., Beisner, B. E., McCann, K. S. 2006. Epilimnetic rotifer community responses to *Bythotrephes longimanus* invasion in Canadian Shield lakes. *Limnology and Oceanography* 51: 1004–1012
- Hovius, J. T., Beisner, B. E., McCann, K. S. & Yan, N. D. 2007. Indirect food web effects of *Bythotrephes* invasion: responses by the rotifer *Conochilus* in Harp Lake, Canada. *Biological Invasions* 9: 233–243.
- Jaramillo-Londono, J. C. & Pinto-Coelho, R. M. 2010. Interaction between *Hexarthra intermedia* (*Rotifera*) and *Bosmina longirostris* (*Cladocera*): a case of opportunistic nutrition or interference competition? *Journal of Plankton Research* 32 : 961–966.
- Kirk, K. L. & Gilbert, J. J. 1988. Escape behavior of *Polyarthra* in response to artificial flow stimuli. *Bulletin of marine science* 43: 551–560.

- Koch, U. E. & Straile, D. 2009. Food quality triggers the reproductive mode in the cyclical parthenogen *Daphnia* (*Cladocera*). *Oecologia* 159: 317–324.
- Ladu, C. J., Leju, L., Yatta S., Kenyi, D. D. & Lu, X. 2012. Effects of seasons and biotic factors on Zooplankton abundance in Jebel Aulia Reservoir, Sudan. *Nature and Science*, 10(5).
- Laforsch, C. & Tollrian, R. 2004. Extreme helmet formation in *Daphnia cucullata* induced by small-scale turbulence. *Journal of Plankton Research* 26: 81–87.
- Laugaste, R., Haberman, J., Krause, T. & Salujõe, J. 2007. Significant changes in phyto- and zooplankton in L. Peipsi in recent years: what is the underlying reason? *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Biology and Ecology*, 56: 106–123.
- MacIsaac, H. J. & Gilbert, J. J. 1989. Competition between rotifers and cladocerans of different body sizes. *Oecologia* 81: 295–301.
- MacIsaac, H. J. & Gilbert, J. J. 1991. Discrimination Between Exploitative and Interference Competition Between *Cladocera* and *Keratella Cochlearis*. *Ecology* 72: 924–937.
- Masing, V. 1992. *Ökoloogialeksikon: loodusteaduslik oskussõnastik*. Tallinn: Eesti Entsüklopeediakirjastus/ University of Tartu.
- Miyashita, L. K., Gaeta, S. A. & Lopes, R. M. 2011. Life cycle and reproductive traits of marine podonids (*Cladocera*, *Onychopoda*) in a coastal subtropical area. *Journal of Plankton Research* 5: 779–792.
- Moon, D. C., Moon, J. & Keagy, A. 2012. Direct and Indirect Interactions. *Nature Education Knowledge* 3: 50.
- Nagata, T., Sakamoto, M., Tanaka, Y. & Hanazato, T. 2011. Egg viability of the rotifer *Brachionus urceolaris* after ingestion by the predatory cladoceran *Leptodora kindtii*. *Hydrobiologia* 665: 263–266.
- Nandini, S. & Sarma, S.S. S. 2005. Life history characteristics of *Asplanchnopus multiceps* (*Rotifera*) fed rotifer and cladoceran prey. *Hydrobiologia* 546:491–501.
- Nandini, S. 2000. Responses of rotifers and cladocerans to *Microcystis aeruginosa* (Cyanophyceae): A demographic study. *Aquatic Ecology* 34: 227–242.
- Nogrady, T., Wallace, R. L. & Snell, T. W. 1993. Rotifera. Volume 1: Biology, Ecology and Systematics. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 4. SPB Academic Publishing bv, The Hague.
- Packard, A. T. 2001. Clearance rates and prey selectivity of the predaceous cladoceran *Polyphemus pediculus*. *Hydrobiologia* 442: 177–184.

- Pourriot, R. 1977. Food and feeding habits of Rotifera. *Archiv für Hydrobiologie – Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 8: 243–260.
- Pöllupüü, M., Simm, M. & Ojaveer, H. 2010. Life history and population dynamics of the marine cladoceran *Pleopis polyphemoides* (Leuckart) (*Cladocera*, *Crustacea*) in a shallow temperate Pärnu Bay (Baltic Sea). *Journal of Plankton research* 10: 1459–1469.
- Razak, S. A. & Saisho, T. 2011. Cyclomorphism in *Bosmina longirostris* (Crustacea: Cladocera) from Lake Ikeda, Japan. *Sains Malaysiana* 40: 543–547.
- Ricci, C. & Balsamo, M. 2000. The biology and ecology of lotic rotifers and gastrotrichs. *Freshwater Biology* 44: 15–28.
- Segers, H. 2007. Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution. *Zootaxa* 1564: 1–104.
- Segers, H. 2008. Global diversity of rotifers (Rotifera) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 49–59.
- Smith, D. G. 2001. Pennak's freshwater invertebrates of the United States: Porifera to Crustacea. John Wiley & Sons, Inc. 4: 453–489.
- Stelzer, CP. 2005. Evolution of rotifer life histories. *Hydrobiologia* 546:335–346.
- Sulehria, A. Q. K. & Malik, M. A. 2012. Population Dynamics of Planktonic Rotifers in Balloki Headworks. *Pakistan Journal of Zoology* 44: 663–669.
- Wallace, R. L. 2002. Rotifers: Exquisite Metazoans. *Integrative and Comparative Biology* 42: 660–667.
- Virro, T. & Haberman, J. 1993. The rotifers of Lake Peipus. *Hydrobiologia* 255/256: 389–396.
- Virro, T. 1996. Taxonomic composition of rotifers in Lake Peipsi. *Hydrobiologia* 338: 125–132.
- Virro, T., Haberman, J., Haldna, M. & Blank, K. 2009. Diversity and structure of the winter rotifer assemblage in a shallow eutrophic northern temperate Lake Võrtsjärv. *Aquatic Ecology* 43: 755–764.
- Xi, Y. & Hagiwara, A. 2007. Competition between the Rotifer *Brachionus calyciflorus* and the Cladoceran *Moina macrocopa* in Relation to Algal Food Concentration and Initial Rotifer Population Density. *Journal of Freshwater Ecology*: 421–427.
- Xi, YL., Jin, HJ., Xie, P. & Huang, XF. 2002. Morphological Variation of *Keratella cochlearis* (*Rotatoria*) in a Shallow, Eutrophic Subtropic Chinese Lake. *Journal of Freshwater Ecology* 17: 447–454.

Lihlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina _____ *Irina Petuhova* _____

(*autori nimi*)

(sünnikuupäev: _____ *06.09.1990* _____)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihlitsentsi) enda loodud teose

_____ *Vesikirbuliste (O. Cladocera) vastastikmõjud keriloomadega (Ph. Rotifera)* _____

(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja on _____ *Taavi Virro* _____,

(*juhendaja nimi*)

- 1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
- 1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus/Tallinnas/Narvas/Pärnus/Viljandis, **23.05.2013**