

Institutt for fruktdyrking  
Norges landbrukshøgskole  
Stensiltrykk nr. 19

INKOMPATIBILITET MELLOM POLLEN OG GRIFFEL

Av

Gustav Redalen

Institutt for fruktdyrking  
Norges landbrukshøgskole

Stensiltrykk nr. 19

INKOMPATIBILITET MELLOM POLLEN OG GRIFFEL

Av

Gustav Redalen

Institutt for fruktdyrking  
Norges landbrukshøgskole

Stensiltrykk nr. 19

INKOMPATIBILITET MELLOM POLLEN OG GRIFFEL

Av

Gustav Redalen

I n n h o l d

	Side
I. Termer og definisjoner -----	1
II. Inkompatibilitetsmekanismer -----	4
III. Biokjemiske og fysiologiske prosesser ---	9
IV. Påvirkning av inkompatibilitetsreaksjonen	11
V. Litteratur -----	14

## 1. TERMER OG DEFINISJONER

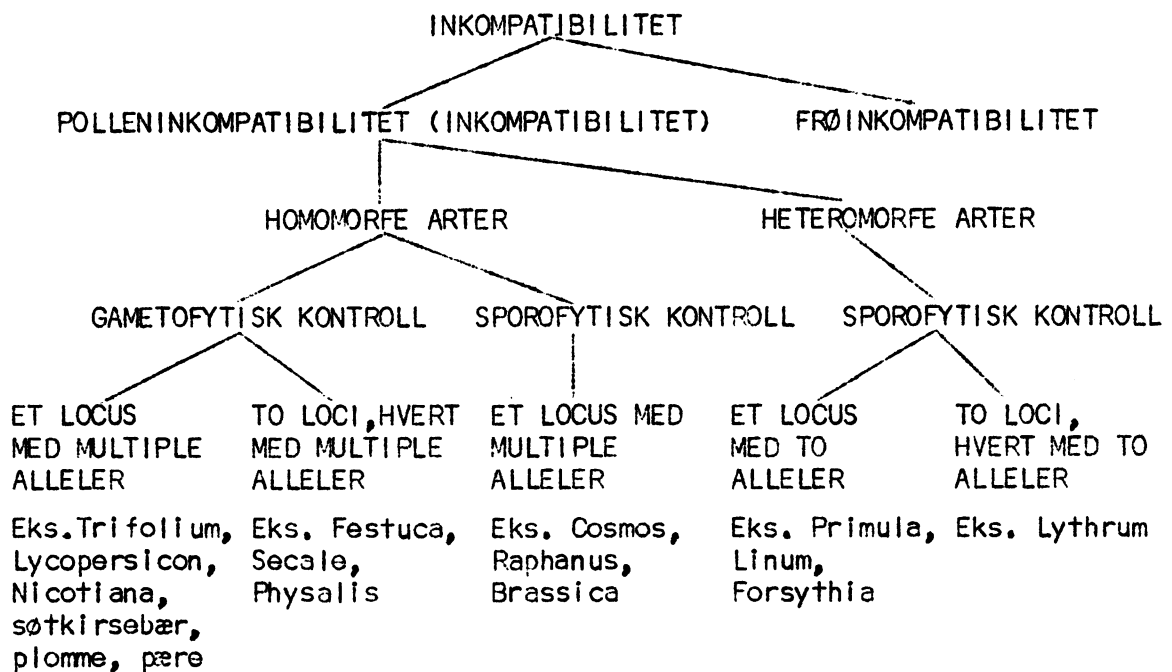
Hos enkelte fruktarter er det nødvendig å få overført pollen fra andre sorter for i det hele tatt å få noen avling. Hos andre arter kan krysspollinering være fordelaktig selv om det ikke er nødvendig. Det kan altså i større eller mindre grad være tale om mangel på kompatibilitet eller evne til å sette frø.

RUTISHAUSER (56) skiller mellom polleninkompatibilitet og frøinkompatibilitet. Det er polleninkompatibilitet når levedyktig pollen er tilført til arret og befruktning likevel av en eller annen årsak ikke finner sted. Ved frøinkompatibilitet inntreffer forstyrrelser først etter befruktningen, og det fører til slutt til abort av frøanlegg eller unge frø. Disse to hovedtypene av inkompatibilitet må, selv om de begge er genetisk betinget, atskilles klart fra hverandre, da de blir utløst av helt ulike faktorer eller systemer av faktorer og også kan ha ulike konsekvenser.

Frøinkompatibilitet skyldes trolig enten ubalanse mellom vevgrupper i frøet eller ugunstig forhold mellom det hunlige og hanlige kromosomsett (genom) i endospermen. Det er ennå ikke tilstrekkelig undersøkt, og vi vil heller ikke komme nærmere inn på det her, da det neppe har så stor innflytelse på fruktsettingen som polleninkompatibiliteten.

Heretter vil denne oversikten bare gjelde polleninkompatibilitet, og derfor vil fra nå av uttrykket inkompatibilitet bli brukt om dette. Det kan da skilles mellom inkompatibilitet hos homomorfe arter og hos heteromorfe arter. Hos homomorfe arter er det ingen merkbare ytre ulikheter i blomsterbygningen i forbindelse med inkompatibiliteten. Derimot er inkompatibilitetsforholdene hos heteromorfe arter knyttet til bestemte egenskaper i blomsterbygningen, som f.eks. hos *Primula* der det blir dannet blomster med lange og korte grifler (heterostyli). De heteromorfe artene har for øvrig bare to sterilitetsalleler i hvert locus, mens de homomorfe har multiple sterilitetsalleler. Inkompatibilitet hos heteromorfe arter vil ikke få noen grundig omtale i dette stensiltrykket.

De forskjellige inkompatibilitetssystemer er satt opp i figur 1. Det kommer der fram at inkompatibilitet hos homomorfe arter igjen kan deles i to grupper, en med gametofytisk kontroll og en med sporofytisk kontroll. Hos de heteromorfe artene er det bare observert sporofytisk kontroll. Ved gametofytisk kontroll er den haploide genetiske struktur hos pollenet og den diploide genetiske struktur hos griffelen bestemmende for kompatibilitetsreaksjonen. Ved sporofytisk kontroll er derimot den diploide genetiske struktur bestemmende både i pollen og griffel.



Figur 1. Skjematisk oversikt over inkompatibilitet med eksempel på slekter og arter i hver gruppe.

Ifølge WILLIAMS (62) kan det ved gametofytisk kontroll være enten et locus med multiple alleler, eller to loci, hvert med multiple alleler. Ved sporofytisk kontroll hos homomorfe arter er det et locus med multiple alleler, mens det hos de heteromorfe artene enten er et locus med to alleler, eller to loci, hvert med to alleler.

Selvinkompatibilitet er av BREWBAKER (4) definert som manglende evne til å sette frø etter selvpollinering hos en plante som danner normale gameter (kjønnsceller). Innen frukt- og bær dyrkingen arbeides det med vegetativt formerte planter, slik at alle planter av en kultivar kommer fra den opprinnelige morplanten. Dermed kan selvinkompatibilitet for vårt vedkommende defineres som manglende evne til å sette frø etter selvpollinering av en kultivar som danner normale gameter.

LEWIS (33, 34) og LEWIS og CROWE (37) har antatt at selvinkompatibilitet er en primitiv egenskap. Dersom selvinkompatibilitet settes lik SI og selvkompatibilitet lik SC, skal kompatibilitetsutviklingen kunne settes opp som:

$$SI \longrightarrow Sc \longrightarrow Sc^I \longrightarrow SC$$

Det er altså flere trinn i utviklingen fra selvinkompatibilitet til selvkompatibilitet.

LEFFEL (27) hevder at diploide planter som har det gametofytiske inkompatibilitetssystemet med et locus, må være selvinkompatible. Unntak

fra dette er blitt kalt pseudo-selvkompatibilitet eller falsk selvkompatibilitet, og det går altså ut på at en normalt selvinkompatibel plante har satt frø etter selvpollinering. Pseudo-selvkompatibilitet kan forekomme i varierende grad hos ulike vekster, og der det er mest utbredt, kan det komme svært nær opp til selvkompatibilitet. PANDEY (48) har kommet til at pseudo-selvkompatibilitet kan skyldes mange faktorer, og han deler disse inn i genetiske, kunstige og miljøfaktorer.

Kryssinkompatibilitet kan defineres som manglende evne til å sette frø etter krysspollinering av en annen plante av samme art når begge planter har normale gameter. Innen frukt- og bær dyrkingen vil det si manglende evne til å sette frø etter krysspollinering av en annen kultivar innen samme art.

Med interspesifikk inkompatibilitet menes inkompatibilitet mellom arter, og det er undersøkt av bl.a. PANDEY (49).

Unilateral inkompatibilitet eller unilateral hybridisering er av HARRISON og DARBY (20) og av TOWNSEND (59) brukt til å beskrive betingelsene når artshybrider bare kan bli dannet i en retning. LEWIS og CROWE (37) har funnet ut at unilateral inkompatibilitet forekommer i det gametofytiske, homomorfe inkompatibilitetssystem med et locus, i det sporofytiske, homomorfe system og i det heteromorfe system. Det er ikke blitt endelig slått fast om det forekommer i det gametofytiske, homomorfe system med to loci.

LINSKENS (43) framhever at det både fysiologisk og genetisk må skilles klart mellom sterilitet og inkompatibilitet, som er manglende evne til å kombinere normale seksuelle partnere. Dette styrkes ved at BUBAR (6) kunne påvise både sterilitet og inkompatibilitet i samme plante. Han fant dessuten at sterilitet og inkompatibilitet var kontrollert av ulike genetiske mekanismer.

Inkompatibilitet er tidligere blitt kalt bl.a. fysiologisk sterilitet. Dette uttrykket bør ikke lenger brukes, da inkompatibilitet, som også Linskens var inne på, ikke er noen form for sterilitet. Ved sterilitet blir det nemlig ikke dannet frøingsdyktige gameter.

FRIEDRICH (14) har ved siden av fysiologisk sterilitet nevnt visse former for sterilitet som kan forekomme hos våre frukt- og bærarter. Vi har f.eks. morfologisk sterilitet når det er misformede organer, fylte blomster og manglende pollenblad. Herunder kommer også de såkalte "blomsterløse" sorter som mangler pollenblad og kronblad. Cytologisk sterilitet kan bety en del innen frukt- og bær dyrkingen. Det kan f.eks. forekomme hos triploide sorter med unormal reduksjonsdeling og pollen

som er lite frøingsdyktig. Mange eple- og pæresorter har denne egenskapen. Indusert sterilitet, dvs. ytre påvirkninger, f.eks. av klima og næringstilstand, kan også forekomme. Faktoriell sterilitet vil si sorter med letalfaktorer og HEILBORN (21) og GAGNIEU (15, 16) har vært inne på at dette forekommer hos eple. GOLDSCHMIDT-REISCHEL (18) har undersøkt fertilitetsforholdene hos gullrips, *Ribes aureum*, som er regnet for en selvsteril planteart. Han fant at mangelfull fruktsetting ikke samsvarte med de kjente systemene for Inkompatibilitet og kom til at årsaken måtte være at det forekom letalfaktorer. Senere (19) har Goldschmidt-Reischel forklart uteblitt fruktsetting som en funksjon av parringsfaktorer.

## II. INKOMPATIBILITETSMEKANISMER

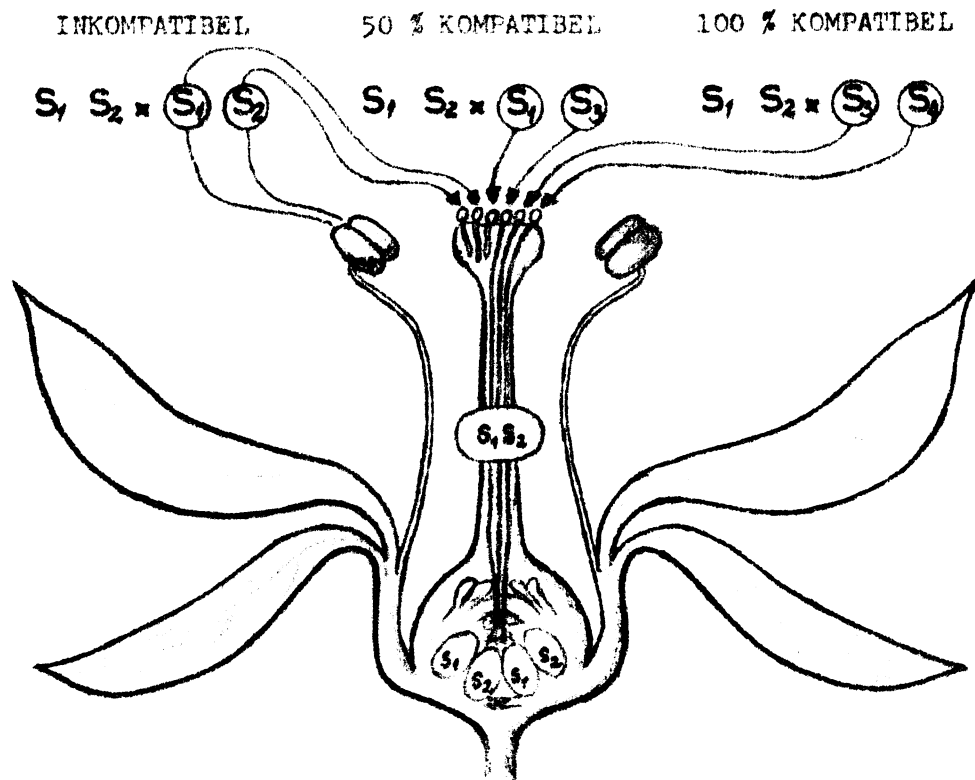
Det genetiske grunnlag for inkompatibilitetsreaksjonene er etter hvert blitt godt undersøkt. Det er nå klart at de styres av en eller to serier av multiple alleler (dvs. flere forskjellige alleler i samme locus), og at forholdet mellom den genetiske konstitusjon hos pollenkorner (eller pollenmorcelle) og griffel er avgjørende.

Uten å kjenne til hverandres undersøkelser satte PRELL (50), EAST og MANGELSDORF (10), LEHMANN (28) og FILZER (13) i 1920-årene fram hypoteser som skulle forklare den genetiske inkompatibilitetsmekanismen. Hypotesene gikk i prinsippet ut på det samme, nemlig at inkompatibiliteten blir styrt av multiple alleler på en slik måte at pollenslanger som har et bestemt S-allel, vokser sakte eller blir hindret i å vokse i grifler som har det samme S-allelet. East og Mangelsdorf kalte allelene for sterilitetsalleler, og betegnet dem med  $S_1$ ,  $S_2$  osv. Denne betegnelsen brukes fremdeles, selv om inkompatibilitetsalleler nå må sies å være en mer riktig betegnelse enn sterilitetsalleler. Dersom en plante har den genetiske konstitusjon  $S_1S_2$ , danner den to slags pollen,  $S_1$  og  $S_2$ , og den vil i følge hypotesene ikke kunne bli pollinert av sitt eget pollen eller av noe annet pollen som fører enten  $S_1$ - eller  $S_2$ -allelet.

Pollenkornets inkompatibilitetsreaksjon ble av Prell, East, Mangelsdorf, Lehmann og Filzer antatt å være bestemt av det S-allelet som pollenkorneret fører, og ikke av pollenmorcellens eller opphavsplantens totale S-allel-utrustning. Det førstnevnte er blitt kalt gametofytisk kontroll og det andre sporofytisk kontroll (1).

### Gametofytisk kontroll

Dersom foreldreplantene ikke har noe felles allel, som f.eks. i krysningen  $S_1S_2 \times S_3S_4$ , vil alle pollenkorn fra den ene blomsten kunne vokse gjennom griflene og gi frøing hos den andre blomsten. Kryssbefruktning er også mulig når foreldreplantene har ett allel felles, som f.eks. i krysningen  $S_1S_2 \times S_1S_3$ , der  $S_3$  pollen vil kunne befrukte, men ikke  $S_1$ . Her vil altså halvparten av pollenet kunne gi frøing. Selvkompatibilitet er imidlertid i begge tilfeller utelukket. Se for øvrig figur 2.



Figur 2. Gametofytisk kontroll, ett locus med multiple alleler.

Ved gametofytisk kontroll er forholdet mellom pollen og griffel avgjørende for inkompatibilitetsreaksjonen. Allelene er uavhengige av hverandre, dvs. at det ikke er dominans (56). LEWIS (31) har imidlertid vist at polyploidisering kan bryte ned den normale gametofytiske inkompatibilitetsreaksjonen. Pollen av diploide planter er haploide og inneholder bare ett S-allel. Pollen av tetraploide planter er derimot diploide og inneholder dermed to S-alleler. Dersom begge allelene er like, er det tale om homogent pollen, men hvis de er ulike, er pollenet heterogent. I sistnevnte tilfelle kan en få dominans og konkurranse mellom de to allelene.



Gametofytisk kontroll er etter hvert blitt påvist for en hel rekke arter, bl.a. *Prunus avium* og *Pyrus communis* (4).

Den mest vanlige form for gametofytisk kontroll er den som nå er blitt omtalt. Der er det ett locus med multiple alleler. En annen form for gametofytisk kontroll er der det er to loci, hvert med multiple alleler. Det er da tale om S- og Z-alleler eller S- og R-alleler. Slik inkompatibilitet er bare blitt observert hos en del grasarter, hos *Beta vulgaris* og hos noen få arter innen *Solanaceae* (62, 1).

### Sporofytisk kontroll

Det viste seg snart at inkompatibilitetsreaksjonen hos noen planter, bl.a. hodekål, *Brassica oleracea* var. *capitata*, ikke kunne forklares ved hjelp av hypotesene om gametofytisk kontroll. I 1950 ble så inkompatibilitet med sporofytisk kontroll beskrevet av GERSTEL (17) og av HUGHES og BABCOCK (23).

Ved sporofytisk kontroll er ikke pollenets reaksjon bestemt av pollenets S-allel, men av begge S-allelene i opphavsplanten. Altså har alle pollen-korn som er produsert av en plante den samme inkompatibilitetsreaksjon. Ved sporofytisk kontroll kan S-allelene virke uavhengig av hverandre, slik at pollenet er inkompatibelt for begge allelene, eller dominans-forhold kan virke inn, slik at pollen kan være kompatibelt selv om det inneholder et av griffelens S-alleler. Dette kan finne sted dersom det andre S-allelet i pollenets opphavsplante er dominant over det som pollenet fører.

I forhold til arter med gametofytisk kontroll har arter med sporofytisk kontroll et større antall inkompatible kombinasjoner (56).

### Andre egenskaper knyttet til gametofytisk og sporofytisk kontroll, og en hypotese til forklaring av forskjellen mellom de to systemer

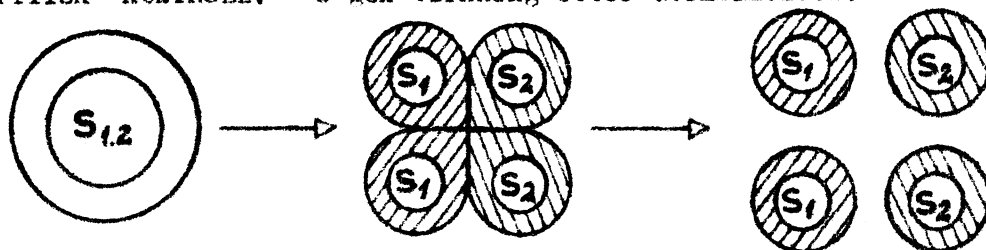
Cytologisk sett er det to typer av pollen-korn hos angiospermene: en tokjernet og en trekjernet type. Tokjernete pollen-korn inneholder ved pollenspredningen en generativ og en vegetativ kjerne. Den generative kjernen, som nærmest er en celle med eget cytoplasma, deler seg under pollenslangeveksten gjennom griffelen og danner to hanlige gameter. Hos trekjernete pollen-korn har denne delingen funnet sted allerede i pollenknappen. BREWBAKER (4) mener å ha observert at gametofytisk

kontroll er knyttet til tokjernetete pollenkor og sporofytisk kontroll til trekjernetete pollenkor.

Selv om det gametofytiske og sporofytiske system med en gang kan se ut til å være helt ulike, hevder Brewbaker at forskjellen sannsynligvis bare skyldes en ting, nemlig tidspunktet da S-allelene begynner å utøve sin virkning. Ved gametofytisk kontroll setter S-allelene i gang produksjonen av et inhibitor-stoff eller dets for-stadium under eller etter anafase I under meiosis (reduksjonsdelingen) i pollenmorcellen. Ved sporofytisk kontroll må denne produksjonen av inhibitorstoff foregå før anafase I. Dersom en pollenmorcelle fører allelene  $S_1$  og  $S_2$ , vil det ved gametofytisk kontroll bli dannet to pollenkor med  $S_1$ 's inhibitorstoff og to med  $S_2$ 's inhibitorstoff. Ved sporofytisk kontroll vil alle pollenkorne føre det samme stoffet. Se for øvrig figur 3.

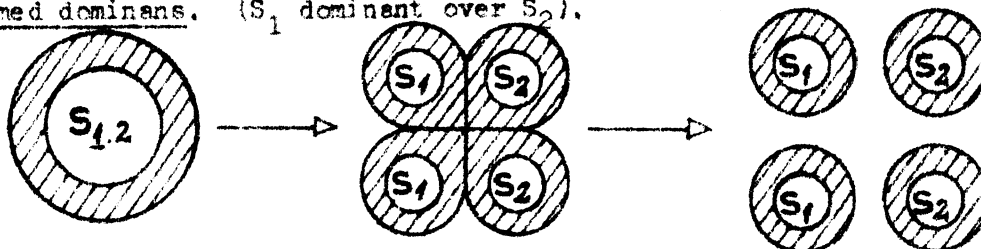
Brewbaker kan videre fortelle at inkompatibilitetsreaksjonen foregår i griffelen eller frøemnet når en har med tokjernetete pollenkor å gjøre. Når det gjelder trekjernetete pollenkor, hindres derimot spiringen eller pollenslangeveksten allerede på arret. Grasartene er unntak både når det gjelder sammenhengen mellom antall kjerner i pollenkor og gametofytisk/sporofytisk kontroll, og når det gjelder stedet der inkompatibilitetsreaksjonen foregår.

GAMETOFYTISK KONTROLL. S-gen-virkning etter atskillelsen.

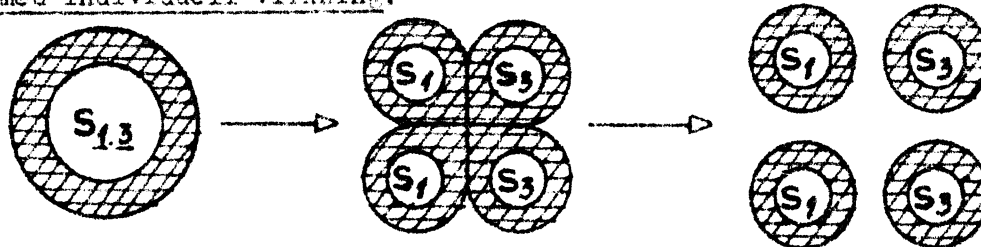


SPOROFYTISK KONTROLL. S-gen-virkning før atskillelsen.

a. med dominans. ( $S_1$  dominant over  $S_2$ ).



b. med individuell virkning.



Figur 3. Gametofytisk og sporofytisk kontroll. Etter LEWIS (34).

### III. BIOKJEMISKE OG FYSIOLOGISKE PROSESSER

Inkompatibiliteten skyldes biokjemiske prosesser som står under genetisk kontroll. Det genetiske grunnlag er etter hvert blitt godt kjent, men de biokjemiske prosessene kjenner vi ennå ikke tilstrekkelig.

Etter å ha arbeidet med *Forsythia* satte MOEWUS (46) i 1950 fram en hypotese som gikk ut på at inkompatibiliteten var forårsaket av inhibitorstoffer i pollenet. Disse stoffene skulle være flavonolglukosidene rutin og quercitrin. For at kombinasjonene pollen<sup>og</sup>griffel skulle være kompatible, måtte griflene inneholde enzymer som spaltet vedkommende flavonolglukosid. Denne hypotesen er senere blitt kritisert av ESSER og STRAUB (11), og er ikke lenger akseptert.

I følge LEWIS (33) må inkompatibiliteten skyldes et inhibitorstoff produsert av en antigen-antistoff-reaksjon som kommer i stand når samme S-allel forekommer i pollen og griffel. I systemer med multiple alleler mener han at dette er den eneste mulige forklaring. I systemer med to alleler er dessuten et annet prinsipp mulig, nemlig stimulering av pollenslangeveksten som en forutsetning for kompatibilitet. Derfor avskriver Lewis heller ikke dette prinsippet.

Allerede i 1907 var JOST (24) inne på at immunitetsreaksjoner, som var kjent i dyreriket, også kunne være forbundet med inkompatibiliteten hos planter. Denne tanken ble ført videre av EAST (9) som i 1929 la fram hypotesen om antigen-antistoff-reaksjonen. Etter den beror inkompatibiliteten på en reaksjon mellom et antigen som pollenet skiller ut, og et antistoff som blir dannet i griffelen. Det er med andre ord tale om en immunitetsreaksjon når samme S-allel forekommer i pollen og griffel.

Resultater oppnådd av STANLEY og SEARCH (58) tyder på at pollen bl.a. frigjør proteiner til sine omgivelser. Denne frigjøringen foregår i forskjellig tempo og i ulike mengder, først og fremst avhengig av arten, men også i en viss grad avhengig av omgivelsene. LINSKENS (43, 44) hevder at hindringen av pollenslangeveksten i en inkompatibel griffel kunne være forårsaket av en antigen-antistoff-reaksjon mellom et spesifikt protein i pollenet og et tilsvarende protein i griffelen.

LEWIS (32) og LINSKENS (39, 40, 41, 42) har gjort undersøkelser som støtter antigen-antistoff-hypotesen. Det er påvist at griffelvev etter en inkompatibel kombinasjon inneholder et protein som hverken er til stede i kompatible kombinasjoner eller i grifler som ikke er blitt pollinert. Videre er det funnet antigener som er spesifikke for ulike pollen-genotyper og for ulike proteiner i griffelen. Dessuten er vist at det

etter en inkompatibel kombinasjon dannes et kompleks mellom pollen- og griffelprotein.

LEWIS (35) har satt fram en protein-dimer-hypotese til forklaringen av gametofytisk inkompatibilitet (dimer = når molekyler av samme slag er bundet sammen to og to). Den går ut på at komplekset av S-alleler produserer et polypeptid som er spesifikt for hvert allel. Hvert av de alleliske polypeptidene er et identisk molekyl i pollen og griffel. Polypeptidene eller monomerene polymeriseres til en dimer i både pollen og griffel. Det første trinnet i inkompatibilitetsreaksjonen er at identiske dimere i pollen og griffel kombineres, slik at det ved hjelp av et allosterisk molekyl dannes en tetramer. Det neste trinnet i inkompatibilitetsreaksjonen er at tetrameren virker som en gen-regulator, enten til å indusere syntesen av en inhibitor eller til å undertrykke syntesen av et pollenslangevekst-auxin. Forsøksresultater skulle i følge Lewis tilsa at induksjon av en inhibitor er mer sannsynlig enn undertrykkelsen av et auxin.

ASCHER (2) har også kommet med en gen-virkningsmodell til forklaringen av gametofytisk selvinkompatibilitet. Han mener at de aktive komponentene er monomerer og dimere og ikke dimere og tetramere, men ellers er modellen mye lik Lewis's dimer-hypotese.

LINSKENS (43, 44) kan fortelle at den immunologiske forklaring på inkompatibilitet fremdeles er den mest akseptable. I tillegg peker han også på et par andre momenter som kan tas med i vurderingen av mulige årsaker til inkompatibilitet. Det ene momentet er det som Linskens kaller "klonal seleksjon". Med klone mener han de spesifikke typene av antistoff som dannes i pollenet under påvirkning av det nære metabolske sambandet mellom pollenblad og fruktblad under deres utvikling i samme blomst. Det andre momentet er at dannelsen av slike antistoffer godt kan forklares på samme måte som den generelle proteinsyntesen, fordi det også her er tale om syntese av et nytt, helt spesifikt protein. Antistoffene som fører til inkompatibilitet, kan ha en enzymatisk bakgrunn og dannes på samme måte som visse proteiner, der enzymer overfører en påvirkning (eller "informasjon") i form av nukleinsyremolekyler.

Inkompatible pollenslanger vokser senere enn kompatible, og det var JOST (24) som først observerte dette. Hos planter med gametofytisk kontroll deler som nevnt pollenkornets generative kjerne seg først når den har kommet ut i pollenslangen etter spiringen. SCHLÖSSER (57) og LINSKENS (43) har observert at den generative kjernen oppfører seg unormalt ved inkompatible kombinasjoner. Delingen kan ofte utebli, og i

tilfeller hvor den finner sted, begynner den gjerne senere enn ved kompatible kombinasjoner. Den vegetative kjernen blir borte relativt kort tid etter spiringen og kan da neppe ha fullført sin oppgave.

Da griflene hos mange plantearter er svært lange i forhold til pollenets størrelse, er det åpenbart at pollenet ikke kan greie seg med sin opplagsnæring. Dersom befruktning skal finne sted, må pollenslangen tilføres stoffer fra griffelen. ROSEN (53, 54) fant at pollenslanger som vokser in vitro og i inkompatible grifler, er karakterisert ved en hette over slangespissen. Kompatible slanger synes derimot å gjennomgå en forandring slik at det i spissen blir dannet dype innskjæringer med svampaktig vev. Disse kan trolig lette opptaket av stoffer fra griffelen som er nødvendige for fortsatt vekst av pollenslangen. SCHLÖSSER (57) har også observert at inkompatible pollenslanger ofte får fortykkede vegger og da særlig i spissen.

#### IV. PÅVIRKNING AV INKOMPATIBILITETSREAKSJONENE

Ofte kan inkompatibilitet være ønskelig, f.eks. hos pryddplanter der en kan få en lengre blomstringsperiode hvis frøsetting hindres, ved produksjon av  $F_1$ -frø og innen planteforedlingen. Innen frukt- og bær dyrkingen er vi imidlertid interessert i å unngå inkompatibilitet. REIMANN-PHILIPP (51) forteller at det innen Prunus- og Malus-kloner er sterke selvinkompatibilitetsreaksjoner som fører til at det ikke blir noen avling hvis ikke pollen fra trær som tilhører andre sterilitetsgrupper er tilgjengelig.

Som allerede nevnt kan polyploidisering, dvs. økning i antall kromosomgenomer, ha en betydelig innvirkning på inkompatibilitetsreaksjonen hos arter med gametofytisk kontroll og ett locus. CRANE og LEWIS (7), LEWIS og MODLIBOWSKA (38) og LEWIS (33) har vist at f.eks. *Pyrus communis* ( $2n = 34$ ), som er en naturlig polyploid, gjennomgår en fullstendig nedbrytning av inkompatibiliteten når kromosomtallet økes til 68, og blir selvkompatibel. Årsaken er konkurranse mellom de to S-allelene i pollenet som fører til at de opphever virkningen av hverandre. Colchicinbehandling er et aktuelt hjelpemiddel ved polyploidisering.

Mutasjoner kan ha innvirkning på inkompatibilitetsreaksjonene. Hos bl.a. *Prunus avium* har det i følge WILLIAMS (62) lenge vært kjent

at spontane mutasjoner av selvinkompatible alleler til selvkompatible alleler ( $S_f$ ) forekommer, og utnyttelsen av selvkompatible mutanter kan være av stor interesse hos denne arten. Mutasjoner kan induseres ved hjelp av radioaktiv stråling, ultrafiolett stråling, colchicin-behandling o.l. Flere har vist at en på denne måten kan få fram kompatible mutanter av normalt inkompatible planter. LEWIS og CROWE (36) har f.eks. ved hjelp av radioaktiv stråling fått fram selvkompatible sorter av bl.a. *Prunus avium*, og har beskrevet en metode til å få fram selvkompatible sorter av frukttrær. I den senere tid har LAPINS (25) arbeidet mye med induerte mutasjoner i frukttrær, deriblant også fertilitetsmutanter.

LEWIS (30) har vist at inkompatibel pollenslangevekst i bl.a. *Prunus avium* var best ved  $15^{\circ}$  C og avtok ved høyere temperatur. Han mente at dette måtte skyldes en økt inkompatibilitetsreaksjon ved høyere temperatur. TOWNSEND (59) kan imidlertid fortelle at generelt sett har relativt høy temperatur vært mest effektivt i å bryte ned eller endre inkompatibilitetsreaksjonen hos de plantearter som er blitt undersøkt. Det dreier seg da om en temperatur på  $40-50^{\circ}$  C. Hos noen arter har også podning ført til bedre setting etter inkompatible kombinasjoner. Tilførsel av ulike næringsstoffer, som borsyre, kalsiumnitrat og karbohydrater har ikke kunnet oppheve inkompatibiliteten, men i en del forsøk har det ført til økt vekst av kompatible og/eller inkompatible pollenslanger. Tilførsel av sink har derimot hindret pollenslangeforlengelsen.

Pollenet må tydeligvis inneholde vekststimulerende stoffer siden spiring og vekst av pollenslangen stimuleres når mengden av pollen som er til stede øker. Dette er den såkalte populasjonseffekten, og det var BRINK (5) som først oppdaget den, idet han fikk bedre pollenslangevekst på kunstig substrat (in vitro) ved å plassere pollenkorn i grupper i stedet for enkeltvis.

Selvinkompatible kultivarer av *Petunia*, *Tagetes erecta*, *Brassica oleracea* og *Trifolium pratense* har i følge EYSTER (12) blitt selvkompatible etter å ha blitt sprøytet med amidet av alfa-naftylleddisyre (ANA) straks før eller rett etter pollinering. Han mente at denne behandlingen nøytraliserte det stoffet i griffelen som stopper pollenslangeveksten. LEWIS (29) har imidlertid foretatt liknende undersøkelser med *Prunus avium* uten at det førte til noen fruktsetting. Han fant ut at ANA-amid ikke økte de inkompatible pollenslangenes veksthastighet, men derimot utsatte dannelsen av skillesjikt i griffelen slik at de inkompatible pollenslangene får lenger tid på seg til å nå fram til frøemnet. VISSER (60) har tilført ANA-amid til blomster hos eple og pære, og hel-

ler ikke her hadde det noen effekt på inkompatibilitetsreaksjonen. ROY (55) har behandlet griflene hos søtkirsebarsorten Schmidt med fenyleddiksyre, naftylleddiksyre og indoleddiksyre, men ingen av behandlingene kunne oppheve eller redusere sortens inkompatibilitet.

MATSUBARA (45) har etter behandling med cytokinin utsatt dannelsen av skillesjiktet i griflene hos en selvinkompatibel kultivar av *Lilium longiflorum*, slik at selvpollinering har kunnet finne sted.

Etter injeksjon av 100 og 200 ppm kinetin i avkuttete grifler av *Lilium longiflorum* fikk HENNY og ASCHER (22) like lange pollenslanger hos inkompatibelt som hos kompatibelt pollen, og fikk dermed opphevet selvinkompatibilitetsreaksjonen.

Ved hjelp av CO<sub>2</sub>-behandling etter pollinering har NAKANISHI og HINATA (47) fått opphevet selvinkompatibilitetsreaksjonen hos hodekål. Metoden er så enkel at forfatterne mener den burde få praktisk betydning for produksjon av kålfrø etter selvpollinering.

Elektrisk behandling har i følge ROGGEN et al. (52) brutt ned inkompatibilitetsbarrieren hos <sup>rosenkål og savoykål</sup>. Metoden går ut på å tilføre negativ elektrisitet til griffelen og positiv elektrisitet til pollenet i et tidsrom på 2-3 sekunder ved pollineringen.

I følge ASCHER og PELOQUIN (3) kan griffelens fysiologiske alder ha en betydelig effekt på veksten av inkompatible pollenslanger. Før anthesis kunne compatible pollenslanger hos *Lilium longiflorum* bare vokse en del av den lengden de var i stand til etter anthesis, mens inkompatible pollenslanger vokste nesten like langt som etter anthesis. Ved anthesis og i de neste fem dagene vokste de inkompatible omtrent bare halvparten så langt som de compatible pollenslangene, og i denne perioden, da pollinering normalt finner sted, syntes selvinkompatibilitetsreaksjonen å være sterkest. Seks til ti dager etter anthesis var derimot inkompatible pollenslanger i stand til å vokse omtrent like godt som de compatible, og det kunne virke som om griffelen da ikke lenger var i stand til å produsere antistoff. Etter ti dager avtok veksten av både inkompatible og compatible pollenslanger, fordi blomsten da ble for gammel.

Knopp-pollinering er bl.a. av LEE (26) blitt nevnt som et aktuelt hjelpemiddel for økning av fertiliteten ved selvpollinering av selvinkompatible kultivarer av kål og reddik. VISSER (60) har imidlertid forsøkt med pollinering før blomstene hadde åpnet seg både hos eple og pære, uten at han fikk eliminert selvinkompatibiliteten.

Hos de selvinkompatible eplesortene McIntosh og Golden Delicious fikk DAYTON (8) ved hjelp av dødt kompatibelt pollen i blanding med sortenes eget pollen dannet om lag like mye frukt som etter pollinering med



levende kompatibelt pollen. Frukt av McIntosh inneholdt etter slik pollinering like mange kjerner som etter krysspollinering, og dette skulle tyde på at inkompatibilitetsreaksjonen ble opphevet. Hos Golden Delicious var imidlertid ikke kjerneinnholdet stort større enn etter selvpollinering, hvilket skulle tyde på at behandlingen for denne sorten heller hadde ført til parthenokarp fruktsetting. WILLIAMS og CHURCH (61) har forsøkt det samme med eplesorten Crawley Beauty, men de har ikke fått opphevet inkompatibilitetsreaksjonen hos denne sorten.

Mange av de nevnte metodene for å omgå eller oppheve inkompatibilitetsreaksjonen vil neppe få noen betydning annet enn ved foredlingsarbeid eller i teoretiske undersøkelser. På lengre sikt er det imidlertid store muligheter for at det kan få praktisk betydning å oppheve inkompatibilitetsreaksjonen ved hjelp av polyploidisering eller kanskje i størst grad ved hjelp av induserte mutasjoner.

#### V. LITTERATUR

1. ARASU, N.T. 1968. Self-incompatibility in angiosperms: a review. *Genetica* 39:1-24.
2. ASCHER, P.D. 1966. A gene action model to explain gametophytic self-incompatibility. *Euphytica* 15:179-183.
3. ASCHER, P.D. and S.J. PELOQUIN. 1966. Effect on floral aging on the growth of compatible and incompatible pollen tubes in *Lilium longiflorum*. *Am.J.Bot.* 53:99-102.
4. BREWBAKER, J.L. 1957. Pollen cytology and self-incompatibility systems in plants. *J.Hered.* 48:271-277.
5. BRINK, R.A. 1924. The physiology of pollen. IV. Chemotropism; effects on growth of grouping grains; formation and function of callose plugs; summary and conclusions. *Am.J.Bot.* 11:417-436.
6. BUBAR, J.S. 1959. Differences between self-incompatibility and self-sterility. *Nature, Lond.* 183:411-412.
7. CRANE, M.B. and D. LEWIS. 1942. Genetical studies in pears. III. Incompatibility and sterility. *J. Genet.* 43:31-43.
8. DAYTON, D.F. 1974. Overcoming self-incompatibility in apple with killed compatible pollen. *J.Am.Soc.Hort.Sci.* 99:190-192.
9. EAST, E.M. 1929. Self-sterility. *Bibl.Genet.* 5:331-368.
10. EAST, E.M. and A.J. MANGELSDORF. 1925. A new interpretation of the hereditary behaviour of self-sterile plants. *Proc.Nat.Acad.Sci.* 11:166-171.

11. ESSER, K. und J. STRAUB. 1954. Das Pollenschlauchwachstum bei *For-sythia*, eine Stellungnahme zu der Moewusschen Hemmstoff-Ferment-Hypothese. *Biol.Ztbl.* 73:449-455.
12. EYSTER, W.H. 1941. The induction of fertility in genetically self-sterile plants. *Science* 94:144-145.
13. FILZER, P. 1926. Die Selbststerilität von *Veronica syriaca*. *Ztschr.f.ind.Abst.- u.Vererb.* 41:137-197.
14. FRIEDRICH, G. 1962. *Der Obstbau*. Neumann Verlag, 805 s.
15. GAGNIEU, A. 1951. Production de pollen chez le pommier: Possibilité de léthalité génique monofactorielle. *Ann.Inst.nat.Rech.Agron.*, Paris, Ser.B. 1:455-496.
16. GAGNIEU, A. 1955. Étude d'une collection de variétés de pommier cultivées en France. Comportement caryologique et caractères du pollen. *Ann.Inst.nat.Rech.Agron.*, Paris, Ser.B. 5:237-245.
17. GERSTEL, D.U. 1950. Self-incompatibility studies in guayule. II. Inheritance. *Genetics* 35:482-506.
18. GOLDSCHMIDT-REISCHEL, E. 1972. Selbststerilität bei *Ribes aureum*. I. Pollinierung, Fruchtausatz und Samenanzahl. *Z.Pflanzenzüchtg.* 68:225-252.
19. GOLDSCHMIDT-REISCHEL, E. 1973. Selbststerilität bei *Ribes aureum* Pursh. *Studentlitteratur*, Lund. 27 s.
20. HARRISON, B.J. and L.A. DARBY. 1955. Unilateral hybridization. *Nature*, Lond. 176:982.
21. HEILBORN, O. 1937. Reduction division, pollen lethality and polyploidy in apples. *Acta Horti Bergiani* 11:129-184.
22. HENNY, R.J. and P.D. ASCHER. 1975. Kinetin removes self-incompatibility reaction in detached styles of *Lilium longiflorum* Thunb. *Hort.Science* 10:25-26.
23. HUGHES, M.B. and E.B. BABCOCK. 1950. Self-incompatibility in *Crepis foetida* (L.) Subsp. *rhoeadifolia* (Bieb.) Schinz et Keller. *Genetics* 35:570-588.
24. JOST, L. 1907. Über die Selbststerilität einiger Blüten. *Bot. Zeit.* 65:77-117.
25. LAPINS, K.O. 1973. Induced mutations in fruit trees. In: *Induced mutations in vegetatively propagated plants*. Intern. Atomic Energy Agency, Vienna, 1-19.
26. LEE, S.H. 1948. The effects of bud pollination on fertility and F<sub>1</sub> fruit characters of some chinese brassicas. *Proc.Am.Soc.Hort.Sci.* 52:435-440.
27. LEFFEL, R.C. 1971. Genetic and environmental variation on pseudo-self-compatibility. In *Pollen: Development and physiology*. Ed. J. Heslop-Harrison, London Butterworths, 313-316.

28. LEHMANN, E. 1926. The heredity of self-sterility in *Veronica syriaca*. Mem.Hort.Soc.N.Y. 3:313-320.
29. LEWIS, D. 1942. Breakdown on self-incompatibility by  $\alpha$ -naphthalene acetamide. Nature, Lond. 149:610.
30. LEWIS, D. 1942. The physiology of incompatibility in plants. I. The effect of temperature. Proc.R.Soc., Lond., B. 131:13-26.
31. LEWIS, D. 1947. Competition and dominance of incompatibility alleles in diploid pollen. Heredity, Lond. 1:85-108.
32. LEWIS, D. 1952. Serological reactions of pollen incompatibility substances. Proc.R.Soc., Lond., B. 140:127-135.
33. LEWIS, D. 1954. Comparative incompatibility in Angiosperms and Fungi. Adv. in Genetics 6:235-285.
34. LEWIS, D. 1956. Incompatibility and plant breeding. Genetics in plant breeding. Brookhaven Symposia in Biology 9:89-100.
35. LEWIS, D. 1965. A protein dimer hypothesis on incompatibility. In Genetic Today. Ed. S.J. Geerts, Pergamon, Oxford. Proc.Int.Congr. Genet. 1963, 3:657-663.
36. LEWIS, D. and L.K. CROWE. 1954. The induction of self-fertility in tree fruits. J.hort.Sci. 29:220-225.
37. LEWIS, D. and L.K. CROWE. 1958. Unilateral interspecific incompatibility in flowering plants. Heredity, Lond. 12:233-256.
38. LEWIS, D. and I. MODLIBOWSKA. 1942. Genetical studies in pears. IV. Pollentube growth and incompatibility. J.Genet. 43:211-222.
39. LINSKENS, H.F. 1953. Physiologische und chemische Unterschiede zwischen selbst- und fremd-bestäubten Petunien-Griffeln. Die Naturwissensch. 40:28-29.
40. LINSKENS, H.F. 1958. Zur Frage der Entstehung der Abwehr-Körper bei der Inkompatibilitäts-Reaktion von *Petunia*. I. Mitteilung: Versuche zur Markierung der Griffel mit  $P^{32}$ - und  $C^{14}$ -Verbindungen. Ber. dtsh.bot.Ges. 71:3-10.
41. LINSKENS, H.F. 1959. Zur Frage der Entstehung der Abwehrkörper bei der Inkompatibilitätsreaktion von *Petunia*. 2. Mitteilung: Versuche mit radioaktiv markierten Pollen. Ber.dtsch.bot.Ges. 72:84-92.
42. LINSKENS, H.F. 1960. Zur Frage der Entstehung der Abwehr-Körper bei der Inkompatibilitätsreaktion von *Petunia*. III. Mitteilung: Serologische Tests mit Leitgewebs- und Pollen-Extrakten. Z.Bot. 48: 126-135.
43. LINSKENS, H.F. 1961. Biochemical aspects of incompatibility. Rec. Adv.Bot., Canada, 2:1500-1503.
44. LINSKENS, H.F. 1965. Biochemistry of incompatibility. In Genetics Today. Ed. S.J. Geerts, Pergamon, Oxford. Proc.XI Int.Congr.Genet. 1963, 3:629-636.

45. MATSUBARA, S. 1973. Overcoming self-incompatibility by cytokinins treatment on *Lilium longiflorum*. *Botanical Magazine* 86:43-46.
46. MOEWUS, F. 1950. Zur Physiologie und Biochemie der Selbststerilität bei *Forsythia*. *Biol.Ztbl.* 69:181-197.
47. NAKANISHI, T. and K. HINATA. 1975. Self-seed production by CO<sub>2</sub> gas treatment in self-incompatible cabbage. *Euphytica* 24:117-120.
48. PANDEY, K.K. 1959. Mutations of the self-incompatibility gene (S) and pseudo-compatibility in Angiosperms. *Lloydia* 22:222-234.
49. PANDEY, K.K. 1971. Pollen size and incompatibility in *Nicotiana*. In *Pollen: Development and physiology*. Ed. J. Heslop-Harrison, London Butterworths, 317-322.
50. PRELL, H. 1921. Das Problem der Unbefruchtbarkeit. *Naturwissensch. Wschr.N.F.* 20:440-446.
51. REIMANN-PHILIPP, R. 1965. The application of incompatibility in plant breeding. In *Genetics Today*. Ed. S.J. Geerts, Pergamon, Oxford. *Proc.XI Int.Congr.Genet.1963*, 3:649-656.
52. ROGGEN, H.P.J.R., A.J. van DIJK, and C. DORSMAN. 1972. 'Electric aided' pollination: A method of breaking incompatibility in *Brassica oleracea* L. *Euphytica* 21:181-184.
53. ROSEN, W.G. 1971. Pistil-pollen interactions in *Lilium*. In *Pollen: Development and physiology*. Ed. J. Heslop-Harrison, London Butterworths, 239-254.
54. ROSEN, W.G. 1971. Pollen tube growth and fine structure. In *Pollen: Development and physiology*. Ed. J. Heslop-Harrison, London Butterworths, 177-185.
55. ROY, B. 1938. Studies on pollen tube growth in *Prunus*. *J.Pomol.* 16:320-328.
56. RUTISHAUSER, A. 1969. Embryologie und Fortpflanzungsbiologie der Angiospermen. Springer-Verlag, Wien. 163 s.
57. SCHLÖSSER, K. 1961. Cytologische und cytochemische Untersuchungen über das Pollenschlauchwachstum selbststeriler *Petunien*. *Z.Bot.* 49:266-288.
58. STANLEY, R.G. and R.W. SEARCH. 1971. Pollen protein diffusates. In *Pollen: Development and physiology*. Ed. J. Heslop-Harrison, London Butterworths, 174-176.
59. TOWNSEND, C.E. 1971. Advances in the study of incompatibility. In *Pollen: Development and physiology*. Ed. J. Heslop-Harrison, London Butterworths, 281-309.
60. VISSER, T. 1955. Bloembioologische aspecten bij appel en peer. *Meded.Dir.Tuinb.* 18:933-944.
61. WILLIAMS, R.R. and R.M. CHURCH. 1975. The effect of killed compatible pollen on self-compatibility in apple. *J.hort.Sci.* 50:457-461.
62. WILLIAMS, W. 1964. *Genetical principles and plant breeding*. Oxford. 504 s.

