

# Sugurakkude üldiseloomustus

## Sugurakkude erinevus keharakkudest

Gameetidel on sõltumata soost hulk ühiseid tunnuseid, mis teeb nad erinevaks somaatilistest rakkudest. Tavaliselt on kõigil gameetidel

- haploidne kromosoomistik,
- muutunud tuuma/tsütoplasma suhe,
- allasurutud ainevahetus,
- promorfoloogia esinemine,
- jagunemisvõime puudumine.

Kõigepealt on aga sugurakud ainukesed rakud, mis on spetsialiseerunud meiotiliseks jagunemiseks. Meioosivõime on nende rakkude üheks olulisemaks põhitunnuseks. Tänu meioosile on võimalik saada haploidse kromosoomistikuga tütararakud, et järgmises põlvkonnas rakkude kromosoomistik ei kuhjuks, mis viiks paratamatult arengu hälbimisele. Meioos tuleb gametogeneesis eriti alla kriipsutada veel sellepärast, et meioosiga on võimalik parandada DNA-sse sünenud defekte. Seega ei ole päris õige näha sugulise sigimise põhjendusena ainult amfimiksist, mis võimaldab erinevate genoomide kombineerimist ja muutlikkuse suurendamist. Mõningase ettekujutuse sugulise paljunemise tekke põhjustest saame primitiivsete liikide uurimisest, kellelaolised võisid asustada kunagist Maad. Selgub, et infusooridel ei ole meioosiks sugugi oluline kahe partneri liitumine. Rasketes elutingimustes, kus partneriga kohtumine on raskendatud, toimub meioos ikkagi regulaarselt ja seejuures kasutatakse eelnevalt endomiksist, s.o. oma mikronukleuse kromosoomistiku kordistamist enne meioosi.

Edasi on gameetidele iseloomulikud tuuma/tsütoplasma vahekorra suured muutused. Kui keharakkudel on tuuma/tsütoplasma suhe tavaliselt 1:10, siis spermil on see tüüpiliselt 1:1 ja munarakul võib olla 1:500, 1:1 000 või on veelgi rohkem deformeerunud.

Kõigile gameetidele on iseloomulik allasurutud ainevahetus. Puhtformaalselt võime sellega põhjendada võimalust ära hoida mutatsioon, sest kui sugurakkude ainevahetus on alla surutud, on ka geneetilise aparadi kahjustused vähem tõenäosed.

Väljakujunenud küpsed gameetid on ilmse promorfoloogiaga, kuna nende ehituses on võimalik tähele panna heterogeensust, mis peegeldab provisoorselt tulevase organismi organisüsteeme. Ennekõike on oluline munarakkude promorfoloogia, kuna selles on aimatav tulevase organismi ehitusplaan. Ilmekas on amfiibi munaraku promorfoloogia: munaraku tuum on nihkunud üles rebuvaesesse animaalsesse poolusesse, mis on samaaegselt pindmiselt pigmendirikas. Munaraku kogu alumine pool on täidetud rebuga ja moodustab vegetatiivse pooluse. Peale selle on heterogeenne ka raku kortikaalne osa, võrreldes siseosadega. Enamikul liikidel paiknevad pindmiselt kortikaalgraanulid või -vakuolid ja silepinnaline endoplasmaatiline retiikulum. Sellised organellid on vajalikud viljastumisaegseteks ja -järgseteks muutusteks. Ning lõpuks, kõikidel küpsel gameetidel puudub jagunemisvõime.

## Gameetide päritolu

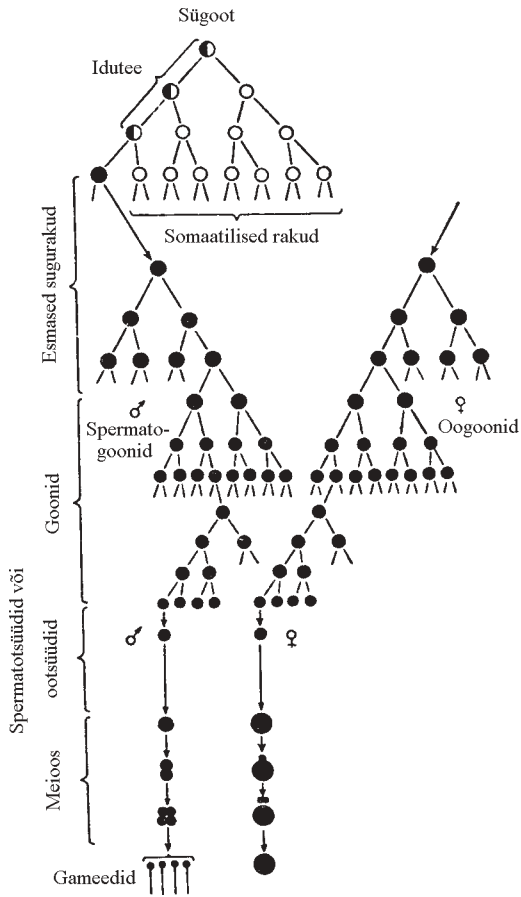
Gameetide päritolu kohta on arengubioloogias olnud pikka aega kaks seisukohta. Käesoleval ajal need enam ei vastandu teineteisele, vaid täiendavad teineteist või õigemini kehtivad erinevate loomarühmade kohta. Vaadeldavad seisukohad on kirjanduses tuntud märksõnade all

- *idtee teooria*,
- *reproduktiivne metaplaasia*.

1892. aastal esitas August Weismann oma doktriini, et sugurakud (iduplasma) arenevad suhteliselt isoleeritult keharakkudest (joonis 6). Iduplasma katkematus läbi põlvkondade sai nimetuseks *idutee*. Weismann arvas, et kõigis rakkudes on küll pärilikud determinandid, kuid nende arv on sugurakkudes erinev somaatilistest rakkudest. Ta oletas, et vaid sugurakkudes on täielik komplekt determinante, mida kantakse põlvest põlve. Vastupidi, keharakkudes determinantide hulk väheneb organismi individuaalse arengu jooksul (Weismanni sõnul keharakkude nukleoplasma lihtsustub diferentseerumise ajal).

Weismanni hüpotees leidis peagi toreda kinnituse Theodor Boveri uurimustest, kes pani tähele, et solmel *Parascaris* säilivad kromosoomid muutumatul kujul vaid sugurakkudes, kuid keharakkudes kromosoomide arv või suurus väheneb – kromosoomistiku diminuitsioon. Tõsi, tegemist oli parasitise organismiga ja kõrvalekaldega üldisest reeglist. Nagu teada, säilitavad rakud üldjuhul kudedes täieliku kromosoomistiku kogu diferentseerumise vältel ning arengu võtmeks on ju kromosoomistiku erisugune ekspressioon erinevates kudedes.

Kuid vaatamata Weismanni ekslikkusele determinantide küsimuses on kahtlemata õige tema seisukoht, et sugurakud arenevad lahus keha-



Joonis 6. Idutee skeem (Wilson, 1925 järgi).

rakkude arenemisest ja sugurakkude arenemine keharakkudest on võimatu.

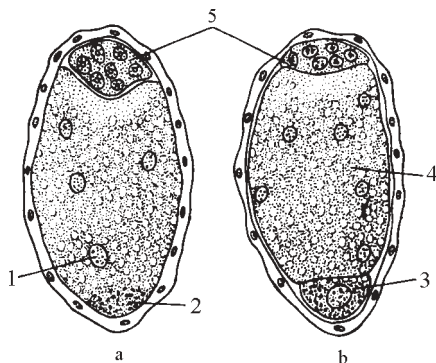
### Iduplasma tsütoloogilisi ja geneetilisi tõendeid

Häid tsütoloogilisi näiteid idutee paikapidavusest leiame paljude usside ja lüliljalgsete, sealhulgas putukate embrüogeneesist. Nende loomade küpse munaraku posterioorses osas on vaadeldavad basofiilselt värvuvad **polaargranulid** (joonis 7). Sellest piirkonnast eraldub lõigustumisel esimene esmane sugurakk ja see toimub enne tulevaste keharakkude eristumist. Eksperimentaalselt on võimalik näidata, et muna-

raku posterioorse osa amputeerimine jätab areneva organismi ilma sugurakkudeta. Samuti on võimalik polaargraanulitega tsütoplasma transplanteerimisega muuta embrüos suguraku arenemise asukohta. Mitme mutantse looma ristamisega näidati, et sugurakkude arenemiseks ei ole olulised mitte ainult polaargraanulid, vaid kogu polaarplasma.

Polaargraanulite ehitus ja keemiline koostis olid kuni viimase ajani mõistatuslikud. Morfoloogiliselt kirjeldati, et tegemist on elektron-tihedate kogumikega mitokondrite vahel ja nende nimetamisel kasutati prantsuskeelset sõna *nuage* 'pilv'. Nüüd on selgunud *Drosophila* arenemise molekulaargeneetiline tagapõhi ja polaarplasma kujunemisel maternaalsete ehk emapoolsete geenide ulatuslik roll munasarjas. Polaargraanulid koosnevad nii valkudest kui ka ribonukleiinhapetest. Üheks komponendiks on *gcl*- (*germ cell-less*) geeni mRNA, mis sünteesitakse toiterakkudes ja transporditakse munaraku posterioorsesse ossa. Teine seal teadaolev nukleiinhape on mitokondriaalse päritoluga (*mitochondrial large ribosomal RNA* = *mtlrRNA*). See RNA paikneb väljaspool mitokondreid polaargraanulites. Selleks, et *gcl* mRNA, *mtlrRNA* ja võimalikud teised polaarplasma molekulid jõuaksid õigele poolusele, on vajalik vähemalt seitsme maternaalse geeni osalus munaraku arenemisel ovaariumis. Kahe geeni *cappucino* ja *spire* kodeeritud valgud on vajalikud *staufen*-valgu paigutamiseks polaarplassse. *Staufen*-valk on onakorda vajalik *oskar* mRNA posterioorseks lokaliseerimiseks, kus viimasest transleeritud valk on eeltingimuseks *vasa*-valgu (polaargraanulite komponent) lokaliseerimiseks. Et *vasa*-valk munaraku tagumises osas püsima jääks, on tarvis geenide *tubr* ja *valoir* aktiivsust.

Polaarplasma koostises on seega lisaks sugurakkude determinantidele ka ühendid, mis ankuravad determinandid munaraku post-



Joonis 7. Esmase suguraku eristumine paksääsel *Miastor metralaos* (Hegner, 1912 järgi). a – 8 blastomeeri staadium, kus on näha 4 tuuma; b – esmane sugurakk on eraldunud. 1 – tulevase suguraku tuum; 2 – polaargraanulid; 3 – esmane sugurakk; 4 – tulevane keha ja 5 – resorbeeruvad toiteranud.

erioorses osas. Üheks võtmevalguku niisugusel ankurdamisel näib olevat *oskar*-geeni produkt, millele *vasa*- ja *tudor*-valgud tagavad suurema vastupidavuse. *Oskar*-geeni produktist oleneb ka sugurakkude hulk. Embrüod, kelle emal on vaid üks *oskar*-geen, sisaldavad blastodermi staadiumis vaid 10-15 esmast sugurakku. Kui sama geen on kahes korduses, on tulevase sugurakkusid juba 35 ning kunstlikult nelja korduseni paisutatud geen tagab samas vanuses isegi 50 esmast sugurakku. Üheks produktiks, mida polaarplasmas kinni hoitakse, on kindlasti ülalkirjeldatud *gcl* mRNA. See transkript transleeritakse varases lõigustumises, kus ta siseneb idurakkude tuumadesse ja määrab sugurakkude edasise saatuse. *mtLr*RNA osaleb küll sugurakkude eristumises polaarplasmast, kuid ei sisene sugurakkudesse. On võimalik, et peale tuntute on veel teisigi geeniprodukte, mis determineerivad sugurakke diferentseeruma meioosivõimelisteks.

Paljude liikide puhul ei ole võimalik jälgida esmase suguraku arenguteed alates munarakust sobivate markerite puudumise tõttu või me seni lihtsalt ei tunne neid. Amfiibidel on vaadeldud polaargraanulite liikumist lõigustumisel ja leitud esimest korda esmaseid sugurakkusid neurula staadiumis. Lindudel ja imetajatel on esmaseid sugurakke esimest korda jälgitud veelgi hilisematel arenguastmetel ja väljaspool embrüot. Lindudel näiteks on esmased sugurakud kõige varem avastatud germinatiivsirbis. Inimese embrüos on esmaseid sugurakke vaadeldud 4. arengunädalal rebupõiekesse seinas veresaarekete vahel. Sekkumine varajasse arenemisse kiirituse või muude teguritega on veenvalt näidanud iduplasma olemasolu ka kõrgematel organismidel juba nende küpses munas. Nüüdisaegsed molekulaarbioloogilised võtted võimaldavad kindlasti lähiajal iduplasmat märksa täpsemalt detekteerida, mis aitaks seniseid fragmentaarsete andmeid tõhusalt täiendada.

## Esmaste sugurakkude ränne

Ekstraembrüonaalselt moodustunud gonotsüüdid rändavad gonaadi algesse erinevatel rütmidel eri moodi. (Terminoloogiliselt on siinkohal jälgitud professor Julius Tehveri käsiraamatut "Koduloomade histoloogia", Tallinn 1979. **Esmased sugurakud** ehk **gonotsüüdid** on sugurakud enne gonaadi asustamist. Gonaadis saavad nad nimetuse *goniid*.) Paljude liikide gonotsüüdid on kõrge aluselise fosfataasi aktiivsusega, mistõttu nende migratsiooni on lihtne jälgida. Luukaladel ja amfiibidel liiguvad gonotsüüdid valdavalt interstitsiaalselt, roomajatel ja lindudel piki veresooni, imetajatel piki sooleseina. Liikumine on vahelduvalt nii

aktiivne kui ka passiivne. Tõenäoselt kasutavad gonotsüüdid enamikul loomadel nii teisi kudesid kui ka veresooni. Uurijaid on alati hämmastanud esmaste sugurakkude gonaadi suunas liikumise otsejoonelisus, mis annab selget tunnistust kemotropismist. Siiski on leitud gonotsüüte hilisemas arengus teiste organite koosseisus, kus nad paratamatult hukuvad.

### Reproduktiivne metaplaasia

ehk sigimiseiga seotud koeteisumus tähendaks seda, et sugurakud arenevad sekundaarselt keharakkudest. Ka eestikeelses vanemas õppekirjanduses on kohati säilinud imetajate munasarja katte-epiteeli nimetusena *ideepiteel*, millega väljendati seisukohta, et vaadeldav epiteel on suguküpsuse perioodil munarakkude kambiaalseks reserviks. Praeguseks ajaks on ümberlöökkamatult tõestatud, et reproduktiivne metaplaasia on enamikul loomadel võimatu. Võib olla, et mõned keharakud arenevad gameetideks kõige primitiivsematel loomarühmadel, nagu käsnadel, ainuõssetel ja ripsussidel ehk turbellaaridel ning võimalik, et mõnede rõngusside liikidel. Kuid ka viimati loetletud loomade puhul on nõutud veelgi lisauurimusi sugurakkude lähterakkude täpsema päritolu kohta.