

TAIMEGENEETIKA JA -ARETUSE AASTASADA

O. Priilinn

Pärilikkus kui nähtus oli inimestele teada juba ammu ajast, sest kõikjal elavas looduses täheldati vanemate ja nende järglaste vahel sarnasust. Pärilikkuse füüsikaline alus jäi aga teadmatuks kuni käesoleva sajandi alguseni, mil loodi pärilikkuse kromosoomiteooria. Pärilikkuse faktorid (geenid) avastas Georg Mendel 1865. a., kuid provintslikus trükises ilmunud uurimistulemused jäid tähelepanuta ja unustusse. Kuigi Mendel püüdis äratada mõnede juhtivate bioloogide hulgas huvi oma uurimistulemuste vastu, ei olnud tolle ajajärgu teaduslik mõte veel valmis nende uute teadmiste vastuvõtmiseks. Tuletagem meelde põhilisi etappe geneetika arengus ja nende arengute seoseid taimearetusega.

Geneetika sünnidaatumiks peetakse aastat 1900, mil kolm teadlast – H. de Vries Hollandis, E. Tschermak Austrias ja C. Correns Saksamaal – jõudsid taime ristamiskatsete tulemuste põhjal üheaegselt ja sõltumata üksteisest pärilikkuse seaduste küsimustes samadele järeldustele, mis avaldas Mendel kolm ja pool aastakümnet varem.

Ettepaneku nimetada teadust pärilikkusest ja selle muutlikkusest geneetikaks tegi W. Bateson Inglismaal toimunud III rahvusvahelisel geneetikakongressil 1906. a. Mõisted *geen*, *genotüüp* ja *fenotüüp* tõi geneetikasse Taani geneetik W. L. Johannsen 1909. a.

Rahvusvaheliste teaduskongresside temaatika peegeldab küllalt adekvaatselt vastava teadusharu taset ja püüdlusi antud ajajärgul. Erandiks ei ole ka geneetika. Geneetikakongressidelt on jäänud kõlama juhtideed ja saavutused, mis veel palju aastaid hiljem iseloomustavad toimunud globaalseid foorumeid ühel või teisel kontinendil.

Alljärgnevalt püüab autor taimegeneetika ja -aretuse arengu aastasaja lühiülevaate esitamisel toetuda rahvusvaheliste geneetikakongresside materjalidele. Neljal kongressil (Tokio, 1968; Berkeley, 1973; Moskva, 1978; New Delhi, 1983) õnnestus ka siinkirjutajal osaleda teadusettekannetega ja esineda diskussioonidel.

Teatavasti peeti geeni esialgu abstraktseks mõisteks. Tartu Ülikooli loodusteaduse osakonna üliõpilane Mihkel Pill, kes pingsalt jälgis geneetika arengut sajandi algul, kirjutas Tartus ilmunud raamatus “Päriwus”, et “geenide suurusest ei ole meil aimugi; nad on nägemata, ainult mõeldavad” (Pill, 1913, lk. 51).

Sajandivahetuseks olid tsütoloogid teinud tänuväärte tööd, näidates, et rakkude paljunemise eel (mitoosis) kromosoomid kahestuvad, mille tulemusena saab kumbki tütarakk emarakuga identse kromosoomikomplekti. Haploidsed rakud moodustuvad diploidsetest erilisel rakujagunemisel (meioosis), mille puhul kromosoomide arv väheneb kaks korda. Haploidsete (sugurakkude) liitmisel viljastusprotsessis taastub diploidne rakk.

Pärast Mendeli reeglite taasavastamist näidati peagi veenvalt, et geenid kujutavad endast füüsikalisi struktuure ja nad asuvad rakutuuma kromosoomides kindlates kohtades. Sellealaste katsete üldistusena loodi pärilikkuse kromosoomiteooria, mille väljatöötamise peamine teene kuulub Thomas Morganile ja tema kaastöötajatele Columbia Ülikoolist (Morgan, 1937). Seda tööd hinnati 1933. a. Nobeli preemiaga.

Reaalne tähendus geenile anti V rahvusvahelisel geneetikakongressil Berliinis 1927. a. Sellel foorumil esines sensatsiooni tekitanud ettekandega USA geneetik H. J. Muller. Ta teatas eksperimentaalsete mutatsioonide saamisest äädikakärbsel röntgenikiirte toimel. Mõne aasta jooksul läbiviidud katsetes sai Muller äädikakärbsel röntgenikiirtega mõjutamisel kutsuda esile paarsada uut pärilikku tunnust. Seega oli leitud viis geenide kunstlikuks muutmiseks, ühtlasi lükatud ümber mõnede geneetikute seisukoht, mille järgi geenid on muutumatud moodustised ja et evolutsioon seisneb ainult uute geenikombinatsioonide tekkes.

Aastail 1944–1953 toimus geneetikas tõeline murrang, sest ilmusid tõestused selle kohta, et mitte valk, vaid nukleiinhapped kodeerivad informatsiooni. Leiti, et desoksüribonukleiinhape (DNA) on selleks molekulaarseks aluseks, millel on kirjutatud geneetiline informatsioon. 1953. a. esitasid ameeriklane J. Watson ja inglase F. Crick DNA struktuuri mudeli, mis tõi neile Nobeli preemia (Watson, Crick, 1953). Selle mudeli avastamine võimaldas mõista, kuidas DNA paljuneb, muteerub ja annab edasi informatsiooni. Geneetika arengus oli alanud uus, molekulaarse geneetika etapp.

Kõik need üldgeneetilised saavutused mõjutasid otseselt taimegeneetika ja -aretuse arengut. Mõningatest tähelepanuväärsematest uurimistulemustest ja probleemidest taimegeneetika valdkonnas võib esile tõsta järgmisi.

Berliinis 1927. a. toimunud geneetikakongressil tegi suurt kõlapinda leidnud ettekande Nõukogude Liidu geneetikute delegatsiooni juht akadeemik N. Vavilov teemal “Kultuurtaimede geenide geograafilised tseentrid”. Sellealane problemaatika on aktuaalne ka tänapäeval. Vavilovi algatatud uurimisi kultuurtaimede tekke tseentritest ja erinevate populatsioonide paralleelsest muutlikkusest jätkatakse ühe tähtsaima suunana populatsioonigeneetikas, tulemusi aga kasutatakse edukalt sordiaretuses.

Kümme aastat pärast Berliini kongressi, s.o. 1937. a., pidi VII rahvusvaheline geneetikakongress korraldatama Moskvas N. Vavilovi juhtimisel. Kuid selle nurjas T. Lõssenko. VII kongress toimus hilinemisega 1939. a. Edinburghis, millel nõukogude geneetikud ei osalenud. N. Vavilov valiti kongressi aupresidendiks (Gaissinovitš, 1988).

XII geneetikakongressil Tokios 1968. a. pühenduti suurel määral kiirgusgeneetika ja mutatsioonide uurimise tulemustele. Mutageneesi molekulaarse mehhanismi selgitamine pani hea aluse suunatud mutatsioonide saamise edasisele uurimisele. India geneetik M. S. Swaminathan (1969) üldistas edusammud mutatsioonaretuses, näidates võimalusi saada mutatsioonilisel teel uut tüüpi morfoloogiliste tunnuste ja muutunud arenemisrütmi taimevorme. Esimesed tulemused mutatsioonkatsetest tugeva geneetilise toimega keemiliste ühendite kasutamisel esitati ka Maarjamaalt (Priilinn, 1968).

XIII geneetikakongressil Berkeleys (California) 1973. a. tõstas austraalia geneetik O. Frankel (1974) jõuliselt genofondi säilitamise probleemi kui ühe vastutusrikkama ülesande evolutsioonis. Tõsi, ka varem on genofondi küsimused olnud kongressidel arutlusaineks, kuid 70-ndatel ja 80-ndatel aastatel jõuti selles valdkonnas paljuski edasi tänu ÜRO ja FAO aktiivsele osalusele konverentside ja sümposiumide organiseerimisel, kus üldistati kogutud materjalid taimede geneetilise mitmekesisuse ja nende kasutamise perspektiivide kohta. Sai selgeks, et paljud looduslikud taimed, mis sünteesivad inimesele vajalikke aineid nii toiduks, maitsestamiseks kui raviks, kujutavad väärtuslikku reservi tulevastele põlvetele. Geenide uute assotsiatsioonide loomine avab siin piiramatud võimalused. Seepärast peetakse esmaseks ülesandeks säilitada võimalikult täielikumalt looduslikud taimekooslused. Ka Eestis vajavad tähelepanu ja kaitset kohalikud looduslikud taimeliigid, mis pakuvad huvi söögi-, sööda-, ravi- ja maitsetaimedena (Priilinn, 1995a).

XIV geneetikakongress toimus 1978. a. Moskvas deviisi all "Geneetika ja inimkonna heaolu". Sellel osales arvukas Eesti geneetikute delegatsioon. Ühe keskse probleemina taimegeneetika alal arutati inglise geneetiku R. Riley ettekande põhjal geneetika osa teraviljatootmise suurendamisel maailmas ja aretuse tehnoloogia täiustamisel (riis, nisu, tritikale). Rõhutati aretusprogrammide osatähtsust ja geneetiliste teadmiste süvendamise vajadust nende programmide täitmisel. Konstateeriti, et sordiaretuses kasutatakse väga mitmesuguseid meetodeid, mis baseeruvad geneetiliste uurimiste tulemustel. Lõppistung pühendati N. Vavilovi pärandile geneetikas. Maailma juhtivad geneetikud demonstreerisid N. Vavilovi ideede mõju tänapäeva geneetikale, eriti arenguid, mis tulenevad tema avastustest kultuurtaimede tekke tsentritest, homoloogiliste ridade seadusest pärilikus muutlikkuses ja aretuse teoreetilistest kontseptsioonidest.

XV geneetikakongress New Delhis 1983. a. erines eelmistest eelkõige molekulaargeneetika ja bio tehnoloogia temaatika suure osakaalu poolest. Taimede koekultuuri alased uurimised laienesid üle maailma. Kongressil arutati mitmekülgset koekultuuri kasutamise võimalusi, kloonimise ja lootekultuuri uurimise tulemusi, haploidide ja protoplastide kasvatamist, somaatilise hübriidiseerimise saavutusi. Hiina geneetikud (Hu Han, 1984) teatasid, et tolmukakultuuri baasil saadud teraviljasorte kasvatati nende maal juba 7 miljonil hektaril.

XVI geneetikakongressil Torontos 1988. a. toimus arutelu deviisi all "Geneetika ja bioloogia ühtsus". Selle peaideeks oli geneetika ühendav roll bioloogias. Suurt tähelepanu pöörati 80-ndatel aastatel kiirelt arenevatele suundadele, eriti genoomi mobiilsetele elementidele ja geeni toime regulatsioonile (Haynes, 1989). Mobiilsed elemendid on bioloogilise evolutsiooni tähtsamateks faktoriteks. On selgunud, et mobiilsete geneetiliste elementide peamine evolutsiooniline roll seisneb selles, et nad kannavad plasmiidide ja viiruste abil üle võõraid geene, ja seda sageli suguliselt väga kaugete organismide vahel. Nüüd on saanud selgeks ka see, et geneetilist ebastabiilsust põhjustavad mobiilsed geneetilised elemendid, mis paiknevad genoomis ümber ja kutsuvad esile mutatsioone.

XVII geneetikakongressil Birminghamis 1993. a. olid arutluse all taimede populatsioonigeneetika ja evolutsiooni geneetilised probleemid, samuti geenide ja genoomide organisatsioon, kaardistamine ning sekveneerimine. Sektsioonides arutati taimede geneetiliste ressursside kasutamist aretuses, mutageneesi ja teisi aktuaalseid taimegeneetika probleeme (Zahharov, 1994).

Seni viimane XVIII geneetikakongress toimus Pekingis 1998. a. Selle kongressi materjalid pole meieni veel jõudnud.

Geneetika areng on toimunud käsikäes aretusega, üksteist vastastikku rikastades. Edusammud teoorias on pannud aluse uutele efektiivsetele aretusmeetoditele ja tehnoloogiatele, mis võimaldavad ületada ristamisbarjääre, sobitada erinevaid genotüüpe ja kujundada komplekselt väärtuslikke tunnuseid omavaid taimevorme. Uurijate tähelepanu köidavad biotehnoloogia meetodite abil soovitud tunnustega genotüüpide saamise perspektiivid. Tänapäeval kasutatakse aretuspraktikas juba laialdaselt koe- ja rakukultuuri meetodeid. Nende abil on võimalik saada haploide, kloonida ja kiirelt paljundada väärtuslikke genotüüpe, indutseerida mutante ja teha raku kloonidest mutantide valikuid jne. Koe- ja rakutehnoloogia meetodid on piisavalt läbitöötatud ja neid võivad sordiaretajad edukalt kasutada. Meetodite tutvustamiseks on ilmunud ülevaatlikke käsiraamatuid (Gamborg, Phillips, 1995; Lindsey, 1996). Eestikeelses kirjanduses leiavad uued aretusmeetodid kajastamist hiljuti avaldatud kogumikes (Kaasaja meetodid sordiaretuses, Jõgeva, 1996; Teraviljade geneetika ja aretuse aktuaalsed probleemid, Harku, 1998; Taimsed koekultuurid, Harku, 1999).

Lühikese ülevaate geneetika lätetel ja arendamisest möödunud Eestis võib leida autori varasematest artiklitest (Priilinn, 1991, 1995).

Eesti geneetikud ja sordiaretajad on järginud globaalseid arenguid. Edeneb rahvusvaheline koostöö nii geneetika kui ka sordiaretuse valdkondades. Uued käsitused ja meetodid on leidnud kasutamist uurimistöös ja

aretusprotsessis. (Tagasilõök ja seisak tekkis lõssenkismi valitsemise perioodil.) Taimegeneetikat on Eestis arendatud peamiselt Tartu Ülikoolis ja Harkus, Eksperimentaalbioloogia Instituudis. Instituudi geneetikud ja Jõgeva Sordiaretuse Instituudi aretajad on teinud ühisprojektide järgi koostööd juba aastaid (Priilinn, Küüts, 1998). Põhiprobleemiks on Eestis kultiveeritavate teraviljade geneetiline analüüs ja genoomi rekonstrueerimine. Uurimistöö tulemusena on viimastel aastatel selgitatud geneetiliste protsesside iseärasusi erineva ploidsusastmega liikide ristamisel, viidud tetraploidsete nisuliikide *Triticum timopheevii* ja *T. militinae* resistentsusgeenid üle heksaploidse kultuurnisu *Triticum aestivum* genoomi (Enno *et al.*, 1995, 1998; Peusha *et al.*, 1995), tehtud kindlaks kromosoomid, mis kannavad haiguskindlust kontrollivaid geene (Peusha *et al.*, 1996a, 1996b) ja avastatud uus efektiivne resistentsusgeen (Peusha *et al.*, 1996c). Uurimistöö tulemusena on loodud nisu hübriidliinide näol rikkalik geenikombinatsioonide kogum, mille hulgast valitakse liine rekombinatsioonaretuseks (Priilinn jt., 1996). Sangaste rukkist on mutantse geeni baasil selekteeritud mittelahknev populatsioon (H. Remmelg). Sordiaretajad seavad järjekordse ülesandena molekulaargeneetiliste meetodite kasutamist lühikõrrelise seisukindla talirukki loomisel (Kukk, Tupits, 1996).

Käesoleval ajal pakuvad suurt huvi molekulaargeneetilised uurimused, mis on seotud võõra geneetilise materjali ülekandmisega taimede tunnuste ja omaduste parandamiseks. Geenitehnoloogia kui tulevikutehnoloogia aretuses (Clark, 1997; Gresshoff, 1996; Potrykus, Spangenberg, 1995) ei ole enam mägede taga. Eestis on sellisuunalisi uurimisi alustatud. On küllalt reaalne ühendada rekombinatsioonaretus järk-järgult raku- ja geenitehnoloogiaga. On olemas meetodid individuaalgeenide eraldamiseks puhtal kujul ja nendega manipuleerimiseks; näiteks: geen lõigatakse valitud kohtadest osadeks ja õmmeldakse fragmendid kokku uues kombinatsioonis. On ilmne, et tuleviku sordiaretus sisaldab endas algselt geneetiku ja molekulaarbioloogi, seejärel sordiaretaja panuse. Taimede geneetiline konstrueerimine tunnuste järgi molekulaarsel tasemel eeldab nende tunnuste geneetika tundmist ja vajalike manipuleerimismeetodite valdamist.

Kirjandus

- Clark M.C. (Ed). Plant Molecular Biology: A Laboratory Manual. – Springer, Berlin, 529 p., 1997.
- Enno T., Peusha H., Järve K., Timofeyeva L., Tsõmbalova E., Priilinn O. Introduction of alien genetic variation by means of interspecific hybridization. – European Wheat Aneuploid Co-operative Newsletter, 65–67, 1995.
- Enno T., Peusha H., Timofeyeva L., Tohver M., Jakobson I., Priilinn O. Identification of chromosomal translocations in common wheat, derivative of *Triticum timopheevii*. – Acta Agronomica Hungarica, 46, 209–216, 1998.
- Gaissinovitš: Гайсинович А.Е. Зарождение и развитие генетики. Москва, Наука, 423 с., 1988.
- Gamborg O.L., Phillips G.C. (Eds). Plant Cell, Tissue and Organ Culture. Fundamental Methods. – Springer-Verlag, 358 p., 1995.
- Gresshoff P.M. (Ed). Technology Transfer of Plant Biotechnology. – CRC Press, 222 p., 1996.
- Haynes R.H. Genetics and the unity of biology. – Proceed. XVIth International Congress of Genetics. Genome, 31, 1, p. 1–7, 1989.
- Hu Han. Crop Improvement by Anther Culture. – Genetics: New Frontiers. Proceed. of the XV International Congress of Genetics, IV, 77–84, 1984.
- Kukk V., Tupits I. Lühikõrreliste hübriidide kasutamine lähtematerjalina talirukki sordiaretuses. – Kaasaja meetodid sordiaretuses, Jõgeva, 142–149, 1996.
- Lindsey K. (Ed). Plant Tissue Culture Manual: Fundamentals and Applications. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 1101 p., 1996.
- Morgan: Морган Т. Избранные работы по генетике. М. Л., ОГИЗ, СЕЛЬХОЗГИЗ, 285 с., 1937.
- Peusha H., Enno T., Priilinn O. Genetic analysis of disease resistance in wheat hybrids, derivatives of *Triticum timopheevii* and *T. militinae*. – Acta Agronomica Hungarica, 44, 3, 237–244, 1996a.
- Peusha H., Hsam Sai L., Enno T., Zeller F. Identification of powdery mildew resistance genes in common wheat. VIII. Cultivars and advanced breeding lines grown in Finland. – Hereditas, 124, 91–93 1996b.
- Peusha H., Hsam Sai L., Zeller F. Chromosomal location of powdery mildew resistance genes in common wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell.) III. Gene 22 in cultivar Virest. – Euphytica, 91, 149–152, 1996c.
- Peusha H.O., Stephan U., Hsam S.L.K., Felsenstein F.G., Enno T.M., Zeller F.J. Identification of genes for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L.). IV. Breeding lines derived from wide crosses of Russian cultivars with species *T. timopheevii* Zhuk., *T. militinae* Zhuk. et Migusch., *T. dicoccum* (Schrank.) Schuebl., *Aegilops speltoides* Taush. – Russian J. Genetics, 31, 2. 181–187, 1995.
- Pill M. Päriwus. Tartu, 79 lk., 1913.
- Potrykus I., Spangenberg G. (Eds) Gene Transfer to Plants. – Springer-Verlag, 361 p., 1995.
- Priilinn O. The effect of supermutagens on spring wheat. – Proceed. of the XII International Congress of Genetics, 1, 117, 1968.

- Priilinn O. Taimegeneetika ja sordiaretuse geneetiliste aluste arendamisest Eestis. – Agraarteadus, II, 2, 134–149, 1991.
- Priilinn O. Eesti geneetika lätetel. – Sordiaretus ja seemnekasvatus. Jõgeva Sordiaretuse Instituudi Teaduslikud Tööd, VII, 266–274, 1995.
- Priilinn O. Põllumajandustaimede geneetiliste ressursside säilitamisest ja kasutamisest. - Agraarteadus, VI, 2, 209–213, 1995a.
- Priilinn O., Enno T., Küüts H., Peusha H, Genetic resources for the adaptive breeding of wheat. - Agraarteadus, VII, 1, 84–89, 1996.
- Priilinn O., Küüts H. Teraviljade geneetika ja aretus aastatuhande vahetusel. –Teraviljade geneetika ja aretuse aktuaalsed probleemid, Harku, 6–18, 1998.
- Swaminathan M.S. Mutation breeding. - Proceed. of the XII International Congress of Genetics, 3, 327–347. 1969.
- Zahharov: Захаров И. 17-й международный генетический конгресс, 15–21 августа 1993 г., Бирмингам. Генетика, 2, 287–288, 1994.
- Watson J.D., Crick F.H.C. Molecular structure of nucleic acids: a structure for desoxyribose nucleic acid. – Nature, 171, 737–738, 1953.

The Century of Plant Genetics and Breeding

O. Priilinn

Summary

The short review is devoted to the history of the origin and development of genetics in XX century. Plant genetics research in the Institute of Experimental Biology at the Estonian Agricultural University is focussed on cereal species - wheat and rye. A major aim of the research with common wheat is to exploit method of wide crossing for introduction of genes conferring disease resistance from related species to common wheat, using method of aneuploid analysis for locating of chromosomes carrying disease resistance genes, and to identify the resistance genes using the sets of near-isogenic differentiating lines. This investigations have benefit greatly thanks to collaboration of Institute Experimental Biology with Jõgeva Plant Breeding Institute in solving the problems of improvement of cereal crops (Priilinn, Küüts, 1998). Using in wide crosses with *Triticum aestivum* cultivars such donors of immunity as *Triticum timopheevii* and *T. militinae* a few introgressive wheat lines resistant to powdery mildew and leaf rust were developed (Enno *et al.*, 1995, 1998) and chromosomes carrying genes conferring resistance were identified (Peusha *et al.*, 1996a, 1996b). Results of monosomic analysis has revealed in bread wheat cv. Virest one major dominant gene controlling resistance to powdery mildew. This new gene, located on 1D chromosome, was designated by symbol *Pm22* (Peusha *et al.*, 1996c).

From the short-stem population of rye cv. Sangaste the homozygous plants were selected, and on the basis of these plants the non-segregating short-stem rye population was developed.