

Suguline sigimine - mõistatus evolutsiooniuurijatele

TOOMAS TAMMARU

Miks me sigime suguliselt, kui saaks ju ka lihtsamalt? Sugulise sigimise kulukas on ilmne, sugulisusest saadavad kasud pole seevastu senini lõplikult selged.

Kui jutt läheb sugulisele sigimisele, kangastub meile eelkõige intiimne kontakt kahe eri soost olendi vahel. Sageli liigub mõte edasi ka järglastele, kes sellisel viisil alguse saavad ja mõne aja pärast ka ilmavalgust näevad. Harvem mõtleme siinjuures sellele, mida bioloogid asja juures tähtsaimaks peavad. Tähtsaimaks peavad nad DNA rekombinatsiooni ehk uue, unikaalse geenikombinatsiooni (genotüübi) tekkimist vanematelt saadud geneetilise materjali ümberjagamise tulemusena. Suguline protsess ongi defineeritud läbi rekombinatsiooni, seos sigimisega on tegelikult sekundaarne [10]. Seose tekkimisel osutus ilmselt määravaks puhtpraktiline asjaolu. Nimelt oleks meil hulkraketel oma miljarditest rakkudest koosnevate kehadega lihtsalt kole keeruline DNA vahetust läbi viia. Ehk just seetõttu ongi rekombinatsioon seotud elutsükli selle üürikese osaga, mille me üherakulisena veedame. Ainuraketel organismidel ei pruugigi sugulisus olla sigimisega seotud, näiteks tüüpiliselt pooldumise teel paljunevad bakteritel toimub uute geenikombinatsioonide teke sellest protsessist enamasti sõltumatult [11].

Veel harvem kui geenidele, mõtleme me tõenäoliselt sugulise protsessi toimumise põhjustele. Me oleme lihtsalt harjunud mõttega, et suguliselt sigime me ise ja enamasti taimiloomi, kellega oma igapäevaelus kokku puutume. Harjunud olemine ei tähenda paraku veel mõistmist ning see üldine tõde leiab siinkohal endale eriti värvika väljenduse. Nimelt kujutab sugulisuse lai levik eluslooduses endast parasjagu põnevat mõistatust - tegu on kindlasti ühe suurima seni lõplikult lahendamata üldbioloogilise probleemiga [1, 10]. Asja lähemalt uurides selgub nimelt, et suguline sigimine on keeruline ja kulukas. Seetõttu on mitmeid ilmseid põhjusi, miks looduslik valik peaks suguta sigimist alternatiivina soosima. Sugulisuse eelised on seevastu oluliselt vähem ilmsed ning pole sugugi lihtne mõista, miks sugulised vormid pole sugututele olemusvõitluses alla jäänud.

Sigida saab ka suguta

ja väga edukalt. Suguta sigivad näiteks bakterid, paljud õistaimed, selgrootutest loomadest lameussid, keriloomad, aerjalalised, lehetäid ning paljud muudki putukad; meie senistelegi teadmistele vastav nimekiri sellisest taksonitest on aukartustäratavalt pikk [1]. Suguta sigimine võib olla vegetatiivne või partenogeneetiline. Vegetatiivne paljunemine toimub näiteks pooldumise või pungumise teel ehk siis viisil, millel pole sugulise paljunemise masinavärgiga mingit seost. Partenogenesi puhul tundub seevastu kõik esmapilgul "õige" olevat, kuid sugulise sigimise protsessist on sel puhul mingi etapp välja jäänud. Selline puudulikult toimiv süsteem ei taga enam rekombinantsete järglaste sündi, järglased on seega emaga geneetiliselt identsed. Selgroogsete loomade puhul pole partenogeneesi tüüpiline kuid kaugeltki mitte tundmatu nähtus - ilma oma DNA'd rekombineerimata toovad järglased ilmale

ka mõned kalad, konnad ja sisalikud. Partenogeneetilisi vorme pole teada vaid lindude ja imetajate hulgas. Lindude puhul kehtib see väide siiski ühe erandiga - on õnnestunud välja aretada partenogeneetiline kalkunitõug.

Partenogeneesi vormid ja mehhanismid on väga mitmekesised. Minevikus sugulise paljunemise teenistuses olnud süsteem võib olla häirunud väga mitmel erineval moel [1, 7] ja sageli sisaldab partenogeneetilise paljunemise protsess "mittevajalikke" elemente ehk jäänuknähte oma varasemast funktsioonist. Siinkohal pakub huvitava näite üks Põhja-Ameerika liblikas (keltsavaksik *Alsophila pometaria*). Selle liigi partenogeneetiliste liinide emased ei hakka paaritumata munema, kuid isase geenid järglastele ei kandu, viimased on niisiis emaga geneetiliselt identsed ja loomulikult on nad kõik ka emased. Suguta sigimises siiski vaja minevad isased pärinevad suguta paljunevate kloonidega paralleelselt eksisteerivate suguliste emaste järglaskonnast. Analoogete näiteid ei pea aga tingimata nii kaugelt otsima - sarnane on lugu ka meie vetes elava hõbekogrega. Emase kogre poolt koetud marjatera hakkab arenema vaid juhul, kui munaraku aktiveerib kuldkogre ehk siis suisa teise liigi spermatoosid. Kuldkogre geenid jällegi tuumani ei jõua ja kooruvad kalamaimud on emaga identsed hõbekogretüdrukud. Jäänuknähtude esinemine annab tunnistust partenogeneesi suhtelisest noorusest - see sigimisviis pole evolutsioonis enamasti veel ratsionaalseks lihvitud.

Suguliselt ja suguta sigivate vormide levikupilt evolutsioonipuu eri harudes annab põhjust arvata, et tüüpiline suguline protsess (meioos ja viljastumine) on tekkinud kunagi väga kauges minevikus kõigi eukariootsete organismide ühisel eellasel [2]. Hulga hiljem on suguline sigimine võinud asendada partenogeneetilise, seda on juhtunud sõltumatult väga paljudes rühmades ja väga mitmel erineval moel. Üleminek partenogeneesile toimub seega suhteliselt "lihtsalt" ja sugulisuse laia levikut seletades ei saa me ilmselt tugineda argumentidele sugulise sigimisviisi ainuvõimalikkusest ja sellest loobumise keerukusest. Loobuda oleks (enamasti) saanud ja kui loobutud pole, siis peab selleks mõjuv põhjus olema.

Suguline sigimine on kulukas

Lahksooliste vormide puhul (kõik suguliselt sigijad pole lahksoolised!) võib ilmsemaks ja enamasti olulisimaks sugulise hinnaks pidada nn **isaste hinda** [9]. Nimelt osutub, et suguta sigimine on sugulisest oluliselt kiirem. Pole keeruline veenduda, et tootes poegade asemel partenogeneetilisi tütreid, tagaks emane endale kaks korda rohkem lapselapsi kui tema suguliselt sigiv õde ja lapselapselapsi oleks tal juba neli korda rohkem. Suhteline erinevus kahekordistuks iga põlvkonnaga. Seda kõike sellepärast, et partenogeneetilisel paljunejal poleks isaste tootmiseks vaja ressursi "raisata". Kahekordne on eelis eeldusel, et sugulise sigimise korral on sugude suhe 1:1. Seda suhet emaste kasuks muutes võiks ju ka sugulisuse hinda vähendada, kuid ilmneb, et selline võte hästi tööta - põhjustesse me siinkohal süveneda ei jõua.

Kulukaks minev isassugupool tekitab seega väga tugeva loodusliku valiku surve partenogeneetilise paljunemise kasuks - looduslik valik soosib ju alati edukamalt, st kiiremini paljunejaid. Kui isaste hinda tasakaalustavaid faktoreid poleks, peaksid suguta sigijad suguliste vormide üle väga kiiresti ülekaalu saavutama, ehk teaduslikumalt väljendudes peaks partenogeneetiline mutant suguliselt sigijad populatsioonist välja tõrjuma ja seal ainsa vormina kinnistuma. On välja arvatud, et üheainsa partenogeneesile siirdunud mutandi järglaskond muutuks miljoniisendilises populatsioonis ainuvaldavaks 50 põlvkonna jooksul [8].

Isaste hind pole ainuke sugulise sigimisega kaasnev ebameeldivus. Lahksoolisusega kaasneb vajadus leida partner ja seega ka risk, et kaasa jääb leidmata ja sigimised seetõttu sigimata. Selline probleem on eriti oluline madalate asustustiheduste korral ja selliste oleste

puhul, kel puudub võime partnerit kaugel maa tagant ligi meelitada, olgu siis laulu või lõhnaga. Kõige lihtsamalt on partneri leidmise probleem dokumenteeritav risttolmlevate taimede puhul ja tõsi ta on, liigikaaslase õietolmu vähesus võib olla oluliseks viljumisedukust limiteerivaks faktoriks. Isegi kui partner leidmata ei jää, võib temaga kohtumise tagamine nõuda tähelepanuväärseid kulusi. Kaunite õite kavatamine eeldab taimelt kindlasti olulisi investeeringuid ja loomadelgi ei pruugi vastassugupoole ahvatlemiseks mõeldud nn signaaltunnused odavalt kätte tulla. Kõrge hind võib olla ka partneri leidmisega seotud käitumisel, nii eksponeerib ju laulev lind või krooksuv konn ennast peale potentsiaalse partneri ka kiskjale.

Sugulise sigimise nõrgad küljed ei piirdu kahe ülalkirjeldatud probleemiga, eriolukordades võib asjasse puutuvaid faktoreid leida veelgi. Ainuraksetel võib näiteks oluliseks muutuda asjaolu, et sugurakkude moodustumisele viiv nn meiotoiline pooldumine on aeglasem kui tavaline mitotoiline pooldumine. Ainuüksi seetõttu on suguta paljuneja edukus suurem ja ta peaks olema loodusliku valiku poolt soositud.

Sugulise sigimise mõistatuslikkus seisnebki just asjaolus, et sugulisuse ilmset ja ilmselt kõrget hinda peab tasakaalustama sama tugev sugulisuse eelis. Millegi tõttu peab suguline sigimine olema sugutust parem - mingi vägi peab ära hoidma selle, et kiiremini paljunevad sugutud vormid tõrjuksid sugulised välja iga liigi igas populatsioonis. Kui sugulisusel sellist eelist poleks, poleks maailmas ka linnulaulu ega lõhnavaid lilleõisi, viimaseid tolmeldavatest kimalastest rääkimata.

Sugulisuse “aeglane” eelis

seisneb suguliselt sigivate vormide kõrgemas evolutsioonipotentsiaalis. Selgitan. Kui keskkond muutub, peavad populatsioonid püsijäämiseks kohastuma, st peavad tekkima uued, senisest erinevad geenikombinatsioonid. Tuletame meelde, et kõige välise sära juures on sugulisuse sügavam sisu ikkagi rekombinatsioonis ehk uute genotüüpide tekitamises vanemate geneetilisest materjalist. Sugulise protsessi puudumisel on ainsaks geneetiliste muutuste allikaks mutatsioonid ehk juhuslikud vead vanema geenide kopeerimisel, selliseid vigu ei tule aga tihti ette. On ilmne, et sugulise sigimise korral on uute kombinatsioonide tekkimine palju kiirem ja seega on ka populatsiooni keskkonnamuutustega kohastumise võime suurem. Muidugi on ka sugulise protsessi käigus tekkivad geenikombinatsioonid juhuslikud, st nad pole seotud toimuvate keskkonnamuutustega, kuid kuna neid uusi kombinatsioone tekib sel puhul palju ja kiiresti, on ka tõenäosus uutesse tingimustesse hästi sobiva genotüübi tekkeks võrratult suurem.

Kaudsed tõendid suguliste rühmade suuremast evolutsioonipotentsiaalist on üsnagi ilmsed. Nii on peaaegu kõik vaid suguta sigivatest vormidest koosnevad evolutsiooniharud suhteliselt noored - kõigil partenogeneetiliselt paljunevatel liikidel on suguliselt sigivaid sugulasi (erandiks on siin üks keriloomade selts). Pole põhjust arvata, et üleminekut sugulisusest partenogeneesile poleks toimunud ka varem, st kauges evolutsioonilises minevikus. Paraku on kõik sellised harud osutunud evolutsioonilisteks umbteedeks, need hallidel aegadel tekkinud partenogeneetilised vormid on tänaseks ammu välja surnud ega pole saanud aluseks uutele sugukondadele, seltsidest ja klassidest rääkimata. Seda siis (vähemalt osaliselt) sellepärast, et suguta sigimise puhul pole saanud tekkinud piisavalt uusi geenikombinatsioone, mis oleksid taganud muutunud keskkonnaga kohastumise.

Kuigi sugulisuse suuremas evolutsioonipotentsiaalis avalduv eelis on ilmne, ei saa seda pidada sugulisuse laia leviku põhjuseks. Teisisõnu, sugulisus küll vähendab väljasuremisriski,

kuid ei saa öelda, et sugulisus on evolutsioonis kinnistunud, sest ta seda riski vähendab. Nimelt on sedakaudu kasu sedavõrd aeglane kätte tulema, et ei suuda konkureerida suurusjärke lühemas ajaskaalas avalduvate sugulisuse hinna ilmingutega. Kiirem uute geenikombinatsioonide moodustamise võime ilmneb otsese kasuna vaid seoses suuremate ja järsemate keskkonnamuutustega, kuid selised muutused on ikkagi parasjagu haruldased. Kahe sellise suurema keskkonnamuutuse vahele jääb kindlasti rohkem kui piisavalt aega selleks, et stabiilses keskkonnas avalduvad partenogeneetilise eelised jõuaksid rahulikult realiseeruda ja viia suguliste vormide väljasuremiseni. Selleks ei pruugi ju kuluda üle mõnekümne põlvkonna. Seletamaks sugulisuse konkurentsivõimelisust, peame leidma selle sigimistüübi kiireid, st sugulisuse hinna ilmnemisega samas ajaskaalas toimivaid kasusid.

“Kiired kasud” sugulisest sigimisest

Uurimise ajaloo mõttes varaseim sugulisuse kasu hüpotees näeb rekombinatsioonis vahendit DNA reparatsiooniks - vaid rekombinatsioon võimaldab tekkida mutatsioonivabadel genotüüpidel. Mutatsiooniprotsess on nimelt paratamatu ja varem või hiljem kuhjub igasse partenogeneetiliselt sigivasse liini mutatsioone. Nii ei jää teatud aja möödudes sellisesse populatsiooni isendeid, mis ei kannaks ühtegi kahjulikku mutatsiooni. Seda siis sellepärast, et suguta sigimise korral pärandab ju ema kõik oma mutatsioonid järglastele, mingit mehhanismi neist lahti saamiseks pole. Oluline on siinkohal tähele panna, et eri isendite mutatsioonid pole tõenäoliselt samad - vead on neil tekkinud erinevatesse geenidesse. Sugulisuse ehk geenide rekombineerimise üks eelis ongi selles, et rekombinatsiooni käigus võivad sündida mutatsioonidega vanematest mutatsioonivabad järglased. Need õnnelikud on siis sellised, kes pärisid kummaltki vanemalt just need geenid, mis neil terved juhtusid olema. Arvataksegi, et DNA vigade parandamine võis olla selleks tõukejõuks, mis viis sugulisuse evolutsioneerumisele kunagi hallis minevikus. Siiski ei peeta eriti tõenäoseks, et kirjeldatud eelis suudaks ainsana tasakaalustada näiteks isaste hinnast tulenevat partenogeneesi paremust - ikka sellepärast, et sedatüüpi geneetiliste mehhanismide kaudu ilmneks sugulisuse eelis liiga aeglaselt. Sama võib öelda ka mitmete teiste, nii ökoloogilise kui ka geneetilise taustaga hüpoteeside kohta - selliseid hüpoteese on välja pakutud mitmeid. Lisaks sugulisuse eelise ilmnemise aeglusele on paljude hüpoteeside puuduseks tuginemine üsnagi spetsiifilistele eeldustele, mis nende üldise kehtivuse küsimärgi alla seavad.

Viimasel paaril aastakümnel on sugulisuse “kiireid” eeliseid seletada püüdvate hüpoteeside esirinda tõusnud hüpotees rekombinatsiooni kasulikkusest parasiidi ja peremehe suhetes [4]. Väljapakutu mõistmiseks paneme kõigepealt tähele, et tüüpilisel juhul on parasiitide põlvkonnakestus oluliselt lühem kui nende peremeestel ning sageli nakatab ühte peremeesisendit suur hulk haigustekitaja isendeid. Parasiitide evolutsioon võib seega toimuda väga kiiresti ja viia parasiidipopulatsiooni kohastumisele ühe peremeesorganismi genotüübiga, ehk siis võimele tema (eelkõige immunoloogilisi) kaitsemehhanisme üle kavaldada. Kui peremees paljuneb partenogeneetiliselt ehk toodaks iseendaga geneetiliselt identseid järglasi, oleksid need järglased eriti sobivateks märklaudadeks vanema genotüübiga juba kohastuda jõudnud parasiidipopulatsioonile. Vältimaks sellist teenet oma looduslikule vaenlasele, osutub kasulikuks toota endast erinevaid geneetiliselt mitmekesiseid järglasi. See eesmärk saavutataksegi sugulise protsessi ehk rekombinatsiooni teel. Peremehel on seega kasulik oma parasiite üllatada seninägematute genotüüpidega ning osutub, et parasiidid peavad vastama samaga - ka neile on kasulik peremeest üllatada [3]. Suguta sigiva parasiidiga oleks siis vastupidi peremehe populatsioonil lihtne kohastuda.

Vastavalt kirjeldatud hüpoteesile seisneks siis sugulisuse peamine kasu selles, et see annab sedaviisi sigijale olulise eelise peremehe ja parasiidi nn evolutsioonilises võidujooksus. Arvutused näitavad, et selline kasu on võimeline konkureerima ülalkirjeldatud sugulise hinna ilmingutega ja võiks - vähemalt teatud tingimustel - olla sugulisuse evolutsioonilise säilimise põhjuseks. Seletuse paikapidavuse kohta on üks kaalukas kaudne tõend - parasiitide hulgas peaaegu puuduvad partenogeneetiliselt sigivad vormid [1], samas kui parasiitide teistsuguse eluviisidega sugulasrühmades on nad sageli tavalised. Hüpoteesile katseliste tõendite leidmine on pole niisama lihtne, kuna asja uurimaks peaksid meil olema kasutada koos elavad sama liigi suguliselt ja suguta sigivad populatsioonid. Ühe sellise mudelsüsteemi pakub Uus-Meremaal elav veetigu *Potomapyrgus antipodarum*, millel tõepoolest esinevad suguliselt ja suguta paljunevad vormid ja sageli suisa läbisegi samas järves. Seda erakordselt sobivat süsteemi uurides [5] on saadud mitmeid parasiidihüpoteesiga hästi kokku sobivaid tulemusi. Nii näiteks on leitud, et suguliselt sigivate vormide suhteline arvukus seda suurem, mida rohkem on järves parasiite (eelkõige mitmesuguseid imiuse). Samuti on tähele pandud, et enamlevinud genotüüpidega teod kannatavad parasiitide käes rohkem kui haruldased kloonid, mis tõendab parasiidihüpoteesi olulise eelduse paikapidavust.

Siiski pole veel kaugeltki selge, kas parasiidihüpotees on piisavalt üldise kehtivusega seletamaks sugulisuse sedavõrd laia levikut looduses. Asi võib vabalt olla ka nii, et sugulisuse eelise määravad mitmed või isegi paljud mehhanismid koostöös ja ühte kõikehõlmavat seletust polegi. Viimane võimalus oleks valdkonna ühe põhitagija, A. S. Kondrashovi arvates kurb, sest selline imeilus nähtus nagu sugulisus vääriks ühest, elegantset ja lihtsat seletust [6]. Ehk see veel leitakse.

1. Bell, Graham 1982. The masterpiece of nature: the evolution and genetics of sexuality. Berkeley.
2. Cavalier-Smith, Thomas 2002. Origins of the machinery of recombination and sex. - Heredity 88: 125-141.
3. Galvani, Alison P. et al. 2003. The maintenance of sex in parasites. - Proc. R. Soc. Lond. B: 270: 19-28.
4. Hurst, Laurence D.; Peck Joel R. 1996. Recent advances in understanding of the evolution and maintenance of sex. - Trends in Ecology and Evolution 11: 46-52.
5. Jokela, Jukka et al. 2003. Genetic variation in sexual and clonal lineages of a freshwater snail. - Biological Journal of the Linnean Society 78 (trükis).
6. Kondrashov, Alexey S. 1999. Being too nice may be not too wise. - Journal of Evolutionary Biology 12: 1031.
7. Kukk, Toomas 1991. Apomiksisest ja selle esinemisest kodumaa õistaimedel. - Schola Biotheoretica 76-85.
8. Lively, Curtis M. 1996. Host-parasite coevolution and sex - do interactions between biological enemies maintain genetic variation and cross-fertilisation? - BioScience 46: 107-114.
9. Maynard Smith, John 1978. The evolution of sex. Cambridge.
10. Stearns, Stephen C.; Hoekstra, Rolf F. 2000. Evolution: an introduction. Oxford.
11. Tiivel, Toomas 1991. Bakteritest ja seksi tekkest. - Schola Biotheoretica 17: 21-26

