

Horisontaalsest geeniülekandest seeneriigis

Bellis Kullman

Intratsellulaarse sümbiogeneesi käigus on enamuse protomitokondri geene transformeerunud peremees-tuum horisontaalse geeniülekande (HGT) käigus. Võrreldes erinevate seente mitokondriaalseid genome (mtGenoom), on jälgitav kodeerivate järjestuste asendumine mittekodeerivatega kuni nende kadumiseni. Pärmirakus ei muutu mtGenoom ja tuumagenoom üksteisest sõltumatult. Võimalik, et HGT mitokondri ja tuuma vahel on siiani käimasolev protsess.

Seenerakus esineb palju viirusi ja plasmide, mis võivad osaleda geenide ülekanDEL erinevate organismide vahel. Plasmiid võib olla mtGenoomi koosseisus või iseseisvalt paljuned ja omada kindlaid funktsioone (raku kasvu pidurdamine, vananemine, plasmiidis kodeeritud mürkide abil konkurentide surmamine). Neid geene antakse edasi tsütoplasmaaga seenehüüfide kokkukasvamisel (heteroplasmas). On kirjeldatud HGT bakterilt seenele, seenelt seenele (eri liikide või sama liigi eri isendite mtGenoomide vahel, seeneperekondade või ühe perekonna liikide tuumagenoomide vahel) ja seenelt taimetele (sümbiontse või parasitsete seene mtGenoomist taimete mtGenoomi). HGT on leitud rDNA I grupi intronite osas ja mitmete valke kodeerivate järjestuste osas.

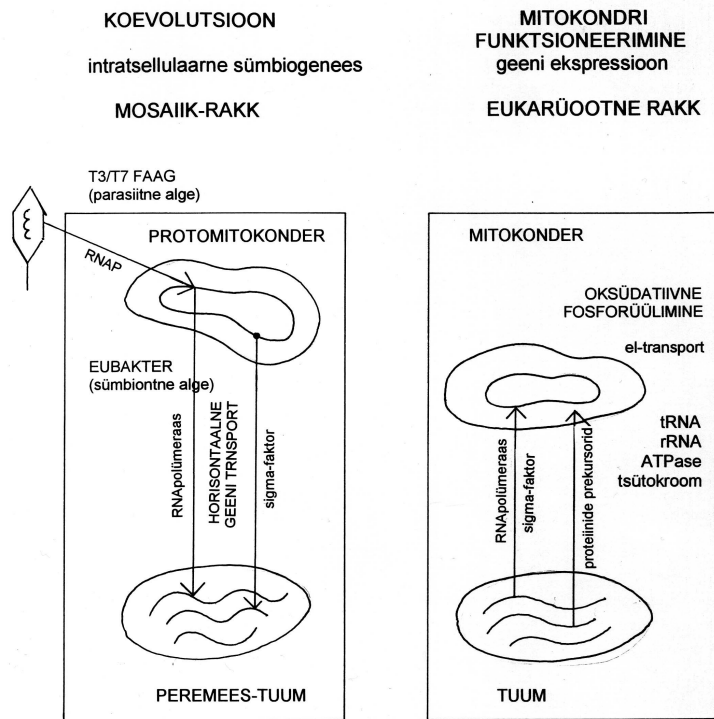
Nii pärmidel kui hüüfe moodustavatel seentel on leitud mitootiline geenisiire, mis on sisuliselt sama, mis bakterite konjugatsioonil toimuv HGT. Kui haploidne tuum siseneb teise hüüfi, võib ta liikuda mitootiliselt jagunedes, säilitades oma intaktsuse. Selliselt tekkivad dikariootsete hüüfide tuumad võivad olla küllaltki erinevad (aneuploidsus, kromosoomi pikkuse polümorfism). Tuumade liitumisel (konjugatsioonil? või/ja kopulatsioonil) võib toimuda geenisiire sarnaselt bakteritega (HGT) või ka nii nagu tõelises meiosis (genealoogiline, vertikaalne geenisiire - VGT). Seente tuumade jagunemisviiside ebastabiilsus ja mitmekesisus võib olla põhjuseks, miks nii mõnelgi juhul pärilikkuse 'võrku' on 'puust' üpriski raske eristada. Kas ka mitokondril on olnud roll homoloogiliste kromosoomide evolutsioonis, jääb mõistatuseks.

Viimasel ajal on kogunenud üha enam andmeid horisontaalse geeniülekande (HGT – *horizontal gene transfer*) kohta seeneriigis. Nii leivapärmseene kui ka teiste seente mitokondriaalne genoom (mtGenoom) on tugevalt rekombinantne. Geneetiliselt muutusi ja rekombinatsioone on kindlaks tehtud nii kunstlikul ristamisel (Fincham, 1979), kui ka looduslikes populatsioonides (Saville, 1998). On isegi leitud, et kлонаalselt paljunevatel seentel on raku tuumagenoomi muutumisele kaasnenu mtGenoomi rekombinantne (retikulaarne) muutumine (Anderson, 2001). Teadaolevalt paljunevad mitokondrid inimesel jt. imetajatel kлонаalselt ning nende järgi on võimalik määrata päritolu 'mitokondriaalsest Evast'. On esitatud küll ka vastupidiseid seisukohti (Awadalla, 1999), mis aga on osutunud ekslikeks andmete tõlgenduseks (Kivisild & Villems, 2000).

Arvatakse, et HGT ja endosümbioos on mänginud rolli nii valkude kui DNA mosaiiksuse tekkel (Nara *et al.*, 2000). Tõenäoliselt on HGT toimunud bakterite eellaste ja eukariootide eellaste vahel väga varasest organismide arengust alates mõlemas suunas ning võib toimuda mõnedes organismides tänapäevalgi. On andmeid, et on toimunud HGT **bakterite eellastelt seente eellastele** (Brinkmann *et al.*, 2001). Varakult pärast Archaea ja eukariootide divergeerumist võis aga toimuda vastupidine paljude geenide ülekanne **eukariootidelt bakteritele** (Brown *et al.*, 1999). Hilisemast ajast on teada HGT **bakteritelt seentele** (eukariootidid). Näiteks pärineb seene *Orpinomyces joyonii* tselluloosi lagundamisel tähtsat rolli omav geen (celA) bakterilt *Fibrobacter succinogenes*. See võimaldab seenel elada uues toitekeskkonnas, herbivoorsete imetajate vatsas (Garcia-Vallve *et al.*, 2000).

HGT prokariootidelt eukariootidele avastati 1990 aastal, kui võrreldi isopenitsilliin-N süntetaasi (IPNS) geenide ja 5S rRNA geenide vastavaid evolutsioonilisi distantse. Analüüsid näitasid veenvalt, et IPNS geen oli kahel korral horisontaalselt üle kantud **bakteritelt hüüfe moodustavatele kottseentele** (Panalva *et al.*, 1990).

Kuigi on teda, et DNA transport läbi membraanide ja rakkude vahel toimub, ei teata selle toimumise mehhanismi. Prokariootidel toimub HGT peamiselt bakteriaalse konjugatsiooni käigus. Bakteritel on leitud paljunemise ajal konjugatsiooni protsessis toimiv integraalne DNAd siduv valk TrwB (*Escherichia coli*). Arvatakse, et sellel valgul võib olla roll geeni ülekanemisel bakterilt taimetele ning bakterilt seenele (Comis-Ruth *et al.*, 2001).



Eukarüootne rakk kui superorganism-
kimäär raku ja geeni tasemel.
Prokarüootsed sekvensid on
transformeerunud tuuma
(seenel 95% mtgenoomist tuumas)

Tuum kontrollib "jõujaama".
Tuumas kodeeritav sigma-faktor
"käivitab" RNAPolümeraasi
ja mRNA sünteesi mitokondris

Joonis 1. Tuuma ja mitokondri koevolutsoon (vasakul). Eukariootses raku reguleerib tuum energia tootmist mitokondris (paremal).

On andmeid ka **eukariootide omavahelise HGT kohta**. Nii on leitud HGT **seenelt taimede** parasitsete (Kim *et al.*, 2000) ja sümbiontsete seente puhul (Voughn *et al.*, 1995), kes elavad tihedas kontaktis oma peremeestaimedega. Tegelikult on tegemist tsütoplasmaatilise pärilikkuse muutumisega. Nimelt on HGT toimunud *seene mitokondrist taim mitokondrisse*. Mitokondri on rõngasja kromosoomiga rakuorganell. Mitokondri mtGenoom on haploidne, seetõttu kasutatakse tema kohta ka terminit haplotüüp. (Käesolevas töös seda ei kasutata kuna hüüfide moodustavate seente tuumad on samuti valdavalt haploidsed). Mitokondril arvatakse olevat eubakteriaalne päritolu (joonis 1). Kui oletada, et bakteriaalse päritoluga mitokondrid on säilitanud bakteritele omaseid paljunemisviise, siis võib neil HGT aset leida konjugatsiooni käigus heteroplasmas (piirkondades, kus peremeestaim ja seene tsütoplasma kokku puutuvad). Õistaimel *Peperoma polybotrya* on mitokondri *coxI* geenis ekson ja intron, millel on selgelt erinev evolutsiooniline päritolu. Eksoni DNA järjestus on lähedane teiste õistaimede sama geeni vastavatele järjestustele, intronit aga teistel soontaimedel pole leitud. Selle introni järjestus sarnaneb rohkem seente kui sammaltaime, helviku *Marchantia* või rohevetikaga *Prototheca* mitokondri vastavale geenijärjestusele. Arvatakse, et *coxI* introni doonoriks võis olla mingi sümbiontne mükoriisaseen (Voughn, *et al.*, 1995).

On leitud HGT ka **seente endi vahel**. Esmakordne otsene tõend HGT esinemisest mitesugulaslike seente genoomide vahel saadi kahe kottsenne *Ascobolus immersus* ja *Podospora anserina* hüüfide kontakteerumisel. Pärast seda leiti esimese liigi lineaarne plasmid teise liigi mtGenoomi koosseisust (Kemken, 1995). Ka siin on tegu tsütoplasmaatilise pärilikkuse muutumisega. Plasmidi insertioon mtDNA-sse võib toimuda samal viisil kui bakteri DNA-sse (viimast kasutatakse geenitehnoloogias).

Mitmetes katsetes on saadud rekombinantseid mitokondreid (külmaseen, austerservik) sama seeneliigi erinevate hüüfide liitumisekoha lähedusest. Ka külmaseene looduslikes populatsioonides esineb mtGenoomis rekombinatsioon, nii et seente mitokondritele pole omane üksnes kлонаalne paljunemine (Saville *et al.*, 1998).

Siiski, seenel pole HGT leitud üksnes erinevate liikide või sama liigi erinevate isendite mtDNA vahel, vaid ka tuumageenide vahel. Tuumageenide HGT on leitud nii *seeneperekondade vahel kui ühe perekonna liikide vahel*. Liigi *Protomyces inouyei* 18S rRNA geeni I grupi intronid A ja B (mis sisaldavad tugevalt

konserveerunud nukleotiidsed järjestused) asetsevad nii, et A on samas positsioonis nagu liigil *Pneumocystis carinii* ja B nii nagu liigil *Ustilago maydis* (Nishida, *et al.*, 1993). Uurides mitmete taimeparasiitsete seente lähedasi perekondi (*Sclerotiniaceae*) tuuma ribosomaalse DNA (SSU ja LSU rDNA) järjestuste alusel leiti, et I grupi intronite osas on toimunud HGT (Holst-Jensen *et al.*, 1999). Samale järeldusel jõuti parasiitse kottseene *Isaria japonica* 18S rDNA I grupi intronite uurimisel (Ito *et al.*, 1999).

Jaapanis uuriti üherakuliste seente *Candida albicans* ja *C. dubliniensis* kliinilisi tüvesid ja leiti, et HGT võib olla toimunud ühe perekonna liikide vahel. Kahel *C. albicans* isolaadil 301 isolaadi seas tehti kindlaks genotüüp, millises 25S rRNA geeni I grupi intronisse oli transponeerunud *C. dubliniensis* introni sarnane insertioon (Tamura *et al.*, 2001).

Transposoonid on geneetilised elemendid, mida on leitud nii pro- kui eukariootides. Erinevalt teistest geenidest on nad võimelised liikuma peremeesgenoomi sees uude asupaika. Transposoonide transpositsioon kodeerivatesse DNA järjestustesse ja nende poolt algatatud kromosoomide ümberkorraldustel on suur mõju geeniekspressioonile ja genoomi evolutsioonile. Kuigi hüüfe moodustavatel seentel avastati transposoonid alles hiljuti, leitakse neid üha enam ja seostatakse HGT-ga (Kempken & Kuck, 1998) (joonis nr 2 tähistatud TY).

Viimased uuringud on näidanud, et kuigi 20% kirjeldatud seentest on arvatud olevat mittesuguliselt ja kloonalselt paljunevad, esinevad ka neil rekombinatsioonid (Taylor *et al.*, 1999). Selle üheks põhjuseks võiks pidada meiootilistele ehk sugulistele rekombinatsioonidele alternatiivseid mitootilisi ehk somaatilisi rekombinatsioone. **Paraseksuaaltsükklis** toimuvat mitootilist geenisiiret on põhjalikult uuritud seoses penitsilliini tootmisega. Pärast pintselhalliku *Penicillium chrysogenum* hüüfide liitmist nende haploidsed tuumad liituvad sagedusega $1 \times 10^{-8} - 2 \times 10^{-6}$. Nendes liitunud tuumades toimub mitootiline ristsiire sagedusega $1 \times 10^{-3} - 2 \times 10^{-2}$ iga tuumajagunemise kohta (Weber, 1993). Viimane arv võimaldab hinnata selle seene diploidina jagunemise võimet. Saades diploidseks, üks tuhandest kuni üks viiekümnest jaguneb rekombinantsena, oskamata jaguneda nii, et tema kromosoomid säilitaksid oma identse tütarchromatiidide lahkne misel. Ilmselt tuleneb see metafaasiplaadi puudumisest seentel. Kromosoomid pole mitoosi ajal kondenseerunud (pole loetavad). Tütartuumade laialitõmbamisel on tegev ainult seenele iseloomulik tuumaga assotsieerunud organell NAO (*nucleous associated organelle*), mis on tegev ka rakutuuma liikumisega interfaasis. Erinevalt kõrgemate eukariootide avatud mitoosist on seentel iseloomulik suletud mitoos: jagunemine tuumamembraani säilimisega. Taime- ja loomarakus on mitoosi ajal kromosoomid tugevalt spiraliseerunud chromatiididega metafaasiplaadile koondunud (nende arv on loetav). See tagab diploidsetel organismidel genoomi stabiilsuse tütarchromatiidide lahkne misel. Neil säilib genoom tunduvalt stabiilsemana isegi diferentseerunud keharakkudes, rääkimata sugurakkude tekkeks vajalikest tuumadest, mis on 'konserveeritud' suguorganites või meristeemkoos (suletud paljunemissüsteem).

Seente diploidiseerumisel toimub midagi samaväärset kui bakterite konjugatsioonil. Bakterite konjugatsioonil tekki vat rekombinantsust käsitletakse kui HGT tulemust. Aga kas seente puhul on õige nimetada toimuvat HGT? Toimuv on seletatav kui algne variant meioosi esimesest jagunemisest, ajast, mil polnud veel välja kujunenud täies pikkuses homoloogilisi kromosoomi. Seene diploidses tuumas võib tõenäoselt toimuda nii (1) chromatiidide vaheline ristsiire (mis toimub ka ilma kiasmideta) kui (2) kromosoomaberratsioonid – seentel on iseloomulik kromosoomi pikkuse polümorfism (Zolan, 1995; Larraya, 1999) ja aneuploidus (Kullman, 2000).

Hüüfe moodustavatel seentel võib tänu seene hüüfi tipmisele kasvule võrrelda somaatilist geenivahetust meioosiga (avatud paljunemissüsteem). Ega seene meioos spetsiaalsetes rakkudes (eoskotis, basiidis) sellisest „somaatilises“ hüüfis toimuvast tuumade jagunemisest palju erinegi (sellest allpool). Haploidiseerumise tuumade jagunemisel võib toimuda pintselhalliku hüüfides sagedusega $1 \times 10^{-3} - 2 \times 10^{-2}$ ühe tuumajagunemise kohta (Weber, 1993). Sisuliselt näitab see meioosi teise jagunemise sagedust. Antud juhul langeb see kokku mitootilise geenivahetuse sagedusega. Siin toimub meioosi esimesele jagunemisele tüüpiline geenivahetus diploidse tuuma korduva (näivalt mitootilise) jagunemise käigus, enne kui jõutakse tuumade haploidiseerumiseni. Meioosi teine jagunemine (haploidiseerumine) on vahepealsete jagunemistega ajaliselt ja ruumiliselt eraldatud, edasi lükatud. Võib-olla annab see rohkem aega rekombinatsioonide tekkeks. Võiks öelda, et suguline protsess on toimunud ilma nähtava sugulise paljunemiseta. Sellisel juhul on ilma viljakehade moodustamiseta kasvava seene hüüfil justkui kloonalselt tekki vat koniidid rekombinantsed venitatud ja varjatud meioosi tõttu. Paraku ei allu rekombinatsioonide lahkne mine antud juhul populatsioonigeneetika seadustele (rekombinantsete koniidide ebavõrdne arvukus? rekombinantside ebavõrdne lahkne mine?).

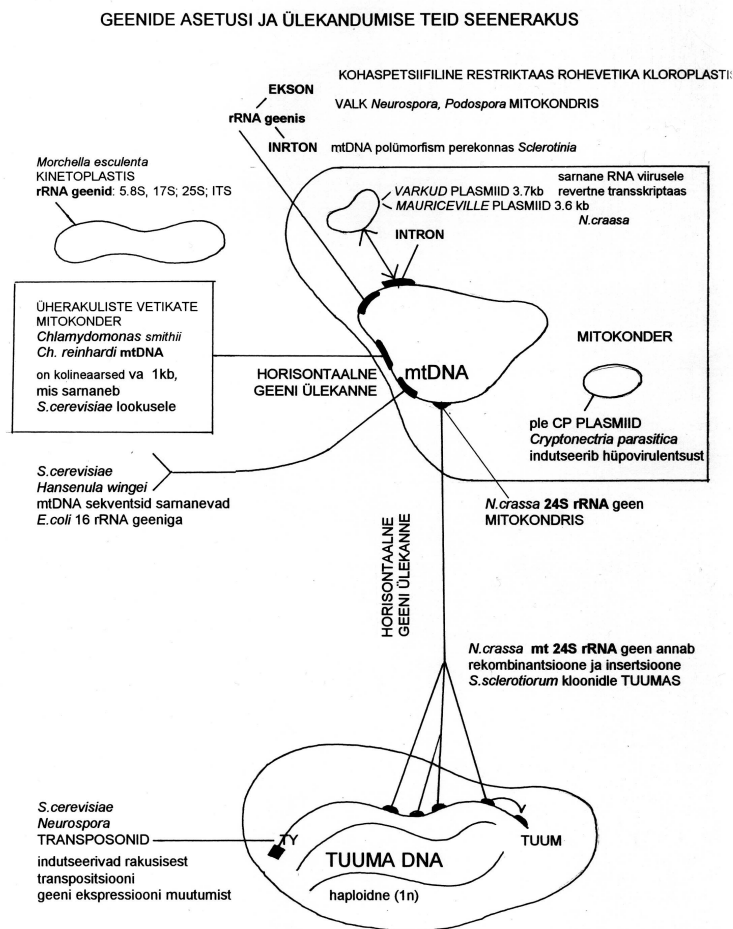
Veelgi huvitavam on see, et **mitootiline geenivahetus võib toimuda ka kloonalselt paljunevas pärmirakus**. Sugulise paljunemiseta diploidsed pärmid on heterosügootsed (!). Mitootilised rekombinatsioonid tekki vat kloonalselt paljunevas pärmil *Candida albicans* rakus kahe haploidse genoomi komponentide vahel (Fincham *et al.*, 1979). Sellel liigil haploidiseerumist ei toimu (meioosi teine jagunemine puudub). Küll aga haploidiseerub sugulist paljunemist omav leivapärmseen, tehes vahepeal oma rakust eoskoti, milles toimuvad järjestikku mõlemad meioosi jagunemised ja moodustub neli eost.

On andmeid, et **rakutuuma ja mtGenoomi** proliferatsioon ei ole sõltumatu. Kloonalselt paljunevatel parasiitsetel kottseentel, nii üherakulisel diploidisel pärmil *Candida albicans* (Xu *et al.*, 1999) kui hüüfe

moodustaval haploidisel taimede vahemädaniku tekitajal *Sclerotinia sclerotiorum* (Kohli & Kohn, 1998), esineb nii mtGenoomis kui tuumagenoomis rekombinatsioone (retikulaarsus) (Kohli & Kohn, 1998; Couch & Kohn, 2000; Anderson *et al.*, 2001). *Candida albicans* kliinilistel tüvedel pole selliste rekombinatsioonide teke juhuslik: vähete eranditega vastavad mtGenoomi genotüüpidele kindlad tuumagenoomi genotüüpide klastrid. Leiti, et **tuumagenoomi muutumisele on kaasatud mtDNA muutumine**. Mehhanismi ei teata. Sellised retikulaarsed rekombinatsioonid võivad olla liigile adaptiivselt kasulikud ja omada olulist tähtsust tänapäevaste kliiniliste, HIV viirust kandvatel patsientidel elutseva *C. albicans* populatsioonide evolutsioonis (Anderson *et al.*, 2001).

Vaatame, kuidas selline tulemus sobib kokku seene mitokondrite endosümbionitse päritoluga eubakteritest (Race *et al.*, 1999) (võrdle päritoluga protobiontidest, Mikelsaar, 2000), mille tulemusel enamus protomitokondri genoomist on üle kandunud tuuma ja tuum on saavutanud juhtrolli mitokondris toimuva hingamise ja energia tootmise üle (oksüdatiivne fosforüülimine) (joonis 1). Näib, et seente puhul pole transport mitokondritest tuuma suletud, nagu imetajatel, vaid on käimasolev protsess. Praeguse seisuga on teda, et 95% mitokondriaalsest genoomist on esindatud ka tuumas (Weber, 1993). Milline ja kui suur oli aga algsest sisserännanud "mitokondri" genoom võrreldes "tuuma" genoomiga, pole võimalik määrata, sest ei mitokondri ega tuum ei eksisteeri enam iseseisvalt.

Võrreldes teiste eukariootidega on seene mitokondril rohkem funktsioone ja tal on säilinud suurem iseseisvus. Seentel leidub mitokondritega assotsieerunud mitmesuguste erifunktsioonidega plasmide (esinevad nii lineaarsete kui suletud DNA-ahelatena), mis reguleerivad kasvu ja vananemist, hüpovirulentsust jn. Samuti esineb raku tsütoplasmas mitmesuguseid killer-faktoreid, mille abil mürgitatakse oma liigist või mõnest teisest liigist pärit konkurente. Hulgaliselt esineb ka viirusi, mis teatud viiruste omavahelises kombinatsioonis võivad osutada seenele kahjulikuks (näiteks šampinjoniikasvandustes). Kõiki neid genee antakse edasi tsütoplasmatilise pärilikkusega (Weber, 1993).



Joonis 2. Horisontaalse geeniülekanne võimalusi seentel.

Plasmiidid võivad olla kas vabas olekus mitokondri sees või insertioonina mtDNA koosseisus. Selline plasmiid meenutab bakteritel teadaolevaid temperereeritud viirusi. Viimased on bakteri koosseisus inaktiivsed ja paljunevad koos temaga. Ontogeneesi tasemel näib selline funktsioon olevat kottseene *Podospora anserina* seniilsplasmiidil, mis vabaneb mitokondrist raku vananedes ja võib mängida rolli raku lagundamisel (Jazwinski, 1996; Jamet-Viery, 1997). Evolutsiooni tasemel näib toimuvat protsess, kus seene mitokondris muutub temperereeritud viiruseetaoline võõrgeen (ekson) inaktiivseks introniks. Sellisesse geneetiliste elementide klassi, mis võisid olla või on mtDNA intronite eellased, võib kuuluda liigil *Neurospora crassa* valku (710 AH) kodeeriv plasmiid Mauriceville (3581 Np) (Nargang *et al.*, 1994) (joonis 2). Võimalik, et selles protsessis omavad mutageenset rolli oksüdatiivsel fosforüülimisel elektronide transpordil ATP-genereerimisel toimivad bioenergeetilised protsessid. Hingamisel on elektronide transport läbi membraanide võimas - aga ka ohtlik - energia allikas (Race *et al.*, 1999).

Omavahel sarnased mtDNA järjestused SSU rRNA geenis esinevad rohevetika mitokondris ensüümi kodeeriva eksonina, seentel *Neurospora* ja võimaliku valgu koodina ning perekonnas *Sclerotinia* intronina, mille erineva paiknemise alusel avaldub mtDNA järjestuse polümorfism. **Esmakordselt avastati mt SSU rRNA geenis intron** 1995. aastal (Carbone *et al.*, 1995) (joonis 2). Need mitokondris introniteks 'degradeerunud' eksonid võivad anda tuumagenoomi insertioone ja rekombinatsioone ning avalduda klonaalset polümorfisusena, nagu monokultuuris kasvava valgemaadani tekitaaja *S. sclerotiorum* klonaalset paljunevatel tüvedel. Antud juhul põhjustasid kloonide polümorfisuse mittesugulasliku liigi *N. carassa* mtDNA järjestused 24S rRNA geenist (joonis 2). Võimalik, et intronid (prügi genoomis: endised viirused, plasmiidid jt võõrgeenid) võivad mingis positsioonis uuesti aktiveeruda. Toodud näidetest lähtuvalt võib oletada, et seente mitokondritele on omased samasugused geeniülekanne viisid nagu bakteritel - konjugatsioon, transduktsioon ja transformatsioon. Tuuma ja mitokondri kohta võiks veel esitada küsimuse, kumb on kumma 'prügikast', bakteriaalse käitumisega on mõlemad.

Mõeldes seene **tuuma DNA järjestuste HGT**-st võiks spekuloida järgmiselt. Seene rakutuum on põhiaja seene elutsüklist haploidne nagu mitokondri (mõlemad koosnevad ühekordsest DNA kaksikahelast). Seentel asuvad homoloogilised kromosoomid eraldi tuumades, mis kumbki algul eraldi ja enne meioosi sünkroonselt teineteise kõrval mitootiliselt jagunevad. Hüüfe moodustavate seente ja loomade põhierinevuseks võibki pidada just seente "oskamatus" diploidse mitootiliselt jaguneda. Enne haploidsete tuumade liitumist diploidseteks võib toimuda kromosoomide replikatsioon, kuid sellele ei järgne homoloogiliste kromosoomide tütarchromatiidide lahkumine (mitoosile omane) vaid tuumade ühinedes liituvad replitseerunud (homoloogilised?) kromosoomid (meioosile omane). Nüüd peaks järgnema meioosile iseloomulik homoloogiliste tütarchromatiidide liitumine ja sünaptoemsete komplekside teke, kuid näib, et mõnel juhul tütarchromatiidid ei jõua teineteisest eraldudagi. Kuidas midu seletada austerserviku viljakeerust kahe erineva tuumagenoomi suurusega eespopulatsiooni teket (Kullman, 2000). Meioos pole normaliseerinud kromosoomide (genoomi) suurust, nagu näeb ette Zolan'i (1995) poolt välja pakutud mudel.

Ilmselt paaruvad homoloogilised kromosoomid vaid osaliselt. Võimalik, et ka siin, nagu oletatud mitokondrite puhul, toimub midagi taolist nagu bakterite konjugatsioonil. Meioosi teine jagunemine jätkab vahepeal pisut segadusse aetud mitootilist jagunemist. Kui arvestada seda, et lahknivad tuumad võivad säilitada liitunud tuumade ebavõrdse suuruse, siis pole meioosi esimene jagunemine mitootilist jagunemist eriti mõjutanud. Seentel on iseloomulik kromosoomi pikkuse polümorfism ja ka aneuploidus (Larraya *et al.*, 1999; Kullman, 2000). Sellisel juhul võivad osalise homoloogilisusega tütarchromatiidid siduda oma vabaks jäävate järjestustega teisi tsütoplasmas olemasolevaid geneetilisi elemente (viirusi, plasmiide, transposoone, mitokondritest pärinevaid DNA-järjestusi). Võimalik, et see süsteem töötab kui "luud, mis pühib tsütoplasmast prügi tuuma kokku" või "jäävad harja külge kahjulikud pisikud kinni ja nad ei saa enam edasi tegutseda". Kas selline võiks olla üks mehhanismidest, mis tagab horisontaalse geeniülekannele omase rekombinantsuse, retikulaarse mosaiiksuse tuumas?

Seente hulgast võiks otsida vastust ka küsimusele **kuidas on tekkinud diploidus**. Näiteks kandseentel (*Corylus versicolor*) on ühe raku mõlemad haploidset tuumad võrdväärised. Eose idanemisel moodustub ühetuumsete rakkudega haploidne hüüf. Haploidset tuumad lähevad vastakuti läbi hüüfide vahele tekkiva anastomoosi, mille käigus mõlemad hüüfid muutuvad kahetuumseteks tänu sisseerandava tuuma järjepidevale mitootilisele jagunemisele ja migreerumisele naaberrakku.

Seente oluline erinevus teistest eukariootidest on see, et mitootilise jagunemise ajal säilib tuuma membraan. Tütaruümade lahkumisel nõordub tuumamembraan nende vahel ja katkeb. Tuumamembraani säilimine jagunemise ajal võib tagada tulnuktuuma suhteliselt suure autonoomsuse ja vähendab tsütoplasmaatiliste geneetiliste elementide sattumist tema genoomi. Samas on see kaitse tuumamaterjali kaotamise vastu. Tõenäoselt pärineb kromosoomide polümorfism (Zolan, 1995; Larraya, 1999) ja aneuploidus (Kullman, 2000) mitoosi vigadest.

Niisiis on seentele omane suur plastilisus, võime säilida ja säilitada reproduktsiooni käigus tekkinud vigu. Seene hüüfile on iseloomulik tipmine kasv ja avatud paljunemissüsteem (puudub embrüonaalne areng, kudedeks diferentseerumine). See, mis juhtub tipurakus, määrab temast edasikasvava hüüfi saatuse. Samast

hüüfist varem hargnenud hüüfid kannavad edasi esialgset genoomi. Harude tekkemehhanismi ei teata. Põhimõtteliselt on selliselt kasvav isend igavene koos oma vigade ja erinevate tuumapopulatsioonidega. Külmasene mitokondrid suudavad klonalsel kasvamisel oma genoomi hästi säilitada. Nad ei muutu, kasvagu seen kasvõi sadade (leitud kuni 900) hektarite ulatuses tuhandete (2400) aastate jooksul (Volk, 2002). Nii et seeneriigist võib mõnel juhul leida 'kasvava puu' ja vahel isegi näha, kuidas 'punutakse võrku' selle okste vahel. (Sugulise paljunemise, meiosis, tulemusel lahknevad vana ja uus tunnus haploidsetes organismides vahekorras 1:1, diploididele omane retsessiivsus puudub). Siiani on üles leitud ca 100000 seeneliiki, mis on vaid 5-10% arvatavalt olemasolevatest seeneliikidest (Hawksworth *et al.*, 1995; Oliver & Schweizer, 1999).

Lõpuks tuleb rõhutada, et need haruldased juhtumid, millal rolli mängib HGT, on olnud võimalik välja selgitada genealoogilise pärilikkuse taustal, tänu valitsevale vertikaalse geeniülekanne paradigmat.

Tänuavaldus: Palju tänu Mart Viikmaale redaktsiooniliste soovitude eest.

- Anderson, J. B., Wickens, C., Khan, M., Cowen, L. E., Federspiel, N., Jones, T. & Kohn, L.M. 2001. Infrequent genetic exchange and recombination in the mitochondrial genome of *Candida albicans*. *Journal of Bacteriology* 183: 865-872.
- Awadalla, P., Eyre-Walker, A. & Smith, J. M. 1999. Linkage disequilibrium and recombination in hominid mitochondrial DNA. *Science* 286: 2524-2525.
- Brinkman, F. S., Macfarlane, E. L., Warrenner, P. & Hancock, R. E. 2001. Evolutionary relationships among virulence-associated histidine kinases. *Infection and Immunity* 69: 5207-5211.
- Brown, J. R. & Doolittle, W. F. 1999. Gene descent, duplication, and horizontal transfer in the evolution of glutamyl- and glutaminyl-tRNA synthetases. *Journal of Molecular Evolution* 49: 485-495.
- Garcia-Vallve, S., Romeu, A. & Palau, J. 2000. Horizontal gene transfer of glycosyl hydrolases of the rumen fungi. *Molecular Biology and Evolution* 17: 352-361.
- Carbone, I., Anderson, J.B. & Kohn, L.M. 1995. A group I intron in the mitochondrial small subunit rRNA gene of *Sclerotinia sclerotiorum*. *Current Genetics* 27: 166-176.
- Carbone, I. & Kohn L.M. 2001. A microbial population-species interface: nested cladistic and coalescent inference with multilocus data. *Molecular Ecology* 10: 947.
- Couch, B. C. & Kohn, L. M. 2000. Clonal spread of *Sclerotium cepivorum* in onion production with evidence of past recombination events. *Phytopathology* 90: 514-521.
- Gomis-Ruth, F. X., Moncalian, G., Perez-Luque, R., Gonzalez, A., Cabezon, E., de la Cruz, F. & Coll, M. 2001. The bacterial conjugation protein TrwB resembles ring helicases and F1-ATPase. *Nature* 409: 637-641.
- Hawksworth, D. L., Kirk, P.M., Sutton, B.C. & Pegler, D.N. 1995. *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi*. CABI, 616 pp.
- Holst-Jensen, A., Vaage, M., Schumacher, T. & Johansen, S. 1999. Structural characteristics and possible horizontal transfer of group I introns between closely related plant pathogenic fungi. *Molecular Biology and Evolution* 16: 114-126.
- Ito, Y. & Hirano, T. 1999. A group I intron in the 18S ribosomal DNA from the parasitic fungus *Isaria japonica*. *Journal of Molecular Evolution* 48: 337-340.
- Jamrt-Vierny, C., Boulay, J. & Briand, J-F. 1997. Contribution of various classes of defective mitochondrial DNA molecules to senescence in *Podospora anserina*. *Current Genetics* 31: 171-178.
- Jazwinski, S.M. 1996. Longevity assurance genes and mitochondrial DNA alterations: yeast and filamentous fungi. In: *Handbook of the Biology of Aging* (4th edition), p. 39. Academic Press, New York.
- Kamaletdinowa, F.I. & Vassilyev, A.E. 1982. *Cytology of Discomycetes*. Alma-Ata, 176 pp.
- Kempken, F. 1995. Horizontal transfer of a mitochondrial plasmid. *Molecular & General Genetics* 248: 89-94.
- Kempken, F. & Kuck, U. 1998. Transposons in filamentous fungi--facts and perspectives. *Bioessays* 20: 652-659.
- Kim, N.S., Park, N.I., Kim, S.H., Kim, S.T., Han, S.S. & Kang, K.Y. 2000. Isolation of TC/AG repeat microsatellite sequences for fingerprinting rice blast fungus and their possible horizontal transfer to plant species. *Molecules and Cells* 10: 127-134.
- Kivisild, T. & Villem, R. 2000. Questioning evidence for recombination in human mitochondrial DNA. *Science* 288:1931.
- Kohli, Y. & Kohn, L.M. 1998. Detection of random association among loci in clonal populations of *Sclerotinia sclerotiorum*. *Fungal Genetics and Biology* 23: 139-149.
- Kullman, B. 2000. Application of flow cytometry for measurement of nuclear DNA content in fungi. *Folia Cryptogamica Estonica* 36: 31-46.
- Kullman, B. 2002. Nuclear DNA content, life cycle and ploidy in two *Neottiella* species (Pezizales, Ascomycetes). *Persoonia* 18: 000-000.
- Larraya, L.M., Pérez, G., Peñas, M.M., Baars, J.J.P., Mikosch, T.S.P., Pisabarro, A.G. & Ramírez, L. 1999. Molecular karyotype of white rot fungus *Pleurotus ostreatus*. *Applied and Environmental Microbiology* 65: 3413-3417.
- Mikelsaar, R.H. 2000. Mitokondrite päritolu ja adapatsioon. *Schola Biotheoretica* 26: 56-58.
- Nara, T., Hashimoto, T. & Aoki, T. 2000. Evolutionary implications of the mosaic pyrimidine-biosynthetic pathway in eukaryotes. *Gene* 257: 209-222.
- Nargang, F.E., Bell, J.B., Stohl, L.L. & Lambowitz, A.M. 1984. The DNA sequence and genetic organization of a *Neurospora* mitochondrial plasmid suggest a relationship to introns and mobile elements. *Cell* 38: 441-453.
- Nishida, H., Blanz, P.A. & Sugiyama, J. 1993. The higher fungus *Protomyces inouyei* has two group I introns in the 18S rRNA gene. *Journal of Molecular Evolution* 37: 25-28.
- Oliver, R. & Schweizer, M. (eds) 1999. *Molecular fungal biology*. Cambridge University Press, 377 pp.
- Penalva, M.A., Moya, A., Dopazo, J. & Ramon, D. 1990. Sequences of isopenicillin N synthetase genes suggest horizontal gene transfer from prokaryotes to eukaryotes. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 241: 164-169.
- Race, H.L., Hermann, R.G. & Martin, W. 1999. Way have organelles retained genomes? *Trends in Genetics* 15: 364-370.
- Saville, B.J., Kohli, Y. & Anderson, J.B. 1998. mtDNA recombination in a natural population. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 95: 1331-1335.
- Zolan, M.E. 1995. Chromosome-length polymorphism in fungi. *Microbiological Reviews* 59: 686-698.
- Tamura, M., Watanabe, K., Mikami, Y., Yazawa, K. & Nishimura, K. 2001. Molecular characterization of new clinical isolates of *Candida albicans* and *C. dubliniensis* in Japan: analysis reveals a new genotype of *C. albicans* with group I intron. *Journal of Clinical Microbiology* 39: 4309-4315.
- Taylor, J.W., Jacobson, D.J. & Fischer, M.C. 1999. The evolution of asexual fungi: reproduction, speciation and classification. *Annual Review of Phytopathology* 37: 197-246.
- Vaughn, J.C., Mason, M.T., Sper-Whitis, G.L., Kuhlman, P. & Palmer, J.D. 1995. Fungal origin by horizontal transfer of a plant mitochondrial group I intron in the chimeric CoxI gene of *Peperomia*. *Journal of Molecular Evolution* 41: 563-572.

Volk, T. 2002. The humongous fungus – ten years later. *Inoculum (Supplement to Mycologia)* 53: 4-8.

Weber, H. 1993. *Allgemeine Mykologie*. Gustav Fischer Verlag Jena, Stuttgart, 541 pp.

Xu, J., Vilgalys, R. & Mitchell, T.G. 1999. Lack of genetic differentiation between two geographic samples of *Candida albicans* isolated from patients infected with the Human Immunodeficiency Virus. *Journal of Bacteriology* 181: 1369-1373.