

5. SIENTEN LISÄÄNTYMINEN

Sienten suvullinen lisääntyminen on monimutkaista ja joskus jopa vaarallista. PARIUTUMISTYYPPEJÄ, ”sukupuolia”, on useimmilla tunnetuilla sienilajeilla monia, ja väärän kumppanin kanssa yhdistyminen saattaa johtaa rihmastonosan tuhoutumiseen. Onneksi sienillä on oikean kumppanin löytymiseksi monenlaisia tunnistus- ja houkutusmekanismeja. Suvullinen lisääntyminen ei myöskään ole sienten ainoa lisääntymiskeino. Useimmat sienet kykenevät tehokkaaseen suvuttomaan lisääntymiseen, eikä kaikilla sienillä ole edes havaittu suvullista lisääntymistä. Suvuton lisääntyminen on usein suoraviivaista sienirihmojen kasvua ja pilkkoutumista, mutta monilla sienillä on pitkällekin erikoistuneita suvuttomia leviämisen- ja KESTOMUOTOJA.

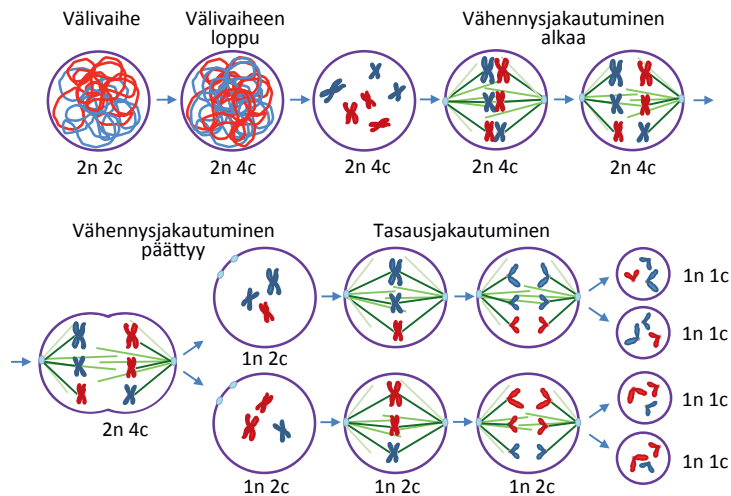
5. 1 SUVUTON JA SUVULLINEN LISÄÄNTYMINEN

Marjatta Raudaskoski & Vanamo Salo

Lisääntymisellä tarkoitetaan suvullisesti tai suvuttomasti tapahtuvaa uusien eliöiden muodostumista. Sienillä SUVUTON LISÄÄNTYMINEN voi olla paljon suvullista tärkeämpää ja auttaa lajia leviämään tehokkaasti. Suvuton lisääntyminen kuluttaa vähemmän energiaa kuin suvullinen. Siihen kuuluvat ainoastaan MITOOTTISET tuman- ja solunjakautumiset (KUVA 16 LUVUSSA 3), joten geneettinen materiaali ei järjesty uudelleen. Suvuton lisääntyminen tapahtuu SILMIKOIMALLA, solun jakautumisella kahtia, erityisten itiöiden (kuroma- tai pesäkeitiöiden) tai irtautuneiden rihmaston palojen avulla. Yleensä suvuttomat elämänmuodot ovat kromosomistoltaan HAPLOIDEJA.

SUVULLISEN LISÄÄNTYMISEN etuna on uusien geeniyhdistelmien syntyminen meiosisissa (KUVA 1), mikä saattaa edistää sienikannan sopeutumista muuttuvaan ympäristöön. Suvullinen lisääntyminen myös poistaa vahingollisia geenimuutoksia. Useilla sienillä suvullisen lisääntymisen alkusysäyksenä ovat epäsuotuisiksi käyneet ympäristöolot, kuten ravinteiden niukkuus tai lämpötilan muuttuminen. Suvullinen lisääntyminen voi tapahtua myös itsehedelmöityksenä. On epäselvää, onko suvullinen lisääntyminen alun perin ollut sienillä itsehedelmöitystä, josta on kehittynyt risteytyminen, vai onko tilanne päinvastainen. Kyseenalaista on myös, onko suvullinen

Laboratoriossa ravintoalustalla kasvatetun koivunkantosienen (*Kuehneromyces mutabilis*) kaksitumaista rihmastoja ja itiöemä, jonka sieni tuottaa suvullista lisääntymistä varten. (GRIT KABIERSCH.)



KUVA 1. Meioosin vaiheet; erilaisten kromosomistojen lukumäärä (n) ja kromosomistojen kokonaislukumäärä (c). Diploidissa solussa on kaksi täydellistä kromosomistoa ($2n$), joista toinen ($1n$) on periytynyt toiselta vanhemmalta ja toinen ($1n$) toiselta. Molemmista on yksi kopio, jolloin kromosomistojen kokonaislukumäärä on kaksi ($2c$). Meioosin käynnistyessä, välivaiheen lopussa, molemmat kromosomistot kahdentuvat ($2n\ 4c$). Vähennysjakautumisen aikana kromosomit tiivistyvät, jakautuneet sukkulanavat (vaaleansininen) erkanevat toisistaan, kahdentuneet vastinkromosomit asettuvat pareittain ja mikrotubulukset (vihreä) vetävät vastinkromosomit kohti vastakkaisia sukkulanapoja. Lopuksi tuma jakautuu ja vastinkromosomit jäävät omiin tumakoteloihinsa. Molemmista tumakoteloissa on yksi uudelleenlainen kromosomisto ($1n$) kahtena kopiona ($2c$). Tasausjakautumisessa kahdentuneet kromosomit järjestäytyvät sukkulanapojen väliin ja sukkularihmat vetävät tytärokromosomit kohti vastakkaisia sukkulanapoja. Lopuksi tuma jakautuu ja tytärokromosomit jäävät omiin tumakoteloihinsa. Nyt kaikissa tumissa on vain yksi kromosomisto ($1n$) yhtenä kopiona ($1c$). Useimmilla sienillä tumakotelo pysyy yhtenäisenä koko meioosin ajan, mutta joillakin tumakotelo hajoaa. (SARI TIMONEN.)

lisääntyminen kaikille sienille edes välttämätöntä (Sun & Heitman 2011).

Suvullinen lisääntyminen tapahtuu sukusolujen avulla. Siihen liittyy meioottinen solun- ja tumanjakautuminen, jossa diploidi elämänvaihe tuottaa yleensä neljä haploidia kromosomistoltaan ja geneeiltaan erilaista sukusolua (KUVA 1). Eri pariutumistyyppejä edustavien sukusolujen tai niistä kehittyneiden rihmastojen yhtyessä hedelmöityksessä diploidi elämänvaihe palautuu TSYGOOTINA ja uusia geeniyhdistelmiä pääsee syntymään. Diploidin solun syntymään liittyvät vaiheet ovat kahden solun sytoplasmojen yhtyminen (PLASMOGAMIA) ja tumien yhtyminen (KARYOGAMIA). Ne tapahtuvat useimmiten, mutta eivät aina, nopeasti peräjälkeen. Esimerkiksi kantasienillä tumien yhtyminen on viivästynyt ajallisesti huomattavan pitkän ajan, minkä takia kaksitumavaihe käsittää suurimman osan näiden sienten elinkierrosta. Toisilleen yhteensopivat tumat kohtaavat toisensa joko sukusolujen, sukusolupesäkkeiden, kasvullisten rihmojen tai itiöiden yhtyessä.

Sienten lisääntymiseen tarvittavan rihmaston tumien lukumäärä ja geneettinen rakenne vaihtelevat. Tumia voi olla yksi, kaksi tai useita sienirihmaston soluissa eli osastoissa. Kotelosienillä rihmaston osastot eivät ole täysin eristettyjä, vaan niiden väliseinässä on tuman mentävä aukko. Rihmaston vaurioituessa tai suvullisten lisääntymisrakenteiden syntyessä väliseinät erottavat sienirihmaston osastot täydellisesti toisistaan (KUVA 9 LUVUSSA 2). Kantasienillä on ainoastaan solulimayhteys väliseinän aukon kautta. Siten sienirihmaston osastot pysyvät yksi- tai kaksitumaisina. Kaksitumainen vaihe vastaa kasvien ja eläinten kromosomistoltaan kaksinkertaisia eli diploideja soluja. Kantasienten suvullisen lisääntymisen alkuvaiheessa yhtyvien haploidien rihmastojen väliseinät kuitenkin hajoavat ja rihmastot muuttuvat tilapäisesti monitumaisiksi (KUVA 12).

Monitumainen rihmasto voi olla joko ERI- tai SAMATUMAINEN. Eritumaisessa (HETEROKARYOOTTISESSA) rihmastossa tumat ovat geneettisesti erilaisia, kun taas samatumaisessa (HOMOKARYOOTTISESSA) rihmastossa kaikki tumat ovat samanlaisia. Yksitumainen rihmasto on aina myös samatumainen. Kaksitumainen rihmasto on yleensä eritumainen, mutta se voi olla myös samatumainen, jos sieni on ITSEFERTIILI. Jos rihmasto on itsefertiili ja suvullinen lisääntyminen tapahtuu itsehedelmöityksenä, laji on HOMOTALLINEN ja rihmaston geneettinen rakenne pysyy samanlaisena suvullisen lisääntymisen jälkeen. Jos lajin suvullinen lisääntyminen vaatii kahden geneettisesti erilaisen samatumaisen haploidin rihmaston yhtymistä, laji on HETEROTALLINEN. Hedelmöityksen jälkeen heterotallisen lajin rihmastossa on geneettisesti erilaisia tumia (TIETOLAATIKKO 1).

TIETOLAATIKKO 1. TETRAPOLAARINEN JA BIPOLAARINEN HETEROTALLISUUS

Sieniä, joiden suvullista lisääntymistä säätelevät eri kromosomeissa sijaitsevat lokukset *MATA* ja *MATB*, nimitetään TETRAPOLAARISIKSI. Näillä lajeilla on neljä erilaista rihmastojen paritumisreaktiota, kun haploidit itiöt ovat syntyneet samassa itiöemässä. Vain paritumisreaktiot, joissa sekä *MATA*-että *MATB*-lokuksien alleelit (A- ja B-paritumistekijät) ovat erilaiset, johtavat suvulliseen lisääntymiseen (TIETOLAATIKKO 2). MULTIALLEELISET *MATA*- ja *MATB*-lokuksiset poistavat tämän rajoituksen ja tekevät paritumisen mahdolliseksi paljon laajemmin eri sienigenotyypeistä peräisin olevan itiömateriaalien välillä. Kantasienet voivat kotelosientien tapaan olla myös BIPOLAARISIA, jolloin ainoastaan *MATA*-lokuksen erilaiset alleelit säätelevät paritumista. Tällöin *MATB*-lokuksella ei ole sienikannan identiteettiä säätelevää tehtävää tai se on menetetty.

On tärkeä ymmärtää, että sienten suvulliseen lisääntymiseen liittyvien MORFOLOGISTEN rakenteiden (sukusolut, sukusolupesäkkeet ja itiöemät) kehitys on tapahtumana erillinen eikä liity suvullisen yhteensopivuuden geneettiseen määräytymiseen. Erilaisten pariuminiseen vaikuttavien geneettisten valintatekijöiden suuren määrän vuoksi esimerkiksi halkiheltalla (*Schizophyllum commune*) on 27 000 pariumintyyppiä. Suvullisten rakenteidensa puolesta sienet voivat olla YKSIKOTISIA (♂- ja ♀-pesäkkeet sijaitsevat samassa yksilössä) tai KAKSIKOTISIA (♂- ja ♀-pesäkkeet sijaitsevat eri yksilöissä). Suvulliset rakenteet voivat olla myös erilaistumattomia, kuten suurimmalla osalla sienistä. Tällöin sukusolupesäkkeiden vastineina toimivat kasvulliset rihmat ja sukusoluina rihmojen tumat.

5.2 ELINKIERROT

Vanamo Salo

Elinkierrolla tarkoitetaan sienen kaikkia elämänvaiheita, toisin sanoen elinkaarta, alkaen yhdestä itiömuodosta ja ulottuen seuraavan sukupolven vastaavaan vaiheeseen (Kirk ym. 2008). Elinkierrossa ovat keskeisesti esillä sienelle tyypilliset lisääntymis- ja leviämistavat. KEHITYSKIERTO on elinkierrolle läheinen käsite, joka useimmilla eliöillä tarkoittaa kehitystä yksisoluisesta tsygootista monisoluiseksi lisääntyväksi eliöksi, joka lopulta kuolee. Yksisoluisen kehityskierto koostuu jakautumisesta kahdeksi elämänsä jatkavaksi tytärsoluksi. Elinkiertojen yksityiskohdissa voi olla paljon eroja jopa lähisukuisten lajien välillä (Moore-Landecker 1982; Alexopoulos ym. 1996).

5.2.1 ELINKIERTOJEN PERUSKÄSITTEET JA YLEISET PIIRTEET

Sienten elinkierrot voivat olla yksinkertaisia tai hyvinkin monivaiheisia. Useimpien sienten elinkierrossa vuorottelevat kromosomistoltaan yksinkertainen ja kaksinkertainen elämänvaihe (HAPLO- ja DIPLOFAASI). Sienikunnan erikoispiirteenä on kaksitumainen vaihe, jossa kaksi haploidia tumaa on samassa solussa pitkähkön ajan yhtymättä toisiinsa. Sieniryhmien välillä on huomattavia eroja näiden eri elämänvaiheiden kestossa. Sienille on tyypillistä, että haplofaasi on pitkä ja että useimpien sienten kasvulliset rihmat ovat haploideja. Kantasienten rihmastot ovat kuitenkin kaksitumaisia. Sienillä diploidi monisoluisen elämänvaihe on erittäin harvinainen ja diploidi yksisoluisen elämänvaihe puolestaan tavallinen ilmiö.

Eliöiden suvulliseen lisääntymiseen liittyviä käsitteitä ovat tsygoottinen ja sporinen meioosi. TSYGOOTTINEN MEIOOSI on tyypillinen sienille