
REFERAATE JA MATERJALE СООБЩЕНИЯ И ПУБЛИКАЦИИ

<https://doi.org/10.3176/biol.1964.2.08>

KAASAEGSEID SEISUKOHTI HETEROOSI OLEMUSEST

A. KUILL,
bioloogiliste teaduste kandidaat

Heteroosi all mõistetakse bioloogilist nähtust, mis tekib teiseid ristamise tagajärjel ja avaldub nii taime- kui ka loomahübriidide ainevahetuse tugevnemises, kasvu kiiruse ja produktiivsuse suurenemises jne.

Taimekasvatases täheldas heteroosi esimesena Koelreuter (1766). Ta märkas tubakasortide ristamisel hübriididel sageli tugevamat kasvu kui vanemsortidel. Esimeseks teadlaseks, kes teostas süstemaatilisi taimede ristamiskatseid ja uuris ristamise tagajärjel tekkinud heteroosi, oli Ch. Darwin (1876) (Дарвин, 1950). Ta kirjeldas heteroosi iseärasusi 57 taimeliigi hübriidil ja tegi järelduse, et suurem produktiivsus ja võimsam kasv avalduvad ristatud taimede järglaskonnas ainult siis, kui vanemvormid on erineva pärilikkusega. Produktiivsuse suurenemist hübriididel seletas Darwin sugurakkude erinevusega, mis tekkisid ristatavate taimede kasvatamise tagajärjel erinevates kasvukohtades. Darwin juhtis tähelepanu risttolmlemise kasulikkusele ja isetolmlemise kahjulikkusele. Möödunud sajandi lõpul ja käesoleva algul tegeles Ameerika Ühendriikides nimekaid teadlasi heteroosi uurimisega, peamiselt maisi rist- ja isetolmlemisel. Heteroosi uurimisele aitas kaasa ka huvi tõus pärilikkusküsimuste vastu seoses Mendeli seaduste teistkordse avastamisega käesoleva sajandi algul. Beal (1877) täheldas, et geograafiliselt üksteisest kaugete maisisortide ristamisel saadi suurem saak kui lähedaste sortide ristamisel. Shull (Шелл, 1955) ja East (1936) saavutasid suurepäraseid tulemusi maisi isetolmelnud liinide ristamisega: F_1 hübriidid näitasid tunduvalt suurendatud produktiivsuse ja kasvu suurenemist, võrreldes vanemvormidega. Ühtlasi märgati, et suurima saagi annab hübriidide esimene põlvkond. F_1 -le järgnevatel põlvkondades avaldus selge heteroosi vähenemine. 1910. aastal analüüsisid Shull ja East maisi rist- ja isetolmlemise tulemusi ja jõudsid järeldusele, et ristamine tekitab heterosügootsuse kõikides nendes tunnustes, mille poolest vanemvormid omavahel erinevad. 1914. aastal kasutas Shull Göttingeni ülikoolis peetud loengul hübriidse jõu tähistamiseks esimesena mõistet „heteroos“: „Mõistan selle nähtuse all suurenenud jõudu, mõõtmeid, viljakust, kiiremat arenemist, vastupidavust haigustele ja putukkahjustustele või mitmesugustele ebasoodsatele kliimatingimustele, mis eraldavad hübriidvorme vastavatest sisearetusvormidest ja tekivad ühinenud vanemgameetide geneetilise erikvaliteetsuse spetsiifilise resultaadina” (Шелл, 1955, lk. 70).

Juba enne mõiste defineerimist püstitati heteroosi kohta hüpoteese ja teooriaid (peamiselt hübriidse maisi uurimisel), mis lähtusid organismi genotüübist. Hüpoteeside erinevused sõltuvad pärilike faktorite koosmõju laadist, mida käsitletakse heteroosi peamise põhjusena. Avaldatakse ka arvamust, et heteroosi ei või seletada ühe geneetilise põhjusega, vaid erinevate geneetiliste protsesside summaarse tulemusena. Kõik senised hüpoteesid on ainult heteroositeooria fragmendid.

Esimeseks seletuseks heteroosinähtusele oli Shulli heterosügootsuse või füsioloogilise stimulatsiooni hüpotees 1908. aastal. Selle võtsid 1912. aastal omaks ka East ja Hayes: „Hübriidne jõud, mis avaldub kiiremas kasvutempos, taimede suuremas kõrguses ja üldi-

selt eluvõimelisuse suurenemises, on positiivses korrelatsioonis hübriidide lähtevormide gameetide erinevuse astmega, s. t. aluseks on heterosügootsus, sügoodi sisemine vastuolu, mis kutsub esile rakkude intensiivsema jagunemise, sellega seoses ka intensiivsema kasvu jne." Hüpoteesi kinnitamiseks toob East (1936) andmeid 37 taimeliigi hübriidide kohta, mille alusel heteroos avaldub liikidevahelistel hübriididel tugevamini kui sortidevahelistel, vastavalt suurema heterosügootsuse tekkimisele esimesel juhul. On olemas küllalt aga ka vasturääkivaid fakte, kus liikidevahelisel ristamisel heteroos üldse ei avaldu või avaldub negatiivne heteroos (hübriidide kasv ja areng on nõrgemad kui vanematel). Samuti on olemas rohkesti fakte heteroosi ilmumise kohta nendel heterosügootidel, mis olid heterosügootsed vähese arvu faktorite poolt, nagu odra klorofüllmutantidel (Gustafsson, 1946).

1910. aastast pärinevad Bruce'i matemaatilisele arvestusele rajanev nn. domineerivate faktorite hüpotees, et hübriidsetes populatsioonides on suurem arv dominantseid tunnuseid kui lähtevormidel, ja Keeble'i ning Pellew' loodud, sügavamini põhjendatud, soodsate domineerivate faktorite ehk domineerimishüpotees. Hüpotees tugineb oletusele, et risttolmlevad liigid sisaldavad suurel arvul geneetiliselt erinevaid isendeid, paljudel heterosügootis varjatud kujul esinevate kahjulike retsessiivsete pärilike faktoritega. Viimased lahknevad sisearetusprotsessis ja tekitavad homosügootses olekus liine erinevate pärilike faktorite ja nende kompleksidega. Domineerimishüpoteesi kohaselt võiks sisearetusliinide ristamine moodustada ühe vanema teise dominantsetele pärilikele faktoritele allutatud retsessiivsete faktoritega hübriide. Ristamise kasulikkus ja heteroosi efekt sõltub seega vanemate genotüüpide kombinatsioonist. Crow (1948), kalkuleerides võimalikku maksimaalset heteroosi suurust domineerimishüpoteesi seisukohast, jõudis järeldusele, et kui kõik retsessiivsed pärilikud faktorid oleksid asendatud nende dominantsete alleelidega, oleks ühe tasakaalus oleva populatsiooni heteroosi suurus ainult 5%, mis oleks suurimaks hübriidiseerimisel tekkida võivaks kasuks. Sprague (1946) leiab, et järeldus on kooskõlas maisi sortidevaheliste hübriididega, kus saagi lisa on tavaliselt 5–10%, võrreldes parema vanemsordiga.

Dominantsetele pärilikele faktoritele omistati hüpoteesi kohaselt peale allutava tegevuse veel täiendav ehk aditiivne tegevus ja mittealleeliline koosmõju ehk epistaas. Dominantsete faktorite täiendava tegevuse kohta toovad Keeble ja Pellew näite kahe hernesordi ristamisest, seletades hübriidi mõlemast vanemsordist kõrgemat kasvu kahe erineva domineeriva faktori kooskõlastatud tegevusega, milledest üks kutsub esile sõlmevahede pikendamise, teine — sõlmevahede arvu suurenemise. Epistaasil on suur osatähtsus heteroosi efektis, eriti vanemliinide spetsiifilise kombinatsioonivõime kindlaksmääramisel.

Kohe pärast tekkimist sai domineerimishüpotees terava kriitika osaliseks. East ja Hayes (1912) kirjutasid, et dominantsete tunnustega, homosügootses olekus organismidel ei esine nii suurt kasvu- ja arenemisvõimet nagu heteroossetel hübriididel. On ebaõige jaotada pärilikud tunnused dominantseteks kui täielikult kasulikeks ja retsessiivseteks kui täielikult kahjulikeks. Nende seisukoha aluseks oli homosügootsete retsessiivsete liinide võrdlemine homo- ja heterosügootsete dominantidega. East'i ja Hayes'i järgi võib oletada, et retsessiivsed faktorid on kahjulikud ainult homosügootses olekus, mitte üldises mõttes. Tehti katse elimineerida retsessiivsete faktorite homosügootsus, saavutamata hübriididel mingit märgatavat saagikuse tõusu, võrreldes vanemsortidega. Domineerimisteooria pooldajad seletavad sääraseid fakte paljude tihedalt retsessiivsete faktoritega seotud soodsate domineerivate faktorite kaotusega. Vastu väideti, et kui hüpotees oleks korrektne, peaks olema võimalik saada kõikide dominantsete faktorite poolt homosügootseid liine. Kuid niisuguseid kõrgesaagilisi ja teiste väärtuslike omadustega homosügootseid liine pole saadud. Teiseks — kui heteroos oleks tingitud ainult tunnuste domineerimisest, peaks F_2 -s dominantsete ja retsessiivsete fenotüüpide suhe olema 3:1, mida aga tegelikult ei esine. Näidati, et seose (linkage) olemasolu ebasoodsate ja soodsate pärilike faktorite rühmade vahel viib teoreetiliselt F_2 -s lähenemisele sümmeetrilisele jao- tusele 1:1.

Kuiigi domineerimishüpoteesiga võib rahuldavalt seletada ainult kasvujõu ja arenemise intensiivsuse vähenemist sisearetusel ning nende taastumist ristamisel, mitte aga

heteroosi efekti tervikuna, on hüpotees senini kasutusel heteroosi geneetiliste aluste seletamisel. Temaga konkureerib East'i (1936) esitatud nn. üledomineerimishüpotees (overdominance), mis kujutab endast omal ajal loodud Shull'i ja East'i heterosügootsushüpoteesi täiendatud varianti. Selle hüpoteesi aluseks on arvamus, et heteroos on tingitud tervest hulgast geenidest, millede vastav alleel kutsuh heterosügoodis esile homosügootsete kombinatsioonidega võrreldes suurema saagikuse, kusjuures heterootiline mõju on seda tugevam, mida rohkem alleelid oma funktsioonide poolest erinevad. Hüpoteesi järgi sõltub ristamisefekt mitmest erinevast põhjusest, mitte ainult erinevate lookuste koosmõjust, mis sisaldavad kas dominantseid või retsessiivseid allelele. Üheks põhjuseks võib olla alleelidevahelise koosmõju komplementaarne efekt lookuse piirides. Lihtsamalt väljendudes — heterosügootne kombinatsioon Aa ületab üksikus lookuses oma mõjuga mõlemad homosügootid AA ja aa , millest on tulnudki hüpoteesi nimetus. Selle hüpoteesi seletamisel peavad mõned üledomineerimisteooriat täienduseks vanale stimulatsiooniteooriale, teised arvavad, et retsessiivne alleel a mõjub stimuleerivalt dominantsele alleelile A . Kõige vastuvõetavamaks seletuseks peetakse, et dominantse alleeli üks doos A on suurema mõjuga kui kaks doosi AA . Käesoleva sajandi neljakümnendatel aastatel kinnitasid üledomineerimishüpoteesi paljude teadlaste katsed (Stadler, 1939; Gustafsson, 1946; Stubbe, 1953; Schuler, 1954). Üledomineerimise klassikalisteks näideteks on maisi kahekordsed hübriidid, millede kõrge produktiivsus on tingitud paljudest heterosügootsetest lookustest.

Heteroosi efekti sõltuvust heterosügootsuse astmest ei poolda kõik teadlased. Esi mesena rääkisid selle hüpoteesi vastu Richey' ja Sprague'i (1931) katseandmed. Maisihübriidide heterosügootsuse vähenemisega ei kaasunud saagikuse vähenemine, nagu võis oodata. Tegelikult on raske eraldada üledomineerimist domineerimisest. Selleks töötas Jinks 1954. aastal välja matemaatilise analüüsi meetodi, mida rakendades ta tegi kindlaks, et üledomineerimine ei esine ilma epistaasita: kui kaob üks, kaob ka teine. Ei ole õige arvata, et domineerimisteooria erinevuse aluseks, võrreldes üledomineerimisteooriaga, on ainult pärilike faktorite koosmõju iseloom (alleeliline või mittealleeliline), nagu sageli paljud teadlased püüavad väita. Kahe põhilise heteroosi teket seletava teooria erinevus seisneb tegelikult selles, et üledomineerimisteooria annab peamise tähtsuse heterosügootsete lookuste koosmõjule, domineerimisteooria aga dominantsete faktorite koosmõjule.

Kuigi üledomineerimisteooria selgitab edukalt paljusid heteroosinähtusi, on tal omad puudujäägid. Viimasel ajal on kogutud rohkesti materjali välistingimuste mõju kohta heteroosile. On kindlaks tehtud, et pärilike tunnuste areng sõltub nii organismi pärilikust konstitutsioonist kui ka välistingimustest. Heteroossete hübriidide paremad omadused tulevad ainult kindlates mullastikulis-kliimaatilistes tingimustes esile. Suurt mõju heteroosile avaldavad ka ristatavate vormide tsütoplasmaatilised iseärasused, nagu näitavad katsed retsprooksete hübriididega. Paljud teadlased on viimasel ajal seisukohal, et heteroosi ei või seletada ühe geneetilise põhjusega, vaid et see on erinevate geneetiliste protsesside summaarne tulemus. Heteroosi mitmesugused avaldusvormid on erinevate geneetiliste põhjuste tulemuseks. Zukovski (Жуковский, 1957) väidab, et heteroos avaldub esimese põlvkonna hübriididel erineva kvaliteediga gameetide ühinemise tagajärjel. Dubinin (Дубинин, 1955) leiab, et heteroosi põhjused on praegu veel kaunis ebaselged.

Heteroosi geneetiliste aluste uurimisel ei saa märkimata jätta heteroosi seost geneetilise tasakaalu teooriaga (Allard, 1960). Heteroosi põhjuste selgitamine haarab ühtlasi organismi pärilikkuse reguleerimise probleeme. Geneetilise tasakaalu teooria seletabki tunnuste arengu pärilikku reguleerimist. Ta annab ettekujutuse seostest pärilike faktorite ja tunnuste vahel. Selle teooria järgi määratakse iga tunnuse arenemine paljude oma iseloomult erinevate pärilike faktorite suhtelise mõjuga. Kõige lihtsamal juhul mõjub üks nendest faktoritest stimuleerivalt, tunnust tugevdavalt, teised — vastupidistes suundades. Tunnus osutub seega tasakaalus olevaks vastupidiste tendentside vahel. Geneetiline tasakaal väljendub sisemiste vastuolude ühtsuses. Organismides reguleerivad süsteemide tasakaalu sisesekretooinäärmed ja fermendid. Viimased tasakaalusta-

vad biokeemilisi reaktsioone, luues rakkudes nn. ensümaatilise tasakaalu. Biokeemilise geneetika andmed näitavad, et ainevahetusreaktsioone kontrollivad fermentide kaudu pärilikud faktorid, määrates ensüümide moodustumise. Ensümaatiline tasakaal on järelikult ka geneetiline tasakaal. Geneetiline ja ensümaatiline tasakaal kujutavad endast ainult ühe ja sama protsessi — pärilikkuse informatsiooni edasiandmist raku molekulaarse struktuuri tasemelt täiskasvanud organismi makrotunnuste tasemele — erinevaid astmeid. Geneetiline tasakaal, mis määrab heteroosi suuruse, on seotud ka tuuma ja plasma vastastikuse toimega. Suurt tähtsust omab ka miljöö ja pärilike faktorite vastastikune mõju. Heteroosi suurus produktiivsuse seisukohast sõltub ainevahetusprotsesside tasakaalust, mille omakorda määravad pärilikud faktorid. Kuid neid protsesse võib kiirendada või pidurdada keskkonnafaktorite mõju. Ühtedes tingimustes heteroossed hübriidid võivad teistes tingimustes näidata nõrka heteroosi. Seega on heteroosi üheks põhjuseks ühtede või teiste tunnuste arengut kontrollivate geenide tasakaalu muutumine, võrreldes vanematega, kellel see tasakaal on stabiilne. Paljud teadlased arvavad, et geneetilise tasakaalu teooria seletab ainult üldsõnaliselt heteroosi põhjusi, kuid ei anna konkreetset lahendust selle kohta, missugune on nende või teiste pärilike faktorite koosmõju tüüpide osatähtsus hübriidide geneetilise tasakaalu moodustamisel.

Enamik välismaa uurijaid tugineb heteroosi põhjuste seletamisel heteroosi geneetilistele alustele. Nõukogude bioloogide (välja arvatud Dubinini koolkond) seisukoht heteroosi põhjustest lähtub Darwini vaadetest, mille järgi suur eluvõimelisus luuakse kvalitatiivselt erinevate vanemvormide gameetide ühinemise protsessis. Heteroosi suuruse määrab gameetide erinevuse aste, tingituna nende vanemvormide onto- ja fülogeneesi erinevatest olustingimustest. Kahe kvalitatiivselt erineva (s. o. erineva ainevahetustüübiga) gameedi ühinemine kutsub sügoidis esile metabolismi aktiivsuse tõusu. Peale selle viib kvalitatiivselt erinevate gameetide ühinemine hübriidse organismi pärilikkuse aluste rikastumisele. Heteroosi põhjusteks ei ole Salamovi (Саламов, 1948) järgi mitte organismi heterosügootsus, vaid soodsate tunnuste kuhjumine keskkonningimuste ja organismi pärilikkuse vastastikuse sobivuse tagajärjel. Lebedev (Лебедев, 1948) arvab, et heteroosi põhjustavad kasvuained. Fjodorovi ja Sneguri (Федоров, Снегур, 1959) arvates tekib heteroos taimeorganismide rikastumise tagajärjel kasulike tunnustega, mis võimaldavad taimedel paremini kohastuda miljöötingimustega.

Paljud nõukogude teadlased seovad heteroosi teket organismi võimega sünteesida või kasutada spetsiifilisi, peamiselt kasvuprotsessidesse lülitatud aineid. Matskovi ja Manzjuki (Матков, Манзюк, 1959) katseandmed näitavad, et esialgne heteroos võib tõesti olla põhjustatud hübriidide arenemise varasemal perioodil eriti suurt aktiivsust ilmutanud kasvuainetest. On kindlaks tehtud, et heteroossed hübriidid on võimelised sünteesima mõningaid kasvuaineid, mida nende vanemliinid sünteesisid halvemini või ei sünteesinud üldse. Peale füsioloogiliselt aktiivsete ainete süsteemide ja organismi üldainevahetuse tähtsuse uurimise omistatakse heteroosi füsioloogilise näitajana tähtsust veel klorofüllisisalduse tõusule hübriidi lehtedes, idu suurematele mõõtmetele, seemnete kiiremale idanemisele, meristeemkoe suuremale aktiivsusele ja substraadi mittepiisavate toitainete paremale neelamisvõimele. Esitatud füsioloogiliste uurimuste andmed täiendavad kujutlust heteroosist kui biokeemilisest nähtusest, kuid nad ei näita täielikult hübriidse jõu tekke mehhanismi. Sageli püütakse heteroosi siduda hübriidide ainevahetuse kindlate biokeemiliste näitajatega, arvestamata vastavate tunnuste arenemisprotsessi e. fenogeneesi iseärasusi. Enne kui asuda uurima heteroosi biokeemilisi ja füsioloogilisi aluseid, on vaja uurida nende tunnuste fenogeneesi, milledes heteroos avaldus. Kuigi heteroosi füsioloogilise külje uurijatel olid aluseks Darwini ja Mitšurini õpetuse seisukohad hübriidse jõu tekkest, mõistsid nad, et mõned terminid nagu «pärilikkuse aluste rikastumine» ristamise tagajärjel, «sügoidis tekkinud vasturääkivus» ja «geneetiline erikvaliteetsus» vajavad veel konkretiseerimist (Турбин, 1961). Samal ajal ei ignoreeritud morganistliku geneetika seisukohti vanemate tunnuste pärandamisest hübriididele väga keeruliste, täpselt koordineeritud biokeemiliste reaktsioonide kaudu, mis on tingitud ja mis reguleerivad lähtevormide keemiliste struktuuride sisemist ehitust ja vastastikust seost väliskeskkonnaga.

Nagu esitatud hüpoteesidest nähtub, pole ükski uurija heteroosi tekke põhjuste selgitamisel lähtunud organismist kui tervikust, vaid on käsitletud heteroosi geneetilisi aluseid ja füsioloogilist külge eraldi. Uha sagedamini hakkab aga kuulduma hääli, et heteroosi tekke põhjused on üldse veel selgitamata. Peab nõustuma paljude selle küsimuse uurijate eneste arvamusega, et heteroosi tekke põhjust pole veel ükski autor suutnud rahuldavalt seletada ja et selle täpne määratlemine jääb edaspidiste uurimuste ülesandeks.

KIRJANDUS

- Allard R. W., 1960. Principles of Plant Breeding. New York, London.
- Beal W. J., 1877. Report of the professor of botany and horticulture. Rept. Mich. Bd. Agr.
- Bruce A. B., 1910. The mendelian theory of heredity and the argumentation of vigor. Science, 32, 10.
- Crow J. F., 1948. Alternative hypotheses of hybrid vigor. Genetics, 33.
- East E. M., 1936. Heterosis. Genetics, 21.
- East E. M., Hayes H. K., 1912. Heterozygosis in evolution and plant breeding. U.S. Dept. Agric. Plant Industr. Bull., 245.
- Gustafsson A., 1946. The effect of heterozygosity on variability and vigor. Hereditas, 32, 2.
- Jinks J. L., 1954. The analysis of quantitative inheritance in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. Genetics, 39.
- Jones D. F., 1917. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. Genetics, 2, 7.
- Keeble F., Pellew C., 1910. The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas (*Pisum sativum*). Genetics, 1.
- Koelreuter I. G., 1766. Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Leipzig.
- Richey F. D., Sprague G. F., 1931. Experiments on hybrid vigor and convergent improvement in corn. U.S. Dept. Agr. Tech. Bull., 267.
- Schuler J. F., 1954. Natural mutations in inbred lines of maize and their heterotic effect. I Comparison of parent, mutant and their F₁ hybrid in a highly inbred background. Genetics, 39, 6.
- Sprague G. F., 1946. Early testing of inbred lines of corn. J. Amer. Soc. Agron., 38.
- Stadler L. J., 1939. Some observations on gene variability and spontaneous mutation. Spragg Memorial Lectures. Michigan St. Coll. Press.
- Stubbe H., 1953. Über mono- und digen bedingte Heterosis bei *Antirrhinum majus* L. Z. ind. Abstamm. und Vererbungslehre, 85.
- Дарвин Ч., 1950 (1876). Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. Соч., т. VI.
- Дубинин Н. П., 1955. Генетические методы управления гетерозисом — основа радикального повышения производительности растений и животных. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.
- Жуковский П. М., 1957. Заметки по использованию в селекции гетерозиса и полиплоидии. Бюлл. ВИР'а, 3.
- Лебедев Д. В., 1948. Новые данные к теории гетерозиса. Яровизация, 3.
- Мацков Ф. П., Манзюк С. Г., 1959. Оплодотворение и гетерозис сельскохозяйственных растений. Тр. Укр. ин-та растениеводства, селекции и генетики, 4.
- Саламов А. Б., 1948. О возможности закрепления гетерозиса у кукурузы. Селекция и семеноводство, 7.
- Турбин Н. В., 1961. Гетерозис. Минск.
- Федоров А. И., Снегур Г. П., 1959. Использование гетерозиса гибридных семян сахарной свеклы. Селекция и семеноводство, 3.
- Шелл Дж., 1955. Возникновение концепции гетерозиса. Сб.: Гибридная кукуруза.