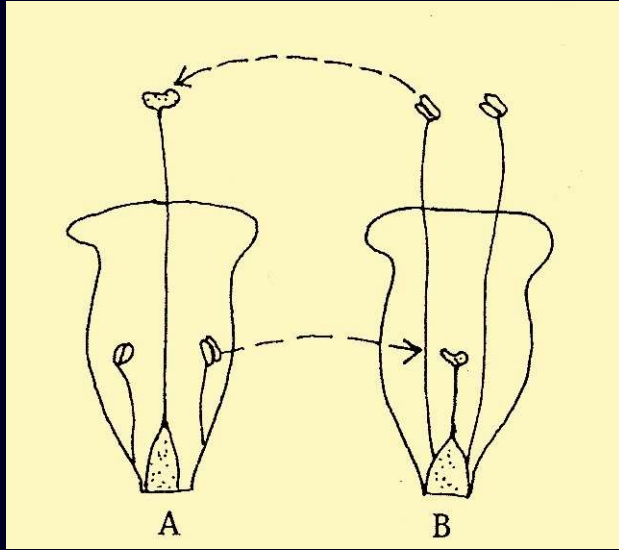


Bahe Bitkilerinde EŖeyssel UyuŖmazlık

Heteromorfik Uyuşmazlık

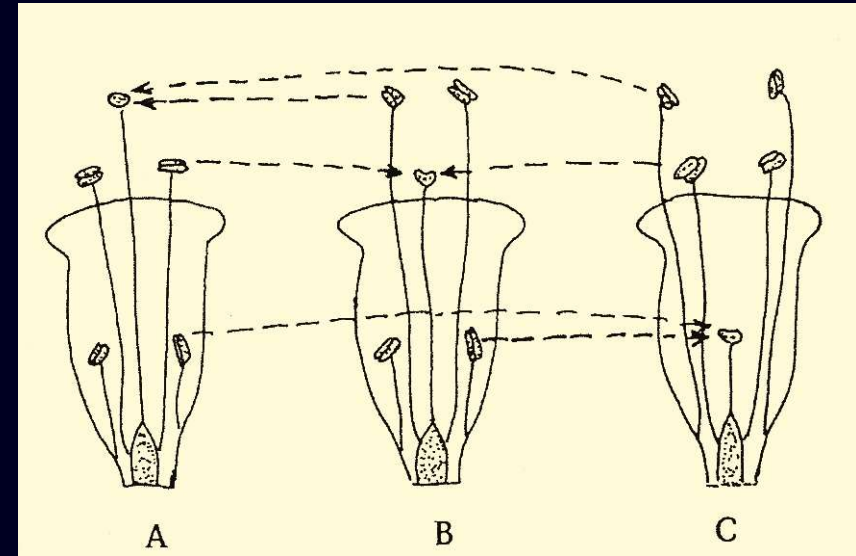
Bir tür içinde farklı morfolojik çiçek tiplerini ve genellikle stil uzunluğunu ifade etmektedir. Bu nedenle heterostili olarak da bilinir. Süs bitkilerinde Distili ve Tristili şeklinde görülmektedir.

Sporofitik uyuşmazlık tipindedir. Bir S geni ile kontrol edilir.



Primula vulgaris

Yüksek ve alçak boylu stiller

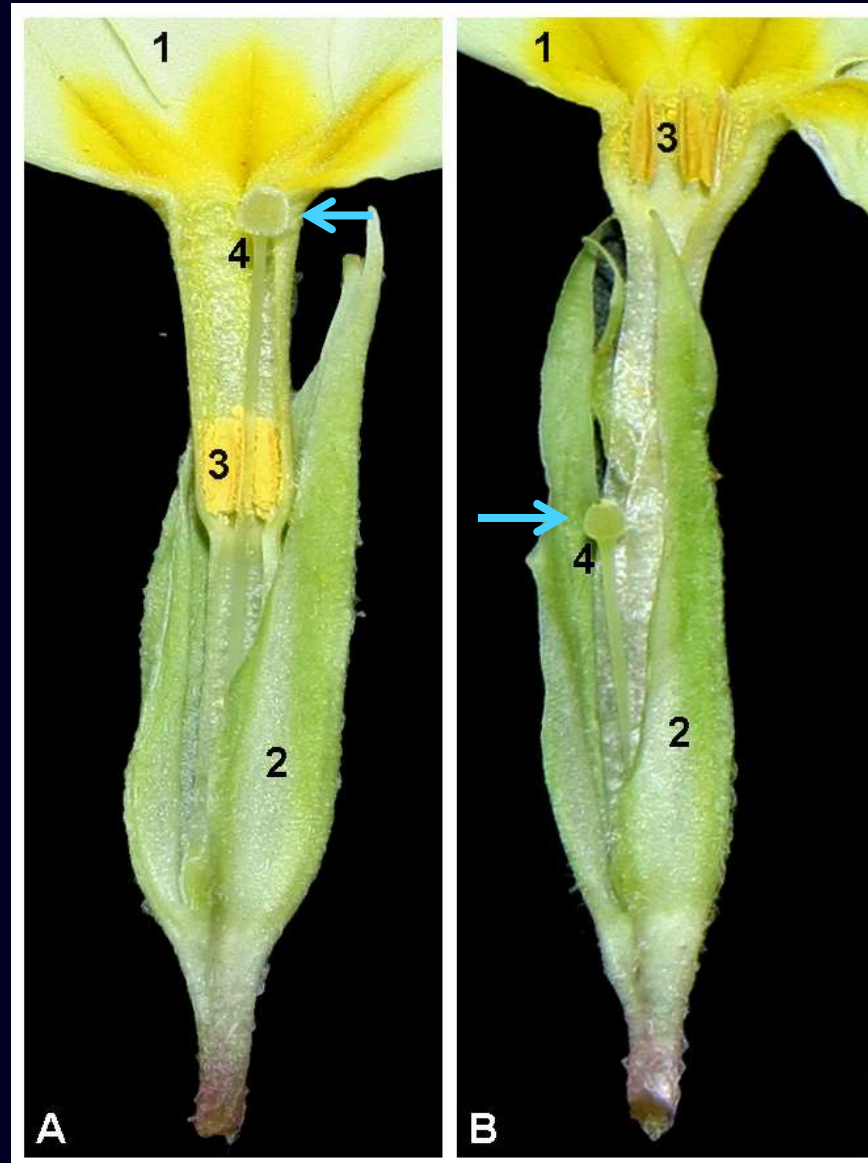


Lythrum salicaria

Yüksek, orta ve alçak boylu stiller

Distili

Primula vulgaris



Tristili

Oxalis alpina



Three different style morphs in a tristylous population of *Oxalis alpina*; (left to right) short-styled, mid-styled and long-styled

Homomorfik Uyuşmazlık

Kendine uyuşmazlık (self incompatibility):

- Kendine tozlanmayı önler
- Yabancı tozlanmayı ve döllenmeyi teşvik eder
- Genellikle birden çok alleli bulunan bir **S-lokus'u** tarafından kontrol edilir
- Kültür bitkileri ve bunların yabani akrabaları arasında yaygındır
- Erkek ve dişi organ aynı alleli taşıyorsa uyuşmazlık reaksiyonu gerçekleşir

- Çiçek tozu ve stigma hücreleri arasında biyokimyasal iletişimi gerektirir
- Çiçek tozu ve stigmada bulunan aynı S-allelinin ürünleri arasındaki interaksiyon sonucunda ortaya çıkar
- Reaksiyon sonucunda genellikle kalloz birikmesi görülür
- Uyuşmaz çiçek tozunun reddedilmesi aynı yerde bulunan uyuşur çiçek tozlarını etkilemez

Kendine Uyuşmazlık

Mekanizma

- ▶ Çiçek tozlarının intin ve eksin tabakaları protein içerir
- ▶ İntin tabakasındaki proteinler → Gametofit orjinli
- ▶ Eksin tabakasında proteinler → Sporofit orjinli (tapetum)
- ▶ Gametofitik uyuşmazlıktan intin proteinleri sorumlu
- ▶ Sporofitik uyuşmazlıktan eksin proteinleri sorumlu

Kendine Uyuşmazlık

```
graph TD; A[Kendine Uyuşmazlık] --> B[Gametofitik]; A --> C[Sporofitik];
```

Gametofitik

- Polen tarafından determine edilir
- Reaksiyon sitil içinde gerçekleşir
- Polen tüpünün büyümesi engellenir
- Rosaceae, Solanaceae

Sporofitik

- Tozlayıcı ebeveyn tarafından determine edilir
- Reaksiyon stigmada gerçekleşir
- Polen çimlenmesi ve penetrasyon engellenir
- Brassicaceae, Asteraceae

I- Gametofitik Uyuşmazlık

- ✓ Çok yaygındır ve çiçekli bitkiler familyalarının yaklaşık yarısında görülür
- ✓ Çiçek tozunda bulunan S-alleli uyuşmazlığı belirler
 - ✓ Haşhaş, domates, kiraz, kayısı, badem, elma → S-lokusu
 - ✓ Çim bitkilerinde → S ve Z lokusları (2 gen)
 - ✓ Şeker pancarında → 4 lokus (4 gen)
- ✓ Çiçek tozu stigma yüzeyinde çimlenir ve dişicik borusuna girer
- ✓ Uyuşmazlık reaksiyonu dişicik borusu içinde gerçekleşir
- ✓ Çim borusunun büyümesi engellenir
- ✓ Çim borusu düzensiz bir büyüme gösterir, kalınlaşır ve uç kısmı patlayabilir

I- Gametofitik Uyuşmazlık

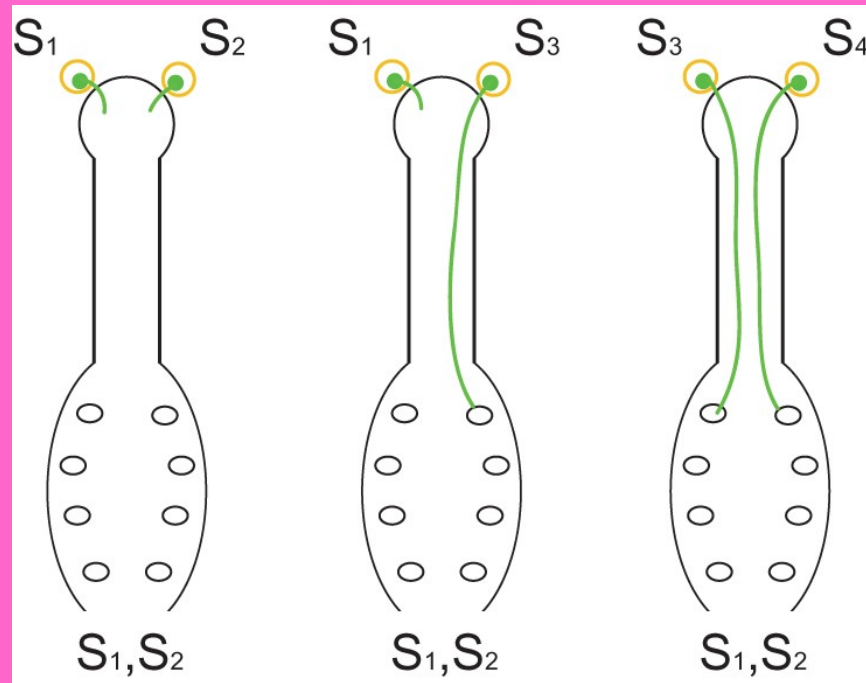
- ✓ Solanaceae → Çok alleli olan **S-lokusu** tarafından kontrol edilir
- ✓ Bu genin ürünü → S-RNase
- ✓ RNase'lerin hypervariable bölgeleri allelik farklılıklara neden olur

Örneğin

S₁₁ allelinin ürettiği RNase'deki sadece 4 aminoasit'lik bir değişim başka bir RNase olan S₁₃ allelini oluşturur

- ✓ Sitil hücrelerince salgılanan RNase'ler polen tüpüne girerek sadece kendi polenlerinin sitoplazmik RNA'larını parçalarlar ve polen tüpü büyümesi durur

Gametofitik uyumsuzluk

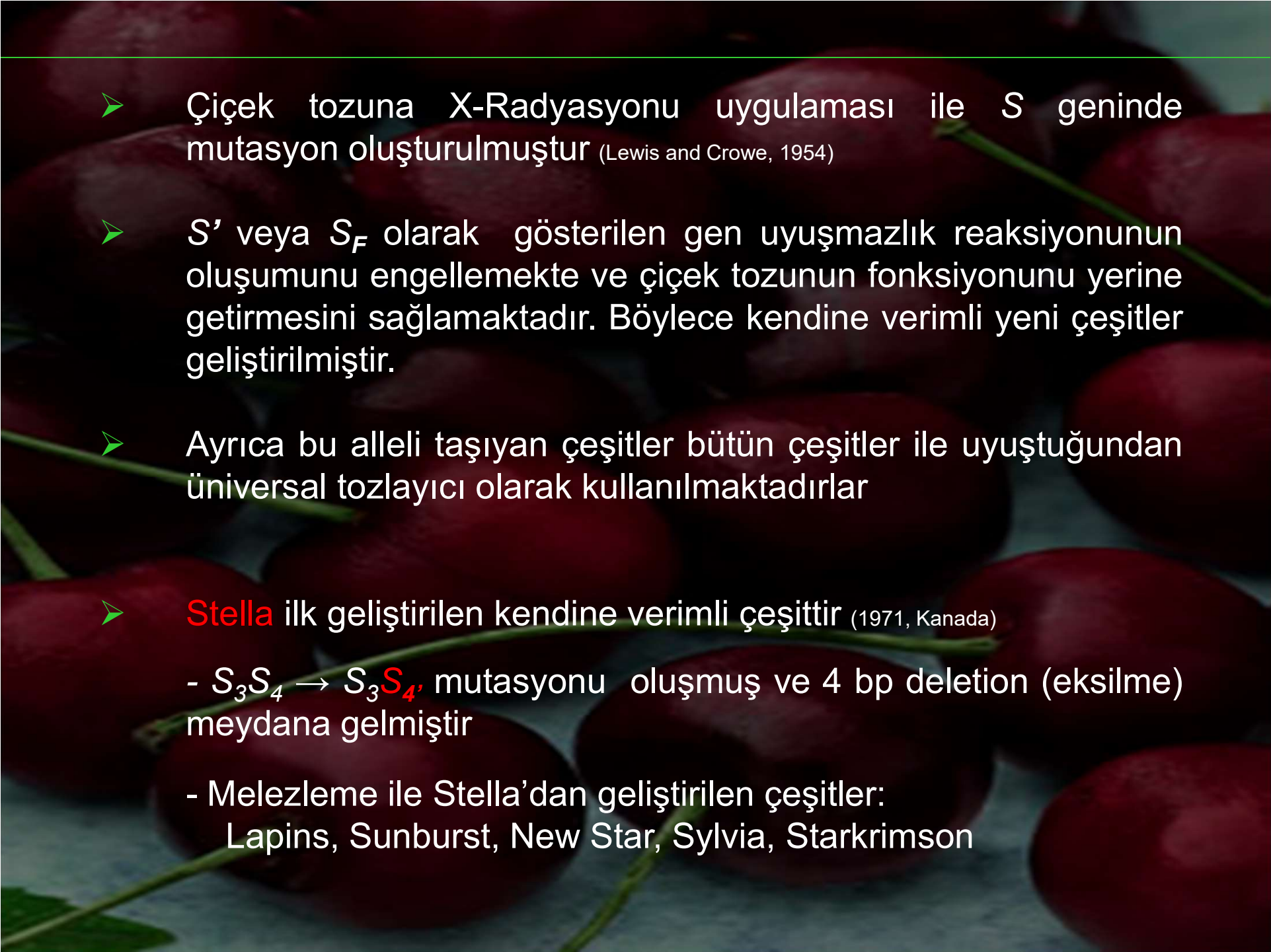



Örnek Kombinasyonlar

♀	♂	<u>Reaksiyon</u>	<u>Sonuç</u>
S_{1-2}	S_{1-2}	Uyuşmaz	Çiçek tozlarının hiç biri uyuşmaz ve dölleme gerçekleşmez
S_{1-2}	S_{1-3}	Kısmen uyuşur	Çiçek tozlarının %50'si uyuşur. S_1 allelerini taşıyan çiçek tozları gelişemez. Ancak S_3 allelini taşıyan çiçek tozları dişiçik borusunda gelişir. Oluşan embriyoların genotipi; %50 S_{1-3} %50 S_{2-3}
S_{1-2}	S_{3-4}	Uyuşur	S_3 ve S_4 allellerini taşıyan çiçek tozlarının tamamı dişiçik borusunda gelişir. Oluşan embriyoların genotipi; $\frac{1}{4} S_{1-3}$ $\frac{1}{4} S_{1-4}$ $\frac{1}{4} S_{2-3}$ $\frac{1}{4} S_{2-4}$

KİRAZDA GAMETOFİTİK ÇİÇEK TOZU UYUŞMAZLIĞI

- Kirazlarda çiçektozu uyuşmazlığı birçok alleli bulunan tek bir gen (S geni) tarafından kontrol edilir
- Çiçek tozu, dişi organdaki (somatik doku) iki allelden herhangi birisi ile aynı alleli taşıyor ise çim borusunun gelişmesi dişicik borusu içinde engellenir
 - Kendine döllenme engellenir (Kendi ile uyuşmazlık)
 - Aynı alleli taşıyan diğer çeşitlerin çiçek tozlarının gelişmesi de engellenir (Birbiri ile uyuşmazlık)
- Şu ana kadar 23 uyuşmazlık grubu belirlenmiştir.
 - Grup içindeki çeşitler birbiri ile uyuşmaz
 - Gruplar arasında çeşitler birbiri ile uyuşur

- 
- Çiçek tozuna X-Radyasyonu uygulaması ile S geninde mutasyon oluşturulmuştur (Lewis and Crowe, 1954)
 - S' veya S_F olarak gösterilen gen uyumsuzluk reaksiyonunun oluşumunu engellemekte ve çiçek tozunun fonksiyonunu yerine getirmesini sağlamaktadır. Böylece kendine verimli yeni çeşitler geliştirilmiştir.
 - Ayrıca bu alleli taşıyan çeşitler bütün çeşitler ile uyduğundan üniversal tozlayıcı olarak kullanılmaktadırlar
 - **Stella** ilk geliştirilen kendine verimli çeşittir (1971, Kanada)
 - S₃S₄ → S₃S₄' mutasyonu oluşmuş ve 4 bp deletion (eksilme) meydana gelmiştir
 - Melezleme ile Stella'dan geliştirilen çeşitler:
Lapins, Sunburst, New Star, Sylvia, Starkrimson



Grup	Alleller	Çeşitler
------	----------	----------

I	S_1S_2	Summit, Early Rivers, Sparkle, Canada Giant
II	S_1S_3	Regina, Cristaliana, Samba, Sonnet, Van, Venus, Vera, Windsor, Gil Peck
III	S_3S_4	Bing, Lambert, Angela, Emperor Francis, Kristin, Napoleon, Star, Ulster, Late Maria
	$S_3S_{4'}$	Stella, Sweetheart, New Star, Sandra Rose, Sonata, Sunburst, Staccato, Index, Peter, Sumesi
IV	S_2S_3	Sue, Velvet, Victor, Viva, Vogue, Vega, New Moon
V	S_4S_5	Late Black Bigarreau, Turkey Heart
VI	S_3S_6	Early Amber, Stark's Gold, Merton Heart, Ambrunes
VII	S_3S_5	Early Burlat, Hedelfingen
VIII	S_2S_5	Vista, Mona, Noir de Schmidt, Peggy Rivers, Poolse
IX	S_1S_4	Rainier, Black Giant, Chinook, Black Republican, Celeste, Early Lyons, Republican, Salmo, Summer Jewel, Sylvia, Bada, Dawson, Symphony, Viscount
	$S_1S_{4'}$	Lapins, Santana, Skeena
X	S_6S_9	Black Tartarian, Penny
XII	S_6S_{13}	Noble
XIII	S_2S_4	Sam, Schmidt, Vic, Deacon, Patricia

Grup	Alleller	Çeşitler
------	----------	----------

XIV	S_1S_5	Valera
XV	S_5S_6	Colney
XVI	S_3S_9	Chelan
XVII	S_4S_6	Larian
XVIII	S_1S_9	Brooks
XIX	S_3S_{13}	Reverchon
XXI	S_4S_9	Inge
XXII	S_3S_{12}	Schneiders
XXIII	S_2S_6	Arcina

$$S_3 = S_8$$

$$S_7 = S_{11}$$

$$S_5 = S_{15}$$

RNASE sequence verileri bu allellerin sinonim olduğunu göstermektedir

Kaynaklar

Lezzoni, 2008

Lezzoni et al. 2005

Sonneveld et al. 2001, 2003

Tobbut et al. 2001, 2004

Webster and Looney, 1996

Wieresma et al. 2001

Schuster, M. 2012. Incompatible (S-) genotypes of sweet cherry cultivars (*Prunus avium* L.) *Scientia Horticulturae* 148: 59–73

Grup Alleller Türk Çeşitleri

III	S_3S_4	Cemal, Elifli, Sultanhisar
	S_3S_4'	
IV	S_2S_3	Acı Kara 0922, Aydın Siyahı, Edirne, Kara 0906, Sarı, Zeyitali 0960
VI	S_3S_6	Artvin4
VII	S_3S_5	Yabani 0889
X	S_6S_9	Abdullah, Kadı 0878, Turfanda
XIV	S_1S_5	Yalancı Napolyon
XVI	S_3S_9	Şekerpare
XX	S_1S_6	Halil Efendi,
XXII	S_3S_{12}	Akşehir Napolyonu, Allah Diyen, Karakiraz, Kazancıoğlu, Uluborlu, Ziraat 0900
XXV	S_2S_6	Kaman Çayırı 0895, Kırdar
XXIX	S_4S_7	Niğde, Sultan
XLII	S_2S_{10}	Bademli 0898, Tabanlı
XLIII	S_2S_9	Kara Turani 0888
XLIV	S_3S_7	Acı Bursa

II- Sporofitik uyuşmazlık

- Uyuşmazlık reaksiyonu polen-stigma ara fazında gerçekleşir
- Çimlenmenin daha ilk aşamalarında olur
- Uyuşmaz polenin engellenmesi çok hızlıdır
 - ➔ Ya polen çimlenemez
 - ➔ Ya da polen tüpü stigmaya giremez
- Poleni oluşturan bitkinin genotipi polenin fenotipini belirler
- Çok sayıda alleli olan bir **S- lokusu** tarafından kontrol edilir
- Alleller arasında dominant yada kodominant ilişki görülür
- Brassicaceae, Asteraceae, Convolvulaceae, Betulaceae

II- Sporofitik uyuşmazlık

- En detaylı olarak *Brassica'* larda çalışılmıştır
- Ancak bugün bile mekanizma tam olarak çözülebilmemiş değildir
- Basit olarak, polende bulunan bir molekül sayesinde stigma tarafından kendi poleni tanınmakta ve bunu takiben stigmanın salgıladığı bir RNase polen yada polen tüpüne girerek sitoplazmik RNA'yı parçalamaktadır.

Uyuşmazlık mekanizmasında görev alan moleküller

- Stigma epidermisinde S-lokus → Reseptör protein kinaz (*SRK*)
- Polende duvarında S-lokus → Cystein-rich protein (*SCR*)

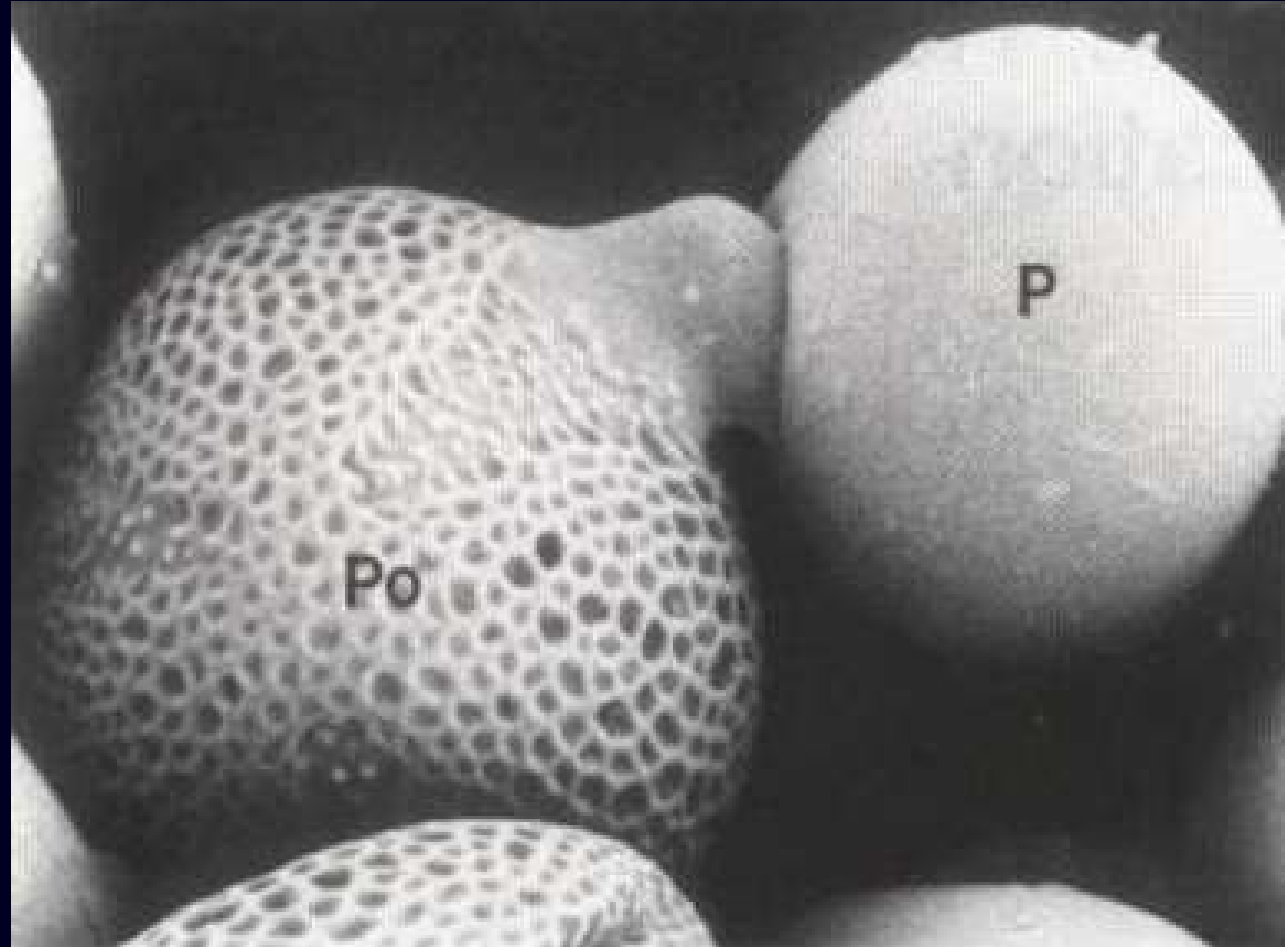
II- Sporofitik uyuşmazlık

Mekanizmanın işleyişi

- ❖ Çiçeğin olgunlaşması ile birlikte SRK proteini stigmanın epidermis hücrelerinin plazma zarına, SCR proteini ise polen duvarına yerleşir
- ❖ Tozlanma sonucunda stigma yüzeyine konan polenler ile stigmanın epidermis hücreleri ile temasta bulunur (hücre-hücre ilişkisi)
- ❖ Polende bulunan SCR stigma epidermis hücrelerinin yüzeyine taşınır
- ❖ SRK proteini kendi polenlerini takibe başlar ve kendi poleninden gelen SCR'yi tanır
- ❖ SRK proteininde oligomerizasyon ve trans-fosforilasyon gerçekleşir
- ❖ Aynı zamanda ARC1 gibi substratlarda da fosforilasyon gerçekleşir
- ❖ Bunu takiben sinyalizasyon sistemi aktive olur ve sonuçta polenin çimlenmesi hızla engellenir. Aradaki aşamalar henüz bilinmemektedir

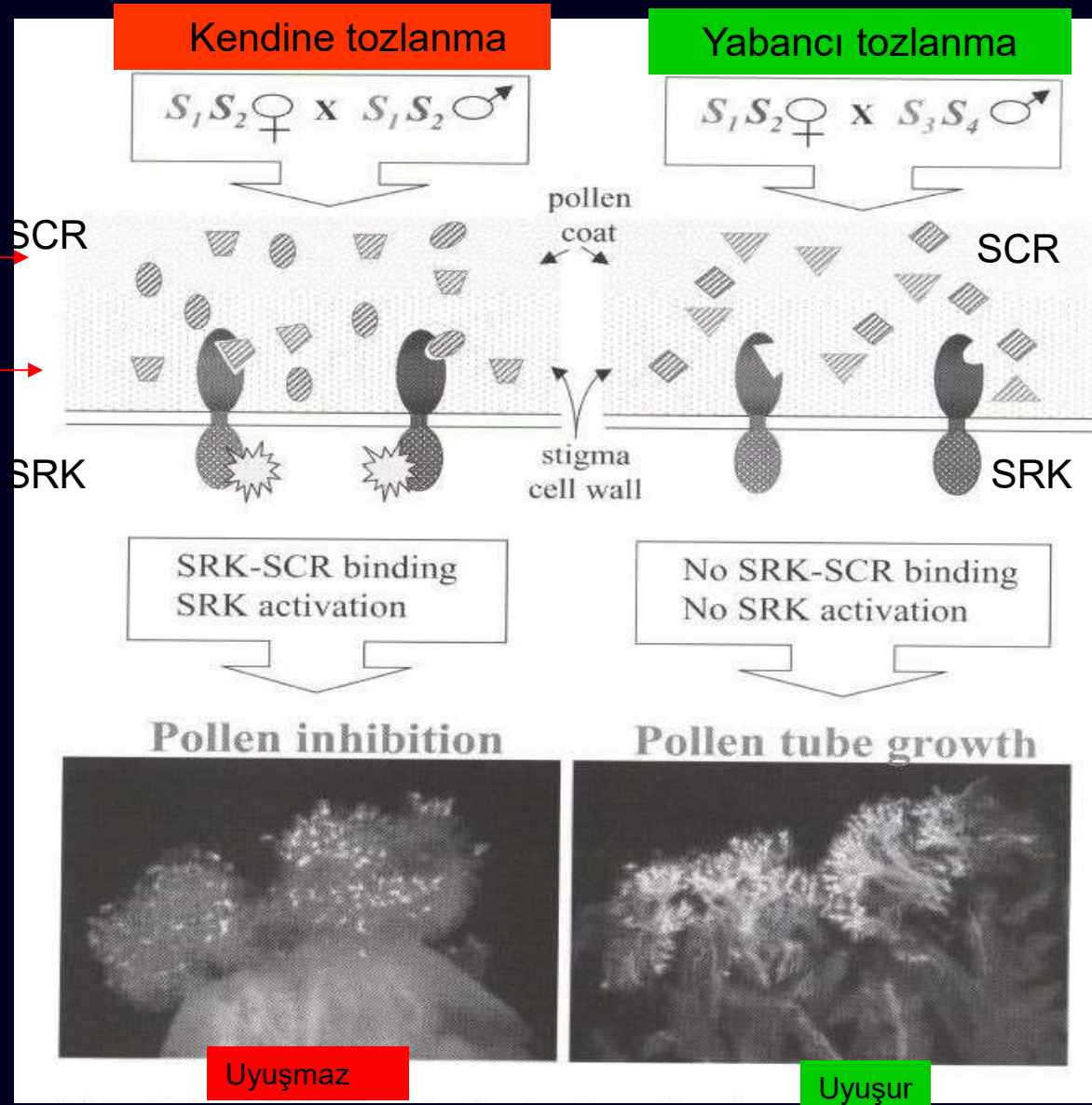
Brassica'da polen t p n n stigmaya papilla'dan giriŐi

P= Papilla
Po= Polen



(Kachroo et al., 2002)

Polen duvarı → SCR
Stigma hücre duvarı → SRK



(Nasrallah, 2002)

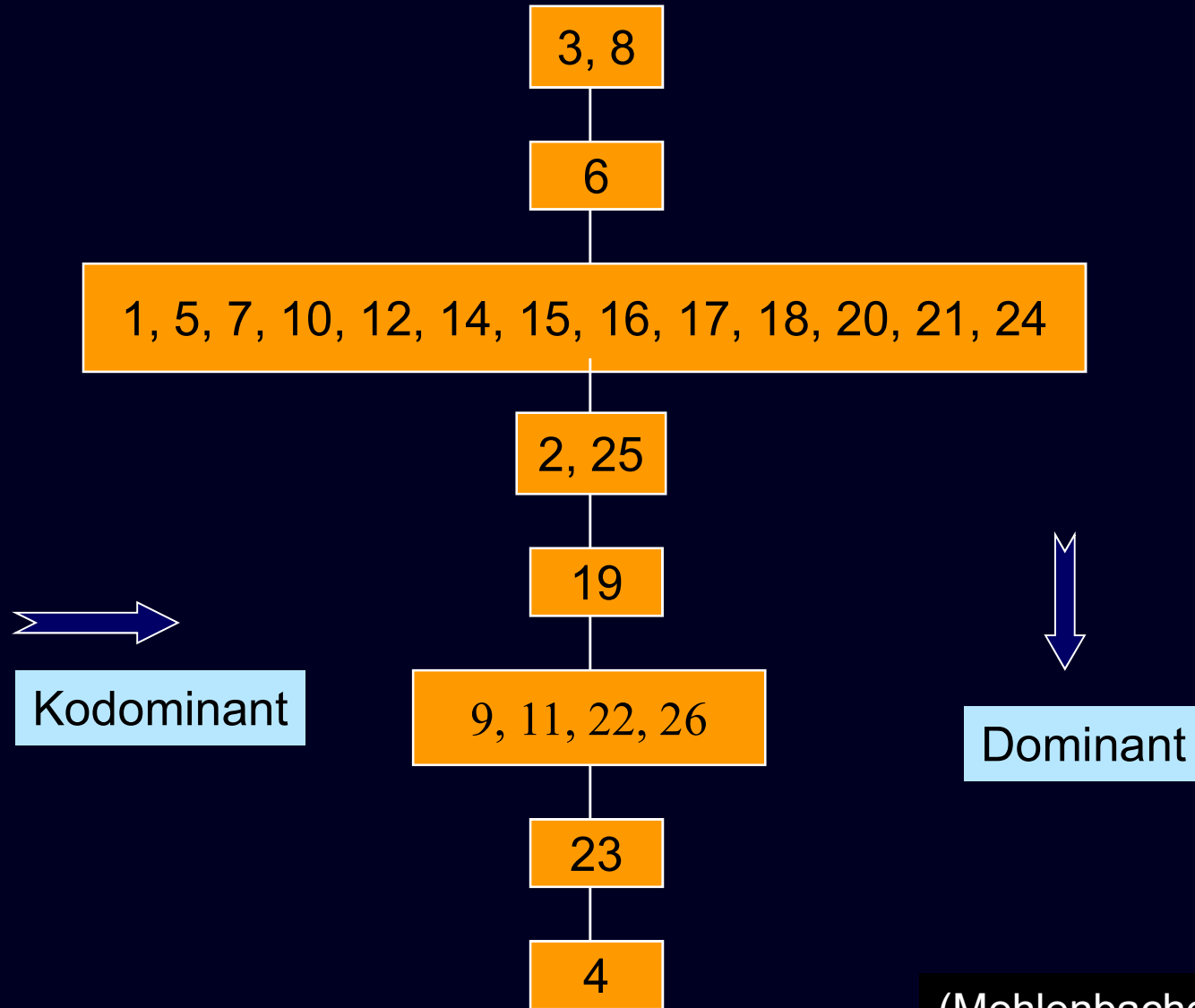
Fındıklarda (*Corylus*) Sporofitik kendine uyuşmazlık

- Fındıklar monoik diklin çiçek yapısına sahiptir
 - Tozlanma kış aylarında gerçekleşir
 - Döllenme tozlanmadan 4-5 ay sonra gerçekleşir
 - Still 2 parçalıdır
 - Stiller kuru tipte olup, epidermis yüzeyi papilla hücreleri ile kaplıdır
 - Fındık poleni bi-cellular' dır
-
- Fındıklarda uyuşmazlık ilk defa 1924 yılında Shuster tarafından rapor edilmiştir.
 - Uyuşmazlığın genetik mekanizması Thompson (1979a,b) tarafından açıklanmıştır

- Fındıklarda Sporofitik Uyuşmazlık görülmektedir
- Kendine uyuşmazlık S-lokusu tarafından kontrol edilmektedir
- Uyuşmazlık belirtileri:
 - Çok düşük çimlenme oranı, kısa ve kıvrık polen tüpü oluşması
 - Ucu şişkin polen tüpleri oluşması
 - Polen tüplerinin farklı yönlere yönelmesi
 - Stigmada kalloz birikimleri

- Literatürde 26 adet çiçek tozu uyuşmazlık alleli olduğu bildirilmektedir ancak bu sayı 30'a çıkmıştır
- Stigma'da bulunan uyuşmazlık allelleri kodominanttır
- Polende bulunan alleller arasında dominans hiyerarşisi bulunmaktadır

Polenlerde S-allelleri arasındaki dominans hiyerarşisi



(Mehlenbacher, 1997)

ÖRNEK

$S_1 > S_2$

Barcelona (S_1S_2)

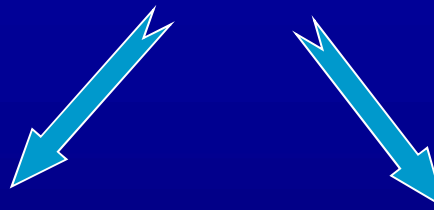
Dişi Çiçek



Genotip=Fenotip

$S_1=S_2$

$2n$



Polenler

$S_1 S_2$



Genotip =



Fenotip =

S_1

S_1

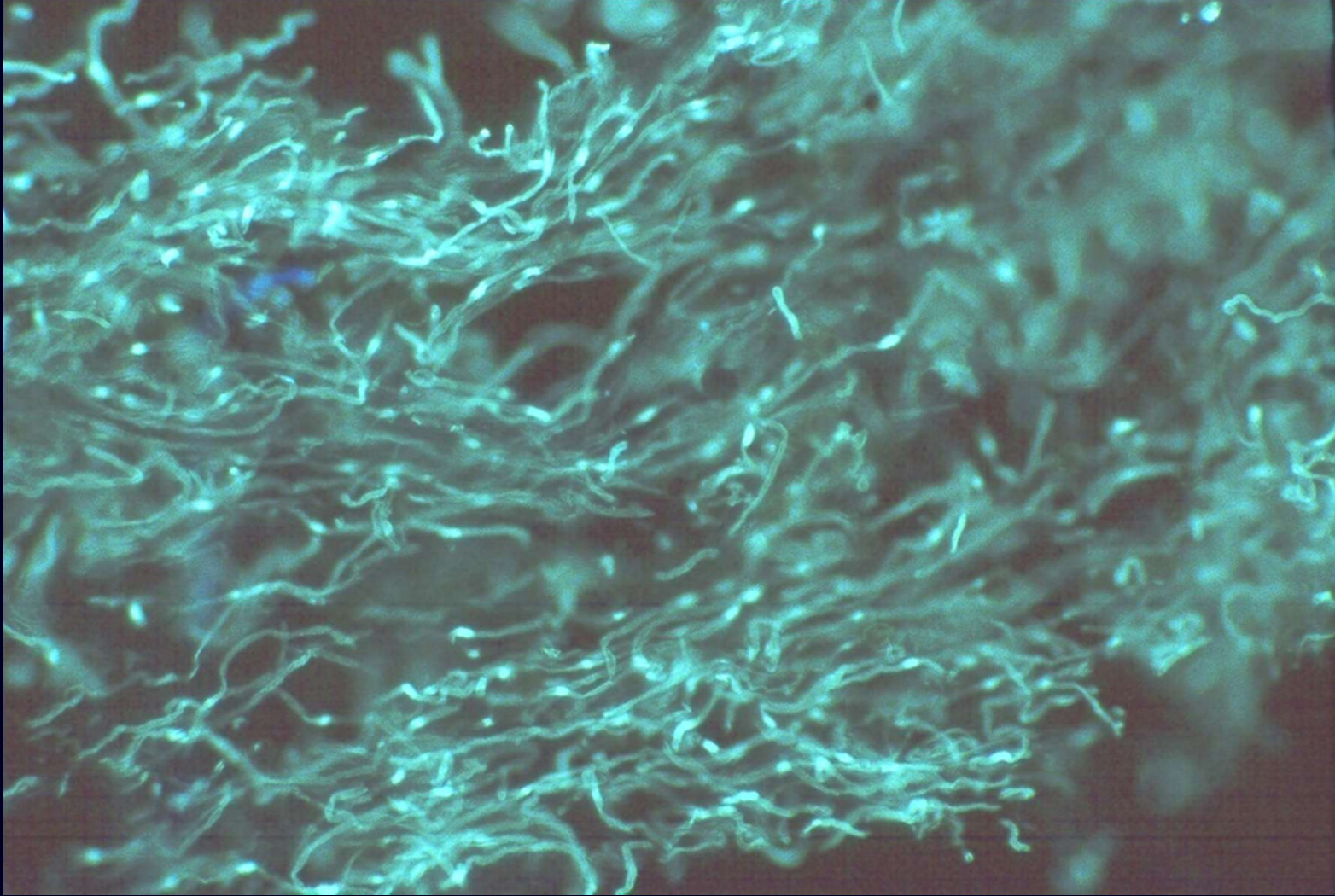
Uyuşmazlık allellerini belirlemede kullanılan test bitkileri

Allel	Test Bitkisi	Mevcut Alleller	
1	Barcelona Ennis	<u>1</u> 1	2 <u>11</u>
2	OSU 20.058	<u>2</u>	<u>2</u>
3	Willamette Nonpareil	1 1	<u>3</u> <u>3</u>
4	OSU 194.001	<u>4</u>	<u>4</u>
5	Badem Halls Giant	<u>5</u> 2	<u>15</u> <u>5</u>
6	Henneman #3	6	10
7	Tonda G. d. Langhe OSU 278.095	2 4	<u>7</u> <u>7</u>
8	San Giovanni	2	<u>8</u>
9	Segorbe	<u>9</u>	23
10	Imperial de Trabizonde	2	<u>10</u>
11	OSU 278.121	4	<u>11</u>

Allel	Test Bitkisi	Mevcut Alleler	
12	OSU 55.077 OSU 382.026	2 <u>12</u>	<u>12</u> 23
13	USOR 98-83	6	<u>13</u>
14	Gem	2	<u>14</u>
15	OSU 39.044	11	<u>15</u>
16	OSU 485.010	11	<u>16</u>
17	Mortarella	2	<u>17</u>
18	Neue Riesennuss	<u>18</u>	25
19	OSU 452.026	4	<u>19</u>
20	OSU 455.087	9	<u>20</u>
21	OSU 168.026	2	<u>21</u>
22	OSU 219.133	4	<u>22</u>
23	OSU 385.003	4	<u>23</u>
24	OSU 54.041	4	<u>24</u>
25	Ordu	4	<u>25</u>
26	OSU 447.015	<u>26</u>	<u>26</u>

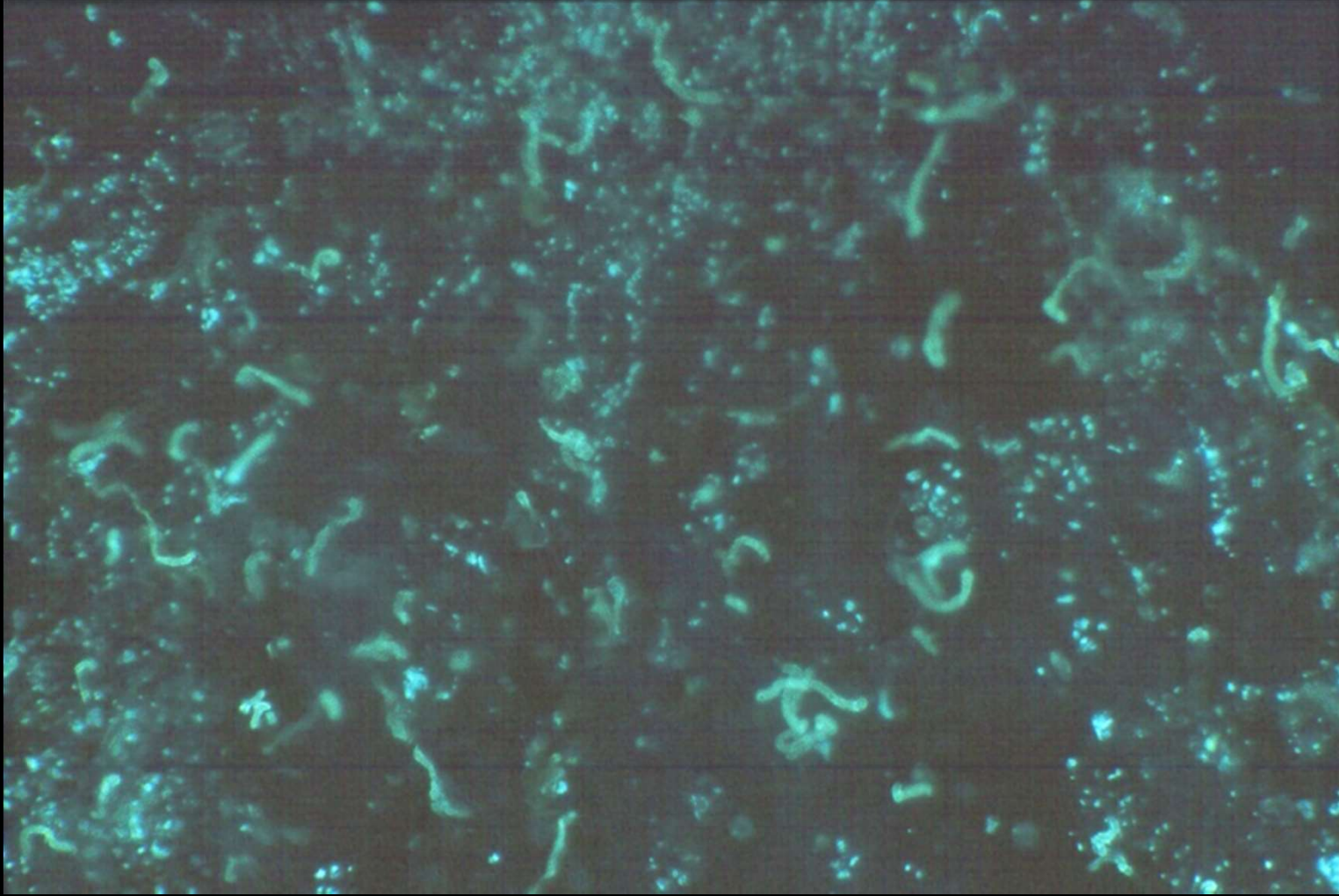
Uyuşur bir kombinasyonda çim borularının görünümü

Uzun ve birbirine paralel polen tüpleri ve bu tüplerdeki kalloz tıplar



Uyuşmaz bir kombinasyonda çim borularının görünümü

Çimlenmede azalma; kısa, kıvrık ve bir yön belirtmeyen polen tüpleri



Fındık çeşitlerinin
polenlerinde ekspres
olan S-allelleri

Tüm fındık çeşitleri
Tombul için tozlayıcı
olarak kullanılabilir

Çeşit	S-alleli
Palaz	2
Yuvarlak Badem	2
Yassı Badem	5
Foşa	8
Mincane	8
Sivri	8
Acı	10
Cavcava	10
Kan	10
Kargalak	10
Tombul	12
İncekara	21
Kalınkara	21
Uzunmusa	21