

Viljastumine ehk fertilisatsioon

Viljastumise bioloogiline tähendus

Viljastumine on isas- ja emasgenoomi konjugatsioon kahe gameedi liitumise järel. Bioloogiliselt on fertilisatsioonil kaks tähendust:

- kahe gameedi liitumisega taastatakse keharakkudele omane diploidne kromosoomistik;
- fertilisatsiooniga aktiveeritakse munarakk arenema.

Viljastumise ajaline regulatsioon

Edukaks sigimiseks on vaja, et gameetide väljutamine gonaadist oleks ajastatud kindla sünkroonsusega. Lahksoolistel võib selliseks stiimuliks olla teise sugupoole juuresolek ja spetsiifiline käitumine. Paljudel liikidel jäävad sugurakud puhkestaadiumi, millest nad vabanevad vaid viljastumist ennustava keskkonnasignaali olemasolul. Hästi on teada Vaikse ookeani paloolo-ussid *Eunice viridis*, kes vabastavad gameetidega täidetud epitooksed lülid vaid kuupaistel. Merisiilikul väljutatakse gameetid nõrga elektrivoolu toimel, mida looduslike tingimustega on raske sobitada.

Tuletagem meelde, et enamusel liikidest on munaraku küpsemiseks vajalik spermi eelnev penetratsioon (vt. joonis 13), millega tagatakse kõige kindlamini genoomide konjugatsiooni õigeaegsus.

Huvitav on märkida, et paljud liigid on suutelised sperme emasorganismis konserveerima. Näiteks karakurtidel säilivad spermid väga pika anabioosi ajal. Eriti palju näiteid gameetide pikaajalisest säilimisest võib tuua kooselulistest putukatest, nagu mesilased ja sipelgad. Ka lindudel võivad spermid säilida emassuguteedes viljastumisvõimelisena nädalaid. Imetajatest nahkhiirtel püsivad spermid terve talve emasorganismis viljastumisvõimelisena. Enamikul imetajatel säilitavad spermid kehatemperatuuril oma liikumis- ja viljastamisvõime mõnest tunnist kuni mõne päevani.

Munarakud on ovulatsiooni-järgselt viljastumisvõimelised hoopis lühema aja jooksul kui väljutatud spermid. Koduloomadel säilitavad munad munasarjast väljununa viljastatavuse normaalse taseme vaid

esimese kümne tunni jooksul. Hiljem viljastatuna ei suuda nad oma lootelist arengut lõpetada või anda bioloogiliselt täisväärtuslikke järglasi (Tehver, 1979).

Gameetide distantsinteraktsioonid

Organismiväliselt on vajalikud liigispetsiifilised äratundmise mehhanismid, mis võimaldavad vaid sama liigi gameetide ühinemise. Ühinemist soodustavaks mehhanismiks on spermide lähenemine munarakule teatud kaugusest kemotaksise abil. On leitud, et vähemalt kammloomade, limuste ja okasnahksete munad toodavad mitmesuguseid ühendeid, mis põhjustavad spermi liikumise munaraku suunas. Samas gameetid mitte ainult ei tooda selliseid vahendajaid aineid, vaid ka reguleerivad täpselt nende väljutamise aega. Ootsüüt sekreteerib mõjuaineid vaid selles küpsusastmes, kus liigile on omane gameetide ühinemine.

Merisiilikut munadest on eraldatud kaks ühendit:

- **sperakt** – 10 aminohappe jäägiga peptiid;
- **resakt** – 14 aminohappe jäägiga peptiid.

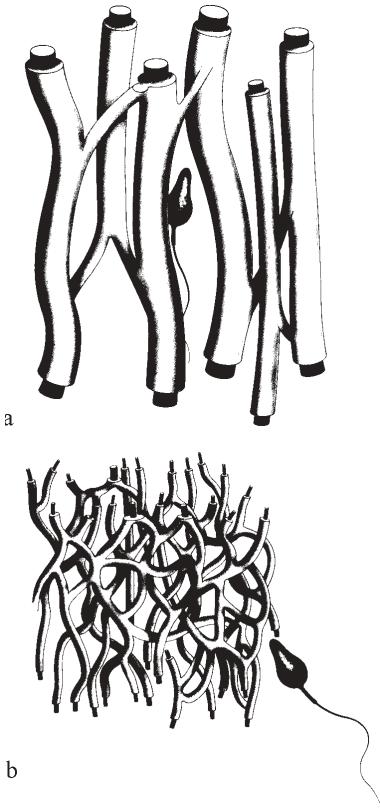
Kui nimetatud peptiidide lisada merisiiliku sperme sisaldavasse mereveetilka, siis põhjustavad nad väga väikestes kontsentratsioonides spermide kiired suunatud liikumised tõusvas gradiendis. Siinkohal tuleb veel kord rõhutada, et nimetatud kemotaktilised molekulid on rangelt liigispetsiifilised. Ühe liigi ühend ei avalda mõju teise liigi spermidele.

Välisseemendusega loomade munarakud sekreteerivad lisaks vitelliinimembraanile veel peletaolise välimise kihi, mis liigispetsiifiliselt peab sinna sattunud spermid kinni neid aktiveerides.

Kemotaksisele iseloomulik spermide orienteeritud kiirenenud liikumine on ka sisseemendusega loomadel, kuid seni ei ole teada, missuguste ainetele siin gradient luuakse. Imetajatel aitab spermide liikumisele kaasa ovulatsiooniaegne emakakaela limakorgi molekulaarne reorganiseerumine ja sellest tingitud madalam viskoossus (joonis 26), emaka kontraktsioonid, munajuha ripsrakkude ripsmeline kate ja seinaperistaltika.

Gameetide kontaktinteraktsioonid

Spermid kinnituvad primaarsetele munakestadele, mille järel vallandub **akrosomaalreaktsioon** (joonis 27). Spermi pea eesosas lagunevad plasma- ja akrosoomimembraanid ühispõiekesteks ja akrosoomis olevad hüdrolaasid vabanevad. Mere selgrootute spermidel saab



Joonis 26. Inimese emakakaela lima struktuuri skeem ovulatsioonifaasis (a) ja muul ajal (joonistatud Diedrich *et al.*, 1985 järgi).

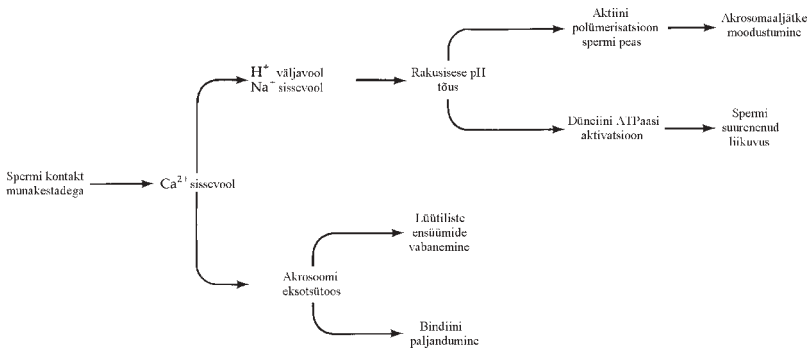
akrosomaalreaktsiooni esile kutsuma munakesta ekstraktiga või Ca^{2+} kontsentratsiooni tõstmisega neid ümbritsevas merevees. Plasma- ja akrosoomimembraanide lagunemine põiekesteks on Ca^{2+} -sõltuv protsess. Samadel loomadel moodustub akrosoomi sisenembraanist tänu alloleva aktiini polümeriseerumisele akrosomaaljätke, mille pind on kaetud **bindiiniga**. See 30,5 kDa valk on kõrgelt liigispetsiifiline ja üks paljudest võtetest, millega tagatakse looduses valdav liigispetsiifiline viljastumine. Muna bindiinireseptor on transmembraanne valk, mis ulatub rebukesta.

Akrosomaaljätke moodustumiseks vajaliku aktiini polümeriseerumise põhjustab rakusisese pH tõus Na^+ sissevoolu ja H^+ väljavoolu tõttu. Paksu munakestaga loomad, nagu hooltuurid võib akrosomaaljätke olla 80–90 mm.

Imetajatel akrosomaaljätket ei moodustu ja sperm kinnitub rebukesta (*zona pellucida*) pinnale

peaga lapiti. Imetaja rebukest on lihtsa ehitusega ja koosneb kolmest glükoproteiinist: **ZP1**, **ZP2** ja **ZP3**, molekulmassidega vastavalt 200 kDa, 120 kDa ja 83 kDa. ZP2 ja ZP3 moodustavad pikki fibrille ja paigutuvad fibrilli sees vaheldumisi. ZP1 seob ristsillakestena fibrillid ühtseks võrgustikuks.

Spermi pinnal olevad adhesioonimolekulid seonduvad ZP3 galaktoosirühmadega. Adhesioonimolekulidena on isassuguraku plasma-membraanil kirjeldatud transmembraanseid 56 kDa peptiidi ja ensüüme, millest ühel on rakuväline glükosüülitransferaasi aktiivsus ja teisel rakusisene türosiinikinaasi aktiivsus. Viljastumise edukus sõltub suurel määral adhesioonimolekulide õigest kontsentratsioonist spermi pinnal.



Joonis 27. Merisiiliku spermil akrosomaalreaktsiooni võimalikud seosed (Schackmann ja Shapiro, 1981 järgi).

Transgeensete loomadega on veenvalt näidatud, et nende molekulide hüperekspressioon toob kaasa epididümises glükosiidide liigse sidumise, mida ei suudeta spermil kapatsitatsioonil kõrvaldada. Sellisel juhul jäävad adhesioonimolekulid maskeeritaks ja spermid ei kinnitu munakestale. Samavõrra ohtlik on vastupidine protsess, kui adhesioonimolekulid demaskeeruvad liiga vara ja akrosomaalreaktsioon vallandub enne spermil jõudmist munakestale.

Akrosomaalreaktsioonil tõugatakse ära enamuse spermil pea plasmamembraanist ja spermil edasiseks kinnihoidmiseks on vaja valku ZP2. Kui kasutada ZP2-vastaseid antikehi, siis spermid vabanevad munakestalt akrosomaalreaktsiooni järel. Seni ei ole täpselt teada, missugused spermil-poolsed valgud seostuvad ZP2 glükoproteiiniga. Hiirel oletatakse seost proakrosiiniga, mida peetakse ka rebukesta lamutajaks. Meriseal on spermil sekundaarne sidumine vahendatud tõenäoselt valguga PH-20, mis leidub akrosoomil sisepinnal. Selle valgu injektsioon emasloomadele toob kaasa ajutise täieliku steriilsuse, kusjuures nende loomade veres on eriti kõrge PH-20 antikehade tiiter. Mõne kuu möödudes loomade fertiilsus taastub.

Gameetide ühinemine

Rebukesta lüüsimisel akrosoomil ensüümide toimele pääseb sperm munaraku pinnale. Merisiilikul on kirjeldatud, et spermil sopistub munaraku pinnalt **viljastumiskülmuke** ehk **fertilisatsioonikoonus**. Oma olemuselt on selline struktuur homoloogiline spermil akrosomaaljätkega, kuna viljastumiskülmuke moodustub globulaarse aktiini polümeriseerumise tõttu otsüüdi kortikaalses tsütoplasmas.

Spermi ja ootsüüdi membraanide kokkusulamine on aktiivne protsess, mida põhjustab seni tundmatu fusogeenne valk. Võimalik, et selline valk on sarnane gripiviiruse HA-valgule või Sendai viiruse F-valgule. Välistatud ei ole võimalus, et fusogeensust kannab spermi peas olev bindiin. Selle valgu molekulis olevad pikad hüdrofoobsed ahelad teevad temast fusogeense valgu sobiva kandidaadi.

Polüspermia takistamine

Organismi normaalne arenemine tagatakse ainult juhul, kui emasgenoomiga liitub vaid üks isasgenoom. Mitme spermi olemasolul munarakus tekib multitsentriline mitoos, mille tagajärjeks on aneuploidsed tütararakud ja arengu katkemine. Erandnähtuseks on looduses lindude, reptiilide ja sabakonnaliste arenemine, kelle munarakku tungib arvukalt sperme. Seni tundmatu mehhanismiga osaleb viljastumisel siiski ainult üks sperm, kuna teised hävitatakse või moodustavad rakuvälise rebu lammutamiseks haploidseid merogoone.

Enamusest liikidest tagatakse monospermia juba spermi penetratsioonil. Selleks on evolutsioonis kujunenud hulk morfoloogilisi ja füsioloogilisi kohastumisi. Luukaladel on munakestas pilud (**mikropüülid**), mille kaudu tungib sperm munarakku. Mikropüülidide arv on piiratud ja nende diameeter vastab spermi pea läbinõudule. Tähtsaks teguriks on ka spermide arvu reguleerimine viljastumiskohas. Kõige üldisemad on polüspermia takistamiseks munaraku **kiire ja aeglane blokaad**. Munaraku membraanil on omadus ühineda spermiga, kuid samavõrra oluline on ka membraani omadus muutuda kiiresti spermide suhtes refraktaarseks. See saavutatakse munaraku membraani elektrilise potentsiaali kiire muutmisega (joonis 28). Munaraku plasmamembraani soikepotentsiaal on -70mV , kuna Na^+ -ioonid pumbatakse rakust välja. Esimese spermi ühinemisel tungib Na^+ munarakku ja 1–3 sekundiga muutub membraani potentsiaal positiivseks: $+20\text{mV}$. Sperm on võimeline liituma munarakuga vaid -70mV juures. Kui sellist potentsiaali hoida munaraku membraanil kunstlikult, siis on tagajärjeks mitme spermiga liitumine ja polüspermia.

Esialgne munaraku soikepotentsiaal (-70mV) taastub umbes 1 minuti jooksul. Selline lühiajaline refraktaarsus ei näi olevat piisav ja paljudel liikidel on polüspermia takistamiseks veel aeglane blokaad (joonis 28). Selline tõkestamine algab üks minut pärast kahe gameedi ühinemist ja on tuntud **kortikaalreaktsiooni** nime all. Nagu juba varem näidatud, paiknevad munaraku pindmises kihis kortikaalgraanulid või -vakuolid. Merisea munarakul on kortikaalgraanuleid 12 000–15 000

neeritud kortikaalses endoplasmaatilises retiikulumis, kust ta viljastumisel vabaneb ja aktiveerib edasist arengut.

Kaltsiumiioonide vabanemine on **munaraku aktivatsiooni** tähtsaks eeltingimuseks, mida on lihtne eksperimentaalselt tõestada. Kaltsiumit siduvad reaktiivid (EGTA) pärsivad täielikult viljastumise. Vastupidi, kaltsiumi ionofoori A23187 manustamine imiteerib samal ajal viljastumisele iseloomulikku munaraku aktivatsiooni.

Ca^{2+} osalemine munaraku ja spermi aktivatsioonil on analoogiline lihase kontraktsiooni, raku kasvamise, hormoonide sekretsiooni, neurotransmitterite vabanemisega. Viimaseid protsesse juhib G-valgu fosfoinositiidi metaboolne rada. Esimeseks lüliks selles rajas on transmembraanne valk, mille rakuväline osa on mõjuaine retseptoriks, raku sees on aga seotud G-valguga (guanosiinnukleotiidi siduv valk). G-valgu aktivatsioonil aktiveeritakse onkorda ensüümid koondhime-tusega fosfolipaas C. Need ensüümid katalüüsivad fosfatidüülinositol-4,5-bifosfaadi kaheks sekundaarseks messendjeks: inositol-1,4,5-trifosfaadiks (IP3) ja diatsüülgütserooliks (DAG). Neist esimene avab Ca^{2+} -kanalid ja teine stimuleerib prootonpumpa H^+ rakust välja viima. Olgugi, et G-valku on gameetide membraanides leitud, ei ole päris selge, kas gameetide aktivatsioon toimub sama skeemi järgi.

Aktivatsioonile on iseloomulik rakusisese pH ja hingamise järsk tõus, DNA replikatsiooni ning valgusünteesi kiire suurenemine. Tähtsal kohal on membraanilipiidide biosünteesiks oluliste ensüümide produktsioon (näiteks NADP^+).

Geneetilise materjali konjugatsioon

Merisiiliku gameetide ühinemisel vabanevad spermi tuum ja tsentriool mitokondritest ja sabast. Viimased tõenäoselt lamutatakse, kuid üksikuid isapoolseid mitokondreid on hilisemas arengus siiski detekteeritud.

Merisiilikul on munarakk küpsemisjagunemise lõpetanud ja emaspronukleus on seega moodustunud. Spermi tuum teeb läbi dekondensatsiooni, et formeeruda isaspronukleuseks. Selle protsessi esimeses astmes fosforüülitakse spermispetsiifilised histoonid, millega nõrgendatakse nende seost DNA-ga ja võimaldatakse nende asendamist munaraku tsütoplasmas olevate histoonidega. Amfiibide ooplasmis on sealsed histoonid kompleksis valguga nukleoplasmiin, millel on suurem afiinsus kromosoomidele kui spermispetsiifilistel histoonidel. Dekondenseerumise ajal laguneb tuum põiekesteks, mis protsessi lõpul moodustavad isaspronukleuse.

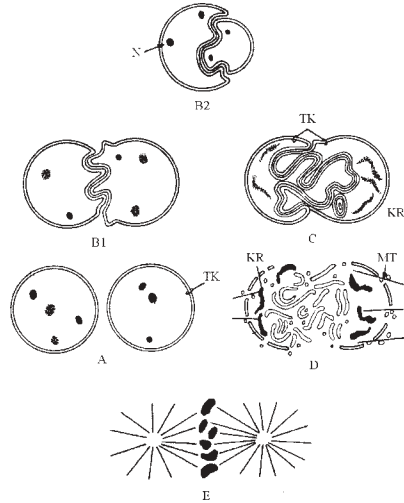
Merisiiliku isaspronukleus pöörub 180° ja tema tsentriool jääb kahe pronukleuse vahele. Pronukleused rändavad piki tsentrioolist kiirgavaid mikrotorukesi teineteise suunas, kordistavad oma DNA ja liituvad sügoodi tuumaks.

Imetajatel ei moodustu sügoodis diploidset tuuma. Sel ajal kui sperm tuum dekondenseerub, lõpetab munarakk meiotilise jagunemise. Formeerunud pronukleused lähenevad ja replitseerivad samal ajal oma DNA. Edasi aga kaks pronukleust ei liitu, vaid kromosoomid kondenseeruvad ja asetsevad ühise käävi metafaasi plaadile (joonis 29). Tõeliselt diploidne tuum moodustub alles esimestes blastomeerides.

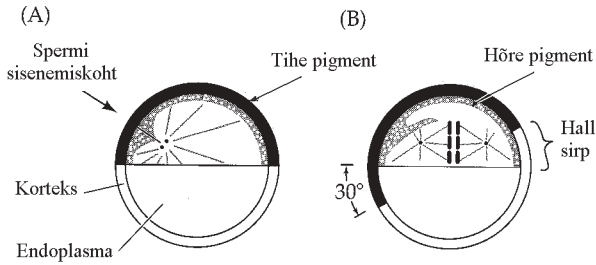
Ooplasma segregatsioon

Viljastumine toob kaasa munaraku tsütoplasma ulatusliku ümberpaigutuse, mis on vanemas kirjanduses tuntud ooplasma segregatsiooni nime all. Ooplasma segregatsioonil on edasisel arenemisel oluline tähtsus, kuna reorganisatsioon paigutab sügoodis õigetesse kohtadesse ka morfogeneetilised determinandid. Viimased aktiveerivad või repressseerivad spetsiifilisi gene rakudes, mille koostisse nad satuvad.

Ooplasma segregatsiooni on parem jälgida selliste liikide munarakkudes, kus peale rebu on tsütoplasmas pigmendigraanulid. Klassikaliseks näiteks tuuakse mantelloomade (tunikaatide) ooplasma segregatsioon. Keskkel olev hall tsütoplasma on hästi eristatav kortikaalsest tsütoplasmast, kuna viimases on rikkalikult kollaseid lipiiditilku. Munaraku meioosi ajal vabaneb tuumast läbipaistev substants, mis paigutub



Joonis 29. Skeem küüliku pronukleuste muutustest viljastumisel (Niemi, 1976 järgi muudetult). A – pronukleuste lähenemine; B1 ja B2 – tuumakatete põimumine; C – kromosoomide kondenseerumine; D – tuumakatete lagunemine; E – I jagunemise metafaas. T – tuumake; TK – tuumakate; KR – kromosoomid; MT – mikrotoruke.



Joonis 30. Skeem konna *Rana sp.* ooplasmasegregatsioonist viljastumisel (Gilbert, 1994 järgi muudetult). Animaalse pooluse kortikaalkiht on tihedalt kooritud pigmendiga, sama pooluse endoplasma sisaldab pigmenti hõredalt. Spermi penetratsioonil pöörduv munaraku korteks 30° endoplasma suhtes, mistõttu spermi sisenemise vastaspoolel moodustub hõreda pigmendiga endoplasma paljandumise tõttu hall sirp. Vt. lähemalt tekstist.

animaalsele poolusele. Spermi penetratsioonil vegetatiivsel poolusel liiguvad spermi suunas ka lipiidirikas kollane kortikaalne tsütoplasma ja animaalse pooluse läbipaistev substants. Kui isaspronukleus hakkab liikuma animaalsele poolusele emaspronukleuse suunas, siis nihkuvad temaga kaasa vegetatiivse pooluse komponendid. Tulemuseks on poolkuukujuliste kollase ja läbipaistva regiooni moodustumine munaraku ekvaatori lähedal. Neist esimene inkorporeerub tulevase lihastiku koostisse ja teine annab alguse mesenhüümile.

Põhjalikult on uuritud amfiibide ooplasmasegregatsiooni viljastumisel (joonis 30). Sperm võib siseneda munarakku animaalsel poolusel, mille järel kogu kortikaalkiht pöörduv 30° võrra spermi sissetungimise suunas. *Rana* perekonna liikidel on munaraku kogu animaalse pooluse korteks täidetud tihedalt pigmendiga, mis levib allasuvasse endoplasmasse märksa hõredamalt. Tänu pigmendi sellisele paigutusele on tsütoplasma liikumised hästi jälgitavad. Kortikaalkihi pöördumise tõttu eksponeerub läbi vegetatiivse pooluse läbipaistva korteksi animaalse pooluse hõreda pigmendiga endoplasma. Spermi sisenemise vastaspoolel moodustub poolkuukujuline piirkond, mida värvuse tõttu nimetatakse **halliks sirbiks**. Amfiibidel, kel puudub ülalkirjeldatud pigmendi paigutus munarakkudes, toimub samasugune ooplasmasegregatsioon, kuid selle jälgimiseks tuleb kasutada kunstlikke markereid.

Hall sirp amfiibi sügoodis tähistab piirkonda, kus hilisemas arengus initsieeritakse gastrulatsioon ja mis on seotud kordomesodermi diferentseerumisega. Seega on ooplasmata segregatsioon tulevases embrüogeneesis üks võtmeotsesse.

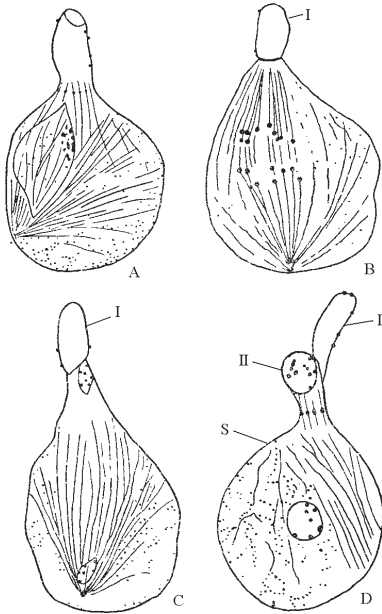
Ooplasmata segregatsiooni mootoriks on amfiibi munarakkudes mikrotorukeste paralleelsed kimbud, mis moodustuvad vahetult enne korteksi rotatsiooni kortikaalkihi ja endoplasma vahel ning kaovad kohe pärast rotatsiooni lõppu. Katsed mikrotorukeste mürkidega (kolhitsiin, koltsemiid) takistavad tsütoplasma reorganiseerumist. Mikrotorukesed pärinevad nii spermist kui ka munast, kus nende polümersatsiooni ulatust ja suunda juhib spermi tsentriool. Esialgu pikenevad mikrotorukesed spermi sisenemise punkti suunas, kuid jõudes kortikaalkihini, pöörduvad vegetatiivse pooluse suunas, kuhu poole roteerub kogu korteks. Ulatuslikud ümberpaigutused leiavad aset ka endoplasmas, kuid neid on loodusmarkeri puudumise tõttu raskem jälgida. Igal juhul on munaraku radiaalsümmeetria muudetud viljastumisega bilateraalsümmeetriaks, kus tulevane dorsaalne pool erineb oma ehituselt ventraalsest pooldest.

Partenogeneesis

Partenogeneesis ehk neitsisigimine on munaraku aktivatsioon arenguks ilma genoomide konjugatsioonita. Looduslik partenogeneesis esineb paljudel loomadel, eriti selgrootutel ja võib olla nii fakultatiivne (vaheldub normaalse arengumisega) või obligatoorne (esineb liigil alati). Partenogeneesi puhul on põhiküsimus, kuidas säilitatakse püsiv kromosoomide arv ega toimu kromosoomide kuhjumist põlvkondade vältel.

Diploidisel partenogeneesisil võib munarakk küpsemisel läbi teha vaid ühe jagunemise. Meiosile tüüpiline profaas sellisel juhul puudub ja sugurakus säilitatakse somaatilisele rakule iseloomulik kromosoomide arv. Sellistest munadest arenevad ainult emasloomad. Diploidisuse võib munarakk taastada normaalse meiosis järel ka liitudes ühe reduktsioonkehakesega või liituvad kaks esimest blastomeeri.

Klassikaliseks diploidse partenogeneesi näiteks on mitmesugused täid oma elutsükli mõnel perioodil, kuid on tavaline ka selliste rühmade nagu *Ostracoda* ja *Cladocera*. Selgroogsetest paljuneb diploidse partenogeneesiga kaljusisalik *Lacerta saxicola*, kes naaberliikidega ristates annab viljatud triploidsed loomad.



Joonis 31. Kodumesilase lese spermatogeneesis (Meves, 1907 järgi). A – I jagunemine ja esimese "polaarkehake" eraldumine; B – II jagunemise anafaas; C ja D – II jagunemise telofaas ja teise "polaarkehake" eraldumine. I – I "polaarkehake"; II – II "polaarkehake"; S – spermatiid.

H a p l o i d s e l p a r t e n o g e e s i l küpseb munarakk normaalsel viisil. Redutseerunud kromosoomistikuga munaraku edasine saatus sõltub sellest, kas järgneb viljastumine või mitte. Viimasel juhul areneb munast haploidse kromosoomistikuga isasloom, nagu on ka kodumesilasel. Siin on probleem selles, kuidas haploidne isasloom säilitab spermatogeneesi käigus haploidse kromosoomistiku. Mesilaslese spermatoosüüdid teevad läbi vaid tavalise kasvamisfaasi, mille järel rakk jaguneb. I jagunemisel nõrduvad ühelt pooluselt tsütoplasmapung ilma tuumata (joonis 31). II jagunemine on jälle ebavõrdne: üks

tütarrakkudest meenutab polaarkehakest (tuum ja väga vähe tsütoplasmata) ja teisest areneb sperm. Putukatel võib II jagunemine anda ka kaks võrdset spermi. Real liikidel on I jagunemine hoopis ära jäänud.

Pseudogaamia all tuntakse looduses nähtust, kus sperm tungib küll munarakku ja aktiveerib selle, kuid edaspidises arengus ei osale. Selline partenogeneesi eriline vorm – **günogeneesis** – on tuntud nii selgrootutel kui ka selgroogsetel loomadel. Nii paljuneb näiteks hõbekogre osa rasse, kelle munarakud aktiveeritakse sasaani spermide poolt. Antud juhul sisenevad võõra

liigi spermid munarakku, kus nad hiljem hävitatakse. Teistel juhtudel ei tungi sperm üldse munarakku.

Günogeneesile vastupidine nähtus on **androgenees** ehk "isaspartenogenees", kui organism hakkab arenema vaid spermikromosoomidega. Androgeneesi on kasutatud isaste siidikedrikute hulgalisemaks tootmiseks, kuna nad on suurema siidiproduktiooniga. Vene teadlane Astaurov on välja töötanud meetodika, mispuhul munarakke vigastatakse kiiritamisega või kõrge temperatuuriga ja siis viljastatakse kahe spermiga. Kuna liblikate isasloomad on homogaamsed, siis arenevad sellise katse käigus ainult isased putukad.

Senised katsed imetajatega on näidanud partenogeneesi võimatust. Partenogeneetiliste ja androgeneetiliste hiirte konstrueerimisel looted hukuvad ja on väga suurte teratogeneetiliste kõrvalekalletega. On selgunud, et imetajate spermikromosoomid ja munaraku genoomid ei ole ekvivalentsed, vaid pigem komplementaarsed. Bimaternalsete või bipaternalsete embrüote hukkumise põhjuseks on asjaolu, et osas rakkudes on funktsionaalne vaid emalt saadud alleel ja teistes on aktiivne isapoolne alleel. Näiteks insuliinitaolise kasvufaktori puhul on põhiliselt aktiivne vaid isasalleel, kuid sama kasvufaktori retseptorite sünteesiks on funktsionaalne emapoolne alleel. Selline mendelistlikust geneetikast kõrvalekaldumine on seotud DNA erisuguse metüülimisastmega spermikromosoomi ja ootsüüdi tuumas, kuid võimalikud on ka muud modifitseerimisvõtted.