

TEK TARAFLI UYUŞMAZLIK

A. Naci ONUS

Akdeniz Üniversitesi, Ziraat Fakültesi,
Bahçe Bitkileri Bölümü, Antalya/TÜRKİYE

Özet: Yapılan türler arası bir melezleme bir yönde başarılı olurken bunun karşılığı olan melezleme başarısız oluyorsa, karşılaşılan durum tek taraflı uyumsuzluk olarak isimlendirilir. Tek taraflı uyumsuzluk normalde kendine kısır (SI) türlerin kendine verimli (SC) türlerden pollen alımına engel olmaktadır. Fakat aynı olayın iki SI veya iki SC tür arasında meydana geldiği de bilinmektedir. Bu durumu açıklamak amacı ile 2 temel hipotez ortaya atılmıştır. Bu derlemede bu 2 temel hipotezin dayandığı esaslar açıklanmaya çalışılmış ve bu hipotezlere göre tek taraflı uyumsuzluğun genetik kontrolü tartışılmıştır.

Unilateral Incompatibility

Abstract: If an interspecific cross succeeds in one direction, but the reciprocal cross fails, this is called unilateral incompatibility. Unilateral incompatibility usually prevents self-incompatible species from accepting pollen or pollen tubes of self-compatible species. But there are numerous cases where one-way crossability has been found not only in crosses of self-compatible and self-incompatible species but also between two self-compatible or two self-incompatible species. To explain these cases, two hypotheses were put forward. In this article, it was tried to explain the basis of these two hypotheses and genetic control of unilateral incompatibility, according to these two hypotheses.

GİRİŞ

Türler arası bir melezleme bir yönde başarılı olurken bunun karşılığı olan melezleme başarısızlığa uğruyorsa bu olay tek taraflı uyumsuzluk olarak isimlendirilir. Tek taraflı uyumsuzluk normalde kendine kısır (SI) türlerin kendine verimli (SC) türlerden pollen alımına engel olmaktadır. SC ve SI türler arasında meydana gelen uyumsuzluğun yönü *Solanaceae* familyasında yapılan çalışmalarla tesbit edildi (1). Bu çalışmalarda SI *Lycopersicon peruvianum*, SC *L. esculentum* ve *L. pimpinellifolium*'dan pollen kabul etmemiştir (çim borucuğu gelişimi *L. peruvianum* stilusunun üst tarafında durmuştur). Bunun karşılığı olan melezlemede ise *L. peruvianum* polleni *L. esculentum* ve *L. pimpinellifolium* tarafından kabul edilmiştir (çim borucuğu stilus içerisinde ilerlemiş ve ovary'e kadar gelmiştir).

Ancak daha sonra yapılan bazı diğ er arařtırmalarda ise tek taraflı uyuşmazlığın iki SC tür arasında ve iki SI tür arasında da meydana gelebileceđi rapor edilmiştir (2,3).

TEK TARAFLI UYUŞMAZLIđI AÇIKLAMAKTA KULLANILAN HİPOTEZLER

Tek taraflı uyuşmazlıkta (türler arası uyuşmazlık) ve kendine kısırlıkta çim borucuđu gelişiminin aynı yerde durmasından dolayı her iki sisteminde S gen allelleri tarafından kontrol edildiđi hipotezi ileri sürüldü (1). *Nicotiana*, *Solanum* (2,3) ve *Petunia*'da (4) yapılan çalışmalar da S gen allellerinin hem kendine kısırlığı hem türler arası uyuşmazlığı kontrol ettiđi hipotezini güçlendirdi.

Pandey (2,3) *Nicotiana* ve *Solanum* türlerinde yaptıđı çalışmalarda S gen kompleksinin iki türlü özelliđi olduğunu bildirdi. Bunlardan "ilk özellik" kendine kısırlığı kontrol etmektedir. İkinci özellik ise birinci özelliđin üzerine kurulmuştur ve türler arası uyuşmazlığı kontrol etmektedir. Pandey kendi aralarında bağlantılı olan en az 10 farklı allelin "birinci özelliđi" kontrol ettiđini bildirdi.

Pandey'e göre (6) sporofitik olarak kontrol edilen "birinci özellik" ilk olarak gymnospermlerde, gymnospermlerin kendi çıplak ovullerini diğ er türlerin polleninden korunmasını sağlamak amacı ile ortaya çıkmıştır. Gametofitik olarak kontrol edilen "ikinci özellik" ise angiospermlerde dışarıdan tozlanmayı teşvik etmek ve dolayısı ile varyasyonu sağlamak amacı ile ortaya çıkmıştır. Bu açıklamalara göre "birinci özellik" sadece birbirinden genetiksel olarak oldukça farklı türler arası melezlemede ortaya çıkarken tür içinde veya birbirine oldukça yakın türler arasında ise sadece "ikinci özellik" ortaya çıkmaktadır.

Pandey'e göre kendine kısır angiospermlerde, kendine kısırlık allellerinde meydana gelen mutasyonlar ve bunun sonucunda "ikinci özellik" de oluşan deđişiklikler kendine verimlilik allellerinin ortaya çıkmasına neden olabilir. Bu çeşit allellere sahip olan türler büyük bir ihtimalle "ikinci özellik" elementlerini taşımayacaklar ve sadece sporofitik kontrolü olan "birinci özellik" elementlerini taşıyacaklardır.

Pandey (6) kendine verimliliđin belirli bir tür üzerinde oluşmasından sonra geçen süre ile bu türün polleninin bir SI türün stilusu içerisinde gelişmesi arasında bir bağlantı olduğunu düşünmektedir. Bu düşünceye göre kendine verimliliđe oldukça uzun bir süredir sahip olan türlerde S gen allelleri özelliklerinde meydana gelen deđişiklikler fazla olacak ve bu SC türün polleninin SI türün stilusu içerisindeki uyuşmazlığı daha yaygın ve belirgin bir şekilde ortaya çıkacaktır. Bu nedenle kendine kısır populasyona sahip olan türler arasında S geninin mutasyona uğraması ve dolayısı ile bir evolyon

geçirmesi sonucu SC türler ortaya çıkabilir ve bu türler SI türler gibi davranarak bir başka SC türün pollenini kabul etmeyebilirler. Bu türlerin Sc alleline sahip oldukları ve bu türlerin polleninin SI türün stilusu tarafından kabul edildiği de düşünülmektedir. Bu şekilde Pandey bazı durumlarda SI türlerin SC türlerden pollen kabul etmesini ve tek taraflı uyumsuzluğun iki SC tür arasında meydana gelebileceğini açıklamaya çalışmıştır.

Bu anlamda uyumsuz bir tozlamada pollen ve stilusda bulunan S gen özellikleri birbirinin aynısıdır. Uyuşan bir tozlamada ise pollen bir veya birden fazla stilusda bulunmayan özelliğe sahiptir. Her ne zaman S gen mutasyonu sonucu kendine verimlilik meydana gelir ve bu değişiklikte bağlantılı olarak fiziksel ve ekolojik faktörler ortadan kalkarsa "birinci özellik" de meydana gelen değişikliklerde hızlanır. Kendine verimlilik ne kadar önce meydana gelmişse "birinci özellik" de meydana gelen değişikliklerde o kadar fazla olacaktır. Bu şartlar altında SI türler dişi form olarak kullanıldıkları zaman stiluslarında fazla sayıda S gen özellikleri taşıyacaklarından ve SC türler erkek form olarak kullanıldıkları zaman sahip oldukları pollen bazı S gen özelliklerini geçirilen mutasyon sonucu kaybetmiş olacağından yapılan tozlama uyumsuz olarak ortaya çıkacaktır. Bunun karşılığı olan tozlamada ise erkek form olarak kullanılan SI türün polleni maksimum sayıda S gen özelliğine sahip olacak ve bazı özellikleri kaybolan SC türün stilusu içerisinde hiç bir engelle karşılaşmaksızın ilerleyebilecektir.

Diğer bazı araştırmacılar ise türler arasındaki uyumsuzluğu kontrol eden diğer bazı genlerin bulunduğunu iddia ettiler ve bu anlamda S geninin etkisini tartışmaya açtılar (7a,b,c,d,8,9).

Hogenboom (7a,b,c,d) SC *Lycopersicon esculentum* ve SI *L. peruvianum* türleri üzerinde yaptığı çalışmalarda *L. esculentum* polleninin *L. peruvianum*'ın farklı generasyonlarının stilusu içerisindeki gelişimini incelemiştir. Buna göre *L. esculentum* çim borucuğu gelişimi pek çok bitkinin stilusunun üst tarafında durmuştur. Fakat diğer bazı bitkilerde ise aynı türün polleni hiç bir engelle karşılaşmaksızın stilus içerisinde ilerlemiş ve ovary'e kadar gelmiştir. Çim borucuğu gelişiminin farklı bitkilerde farklı yerlerde durmasından dolayı Hogenboom stilus içerisinde birden fazla gen bulunabileceğini ve bu genlerin çim borucuğu gelişimini farklı şekillerde etkileyebileceğini belirtmiştir.

Hogenboom'a göre (10,11,12,13) pollen, stilus ve ovary arasında evolüsyon sonucu oluşmuş sıkı bir ilişki vardır. Bu sıkı ilişki sonucu pek çok farklı aktivite doğru zamanda, doğru miktarda ve doğru yönde meydana gelmektedir. Bu sıkı ilişkide pistil, dişi gamet ve dış dünya arasında fiziksel bir engel olarak fonksiyon görmektedir. Pistilin kendisi ise

farklı kapasitelerde bir çok dokudan oluşmuş fizyolojik bir sistemdir. Pistilin üzerine aldığı fonksiyonlar yerine getirmesi sırasında, pistilin sahip olduğu karakterlerin ve dokuların bir kısmı çim borucuğu gelişimini teşvik ederken diğer bir kısım karakter ve dokular çim borucuğu gelişimine engel olabilir. Herhangi bir pistil karakteri, tozlanma ve dölleme ilgili tüm işlemler bir veya birden fazla genin kontrolü altında meydana gelmektedir. Hogenboom'a göre türler arası uyumsuzluk pollen ile pistil arasındaki bu sıkı ilişkinin tam olarak gerçekleşmemesinden kaynaklanmaktadır. Bu sıkı ilişkinin fonksiyonlarını tam olarak yerine getirememesi pollen ve pistilin birbiri hakkında gerekli olan bilgileri taşımamalarından veya bu bilgileri gerekli zamanda gerekli yerlere ulaştıramamalarından ve dolayısı ile işlemlerin başlayamamasından kaynaklanabilir.

Hogenboom'a göre bir populasyon içerisinde yer alan bitkiler herbiri hakkında gerekli olan tüm bilgilere sahiptir. Bu bitkilerden bazıları başka bir bölgeye taşındıkları zaman, farklı çevrelere farklı şekillerde adaptasyon kabiliyeti gösterdikleri zaman veya tesadüfen oluşan mutasyonlar sonucu bir alt-populasyon meydana gelebilir. Bu alt-populasyonda yer alan bitkiler doğal olarak farklı karakterlere sahip olacaklardır. Bu karakterlerden bazıları örneğin pistilde meydana gelen bir değişikliği içerebilir. Pistilde meydana gelen bu değişikliğe karşılık olarak polleninde değişikliklerle bağlantılı olan tüm bilgileri taşıması gerekir ki pollen-pistil arasındaki sıkı ilişki tam olarak devam edebilsin. Bu tür değişikliklerin farklı aşamalarda devam etmesi sonucu alt-populasyon, ana populasyondan genetiksel olarak tamamen ayrılır. Bunun sonucu olarak ana populasyonda yer alan bitkilerin polleni alt-populasyonda oluşan değişikliklerle ilgili olarak herhangi bir bilgiye sahip olmadığından dolayı her iki populasyonda yer alan bitkiler arasında yapılacak tozlama uyumsuzlukla sonuçlanacaktır. Sonuç olarak, türler arası uyumsuzluğa neden olan gen(ler) S geninden farklıdır.

TEK TARAFLI UYUŞMAZLIĞIN KALITIMI

Pek çok araştırmacı tek taraflı uyumsuzluğun genetik kontrolü ve kalıtımı üzerinde çalışmışlardır. Domatesde *L. esculentum* (SC), *L. hirsutum* (Sc ve SI), *Solanum pennellii* (Sc ve SI), *L. peruvianum* (SI) türleri ve bunlardan elde edilen değişik F₁ hybrid kombinasyonları üzerinde yapılan çalışmalar sonucunda aşağıdaki önemli noktalar ortaya çıkmıştır (14,15,16).

- SC türün polleni F₁ hybridin stilusu tarafından kabul edilmemiştir. Diğer bir deyişle SC türün pollenin orijinal tozlamada olduğu gibi kabul edilmemesi, dominant bir karakter olarak SI türden veya Sc türden F₁ generasyonuna aktarılmıştır.
- F₁ hybrid polleni SC türün stilusu tarafından kabul edilirken SI veya Sc türler tarafından kabul edilmemiştir.

- Bu sonuçlar F₁ hybridin aktif veya inaktif bir S allele sahip olup olmamasına göre değişmemiş, her iki durumda da aynı sonuç elde edilmiştir.

Elde edilen bu sonuçlar S genine bağımlı teori ile (1) bir yere kadar açıklanabilir. Buna göre F₁ hybridin stilusu SI türden gelen bir S allele sahip olacak ve bundan dolayıda SC türden gelen polleni kabul etmeyecektir. Bununla birlikte F₁ hybridin stilusu SI türden gelen pollenlerin bir kısmını kabul edecek, fakat eğer orijinal tozlamada kullanılan bitkiye geriye melezleme yapılacak olursa, F₁ hybrid polleni SI türün stilusu tarafından kabul edilmeyecektir.

Bununla birlikte SC x Sc türleri arasında yapılan bir tozlama sadece S gen allelleri ile açıklanamaz. Bir Sc türü herhangi bir aktif S gen alleline sahip olmadığından dolayı kendine verimli olmasına rağmen böyle bir türün stilusu SC türden gelen polleni kabul etmemekte ve herhangi bir SI tür gibi davranmaktadır.

Bir heterozigot F₁ hybrid bitkisi SC ve Sc fenotipinde iki tür pollen üretecektir. SC fenotipindeki pollen Sc türün stilusu tarafından kabul edilmeyecektir. Fakat Sc fenotipindeki pollenin Sc türün stilusu tarafından kabul edilmesi gerekmektedir. Oysa *Lycopersicon*'da yapılan çalışmalarda böyle bir durum görülmemiş, her iki fenotipde olan pollenler Sc tür tarafından kabul edilmemiştir.

S genlerinden farklı diğer bazı genlerinde bu mekanizmada yer aldığı düşünülecek olursa *Lycopersicon*'da oluşan durum açıklanabilir. Örneğin Hogenboom'a göre pistilde engel oluşturan engel genleri (b), bu engelleri aşmak için pollende bulunan penetrasyon genleri ise (p) olarak isimlendirilir (13). Bu duruma göre P₁ (örneğin *L. esculentum*) ve P₂ (örneğin *L. peruvianum*) türlerinin engel genleri 2 adet ve bunlara karşılık gelen penetrasyon genleride 2 adet olabilir.

Bu durumda P₁ b:aabb, p:aabb x P₂ b:AABB, p:AABB olacak ve bu iki tür arasında yapılan tozlama sonucu elde edilecek F₁ hybrid bitkisi de F₁ b:AaBb, p:AaBb olacaktır. Bu tür F₁ bitkisi A, B, AB fenotipinde 3 farklı pollen üretecektir. A ve B fenotipinde olan pollen P₂ türünün stilusu içerisinde bulunan engel genlerini aşamayacaktır. Örneğin haploid A polleni, P₂ türünün stilusu içerisinde A engel geni ile ilgili olarak tüm bilgilere sahip olacak ve onu aşabilecek ancak B engel geni ile ilgili olarak hiç bir bilgiye sahip olmadığından dolayı onu aşamayacak ve çim borucuğu gelişimi stilus içerisinde duracaktır. Aynı şekilde B polleni B engel geni ilgili engeli geçebilecek fakat A engeline takılacak ve gelişimi duracaktır. Bunların içerisinde sadece AB fenotipindeki pollen engel genleri A ve B'yi aşabilecek ve ovary'e kadar gelebilecektir. Ancak Hogenboom'a göre bu tür bir pollenin engel genlerini aşma kabiliyeti polygenik

sistemden dolayı kaybolabilir veya zayıflayabilir ve bu durumda *Lycopersicon*'da oluşan durumu açıklayabilir.

Yine *Solanaceae* içerisinde başka bir cins olan *Solanum*'da yapılan çalışmalarda *Solanum verrucosum* (SC) ve *S. simplicifolium* (SI) türlerinden elde edilen F₁ generasyonundaki bitkilerin stilusunun SI türün pollenini kabul ettiği fakat SC türün pollenini kabul etmediği bildirilmiştir (2). Bu nedenle *Solanum*'da F₁ hybridin stilusunun davranışı *Lycopersicon*'dan elde edilen sonuçlarla uyum içerisinde dir.

F₁ hybridin pollenide SC türün stilusu tarafından kabul edilmiş ancak SI türün stilusu tarafından edilmemiştir ve bu sonuçta *Lycopersicon*'dan elde edilen sonuçlarla uyum içerisinde dir.

Solanaceae familyası içerisinde yer alan diğer bir cins olan *Capsicum*'da ise SC x Sc türleri arasında yapılan tozlamalar sonucu elde edilen F₁ hybrid bitkileri Sc türden gelen polleni kabul ederken SC türden gelen polleni etmemiştir (17). Bu sonuçlar *Lycopersicon* ve *Solanum*'dan elde edilen sonuçlarla uyum içerisinde dir. Ancak F₁ hybrid polleni hem SC hem de Sc türlerinin stilusu tarafından kabul edilmiştir ve elde edilen bu sonuç *Lycopersicon* ve *Solanum*'dan elde edilen sonuçlarla uyum içerisinde değildir (17). Bu tür çalışmaların dışında Chetelat ve De Verna (18) *L. esculentum* (SC), *L. pennellii* (Sc) ve *Solanum lycopersicoides* (SI) türleri üzerinde yaptıkları çalışmalarda tek taraflı uyumsuzluğun kalıtımını incelemişlerdir. *L. esculentum* polleni *S. lycopersicoides*'in stilusu ile uyumsuz iken *L. pennellii* polleni yine aynı türün stilusu ile uyum içerisinde dir.

Elde edilen F₁ hybridler ve açılım gösteren çeşitli generasyonların pollenininin *S. lycopersicoides*'in stilusu ile uyumunu test edilmiştir. Bu testler sonucu *L. pennellii*'den gelen ve 3 farklı yerde bulunan 3 değişik alleli taşıyan pollenlerin *S. lycopersicoides*'in stilusu ile uyumlu olduğu rapor edilmiştir. Bu 3 farklı yerde bulunan 3 allelin isozyeme ve DNA markerları ile yapılan testler sonucu kromozom 1, 6 ve 10 üzerinde oldukları tesbit edilmiştir. Birinci kromozom üzerinde bulunan lokusun S lokusuna çok yakın olduğu ve hatta S lokusu olabileceği düşünülmüştür. Diğer bazı çalışmalarda da yine aynı şekilde kromozom 6 üzerinde kendine kısırlığı kontrol eden bir gen olduğu tesbit edilmiştir. Fakat Chetelat ve De Verna'nın çalışmalarında tek taraflı uyumsuzluğu kontrol eden kromozom 6 üzerindeki gen lokusunun kendine kısırlığı kontrol eden lokusun yakınında olup olmadığı ile ilgili olarak herhangi bir bilgi verilmemiştir. Literatürde kromozom 10 üzerindeki lokusla ilgili olarak ise kendine kısırlığı kontrol eden bir gen olduğuna dair hiç bir bilgi bulunmamaktadır ve büyük bir ihtimalle S geninden farklı bir gen olması gerekmektedir.

Sonuç olarak yapılan bu son çalışmadan hem Pandey'in hem de Hogenboom'un teorilerinin bir yere kadar doğru oldukları ortaya çıkmaktadır. Diğer bir deyişle tek taraflı uyumsuzlukta ne *S* gen allelleri tek başlarına rol oynamakta ne de onlarsız tek taraflı uyumsuzluk meydana gelmektedir.

Kaynaklar

1. Lewis, D., L.K. Crowe, Unilateral interspecific incompatibility in flowering plants *Heredity* 12:233-256, 1958.
2. Pandey, K.K., Interspecific incompatibility in *Solanum* species. *Amer. J. Bot.* 49: 874-882, 1962.
3. Pandey, K.K., Elements of *S* gene complex I. The SFi alleles in *Nicotiana*. *Genet. Res. Comb.* 3:397-409, 1967.
4. Mather, K., Specific differences in *Petunia* Incompatibility. *J. Genetics* 45: 215-235, 1943.
5. Pandey, K.K., Evolution of unilateral incompatibility in flowering plants: Further evidence in favour of twin specificities controlling intra-and interspecific incompatibility. *New Phytol.* 89: 705-728, 1981.
6. Pandey, K.K., Elements of *S* gene complex. V. Interspecific cross compatibility relationships and theory of evolution of the *S* complex. *Genetica* 40: 447-474, 1969.
- 7a. Hogenboom, N.G., Breaking breeding barriers in *Lycopersicon*. 1. The genus *Lycopersicon*, its breeding barriers and importance of breaking these barriers. *Euphytica* 21: 221-227, 1972.
- 7b. Hogenboom, N.G., Breaking breeding barriers in *Lycopersicon*. 2. Breakdown of self-incompatibility in *L. peruvianum*. *Euphytica* 21: 228-243, 1972.
- 7c. Hogenboom, N.G., Breaking breeding barriers in *Lycopersicon*. 3. Inheritance of self-compatibility in *L. peruvianum*. *Euphytica* 21:244-256, 1972.
- 7d. Hogenboom, N.G., Breaking breeding barriers in *Lycopersicon*. 4. Breakdown of unilateral incompatibility between *L. peruvianum* and *L. esculentum*. *Euphytica* 21: 397-404, 1972.
8. Hogenboom, N.G., Breaking breeding barriers in *Lycopersicon*. 5. The inheritance of unilateral incompatibility between *L. peruvianum* and *L. esculentum*. *Euphytica* 21: 405-414, 1972.

9. Grun, P., and M. Aubertin, The inheritance and expression of unilateral incompatibility in *Solanum*. *Heredity* 21: 131-138, 1965
10. Hogenboom, N.G., A model for incongruity in intimate partner relationships. *Euphytica* 22: 219-233, 1973.
11. Hogenboom, N.G., Incompatibility and incongruity: Two different mechanisms for the non-matching of intimate partner relationships. *Proc. R. Soc. Lond. B* 188: 361-375, 1975.
12. Hogenboom, N.G., Incompatibility and incongruity in *Lycopersicon*. In: The biology and taxonomy of the *Solanaceae*, *Linnean society symposium series*, No: 7, pp. 435-444, 1979.
13. Hogenboom, N.G., Incongruity: Non-functioning of intercellular and intercellular partner relationships through non-matching information. In: *Encyclopedia of plant physiology new series*. Volume, 17: pp. 640-654, 1984.
14. Martin, F.W., The inheritance of unilateral incompatibility between two tomato species. *Genetics* 50: 459-468, 1964.
15. Martin, F.W., The genetic control of unilateral incompatibility between two tomato species. *Genetics* 56: 391-398
16. Hardon, J.J., 1967. Unilateral incompatibility between *Solanum pennellii* and *L. esculentum*. *Genetics*. 57: 795-808, 1967.
17. Onus, A.N., Unilateral incompatibility in *Capsicum*. Ph.D. thesis. The University of Reading, 1995.
18. Chetelat, R.T., De Verna, J.W., Expression of unilateral incompatibility in pollen of *Lycopersicon pennellii* is determined by a major loci on chromosome 1, 6 and 10. *Theor. Appl. Genet.* 82: 704-712, 1991.