

TARTU ÜLIKOOL  
LOODUS- JA TÄPPISTEADUSTE VALDKOND  
MOLEKULAAR- JA RAKUBIOLOOGIA INSTITUUT  
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT  
ZOOLOOGIA OSAKOND

## **Tiibade läbipaistvuse ökoloogiline roll liblikatel**

Bakalaureusetöö

12 EAP

Juliana Demeštšenko

Juhendaja MSc Kadri Ude

TARTU 2025

## INFOLEHT

### **Tiibade läbipaistvuse ökoloogiline roll liblikatel**

Enamiku liblikaliste (*Lepidoptera*) tiivad on kaetud arvukate värviliste ja silmapaistvate soomustega. Vaatamata sellele leidub palju *Lepidoptera* seltsi esindajaid, kellele on iseloomulik peaaegu täielikult läbipaistvate tiibade olemasolu. Liblikaliste tiibade läbipaistvus põhineb spetsiifilistel geneetilistel mehhanismidel, mis reguleerivad soomuste arengut tiibade pinnal. Tiibade läbipaistvus saavutatakse mitmete struktuuriliste iseärasuste kaudu, mille hulka kuuluvad soomuste hõre paiknemine, nende modifitseeritud kuju ning valguse peegeldumist vähendavate nanostruktuuride olemasolu. Need morfoloogilised omadused on tekkinud sõltumatult erinevates liblikate sugukondades, viidates läbipaistvuse kõrgele kohastumuslikule väärtusele. Ökoloogilisest vaatenurgast aitavad läbipaistvad tiivad vähendada röövlomade poolt märkamise tõenäosust ning annavad liblikatele täiendavaid eeliseid kohastumisel ümbritseva keskkonnaga.

Märksõnad: Liblikad, läbipaistvus, ökoloogiline tähtsus, geneetika, fülogenees  
B280 Loomaökoloogia

### **Ecological role of wing transparency in butterflies and moths**

The wings of most butterflies and moths (*Lepidoptera*) are covered with numerous colorful and noticeable scales. Nevertheless, there are many representatives of the order Lepidoptera that are characterized by the presence of almost completely transparent wings. The transparency of lepidopteran wings is based on specific genetic mechanisms that regulate the development of scales on the wing surface. Wing transparency is achieved through several structural features, including the sparse arrangement and modified shape of scales, as well as the presence of nanostructures that reduce light reflection. These morphological traits have independently evolved in different lepidopteran families, indicating the high adaptive value of transparency. From an ecological perspective, transparent wings help reduce the probability of detection by predators and provide butterflies and moths with additional advantages in adapting to their environment.

Keywords: Lepidoptera, transparency, ecological relevance, genetics, phylogeny  
B280 Animal ecology

## SISUKORD

KASUTATUD LÜHENDID .....	4
SISSEJUHATUS .....	5
1 KIRJANDUSE ÜLEVAADE.....	7
1.1. Läbipaistvuse esinemine loomariigis .....	7
1.1.1. Veeloomad.....	7
1.1.2. Maismaa loomad .....	9
1.2. Läbipaistvuse saavutamine eluskudedes .....	11
1.3. Läbipaistvuse adaptiivsus .....	12
2 UURIMUS.....	15
2.1. Töö eesmärgid .....	15
2.2. Materjal ja meetodika.....	15
2.3. Tulemused .....	16
2.3.1. Läbipaistvuse fülogeneetiline jaotus liblikalistel .....	16
2.3.2. Liblikate läbipaistvuse struktuursed variatsioonid .....	18
2.3.2.1. Soomuste morfoloogia ja paiknemine .....	18
2.3.2.2. Tiibade membraani nanostruktuurid.....	20
2.3.3. Liblikatiibade ja soomuste arengubioloogia.....	21
2.3.3.1. Läbipaistvate tiivapiirkondade soomuste ontogenees .....	21
2.3.3.2. Läbipaistvate membraani nanostruktuuride ontogenees.....	22
2.3.4. Läbipaistvate liblikatiibade arengu geneetilised ja molekulaarsed mehhanismid....	23
2.3.4.1. Notch signaalirada .....	23
2.3.4.2. achaete-scute kompleks .....	25
2.3.4.3. Wnt signaalirada .....	25
2.3.4.4. Senseless ja HR38 .....	27
2.3.5. Läbipaistvuse ökoloogiline roll liblikatel.....	28
2.3.5.1. Krüpsis.....	28
2.3.5.2. Katkestav värvumine .....	29
2.3.5.3. Signalisatsioon.....	29
2.3.5.3.1. Liigisisene kommunikatsioon.....	29
2.3.5.3.2. Aposematism ja mimikri .....	30
2.3.5.4. Termoregulatsioon.....	32
2.3.5.5. Hüdrofoobsus .....	33
2.4. Arutelu .....	34
KOKKUVÕTE .....	38
SUMMARY .....	39
KIRJANDUSE LOETELU.....	41
LIHTLITSENTS.....	50

## KASUTATUD LÜHENDID

ac	( <i>achaete</i> )
Arm	( <i>Armadillo</i> )
AS-C	( <i>achaete-scute complex</i> ) <i>achaete-scute</i> kompleks
ASH	( <i>achaete-scute complex homologs</i> ) <i>achaete-scute</i> kompleksi homoloogid
Dvl	( <i>Dishevelled</i> )
E(Spl)	( <i>Enhancer of split</i> )
Fz	( <i>Frizzled</i> )
NICD	( <i>Notch intracellular domain</i> ) Notchi intratsellulaarne domeen
sc	( <i>scute</i> )
SOP	( <i>Sensory organ precursor</i> ) Sensororganite eellane
Su(H)	( <i>Suppressor of Hairless</i> )
TCF	( <i>T cell factor</i> ) T raku transkriptsioonifaktor
Wg	( <i>Wingless</i> )

## SISSEJUHATUS

Liblikaliste (*Lepidoptera*) seltsi kuuluvad putukad paistavad silma oma värvikate tiibade ja sageli keerulise tiivakirja poolest. Enamiku liblikaliste tiivad on kaetud kitiinsete soomustega, mis paiknevad tihedalt üksteise kõrval ning on sageli pigmentide või nanostruktuuride tõttu värvunud (Roy jt, 2019). Tiivakiri võimaldab liblikatel suhelda liigikaaslastega, maskeeruda, hälvitada (*deflection*) või isegi edastada hoiatussignaale (Beldade ja Peralta, 2017). Ometi leidub ka liike, mida iseloomustab läbipaistvate tiibade olemasolu. Paljud neist elavad Kesk- ja Lõuna-Ameerika vihmametsades ning kuuluvad *Ithomiinae* alamsugukonda (Willmott ja Freitas, 2006). Tiibade läbipaistvus on liblikate seas siiski suhteliselt haruldane ja ebatavaline tunnus. Samas esineb läbipaistvust veekeskkonnas märksa sagedamini kui maismaal. Maismaal esineva läbipaistvuse ökoloogilise tähenduse mõistmiseks on vaja esmalt uurida, kuidas läbipaistvus toimib teistes elupaikades ja organismirühmades.

Läbipaistvuse toimemehhanismi on detailselt uuritud just veeloomadel, kusjuures selle põhifunktsioon on krüptilisuse saavutamine (Johnsen, 2001). Läbipaistvus aitab vältida kiskjate poolt avastamist taustaga sulandumise teel. Veeloomade puhul pakub kudede läbipaistvus paremat kaitset kiskjate eest, mida tõendab selle lai fülogeneetiline levik ehk tunnuse esinemine paljudes erinevates veeorganismide rühmades (Johnsen, 2001). Maismaaloomade hulgas on läbipaistvus aga iseloomulik peamiselt ainult ühele klassile – putukatele (*Insecta*) (Gomez, Pinna jt, 2021). See asjaolu viitab maismaal esinevatele piirangutele, mis takistavad läbipaistvuse laiemat levikut.

Teema olulisus seisneb selles, et läbipaistvus on evolutsiooni käigus korduvalt tekkinud ning seda esineb mitmetes liblikaliste sugukondades (Gomez, Pinna jt, 2021). See viitab sellele, et toimub mehhanismi olemasolule suunatud valik ehk läbipaistvus on adaptiivse evolutsiooni tunnus. Sellega seoses tekib küsimus, milliseid eeliseid annab *Lepidoptera* seltsi esindajatele läbipaistvate tiibade olemasolu. Siiani on liblikate tiibade läbipaistvuse ökoloogilist tähendust vähe uuritud. Käesoleva bakalaureusetöö eesmärk on välja selgitada, milliseid ökoloogilisi eeliseid annab liblikatele läbipaistvate tiibade olemasolu ning millistes keskkonnatingimustes need eelised avalduvad. Töö raames antakse esmalt ülevaade läbipaistvuse esinemisest ja selle võimalikest adaptiivsetest rollidest loomariigis üldiselt. Uurimuse osas keskendutakse liblikate tiibade läbipaistvuse evolutsioonile. Käsitletakse liblikate läbipaistvuse fülogeneetilist levikut, geneetilisi ja arengubioloogilisi aluseid ning püütakse välja selgitada, kuidas tiibade läbipaistvus mõjutab

liblikaliste kohastumust ja ellujäämist. Käesolev bakalaureusetöö koostati Tartu Ülikooli ökoloogia ja maateaduste instituudis (TÜ ÖMI), zooloogia osakonnas, entomoloogia õppetoolis.

# 1 KIRJANDUSE ÜLEVAADE

## 1.1. Läbipaistvuse esinemine loomariigis

### 1.1.1. Veeloomad

Loomariigi esindajate seas on suur hulk läbipaistvate kudedega liike (Subramanian jt, 2021). Veeloomade seas on silmatorkavateks näideteks meduusi arengujärgus olevad kõrveraksed (*Cnidaria*), koorikloomad (*Crustacea*), mõned molluskite rühmad (*Mollusca*), meritünnikud (*Thaliacea*), mantelloomad (*Tunicata*) ja luukalad (*Osteichthyes*).

Veeloomade suurte kehapiirkondade läbipaistvus on tavalisem piirkondades, kus valgust on fotosünteesiks piisavalt, kuid see ei ole liiga intensiivne (Johnsen, 2001). Sellised alad asuvad veepinna lähedal ja on tuntud kui eufootsed ehk footilised vööndid (Bruun, 1957). Läbipaistvuse laialdase leviku üheks võimalikuks põhjuseks nendes vööndites võib olla fütoplanktoni kõrge kontsentratsioon. Footilise vööndi oluline ökoloogiline tunnus on see, et loomad elavad samas keskkonnas suurel hulgal esineva esmase toiduallika, fütoplanktoniga, samas kui sügavamates kihtides taimede esmatootmine puudub. Fütoplankton on veekeskkonna toiduvõrgustiku alus, suunates päikeseenergia veeökosüsteemi, kust see kandub edasi kõrgematele troofilistele tasemetele (Brewin jt, 2022). Tänu toidu küllusele ja energiale on footiline vöönd ookeani kõige liigirikkam osa, kus elab palju erinevaid organisme (Kovacs ja Madin, 1996). See erineb sügavamatest kihtidest, kus valguse piiratud kättesaadavus takistab taimede kasvu ja orgaanilise aine esmatootmist, vähendades seega ka liigilist mitmekesisust. Seega võib läbipaistvate loomade suurem esindatus olla tingitud ka keskkonna liigirikkusest – mida rohkem elab antud keskkonnas liike, seda tõenäolisemalt esineb nende seas läbipaistvaid liike.

Sültja zooplanktoni hulka kuuluvad erinevad organismid, millel on geelitaolised koed (Madin ja Harbison, 2001). Selliste loomade läbipaistvus tuleneb sellest, et organismide koed sisaldavad suures koguses vett ning puuduvad mehhaaniliselt tugevad elundid ja koed (näiteks luud, soomused või kestad) (Wright, 2019). Erinevad liigid samas kõrgemas taksonoomilises rühmas võivad sisaldada erinevas koguses vett, kuid üldiselt on tüüpilised sültja zooplanktoni esindajad kõrveraksed, kammloomad, mantelloomad ja mõned molluskid (Nogueira Júnior jt, 2022).

Eufootse vööndi kõige silmatorkavamad esindajad, kes on saavutanud peaaegu täieliku keha läbipaistvuse, on salbid ehk meritünnikud (Ono ja Moteki, 2013). Nende geeljast läbipaistvast kehast eristub oranž läbipaistmatu organ, mis on mao osa (Sakai jt, 2018). Kõrveraksete seas esineb läbipaistvust putkloomaliste (*Siphonophorae*) seltsis, kelle enamik liike on planktonilised ja esinevad erinevates sügavustes, alates süvamerest kuni ookeani pinnani (Munro jt, 2019). Kõige tuntum nende seas on meripõis ehk portugali laevuke (*Physalia physalis*). Enamik putkloomalistest on läbipaistvad, kuigi mõnedel liikidel esinevad värvikad nõelamisorganid, mis meenutavad väikeseid kalu, krevette ja muid saakloomi, ning on ahvatlevad teistele loomadele (Johnsen, 2000).

Veekeskkonnas on läbipaistvus iseloomulik mitte ainult sültjale planktonile, vaid seda täheldatakse ka mõnede vähilaadsete puhul. Mitmed selle alamhõimkonna esindajad on keeruliste struktuuridega organismid, millel on näiteks kõva kütikula, paksud lihased ja mitmesugused siseelundid. Mõnede vähilaadsete, näiteks krabide ja homaaride vastsetel on seevastu täiesti läbipaistev keha. Nende keha on läbipaistev elu varases staadiumis, enne kui areneb välja täiskasvanu kõva kitiinist eksoskelett (Kovacs ja Madin, 1996). Vaatamata sellele, et vähilaadsetel ei esine keha läbipaistvust nii tihti, on siiski liike (näiteks *Ancylomenes pedersoni*), kelle kudede läbipaistvus säilib ka täiskasvanud isenditel (Bagge, 2017). Hoolimata oma keerukast ehitusest suudavad nad säilitada läbipaistvuse kogu oma keha ulatuses.

Samuti leidub läbipaistvaid loomi düsfootses ehk valgusvaeses vööndis, mis ulatub sügavusteni umbes 200 kuni 1000 meetrit (Dipper, 2022). Siin on päikesevalgus endiselt tuvastatav, kuigi madalal tasemel. Lisaks vähesele valgusele on sellele vööndile iseloomulik madal veetemperatuur ja sageli madal hapnikutase, mis loob seal elavatele liikidele stabiilse, kuid nõudliku elupaiga (Aparecido jt, 2023). Enamik süvamere meduuse elab tavaliselt düsfootses vööndis (Kawabata jt, 2013). Meduusid liigist *Ptychogastria polaris* on läbipaistvad, kuplikujulised hüdraloomade klassi esindajad, kelle läbimõõt on umbes 2 cm (Larson jt, 1992). Meduuside kummik on poolkerakujuline, mõnikord veidi lamenenud ja üsna läbipaistev. Kummiku tipuosas puuduvad ringlihased, mis võimaldab mao põhja selgelt näha läbipaistva mesoglöa kaudu pealtpoolt vaadatuna (Panteleeva jt, 1999). Putkloomaliste seltsi kuuluv *Stephanomia amphitridis* on koloniaalne organism, mis koosneb ühisele varrele kinnitunud zooiididest (Mapstone, 2004). Enamik zooiide ja koloonia vars on peaaegu täielikult läbipaistvad. Erandiks on varre ereoranž sisemine osa, mille värvus on tingitud pigmentidest gastrovaskulaarses süsteemis (Mapstone, 2004).

### 1.1.2 Maismaa loomad

Kui läbipaistvad veeloomad, nagu meduusid või vähilaadsed, on laialdaselt levinud, esineb läbipaistvaid kudesid või struktuure ka mitmetel maismaal elavatel loomadel. Ometi on läbipaistvus maismaal tunduvalt haruldasem kui veekeskkonnas.

Kõige enam piirab läbipaistvuse levikut maismaal kõrge ultraviolettkiirguse tase (Cronin jt, 2014). Suur UV-kiirguse hulk on võimeline muutma raku DNA struktuuri, põhjustades sellele pöördumatuid kahjustusi. UVB-kiirgus on kõige mutageensem ultraviolettkiirguse spektri komponent, mis jõuab maapinnale (Budden ja Bowden, 2013). Läbipaistvad koed ei paku piisavat kaitset UV-kiirguse eest, mis võib viia mutatsioonideni onkogeenides, suurendades vähi tekkimise riski (Brash, 2015). Kudede pigmentatsioon, mida põhjustab pigmendimolekulide (nagu melaniin) esinemine, neelab UV-kiirgust ning aitab sel viisil vähendada DNA kahjustuste tekkimise riski (Yamaguchi jt, 2006).

Teine kõige tõenäolisem tegur, mis piirab läbipaistvust maismaalises keskkonnas, on valguse peegeldumine objektide pinnalt (Johnsen, 2001). Läbipaistev objekt võib olla vähem märgatav, kui valgus läbib seda ilma suuremate moonutusteta. Kui hästi see sulandub ümbritsevasse keskkonda, sõltub murdumisnäitajast. Murdumisnäitaja on omadus, mis kirjeldab, kui palju materjal muudab valguse suunda (Raymond ja Ronca, 2017). Kui objekti murdumisnäitaja on sarnane ümbritseva keskkonna murdumisnäitajaga, siis valgus peaaegu ei peegeldu selle pinnalt. Sellisel juhul jääb objekt vähem märgatavaks. Kui aga erinevus on suur, peegeldub osa valgusest, tekitades helke ja muutes objekti nähtavamaks. Seega, arvestades läbipaistvate kudede (või organismi tervikuna) murdumisnäitajaid, peegeldavad läbipaistvad organismid maismaal valgust palju tugevamalt kui vees, muutes nad tugevate peegelduste tõttu paremini märgatavaks (Johnsen, 2001).

Kolmas tegur, mis takistab läbipaistvust maismaal, on raskusjõud (Cronin jt, 2014). Suure organismi tõhusaks toimimiseks Maa pinnal on vajalikud tugistruktuurid, nagu luud, kõhred ja sidekude üldiselt (Mancini jt, 2023). Piirang seisneb selles, et organismi vajaliku struktuurse toe tagamiseks peavad need koed sisaldama teatud struktuurseid komponente, mis omakorda suurendavad nende omadust neelata osa nähtavast valgusest. Bioloogiliste kudede peamised struktuursed komponendid, mis määravad nende mehaanilised omadused, on kollageeni- ja elastiinikiud (Innocenti, 2022). Kollageen annab kudedele tugevuse ja vastupidavuse venitusele, samas kui elastiin tagab paindlikkuse ja võime taastuda pärast deformatsiooni. Nende kombinatsioon reguleerib kudede võimet taluda koormust, muuta kuju ja taastuda mehhaaniliste

mõjude järel. Kollageeni murdumisnäitaja on umbes 1,43, mis erineb oluliselt õhu murdumisnäitajast (1,0) ja takistab seega valguse tõhusat läbipääsu läbi koe (Wang jt, 1996). Samal ajal on luud tugevalt mineraliseeritud kude. Luukoe optiliste omaduste uuringud on näidanud, et luu valguse läbilaskvus suureneb selle demineraliseerumisega (Ugryumova jt, 2004). Seega võib järeldada, et tugistruktuuride olemasolu organismis võib tõepoolest takistada läbipaistvuse teket suurte loomade puhul.

Kõige ilmekamaks näiteks läbipaistvatest struktuuridest väljaspool veekeskkonda on putukate tiivad. Putukad moodustavad kõige liigirikkama ja arvukama loomaklassi ning on kohastunud peaaegu kõigi elupaikadega, mis võimaldab neil elada praktiliselt kogu maismaal (Triplehorn ja Johnson, 2004). Putukate tiibade aluseks on kutiikula, mis on mitmekihiline struktuur, milles kitiini mikrokiud on põimitud valgumaatriksisse. Kutikulast moodustuvad omakorda torukujulised tugiveenid ja õhuke membraan (Combes, 2010; Shevtsova jt, 2011). Kuigi mõnede putukarühmade tiivamembraan võib olla osaliselt pigmenteerunud (näiteks mõnedel kiilistel, ehmetiivalistel või sihktiivalistel) või on eestiivad muundunud paksenenud, pigmenteerunud kattetiibadeks (mardikalised), on putukatest valdava osa tiivad siiski läbipaistvad. Enamikel kiilidel, herilastel, kärbestel ja paljudel teistel putukatel on läbipaistvad tiivad, mis on iseloomulik tunnus paljudele liikidele. Seevastu liblikate tiivad on enamasti kaetud soomustega, mis muudavad tiivad läbipaistmatuks. Liblikad on seega putukate seas silmatorkavaks erandiks.

Putukate tiibade peen struktuur mõjutab mitte ainult läbipaistvust, vaid ka aerodünaamilisi omadusi (Krishna jt, 2020). Tiivasoonte paigutus on seotud koormuse jaotusega tiivalöökide ajal (Dirks ja Taylor, 2012). Soonestik tugevdab neid kohti, kus pinge on suurim, muutes tiiva vastupidavamaks. Samal ajal on tiibade servades neid vähem, et vähendada kaalu ja minimeerida liikumiseks vajalikku energiakulu. Seega tagavad tiiva konstruktsioon, aerodünaamilised omadused ja struktuursed eripärad tiiva optimaalse tugevuse ja paindlikkuse (Song jt, 2007; Krishna jt, 2020).

Teistest selgrootutest esineb läbipaistvust tigude (*Gastropoda*) klassis. Nimelt on mõnede nälkjate (näiteks suur seatigu) munadel läbipaistev kate, mis võimaldab jälgida loote arengut läbi kesta. Emasisendi munasarjas küpsedes on tulevasel munal läbipaistev struktuur ning munemise ajal muutub muna kate poolläbipaistvaks (Simpson, 1901).

Selgroogsete seas on läbipaistvus haruldasem, ent üheks näiteks on kahepaiksed, eriti perekonda *Hyalinobatrachium* kuuluvad klaaskonnad. Lisaks püsivalt läbipaistvale sarvkestale silmades muutuvad nende alakeha nahk ja lihased puhkamise ajal läbipaistvaks, võimaldades näha luid, silmi ja siseorganeid (Taboada jt, 2022). Samal ajal peegeldavad nende hemoglobiini sisaldavad punased verelibled (erütrotsüüdid) punase spektri valguslaineid (Lujan ja DiCarlo, 2022), muutes vere ja vereringesüsteemi selgelt nähtavaks, eriti roheline lehe taustal. Une ajal kogunevad punased verelibled maksa, mis aitab kaasa konna keha läbipaistvusele (Taboada jt, 2022).

Samuti esineb läbipaistvaid kudesid enamikul nägemisorganitega loomadel. Üks selline struktuur on sarvkest, mis täidab olulisi valguse murdumise ja barjäärifunktsioone (Eghrari jt, 2015). Selle esipinda katab mitmekihiline epiteel, mis mängib võtmerolli vedeliku ja patogeensete mikroorganismide eest kaitsmisel. Erinevalt teistest silmakudedest ei sisalda sarvkest veresoone, mis võimaldab tal tõhusalt täita oma peamist optilist ülesannet, milleks on valguse murdumine (Beurman ja Pedroza, 1996). Suurima osa selle struktuurist moodustab strooma, mis tagab mehaanilise tugevuse ja läbipaistvuse säilimise. Keratinotsüütide optimaalne toimimine, kollageenikiudude korrastatud paigutus ja stabiilne hüdratatsioonitase on sarvkesta läbipaistvuse säilitamise peamised eeltingimused (Avetisov ja Narbut, 2017).

## **1.2. Läbipaistvuse saavutamine eluskudedes**

Elusorganismides esineb läbipaistvus erinevatel tasanditel, alates üksikutest rakkudest kuni tervete kudede ja elunditeni. Rakkude läbipaistvus tuleneb peamiselt rakustruktuuride võimetusest nähtavat valgust neelata ja hajutada (Johnsen ja Widder, 1998). Enamik orgaanilisi molekule raku ei suuda nähtavat valgust neelata, välja arvatud mõned pigmentained ja globiinid. Seega ei ole läbipaistvuse peamiseks takistuseks mitte valguse neeldumine, vaid selle hajumine kudedes (Johnsen, 2001; Inyushin jt, 2019).

Esimene võimalus, kuidas elusorganismid saavutavad täielikku läbipaistvust, on kudede ühtlane murdumisnäitaja, kuna ühtlase ja muutumatu murdumisnäitajaga kude on läbipaistev. Seega peaks läbipaistev kude koosnema kas ühest komponendist või sisaldama mitut komponenti, millel on võrdsed murdumisnäitajad (Johnsen ja Widder, 1998). Kui kudedes või kehas on tiheduse või murdumisnäitaja poolest suuresti erinevaid alasid, hakkab valgus neid läbides hajuma.

Lisaks sõltub koe läbipaistvuse määr selle paksusest (Johnsen, 2001). Mida paksem on kude, seda vähem valgust suudab see läbi lasta. See on teine viis valguse läbilaskvuse suurendamiseks. Loomad saavutavad suurema läbipaistvuse, kui nad paigutavad oma keha või koe valguse liikumise suunaga risti (Cronin jt, 2014). Kui kude paikneb risti nägemistelje suhtes, läbib valgus selle kõige lühemat teed. See on oluline, sest mida pikem on valguse teekond materjalis, seda rohkem hajumine ja neeldumine vähendavad valguse intensiivsust (Johnsen ja Widder, 1998). Lisaks sellele on palju hüpoteese mehhanismide kohta, mis võimaldavad elusrakkudes läbipaistvust saavutada. Nende hulka kuuluvad rakusiseste ainete olemasolu tsütoplasmas, mis ühtlustavad raku optilist tihedust, suur veesisaldus kudedes ning organellide muutunud suurus ja paigutus (Johnsen, 2001; Cronin jt, 2014).

Eluskudede läbipaistvuse uurimise keerukus seisneb selles, et see nõuab füüsika, bioloogia ja materjaliteaduse mitmekesiste valdkondade üheaegset uurimist. Lisaks vaadeldakse uuringutes raku ultrastruktuuri rolli, kuid see ei võta arvesse molekulaarseid ja biokeemilisi tegureid, mis võivad mõjutada läbipaistvust (Johnsen ja Widder, 1998; Johnsen, 2001). Teatud valkude, lipiidide ja muude molekulide rolli uurimine valguse hajumise minimeerimisel võib avada uusi optilise läbipaistvuse molekulaarseid mehhanisme.

Kudede läbipaistvuse uurimisel on oluliseks objektiks sebrakala (*Danio rerio*), kuna nimelt seda liiki kasutades on konstrueeritud ilma pigmentatsioonita mutandid (näiteks "casper"), mis võimaldab sisemiste protsesside jälgimist (Inyushin jt, 2019). Nende kalade mutantide läbipaistvus saavutatakse geneetiliste modifikatsioonide abil, mille tulemusena eemaldatakse pigmendirakud, nagu melanofoorid (mustad pigmendirakud) ja iridofoorid (peegeldavad rakud), mis vähendab oluliselt valguse neeldumist ja hajutamist. Ka teised veeloomad omandavad läbipaistvuse pigmentide puudumise ja kudede erilise struktuuri tõttu, mis vähendab valguse hajumist ja võimaldab kudede läbimist ilma oluliste moonutusteta (Inyushin jt, 2019).

### **1.3. Läbipaistvuse adaptiivsus**

Läbipaistvate kudede olemasolu loomade kehas võib olla suureks eeliseks keskkonnaga kohastumisel, suurendades isendi ellujäämist. Läbipaistvuse adaptiivsest tähtsusest rääkides viidatakse enamasti krüpsisele ehk varjevärvusele (Arias, Elias jt, 2019). Krüpsise korral sarnaneb isend värvuselt ümbritsevale keskkonnale, minimeerides seeläbi kiskjate poolt avastamise tõenäosust. Läbipaistvad loomad on kõige levinumad kuni 1000 meetri sügavustes veekihtides (Johnsen, 2001). See on tingitud mitmest tegurist. Esiteks on läbipaistvus tõhus kamuflaaž

piirkondades, kus puuduvad objektid, mille taha varjuda. Sellises keskkonnas tagab see maskeerumise sõltumata vaatenurgast. Teiseks elab nendes veekihtides palju kiskjaid, kes toetuvad saagi leidmisel peamiselt nägemisele. Seega aitab läbipaistvus vähendada röövloomade poolt tuvastamise tõenäosust. Kolmandaks on nendel sügavustel piisavalt valgust, et läbipaistvus oleks kasulik. Sügavamates veekihtides asendub visuaalne jahipidamine sageli bioluminestsentsi kasutamisega saagi avastamiseks ja ligi meelitamiseks. Sellisel juhul muutub läbipaistvuse ökoloogiline tähtsus vähem oluliseks ning loomad kasutavad maskeerumiseks pigem pigmentset värvust.

Tuvastamise tõenäosust võib vähendada ka katkestava värvumise (*disruptive coloration*) abil (Stevens ja Merilaita, 2009). Katkestava värvumise all mõeldakse katkendlikku mustrit, mis muudab visuaalselt keha kuju, kontuure ja piirjooni. Kuigi tavaliselt saavutatakse see efekt kontrastsete mustrite, eredate värvide või katkendlike joonte abil, võib kehaosade osaline läbipaistvus anda sarnase tulemuse. Seda on hästi demonstreeritud uuringus, kus kunstlike "aukude" (*false holes*) lisamine liblikaliste mudeltiibadele vähendas lindude rünnakute sagedust (Costello jt, 2020). See näitab, et sellised märgistused toimivad visuaalse kamuflaaži vahendina, katkestades tiiva visuaalse terviklikkuse ning luues eksitavaid sisemisi servi, mis muudavad saagi kiskjate jaoks raskemini tuvastatavaks. Teiseks selgeks näiteks läbipaistvuse kasutamisest kaitseks on klaaskonnad. Kuigi nende puhul räägitakse pigem osalisest läbipaistvusest (*translucence*), annab see neile teatud eelise. Konnade poolläbipaistvus tekitab "servade hajumise" efekti, kus konna keha piirjooned muutuvad ebaselgemaks ja hajusamaks (Barnett jt, 2020). Looduslikes tingimustes sattusid poolläbipaistvad konnade mudelid kiskjate (peamiselt lindude) rünnaku alla harvemini kui mitteläbipaistvad mudelid.

Läbipaistvust võivad maskeerumiseks kasutada mitte ainult saakloomad, vaid ka kiskjad (Cronin jt, 2014). Sellisel juhul aitab see minimeerida ohvri poolt tuvastamist, suurendades seeläbi indiviidi ellujäämist tõhusama toiduotsingu kaudu. Mõnede läbipaistvate liikide, näiteks *Agalma okeni*, kehaosad matkivad teisi zooplanktoni liike, et saaki meelitada (Purcell, 1980). Putkloomaliste kehaosad meenutavad väliselt väikesi kalu või aerjalalisi. Seega võib läbipaistvus toimida mitte ainult passiivse kaitsemehhanismina, vaid ka aktiivse jahipidamisvahendina, võimaldades kiskjatel jääda ohvri jaoks nähtamatuks ning kasutada mimikrit saagi meelitamiseks.

Kuigi tavaliselt seostatakse läbipaistvust varjumisega, kasutavad mõned loomad seda ka teatud signaalide edastamiseks (Cronin jt, 2014; Barnett jt, 2025). Sellise kasutuse näiteks võivad olla kahetiivalised (*Diptera*), kellel esineb liigisisene signalisatsioon (Eichorn jt, 2017; White ja Latty, 2020). Päikesevalguse peegeldumisest tingitud mustrid tiibadel mängivad olulist rolli paaritumiskäitumises. Need mustrid sõltuvad valguse langemisnurgast ning nende nähtavust võib oluliselt parandada tiibade täpne orientatsioon päikese suhtes. Samuti leidub näiteid liikidevahelisest signalisatsioonist läbipaistvuse abil. Läbipaistvuse ja eredate värvimustrite kombinatsioon võib olla evolutsiooniline kohastumus, mis võimaldab anemoonkrevettidel efektiivselt suhelda sümbiont-kaladega, jäädes samal ajal kiskjatele raskesti tähelepandavaks (Cronin jt, 2014).

Seega on läbipaistvus mitmekülgne ökoloogiline kohastumus, mis ei piirdu vaid kiskjate eest peitumisega. See võib aidata ellu jääda nii passiivse kaitse kui ka aktiivse jahipidamise abil, samuti võib see osaleda liigisisestes ja -vahelistes suhtlussignaalides. Erinevates loomarühmades on läbipaistvust toetavad mehhanismid evolutsioneerunud vastavalt nende keskkonnale ja eluviisile, mis rõhutab läbipaistvuse adaptiivsust.

## 2 UURIMUS

### 2.1. Töö eesmärgid

Käesoleva bakalaureusetöö eesmärgiks oli välja selgitada, milliste ökoloogiliste tegurite surve all on liblikaliste (*Lepidoptera*) tiibade läbipaistvus kujunenud ning hinnata selle tunnusega kaasnevaid võimalikke ökoloogilisi piiranguid. Uurimistöö hõlmas ka läbipaistvate tiibade struktuuride ontogeneesiga seotud teadusandmete kogumist ja tõlgendamist ning uurimistulemuste kogumist geneetiliste ja molekulaarsete mehhanismide kohta, mis võivad osaleda liblikate läbipaistvate tiivaalade kujunemises.

Uurimistöö käigus lisaks püstitati järgmised uurimisülesanded:

- anda ülevaade tiibade läbipaistvuse levikust ja evolutsioonist liblikalistel
- analüüsida, millised läbipaistvust soosivad valikusurved võivad rakenduda liblikatele ja millised mitte
- hinnata liblikate läbipaistvuse probleemistiku erinevate aspektide uurituse taset, sealhulgas määratleda peamised uurimislüngad

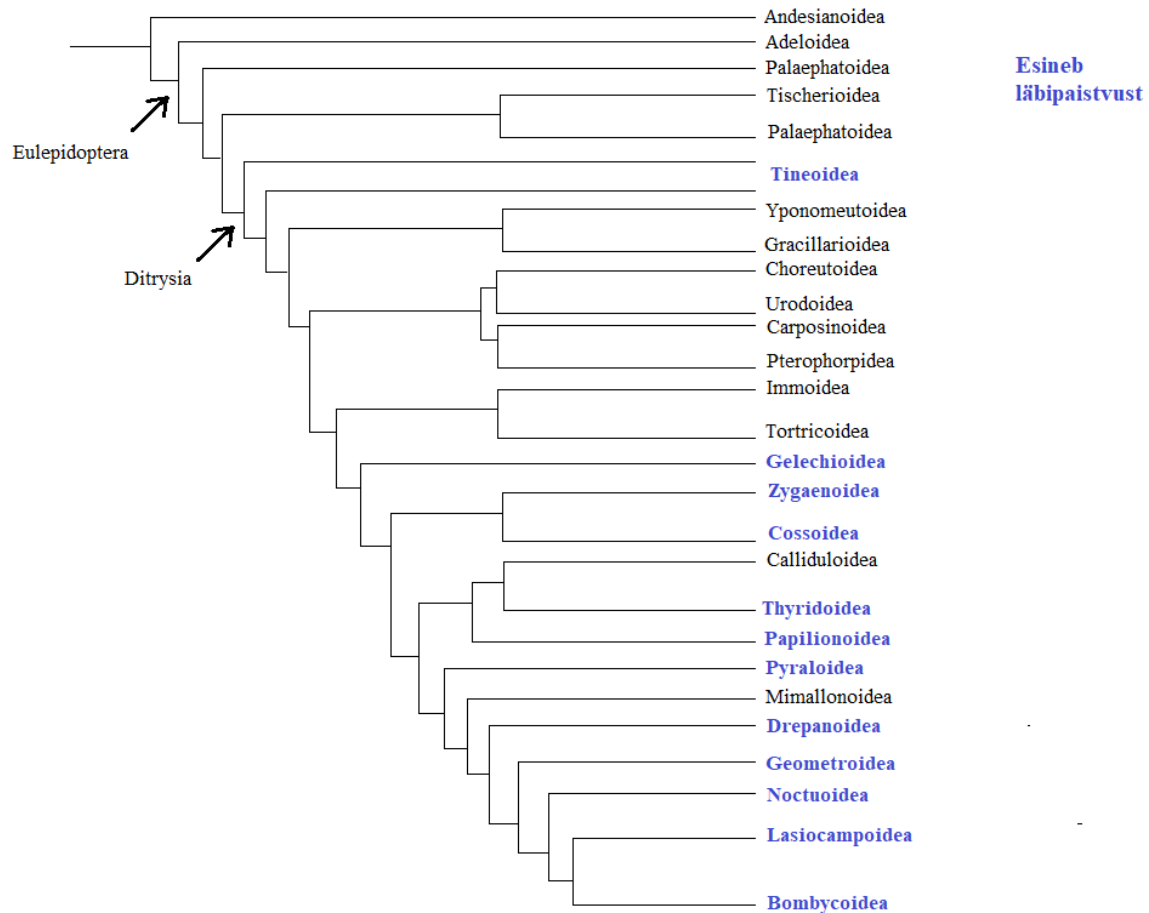
### 2.2. Materjal ja meetodika

Käesoleva bakalaureusetöö raames viidi läbi uurimus, mis põhines olemasoleva teaduskirjanduse otsingul ja hindamisel. Referatiivse töö koostamisel kasutati andmebaasi Google Scholar (<https://scholar.google.com>). Sobiva kirjanduse esmasel valikul kasutati märksõnade kombinatsioone, nagu “Transparent”, “Wings”, “Butterflies”, “Ecology”, “Phylogeny”, “Lepidoptera”, “Translucent”, “Mimicry”, “Clearwing”, “Scales”, “Nanostructures”, “Genetics” ning mitmeid teisi. Allikate otsinguprotsessi täiendusena kasutati ka OpenAI poolt loodud tehisintellekti tööriista ChatGPT (GPT-4o mudel), et leida potentsiaalselt sobivaid teadusartikleid. Päringutele, näiteks “Leia mulle ingliskeelsed teadusartiklid, mis käsitlevad liblikate läbipaistvate tiibade ökoloogilist rolli katkestava värvumise, signalisatsiooni või hüdrofoobsuse seisukohalt”, genereeris tehisintellekt potentsiaalsete teadusartiklite loendeid. Arvestades, et tekstirobot võib vahel esitada mitteeksisteerivaid allikaid või viiteid, kontrolliti tehisintellekti abil leitud artiklite olemasolu ja asjakohasust Google Scholari andmebaasis ning viidi läbi nende sisuline läbitöötamine.

## 2.3. Tulemused

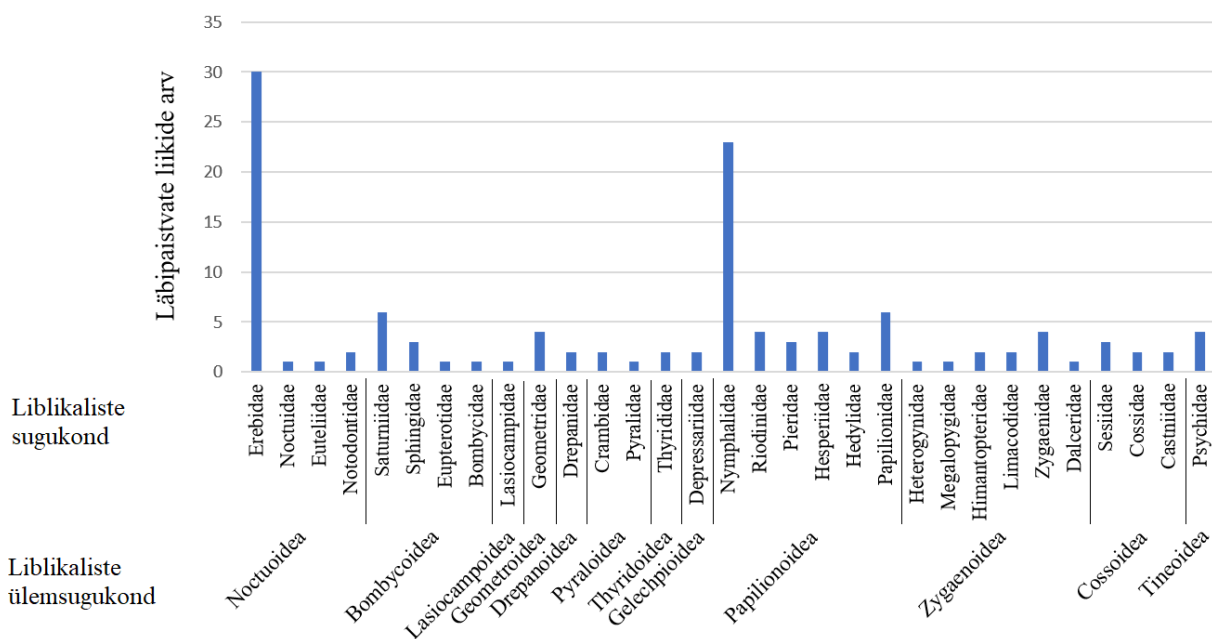
### 2.3.1. Läbipaistvuse fülogeneetiline jaotus liblikalistel

Tiibade läbipaistvus on putukate seas valdav, kuid haruldane liblikaliste (*Lepidoptera*) hulgas. Arvatakse, et liblikatiibade läbipaistmatus on läbipaistvuse evolutsiooniline eellasseisund. Sellele viitab asjaolu, et valdaval enamusel liblikatel on läbipaistmatud tiivad tänu kitiinist koosnevatele soomustele, mis sisaldavad pigmente (Gomez, Pinna jt, 2021; Pomerantz, 2021). Evolutsiooni käigus on mõnede liblikaliikide tiivad muutunud osaliselt või täielikult läbipaistvaks. Tiibade läbipaistvus esineb mitmetes omavahel kauges suguluses ülemsugukondades (joonis 1), mis viitab sellele, et see omadus on evolutsiooni käigus tekkinud korduvalt.



**Joonis 1.** Läbipaistvate liikide jaotus liblikaliste ülemsugukondades (Gomez, Pinna jt, 2021) järgi. Joonisel esitatud liblikaliste fülogenees tugineb Rota jt (2022) artiklile.

Gomez, Pinna jt (2021) uuringu eesmärgiks oli tuvastada võimalikult palju liblikaliste sugukondi, kus leidub tiibade läbipaistvust. Läbipaistvust defineeriti nii, et läbi tiiva oli võimalik lugeda allpool asuvat teksti. Läbipaistvaid alasid leiti 123 liblikaliigi tiibadel (joonis 2). Läbipaistvate struktuuride pindala varieerus sõltuvalt liigist, kuid see tunnus oli iseloomulik 31 sugukonnale, mis moodustab ligikaudu ¼ praegu eristatavate sugukondade koguarvust (137) (van Nieukerken jt, 2011).



**Joonis 2.** Läbipaistvate liikide kvantitatiivne jaotus liblikaliste sugukondades (Gomez, Pinna jt, 2021) järgi.

Gomez, Pinna jt (2021) uuringus esitatud tulemused täiendavad oluliselt olemasolevaid teadmisi, kuid tulemuste tõlgendamisel tuleb arvestada kasutatud meetodite piirangutega. Läbipaistvate liikide tuvastamiseks tuginesid autorid muuseumieksemplaride visuaalsele hindamisele ning muuseumikuraatorite isiklikule kogemusele ja hinnangutele. Selline lähenemine võib olla problemaatiline kahel põhjusel: esiteks ei kajasta muuseumikogudel põhinev valim läbipaistvuse globaalset levikut, kuna see on piiratud olemasolevate eksponaatidega, ning teiseks võib subjektiivne määramine tähendada, et osa läbipaistvate liikide esindajaid jäi märkamata. Sellise meetodika puhul võib eeldada, et määratletud sugukondade arvus võivad esineda ebatäpsused.

Uuringu valim (123 liblikaliiki, vt joonis 2) on tõenäoliselt liialt kitsas, et anda täielik ülevaade läbipaistvate tiibadega liikide tegelikust levimusest ja mitmekesisusest. Näiteks kuulub *Nymphalidae* sugukonda triibus *Ithomiini*, mille liikidest hinnanguliselt 80% esineb tiibade läbipaistvust (McClure jt, 2019). *Ithomiini* triibus hõlmab umbes 370 liiki (Willmott ja Freitas,

2006), mistõttu on ilmne, et *Nymphalidae* sugukonnas on läbipaistvate tiibadega liikide tegelik arv Gomez, Pinna jt (2021) uuringus märgitust märkimisväärselt suurem.

Käesoleva bakalaureusetöö autori tähelepanekute põhjal esineb läbipaistvaid tiivapiirkondi ka mõnel kirilaste (*Endromidae*) sugukonna esindajal (joonis 3). Vaatamata sellele, et selle töö raames ei õnnestunud leida teaduslikku kirjandust, mis kirjeldaks kirilaste tiibade läbipaistvust, võiksid edasised uuringud selles valdkonnas aidata laiendada teadmisi antud teemal.



**Joonis 3.** Kasekirilase (*Endromis versicolora*) tiib valgusmikroskoobi (Leica S9i) all. Foto autor: Juliana Demeštšenko. 24.04.2025.

### **2.3.2. Liblikate läbipaistvuse struktuursed variatsioonid**

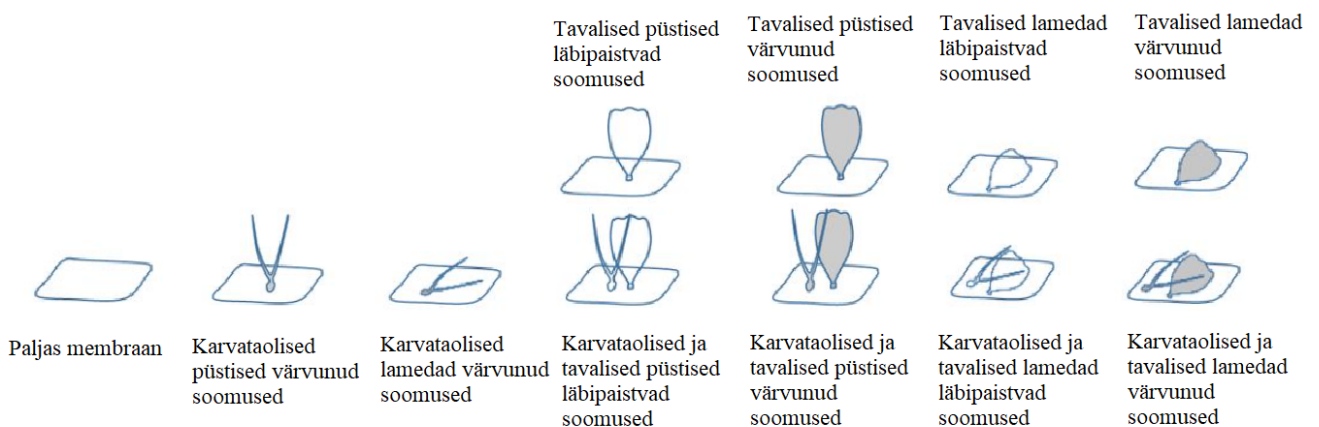
#### **2.3.2.1. Soomuste morfoloogia ja paiknemine**

Liblika tiiva aluseks on õhuke membraan, mis koosneb kitiinist. Kitiinist moodustub suurem osa putukate eksoskelettidest. Liblikatiiva eripära, võrreldes teiste putukatega, seisneb selles, et tiiva membraani pinnal asuvad väikesed soomused. Soomused on lamedad kutiikula väljakasved, mis paiknevad üksteise suhtes sarnaselt katusekividele, kattes osaliselt eelmise kihi (Gorb, 2009).

Läbipaistvate tiibadega liblikate soomused erinevad märgatavalt neist, mida leidub värvunud liblikate tiibadel, kuna nende struktuur võimaldab valgusel läbida membraani peaaegu ilma hajumiseta, säilitades tiiva läbipaistvuse. Läbipaistvate liblikate tiibadel leiduvad soomused võib jagada järgmiselt (Pomerantz jt, 2021; Gomez, Pinna jt, 2021):

- Soomuste morfoloogia järgi – karvataolised ehk harjaselised (*bristle-like or hair-like*), kaheharulised (*forked*) ja tavalised, ümara välimise servaga.
- Pigmentatsiooni järgi – värvunud või läbipaistvad.
- Asendi järgi membraani suhtes – püstised või lamedad.
- Tiheduse järgi – tihedalt või hõredalt paiknevad.

Liblikate tiibade läbipaistvus tuleneb eri kuju, asetuse ja optiliste omadustega soomuste (joonis 4) spetsiifilisest kombinatsioonist. Ülalkirjeldatud soomuste morfoloogiad võivad olla ühesugused kogu tiiva ulatuses kui ka erinevad ühe isendi raames, kus neid võib leida näiteks tiiva erinevatel osadel.



**Joonis 4.** Soomuste morfoloogia ja paiknemise erinevad viisid liblikatiibade läbipaistvuse saavutamiseks (Gomez, Pinna jt, 2021) järgi.

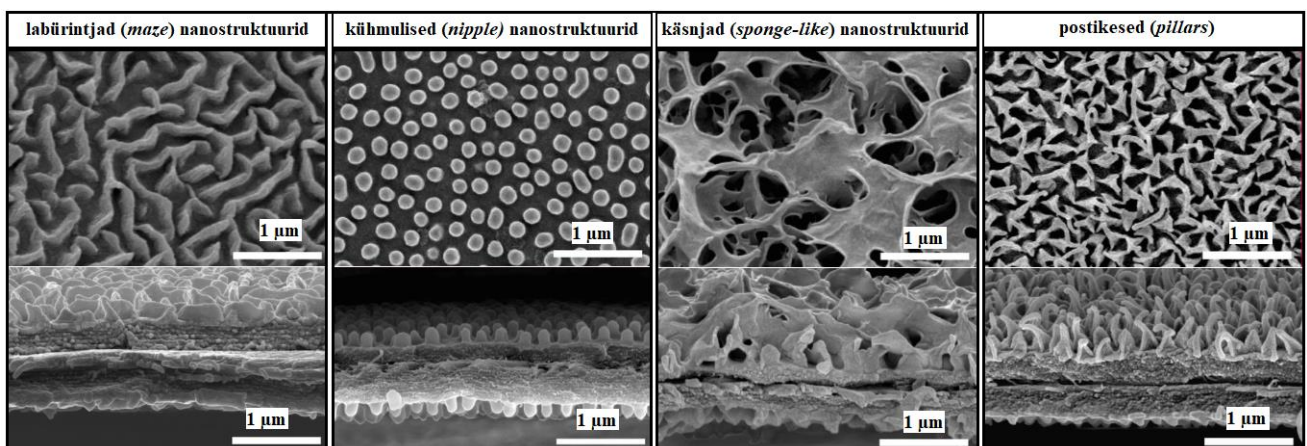
Kõige levinum viis läbipaistvuse saavutamiseks on lamedad soomused (Gomez, Pinna jt, 2021). Need võivad olla kas hõredalt paigutatud ja värvunud või tihedalt asetsevad ja läbipaistvad. Täielikult läbipaistvad lamedad soomused on aga läbipaistvatel liblikatel väga haruldased (Gomez, Pinna jt, 2021). Teiseks kõige sagedasemaks viisiks tiibade läbipaistvuse saavutamiseks, on soomuste tiheduse vähendamine membraanil. Selle tulemusena muutub läbipaistva membraani pind avatumaks valguse läbimiseks. Sellist strateegiat esineb nii ratsulibliklastel (*Parnassius glacialis*), surulastel (*Cephonodes hylas*) kui ka paabusilmlastel (*Antheraea polyphemus*) (Perez Goodwyn jt, 2009; Gomez, Pinna jt, 2021). Membraan võib olla täielikult paljas, kui soomuste areng peatub juba pesade moodustumise staadiumis, või osaliselt paljastunud, kui tiiva pinnal asuvad soomused langevad ära pärast liblika nukust koorumist (Gorb, 2009; Gomez, Pinna jt, 2021). Karvataolisi soomuseid leidub mõõduka sagedusega (27 liiki 123-st) (Gomez, Pinna jt, 2021). Nende eripära seisneb selles, et iseseisvalt esinedes ei ole nad kunagi läbipaistvad. Nad

võivad olla läbipaistvad ainult olukordades, kui lisaks esinevad samal alal tavalised läbipaistvad lamedad soomused. Üheks kõige haruldasemaks struktuuriliseks eripäraks on püstiste läbipaistvate soomuste olemasolu. Püstiste soomustega liigid ei moodusta monofüleetilist rühma, kuuludes sugukondadesse *Hesperiidae*, *Thyrididae*, *Geometridae*, *Hedylidae*, *Castniidae* ja *Erebidae* (Gomez, Pinna jt, 2021). See tähendab, et selline struktuur on tekkinud korduvalt ja sõltumatult.

### 2.3.2.2. Tiibade membraani nanostruktuurid

Läbipaistvuse saavutamiseks peavad liblikaliste tiivad ületama olulise füüsikalise takistuse: valguse peegeldumise tiiva pinnalt, mis tekib õhu ja tiiva membraani murdumisnäitajate erinevuse tõttu. Peegeldumise vähendamiseks on paljudel läbipaistvate tiibadega liblikaliikidel kujunenud struktuurne kohastumus, mis ilmneb tiiva morfoloogias. Sellisel juhul on iseloomulik väikeste nanostruktuuride olemasolu tiiva pinnal. Need kujutavad endast väikeseid tulpi meenutavaid mikroreljeefi väljaulatusi, mis vähendavad valguse peegeldumist pinnalt (Bernhard jt, 1965; Binetti jt, 2009). Kuigi nanostruktuure leidub ka mõnede värvunud liblikate (sugukond *Lycaenidae*) soomustel, esinevad need läbipaistvatel liblikatel tiivamembraani osana (Vertesy jt, 2006; Pinna jt, 2021).

Nanostruktuuride tööpõhimõte seisneb selles, et nende kuju loob sujuvaid murdumisnäitaja gradiente, õhust nanostruktuuridele ja nanostruktuuridelt tiiva membraanile. Eristatakse nelja peamist nanostruktuuride tüüpi (joonis 5): labürintjad (*maze*), kühmulised (*nipple arrays*), postikesed (*pillars*) ja käsnjad struktuurid (*sponge-like*) (Pinna jt, 2021).



**Joonis 5.** Läbipaistvate tiivaalade nanostruktuuride mitmekesisus liblikatel (Pinna jt, 2021) järgi.

Valguse peegeldumise määra tiivapinnalt määravad nii nanostruktuuride kuju kui ka nende tihedus (Gomez, Pinna jt, 2021; Pinna jt, 2021). Nanostruktuuride tihedus tiival sõltub nende kujust: struktuurid, mis tagavad sujuvama valguse ülemineku (väiksema peegelduse), esinevad tihedamalt. See kehtib eelkõige postikeste (*pillars*) ja käsnjate (*sponge-like*) nanostruktuuride korral. Nanostruktuuride hulga ja valguse läbilaskvuse astme vahel on otsene seos. Kui nanostruktuurid vähendavad valguse peegeldumist, läbib pinda rohkem valgust. Sellest järeldub, et mida suurem on nanostruktuuride tihedus, seda suurem on materjali läbipaistvus (Pinna jt, 2021).

### **2.3.3 Liblikatiibade ja soomuste arengubioloogia**

#### **2.3.3.1. Lämpaistvate tiivapiirkondade soomuste ontogenees**

Lämpaistvate tiivapiirkondade soomuste arengut on uuritud *Greta oto* (*Nymphalidae: Ithomiini*) nukkude näitel (Pomerantz jt, 2021). *Ithomiini* triibuse liblikatele on iseloomulik, et lämpaistvatel tiivaosadel esinevad harjaselised (*bristle-like*) soomused. Seevastu tiibade lämpaistmatud piirkonnad on kaetud tavaliste, värvunud liblikatele omaste soomustega, mille otstes on sakilised servad. Soomuste iseloomulik ehitus saab alguse sensoororganite eellasrakkude (*sensory organ precursor* – SOP) moodustumisest. Nende eripäraks on pluripotentsus, mis tähendab, et vastavate signaalide mõjul võivad need rakud diferentseeruda erinevateks sensoorrakkudeks (Pinot ja Le Borgne, 2024).

Tuleb märkida, et liblikate tiivasoomuseid ja äädikakärbse (*Drosophila melanogaster*) sensoorseid harjaseid peetakse homoloogilisteks struktuurideks (Galant jt, 1998). Nende struktuuride homoloogilisus tähendab, et nii liblikatiibade soomused kui ka äädikakärbeste sensoorsed harjased pärinevad ühistest eellasrakkudest (SOP rakkudest) ning nende arengut juhivad sarnased geneetilised mehhanismid (Loh jt, 2025). Lämpaistvuse kontekstis on liblikate soomused tõenäoliselt arenenud algsetest harjasetaolistest struktuuridest, kusjuures lämpaistvatel liikidel, kellel esinevad harjaselised ja kaheharulised soomused, on toimunud evolutsiooniline tagasipöördumine sellele primitiivsele morfoloogiale (Pomerantz, 2021). Äädikakärbse puhul jaguneb SOP rakk kaks korda asümmeetriliselt. Esimese jagunemise tulemusena tekivad kaks tütarrakku (pIIa ja pIIb), millest pIIa jaguneb edasi, moodustades tulevased pesa (*socket*) ja harjaste (*bristle*) rakud, samas kui pIIb jaguneb neuroniks ja seda ümbritsevaks kestarakuks (*sheath*) (Schweisguth, 2015). Liblikate puhul toimub pärast esimest raku jagunemist oluline erinevus. Üks tütarrakkudest (pIIb) sureb, hävitades selle järglasrakud, millest võiksid areneda neuronid ja

kestarakud (Prakash jt, 2024). Mõne aja pärast jaguneb pIIa rakk, andes kaks tütarakku: soomuserakk (*scale cell*) ja pesarakk (*socket cell*).

*Greta oto* läbipaistvatel tiivapindadel on SOP rakkude tihedus väiksem kui tiiva servadel paiknevatel värvunud aladel (Pomerantz jt, 2021). Seega on SOP rakkude paigutus läbipaistvates ja läbipaistmatutes piirkondades erinevalt reguleeritud (Pomerantz jt, 2021). Lisaks mängib tsütoskeleti organisatsioon soomuserakkude eellasrakkudes (*scale cells*) kesksel rollil soomuste kuju ja morfoloogia kujunemisel. Enim on tähelepanu pööratud mikrofilamentidele, eriti nende struktuurikomponendile F-aktiinile. Soomuste pikenemine toimub paljude lühikeste paralleelsete aktiinifilamentide abil (Dinwiddie jt, 2014). Lühikese aja jooksul moodustavad nad väikesi, kuid tihedamalt pakitud kimpusid, mis paiknevad kindlate vahemaade tagant. Läbipaistvate liblikate puhul esinevad suhteliselt sümmeetrilised aktiinkimbud, mis on jaotunud kogu raku perifeerias, ning suur hulk pikisuunas paigutatud mikrotoubuleid (Pomerantz jt, 2021). Seega võib F-aktiini ja mikrotoubulite organisatsioon eksoskeletis mängida võtmerolli eri tüüpi soomuste kujunemisel.

### **2.3.3.2. Läbipaistvate membraani nanostruktuuride ontogenees**

Nanostruktuurid, mis osaliselt vastutavad tiibade läbipaistvuse eest, hakkavad arenema juba tiiva varajases kujunemisfaasis (Pomerantz jt, 2021). Umbes samal ajal moodustub ka kutikula ning tiiva pind hakkab muutuma. Liblika tiib on kaetud epiteelirakkude kihiga, mis moodustab pideva plaadi. Nendel rakkudel on väljaulatuvad struktuurid, mida nimetatakse mikrohattudeks (*microvilli*). Mõne aja pärast tekib õhuke välimine epikutiikula kiht, mis kerkib kõrgemale epidermise rakkudest. Umbes 120 tundi pärast nukkumist ilmuvad epikutiikula kihis kuplitaolised moodustised, mis tõenäoliselt tekivad korrapäraselt paigutatud mikrohattude mõjul (Pomerantz jt, 2021). Tulemuseks on see, et liblikavalmiku tiiva membraanil esineb kahte tüüpi nanostruktuure: kühmulised nanostruktuurid (*nipple arrays*), mis sarnanevad putukate silma sarvkestal esinevatele struktuuridele (Bernhard jt, 1965), ning rohkem hajusalt jaotunud postikesed (*pillars*) (Pomerantz jt, 2021).

Kuigi eelpool mainitud uuringud on aidanud kaasa läbipaistvate liblikate soomuste ja nanostruktuuride ontogeneesi dokumenteerimisele, on see valdkond siiani vähe uuritud. Pomerantz jt (2021) töid esile arenevate rakustruktuuride ehituslikud eripärad, kuid läbipaistvuse saavutamise mehhanismid on palju mitmekesisemad. *Greta oto* on kõige uuritum liik läbipaistvuse kontekstis tänu oma silmapaistvale välimusele, kuid teistel liblikate sugukondadel ja liikidel võivad olla teistsugused struktuurilised iseärasused. Nagu eelnevalt mainitud, võivad nanostruktuurid esineda

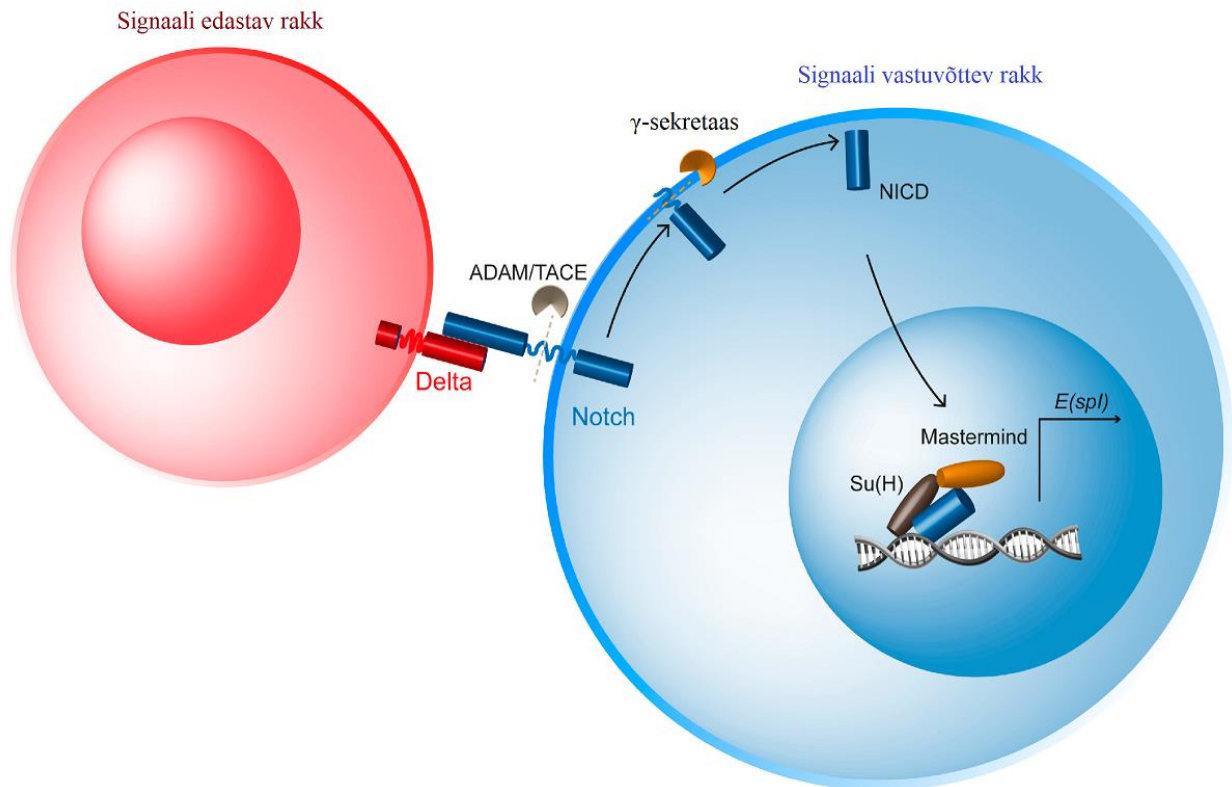
ka käsnja (*sponge-like*) või labürintja (*maze-like*) vormina. Seetõttu on tulevikus vajalik uurida ka nende ontogeneesi teiste liblikaliste näitel.

#### **2.3.4. Läbipaistvate liblikatiibade arengu geneetilised ja molekulaarsed mehhanismid**

Raku saatuse määramine sõltub suurest hulgast signaaliradadest ja molekulidest. Geenide ekspressioon määrab õige diferentseerumise, vajalike rakustruktuuride moodustumise ning on peamine tegur küpse raku organiseerimisel. Liblikatiibade läbipaistvus on tihedalt seotud molekulaarsete protsessidega, mille kaudu kontrollitakse tiibade pinnal asuvate soomuste paigutust ja tihedust. Käesolevas alapeatükis käsitletakse liblikate tiivasoomuste ontogeneesi ja nende arengu geneetilisi aluseid, pakkudes ülevaate peamistest signaaliradadest ja geenidest, mis mõjutavad soomuste moodustumist. Nagu varem mainitud, on liblikate tiivasoomused äädikakärbse sensororganite homoloogid. Seega sõltub mõlema eelmainitud struktuuri areng suuresti sarnastest geneetilistest ja molekulaarsetest teguritest.

##### **2.3.4.1. Notch signaalirada**

Notch signaalirada mängib võtmerolli liblikate tiibade arengus, eriti SOP rakkude diferentseerumise protsessis. SOP rakkude paigutus ning sellest tulenevalt ka tulevaste soomuste asukoht sõltuvad otseselt lateraalsest inhibitsioonist. See on protsess, mille käigus ühe raku signaaliv toime põhjustab naaberrakkudes Notch signaaliraja aktiveerumise (joonis 6), mis omakorda takistab nende muutumist soomuserakkudeks (Chen jt, 2023; Gozlan ja Sprinzak, 2023). Lateraalses inhibeerimises osalevad geenid *Notch* (kodeerib retseptorit rakupinnal), *Delta* (kodeerib ligandvalku) ja *Enhancer of split (E(Spl))* (geenirühm, mis reguleerib hilisemaid protsesse ja takistab naaberrakkudel muutumast samasugusteks spetsialiseerunud rakkudeks) (Kidd ja Lieber, 2016; Wang jt, 2021).



**Joonis 6.** Notch signaaliraja aktiveerumine äädikakärbsse SOP rakkudes. Ligand Delta seondub Notch retseptoriga signaali vastuvõtva raku plasmamembraanil. Delta ja Notchi interaktsiooni tulemusel toimub Notchi kaks järjestikust proteolüütilist lõhustamist ADAM/TACE proteaasi ja  $\gamma$ -sekretaasi abil. Teise lõhustamise käigus vabaneb Notchi intratsellulaarne domeen (*Notch intracellular domain* – NICD), mis transporditakse raku tuuma. Seal moodustab NICD kompleksi transkriptsioonifaktori Suppressor of Hairless (Su(H)) ja transkriptsiooni koaktivaatoriga Mastermind, aktiveerides sihtgeenide, sealhulgas Enhancer of split (*E(spl)*) geenide ekspressiooni. (Pinot ja Le Borgne, 2024) järgi.

Notch signaaliraja keskseks struktuuriks on transmembraanne Notch retseptor, mis asub SOP raku pinnal (Pinot ja Le Borgne, 2024). Transmembraanne ligand Delta paikneb signaali edastavas raku. Notch retseptori ja selle ligandi interaktsioon viib Notch retseptori lõhustamiseni ADAM/TACE proteaaside poolt, mille tulemusel tekib membraaniga seotud aktiveeritud Notchi vorm (Chen jt, 2023). Seejärel lõhustab  $\gamma$ -sekretaasi kompleks Notchi aktiveeritud vormi, vabastades Notchi intratsellulaarse domeeni (*Notch intracellular domain* – NICD). NICD translokeeritakse raku tuuma, kus ta moodustab kompleksi transkriptsioonifaktoriga Suppressor of Hairless (Su(H)) ja transkriptsiooni koaktivaatoriga Mastermind. See kompleks aktiveerib sihtgeenide, sealhulgas *E(spl)* geenide ekspressiooni (Dearden, 2015). *E(spl)* kompleksi valgud takistavad raku diferentseerumist soomuserakkudeks, pärssides arengut suunavate geenide ekspressiooni. Seega rakud, kus *Delta* geeni transkriptsioon on aktiivne, pärssivad kõrvalasuvate rakkude diferentseerumist soomuserakkudeks, mistõttu need naaberrakud arenevad

epidermiserakkudeks (Reed, 2004). See mehhanism võimaldab tulevastel soomuserakkudel paikneda kindlate vahemaade tagant, tagades vajaliku tiheduse ja jaotuse tiiva pinnal.

#### **2.3.4.2. *achaete-scute* kompleks**

Teine oluline tegur, mis mõjutab SOP rakkude arengut, on genoomne *achaete-scute* kompleks (*AS-C*), mis on hästi uuritud äädikakärbsel. *AS-C* koosneb neljast geenist, mis kodeerivad transkriptsioonifaktoreid: *achaete (ac)*, *scute (sc)*, *lethal of scute (l'sc)* ja *asense (ase)*. Suurimat tähelepanu pööratakse *ac* ja *sc* geenidele, kuna just need mängivad kesket rolli SOP rakkude moodustumisel (Cubas jt, 1991). Pealegi on näidatud, et mutatsioonid, mille käigus *ac* ja *sc* geenid eemaldatakse, põhjustavad äädikakärbsel sensorsete organite arenguhäireid. See avaldub kõigi sensorsete karvakeste kadumises notumi pinnal, kuna nende tootmise eest vastutavad rakud diferentseeruvad selle asemel epidermiserakkudeks (García-Bellido, 1979; Simpson, 1990).

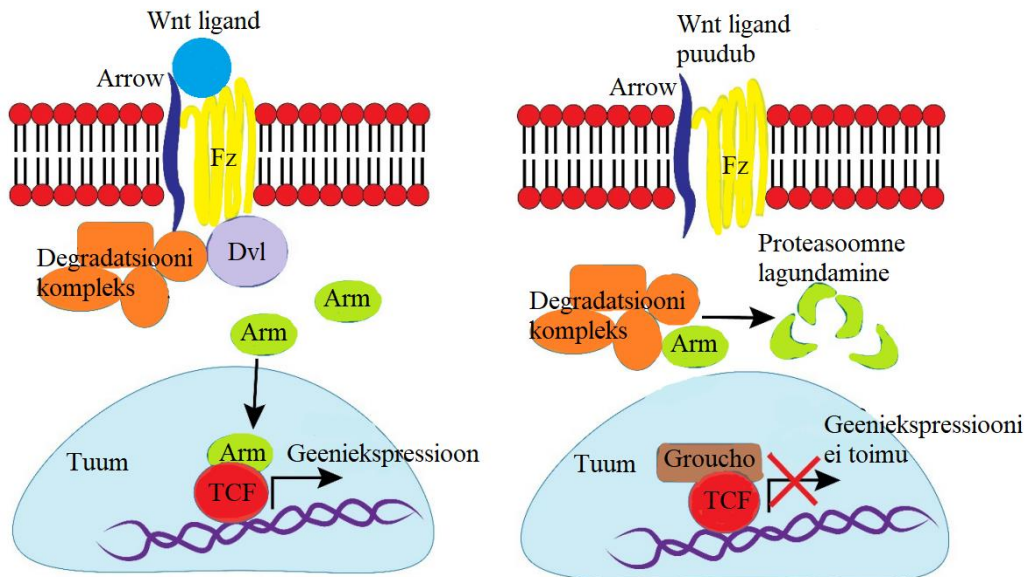
Liblikatel esinevad *AS-C* homoloogid (*achaete-scute complex homologs – ASH*): *ASH1*, *ASH2*, *ASH3* ja *ase* (Zhou jt, 2008). *ASH1* ja *ASH2* geenid ekspresseeruvad kõigis mesodermist, ektodermist ja endodermist pärinevates organites (sealhulgas pIIa rakkudes) (Galant jt, 1998). Kuna liblikatiivad arenevad ektodermaalse päritoluga imaginaalketastest (McClure ja Schubiger, 2007), pakub see sobiva võimaluse *ASH* geenide koespetsiifilise ekspressioonimustri jälgimiseks. *ASH1* ja *ASH2* ekspresseeruvad eelkõige soomuserakkude eellasrakkudes, samas kui diferentseerumata epiteelirakkudes nende ekspressiooni ei täheldatud (Pomerantz, 2021). CRISPR/Cas9 süsteemiga nokautmutandi abil leiti, et *ASH2* mängib funktsionaalset rolli soomuste moodustumisel (Pomerantz, 2021). Mutatsioonid selles geenis viisid täieliku soomuste (*scales*) ja pesarakkude (*socket cells*) kadumiseni tiiva pinnalt.

Need geneetilised kompleksid on omavahel tihedalt seotud. Rakk, kus sünteesitakse Delta valku, aktiveerib naaberrakus Notchi signaaliraja. Samal ajal kõrge Notchi ekspressioon surub alla *ASH* kompleksi, mille tulemusel diferentseerumist ei toimu ja rakk jääb epidermaalseks (Reed, 2004).

#### **2.3.4.3. Wnt signaalirada**

Wnt signaalirada mängib olulist rolli rakkude kasvu, diferentseerumise ja organiseerimise reguleerimisel mitmesugustes organismides, sealhulgas putukatel. See mehhanism kontrollib rakkude jagunemist ja spetsialiseerumist, mis on oluline soomuste moodustumisel. Wnt signaaliraja eripäraks putukatel on Armadillo (Arm) akumulatsioon ja translokatsioon rakutuuma (joonis 7) (Das Banerjee jt, 2023). Selgroogsetel loomadel on Arm asemel  $\beta$ -kateniin (Komiya ja

Habas, 2008). Pärast translokatsiooni rakutuuma Arm aktiveerib geenide transkriptsiooni, mis reguleerivad rakkude arengut.



**Joonis 7.** Wnt signaaliraja aktiveerumine putukatel. Wnt ligandi olemasolul seondub see retseptoriga Frizzled (Fz) ning koretseptoriga Arrow, mis koos valguga Dishevelled (Dvl) takistavad degradatsioonikompleksi tööd, hoides ära tsütoplasmaatilise Armadillo (Arm) lagundamise. Arm transporditakse seejärel rakutuuma, kus ta seondub transkriptsiooniaktivaatori T raku transkriptsioonifaktoriga (*T cell factor* – TCF) ning aktiveerib sihtgeenide ekspressiooni. Wnt ligandi puudumisel lagundab degradatsioonikompleks Arm-i proteasoomis, takistades selle jõudmist tuuma. Selle tulemusel seondub TCF hoopis represorvalgu Groucho-ga, mis blokeerib geeniekspressiooni. (Das Banerjee jt, 2023) järgi.

Wnt signaaliraja mõju tiivakirja kujunemisele saab jälgida hepariini süstimisega nukku. Hepariini roll seisneb ekstratsellulaarsete Wnt ligandide sidumises, mis suurendab nende stabiilsust ja transporti, tugevdades seeläbi Wnt signaaliraja mõju (Martin ja Reed, 2014; Pomerantz, 2021). Hepariini kasutati *Ithomiini* triibusesse kuuluva läbipaistva liblika *Oleria onega* nukkudel (Pomerantz, 2021). Pärast töötlemist läbipaistvad tiivaosad vähenesid või muutusid täielikult värviliseks, kaotades oma valguse läbilaskvuse. Seega Wnt signaalirada ja selle aktiveerivad ligandid võivad mängida olulist rolli läbipaistvate ja mitteläbipaistvate tiivaalade piiride kujunemisel.

Wnt signaaliraja oluline ligand on Wingless (Wg), mis mängib tähtsat rolli mitmesugustes arenguprotsessides, sealhulgas segmentatsiooni, sensoorsete struktuuride ja tiivakirja kujunemisel (Özsu jt, 2017; Fenner jt, 2020; Pomerantz, 2021). Selle seos läbipaistvate tiivaalade kujunemisega liblikatel avaldub suurenenud Wg ekspressioonis paabusilmlase *Antheraea polyphemus* läbipaistvatel tiivaosadel (Pomerantz, 2021). Samas piirkonnas täheldati ka suurenenud

transkriptsioonirepressori Hairy ekspressiooni (Pomerantz, 2021), mille teadaolev roll on pärssida proneuraalsete geenide (sealhulgas AS-C kompleksi geenide) aktiivsust (Ohsako jt, 1994). Läbipaistvates tiivaosades, kus SOP rakke ei moodustu, on täheldatud *hairy* ja *wingless* geenide ekspressiooni ruumilist kattuvust (Pomerantz, 2021). See viitab võimalikule mehhanismile, kus Wg põhine Wnt signalisatsioon võib reguleerida *hairy* ekspressiooni, mille tulemusel pärsitakse ASH kompleksi aktiivsust ja takistatakse soomuste teket. Kuigi otsene seos Wnt signaaliraja ja *hairy* ekspressiooni vahel ei ole seni kinnitatud, viitab nende ekspressioonimustrite kattuvus võimalikule koostoimele, mis väärib edasist uurimist.

#### **2.3.4.4 Senseless ja HR38**

Hiljutises uuringus leiti, et erilist rolli mängivad ka *senseless* ja *HR38* geenid silmiklase *Bicyclus anynana* arengus (Prakash jt, 2024). *Senseless* geeni nokaut põhjustas soomuste paigutuse häireid, mille tagajärjel muutusid soomused hõredamaks ja kaotasid oma ruumilise struktuuri. Samal ajal *HR38* geeni ekspressiooni allasurumine viis kõigi karvataoliste (*hair-like*) soomuste täieliku kadumiseni (Prakash jt, 2024). See viitab sellele, et *HR38* on hädavajalik karvataolise struktuuriga soomuste moodustumiseks.

Uuringud, mis käsitlevad soomuste arengut ja tiivakirja kujunemise geneetilisi tegureid, on aidanud välja selgitada peamised toimetehhanismid. Eelnevalt kirjeldatud signaalirajad moodustavad pideva võrgu, kus iga komponent ei kontrolli mitte ainult kindlat protsessi, vaid võib ka mõjutada teiste signaaliradade aktiveerumist. Siiski on mitmeid valdkondi, mis vajavad täiendavat uurimist. Näiteks on teada, et Notch signaalirada reguleerib Wnt signaalirada teiste putukate kudedes, sealhulgas *Drosophila* tiiva imaginaalketastes (Hayward jt, 2008). Siiski pole nende radade elementide koostoime läbipaistvate liblikate tiibade arengus veel selge. Tulevased uuringud võiksid aidata täpsustada nende geneetiliste elementide omavahelist koostoimet ja paremini mõista läbipaistvuse evolutsioonilisi aluseid.

### 2.3.5. Läbipaistvuse ökoloogiline roll liblikatel

Enamiku liblikaliste (*Lepidoptera*) seltsi esindajate tiibu katavad pigmenteerunud soomused, millest moodustub liigispetsiifiline tiivakiri. Tiivakirjal on adaptiivne funktsioon, aidates kohastuda ümbritseva keskkonnaga. Sageli mängib tiivakiri olulist rolli krüpsises, visuaalses kommunikatsioonis (nii liigisiseses kui ka liikidevahelises), termoregulatsioonis ning mõnikord võib see toimida ka hirmutamise (*intimidation*) või hälvitamise (*deflection*) vahendina (Beldade ja Peralta, 2017). Arvestades tiivakirja ökoloogiliste tähenduste mitmekesisust, on tähelepanuväärne, millist rolli võivad kohastumuses mängida mõnede liblikate tiibade läbipaistvad alad.

#### 2.3.5.1. Krüpsis

Krüpsis on kaitsestrateegia, mille puhul loom sulandub visuaalselt ümbritsevasse keskkonda (Endler, 1984). Põhiküsimus seisneb selles, kas kiskjate võimekus saaki märgata tõepoolest väheneb, kui liblika tiibadel on läbipaistvad osad. Läbipaistvad tiivad vähendavad liblikate visuaalset kontrasti ümbritseva keskkonnaga (Arias, Elias jt, 2019; Arias, Mappes jt, 2019; Gomez, Pinna jt, 2021). Seda kinnitavad heleduse ja värvikontrasti mõõtmised, mis tehti arvutuste abil linnunägemise mudeli järgi (Gomez, Pinna jt, 2021). Kontrastsus väheneb proportsionaalselt tiibade läbipaistvuse suurenemisega. Selle tulemusena väheneb märkimisväärselt läbipaistvate liblikate märgatavus lindude jaoks. Samuti näidati, et tiibade läbipaistvuse suurenemisel on kindel seaduspära. Maskeerumise efektiivsus hakkab langema pärast teatud valguse läbilaskvuse taseme saavutamist. Läbipaistvuse korral, kus tiivad lasevad läbi 50–80% nähtavast valgusest, väheneb kontrast järsult, muutes liblika tausta suhtes peaaegu nähtamatuks. Kui läbipaistvus ületab ligikaudselt 90%, siis edasine suurenemine ei mõjuta märgatavust, lindudel on juba raske liblikat näha (Gomez, Pinna jt, 2021).

Liblikate peamised looduslikud vaenlased on linnud. Üheks lindude eripäraks on nende võime tajuda mitte ainult nähtavat valgust, vaid ka ultraviolettkiirgust lainepikkustel alla 400 nm (Bennett ja Cuthill, 1994). Liblikate tiibade membraani ja soomuseid moodustav kitiin peegeldab ultraviolettkiirgust (Azofeifa jt, 2012). Esmapilgul võib see tunduda tegurina, mis vähendab läbipaistvuse efektiivsust, kuna tiivad võivad jääda lindude jaoks märgatavaks. Kuid lindude keskkonna tajumine ei piirdu vaid ultraviolettkiirgusega, nad näevad kogu nähtava valguse spektrit. See tähendab, et isegi kui liblika tiivad peegeldavad osa UV-kiirgusest, ei halvene nende maskeerumine oluliselt. Peamine tegur, mis määrab läbipaistvuse kui maskeerumisvahendi efektiivsuse, on kontrasti vähenemine taustaga tervikuna, mitte ainult ühes spektri osas (Gomez, Pinna jt, 2021). Seega, kuigi kitiini UV-pegeldumine võib potentsiaalselt mõjutada liblikate

märgatavust, jääb selle mõju väheseks kogu kohastumise kontekstis röövloomade eest kaitsmisel. Nii viisi toimib läbipaistvus tõhusa krüptilise adaptatsioonina, kuna eksperimendid on näidanud, et linnud märkavad ja ründavad läbipaistvaid liblikaid harvemini võrreldes värvunud isenditega (Arias, Elias jt, 2019).

#### **2.3.5.2. Katkestav värvumine**

Katkestava värvumise peamine mehhanism põhineb loomakeha kuju või kontuuride visuaalsel moonutamisel. Tekitav efekt eksitab kiskjat, takistades saagi märkamist. Liblika tiibade läbipaistvus toimib tõhusa katkestava värvusena, kuid ainult juhul, kui see esineb tiibade servadel (Arias jt, 2021). Liblikamudeleid, millel läbipaistvad alad puutusid ühe või mitme tiivaservaga kokku, ründasid linnud 6% harvemini kui täiesti läbipaistmatuid mudeleid või neid, mille läbipaistvad alad asusid tiiva keskel. Läbipaistvate alade suurus ei mõjutanud ellujäämist, kui need ei puutunud kokku tiivaservadega. See tähendab, et isegi väikesed, kuid strateegiliselt paigutatud läbipaistvad elemendid võivad oluliselt suurendada maskeerumist. Seega toimib tiibade läbipaistvus katkestava värvusena siis, kui see moonutab tiiva kontuure, kusjuures alade paiknemine mõjutab efektiivsust rohkem kui nende suurus. Läbipaistvus mängib liblikatel katkestava värvusena olulist rolli, kusjuures eksperimentaalsed andmed näitavad, et läbipaistvate tiibade ja kontrastsete elementidega mudelitel on madalam ründesagedus (Yeager jt, 2024). Huvitaval kombel ei ilmnenud olulist erinevust ründesageduses mudelite vahel, millel oli erinev läbipaistvuse aste. See viitab, et isegi osaline läbipaistvus koos kontrastsete elementidega võib olla piisav kontuuride häirimiseks. Samas võib sellise maskeerumise efektiivsus sõltuda kiskjate nägemisomadustest ning valgustingimustest keskkonnas (Yeager jt, 2024).

#### **2.3.5.3. Signalisatsioon**

Kuigi läbipaistvus võib tunduda ideaalse varjumisstrateegiana, võib see samuti toimida teatud visuaalsete signaalide edastamise vahendina (Barnett jt, 2025). Selline signalisatsioon võib avalduda nii liigisisestes kui ka liikidevahelistes interaktsioonides.

##### **2.3.5.3.1. Liigisisene kommunikatsioon**

Liblikate tiivakiri toimib sageli liigisisese visuaalse kommunikatsiooni vahendina (Ellers ja Boggs, 2003; Beldade ja Peralta, 2017). On leitud, et tiibade poolläbipaistvus võib selliseid signaale tugevdada, eriti sugulise valiku kontekstis (Stavenga jt, 2023). Mõnede liikide puhul võimaldab tiibade poolläbipaistvus lennu ajal täiendava visuaalse signaali edastamist, suurendades isaste nähtavust emaste jaoks. Poolläbipaistvate tiibade peegeldunud ja läbiv valgus loovad eri

liblikaliikidel tiiva mõlemal küljel sarnase kirja (Stavenga jt, 2023). Näiteks mõnedel põualibliklastel (*Pieridae*) on tiiva alakülg veidi heledam kui ülakülg, kuid säilitatakse kirja üldine struktuur. Autorid väidavad, et isegi osaliselt kokkupandud tiibade korral jääb visuaalne signaal liigikaaslastele äratuntavaks (Stavenga jt, 2023).

Kuigi Stavenga jt (2023) töö pakub huvitavaid tähelepanekuid poolläbipaistvuse võimalikust rollist liigisisese signalisatsiooni vahendina, esineb mitmeid küsimusi mõnede järelduste osas. Esiteks võib üla- ja alakülje tiivakirja sarnasus olla üldisest tiivavärvusest tulenev kõrvalnähtus, mitte otsene kohastumus suguliseks valikuks. Teiseks viidi katsed läbi optimaalses valguskeskkonnas, mis ei pruugi peegeldada tiibade poolläbipaistvuse efektiivsust looduslikes tingimustes (näiteks hämaruses). Samuti põhinevad väited poolläbipaistvuse rolli kohta sugulises valikus vaid morfoloogilistel vaatlustel. Käitumuslikud katsed võiksid muuta järeldused veenvamaks. Oluline on märkida, et kui tiibade poolläbipaistvus mängiks tõepoolest olulist rolli sugulises valikus, oleks oodata selle tunnuse osas sugulist dimorfismi (Lande, 1980). Siiski enamikul Stavenga jt (2023) poolt käsitletud liikidest on isaste ja emaste tiibade läbipaistvus sarnane ning väljendunud suguline dimorfism puudub.

#### **2.3.5.3.2 Aposematism ja mimikri**

Visuaalne signalisatsioon on vajalik mitte ainult liigisiseseks infovahetuseks, vaid ka suhtluseks potentsiaalsete vaenlaste ja kiskjatega. Aposemaatiline värvus ehk hoiatusvärvus on kiskjatele suunatud signaal, mis annab märku looma mittesöödavusest või kaitsest. Tihti on aposemaatiline värvus silmatorkavalt ere, hõlmates näiteks punaseid, kollaseid ja siniseid toone (Seymoure jt, 2018). Vaatamata sellele võib teatud juhtudel ka läbipaistvus täita aposemaatilise signaali rolli. *Ithomiini* triibuse liigid, mida sageli nimetatakse klaasliblikateks (*glasswing butterflies*), on tuntud oma tiibade suurte läbipaistvate alade poolest. Üheks selle triibuse teatud esindajate iseärasuseks on see, et liblikad sünteesivad pürrolisidiinalkaloide (Trigo jt, 1996). Need alkaloidid satuvad liblikate organismi juba röövikustaadiumis, kui nad toituvad kareleheliste lehtedel. Teised *Ithomiini* triibusesse kuuluvad liigid omandavad pürrolisidiinalkaloide juba valmiku staadiumis, toitudes korvõieliste õitel (McClure jt, 2019). Läbipaistvate liblikaliikide seas täheldati ootamatult kõrget mittesöödavust, kui tibudele pakuti erinevaid liike (McClure jt, 2019). Vaatamata ootustele pole läbipaistvad liigid vähem, vaid isegi toksilisemad kui erksad läbipaistmatud liigid. Kiskjad (kanapojad) õppisid läbipaistvaid liike kiiremini vältima (McClure jt, 2019). Seega on *Ithomiini* liblikate läbipaistvus evolutsioneerunud aposematismi täiendina, võimaldades neil kombineerida

krüptilise värvuse ja hoiatava värvuse eeliseid. Suurelt distantsilt aitab läbipaistvus vähendada märgatavust, samal ajal kui lähikontaktis aitab aposematism kiskjal liiki ära tunda ja vältida.

Mülleri mimikri on nähtus, mille puhul mittesöödavad liigid omandavad ühiseid väliseid tunnuseid, et suurendada ellujäämist seeläbi, et kiskjad õpivad neid vältima (Sherratt, 2008). Võimalikke mimikri rühmasid on kirjeldatud ka *Lycorea* perekonna liikide näitel (näiteks *Lycorea ilione*), kelle puhul on sarnaselt *Ithomiini* liblikatega tuvastatud pürrolisidiinalkaloidide sisaldus (Beccaloni, 1997). Sellele liigile on iseloomulikud suured läbipaistvad tiivaalad ning keemiline kaitse kiskjate eest. Arvestades, et *L. ilione* kuulub triibusesse *Danaini*, on tõenäoliselt tegemist Mülleri mimikri juhtumiga. Paljudel kauges suguluses olevatel liikidel on evolutsioneerunud sarnased struktuursed ja optilised omadused (Pinna jt, 2021). Hoolimata uuritud liikide mitmekesisusest täheldatakse mimikeerivate liikide seas struktuursete tunnuste konvergentsi, mis väljendub läbipaistvate tiivaosade võimes valgust samal viisil läbi lasta. See tähendab, et kiskjate jaoks sarnanevad mimikeerivad liigid läbipaistvuse ja värvuse poolest üksteisega.

Batesi mimikri on nähtus, mille puhul söödavad liigid omandavad mittesöödavate organismidega sarnaseid väliseid tunnuseid, et vähendada kiskjate rünnaku tõenäosust (Speed, 1999). Üheks klassikalise Batesi mimikri näiteks on sugukonda surulased (*Sphingidae*) kuuluvad lottsurud (*Hemaris*), kes meenutavad välimuselt kimalasi ja mesilasi (Koshkin ja Yevdoshenko, 2019). Neile on sageli iseloomulik kollase-mustakirju keha ja peaaegu täiesti läbipaistvad tiivad. Sarnaseid väliseid tunnuseid omavad ka klaastiiblaste (*Sesiidae*) (Volponi ja Volponi, 2018). Huvitaval kombel jäljendavad *Schistophleps* perekonna esindajad lisaks välimusele ka kimalaste käitumisomadusi, nagu lennutrajektor ja heli (Skowron Volponi jt, 2018).

Mõnedes liblikaliste sugukondades on peetud võimalikuks quasi-Batesi mimikri esinemist (Beccaloni, 1997). See termin kirjeldab olukorda, kus teatud liigid on vähem mittesöödavad kui teised, kuid omandavad siiski sarnase kaitsevärvuse (Speed, 1999). Näitena tuuakse *Dismorphia* perekond, mille esindajad võivad olla vähem toksilised kui *Ithomiini* triibuse liblikad (Beccaloni, 1997). Sellest hoolimata on neil sarnaseid visuaalseid tunnuseid. Sarnaselt *Ithomiini* triibuse esindajatega leidub *Dismorphia* perekonnas suhteliselt suurte läbipaistvate tiivaosadega liike (näiteks *Dismorphia theucharila*) (Lamas, 2004). Selle hüpoteesi kinnitamiseks oleks vaja uuringuid, mis võrdleksid mainitud liigi toksilisuse taset *Ithomiini* liblikatega.

#### 2.3.5.4. Termoregulatsioon

Läbipaistvusel võib olla oluline roll erinevate temperatuuritingimustega kohastumisel (Gomez, Pinna jt, 2021). Keha optimaalse temperatuuri säilitamine on liblikate jaoks füsioloogiliselt oluline, mõjutades nende aktiivsust, toitumist ja paljunemist. Siiski võib läbipaistvate tiibadega liikidel olla termoregulatsioon raskendatud, kuna nende võime soojust neelata ja säilitada on piiratud. Termoose melanismi hüpoteesi kohaselt on madalatel temperatuuridel elavatel liikidel ja isenditel kalduvus olla tumedamalt värvunud (Watt, 1968; Ossola jt, 2023). Tiibade läbipaistvuse taseme võrdlus eri laiuskraadidel elavate liikide seas näitas, et külmematesse piirkondadesse liikudes väheneb tiibade valguse läbilaskvus (Gomez, Pinna jt, 2021). See kinnitab termoose melanismi hüpoteesi, kuna läbipaistvuse vähenemine viitab suuremale neeldumisele, mis omakorda aitab paremini soojust säilitada. Selle hüpoteesi kohaselt on läbipaistvad tiivad evolutsioneerunud liikidel, kes elavad madalatel laiuskraadidel, kus liigne kuumenemine võib olla kahjulik.

Samas ei ole tegemist universaalse seaduspäraga. Näiteks esineb *Ithomiini* triibusesse kuuluvate klaasliblikate puhul läbipaistvaid liike sagedamini mäestikes kõrgemal asuvates jahedamates piirkondades, samas kui läbipaistmatud liigid elavad peamiselt soojades madalmikes (Ossola jt, 2023). Eksperimentaalselt on tõestatud, et läbipaistvus põhjustab termoregulatsiooni halvenemist, kuna läbipaistvad alad neelavad lähi-infrapuna kiirgust vähem kui värvunud piirkonnad (Ossola jt, 2023). Sellest hoolimata on läbipaistvad liigid endiselt levinud külmades tingimustes. See paneb kahtluse alla hüpoteesi, et läbipaistvus evolutsioneerus vastusena kliimatingimustele. Läbipaistvus pakub piisavalt eeliseid, et kompenseerida sellega seotud termilist kulu (Ossola jt, 2023). Seega peetakse termoregulatsiooni läbipaistvuse “hinnaks”, kus termoregulatsiooni on ohverdatud teistele teguritele, näiteks kiskjate eest kaitsmisele.

Seega tunnistavad mõlemad uuringud läbipaistvuse mõju termoregulatsioonile, kuid tõlgendavad selle evolutsiooni erinevalt. Gomez, Pinna jt (2021) pakuvad välja kompromissadaptatsiooni. Läbipaistvus kohastub osaliselt kliimatingimustega, kuid piiratult mimikri või maskeerumise vajaduse tõttu. Samal ajal väidavad Ossola jt (2023), et läbipaistvus arenes üksnes kiskjate surve tõttu ning termoregulatsioon on vaid vältimatu “hind” selle strateegia eest.

### 2.3.5.5. Hüdrofoobsus

Putukate tiivad on sageli tugevalt hüdrofoobsed, mis on eriti oluline troopilistes piirkondades, kus on kõrge õhuniiskus ja sagedased vihmajud (Aideo ja Mohanta, 2016). Liblikate puhul on hüdrofoobsus tingitud keerukast tiivareljeefist, mida kujundavad mikro- ja nanostruktuurid (Wanasekara ja Chalivendra, 2010). Kuid läbipaistvate tiibade korral võivad need struktuurid mõjutada ka tiibade optilisi omadusi, mis tekitab küsimuse, kuidas hüdrofoobsed omadused ühilduvad läbipaistvusega.

Tiibade läbipaistvad alad saavutatakse sageli soomuste mitmesuguste modifikatsioonide ja nende paiknemise tiheduse muutustega (Gomez, Pinna jt, 2021; Pomerantz jt, 2021). Hüdrofoobsuse määramisel on peamine roll tiibade mikrostruktuuril (Gomez, Pairraire jt, 2021). Peamist rolli mängib eri kujuga vertikaalselt paiknevate soomuste kombinatsioon, mis vähendab vee kokkupuutepinda. Lisaks struktuuride kujule on oluline ka soomuste elastsus. Näiteks säilitavad *Parantica sita* (*Nymphalidae*) tiivad oma hüdrofoobsuse tänu spetsialiseerunud soomustele, mis painduvad veepiiskade surve all ja taastavad algkuju mehaanilise koormuse kadudes (Perez Goodwyn jt, 2009). Kuigi mikrostruktuuride tihedus mõjutab hüdrofoobsust vaid vähesel määral, aitab see paremini tõrjuda väiksemaid veepiisku, eriti aurustumisel (Gomez, Pairraire jt, 2021). Autorid jõudsid ka järeldusele, et nanostruktuuridel tiibade pinnal ei ole hüdrofoobsusele olulist mõju.

Liblikatiibade läbipaistvus on ökoloogilise kohastumuse seisukohalt kujunenud kui lõivsuhe (*trade-off*) maskeerumise ja hüdrofoobsuse säilitamise vahel (Gomez, Pairraire jt, 2021). Suurem tiibade valguse läbilaskvus vähendab hüdrofoobseid omadusi. Seda seisukohta kinnitab ka tähelepanek, et *Greta oto* läbipaistvad tiivaosad on vaid mõõdukalt hüdrofoobsed, jäädes oluliselt alla teistele liblikaliikidele soomuste puudumise tõttu (Wanasekara ja Chalivendra, 2010). Troopilistes piirkondades suurendavad sagedased vihmad ja kõrge niiskus looduslikku valikusurvet hüdrofoobsuse säilitamiseks, isegi läbipaistvate tiibade korral. Ekvaatorile lähenedes on troopiliste liikide läbipaistvatel tiibadel paremad hüdrofoobsed omadused kui parasvöötme liikidel (Gomez, Pairraire jt, 2021). Seega on läbipaistvuse struktuur optimeeritud hüdrofoobsuse jaoks. Läbipaistvuse ja hüdrofoobsuse vahelise lõivsuhte leevendamiseks kasutavad liblikad täiendavaid kohastumusmehhanisme, nagu erinevat tüüpi soomuste kombinatsioon ja mikrostruktuuride elastsuse suurendamine.

## 2.4. Arutelu

Tiibade läbipaistvus esineb teadaolevalt 23% liblikaliste sugukondadest ning see on evolutsiooni käigus korduvalt ja sõltumatult välja kujunenud tunnus (van Nieukerken jt, 2011; Gomez, Pinna jt, 2021). Sarnane optiline efekt saavutatakse mitmesuguste mikro- ja nanostruktuuride variatsioonide abil, mis viitab tunnuse adaptiivsele olulisusele. Teisisõnu ei ole tiibade läbipaistvus juhuslik evolutsiooniline kõrvalprodukt, vaid kohastumuslik tunnus, mis suurendab isendite kohastumust teatud keskkonnatingimustes. Läbipaistvate tiivaalade ökoloogiline eelis seisneb eelkõige selles, et need muudavad liblika kiskjate jaoks vähem märgatavaks. Vähenenud nähtavus saavutatakse kas krüpsise või katkestava värvuse abil. Läbipaistvus võib mõningatel juhtudel toimida aposemaatilise signaalina, hoiatades kiskjaid liblika võimalikust mittesöödavusest või keemilisest kaitsest. Samuti võib see täita rolli mimikris, kus tiibade läbipaistvus aitab matkida teiste liikide hoiatavat välimust. Arvestades, et aposemaatiline signalisatsioon läbipaistvuse kaudu on iseloomulik vaid piiratud arvule *Ithomiini* triibuse esindajatele, võib oletada, et hoiatusvärvuse edastamine ei olnud läbipaistvuse evolutsiooni peamine tõukejõud. Samas väärib mainimist, et läbipaistvate piirkondade olemasolu võib kaasa tuua teatud piiranguid tiibade hüdrofoobsuse ja termoregulatsiooni halvenemise näol (Gomez, Pairraire jt, 2021; Ossola jt, 2023). Tõenäoliselt kujunes seega liblikate tiibade läbipaistvus evolutsiooni käigus välja mitmete tegurite koosmõjul. Peamiseks neist oli ilmselt kaitse kiskjate eest. Samal ajal, arvestades osalist vastavust termilise melanismi hüpoteesile, ei saa välistada, et läbipaistvus võis teatud määral kohastuda ka kliimatingimustega, kuid see mehhanism mängis pigem teisejärgulist rolli.

Mõned läbipaistvuse ökoloogilised seletused, nagu kiskjate jaoks vähenenud nähtavus, kehtivad paljude mitesuguluses olevate liblikaliikide puhul (Gomez, Pinna jt, 2021). Siiski ei pruugi kõik läbipaistvuse tekke seletused olla universaalsed ja võivad sõltuda konkreetsetest elupaikadest ja liigi ökoloogiast. Näiteks läbipaistvus mängib olulist rolli termoregulatsioonis (Beldade ja Peralta, 2017; Gomez, Pinna jt, 2021). Arvestades, et läbipaistvad tiivaosad neelavad vähem infrapunakiirgust, võib suurte läbipaistvate alade olemasolu aidata vältida ülekuumenemist kõrge temperatuuriga piirkondades. See aspekt võib olla eriti oluline päevase aktiivsusega liblikate jaoks, kelle termoregulatsioon sõltub otseselt päikesekiirguse hulgast. Erinevalt päevase aktiivsusega liblikatest, sõltub ööliblikate termoregulatsioon infrapuna kiirgusest vähem. Nende puhul säilitatakse optimaalne temperatuur näiteks lihaste intensiivse töö või keha anotoomiliste omaduste (õhukotid, mis isoleerivad rindmiku) abil (Heinrich, 1987). Seega võib läbipaistvus ööliblikate jaoks olla termoregulatsiooni seisukohalt ebasoodne tunnus. Sellest tulenevalt võib läbipaistvuse

evolutsiooniline tähendus sõltuda päikesevalguse intensiivsusest, temperatuurist ja liigi aktiivsusperioodist. Võib oletada, et läbipaistvuse evolutsioonilised seletused varieeruvad sõltuvalt liigi ökoloogiast, kuna erinevates tingimustes võivad kohastumistingimused erineda. Seega ei saa liblikate tiibade läbipaistvuse ökoloogilisi seletusi pidada täielikult universaalseteks.

Praegu on tiibade läbipaistvuse ökoloogiline tähendus endiselt vähe uuritud valdkond. Näiteks Gomez, Pinna jt (2021) uurimuses esitati hüpotees, et läbipaistvatel tiivaaladel võib olla eriline roll ultraviolettkiirguse eest kaitsmisel. Autorite sõnul läbipaistvus siiski tõenäoliselt ei mängi olulist rolli UV-kaitses, kuid edasised uuringud võiksid olemasolevaid teadmisi täiendada (Gomez, Pinna jt, 2021). Samuti on vähe uuritud läbipaistvate piirkondade rolli liigisisese signalisatsioonis. Näiteks *Methona curvifascia* (*Nymphalidae: Ithomiini*) tiibadel puuduvad läbipaistvates piirkondades valguse peegeldust vähendavad nanostruktuurid (Pinna jt, 2021). Päikesevalguse peegeldumisel tekkivad tiivapinna mustrid võivad potentsiaalselt mängida rolli liigisisese kommunikatsiooni vahendina. Arvestades, et sarnast läbipaistvuse funktsiooni on korduvalt täheldatud kahetiivaliste puhul (Eichorn jt, 2017; White ja Latty, 2020), on võimalik, et ka mõned läbipaistvate tiibadega liblikaliigid võivad kasutada seda strateegiat liigisisese visuaalse suhtlusvahendina.

Läbipaistvuse levik liblikaliste seas on endiselt ebapiisavalt uuritud. Teaduskirjanduses puudub isegi ligikaudne hinnang läbipaistvate tiivaaladega liikide koguarvust. Käesoleva uurimistöö raames tuvastati, et läbipaistvad alased leidub sugukonnas kirilased (*Endromis*), mille kohta varasemates teadusallikates andmed puuduvad. See tähelepanek viitab võimalusele, et läbipaistvus võib olla levinum, kui seni arvatud, sealhulgas parasvöötme liikide seas. Tänapäeval on läbipaistvad tiivad kõige paremini uuritud troopilise *Ithomiini* triibuse puhul, kus hinnanguliselt umbes 300 liigil esineb läbipaistvaid tiivaalaid (Willmott ja Freitas, 2006; McClure jt, 2019). Siiski vajab selle tunnuse levik väiksemates sugukondades täiendavat uurimist. Sellised andmed võiksid oluliselt aidata kaasa läbipaistvuse evolutsioonilise päritolu mõistmisele.

Üks väheuuritud teemasid on läbipaistvate tiivaalade kujunemisega seotud geneetiliste ja molekulaarsete mehhanismide mõistmine. On teada, et teatud geneetilised mehhanismid (Notch, Wnt ja ASH) mängivad tõepoolest rolli struktuuride organiseerimisel läbipaistvatel piirkondadel (Reed, 2004; Pomerantz, 2021). Samas pole nende võimalikku vastastikust mõju seni piisavalt uuritud. Näiteks kattuvad osaliselt Wnt raja ligandi Wingless ja transkriptsioonirepressori Hairy ruumilised ekspressioonimustrid (Pomerantz, 2021), mis võib viidata potentsiaalsele

regulaatorsele seosele. Teema vajab veel põhjalikumat käsitlust, mistõttu on edasised uuringud vajalikud, et süvendada arusaamist läbipaistvuse kujunemise molekulaarsetest mehhanismidest. Siiski seisneb olemasolevate uuringute peamine probleem selles, et uurimisobjektidena käsitletakse enamasti värvunud liblikaid (Reed, 2004; Zhou jt, 2008; Prakash jt, 2024). Läbipaistvuse seos eeltoodud geneetiliste mehhanismidega väljendub selles, et ilma nende mehhanismide toimeteta kaovad tiiva pinnalt soomused, paljastades membraani ja muutes piirkonna läbipaistvaks. Tõepoolest, see on üks läbipaistvuse saavutamise viis, kuid palju levinum strateegia on lamedate soomuste olemasolu (Gomez, Pinna jt, 2021). Arvestades soomuste morfoloogilist mitmekesisust, tekib küsimus, millised molekulaarsed ja geneetilised protsessid määravad nende kuju (karvataolised, kaheharulised või tavalised), värvuse (värvunud või läbipaistvad) ja asendi membraani suhtes (lamedad või püstised). Soomusteta tiivamembraani kujunemise kontekstis on eriti märgatav uurimistöõde puudumine, mis käsitleks membraanipinna nanostruktuuride arengu geneetilist reguleerimist. Lisaks võivad nanostruktuurid esineda erinevates vormides, nagu labürintjad (*maze*), kühmulised (*nipple arrays*), käsnjad (*sponge-like*) ja postikesed (*pillars*) (Pinna jt, 2021). Edasised uuringud nende arengut tagavate molekulaarsete ja geneetiliste mehhanismide kohta võiksid oluliselt täiendada olemasolevaid teadmisi läbipaistvate struktuuride kujunemisest liblikalistel.

Et jõuda liblikatiibade läbipaistvuse evolutsiooni terviklikuma mõistmiseni, tuleb tulevikus arendada mitmeid olulisi uurimissuundi. Kõigepealt on vaja saada põhjalikum ülevaade läbipaistvuse fülogeneetilisest levikust ja selle morfoloogilisest mitmekesisusest liblikaliste seas. Käesolevas uurimuses tuvastati läbipaistvad tiivaalad ka kirilaste sugukonna esindajatel. See viitab võimalusele, et läbipaistvus võib parasvöötmes elavate liikide seas olla levinum, kui seni arvatud. Järgmise sammuna on oluline välja selgitada, millised geenid ja molekulaarsed signaalirajad osalevad läbipaistvate tiivaalade kujunemises, sealhulgas mikro- ja nanostruktuuride moodustamises. On teada, et sellised elemendid nagu Notch, Wnt, *ASH* kompleks, Hairy, *Senseless* ja *HR38* ekspresseeruvad läbipaistvates piirkondades, kuid senini on piiratud arusaam nende signaaliradade omavahelistest interaktsioonidest ja regulatsioonimehhanismidest. Nende protsesside uurimiseks tuleb kasutada tänapäevaseid meetodeid, nagu RNA-seq ja CRISPR/Cas9. RNA-seq võimaldab määrata, millised geenid on läbipaistvates piirkondades aktiivselt ekspresseeritud võrreldes läbipaistmatutega. CRISPR/Cas9 meetod annab võimaluse valikuliselt alla suruda konkreetsete geenide ekspressiooni ja jälgida, kuidas see mõjutab tiivastruktuuride arengut. Pärast signaaliradade vastasmõjude selgitamist on vajalik tuvastada, millised mutatsioonid

või regulatoorsed muutused viivad erinevate mikro- ja nanostruktuuride kujunemiseni. See aitab mõista, kas struktuuride morfoloogilised erinevused on tingitud signaaliradade häiretest või ekspressiooni taseme muutustest. Olulist rolli mängivad ka võrdlevad uuringud erinevate liblikarühmade vahel, kus läbipaistvus saavutatakse eri tüüpi mikro- ja nanostruktuursete modifikatsioonide kaudu. See võimaldab luua seose fenotüübi ja konkreetsete geenide vahel. Selline lähenemine aitab välja selgitada, kas läbipaistvus eri liikide seas on kujunenud ühiste või sõltumatute molekulaarsete mehhanismide alusel. Samuti võimaldab see mõista, kuidas see tunnus on evolutsiooni käigus korduvalt ja sõltumatult välja arenenud.

## KOKKUVÕTE

Maismaaloomade läbipaistvus on erakordne nähtus, kuna erinevalt veekeskkonnast esineb maismaal mitmeid piiranguid, nagu kõrge UV-kiirguse tase, valguse tugev peegeldumine ning gravitatsioonijõud. Nende tegurite ületamiseks peavad maismaaloomad välja arendama spetsiifilisi morfoloogilisi ja optilisi kohastumusi. Liblikate puhul on läbipaistvate tiibade olemasolu iseäralik, kuna enamiku liblikaliste (*Lepidoptera*) seltsi esindajate tiivad on kaetud eredate ja värviliste soomustega.

Käesoleva töö peamiseks eesmärgiks oli välja selgitada, milliste ökoloogiliste tegurite toime on liblikatel evolutsiooni käigus kujunenud läbipaistvad tiivad, ning hinnata selle tunnusega kaasnevat võimalikke piiranguid. Kogutud andmete põhjal võib järeldada, et läbipaistvus mängib rolli mitmetes kohastumismehhanismides. See vähendab kiskjate poolt avastamise tõenäosust krüpsise või katkestava värvuse kaudu, võib täita hoiatusvärvuse funktsiooni ning osaleda mimikris. Samas võib läbipaistvusega kaasneda mõningaid ökoloogilisi piiranguid, nagu tiibade hüdrofoobsete omaduste vähenemine või halvenenud termoregulatsioon.

Evolutsiooniliselt on läbipaistvus arenenud sõltumatult mitmetes kauges suguluses olevates sugukondades, mis viitab selle tunnuse adaptiivsele tähtsusele. Seda kinnitab ka suur morfoloogiline mitmekesisus, mille kaudu läbipaistvus saavutatakse. Selle hulka kuuluvad erinevad soomuste ja nanostruktuuride kujud ning paiknemised. Geneetiliste ja molekulaarsete mehhanismide osas on teada, et läbipaistvate tiibade mikrostruktuuride kujunemist mõjutavad sellised signaalirajad nagu Notch ja Wnt ning *achaete-scute* geenikompleksi homoloogid (*ASH*). Nende geneetiliste elementide omavahelised seosed ja regulatiivne koostoime vajavad edasist uurimist.

Töö käigus tuvastati mõned peamised teaduslikud lüngad. Esiteks puudub terviklik ülevaade läbipaistvuse fülogeneetilisest jaotusest ja levikust liblikaliste hulgas. Käesoleva uurimistöö käigus tuvastati läbipaistvate tiivapiirkondade olemasolu sugukonnas kirilased, mida ei ole varem teaduskirjanduses mainitud. Teiseks on vajalikud eksperimentaaluurinud, et selgitada läbipaistvuse ökoloogilist rolli, eriti liigisisese visuaalse kommunikatsiooni kontekstis. Lõpetuseks on siiani ebaselge, millised geneetilised mehhanismid määravad erinevate mikro- ja nanostruktuuride vormide kujunemist läbipaistvatel tiivaaladel. Nende uurimissuundade arendamine võib viia terviklikumale arusaamale liblikate läbipaistvuse evolutsioonist ja mitmekesisusest.

## **Ecological role of wing transparency in butterflies and moths**

Juliana Demeštsenko

### **SUMMARY**

Transparency is more commonly found among marine organisms than terrestrial ones. On land, this trait is much rarer and is primarily found in insects. This limited distribution is explained by certain constraints of the terrestrial environment, including high levels of ultraviolet radiation, the influence of gravity and strong sunlight reflection. To overcome these limitations, terrestrial organisms have developed specific adaptations such as constant refractive index in tissues, the presence of micro- and nanostructures that reduce reflection, and the minimization of complex internal structures that might obstruct light transmission. Among representatives of the order Lepidoptera, transparent wings are an especially rare trait, since the wings of most butterflies and moths are covered with pigmented scales.

The relevance of this topic stems from the fact that transparency has evolved multiple times in phylogenetically distinct lepidopteran families, indicating its adaptive significance. The adaptability of this trait is further supported by the diversity of micro- and nanostructures on wing surfaces that enable transparency. This study focuses primarily on the evolution of transparent wings in butterflies and moths.

The aim of the study was to determine which ecological selection pressures have driven the emergence of transparency in Lepidoptera wings, and to assess the potential ecological limitations associated with this trait. It was found that transparent wing areas reduce the likelihood of detection by predators through crypsis and disruptive coloration. In addition, transparency may serve as a signaling function, playing a role in aposematism and mimicry. At the same time, the presence of transparent wings may come with ecological trade-offs, such as reduced hydrophobicity or reduced thermoregulation. Thus, it is likely that wing transparency in lepidopterans evolved under the combined influence of multiple factors. Predator avoidance appears to be the primary selective force behind the trait, while aposematic signaling and adaptation to climatic conditions likely played secondary roles.

This study also included the collection and analysis of data related to the ontogeny of transparent wing structures, as well as the molecular and genetic mechanisms involved in their formation. The scales on butterfly wings and the sensory bristles of fruit flies are homologous structures. Both develop from the same precursor cells and are regulated by similar signaling mechanisms. The

formation of microstructures in transparent wing regions is influenced by signaling pathways such as Notch and Wnt, as well as the *ASH* genomic complex. However, the interactions and regulatory relationships between these genetic elements represent an important direction for future research.

Another objective of the study was to evaluate the current state of research on transparency in butterflies and to identify major knowledge gaps. The least studied areas include the phylogenetic distribution of transparency within Lepidoptera and the genetic mechanisms controlling the development of nanostructures on wing surfaces. The potential role of transparent structures in intraspecific communication also remains understudied. Advancing these research directions is essential for achieving a comprehensive understanding of the evolution and diversity of transparency in Lepidoptera.

## KIRJANDUSE LOETELU

- Aideo, S. N., Mohanta, D. (2016). Limiting hydrophobic behavior and reflectance response of dragonfly and damselfly wings. *Applied Surface Science*, 387, 609–616.
- Aparecido, K. C., Frédou, T., Eduardo, L. N., Mincarone, M. M., Lima, R. S., Morais, M. F. dS., Mérigot, B. (2023). Living in darkness: functional diversity of mesopelagic fishes in the western tropical Atlantic. *Frontiers in Marine Science*, 10.
- Arias, M., Elias, M., Andraud, C., Berthier, S., Gomez, D. (2019). Transparency improves concealment in cryptically coloured moths. *Evolutionary Biology*, 33(2), 247–252.
- Arias, M., Leroy, L., Madec, C., Matos, L., Tedore, C., Elias, M., Gomez, D. (2021). Partial wing transparency works better when disrupting wing edges: Evidence from a field experiment. *Journal of Evolutionary Biology*, 34(11), 1840–1846.
- Arias, M., Mappes, J., Desbois, C., Gordon, S., McClure, M., Elias, M., Nokelainen, O., Gomez, D. (2019). Transparency reduces predator detection in mimetic clearwing butterflies. *Functional Biology*, 33(6), 1110–1119.
- Avetisov, S. E., Narbut, M. N. (2017). Corneal transparency: anatomical basis and evaluation methods. *Vestnik Oftalmologii*, 133(5), 84–91.
- Azofeifa, D. E., Arguedas, H. J., Vargas, W. E. (2012). Optical properties of chitin and chitosan biopolymers with application to structural color analysis. *Optical Materials*, 35(2), 175–183.
- Bagge, L. E. (2017). *Clearly Camouflaged Crustaceans: The Physical Basis of Transparency in Hyperiid Amphipods and Anemone Shrimp*. Dissertation. Duke University, Durham.
- Barnett, J. B., Michalis, C., Anderson, H. M., McEwen, B. L., Yeager, J., Pruitt, J. N., Scott-Samuel, N. E., Cuthill, I. C. (2020). Imperfect transparency and camouflage in glass frogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(23), 12885–12890.
- Barnett, J. B., Yeager, J., Kjærsmo, K. (2025). Animal transparency: How should we define form and function?. *Functional Ecology*, 39(4), 929 – 941.
- Beccaloni, G. W. (1997). Ecology, natural history and behaviour of Ithomiine butterflies and their mimics in Ecuador (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae). *Tropical Lepidoptera*, 8, 103-124.
- Beldade, P., Peralta, C.M. (2017). Developmental and evolutionary mechanisms shaping butterfly eyespots. *Current Opinion in Insect Science*, 19, 22–29.

- Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C. (1994). Ultraviolet vision in birds: What is its function?. *Vision Research*, 34(11), 1471-1478.
- Bernhard, C. G., Miller, W. H., Moller, A.R. 1965. Investigation of the function of the corneal nipples, p. 23–74. *In The insect corneal nipple array*. Vol. 63. *Acta Physiologica Scandinavica*.
- Beuerman, R. W., Pedroza, L. (1996). Ultrastructure of the human cornea. *Microscopy Research and Technique*, 33(4), 320–335.
- Binetti, V. R., Schiffman, J. D., Leaffer, O. D., Spanier, J. E., Schauer, C. L. (2009). The natural transparency and piezoelectric response of the *Greta oto* butterfly wing. *Integrative biology*, 1(4), 324–329.
- Brash, D. E. (2015). UV signature mutations. *Photochemistry and photobiology*, 91(1), 15-26.
- Brewin, R. J. W., Dall'Olmo, G., Gittings, J., ... Sathyendranath, S. (2022). A Conceptual Approach to Partitioning a Vertical Profile of Phytoplankton Biomass Into Contributions From Two Communities. *Journal of geophysical research: Oceans*, 127(4).
- Bruun, A. F. 1957. Chapter 22: Deep Sea and Abyssal Depths, p. 641–672. *In* J. W. Hedgpeth (ed.), *Treatise on Marine Ecology and Paleoecology*. The geological society of America.
- Budden, T., Bowden, N. A. (2013). The Role of Altered Nucleotide Excision Repair and UVB-Induced DNA Damage in Melanomagenesis. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(1), 1132-1151.
- Chen, Y., Li, H., Yi, T.-C., Shen, J., Zhang, J. (2023). Notch Signaling in Insect Development: A Simple Pathway with Diverse Functions. *International Journal of Molecular Sciences*, 24.
- Combes, S. A. (2010). Materials, structure, and dynamics of insect wings as bioinspiration for MAVs. *Encyclopedia of aerospace engineering*, 7.
- Costello, L. M., Scott-Samuel, N. E., Kjærsmo, K., Cuthill, I. C. (2020). False holes as camouflage. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1922).
- Cronin, T. W., Johnsen, S., Marshall, N. J., Warrant, E.J. 2014. Camouflage via Transmitted Light – Transparency. *In Visual Ecology*. Princeton University Press.
- Cubas, P., de Celis, J. F., Campuzano, S., Modolell, J. (1991). Proneural clusters of achaete-scute expression and the generation of sensory organs in the *Drosophila* imaginal wing disc. *Genes & development*, 5(6), 996–1008.
- Das Banerjee, T., Murugesan, S. N., Connahs, H., Monteiro, A. (2023). Spatial and temporal regulation of Wnt signaling pathway members in the development of butterfly wing patterns. *Science Advances*, 9(30).

- Dearden, P. K. (2015). Origin and evolution of the enhancer of split complex. *BMC genomics*, 16, 1–13.
- Dinwiddie, A., Null, R., Pizzano, M., Chuong, L., Krup, A. L., Tan, H. E., Patel, N. H. (2014). Dynamics of F-actin prefigure the structure of butterfly wing scales. *Developmental Biology*, 392(2), 404–418.
- Dipper, F. 2022. Chapter 5 - Open water lifestyles: marine nekton, p. 229-255. *In* F. Dipper (ed.), *Elements of Marine Ecology*. 5th ed. Butterworth-Heinemann, Oxford.
- Dirks, J. H., Taylor, D. (2012). Veins improve fracture toughness of insect wings. *PloS one*, 7(8).
- Eghrari, A. O., Riazuddin, S. A., Gottsch, J. D. (2015). Overview of the Cornea: Structure, Function, and Development. *Progress in Molecular Biology and Translational Science*, 134, 7–23.
- Eichorn, C., Hrabar, M., Van Ryn, E. C., Brodie, B. S., Blake, A. J., Gries, G. (2017). How flies are flirting on the fly. *BMC Biology*, 15, 1–10.
- Ellers, J. E., Boggs, C. L. (2003). The Evolution of Wing Color: Male Mate Choice Opposes Adaptive Wing Color Divergence in *Colias* Butterflies. *Evolution*, 57(5), 1100–1106.
- Endler, J. A. (1984) Progressive background in moths, and a quantitative measure of crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 22(3), 187–231.
- Fenner, J., Benson, C., Rodriguez-Caro, L., Ren, A., Papa, R., Martin, A., Hoffmann, F., Range, R., Counterman, B. A. (2020). Wnt Genes in Wing Pattern Development of Coliadinae Butterflies. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 197.
- Galant, R., Skeath, J. B., Paddock, S., Lewis, D. L., Carroll, S. B. (1998). Expression pattern of a butterfly achaete-scute homolog reveals the homology of butterfly wing scales and insect sensory bristles. *Current Biology*, 8(14), 807–813.
- García-Bellido A. (1979). Genetic Analysis of the Achaete-Scute System of *Drosophila Melanogaster*. *Genetics*, 91(3), 491–520.
- Gomez, D., Pairraire, J., Pinna, C., ... Elias, M. (2021). Hydrophobicity in clearwing Lepidoptera: impact of scale micro and nanostructure, and trade-off with optical transparency. *bioRxiv*. Preprint.
- Gomez, D., Pinna, C., Pairraire, J., ... Elias, M. (2021). Wing transparency in butterflies and moths: structural diversity, optical properties, and ecological relevance. *Ecological Monographs*, 91(4).

- Gorb, S.N. 2009. Functional Surfaces in Biology. Little Structures with Big Effects, p 238–306. In S. N. Gorb (ed.), *Functional Morphology and Biomechanics*. Springer. University of Kiel, Germany. Vol 1.
- Gozlan, O., Sprinzak, D. (2023). Notch signalling in development and homeostasis. *Development*, 150(4).
- Hayward, P., Kalmar, T., Arias, A. M. (2008). Wnt/Notch signalling and information processing during development. *Development*, 135.
- Heinrich, B. (1987). Thermoregulation in Winter Moths. *Scientific American*, 256(3), 104–111.
- Innocenti, B. 2022. Chapter 2 – Mechanical properties of biological tissues, p. 9–24. In B. Innocenti and F. Galbusera (ed.), *Human Orthopaedic Biomechanics*. Academic Press.
- Inyushin, M., Meshalkina, D., Zueva, L., Zayas-Santiago, A. (2019). Tissue Transparency In Vivo. *Molecules*, 24(13), 2388.
- Johnsen S. (2001) Hidden in Plain Sight: The Ecology and Physiology of Organismal Transparency. *The Biological Bulletin*, 201(3), 301–318.
- Johnsen, S. (2000). Transparent animals. *Scientific American*, 282(2), 80–89.
- Johnsen, S., Widder, E.A. (1998). The Physical Basis of Transparency in Biological Tissue: Ultrastructure and the Minimization of Light Scattering. *Journal of Theoretical Biology*, 199(2), 181–198.
- Kawabata, T., Lindsay, D. J., Kitamura, M., Konishi, S., Nishikawa, J., Nishida, S., Kamio, M., Nagai, H. (2013). Evaluation of the bioactivities of water-soluble extracts from twelve deep-sea jellyfish species. *Fisheries Science*, 79, 487–494.
- Kidd, S., Lieber, T. (2016). Mechanism of Notch Pathway Activation and Its Role in the Regulation of Olfactory Plasticity in *Drosophila melanogaster*. *PloS one*, 11(3).
- Komiya, Y., Habas, R. (2008). Wnt signal transduction pathways. *Organogenesis*, 4(2), 68–75.
- Koshkin, E. S., Yevdoshenko, S. I. (2019). Diversity and ecology of hawk moths of the genus *Hemaris* (Lepidoptera, Sphingidae) of the Russian Far East. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 12(4), 613–625.
- Kovacs, D., Madin, K. 1996. The Epipelagic Zone: Blue Water, p. 10–20. In *Beneath blue waters: meetings with remarkable deep-sea creatures*. Viking, New York.
- Krishna, S., Cho, M., Wehmann, H. N., Engels, T., Lehmann, F. O. (2020). Wing Design in Flies: Properties and Aerodynamic Function. *Insects*, 11(8), 466.
- Lamas, G. (2004). Twenty-five new Neotropical Dismorphiinae (Lepidoptera: Pieridae). *Revista Peruana de Entomologia*, 44(1), 17–36.

- Lande, R. (1980). Sexual Dimorphism, Sexual Selection, and Adaptation in Polygenic Characters. *Evolution*, 292–305.
- Larson, R. J., Matsumoto, G. I., Madin, L. P., Lewis, L. M. (1992). Deep-Sea Benthic and Benthopelagic Medusae: Recent Observations From Submersibles and a Remotely Operated Vehicle. *Bulletin of Marine Science*, 51(3), 277-286.
- Loh, L. S., DeMarr, K. A., Tsimba, M., Heryanto, C., Berrio, A., Patel, N. H., Martin, A., McMillan, W. O., Wray, G. A., Hanly, J. J. (2025). Lepidopteran scale cells derive from sensory organ precursors through a canonical lineage. *Development*, 152(5).
- Lujan, H. L., DiCarlo, S. e. (2022). “Seeing red” reflects hemoglobin’s saturation state: a discovery-based activity for understanding the science of pulse oximetry. *Advanced in Physiology Education*, 46(3), 461–467.
- Madin, L. P., Harbison, G. R. 2001. Gelatinous Zooplankton, p. 1120–1130. *In* J. H. Steele (ed.), *Encyclopedia of Ocean Sciences*, 1st ed. Academic Press.
- Mancini, I. A. D., Levato, R., Ksiezarczyk, M. M., Castilho, M. D., Chen, M., van Rijen, M. H. P., IJsseldijk, L. L., Kik, M., van Weeren, P. R., Malda, J. (2023). Microstructural differences in the osteochondral unit of terrestrial and aquatic mammals. *eLife*, 12.
- Mapstone, G. M. (2004). First full description of the large physonect siphonophore *Halistemma amphitridis* (Lesueur & Petit, 1807). *Hydrobiologia*, 530, 231–240.
- Martin, A., Reed, R. D. (2014). Wnt signalling underlies evolution and development of the butterfly wing pattern symmetry systems. *Developmental Biology*, 395(2), 367-378.
- McClure, K. D., Schubiger, G. (2007). Transdetermination: *Drosophila* imaginal disc cells exhibit stem cell-like potency. *The International Journal of Biochemistry & Cell Biology*, 39(6), 1105–1118.
- McClure, M., Clerc, C., Desbois, C., ... Elias, M. (2019). Why has transparency evolved in aposematic butterflies? Insights from the largest radiation of aposematic butterflies, the Ithomiini. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1901).
- Munro, C., Vue, Z., Behringer, R. R., Dunn, C. W. (2019). Morphology and development of the Portuguese man of war, *Physalia physalis*. *Scientific reports*, 9(1), 15522.
- Nogueira Júnior, M., Tosetto, E. G., Baldoni, L. C., Dutto, S., Hidaka, M., Lindsay, D. J., Nagata, R. M. 2022. Gelatinous Zooplankton, p. 150–179. *In* *Marine Biology: A Functional Approach to the Oceans and their Organisms*. CRC Press.

- Ohsako, S., Hyer, J., Panganiban, G., Oliver, I., Caudy, M. (1994). Hairy function as a DNA-binding helix-loop-helix repressor of *Drosophila* sensory organ formation. *Genes & development*, 8(22), 2743–2755.
- Ono, A., Moteki, M. (2013). Spatial distributions and population dynamics of two salp species, *Ihlea racovitzai* and *Salpa thompsoni*, in the waters north of Lützow-Holm Bay (East Antarctica) during austral summers of 2005 and 2006. *Polar Biology*, 36, 807–817.
- Ossola, V., Pottier, F., Pinna, C., Bougiouri, K., Tournie, A., Michelin, A., Andraud, C., Gomez, D., Elias, M. (2023). Clearwing butterflies challenge the thermal melanism hypothesis. *bioRxiv*. Preprint.
- Özsu, N., Chan, Q. Y., Chen, B., Gupta, M. D., Monteiro, A. (2017). Wingless is a positive regulator of eyespot color patterns in *Bicyclus anynana* butterflies. *Developmental Biology*, 429(1), 177-185.
- Panteleeva, N., Frolova, E., Sheiko, O. (1999) New records of the benthic medusa *Ptychogasteria polaris* Allman, 1878 (Trachylida, Hydroidea) in the Barents Sea and off the Kurile Islands (Pacific Ocean). *Polar Biology*, 22, 372–378.
- Perez Goodwyn, P., Maezono, Y., Hosoda, N., Fujisaki, K. (2009). Waterproof and translucent wings at the same time: problems and solutions in butterflies. *Naturwissenschaften*, 96, 781–787.
- Pinna, C. S., Vilbert, M., Borensztajn, S., ... Elias, M. (2021). Mimicry can drive convergence in structural and light transmission features of transparent wings in Lepidoptera. *eLife*, 10.
- Pinot, M., Le Borgne, R. (2024). Spatio-Temporal Regulation of Notch Activation in Asymmetrically Dividing Sensory Organ Precursor Cells in *Drosophila melanogaster* Epithelium. *Cells*, 13(13), 1133.
- Pomerantz, A. (2021). Making it clear: evolution, development and genetic basis of wing transparency in Lepidoptera. Dissertation. University of California, Berkeley.
- Pomerantz, A. F., Siddique, R. H., Cash, E. I., Kishi, Y., Pinna, C., Hammar, K., Gomez, D., Elias, M., Patel, N. H. (2021). Developmental, cellular and biochemical basis of transparency in clearwing butterflies. *Journal of Experimental Biology*, 224(10).
- Prakash, A., Dion, E., Banerjee, T. D., Monteiro, A. (2024). The molecular basis of scale development highlighted by a single-cell atlas of *Bicyclus anynana* butterfly pupal forewings. *Cell Reports*, 43(5).
- Purcell J. E. (1980). Influence of Siphonophore Behavior upon Their Natural Diets: Evidence for Aggressive Mimicry. *Science*, 209(4460), 1045–1047.

- Raymond, C., Ronca, S. 2017. Chapter 6 - Relation of Structure to Electrical and Optical Properties, p. 103-125. In M. Gilbert (ed), *Brydson's Plastics Materials*, 8th ed. Butterworth-Heinemann.
- Reed, R. D. (2004). Evidence of Notch-mediated lateral inhibition in organizing butterfly wing scales. *Discover Developmental Biology*, 214, 43–46.
- Rota, J., Twort, V., Chiochio, A., Pena, A., Wheat, C. W., Kaila, L., Wahlberg, N. (2022). The unresolved phylogenomic tree of butterflies and moths (Lepidoptera): Assessing the potential causes and consequences. *Systematic Entomology*, 47(4), 531–550.
- Roy, L. R., Debat, V., Llaurens V. (2019). Adaptive evolution of butterfly wing shape: from morphology to behavior. *Biological Reviews*, 94(4), 1261– 281.
- Sakai, D., Kakiuchida, H., Nishikawa, J., Hirose, E. (2018). Physical properties of the tunic in the pinkish-brown salp *Pegea confoederata* (Tunicata: Thaliacea). *Zoological Letters*, 4, 1–9.
- Schweisguth, F. (2015). Asymmetric cell division in the *Drosophila* bristle lineage: from the polarization of sensory organ precursor cells to Notch-mediated binary fate decision. *Wiley interdisciplinary reviews. Developmental biology*, 4(3), 299–309.
- Seymoure, B. M., Raymundo, A., McGraw, K. J., McMillan, W. O., Rutowski, R. L. (2018). Environment-dependent attack rates of cryptic and aposematic butterflies. *Current Zoology*, 64(5), 663–669.
- Sherratt, T. N. (2008). The evolution of Müllerian mimicry. *Naturwissenschaften*. 95(8). 681–695.
- Shevtsova, E., Hansson, C., Janzen, D. H., Kjærandsen, J. (2011). Stable structural color patterns displayed on transparent insect wings. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(2), 668-673.
- Simpson, P. (1990). Lateral inhibition and the development of the sensory bristles of the adult peripheral nervous system of *Drosophila*. *Development*, 109(3), 509–519.
- Simpson, G. B. 1901. *Limax maximus* L, p. 277–294. In *Anatomy and physiology of Polygyra albolabris and Limax maximus and embryology of Limax maximus*. Bulletin of the New York State Museum, 8th ed. Albany.
- Skowron Volponi, M. A., McLean, D. J., Volponi, P., Dudley, R. (2018). Moving like a model: mimicry of hymenopteran flight trajectories by clearwing moths of Southeast Asian rainforests. *Biology letters*, 14(5).

- Song, F., Xiao, K. W., Bai, K., Bai Y.L. (2007). Microstructure and nanomechanical properties of the wing membrane of dragonfly. *Materials Science and Engineering*, 457(1-2), 254–260.
- Speed, M. P. (1999). Batesian, quasi-Batesian or Müllerian mimicry? Theory and data in mimicry research. *Evolutionary Ecology*, 13, 755–776.
- Stavenga, D. G., Leertouwer, H. L., Arikawa, K. (2023). Butterfly Wing Translucence Enables Enhanced Visual Signaling. *Insects*, 14(3), 234.
- Stevens, M., Merilaita, S. (2009). Defining disruptive coloration and distinguishing its functions. *Philosophical transactions of the Royal Society B: Biological sciences*, 364(1516), 481–488.
- Subramanian, K., Petzold, H., Seelbinder, B., Hersemann, L., Nusslein, I., Kreysing, M. (2021). Optical plasticity of mammalian cells. *Journal of Biophotonics*, 14(4).
- Taboada, C., Delia, J., Chen, M., Ma, C., Peng, X., Zhu, X., Jiang, L., Vu, T., Zhou, Q., Yao, J., O'Connell, L., Johnsen, S. (2022). Glassfrogs conceal blood in their liver to maintain transparency. *Science*, 378(6626), 1315–1320.
- Trigo, J. R., Brown, K. S., Jr., Henriques, S. A., Barata, L. E. S. (1996). Qualitative patterns of pyrrolizidine alkaloids in ithomiinae butterflies. *Biochemical Systematics and Ecology*, 24(3), 181–188.
- Triplehorn, C. A., Johnson, N. F. 2004. Chapter 1: Insects and their ways. P. 1–5. *In* E. Howe (ed.), *Borror and DeLong's introduction to the study of insects*, 7th ed. Cengage Learning.
- Ugryumova, N., Matcher, S. J., Attenburrow, D. P. (2004). Measurement of bone mineral density via light scattering. *Physics in Medicine & Biology*, 49(3), 469.
- Van Nieuwerkerken, E. J., Kaila, L., Kitching, I. J., ... Zwick, A. (2011). Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa*, 3148, 212–221.
- Vertesy, Z., Balint, Zs., Kertesz, K., Vigneron, J. P., Lousse, V., Biro, L. P. (2006). Wing scale microstructures and nanostructures in butterflies – natural photonic crystals. *Journal of Microscopy*, 224(1), 108–110.
- Volponi, M. A. S., Volponi, P. (2018). A new species of bee-mimicking clearwing moth (Lepidoptera: Sesiidae) from Thailand, with description and video of its behaviour. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 21(1), 279–282.
- Wanasekara, N. D., Chalivendra, V. B. 2010. Surface characterization of butterfly wings, p. 1-2. *In Proceedings of the 2010 IEEE 36th Annual Northeast Bioengineering Conference (NEBEC)*. IEEE.

- Wang, M., Han, X., Liu, C., Takayama, R., Yasugi, T., Ei, S. I., Nagayama, M., Tanaka, Y., Sato, M. (2021). Intracellular trafficking of Notch orchestrates temporal dynamics of Notch activity in the fly brain. *Nature communications*, 12(1), 2083.
- Wang, X., Milner, T., Chang, M., Nelson, J. (1996). Group refractive index measurement of dry and hydrated type I collagen films using optical low-coherence reflectometry. *Journal of Biomedical Optics*, 1(2), 212-216.
- Watt, W. B. (1968). Adaptive Significance of Pigment Polymorphisms in *Colias* Butterflies. I. Variation of Melanin Pigment in Relation to Thermoregulation. *Evolution*, 22, 437–458.
- White, T. E., Latty, T. (2020). Flies improve the salience of iridescent sexual signals by orienting toward the sun. *Behavioral Ecology*, 31(6), 1401–1409
- Willmott, K. R., Freitas, A.V. L. (2006). Higher-level phylogeny of the Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae): classification, patterns of larval hostplant colonization and diversification. *Cladistics*, 22(4), 297–368.
- Wright, R. M. (2019). The role of gelatinous zooplankton for marine ecosystems and the carbon cycle. Dissertation. University of East Anglia, Norwich.
- Yamaguchi, Y., Takahashi, K., Zmudzka, B. Z., Kornhauser, A., Miller, S. A., Tadokoro, T., Berens, W., Beer, J. Z., Hearing, V. J. (2006). Human skin responses to UV radiation: pigment in the upper epidermis protects against DNA damage in the lower epidermis and facilitates apoptosis. *The FASEB journal*, 20(9), 1486–1488.
- Yeager, J., Robinson, A., Wade, C. D., Barnett, J. B. (2024). Imperfections in transparency and mimicry do not increase predation risk for clearwing butterflies with educated predators. *Ecology and Evolution*, 14(9).
- Zhou, Q., Zhang, T., Xu, W., Yu, L., Yi, Y., Zhang, Z. (2008). Analysis of four achaete-scute homologs in *Bombyx mori* reveals new viewpoints of the evolution and functions of this gene family. *BMC Genomic Data*, 9, 1–13

## **LIHTLITSENTS**

### **Lihlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Juliana Demeštšenko,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose “Tiibade läbipaistvuse ökoloogiline roll liblikatel”, mille juhendaja on Kadri Ude, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada Tartu Ülikooli digitaalarhiivi kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni;
2. annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi kaudu Creative Commonsi litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni;
3. olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile;
4. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Juliana Demeštšenko,

**21.05.2025**