

## BİTKİLERDE UYUŞMAZLIK SİSTEMLERİ

Sevim SAĞSÖZ (1)

### ÖZET

*Stigma üzerinde polen danesinin çimlenememesi veya stil içerisinde polen tüpünün gelişememesi durumunu ifade eden uyumsuzluk sistemleri, genetik davranışlarına göre Gametofitik ve Sporofitik uyumsuzluk olmak üzere iki kısma ayrılır.*

*Gametofitik uyumsuzlukta, polenlerin fonksiyon kabiliyetlerini bir seri allel gen ( $S_1, S_2, S_3, S_4 \dots S_n$ ) tayin eder. Eğer stilusda polendeki gen bulunursa polen tüpünün gelişmesi engellenir, uyuşma gösteremez.*

*Sporofitik uyumsuzluk iki kısma ayrılır. 1- Homomorfik grup : Polen danesi ve tüpünün davranışı diploid genotip tarafından kontrol edilir. 2- Heteromorfik grup: Uyumsuzluk reaksiyonu üreme organları bakımından iki veya daha fazla farklı çiçek tipinin bulunmasından meydana gelir. Bu son grup; (a) dimorfik türler, (b) trimorfik türler olarak iki kısma ayrılmaktadır.*

*Uyumsuzluk bitki ıslahı yönünden çok büyük bir öneme sahiptir.*

Uyumsuzluk (incompatibilite) terimi polen tüpünün stil boyunca uzanmasının ve döllenmenin sekteye uğraması anlamında kullanılır.

Uyumsuzluk terimi kısırılık (sterilite) ile karıştırılmamalıdır. Çünkü, kısırılık kromozom anormalliklerinden veya gametlerin meydana gelmesini ve embriyo gelişmesini etkileyen fizyolojik bozukluklardan dolayı canlı tohum teşekkülüne engel olunması olayını ifade eder. Kendine döllenmenin önlenmesi yani kendine uyumsuzluk, genellikle birçok türde meydana gelir. Oysa, çapraz uyumsuzluk (cross-incompatibilite) kendine uyumsuz türlere ait akraba bitkilerin çaprazlanmasından ortaya çıkan bir durumdur. Stigma üzerinde polen danesinin çimlenememesi veya stil içerisinde polen tüpünün gelişememesi yani uyumsuzluk, genotip tarafından ve stil ile polen arasındaki interaksiyonları kontrol eden genetik mekanizmalar tarafından meydana getirilir. Bu durum, Leguminosa, Rosacea, Sola-

(1) Doç. Dr. Sevim Sağsöz, Atatürk Üniversitesi Ziraat Fakültesi Öğretim Üyesi.

nacea, Compositae, Cruciferae, Papaveracea ve Graminea familyalarını içine alan pek çok çiçekli bitkide yaygındır. East (1940) kendine uyumsuzluğun çiçekli bitkilerin 300 türünden fazlasında meydana geldiğini ve uyumsuzluğun evolusyonda önemli bir rol oynadığını ileri sürmüştür.

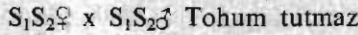
Uyumsuzluk sistemlerinin esas fonksiyonu kendilemeye engel olma ve akraba olmayan fertler arasında melezlemeyi teşvik etmektir. Kendilemeyi önleme şubakımdan gereklidir: Hermafrodit türlerde inbreed projenilerde gümrak büyüme kaybolur ve adaptasyon kabiliyeti düşer. Bazı bitkilerde inbreeding, sex organlarının farklı bitkilerde (diocious) veya aynı bitkilerin farklı yerlerinde (monocious) bulunmasıyla önlenmiş olur.

Uyumsuzluk sistemleri genetik davranışlarına göre Gametofitik ve Sporofitik uyumsuzluk diye iki kısma ayrılır.

### GAMETOFİTİK UYUŞMAZLIK

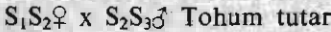
Bu sistem ilk defa East ve Mangelsdorf tarafından 1925 yılında diploid bir tür olan *Nicotiana sandrae* bitkisinde bulunmuştur. Burada polenlerin fonksiyon kabiliyetlerini bir seri gen tayin eder ( $S_1, S_2, S_3, S_4, \dots, S_n$  multipli allel serisi). *Trifolium* türleri, *Melilotus officinalis*, *Prinus avium* dahil birçok bitki türünde meydana gelmektedir. Diploid dokular bu allelerden farklı iki tanesini taşır. Hiçbir zaman birbirinin aynı olan iki gen bir arada bulunmaz. Polen danesinde tek bir tanesi bulunur. Her allel, polen ve stilde bağımsız etki gösterir. Uyumsuzluk reaksiyonu stilusun (dişicik borusunun) her hangi bir yerinde meydana gelir. Eğer stilusda polendeki gen bulunursa, polen tüpünün gelişmesi engellenir, kendine uyumsuzluk (parasterilite) ortaya çıkar. Stigma dokusunda bulunan genleri taşıyan polen tozları uyuşma gösteremez (Şekil 1).

Uyumsuz tozlaşma (incompatible)



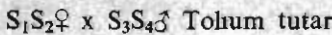
Aynı genotipe sahip olduğundan bu melezlemede uyumsuzluk vardır. Çünkü  $S_1$  ve  $S_2$  genlerini taşıyan çiçek tozları  $S_1S_2$  genlerini taşıyan dişicik borusunda gelişemezler.

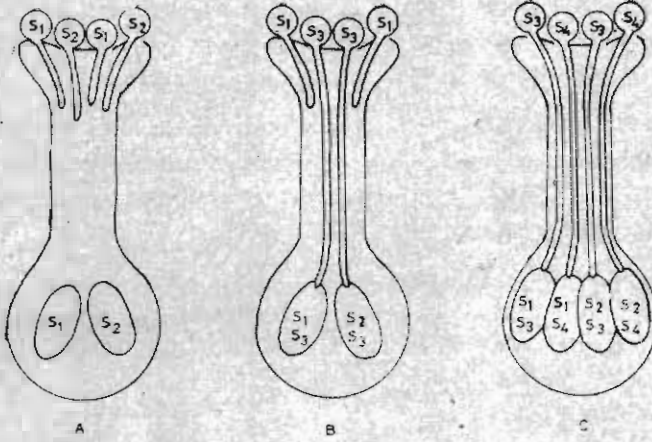
Yarı uyşur tozlaşma (semi-compatible)



Dişi genotip yeniden elde edilemez, çünkü  $S_3$  polen tüpleri stilde durdurulur. Projenilerin her ikisi de dişi ebeveyn ile, yalnız birisi erkek ebeveyn ile uyşur.

Uyuşma olan tozlaşma (compatible)





Şekil 1- Uyuşan ve uyuşmayan tozlaşmada polen tüpünün büyümesi. A: Polan tüpleri benzer allelleri taşıyan stil içinde büyüyemez. B: Sadece stildekinden farklı allele sahip polen tüpü normal gelişir. C: Stildekinden farklı allellere sahip tüm polen danelerinin tüpleri normal gelişir.

S<sub>3</sub> ve S<sub>4</sub> pollenleri döllenmede yer alır. Her iki ebeveynin genotipleri yeniden ortaya çıkar. Bütün döller her iki ebeveyn ile uyuşur. Yarı uyuşan ve tam uyuşan tozlaşmaların her ikisinde de genellikle homozigot genotipler elde edilemez.

### S Allenlerin sayısına saptanması:

Kendine uyuşan iki bitki melezlenir. Eğer tohum elde edilemezse her iki bitki aynı allele sahiptir. Eğer tohum elde edilirse bu bitkiler ortak bir allele sahip veya ortak alleleri yoktur. Hangi durumda olduğunu anlamak için F<sub>1</sub> dölü iki ebeveyn ile geriye mezlelenebilir veya F<sub>1</sub> döllerini kendi aralarında mezlelenebilir. Eğer ebeveynler ortak bir allele sahipler ve yeterince şansa bağlı melezleme yapılmış ise, mezlelerin % 50'sinin tohum vermesi gerekir. Eğer ebeveynler ortak allele sahip değilse mezlelerin % 75'i tohum vermelidir.

### Gametofitik uyuşmazlığın giderilme yolları:

1- Bud polinasyon: Bu ilk defa Kakizaki tarafından ikinci dünya harbinden hemen önce ve sonra Brassicalarda uygulanmıştır. Tomurcuklanma devresinde veya çiçeklenme periyodunun sonunda tozlaşma yapılması.

2- Stilde durdurucu bölgenin kesilmesi ve stigmatı taşıyan kısmın kesilen yere tekrar yerleştirilmesi.

3- Colchicine kullanarak tetraploidin meydana getirilmesi: Polen danesi iki farklı S alleli taşıdığı zaman alleller arasında meydana gelen bir çeşit interaksiyon, uyuşmazlığın uyuşur duruma dönüşmesine neden olabilir.

4- Kendilemeden hemen önce radyasyona tabi tutulan *Petunia* ve *Lilium* stilleri uyuşur duruma geçer. Bu durum S lokusu aktivitelerinin geçici olarak durdurulmasından ileri gelir.

5- Çiçeklenme esnasında bitkilerin ve çiçeklerin ısı işlemlerine tabi tutulması: Araştırmacılar bazı bitkilerde, yüksek ısıya maruz bırakıldıklarında uyuşmazlık etkisinin zayıflayabileceğini buldular. Bu işlemin sonunda polen tüpleri gelişmelerine devam edebilmektedirler.

### İki Lokusun Kontrol Ettiği Gametotifik Uyuşmazlık :

Bu genetik sistem çavdarda (*Secale cereale*) çayır yumağı (*Festuca pratensis*), şeker pancarı (*Beta vulgaris*), Meksika *Solanum* türlerinde ve diğer bazı bitkilerde meydana gelmektedir. Her lokus multipli allele sahiptir ve uyuşmazlık polen ve stilde duplikasyona uğramış lokusta bulunan allelerdeki tamamlayıcı interaksiyona bağlıdır.

$$S_1 S_2 R_1 R_2 \text{♀} \times S_1 S_3 R_2 R_3 \text{♂}$$

$S_1 R_2$  - uyuşmaz

$S_1 R_3$  - uyuşur

$S_3 R_2$  - uyuşur

$S_3 R_3$  - uyuşur

$S_1 R_2$ 'yi tetraploid yapmakla uyuşmazlık kırılmaz. Sadece doz artırılmış olur.

### SPOROFİTİK UYUŞMAZLIK

*Homomorfik Grup*: İlk defa Hughes ve Bobcock tarafından 1950 yılında keşfedilmiştir. Bu sistem bir seri allele sahip tek bir lokusa, fakat polenin davranışı polen veren bitkinin (Sporofitin) genetiğine bağlıdır. Polen ve stildeki alleller dominansi veya ayrı ayrı etki gösterebilirler. Durdurucu etki genellikle stigmanın yüzeyinde meydana gelir. Bu sistem özellikle Compositae ve Cruciferae familyasına ait bitkilerde görülür. Örneğin, *Parthenium argentatum*, *Brassica sp.* ve *Theobroma cacao* (Kakao). Kakao bitkisinde uyuşmazlık reaksiyonu embriyo kesesinde yer alır.

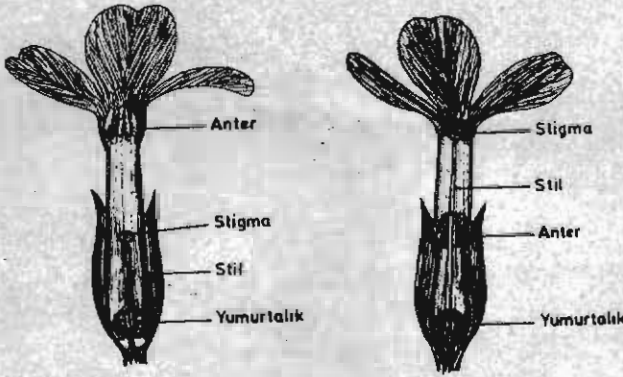
Sporofitik uyuşmazlık, sporofitin (ana bitkinin) diploid nükleusu tarafından kontrol edilir. Diğer bir ifade ile her polen danesinin veya tüpünün davranışı



diploid genotip tarafından ayarlanır. Sonuç olarak, polen ve stilin her ikisinde bağımsızlıktan tam dominansiye kadar değişen interallellik interaksiyon örnekleri meydana gelebilir. Tam dominansı bulunduğu polen stil reaksiyonları sadece bir tiptir. Örneğin, eğer polende  $S_1$ ,  $S_2$ 'ye dominant ise bir  $S_{1,2}$  bitkisinin bütün polenleri  $S_1$  etkisi gösterecek ve polen tüpünün  $S_1$  veya  $S_2$  genetik yapısını hesaba almaksızın  $S_2$ 'yi taşıyan stilin içine girebilecektir. Bundan başka adı geçen  $S_1$ , stildeki diğer bütün allellere dominanttır. Bir  $S_{1,2}$  bitkisinin bütün polenleri  $S_1$  taşıyan stil üzerinde uyuşmaz olacaktır (dişi ebeveyn erkek ile ortak bir  $S_2$  alleli taşısada sonuç aynı).

**Heteromorfik grup:** Bazı bitki türlerinde uyuşmazlık reaksiyonu, üreme organları bakımından iki veya daha fazla farklı çiçek tipinin bulunmasından meydana gelir.

**Dimorfik Türler:** Primula, Linum, Fagopyrum. Primula türleri stil uzunluğu ve anter pozisyonuna ilave olarak polen ve stigma hücreleri büyüklüğü bakımından da iki farklı çiçek yapısına sahiptir (Şekil: 2). "Pin" bitkileri büyük stigma hücrelerine ve küçük polen danelerine, "thrum" bitkileri küçük stigma hücrelerine ve büyük polen danelerine sahiptir. Primula da "Pin" ve "thrum" tipi bitkilerde gösterilen tüm kompleks karakterler iki allele (S ve s) sahip tek bir lokus tarafından idare edilir.



Şekil: 2- *Primula elatior*'da Heterostil.

İki genotip vardır:

Ss-thrum — Kısa stil, uzun stamen

ss-pin — Uzun stil, kısa stamen

Tam uygun kombinasyonlar:

Pin x thrum (ssxSs) veya thrum x pin (Ssxxss)

Her ikisinde eşit sayıda "pin" ve "thrum" bitkilerinden ibaret döller meydana getirirler.

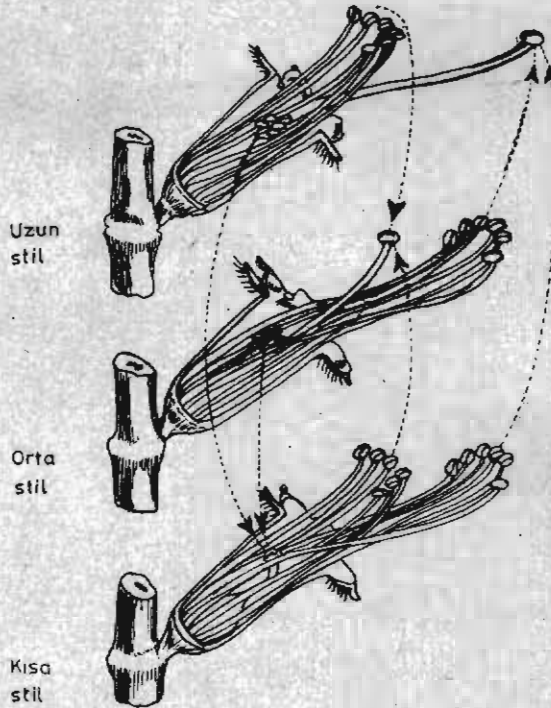
"Thrum" (Ss) den S ve s allelerine sahip polen, "pin" stilin (ss) de uyuşur, aynı şekilde "pin" den meydana gelen s poleni "thrum" (Ss) üzerinde uyuşur. Fakat S ve s polenlerinin her ikisi de kendilendiklerinde uyuşmazlar veya çok az uyuşurlar. Böylece burada uyuşmazlığın diploid sporofit tarafından meydana geldiği görülmektedir. Oysa, gametofit sistemde uyuşmazlık haploid polen tarafından meydana gelmektedir.

**Trimorfik Türler:** *Lythrum* ve *Oxalis*. Bunlar üç tip çiçek ihtiva ederler. Uzun, orta, kısa stil ve anter durumları vardır. Her çiçek stilden ve birbirinden uzunluk bakımından farklı iki organ takımına sahiptir. *Lythrum salicaria* bitkisi buna örnek olarak gösterilebilir (Şekil: 3).

Stildeki ve anterdeki boy farklılıkları S ve M bağımsız genleri tarafından kontrol edilir ve S geni M'ye epistattır. Görülen herhangi bir anter pozisyonundan meydana gelen polen sadece aynı pozisyondaki bir stil ile uyuşur.

Farklı formların genetik yapısı bağımsız iki lokusa (ki bunlar M ve S) dayanır. S ve M her biri aşağıdaki gibi iki allele sahiptirler.

Uzun stil	sm (mmss)
Orta stil	sM (Mmss veya MMss)
Kısa stil	SM veya Sm (MmSs, mmSs, MMSs, MMSS veya mmSS)



Şekil: 3- *Lythrum salicaria*'da Tristil.

Dominant S alleli kısa stil meydana getirir ve M'ye epistattır, resesif s alleli homozigot şartlarda orta veya uzun stil formları teşkil eden M ve m ile interaksiyon halindedir.

**Sporatifik uyumsuzluğu gametofitik uyumsuzlıktan ayıran en önemli özellikler:**

1- S lokusundaki homozigotlar polen ve stilde alleller arasındaki dominansi veya dominansinin ters dönmesinden dolayı kendine uyuşur şartlar sık sık meydana gelir. Bu bakımdan uyumsuzluğun sporofitik sistemleri, kendilemeyi azaltmada gametofitik sistemler kadar etkili değildir.

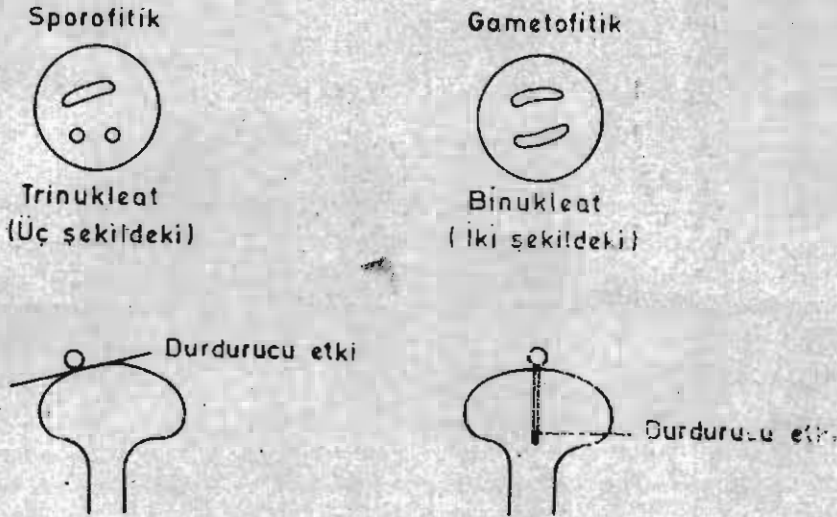
2- Bir uyumsuzluk grubu iki genotip ihtiva edebilir. Örneğin,  $S_1$ ,  $S_2$  ve  $S_3$ 'e dominant olduğunda  $S_{1,2}$  ve  $S_{1,3}$  aynı gruba girer.

3- Polen ve stilde dominansinin değişmesi ayrı ayrı melezlemelerdeki uyumsuzlukta sık sık resiprokal farklılıklar ortaya çıkarabilir. Örneğin, stil ve polenin her ikisinde de  $S_1$   $S_3$ 'e dominant, stilde  $S_1$   $S_2$ 'ye dominant ve polende  $S_2$ 'ye resesif. Bu durumda  $S_{1,3} \text{♀} \times S_{1,2} \text{♂}$  nin resiproku  $S_{1,2} \text{♀} \times S_{1,3} \text{♂}$  uyumsuz olmasına karşın kendisi uyuşacaktır.

4- Bir aile üç çapraz-uyuşur (cross-compatible) grup ihtiva edebilir, gametofitik durumda açılan sınıfların sayısı iki veya dördür.

5- Gametofitik sistemde polen daneleri genellikle binukleat (iki çekirdekli) dir. Bunlarda generatif çekirdeğin bölünmesi geciktiği için durdurucu etki stildedir.

Sporofitik sistemde polen daneleri genellikle trinukleat (üç çekirdekli) dir, durdurucu etki stigma üzerinde meydana gelir (Şekil: 4).



Durdurucu etki Sporofitik sistemde daha etken

Şekil: 4- Gametofitik ve sporofitik sistemlerde durdurucu etki.

Kakaoda uyuşmazlığı kontrol eden sporofitik sistem, uyuşmazlık etkisinin embriyo kesesinde meydana gelmesinden dolayı ilginçtir. Bütün polen tüpleri stile girer ve embriyo kesesine ulaşır. Fakat dişi ve erkek gametlerde S alleleri benzer olduğunda yumurta ve endosperm çekirdeklerinde döllenme meydana gelmez. Bu sistem kompleks bir dominansa sahip olan en az beş S allelin kontrolü altındadır. S'nin diğer bağımsız lokusları bu tip sporofitik mekanizmanın meydana gelmesinde fonksiyonel olabilir.

### UYUŞMAZLIK MEKANİZMASININ ESASI

Polen danesinin çimlenmesinin ve polen tüpünün stil içerisinde normal büyümesinin engellenmesi sadece canlı bitkide incelenebilir. Sun'i ortamlarda yapılan çalışmalar başarısız olmaktadır.

Uyuşmazlık reaksiyonu, polen tüplerinin stile girmelerinin sekteye uğraması esnasında veya stil dokusunda polen tüpünün büyümesinin durdurulduğu devrede incelenebilir. Polen danesinin çimlenmesinin veya polen tüplerinin stigmadan içeri girmelerinin engellenmesi *B. oleracea* ve *Raphanus sativus* gibi birçok türde meydana gelmektedir. Bu tür reaksiyonlar trinukleate dediğimiz üç çekirdekli polenlere sahip bitkilerde görülür. Oysa, bu kuralın aksine üç çekirdekli polene sahip *Helianthus annuus*'da durdurucu etki stilde ve *Beta vulgaris*'te yumurtalıkta oluşur. Stigması kaldırılan *B. oleracea*'da uyuşmazlığın giderilmesi mümkün olmuştur. Burada uyuşmazlık reaksiyonu polen danesi ile stigmanın değindiği tabakada meydana gelmektedir.

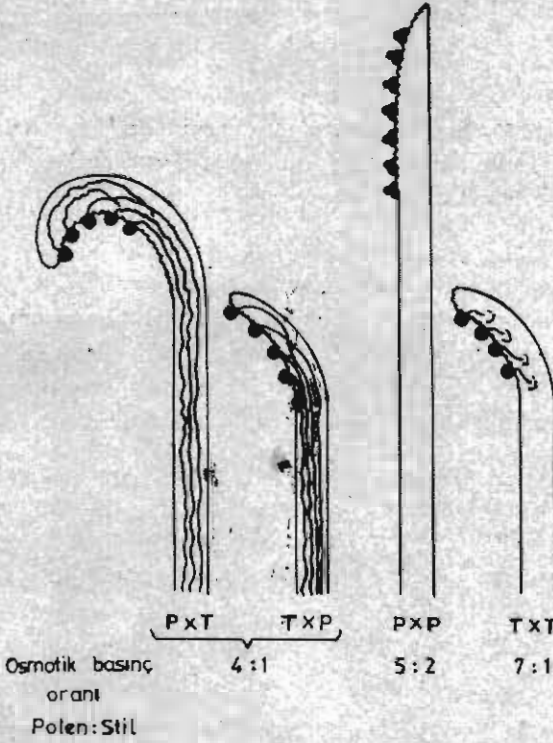
İki çekirdekli polen danesine sahip türlerde, polen danesinin çimlenmesi uyuşan ve uyuşmayan tozlaşmalarda genellikle normaldir. Uyuşmayan polenler stil içerisinde büyürken durdurucu etki ile karşılaşır.

Durdurucu etkinin derecesi türler arasında ve aynı türün genotipleri arasında, tozlaşma zamanındaki çevre koşullarına bağlı olarak değişiklik gösterir. Lewis (1942) uyuşan polen tüpü büyüme oranının ısı yükselmesi ile arttığını ortaya koymuştur. Diğer taraftan uyuşmayan polen tüplerinin büyümeleri daha yüksek ısı derecelerinde yavaşlar. Bu durum uyuşan ve uyuşmayan polen tüplerinin büyüme oranlarının farklı fizyolojik faktörler tarafından idare edildiğini göstermektedir.

Bir di-stil tür olan uyuşmaz *Linum grandiflorum*'da pin x pin tozlaşma durumunda polen danelerinin çimlenmelerinin engellendiği veya thrum x thrum kombinasyonunda polen tüplerinin stil içine girmelerinden hemen sonra patladıkları görülmektedir (Şekil: 5).

Lewis bu garip davranışın polen danesi ve stil dokusunun nisbi turgor basıncı ile ilgili olduğunu ileri sürmüştür. "Pin" ve "thrum" bitkilerinin stil dokularının sırasıyla % 11 ve % 20 sükröz solusyonuna eşit olduğu, diğer taraftan polenlerde





Şekil: 5- *Linum grandiflorum*'da uyumsuzluğun esasının çizimle açıklanması (P = Pin., T = Thrum).

ösmotik basınçın sırasıyla % 80 ve % 50'ye eşit değerde olduğu bulunmuştur. Uyuşmaz olanlarda, thrum x thrum eşleşmelerinde polendeki ösmotik basınçın stildeki ösmotik basınca oranı 7:1'dir ve bu geniş ösmotik basınç oranı suyun alınımını hızlandırması sonucunda polen tüpü parçalanır. Pin x pin durumunda ise çok dar bir ösmotik basınç oranı polenin suyu çekmesini sekteye uğratar. Oysa, bütün uyuşan tozlaşmalarda orta bir ösmotik basınç oranı (4:1) vardır. Olay hücre içinde çoğu kez meydana gelen böyle bir basit reaksiyondan mı yoksa, uyumsuzluk (incompatibilite) genlerinin önderliğinde bazı özel maddelerin meydana gelmesinden mi ortaya çıkıyor bu husus bilinmemektedir.

#### Uyuşmazlık reaksiyonu için birkaç mekanizma ileri sürülmektedir:

1- *Tamamlayıcı uyarma* (Complementary stimulasyon): Bu görüşe göre, uyuşan polen tüpleri, uyuşmayan polen tüplerinden daha hızlı büyür. Çünkü, uyuşanlar polende taşınan maddenin (substansın) tamamlayıcısı olan, stildeki bir madde tarafından uyarılırlar. Uyuşmayan tüplerin yavaş büyümeleri ise büyümeyi hızlandırıcı maddenin mevcut olmaması veya polen ve stildeki maddeler arasında tamamlayıcılığın bulunmamasından ileri gelir.

İtiraz: Polen tüpü büyümesi durdurucuların bulunmadığı sun'i bir ortamda elde edilebilir. Bir lokusun bütün allellere etkili olan çok fazla uyarıcıya ihtiyaç vardır.

2- *Durdurucu mekanizma*: Uyuşmayan tüplerin büyümelerinin durdurulması; özellikle stil ve stigmadaki aynı allellere sahip polene karşı durdurucu bir maddenin meydana gelmesi nedeniyle olmaktadır. Her stile sadece iki durdurucu madde gereklidir.

Yüksek ısılarda, uyuşan polen tüpleri ile karşılaştırıldığında, uyuşmayanların farklı büyüme oranlarına sahip olmaları, uyuşmazlığın bir durdurucu reaksiyona dayandığını desteklemektedir. Gerçekte, uyuşmaz tüplerin daha yüksek ısılarda yavaş büyümeleri, bu koşullarda daha fazla bir durdurucunun meydana getirildiğini veya durdurucunun daha aktif olduğunu ima etmektedir.

Farklı sıcaklıklarda polen tüplerinin farklı büyümeleri, tamamlayıcı uyarıcı reaksiyona dayanılarak kolayca açıklanamaz. Çünkü bu teoride, gerek uyuşan gerekse uyuşmayan polen tüplerinin yüksek ısılarda büyüme oranlarında bazı artışlar göstermeleri gerekir. Durdurucu mekanizmayı destekleyen daha fazla delil gösterilebilir. Örneğin, tri-stil tür olan *Lythrum salicaria*'de aynı anter pozisyonundan alınan polen tüplerinde yapılan ölçümlerde, farklı uyuşmaz stillerde çok farklı büyüme oranlarına sahip oldukları görülmüştür.

3- *İmmunogenetik kavram*: Bu, stigmadaki durdurucu etki ile sporofitik uyuşmazlığa sahip *Brassica oleracea var. capitata* ile yapılan çalışmalara dayanır. Bu çalışmalarda polende mevcut olmayan spesifik antijenlere (protein) sahip farklı S genotipli stigmalar bulunmuştur. Bu proteinler polenlerin çimlenmesi ve polen tüplerinin büyümesi için gerekli olan enzimleri düzenlerler. Uyuşmaz çiftleşmelerde, bu stigma proteinleri polen genotipleri ile interaksiyona girerek enzimlerin sentezini önlerler. Bu sistem durdurucu mekanizmanın çok özel bir durumudur.

4- *Regulator-operon model*: Gametofitik uyuşmazlığa uygulanmıştır. Burada S allelleri polen tüpü metabolizmini düzenleyici iki operon takımını kontrol eden regulator genler olarak kabul edilmiştir. Bir takımı uyuşan, diğer takımı uyuşmayan reaksiyonları kontrol ettiği ileri sürülmektedir.

## UYUŞMAZLIK LOKUSUNDAKİ MUTASYONLAR

Kendine uyuşmaz olanların uyuşur duruma gelmelerini (Sf) sağlayan mutasyonlar gametofitik uyuşmazlığa sahip farklı türlerde doğal ve yapay olarak radyasyonla meydana gelmektedir. Bu mutasyonlar ikiye ayrılır:

1- Devamlı olmayan mutasyonlar: Bunlar diğer generasyonlarda eski hallerine dönerler.

2- Devamlı (kalıcı) mutasyonlar: Bunlar polen reaksiyonunu, stil reaksiyonunu veya her ikisini birden etkileyebilirler.

Polen ve stil reaksiyonlarındaki bağımsız etkiler S lokusunun iki kısımdan ibaret olduğunu ima etmektedir. Lewis, uyumsuzluk geninin iki kısımdan oluştuğunu, bir kısmının stildeki reaksiyonu, diğerinin polende durdurucu etkiyi kontrol ettiğini ileri sürmüştür. Bu iki parçalı yapı iki alt ünite içermektedir. Bunlar Hymenomyces mantarlarında uyumsuzluğu idare eden A geni ve alt üniteleri olarak ortaya konmuştur. Daha ileri bir teknikle birçok gen lokusunun, özellikle kesif bir multipli allelizim gösteren S lokusu kompleks yapısının daha iyi bir şekilde açıklanacağı sanılmaktadır.

Brewbaker ve Natarajan (1960) X ışınları ile radyasyon etkisine maruz bırakılan *Petunia inflata* bitkilerinde tamamen kendine uyuşur polen danelerinin elde edildiğini ve bunlarda fazla bir kromozom parçacığının meydana geldiğini bulmuşlardır.

Bu mutasyonlar S lokusunu içeren kromozom segmentlerinin duplikasyonundan kaynaklanabilir. Böylece bir polen danesindeki iki farklı allel arasında interaksiyon meydana gelebilir, bunun sonunda uyuşma ortaya çıkar.

Diğer olasılıklar S lokusunun kaybolması veya lokuslarda crossing-overin meydana gelmesidir.

Kendine uyuşmayı sağlayan kalıcı değişmelerin (mutasyonların) pratik değerleri vardır. Özellikle meyvelerde meyve gelişimi için farklı varyeteler iç içe (interplanting) dikilebilir. Eğer polen reaksiyonuna etki edilirse baba olarak kullanılan bitkiler ele alınarak "Sf" alleli transfer edilebilir.

## TÜRLER ARASI MELEZLEMELERDE UYUŞMAZLIK

Kural olarak, sadece kendine uyuşan bir tür, dişi ebeveyn olarak kullanıldığı zaman, akraba türler kendi aralarında uyuşur. Örneğin, kendine uyuşan domates türü (*Lycopersicum esculentum*), dişi ebeveyn olarak kendine uyuşmayan türlerle (*L. peruvianum* ve *L. hirsutum*) melezlenir. Bu durumda stilde polen tüpünün büyümesi engellenmez. Oysa, resiprok melezlerinde polen tüplerinin büyümesi engellenir ve melez kısırdir. Bu tek taraflı türler arası uyumsuzluk tipi şu şekilde özetlenebilir.

<u>♀ ebeveyn</u>	<u>♂ ebeveyn</u>	<u>Melezleme</u>
Kendine uyuşmaz	Kendine uyuşur	Başarısız
Kendine uyuşur	Kendine uyuşmaz	Başarılı

Bir kısım cinsler arası melezlemelerde olduğu gibi Solanaceae, Linaceae, Compositae ve Crucifera familyalarını da içine alan birçok familyalarda türler arası melezlemelerde uyuşmada resiprokal farklılıklar bulunmaktadır. Bütün kendine uyuşmaz alleller kendine uyuşan alleleri durdurma özelliğine sahiptir ve bütün kendine uyuşan allellerin herhangi biri kendine uyuşmaz olanı durduramadığından türler arası melezlemelerde tek taraflı uyuşmayan S lokuslarının bir kısım allelleri gerçekten bağımsızdır.

## UYUŞMAZLIK ÜZERİNE POLİPLOİDİNİN ETKİSİ

Diploidlerdeki gametofitik uyuşmazlık, polende tek başına iş gören her bir S alleleine bağlıdır. Bu durum, polen danesinde ikinci mitotik bölünmenin sonuna kadar uyuşmazlık reaksiyonunun başlamasının ertelenmesinden ileri gelmektedir. Böylece polendeki alleller arasındaki interaksiyonu sağlamak olanaksızdır ve bağımsız etki garanti altına alınır.

Autopoliploid bitkilerin meydana gelmesi, kendine ve çapraz uyuşmazlığı değiştirmede bir öneme sahip olabilir. Diploidlerde polen danesi allellik serinin sadece bir alleleine sahip olmasına karşın, tetraploidlerde  $2n$  olan polen danesi bu serinin aynı veya farklı iki elemanına sahiptir. Polenlerde belirli alleller serideki diğer allellere dominantlık gösterebilir, birbiriyle veya stil dokusunun belirli genotipiyle reaksiyon halinde olabilirler.

S allelelerinin fonksiyonu üzerine poliploidinin etkisi incelendiğinde türlerin çok önemli farklılıklara sahip olduğu görülür. Örneğin, doğal poliploid olan *Prinus communis* ( $2n = 34$ ) de kromozom sayısı colchicine işlemi ile 68 e çıkarıldığında uyuşmazlık durumu tamamen ortadan kalkmaktadır. Diğer tarafta *Oenothera organesis* ( $2n = 14$ )'in autotetraploidlerinde uyuşmazlık sadece kısmen ortadan kalkar.

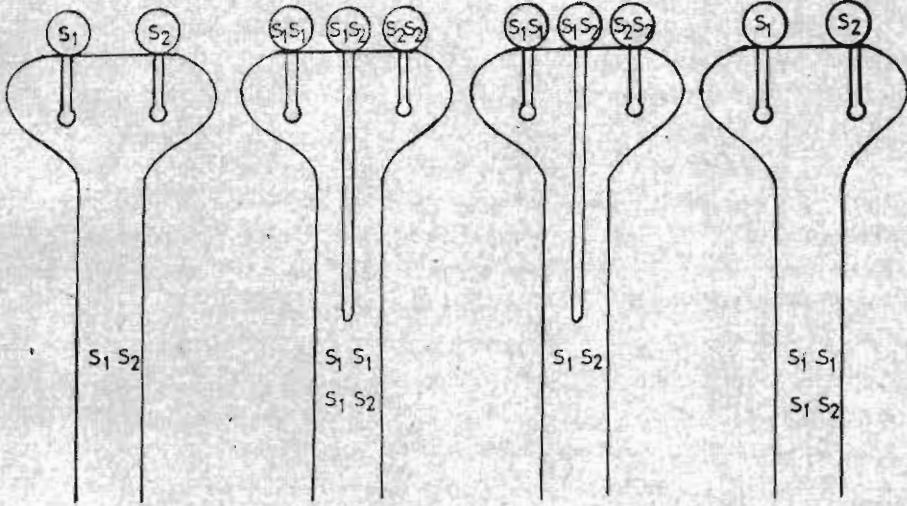
Tütünde, belirli tetraploid genotipler kendine uyuşmaz, diğerleri uyuşur. Benzer durum *Trifolium repens*'de görülmüştür. Atwood tarafından verilen bilgiye göre, farklı uyuşur melezlemeler arasında tohum tutma derecelerinde farklılıklar bulunmasına karşın, araştırmacının tahminine göre  $S_1 S_1 S_2 S_2$  genotipinde olanlar kendine uyuşmaz, oysa  $S_1 S_1 S_3 S_4$  veya  $S_1 S_2 S_3 S_4$  genotipler kendine uyuşur.

Diploid *Petunia axillaris* Lam. bitkisi kendine uyuşmaz olmasına karşın tetraploid döllerini kendine uyuşur.

Lewis, poliploid bitkilerin diploid gametlerinde  $S_2$ ,  $S_3$ ,  $S_4$  ve  $S_6$  allellerinde dominant, bağımsız ve rekabet edebilen olmak üzere üç tip davranış saptamıştır. (Şekil: 6).  $S_6$ 'nın  $S_4$ 'e dominant olması durumunda  $S_{6,4}$  polen daneleri  $S_{3,3-6,6}$  stili üzerinde engellenir fakat  $S_{3,3-4,4}$  stili üzerinde başalıdır. Oysa,  $S_3$  ve  $S_6$  arasındaki rekabet edebilen interaksiyonlar polen danesinde her-allel reaksiyonunun



bozulmasına neden olur ve  $S_{3,3,6,6}$  bitkileri kendine uyuşur. Rekabet edebilen reaksiyonlar sadece polen danesi iki farklı allel (heteroallelik polen danesi) taşıdığı zaman meydana gelir.



Kendilenmiş diploid uyuşmaz      Kendilenmiş tetraploid uyuşur      Diploid x tetraploid uyuşur      Tetraploid x diploid uyuşmaz

Şekil: 6- Diploid ve tetraploidler arasındaki uyuşmanın şekille açıklanması - Polendeki alleller arasındaki interaksyonun gerek  $S_1$  ve gerekse  $S_2$  uyuşmazlık reaksiyonunu bozması nedeniyle ( $S_{1,2}$ ) diploid polen  $S_{1,1,2,2}$  stilinde uyuşur.

Buraya kadar sözü edilen tüm uyuşmazlığın kırılması durumları, uyuşmazlıkta gametofitik kontrole sahip çeşitlerde görülür. Polen danesinin oluşmasından önce uyuşmazlık reaksiyonunun meydana geldiği sporofitik sistemlere sahip diploid türlerde, iki allel, S geni etkisinin başladığı zaman normal olarak aynı hücrede bulunurlar. Tetraploid gametofitik türlerde stil reaksiyonunun stabilitesi üzerindeki doğal seleksiyonun etkisine benzer olarak, diploid sporofitik türlerin polen danelerindeki alleller arasındaki interaksyonların, seleksiyonla saf dışı edilmiş olması beklenebilir. Öyleki; sun'î poliploidlerdeki uyuşmazlığın kırılması olası değildir. Bu durum *Parthenium argentatum* gibi sporofitik türlerin autotetraploidlerinde saptanmıştır. Sporofitik tetraploidlerde kendine ve çapraz uyuşma testleri, diploidlerdekinin aynı sonuçları ortaya koymuştur.

Bununla beraber, diploid gen etkisi ilk defa polen danelerine sokulduğu zaman ve doğal seleksiyonla sağlanamayan interaksyonlar elemine edildiğinde, poliploidinin uyuşmazlık reaksiyonlarındaki değişimleri etkiliyebileceği ortadadır. Kültür bitkilerinin kendine fertil poliploid formlarının meydana gelmesi, uyuş-

mazlık üzerinde gametofitik etkiye sahip türlerde, poliploidinin çok başarılı olabileceği beklenebilir.

### YALANCI UYUŞMA

Yalancı uyuşma, aynı S allellerine sahip bitkiler arasında kendine ve çapraz tozlaşma yoluyla düşük bir orandaki kural dışı döllenmeyi ifade eder. Birçok bitkide yalancı uyuşmanın meydana gelmesi, bilinçli yapılan tozlaşmaya bağlıdır ve birçok çalışmalarda tozlaşma elle yapılarak sonuç alınmaktadır. Doğal şartlar altında kendine uyuşmaz türlerin çoğalmasında önemli bir rol oynayabileceği şüphelidir. Çünkü, uyuşmaz polen tüpleri uyuşanlara göre çok yavaş büyür ve şansa bağlı tozlaşma şartlarında genellikle uyuşanlarla yarışamazlar. Bitki ıslahında yalancı uyuşma, gametofitik uyuşmazlık sistemine sahip türlerde, homozigot S genotiplerinin izolasyonu için tek yol olmasından dolayı yararlı olabilir.

Benzer allelere sahip gametler arasında kural dışı tozlaşmanın görülmemesi, gametofitik uyuşmazlıkta olduğu gibi her allelin bağımsız etkisinin bulunduğu zaman kesindir. Yalancı uyuşmazlık derecesi ışık, ısı ve rutubet gibi çevre şartları tarafından etkilenir. Bazı türlerde çiçeklerin geliştiği tomurcuklanma devresindeki tozlaşmalarda ve geç sonbaharda, uyuşmaz genotiplerde yalancı uyuşmanın arttığı görülmektedir. Tomurcuklanma devresindeki yalancı fertilitate, olgunlaşmamış çiçeklerde durdurucu etkinin düşük seviyede olmasından ileri gelebilir. Mevsim sonundaki yalancı uyuşma ise, bitkilerin metabolizmalarının daha az aktif olduğu zaman uyuşmazlık reaksiyonunun zayıflaması sonunda meydana gelebilir. Nedeni bilinmemekle beraber *Trifolium pratense*'de ya tek bir bitkinin içinde veya farklı bitkiler arasında vejetatif kısımların aşılınması yalancı uyuşmanın oranını arttırmaktadır.

Düşük konsantrasyonlarda borik asit, büyüme hormonları, stil ve stigmanın kesilmesi gibi işlemler de yalancı uyuşmayı etkiler. Bununla beraber bu işlemlerin hiç birisi uyuşmazlık sistemlerinde genel bir etkiye sahip olmadığı gibi bahsedilen etkilere her zaman kesin değildir.

Yalancı uyuşmanın birçok halleri bu faktörlerin herhangi biri ile ilgili olmayacağı ve uyuşmazlık reaksiyonunun meydana gelmesinin engellenmesi, uyuşmazlık lokusunda yeteri kadar allelin bulunmaması ile ilgili olabileceği bildirilmiştir. *Trifolium hybridum*'da her biri yalancı uyuşmanın karakteristik bir seviyesine ait iki tip allel bulunduğu ileri sürülmüştür. Bu çalışmada yalancı uyuşma Saa ♀ x Saa ♂ melezine göre Sab. ♀ x Saa ♂ melez tipinde daha fazla bulunmuştur. Bu durum, Sab bitkilerinin stilinde a ve b alleleri arasındaki interaksiyon, Sa'nın durdurucu etkisinin zayıflamasının nedeni olduğunu ima etmektedir. Bu bulgular göstermektedir ki, sporofitik uyuşmazlığın özelliğine benzer, stildeki interallelik interaksiyonlar gametofitik uyuşmazlık sistemlerine sahip türlerde de bazen meydana gelebilmektedir. İleri sürülen diğer bir açıklamada, S allelle-

rinin etkisinin zayıflamasına neden olan modifikasyon etkisi ve kusurlu uyumsuzluk reaksiyonuna sahip S allellerinin mutasyona uğramasıdır.

### UYUŞMAZLIK VE BİTKİ ISLAHI

*Trifolium pratense*, *T. repens*, *Prunus avium*, *Parthenium argentatum*, *Beta vulgaris*, *Brassica sp.* ve bazı çok yıllık çim türlerini içine alan birçok önemli kültür bitkisi iyi bilinen bir uyumsuzluk sistemine sahiptir. Kendine uyumsuz bir kiraz'da (*Prunus avium*- klonla çoğaltılan tür) tam meyve tutumunu garanti altına almak için bir plantasyonda birkaç çapraz uyuşan (cross-compatible) varyetenin aralıklarla dikimine ihtiyaç vardır. Ancak, özellikle her biri farklı agronomik karakterlere ve isteklere sahip farklı varyetelerin hasat, pazarlama ve diğer hususlardaki zorluklarından dolayı farklı varyetelerle kurulan meyve bahçeleri her zaman memnuniyet verici değildir. Ayrıca, çapraz uyuşan (cross-compatible) varyeteler yanana dikildiği zaman bile meyveye yatma çiçeklenme zamanındaki uygun hava şartlarına bağlıdır.

*Prunus domestica* gibi diğer meyve ağaçlarında kendine uyuşan ve kendine uyuşmayan varyetelerin dağılımına ait yapılan bir survey, özellikle iklim koşullarının uygun olmadığı bölgelerde kendine uyuşmayanlara nazaran kendine uyuşanların daha başarılı olduğunu göstermiştir. Çünkü, kendine uyuşanlar arılarla tozlaşmaya daha az bağlıdır. Daha fazla ve düzenli ürünü garantilemek için kendine uyuşan kiraz varyetelerinin geliştirilmesi üzerinde önemle durulmalıdır. *Oenothera organensis*'de bulunan bir çeşit kendine - uyuşma mutasyonları kirazlarda da elde edilmiştir (Şekil: 7).

Tohumla çoğalan türlerde kendine uyuşan tiplerin meydana gelmesi, normal olarak yabancı tozlaşmaların kendilenmesi sonucu büyümede meydana gelen depresyon nedeniyle pratik bir değere sahip değildir. Bunun yanında kendine uyumsuzluk, özellikle F<sub>1</sub> hibrid tohumunun üretildiği bitkilerde kullanılabilir. F<sub>1</sub> hibrid stoklarında maximum heterosis iki ebeveyn arasında kendine tozlaşmanın önlenmesine bağlıdır. Bu da mısırdaki ana olarak kullanılan ebeveynin erkek organlarının mekanik olarak koparılması veya sitoplazmik erkek kısırlığının kullanılmasıyla gerçekleştirilir. Erkek çiçeklerin uzaklaştırılması hermafrodit türlerde gerçekten zordur ve erkek kısırlığı uygun bir formda her zaman bulunmaz. Bununla beraber kendilenmeyi tamamen önlemek, aşağıda gösterildiği gibi tek melezlerin elde edilmesinden S allelleri bakımından homozigot ebeveynlerin kullanılmasıyla gerçekleştirilebilir.

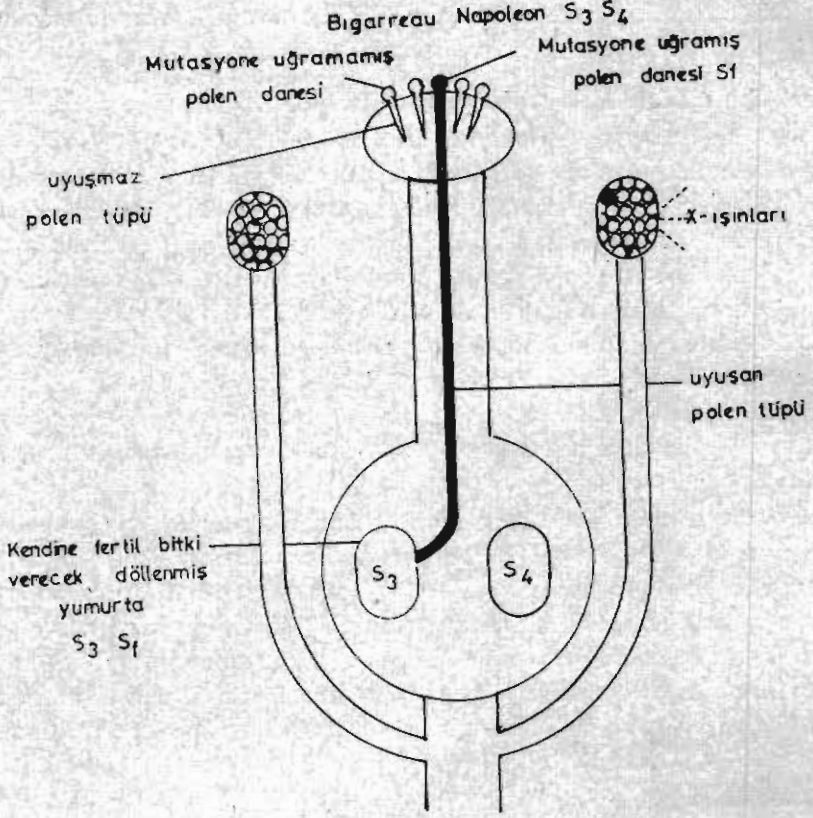
$$S_1S_1 \overset{\sigma}{\oplus} \times S_2S_2 \overset{\sigma}{\oplus}$$

$$S_3S_3 \overset{\sigma}{\oplus} \times S_4S_4 \overset{\sigma}{\oplus}$$

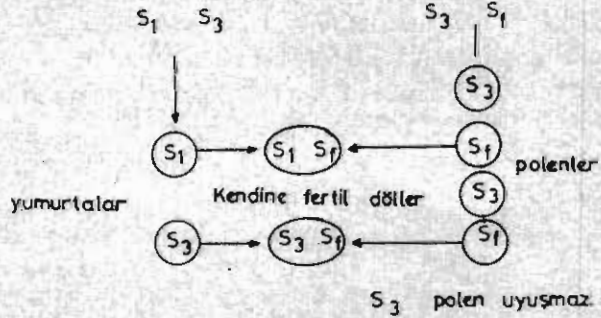
Bütün Bit. S<sub>1</sub> S<sub>2</sub>  $\overset{\sigma}{\oplus}$  (Tek melez A) X Bütün bit. S<sub>3</sub> S<sub>4</sub>  $\overset{\sigma}{\oplus}$  (Tek melez B)

↓  
Çift melez

(Ticari kullanım için)



Merton Bigarreau X Kendine döllek fide  
Frogmore erken veya Waterloo



Şekil: 7- Kendine uyuşmaz kiraz varietesi (Bigarreau Napoleon  $S_3 S_4$ ) nın X ışınları radyasyonundan sonra kendine uyuşur mutant kiraza ( $S_3 S_1$ ) dönüşmesi. (Aşağıda) iyi gelişen fideleri elde etmek için uygun kiraz varieteleri ile mutant fideler arasında yapılan melezleme.



Ticari amaç için istenen hibrid tohumun miktarına bağlı olarak bir çift melez üretiminde yukarıdaki şema kullanılır. Eğer gerek duyulan miktar az ise çift melez elde edilmeyebilir. Eğer ihtiyaç fazla ise birçok hallerde tarımda kullanmak için oldukça fazla tohum elde etmek amacıyla tek melezden sonraki tohum üretmeğe gerek vardır. İki ebeveynen yeterli miktarda tek melez tohumunun elde edilmesinde homozigot genotiplerin klonla çoğaltılması metodu esastır. Aksi halde şemadaki yolla yeterince tohum elde edilemeyeceği ortadadır.

Uyuşmazlığın sporofitik tipinde, homozigot genotipler çoğunlukla orta bir S alleline sahip iki bitkinin melezlenmesiyle elde edilir.

F<sub>1</sub> hibridlerini elde etmek için farklı kaynaklardan alınan homozigot genotipler arasında melezlemeler yapılabilir.

Örneğin, S<sub>1</sub> S<sub>2</sub> x S<sub>2</sub> S<sub>2</sub> tek melez tohumu veya vejetatif kısımları değerli olan F<sub>1</sub> bitkileri meydana getirilebilir.

Eğer tohum önemli ise dört farklı hattı içeren bir çift melez yapma olanağı vardır.

### LİTERATÜR LİSTESİ

- Abdalle, M.M.F. and J.G. Th. Hermsen, 1972. Unilateral incompatibility: hypothesis, debate, and the implications for plant breeding. *Euphytica* 21: 32-47.
- Arasu, N.T. 1968. Self-incompatibility in Angiosperm: a review. *Genetica* 39: 1-24.
- Ascher, P.D. 1966. A gene action model to explain gametophytic self-incompatibility. *Euphytica* 15: 179-183.
- Denna, D. W. 1971. The potential use of self-incompatibility for breeding F<sub>1</sub> hybrids of naturally self-pollinated vegetable crops. *Euphytica* 20: 542-548.
- Duvick, D.N. 1966. Influence of morphology and sterility on breeding methodology. In K.J. Fred (ed.) *Plant Breeding*. Iowa State Univ. Press, pp. 97-104.
- East, E. M., and J.J. Mangelsdorf. 1925. A new interpretation of the hereditary behavior of self-sterile plants. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 11: 166-171.
- Lewis, D. 1954. Comparative incompatibility in angiosperms and fungi. *Advances in genetics* 6: 235-285.
- . 1955. Incompatibility and plant breeding *Brookhaven Symposia in Biology* No. 9: 89-100.

- Müntzing, A. 1961. Genetics: Basic and Applied. LTS Förlag, Stockholm, Sweden.
- Nasrallah, M. E. and D. H. Wallace. 1967. Immunogenetics of self-incompatibility in *Brassica oleracea*. *Heredity* 22: 519-527.
- William, W. 1964. Genetical Principles and Plant Breeding, F.A. Davis Co., Philadelphia.