

TRIPLOIDIDE PERSPEKTIIVSUS SORDIARETUSES

H. Remmelg, A. Õunmaa

Umbes kolmandik katteseemnetaimede liikidest on polüploidised. Sugukonniti on pilt vägagi erinev. Rohkem esineb polüploidisust ekstreemsemates tingimustes kasvavatel liikidel, arktistel aladel, kõrgmägedes ning kõrbealadel. Polüploide on rohkem mitmeaastaste kui üheaastaste taimede seas, väga vähe esineb neid puittaimedel. Polüploidid on enamasti võimelised vegetatiivselt või apomiktiliselt paljunema, triploididele on see aga obligatoorne. Kultuuristamisega kaasneb taimedel tendents ploidsuse kasvule.

Võrreldes diploidsete analoogidega on polüploidsetel vormidel reeglina suuremad viljad ning seemned, tugevam vegetatiivne kasv. Paremini reageerivad ploidsuse tõusule risttolmlevad kultuurid. Liiga kõrge ploidsus mõjub enamasti negatiivselt, soodsalt avaldub suurenenud ploidsus vaid tri- ja tetraploididel. Ploidsuse mõju taimedele sõltub väga suures ulatuses genotüübist.

Omapäraseima ja huvitavaima kategooria polüploidide seas moodustavad triploidid kui tasa-kaalustamata, kuid väikseima kromosoomide arvuga polüploidid. Triploidide suurimaks puuduseks on nende steriilsus. See ei kujutaks endast probleemi juhul, kui taimed on vegetatiivselt paljundatavad ning tarbitavateks produktideks on taime vegetatiivosa või neis sisalduvad ained. Vaatamata steriilsusele võivad triploidid siiski viljuda ja anda korralikku saaki peale tolmeldamist diploidsetelt vormidelt pärineva õietolmuga, nagu seda võib täheldada viljapuudel.

Triploidseid liike esineb looduseski. Enamasti paljunevad nad juurevõsunditega, kuid esineb ka seemnetega paljunevaid apomikte. Triploidne *Lilium tigrinum* paljuneb aga näiteks sibulatega. Kultuurtaimena hinnatud triploidne banaan on ka loodusliku tekkega ning kultuuris juba ammustest aegadest. Tõenäoliselt tekkis ta partenokarpse diploidse banaani redutseerumata munaraku viljastumisest normaalse haploidse õietolmuga (Chandraratna, 1951). Banaani kultuursordid kujunesid välja sajandeid kestnud vegetatiivse paljunemise käigus, kusjuures mitmekesisuse tekkel on olnud oluline roll pungmutatsioonidel.

Ilma sihipärase aretuseta triploidsusele on triploidised sordid tulnud kasutusse teistegi kultuuride juures. Tuntakse triploidseid tulbisorte, mis on vastu pidanud sortidevahelisele konkursile juba üle 400 aasta. Hinnatud on mitmedki ajale vastu pidanud triploidised roosisordid. Triploidne on ananass. Triploidide sagedus on märkimisväärne tsitrusviljaliste, mooruspuu ja teepõõsa sortide seas. Samuti vääriwad äramärkimist paljud triploidised õuna- ja pirnisordid, mis on enamasti alguse saanud mingitest juhuslikest seemikutest ning paistavad silma viljakuse, viljade suuruse ja nõrgenenud viljakandvuse perioodilisusega (Tuz jt., 1979). Looduslikke spontaanseid triploide on leitud mitmetel metsapuuliikidel. Rootsisis 1935. aastal leitud gigantne harilik haab pani aluse laialdastele tsütoloogilistele uuringutele metsapuuliikide seas. Gigantseid triploide on leitud veel kaskedel, sanglepal ja teistelgi liikidel.

Triploidid moodustuvad ja neid ka saadakse di- ($2x$) ja tetraploidsete ($4x$) või tetra- ($4x$) ja diploidsete ($2x$) vormide omavahelise ristamise tagajärrel või ristumise teel. Kombinatsiooni $2x \times 4x$ korral ei moodustu siiski alati seemned ja sellest tulenevalt ka viljad. Põhjuseks on siin häired endospermi moodustumisel (□erbak, 1963; Laikova, Zakr)evskaja, 1967). Teiseks ja looduses vast enamlevinud triploidsuse tekke võimaluseks on redutseerumata gameetide osalemine viljastumisprotsessis.

Kuigi triploidid on steriilsed, taastub neil fertiilsus peale kromosoomide arvu kahekordistamist. Näitena võiks tuua hariliku ploompuu (*Prunus domestica*) heksaploidi teket. Moodustunud on ta laukapuu (*Pr. spinosa*) ja haralise ploompuu e. alõtsa (*Pr. divaricata*) ristumisest peale allotriploidse kromosoomidekomplekti kahekordistumist. Ploomipuu resünteesis V. A. Rõbin (1966) kolmekümnendatel aastatel.

Eredateks näidetakse triploidsuse teadliku kasutamise kohta sordiaretuses on triploidse suhkrupeedi ja triploidse seemnetu arbuusi aretamine.

Neljakümnendatel aastatel Ameerika Ühendriikides, mitmetes Euroopa riikides ning Jaapanis loodud triploidised suhkrupeedisordid on parimaks tõendiks triploidsuse aretuslikkuse tähtsusest. Teatavasti ei ole suhkrupeedi vormide mitmekesisus just eriti suur, sortidevaheline ristamine seega väheefektiivne. Olgugi, et suhkrupeed on risttolmlev kultuur, pole samal põhjusel õnnestunud saada märkimisväärseid heteroosseid kombinatsioone, pealegi on inbriidsete liinide saamine analoogiliselt maisiga raskendatud tugevalt väljenduva isesteriilsuse tõttu. Ka pole tetraploidised vormid osutunud

saagikuselt oluliselt paremateks diploidsetest lähevormidest. Triploidid seevastu osutusid vägagi perspektiivseteks. Ilmnes, et triploididel ei suurene mitte üksnes saagikus, vaid ka suhkruisaldus säilitusjuurtes (juurikates). Efektiivseteks osutusid isegi ühe ja sama sordi di- ja tetraploidsete analoogide omavahelisest ristamisest saadud hübriidid. Heteroosiefekt on niisiis siin otseselt määratletud triploidsusega.

Triploidsete suhkrupeediseemnete saamiseks kasvatatakse di- ja tetraploidseid seemneistikuid koos vahekorras 1 : 3. Tootmiskülvide jaoks võetakse seemet ainult tetraploididelt. Saadud seemnetest on 70...75 % triploidsed, isassteriilsuse kasutamise korral kogunisti 100 %.

Triploidset arbuusi hakati Jaapanis aretama 1939. aastal. Ristati samuti di- ja tetraploidseid vorme omavahel. Ristamiskombinatsiooni $2x \times 4x$ puhul viljad üldse ei moodustunud. Retsiprookne kombinatsioon ($2x \times 4x$) oli aga efektiivne. Hübriidsetest seemnetest kasvatatud triploidsete taimede õietolm oli defektne, kuid taimed viljusid hästi peale diploidsete taimede õietolmuga tolmeldamist (ka putukate abil). Moodustunud viljad olid praktiliselt seemnetud ja veidi lapikud, kuid suuremad kui lähevormidel ja ka suhkruisaldus viljades oli suurem (Kihara, 1951). Turule jõudsid seemnetud arbuusid 1949. aastal. Rudimentaarsed seemnealgmed sellistes viljades on söödavad koos vilja sisuga. H. Kihara (1951) arvates stimuleerivad partenokarpsete viljade moodustumist arbuusil haploidsetes tolmutterades olevad kasvuained.

Edu triploidse suhkrupeedi ja seemnetu arbuusi aretamisel on tiivustanud aretajaid katsetama teistegi kultuuridega. Paraku tihti ebaõnnestusid sellised katsed, eriti suguliselt paljunevate kultuuride puhul, mille tarbitavateks produktideks on viljad või seemned (terised). Nii ei tulnudki seemnetust triploidsest melonist midagi välja. Liialt steriilsed olid taimed ning puudus ka kalduvus partenokarpsete viljade moodustumiseks (Adelberg jt., 1995). Ka pole melonit võimalik massiliselt ja odavalt vegetatiivselt paljundada. Midagi taolist juhtus samuti rukki (Håkansson, Ellerström, 1950), tatra (□erbak, 1963) ja maisiga (Laikova, Zakr)evskaja, 1967). Triploididel ei moodustunud peaaegu seemneid, ka mitte kombinatsioonist $2x \times 4x$. Seevastu on häid tulemusi saadud vegetatiivselt paljunevate või paljundatavate kultuuridega, mille seemnetel puudub tarbimisväärtus. Nii on triploidid mänginud olulist rolli paljude dekoratiivtaimede aretuses. Suuremaks on muutunud õied ja õisikud. Tänu osalisele või täielikule steriilsusele on pikenenud õitsemisperiood, lõikelilled püsivad kauem vaasis. Tuntud on paljud tulpide, nartsisside, iiriste, rooside, orhideede jt. dekoratiivtaimede triploidsed sordid (Matvejeva, 1962). Üllatavalt tugevakasvuliseks ja eeterlike õlide poolest rikkaks osutus triploidne piparmünt (*Mentha piperita*), olles sealjuures rahuldavalt vegetatiivselt paljundatav (Lutkov, 1962). USA-s aretatud triploidne seemnetu humal (*Humulus lupulus*) ei jää sugugi alla parematele Euroopa sortidele (Haunold, Nickerson, 1990).

Aretajate poolt on pälvitud erilist tähelepanu ka triploidsed viljapuud ja mitmed marjakultuurid. Need on vegetatiivselt paljundatavad ning mõnedki neist omavad kalduvust apomiktilisele paljunemisele (vaarikas) või partenokarpsele viljade moodustumisele (õunapu).

Miks siis triploidid on steriilsed, miks on neil seemnete moodustumine tugevalt häiritud? Põhjuseid on mitmeid. Peamiseks põhjuseks on kahtlemata kromosoomide ebavõrdne jaotumine meioosi reduktsioonjagunemise (I jagunemine) anafaasis. Triploididel konjugeeruvad kõigi kolme genooni homoloogilised kromosoomid omavahel moodustades trivalente, osalise konjugeerumise korral ka bi- ja univalente. Kaks komplekti kromosoomi jaotub tütaruumade vahel normaalselt, kuid kolmas üleliigne täiesti suvaliselt. Sellest tingituna on kromosoomide arv moodustuvates gameetides erinev, ulatudes haploidsest (x) kuni diploidse (2x). Vaatamata oma suvalisele käitumisele võivad lisakomplekti kromosoomid mõjutada oma homolooge põhikomplektidest. Nii võib juhtuda, et mõnda tütaruumi ei satu ühtegi kolmest homoloogilisest kromosoomist (Wilson, 1962). Lisaks eelöeldule kaasneb triploidsusega kromosoomidevaheliste sildade moodustumine anafaasis, kromosoomide hiline mine poolustele, nende kaotsimine ning mikrotoomade teke, seda eriti siis, kui triploidid on kaugristamise tulemuseks (Lata, 1983). Mikrosporogenees võib lõppeda mitte tetraadide, vaid diaadide või polüaadide tekkega. Vaatamata kõigele moodustuvad triploidid siiski mõnikord veidi seemet milledest kasvatatud taimedel on kromosoomide arv väga kõikuv.

Teine steriilsuse põhjus triploididel peitub katteseemnetaimede erilises viljastumisprotsessis – kaheliviljastumises, mille käigus üks spermiumidest ühineb munarakuga, moodustades diploidse sügoodi ($2x$), teine aga eelnevalt liitunud polaarsete tuumadega, moodustades triploidse endospermi ($3x$). Ilmselt on tasakaalustamata (triploidne) kromosoomide komplekt varuainete ladustamiseks soodne. Ristamisest $2x \times 4x$ saadud triploididel on endosperm tetraploidne ($2x + 2x$), kombinatsioonist $4x \times 2x$ aga pentaploidne ($4x + 1x$), seega tasakaalustamata ja endospermile soodsam. Triploidide saamisel ongi paremaks osutunud kombinatsioon $4x \times 2x$ nagu me ka eelnevast käsitlusest nägime.

Huvitavaks probleemiks on triploidsusest tingitud suurenenud elujõud – heteroosiefekt. Ühe ja sama genotüübi di- ja tetraploidsete vormide ristamisest saadud efekt triploididel ei ole seletatav spetsiifiliste geenide olemasoluga, küll aga struktuursete erinevustega. Triploide võibki vaadelda kui struktuurseid heterosügootseid, millistel puudub või on üle tervelt üks genoom, üks haploidne komplekt kromosoomide. Struktuurne heterosügootsus on aga üheks heteroosinähtuse peapõhjuseks (Rommelg, 1986).

Kokkuvõtteks võib märkida, et:

- * vegetatiivselt paljunevate või paljundatavate kultuuride aretus triploidsusele on paljutõotav,
- * triploidide aretus on perspektiivne kultuuride puhul, mille eesmärgiks ei ole seemnete saamine,
- * viljade ja seemnete moodustumine triploididel sõltub võimest partenokarselt viljuda või apomiktiliselt paljuneda,
- * triploidide heteroos on tingitud struktuursetest heterosügootsusest.

Kirjandus

- Adelberg, J., Nugent, P., Rhodes, B., Zhang, X., Skorupska, H. Fertility and fruit characters of hybrid triploid melon. – *Breeding Science*, vol. 45, p. 37...43, 1995.
- Chandraratna, M. F. The origin of cultivated races of banana. – *Indian J. Genet. Pl. Breed.*, vol. 11, p. 29...33, 1951.
- Håkansson, A., Ellerström, S. Seed development after reciprocal crosses between diploid and tetraploid rye. – *Hereditas*, vol. 36, p. 256...296, 1950.
- Haunold, A., Nickerson, G. B. Mt. Hood, a new American noble aroma hop. – *J. Am. Soc. Brew Chem.*, vol. 48, p. 115...118, 1990.
- Kihara, H. Triploid watermelons. – *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, vol. 58, p. 217...230, 1951.
- Lata, P. Inheritance in triploid hybrids of *Rosa*. – *Environmental and Experimental Botany*, vol. 23, p. 85...92, 1983.
- Laikova, Zakr)evskaja: Лайкова Л. И., Закржевская С. И. Эмбриологическое изучение реципрокных скрещиваний диплоидов и тетраплоидов у кукурузы. – В сб. Цитогенетика и генетика культурных растений. – Новосибирск, с. 138...149, 1967.
- Lutkov: Лутков А. Н. Полиплоидия и ее значение у эфиромасличных растений. – Труды МОИП "Полиплоидия у растений", т. 5, с. 260...273, 1962.
- Matvejeva: Матвеева Т. С. Полиплоидия у декоративных растений. – Труды МОИП "Полиплоидия у растений", т. 5, с. 333...359, 1962.
- Rommelg: Реммельг Х. Структурная гетерозиготность и гетерозисю. – Генетика и селекция в научно-техническом прогрессе. – Тлн., с. 56...57, 1986.
- Röbin: Рыбин И. А. Ресинтез сливы *Prunus domestica* L и его теоретическое значение. – Цитология и генетика, № 2, с. 64...73, 1966.
- Tuz jt.: Туз Ф. С., Варшанина Т. П., Романова Н. И. Полиплоидные сорта яблони *Malus* Mill. и груши *Pyrus* L. – Генетика, т. 15, с. 684...690.
- erbak: Жербак Э. А. Эмбриологическое изучение переопыления между диплоидной и тетраплоидной гречихой. – Доклады АН СССР, т. 150, с. 657...660, 1963.
- Wilson, J. Y. Cytological investigation of triploid sterility. – *Nature*, vol. 195, p. 109...110, 1962.

The Perspective of Triploids in Plant Breeding

H. Remmelg, A. Õunmaa

Summary

The occurrence of triploids among cultivated plants is shortly reviewed. Attention is given to the intentional use of triploids in plant breeding.

- Triploids have great perspectives in the breeding vegetatively propagated plants and in cases when the aim of cultivation is not to produce seeds.
- Fruiting and seed formation of triploids depends on parthenocarpy and potential for apomictic multiplication..
- Structural heterozygosity seems to be the main cause of heterosis in triploids.