

# APOMIKSIS: POTENTSIAALSED VÕIMALUSED SORDIARETUSES

H. Remmelg, A. Õunmaa

Apomiktiliseks paljunemiseks nimetatakse aseksuaalset seemnelist paljunemist, mil embrüo moodustub ilma viljastamata:

- redutseerumata (2n) munarakust – *p a r t e n o g e n e e s* (näit. *Taraxacum*, *Calamagrostis*);
- lootekoti mõnest teisest redutseerumata (2n) rakust (sünergiidid, antipoodid) – *a p o g a m e e t s u s* (näit. *Allium*);
- lootekotti ümbritsevate somaatiliste kudede (nutsell, integument) baasil moodustunud lootekoti redutseerumata (2n) rakkudest – *a p o s p o o r i a* (näit. *Poa*);
- otse lootekotti ümbritsevatest somaatilistest rakkudest – *a d v e n t i i v e m b r ü o o n i a* (näit. *Citrus*), kuid endospermi moodustumine saab siiski alguse lootekotist (Johri *et al.*, 1992).

Nagu näeme, on katteseemnetaimedel mitmeid erinevaid võimalusi apomiktiliseks paljunemiseks. Tõenäoliselt on geneetiline determineeritus kõigil neil juhtudel ka erinev, millega tuleks kindlasti arvestada. Enamik apomiktiliselt paljunevatest liikidest on fakultatiivsed apomiktid – seksuaalne ja apomiktiline paljunemine on neil tasakaalus.

Apomiktilise paljunemise tunnusteks on:

- seemnete normaalne moodustumine kastreeritud ja seejärel isoleeritud õitest;
- väga ühtlane ning emataimega sarnane järglaskond;
- tulemuste puudumine ristamiskatsetes – F<sub>1</sub>-s avalduvad emataime retsessiivsed tunnused, F<sub>2</sub>-s puudub lahknemine;
- inbriidse depressiooni puudumine;
- polüembrüoonia esinemine – ühest seemnest võib saada rohkem kui ühe idandi;
- normaalne seemnete moodustumine triploidset või aneuploidset kromosoomikomplekti omavatel taimedel;
- kromosoomide arvu liigisisene varieeruvus, näit. aasurmika (*Poa pratensis*) puhul on see alates 2n=28 kuni 2n=154 (den Nijs, van Dijn, 1993).

Apomikte esineb rohkem sellistes sugukondades nagu kõrrelised (*Gramineae*), roosõielised (*Rosaceae*) ning korvõielised (*Asteraceae*). Nimetatud sugukondadest pärineb arvukalt kultuurtaimi, kuid olulist majanduslikku tähtsust omavate seas esineb neid harva. Eestis kasvatatavate kultuuride seas on apomiktid esindatud vaid perekondades *Poa* ja *Rubus*.

## Apomiksisest johtuvad eelised

1. Apomiksis võimaldab säilitada heterosügootsust ja seega ka heteroosiefekti – fikseerida heteroosi. Hübriidseemne tootmine muutuks lihtsaks seemnepaljunduseks – langeks ära vajadus iga-aastaste kulukate ristamiste läbiviimiseks, puuduks vajadus isassteriilsete vormide ja fertiilsust taastavate geenide järele. Hübriid-sorte omavate kultuuride arv suureneks tunduvalt.

2. Anormalsused kromosoomide arvus ei ole takistuseks seemnete moodustumisele. Seemneid moodustavad normaalselt nii tri- kui ka aneuploidid.

3. Järglaskond on sama ühtlane kui vegetatiivse paljunemise korralgi. Mõnikord nimetataksegi apomiksisest seemneliseks vegetatiivseks paljunemiseks.

4. Kaughübriidid oleksid fertiilsed. Kaughübriidide steriilsus on enamasti tingitud homoloogia puudumisest ristatavate liikide kromosoomide vahel, mille tõttu kromosoomid meiosis ei konjugeeru, ka võib kromosoomide arv liikidel olla erinev.

5. Ühest väljapaistvast apomiktiliselt paljunevast taimest on küllalt, et teha temast uus sort, kuna taime järglaskond kujutab endast kloonid nagu vegetatiivselt paljunevatel kultuuridelgi.

6. Apomiktidel fikseerub nii geenide epistaatiline kui ka komplementaarne koostoime.

7. Igasugune, nii spontaanne kui ka kunstlikult esile kutsutud, nii mutatsiooniline kui ka rekombinatsiooniline muutlikkus säilib ning muutunud vorme saab piiramatult klonalselt paljundada.

8. Seemned moodustuvad apomiktidel regulaarselt, sõltumata ebasoodsatest ilmastikutingimustest (vihmased või jahedad ilmad).

9. Seemnekasvatases pole sortide ruumiline isoleerimine enam nii oluline – sordikülvide vahemaid võib vähendada.

Loetelust võib järeldada, et kultuurtaimede muutmine apomiktiliselt paljunevateks oleks tõeliseks pöördeks sordiareetuses – uueks tasemeks või kogunisti sordiareetuse uueks põlvkonnaks. Kuid miks siis seda senini tehtud pole? Sellest kõigest alljärgnevalt.

## Negatiivsed küljed

1. Apomiksise suurimaks puuduseks loetakse evolutsioonilise tupiku tekitamist (Müntzing, 1967) – langeb ju sel juhul ära meiosisist tulenev rekombinatsiooniline muutlikkus. Võimalus geneetilist informatsiooni vahetada või uusi geenikombinatsioone luua on sugulist paljunemist soosivaks teguriks – ja nüüd, sellest vabatahtlik loobumine.

Üks tuntumaid apomiksiseurijaid Hohlov (1967) Saraatovi Ülikoolist on sootuks vastupidisel seisukohal ning leiab apomiksise katteseemnetaimede jaoks hoopis progressiivse olevat.

Olgu selle “evolutsioonilise tupikuga” kuidas on, kuid sordiareetuse jaoks ei tähenda see küll mitte midagi, sest tegelikult on inimene juba pea kõik kultuurtaimed “tupikusse” ajanud ning neid tuleb kasvatada spetsiaalselt nende jaoks loodud tingimustes. Vabalt looduses ei suudaks paljud kultuurtaimed, eriti vanemad neist, kellel metsikuid looduslikke eellasigi vastavates perekondades enam pole (kurk, mais), kuigivõrd konkureerida metsiku flooraga. Kultuurtaimedesse on valiku tagajärel kogunenud liialt palju retsessiivsust, mida looduslik valik üldsegi ei soosi.

2. Apomiktilisele paljunemisele on tõsiseks takistuseks endospermi ploidsus. Katteseemnetaimedele iseloomuliku kaheliviljastumise käigus ühineb üks tolmutorus moodustunud spermiumidest munarakuga, teine aga lootekoti polaarsete tuumade ühildumise tagajärel tekkinud diploidse teistuumaga. Viljastatud teistuum (3x) baasil moodustub triploidne endosperm. Endospermi kõrgem ploidsus on vajalik varuainete intensiivseks ladestumiseks. Selleks otstarbeks on osutunud kõige sobilikemaks tasakaalustamata paaritu genoomide arvuga ploidsuse vormid (tri- ja pentaploidsus).

Looduslikud apomiktid on küsimuse endi jaoks lahendanud lihtsalt. Nad on enamasti kas tri- või tetraploidid, erandiks on vaid perekond *Citrus* ja mõned marana (*Potentilla*) liigid. Haruldased pole ka aneuploidid (den Nijs, van Dijn, 1993). Polüploidsetel apomiktidel on teistuum juba kõrgema ploidsusega ega vaja seega enam täiendavat tõstmist. Kui aga teistuum viljastamine on siiski vajalik, on tegemist pseudogaamiga (näit. päevakübar, aasnurmikas, harilik vaarikas). Sellistel apomiktidel ei hakka embrüo enne arenemagi, kui teistuum on viljastatud. Autonoomsetel apomiktidel pole teistuum viljastamine vajalik (näit. võilill, kastik, kortsleht).

Järeltuleks apomiksist determineerivate geenide ülekandel osutada tähelepanu ka endospermile, sest just häired endospermi moodustumisel võivad saada ebaedu põhjuseks. Tingimata peaksid loodavad apomiktid olema kas triploidid või omama veelgi kõrgemat ploidsuse taset. Triploidid oleksid eelistatumad, kuna triploidisusega kaasneb praktiliselt alati ka heteroosiefekt (Rommelg, Öunmaa, 1996), mis teeb asja veelgi põnevamaks.

3. Obligaatse apomiksisega võib kaasneda uniploidsuse teke – kromosoomide individualiseerumine. Sellised kromosoomid kaotaksid pikapeale homoloogia ega tunneks meiosis enam üksteist ära, ei konjugeeruks. Uniploidsus teeks võimatuks tagasipöördumise madalamale ploidsuse tasemele. On see hea või halb? Olukorda võib mitmeti interpreteerida, kuid aretuslikust seisukohast lähtudes tuleks seda kindlasti käsitleda positiivsena.

4. Apomiktidega ei saa teha ristamiskatseid – neid pole võimalik kasutada emastaimedena. Mikrosporo-geenes ja isasgameetide moodustumine on apomiktidel, eriti pseudogaamsetel liikidel, siiski suhteliselt normaalsed. Tolmuterade moodustumine võib olla tõsiselt häiritud vaid tri- ja aneuploidseid kromosoomi-komplekte omavatel taimedel ja seda ebavõrdse kromosoomide jaotumise tõttu tütar- ja ematuumade vahel mikrosporo-geenis.

Eeltoodu põhjal võib järeldada, et apomiksisega kaasnevad negatiivsed ilmingud pole sordiareetuse jaoks piiravateks teguriteks.

## Apomiksist on geneetiliselt determineeritud

Apomiksist, eriti obligaatset, pole sugugi nii lihtne geneetiliselt uurida. Uuringuid komplitseerib apomiktide kõrgem ploidsuse tase ja aneuploidsusest ning paaritust genoomsusest (tri- ja pentaploidid) tingitud varieeruv kromosoomide arv gameetides. Siiski on õnnestunud apomikte ristata lähedaste suguliselt paljunevate vormidega ning üht-teist selgunud apomiksise geneetilise tagapõhja kohta.

Uuringud on näidanud, et apomiksist võib olla determineeritud nii mono- kui ka polügeenselt, nii dominantsete kui ka retsessiivsete geenide poolt; mingit rolli mängib veel ka mittealleelsete geenide koostoime (den Nijs, van Dijn, 1993). Monogeenset determineerimist retsessiivsete geenide poolt pole apomiktidel tähel-

datud, küll aga dominantsete poolt ja sedagi heterosügootsusena. Apomiksise monogeenne determineerimine tundub olevat pigem erand kui reegel.

Olulist teavet apomiksise geneetilise tagapõhja kohta võib saada meioosi kulgu mõjutava mutatsioonilise ja rekombinatsioonilise muutlikkuse uurimisest. Tõestust pole seni leidnud tsütoplasma osa apomiksises, kuigi tsütoplasma osatähtsusele viitab fakultatiivsus osal apomiktidest ja esinemise penetrantsus.

Androgeensete regenerantide kasutamine apomiksise geneetilisel uurimisel tundub olevat paljulubav. Sel teel on võimalik saada redutseerunud ploidsusega taimi, millest kõik ei ole, tänu apomiksist determineerivate geenide heterosügootsusele, apomiktid (Bicknell, Borst, 1996).

### **Apomiksist determineerivate geenide ülekanne**

Apomiksist determineerivate geenide ülekanedega kultuurtaimedele on tegeldud, kuid kuigivõrd oluliste tulemusteni pole siiski veel jõutud. Geenide ülekaneks on võimalusi kolm: introgressioon kas kaugristamise või somaatilise hübriidiseerimise kaudu ja molekulaarne ülekanne.

Kaughübriidiseerimist on võimalik kasutada vaid siis, kui vastava kultuurtaime metsikute sugulasliikide seas leidub apomikte. Sellisteks kultuurideks on nisu, mais, (suhkru)peet, aedmaasikas, aed-õunapuu, harilik pirnipuu, hirss, sorgo, harilik sibul, kartul ja riis. Teatud edu on seni saavutatud selliste kultuuride juures nagu nisu, riis, mais, sorgo ja suhkrupeet (Savidan, 1990), kuid küsimuse lõplikust lahendamisest on veel vara rääkida.

Sootuks suuremaid võimalusi pakub somaatilise hübriidiseerimine. Protoplastide ühildamise teel on võimalik omavahel kokku viia ka selliseid liike, mis suguliselt ei ristu. Somaatiliste rakkude ühildumisel liituvad peale tuumade ka rakkude tsütoplasmad. Teatavasti kandub aga sugulise paljunemise korral tsütoplasma peaaegu eranditult edasi emasliini pidi. Ka see asjaolu omab arvatavasti mingit tähtsust.

Somaatilise hübriidiseerimise teel oleks apomiksist võimalik üle kanda ühele meie olulisemale teravilja-kultuurile – rukkile. Sobiliku doonori võiks leida perekonnast kastik (*Calamagrostis*), kuna kastikutel moodustub embrüo partenogeneetiliselt ja apomiksist on autonoomne. Loodav apomiktiline rakis peaks olema triploidne, et tagada endospermi normaalne moodustumine.

Nii sugulise kui ka somaatilise hübriidiseerimise puuduseks on see, et koos apomiksist kontrollivate geenidega läheb paratamatult üle ka mittevajalikku lisainformatsiooni, kas terve kromosoomi või geenide bloki näol, millest vabanemine võib osutuda tülikaks või sootuks võimatuks.

Apomiksise molekulaarne ülekanne eeldab vastavate apomiksist kontrollivate geenide ülesleidmist ja isoleerimist, mis on võrdne nõela otsimisega heinakuhjast. Kuid kui need struktuurid on leitud, saab neid üle kanda laialdasele kultuuride ringile. Jeffersoni ja Bicknelli (1996) arvates peaks molekulaarselt ülekantav apomiksist olema autonoomne ja obliigaatne. Igatahes sordiaretuse tulevik tundub olevat transgeensete apomiktaliste kultuurtaimede päralt.

### **Kokkuvõte**

Olgugi et apomiksises kui suguta seemnelises paljunemises nähakse mõnikord evolutsioonilist tupikut, pakub see paljunemisviis tänu paljudele positiivsetele külgedele aretuslikust seisukohast lähtudes tõsist huvi, võimaldades säilitada heterosügootsust ning kõikvõimalikke genotüübis toimunud muutusi. Apomiktiselt paljunevaid kultuurtaimede liike on vähe, kuid katteseemnetaimede seas looduses on nad üsna laialt levinud. Viimane asjaolu viitab sellele, et loodus on apomiksise näol “jalgratast” korduvalt leiutanud. Ka vastavate apomiksist kontrollivate geenide ülekanne kultuurtaimedele ei tohiks olla ületamatuks probleemiks. Selleks on võimalusi kolm: kaugristamine, somaatilise hübriidiseerimine ja molekulaarne ülekanne. Aretus apomiktalise paljunemise suunas tundub olevat paljulubav.

### **Kirjandus**

- Bicknell R. A., Borst N. K. Isolation of reduced genotypes of *Hieracium pilosella* using anther culture. – Plant Cell Tissue and Organ Culture, vol. 45, No. 1, p. 37...41, 1996.
- Нохлов: Хохлов С.С. Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений. – Успехи современной генетики, №1, с. 43...105, 1967.
- Jefferson R. A., Bicknell R. The potential impacts of apomixis: a molecular genetics approach. – The Impact of Plant Molecular Genetics. Birkhäuser Boston, p. 87...101, 1996.
- Johri B. M., Ambegaokar K. B., Srivastava P. S. Comparative Embryology of Angiosperms. Springer-Verlag, vol. 1, 1992.

- Kindiger B., Sokolov V., Khatypova I. V. Evaluation of apomictic reproduction in a set of 39 chromosome maize-Tripsacum backcross hybrids. – Crop Science, vol. 36, No. 5, p. 1108...1113, 1996.
- Müntzing A. Genetics: Basic and Applied. Stockholm, 1967.
- den Nijs A. P. M., van Dijk G. E. Apomixis. – Plant Breeding: Principles and Prospects. London, p. 228...245, 1993.
- Rommelg H., Õunmaa A. Triploidide perspektiivsus sordiaretuses. – APS-i Toimetised, nr. 1, lk. 38...41, 1996.
- Savidan Y. H. Apomixis and its use in plant breeding. The control of apomixis. – Apomixis Newsl., vol. 2, p. 24...26, 1990.

## **Apomixis: Potentialities in Plant Breeding**

H. Rommelg, A. Õunmaa

### Summary

Positive and negative aspects of apomixis are enumerated. Attention is paid to the genetic background of apomixis. Possibilities of introduction the genes responsible for apomixis into sexual crops by means of inter-specific and somatic hybridization and genetic manipulations are discussed. Breeding towards apomictic reproduction seems to be promising.