

AUTO-INCOMPATIBILIDADE EM PLANTAS

SELF-INCOMPATIBILITY IN PLANTS

Maria Teresa Schifino-Wittmann¹ Miguel Dall'Agnol²

- REVISÃO BIBLIOGRÁFICA -

RESUMO

A auto-incompatibilidade (AI) é a incapacidade de uma planta fértil formar sementes quando fertilizada por seu próprio pólen. É um mecanismo fisiológico, com base genética, que promove a alogamia, e tem despertado a atenção de geneticistas e melhoristas de plantas. Atualmente, a ênfase nas pesquisas está na identificação e entendimento dos processos moleculares e celulares que levam ao reconhecimento e à rejeição do pólen auto-incompatível, incluindo a identificação, localização e seqüenciamento das proteínas, enzimas e genes envolvidos. Existem dois tipos principais de AI, a gametofítica (AIG), em que a especificidade do pólen é gerada pelo alelo S do genoma haplóide do grão do pólen (gametófito), e a esporofítica (AIE), em que a especificidade é gerada pelo genótipo diplóide da planta adulta (esporófito) que deu origem ao grão de pólen. A AIE pode ser homomórfica, quando não existem modificações florais que acompanham o processo, ou heteromórfica, quando, com o processo de AI, ocorrem modificações florais. A reação da AI engloba desde o impedimento da germinação do pólen até o rompimento do tubo polínico. A ocorrência de AI em espécies de interesse econômico pode ter uma importância muito grande, sendo muito positiva em alguns casos e um empecilho em outros, dependendo da parte da planta (vegetativa ou reprodutiva) que é colhida e do tipo de reprodução, sexual ou vegetativa. A utilização da AI no melhoramento de plantas é feita há bastante tempo, mas existe uma lacuna entre o grau de detalhamento do conhecimento teórico, como as bases genética e molecular, e a aplicação deste conhecimento no melhoramento.

Palavras-chave: auto-incompatibilidade, melhoramento de plantas.

SUMMARY

Self-incompatibility (SI) is the failure of a fertile plant to set seeds when fertilized with its own pollen. It is a physiological mechanism, with a genetic basis, which promotes allogamy and has drawn geneticists and plant breeders' attention. Nowadays, the research has put emphasis on the identification and understanding of the molecular and cellular processes leading to the recognition and rejection of the self-incompatible pollen, including the identification, localization and sequencing of proteins, enzymes and genes involved. There are two types of SI, gametophytic (GSI) in which the pollen specificity is determined by the S allele of the pollen grain (gametophyte) haploid genome, and sporophytic (SIS), where the pollen specificity is determined by the diploid genotype of the adult plant (sporophyte) that generated the pollen grain. SIS may be homomorphic, when there are no floral modifications related to the SI process, or heteromorphic, when floral modifications occur together with the SI process. The SI reaction may occur from pollen germination impairing up to pollen tube breakdown. The existence of SI in economically important plants may be very important, being very positive in some cases or a burden in others, depending on the plant part harvested (vegetative or reproductive) and its mode of reproduction, sexual or asexual. SI has been employed in plant breeding for many years, but there is a gap between theoretical knowledge, such as genetic and molecular basis, and utilization in plant breeding programs.

Key words: self-incompatibility, plant breeding.

¹ Biólogo, Professor Adjunto, Dr., Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Caixa Postal 776, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil, bolsista do CNPq. E-mail: mtschif@vortex.ufrgs.br. Autor para correspondência.

² Engenheiro Agrônomo, Professor Adjunto, PhD, Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia, Faculdade de Agronomia, UFRGS, bolsista do CNPq. E-mail: miguel@vortex.ufrgs.br

INTRODUÇÃO

A auto-incompatibilidade (AI) é a incapacidade de uma planta fértil formar sementes quando fertilizada por seu próprio pólen, e tem sido um assunto de grande interesse para geneticistas e melhoristas de plantas. É um mecanismo fisiológico, com base genética, que promove a alogamia. Como barreira reprodutiva, a pré-fertilização é um dos menos dispendiosos mecanismos que impedem a autofecundação, considerando a alocação de recursos maternos. A auto-incompatibilidade ocorre em uma ampla gama de famílias e gêneros de angiospermas, inclusive em várias plantas de interesse econômico (BREWBAKER, 1957) como em espécies de *Nicotiana*, *Brassica*, *Medicago*, *Trifolium*, *Secale*, *Lotus*, *Helianthus* e *Theobroma*. Os trabalhos publicados sobre o assunto abrangem desde aspectos morfológicos, fisiológicos, aplicação no melhoramento até a biologia molecular e genética da auto-incompatibilidade (BREWBAKER, 1957; DE NETTANCOURT, 1977a; 1997b/2000). Atualmente, a maioria das publicações diz respeito aos processos moleculares e celulares que levam ao reconhecimento e rejeição dos grãos de pólen ou tubos polínicos incompatíveis e à genética do processo (NEWBIGIN *et al.*, 1993; NASRALLAH, 1997/2000; CHARLESWORTH & AWADALLA, 1998; BRUGIÉRE *et al.*, 2000). Especialmente marcante é o volume de informações que vem sendo continuamente produzidas sobre a auto-incompatibilidade em *Brassica* (GORING & ROTHSTEIN, 1996; KAMISUGI *et al.*, 1998; NASRALLAH, 1997; 2000; McCUBBIN & KAO, 1999; BRUGIÉRE *et al.*, 2000; TAKAYAMA *et al.*, 2000). Devido à extensão e complexidade do assunto, nesta revisão serão abordados aspectos gerais sobre a auto-incompatibilidade e discutidas as possibilidades de sua utilização no melhoramento genético de plantas. Uma abordagem exaustiva recente deste tópico pode ser encontrada em DE NETTANCOURT (2000).

DEFINIÇÃO

O fenômeno da AI tem sido definido de diversas maneiras ao longo do tempo (DE NETTANCOURT, 2000). O conceito de maior consenso atualmente é o de LUNDQVIST (1964), referendado por DE NETTANCOURT (1977 / 2000). Para os autores, AI é a incapacidade de uma planta fértil hermafrodita produzir zigotos após a autopolinização. Resulta do fracasso dos grãos de pólen da mesma planta de aderirem ou germinarem no

estigma ou no fracasso dos tubos polínicos de penetrarem ou crescerem através do estigma. Esta definição elimina os fracassos devidos a diversas formas de esterilidade (genética, fisiológica etc.), ou outras barreiras reprodutivas, assim como os efeitos causados pela endogamia (DE NETTANCOURT, 1977b/2000).

A AI é, portanto, um mecanismo que favorece a alogamia, promovendo, desta forma, a manutenção da variabilidade genética. Por isto é considerada como um dos fatores mais importantes para o sucesso evolutivo das fanerógamas (BREWBAKER, 1957; HESLOP-HARRISON, 1983). Por outro lado, a AI pode, em alguns casos, levar a uma certa ineficiência reprodutiva. SUTHERLAND & DELPH (1984), comparando 316 espécies, verificaram que a média de formação de frutos em espécies autocompatíveis era de 72,5% contra 22,1 % em espécies auto-incompatíveis. Da mesma forma, em *Lotus*, o desenvolvimento dos óvulos é mais uniforme nas espécies autocompatíveis do que nas autoincompatíveis (BUBAR, 1958).

HISTÓRICO

Os primeiros botânicos deram maior atenção à taxonomia vegetal e também às propriedades medicinais das plantas e pouca atenção foi dada ao seu modo de reprodução. Como a maior parte das espécies vegetais apresentam flores hermafroditas, considerava-se a autofertilização uma decorrência natural da constituição morfológica (RICHARDS, 1997). A primeira publicação sobre o assunto foi a de Kolreuter, em 1764, relatando a AI em *Verbascum phoeniceum* (DE NETTANCOURT, 1977). Darwin, que pode ser considerado o pai dos estudos sistemáticos da reprodução em plantas, descreveu a ocorrência de AI em algumas espécies e, apesar de desconhecer os princípios da genética, verificou que a AI favorecia a alogamia (RICHARDS, 1997).

Com a redescoberta dos trabalhos de Mendel, no início do século XX, houve um estímulo muito grande ao desenvolvimento de trabalhos com a AI e sua relação com a genética e, na década de 20, começaram a aparecer os primeiros trabalhos sobre a herança multialélica da AI gametofítica (RICHARDS, 1997). A partir daí, o fenômeno passou a ser abordado de múltiplas formas, como reconhecimento da AI, descrição da distília e tristília, efeito do ambiente no processo, reconhecimento do fenômeno como um evento pré-zigótico, reconhecimento da inibição estilar e estigmática e bases genéticas, importância para o melhoramento. A partir da segunda metade do

século XX, foram incrementados os esforços para identificar as bases bioquímicas e atualmente a grande ênfase é na identificação e entendimento dos processos moleculares e celulares que levam ao reconhecimento e rejeição do pólen auto-incompatível (DE NETTANCOURT, 1997b/2000), incluindo a identificação, localização e seqüenciamento das proteínas, enzimas e genes envolvidos (GORING & ROTHSTEIN, 1996; KAMISUGI *et al.*, 1998; NASRALLAH, 1997/2000; McCUBBIN & KAO, 1999; BRUGIÉRE *et al.*, 2000; TAKAYAMA *et al.*, 2000). O conhecimento da base molecular da AI, juntamente com aspectos genéticos, citológicos e bioquímicos fornecerá detalhes do seu funcionamento nas plantas (BERNATZKY *et al.*, 1988).

TIPOS DE AI

Existem dois tipos principais de AI, a gametofítica (AIG), em que a especificidade do pólen é gerada pelo alelo S do genoma haplóide do grão do pólen (gametófito), e a esporofítica (AIE), em que a especificidade é gerada pelo genótipo diplóide da planta adulta (esporófito) que deu origem ao grão de pólen. A AIE pode ser homomórfica, quando não existem modificações florais que acompanham o processo, ou heteromórfica, quando, com o processo de AI, ocorrem modificações florais. A reação de AI engloba desde o impedimento da germinação do pólen até o rompimento do tubo polínico (HESLOP-HARRISON, 1983; DE NETTANCOURT, 1977a/1997b/2000).

Devido à sua ampla distribuição entre as angiospermas, a AI teria surgido precocemente, antes que houvesse divergência evolutiva (WHITEHOUSE, 1951), ou teria havido um surgimento recorrente durante a evolução (BATEMAN, 1952). A AIG é o sistema mais comum entre as plantas, e supõe-se que seja o mais primitivo. (HESLOP-HARRISON, 1983; NEWBIGIN *et al.*, 1993; DE NETTANCOURT, 1997b/2000). Estudos recentes de seqüenciamento gênico indicam que os locos para AI evoluíram a partir de origens independentes, diversas vezes, na evolução das plantas com flores (CHARLESWORTH & AWADALLA, 1998).

AUTO-INCOMPATIBILIDADE GAMETOFÍTICA

Na AIG, os tubos polínicos só irão crescer e só irá ocorrer fecundação se o alelo presente no grão de pólen não estiver presente no tecido diplóide do estilete. Por exemplo, nos seguintes cruzamentos,

envolvendo progenitores com diversos genótipos para os alelos S (alelos da AI):

a) S1S2 (feminino) x S1S2 (masculino)
→ grãos de pólen serão S1 e S2 → tubos polínicos não irão crescer → não haverá progênie;

b) S1S2 (feminino) x S1S3 (masculino)
→ grãos de pólen serão S1 e S3 → apenas tubos polínicos S3 irão crescer → progênie será S1S3 e S2S3;

c) S1S2 (feminino) x S3S4 (masculino)
→ grãos de pólen serão S3 e S4 → todos os tubos polínicos irão crescer → progênie será S1S3, S1S4, S2S3 e S2S4; portanto, os cruzamentos compatíveis só ocorrerão quando o alelo S do pólen for diferente de qualquer alelo presente no estilete diplóide.

Nesse processo, o grão de pólen germina e a reação de incompatibilidade ocorre entre o tubo polínico e o estilete. Supõe-se que a ação dos genes S seja ativada após a meiose. Há envolvimento de RNases e glicoproteínas (NEWBIGIN *et al.*, 1993).

As espécies que apresentam AIG são aquelas em que o pólen é liberado na forma binucleada, ou seja, em que a segunda mitose ocorre no tubo polínico. A grande exceção são as gramíneas, que apresentam AIG, mas o pólen é liberado na forma trinucleada e a reação de AI ocorre no estilete (BREWBAKER, 1957; RICHARDS, 1997; DE NETTANCOURT, 1977b/2000).

A poliploidia pode afetar e mesmo impedir a reação de AIG em dicotiledôneas, já que altera o balanço genético, como por exemplo em poliplóides de *Petunia* (ENTANI *et al.*, 1999) e *Nicotiana* (DE NETTANCOURT, 2000). Entretanto, nas gramíneas e outras monocotiledôneas com AIG, assim como em algumas dicotiledôneas primitivas, a incompatibilidade é mantida no nível poliplóide (DE NETTANCOURT, 2000).

Muito ainda precisa ser estudado em relação à genética e à reação da AIG. Sabe-se que os tubos polínicos compatíveis apresentam estrutura normal, com deposição reticulada de calose, e os auto-incompatíveis desenvolvem um depósito irregular de calose mas ainda não está claro o que é causa e o que é consequência (DE NETTANCOURT, 2000). Diversos trabalhos identificaram glicoproteínas e RNases, que segregam junto com os alelos S, e os cDNA, que codificam estas proteínas foram, em alguns casos, clonados (KAUFMANN *et al.*, 1992; NEWBIGIN *et al.*, 1993; BOSKOVIC & TOBUTT, 1996; DE NETTANCOURT, 1997b/2000). Existe uma relação entre RNases e S-glicoproteínas e, portanto, com a reação de incompatibilidade. As RNases estão presentes desde a superfície das papilas estigmáticas,

tecido condutor do estilete, até o ovário, o que coincide com o trajeto do tubo polínico. Supõe-se que as RNAses suspendam o crescimento do tubo polínico por meio da degradação do RNA, mas os processos celulares que levam ao reconhecimento e à eliminação dos tubos incompatíveis ainda não estão claros (HARING *et al.*, 1990; DE NETTANCOURT, 1997b/2000). Um gradiente de Ca^{+2} também está associado à reação de AI (WHEELER *et al.*, 1999).

A herança da AIG é em geral monofatorial, como, por exemplo, em *Prunus* (BURGOS *et al.*, 1997) ou seja, regulada por um só loco com número variável de alelos. Se a reação de AIG impede, quando alelos semelhante estão presentes, a fertilização, como se explica a aparente alta fertilidade de espécies com este sistema de AI? A resposta é que o número de alelos S em diferentes populações de diferentes espécies é muito variável, podendo ser muito alto nas espécies que apresentam alta taxa de fertilidade. Um grande número de alelos diferentes em uma população assegura um número suficiente de polinizações compatíveis, não comprometendo a fertilidade. (HESLOP-HARRISON, 1983). Existem genes que restauram a auto-fertilidade (Sf) em algumas espécies, ocorrendo naturalmente ou surgindo como resultado de mutações ou poliploidização. Mesmo em espécies altamente auto-incompatíveis como o trevo branco (*Trifolium repens*) é possível a existência, embora bastante rara de genes que conferem autofertilidade. Em função do grande número de alelos S a maioria das plantas auto-incompatíveis são plantas de fecundação cruzada (BURTON, 1983). Por exemplo, em trevo vermelho (*Trifolium pratense*) estima-se haver em torno de 200 diferentes alelos enquanto o trevo branco teria em torno de 100 alelos diferentes no loco S (LAWRENCE, 1996).

Existem casos de controle bifatorial e mesmo polifatorial da AIG. O mais conhecido é o sistema de dois locos, típico da família Poaceae, cada um com múltiplos alelos, designados S e Z. Quando no mínimo um dos alelos de ambos os locos presente no pólen são idênticos àqueles do estigma o sistema é incompatível. Entretanto, caso o alelo S ou o Z não tenham a respectiva correspondência no estigma, o cruzamento é compatível. Este sistema de dois locos resulta em uma compatibilidade em torno de 5-10% maior do que aquele apresentado em outros gêneros como *Trifolium* e *Nicotiana* (POEHLMAN & SLEPER, 1995). Controle bifatorial ocorre também em outras plantas com em *Solanum*. Em *Beta* foram descritos quatro diferentes locos controlando a AIG (DE NETTANCOURT, 1977b/2000; RICHARDS, 1997), assim como em *Ranunculus repens* tetraplóide (LUNDQVIST, 1998).

Trabalhos recentes confirmam que a estrutura do loco-S é bastante complexa, provavelmente envolvendo genes separados, controlando as funções do pólen e do pistilo (McCUBBIN & KAO, 1999), o que sugere uma certa analogia com o modelo original do loco tripartido para a AIG (LEWIS, 1960).

AUTO-INCOMPATIBILIDADE ESPOROFÍTICA

Na AIE, a especificidade do pólen é determinada pelo genótipo diplóide do esporófito, isto é, da planta mãe. Portanto, o que determinará a ocorrência ou não de AI não será o alelo que o pólen carrega, mas sim os alelos presentes no tecido diplóide da planta.

Por exemplo, nos seguintes cruzamentos, envolvendo progenitores com diversos genótipos para os alelos S, considerando S1 dominante em relação a S2 e S3 e S3 dominante em relação a S4:

a) S1S2 (feminino) x S1S2 (masculino)
→ grãos de pólen portarão alelos S1 ou S2 mas expressarão sempre o S1 → tubos polínicos não irão crescer → não haverá progênie;

b) S1S2 (feminino) x S1S3 (masculino)
→ grãos de pólen portarão alelos S1 ou S3 mas expressarão sempre o S1 → tubos polínicos não irão crescer → não haverá progênie;

c) S1S2 (feminino) x S3S4 (masculino)
→ grãos de pólen portarão alelos S3 ou S4 mas expressarão sempre o S3 → todos os tubos polínicos irão crescer → progênie será S1S3, S1S4, S2S3 e S2S4.

A reação de AIE ocorre no estigma e as espécies que a apresentam são aquelas do tipo em que o pólen é liberado na forma trinucleada. A AIE ocorre com muita freqüência na família Brassicaceae. Os alelos S têm como sítio de ação as células das papilas do estigma. A reação de incompatibilidade é rápida e precoce e a capacidade de discriminar entre o pólen da mesma planta e um pólen diferente é afetada pelo estágio de desenvolvimento do estigma. A síntese dos produtos dos alelos-S ocorre supostamente antes do fim da meiose (NEWBIGIN *et al.*, 1993; DE NETTANCOURT, 1977a/1997b/2000. BRUGIÉRE *et al.*, 2000).

A AIE pode, às vezes, estar associada a polimorfismos florais. Quando isto não ocorre, diz-se que a AIE é homomórfica, ou seja, plantas com diferentes genótipos para incompatibilidade são morfológicamente idênticas. Quando há ligação entre polimorfismos florais e genótipos para incompatibilidade, diz-se que a AIE é heteromórfica. Neste caso, as diferenças na morfologia floral estão associadas a tipos de incompatibilidade. Em geral, estas

diferenças envolvem diferentes comprimentos de estiletos e estames. Espécies distílicas são aquelas em que uma das formas florais tem estiletos longos e anteras curtas e a outra forma tem estilete curto e anteras longas. As polinizações compatíveis ocorrem apenas entre anteras e estigmas do mesmo comprimento, ou seja, entre diferentes formas florais (DE NETTANCOURT, 1977b/2000; RICHARDS, 1997).

Como exemplo de distílica, podemos citar os gêneros *Primula*, *Fagopyrum*, *Linum*, e algumas espécies de *Oxalis* (DE NETTANCOURT, 2000). A distílica em *Primula* é controlada pelo sistema *GPA/gpa*, em que as plantas *GPA/gpa* tem o fenótipo franja (estilete curto e anteras longas) e as *gpa/gpa* tem o fenótipo alfinete (estilete longo, anteras curtas). Na verdade, este sistema constitui-se em um bloco de genes intimamente ligados, um supergene, que aparentemente apresenta herança monofatorial. As únicas polinizações possíveis são aquelas entre franja e alfinete. Além das alterações morfológicas, na posição dos órgãos florais, existe também uma relação tipo chave-fechadura entre as papilas do estigma e a ornamentação da exina dos grãos de pólen entre as diferentes formas florais (RICHARDS, 1997).

Na tristílica, existem três tipos de formas florais: estilete curto, anteras longas e médias, estilete médio, anteras longas e curtas, estilete longo, anteras médias e longas. Exemplo de espécies tristílicas encontram-se nos gêneros *Lythrum*, *Oxalis*, *Nymphoides*, *Eichornia*. No caso de *Lythrum*, são conhecidos dois locos que controlam a tristílica, S e M, sendo S epistático em relação a M. O local da reação de incompatibilidade pode variar nos casos de AIE heteromórfica, no estigma, no estilete ou no ovário (DE NETTANCOURT, 1977b/2000; RICHARDS, 1997).

A herança da AIE é variável, podendo ser controlada por um único loco como, por exemplo, em *Linanthus parviflorus* (GOODWILLIE, 1997) e em *Brassica*, ou muito locos. A AIE é considerada um sistema bastante complexo e que pode abranger diversos tipos de mecanismos fisiológicos e genéticos (HESLOP-HARRISON, 1983; GIBBS, 1986; DE NETTANCOURT, 1977a/1997b/2000; RICHARDS, 1997).

Em *Brassica*, que apresenta AIE homomórfica, existem muitas publicações estudando o processo ao nível molecular, os quais contribuíram para o entendimento atual sobre o processo de reconhecimento e rejeição dos grãos incompatíveis pelo estigma. Apesar de alguns detalhes do processo de reconhecimento e rejeição dos grãos de pólen ainda serem desconhecidos, o volume de conhecimentos acumulados permite uma visão bastante ampla do

processo. O loco S de *Brassica* é complexo com três locos ligados, o SRK (receptor da quinase), SLG (produtor da glicoproteína) e um terceiro loco, há muito procurado e recentemente descoberto, SCR, que seria responsável pelo elemento ligador do pólen, uma proteína rica em cisteína. As quinases e as glicoproteínas estão envolvidas na reação de AI. A quinase-S é uma proteína associada à membrana, essencial para o reconhecimento do pólen pelo estigma. A glicoproteína-S, apesar de não essencial para o reconhecimento do pólen, poderia modular a extensão da reposta de AI. A proteína rica em cisteína é expressa no pólen e necessária para a reação de reconhecimento (GAUDE & DUMAS, 1990; NASRALLAH & NASRALLAH, 1993; GORING & ROTHSTEIN, 1996; NASRALLAH, 1997; DOUGHTY *et al.*, 1998; McCUBBIN & KAO, 1999; BRUGIÈRE *et al.*, 2000; NASRALLAH, 2000; TAKAYAMA *et al.*, 2000). Técnicas de hibridização cromossômica *in situ* permitem identificar regiões cromossômicas onde estaria localizado o loco-S (KAMISUGI *et al.*, 1998; IWANO *et al.*, 1998).

Os genes-S dos sistema de AIE são superfamílias de genes. O grande polimorfismo existente para o número de alelos S tanto nos sistemas de AIG e AIE, bem como a manutenção deste polimorfismo, são explicados pela ação da seleção que favoreceria diferentes alelos, assegurando a fertilidade da população. Alelos raros teriam uma vantagem de fertilidade pois os grãos de pólen que os portassem não seriam rejeitados pelas plantas receptoras e estes alelos tenderiam a aumentar em frequência (CHARLESWORTH & GUTTMAN, 1997).

Um tipo peculiar de AI ocorre em *Theobroma cacao*, no qual a reação de AI acontece no ovário, no início da fusão gamética: a liberação do núcleo espermático não é seguida de singamia nos casos de AI, e o tipo de controle genético é polifatorial gameto-esporofítico. Apesar de este ser o exemplo mais marcante, existem referências à inibição ovariana em várias plantas (DE NETTANCOURT, 2000).

Além da AI, existe também o que se chama de pseudo-compatibilidade, que é a ocorrência de autocompatibilidade em espécies normalmente auto-incompatíveis. Nesse caso, ocorre formação de sementes sob algumas condições fisiológicas e ambientais especiais. Sabe-se que está sob controle genético mas tem sido pouco estudada (DE NETTANCOURT, 1977b/2000).

AUTO-INCOMPATIBILIDADE E MELHORAMENTO

A utilização da AI no melhoramento de plantas é feita há bastante tempo, mas existe uma

lacuna entre o grau de detalhamento do conhecimento mais teórico, como as bases genética e molecular, e a aplicação deste conhecimento no melhoramento (DE NETTANCOURT, 1997a).

A ocorrência de AI em espécies de interesse econômico pode ter uma importância muito grande, sendo muito positiva em alguns casos e um empecilho em outros, dependendo da parte da planta (vegetativa ou reprodutiva) que é colhida e do tipo de reprodução, sexual ou vegetativa (DE NETTANCOURT, 1977a). Em plantas propagadas vegetativamente ou naquelas em que as partes vegetativas são o produto economicamente importante, a AI tem pouco valor prático. Entretanto, por exemplo, no caso específico de flores para corte, a existência da AI pode ser extremamente benéfica, pois a não ocorrência de fertilização mantém a flor viçosa por muito mais tempo. Em algumas culturas a supressão da frutificação pode ser interessante, evitando a alocação de recursos para as partes reprodutivas, assegurando um maior vigor vegetativo. A AI também pode ser empregada para formação de frutos sem sementes. Uma das grandes vantagens práticas da AI para a realização de cruzamentos em espécies auto-incompatíveis, ou quando a auto-incompatível é utilizada como progenitor feminino, é que a emasculação é totalmente dispensável. Por outro lado, a principal utilização da indução de auto-compatibilidade em espécies auto-incompatíveis é a produção de linhas puras e, posteriormente, híbridos.

Mas, como fazer quando se quer realizar autofecundações em plantas auto-incompatíveis? Existem diversas maneiras de superar a barreira da AI. Algumas delas envolvem alterações genéticas, como mutações (SASSA *et al.*, 1997) e poliploidização (ENTANI *et al.*, 1999). Por outro lado, um manejo adequado de fatores fisiológicos (DE NETTANCOURT, 1977b/2000; RICHARDS, 1997) pode driblar a AI, como, por exemplo, a polinização forçada em fase de botão floral, ou a utilização de flores velhas ou pólen velho. Nestes casos a reação de AI ainda não foi ativada ou está enfraquecida, facilitando os cruzamentos. Isto também é conhecido como compatibilidade fora de temporada ou fim de estação. Em repolho, por exemplo, a polinização em botões florais é utilizada para obtenção de linhas puras que, depois serão cruzadas entre si para formar híbridos. Irradiação, hormônios (HASENSTEIN & ZAWADA, 2001), altas temperaturas, soluções salinas (CARAFA & CARRATÙ, 1997), aplicação de CO₂ (LEE *et al.*, 2001), indução de estresse (TEZUKA *et al.*, 1997), podem levar a um colapso fisiológico e temporário da AI, permitindo autopolinizações. Outras maneiras de superar a barreira da AI consistem na mutilação dos pistilos

(WESTWOOD *et al.*, 1997) e a fertilização direta no ovário.

Embora a auto-incompatibilidade possa limitar a possibilidade de se autofecundar e produzir linhas endogâmicas em espécies auto-incompatíveis (MICHAELSON-YEATES *et al.*, 1997) ela tem sido utilizada na produção de sementes híbridas, especialmente em algumas espécies onde a sistema de macho esterilidade não está disponível. POEHLMAN & SLEPER (1995) relataram três métodos de melhoramento onde a AI poderia ser utilizada os quais a seguir são descritos:

1) polinização cruzada de clones auto-incompatíveis de plantas propagadas vegetativamente: utilizado no cruzamento de clones *Paspalum notatum* que eram auto-incompatíveis (AI gametofítica) mas compatíveis entre si;

2) cruzamentos simples, duplos e triplos: utilizado principalmente no gênero *Brassica* (AI esporofítica). Esse sistema utiliza um esquema seqüencial de cruzamentos, simples, duplos e finalmente triplos onde cada um é designado para suprir uma dificuldade do sistema anterior assim como o aumento na quantidade de sementes;

3) utilização de alelos Sf e pseudo auto-compatibilidade: a AI gametofítica tem sido utilizada no melhoramento de beterraba açucareira e foi proposta para a produção de sementes híbridas de trevo vermelho.

A grande vantagem do uso de AI em relação à esterilidade citoplasmática para a produção de sementes híbridas é o fato de que todas as plantas no campo produzem sementes. Esse fato aumenta a produção de sementes e permite a colheita em conjunto de todas as plantas (bulk). Entretanto a maior desvantagem reside na manutenção e aumento de sementes dos progenitores, especialmente no caso das espécies anuais propagadas por sementes. Em função disso, poucos híbridos comerciais foram produzidos com a utilização da AI e a possibilidade de exploração do vigor híbrido com o uso da AI parece mais provável de ter sucesso com espécies perenes de propagação vegetativa (BURTON, 1983). Um bom exemplo disso foi o trabalho desenvolvido com a grama bermuda (*Cynodon*) com o uso de clones auto-incompatíveis mas inter-férteis que proporcionaram a obtenção de híbridos altamente produtivos (BURTON & HART, 1967).

Embora vários métodos tenham sido propostos para a utilização da AI para a produção de sementes híbridas, o mais simples deles é aquele utilizado em espécies de polinização cruzada com AI gametofítica e que podem ser propagadas clonalmente. Linhas alternadas de diferentes plantas auto-incompatíveis mas capazes de fecundação cruzada

são transplantadas para o campo e as suas sementes são colhidas. Em função da AI, sementes oriundas de autofecundação ou cruzamentos endogâmicos não são produzidas, fazendo que a grande parte da semente produzida seja híbrida (POEHLMAN & SLEPER, 1995).

Em alfafa a AI é apenas parcialmente efetiva na prevenção da autofecundação, pois é possível encontrar-se plantas que não mostram praticamente nenhuma redução na fertilização após a autofecundação (VIANDS *et al.*, 1988). Apesar disso, devido a sua base genética, é possível a seleção de populações de alfafa visando à obtenção de plantas com maiores possibilidades de autofecundação (KINBENG & BINGHAM, 1998). Mais recentemente, a possibilidade de aumento do vigor híbrido de alfafa através do uso de progenitores auto-incompatíveis tem sido utilizada em trabalhos de melhoramento genético (CAMPBELL, 2000).

CONCLUSÕES

Por meio desta revisão de literatura mostrou-se que os mecanismos de auto-incompatibilidade nas plantas são complexos e diversos, tanto em seus aspectos fisiológicos e morfológicos, como bioquímicos e genéticos. Apesar do grau de detalhamento conhecido para alguns casos específicos, como *Brassica*, muitas questões ainda estão para serem resolvidas e, principalmente, ainda há uma grande lacuna entre o conhecimento teórico da AI e a aplicação destes conhecimentos no melhoramento.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BATEMAN, A.J. Self-incompatibility systems in angiosperms. I. Theory. **Heredity**, v.6, p.285-310, 1952.
- BERNATZKY, R., ANDERSON, M.A., CLARKE, A.E. Molecular genetics of self-compatibility in flowering plants. **Developmental Genetics**, v.9, p.1-12, 1988.
- BOSKOVIC, R., TOBUTT, K.R. Correlation of stylar ribonuclease zymograms with incompatibility alleles in sweet cherry. **Euphytica**, v.90, p.245-250, 1996.
- BREWBAKER, J.L. Pollen cytology and self-incompatibility systems in plants. **The Journal of Heredity**, v.48, p.271-277, 1957.
- BRUGIÈRE, N., CUI, Y., ROTHSTEIN, S.J. Molecular mechanisms of self-recognition in *Brassica* self-incompatibility. **Trends in Plant Science**, v.5, p.432-438, 2000.
- BUBAR, J.S. An association between variability in ovule development within ovaries and self-incompatibility in *Lotus* (Leguminosae). **Canadian Journal of Botany**, v.36, p.65-72, 1958.
- BURGOS, L., LEDBETTR, C.A., PÉREZ-TORNERO, O., *et al.* Inheritance of sexual incompatibility in apricot. **Plant Breeding**, v.116, p.383-386, 1997.
- BURTON, G.W. Utilization of hybrid vigor. In: WOOD, D.R. **Crop breeding**. Wisconsin : American Society of America, 1983. p.89-108.
- BURTON, G.W., HART, R.H. Use of self-incompatibility to produce commercial seed-propagated F1 bermudagrass hybrids. **Crop Science**, v.7, p.524-526, 1967.
- CAMPBELL, T.A. Molecular analysis of genetic relatedness among alfalfa clones differing in levels of self-incompatibility. **Canadian Journal of Plant Science**, v.80, p.559-564, 2000.
- CARAFIA, A. M., CARRATU, G. Stigma treatment with saline solutions: a new method to overcome self-incompatibility in *Brassica oleracea* L. **Journal of Horticultural Science**, v.72, p.531-535, 1997.
- CHARLESWORTH, D., AWADALLA, P. Flowering plants self-incompatibility: the molecular population genetics of *Brassica* S-loci. **Heredity**, v.81, p.1-9, 1998.
- CHARLESWORTH, D., GUTTMAN, D.S. Plant genetics: seeing selection in S allele sequences. **Current Biology**, v.7, p.34-37, 1997.
- DE NETTANCOURT, D. **Incompatibility and incongruity in wild and cultivated plants**. Berlin : Springer, 2000. 320p.
- DE NETTANCOURT, D. **Incompatibility in angiosperms**. Berlin : Springer, 1977a. 230p.
- DE NETTANCOURT, D. Incompatibility in angiosperms. **Sexual Plant Reproduction**, v.10, p.185-199, 1997b.
- DOUGHTY, J., DIXON, S., HISCOCK, S., *et al.* PCP-A1, a defensin-like *Brassica* pollen coat protein that binds the S locus glycoprotein, is the product of gametophytic gene expression. **The Plant Cell**, v.10, p.1333-1347, 1998.
- ENTANI, T., TAKAYAMA, S., IWANO, M., *et al.* Relationship between polyploidy and pollen self-incompatibility phenotype in *Petunia hybrida* Vilm. **Bioscience, Biotechnology and Biochemistry**, v.63, p.1882-1888, 1999.
- GAUDE, T., DUMAS, C. Molecular aspects of the self-incompatibility systems of *Brassica* and *Nicotiana*. **Botanica Acta**, v.103, p.323-326, 1990.
- GIBBS, P.E. Do homomorphic and heteromorphic self-incompatibility systems have the same sporophytic mechanism? **Plant Systematics and Evolution**, v.154, p.285-323, 1986.
- GOODWILLIE, C. The genetic control of self-incompatibility in *Linanthus parviflorus* (Polemoniaceae). **Heredity**, v.79, p.424-432, 1997.
- GORING, D.R., ROTHSTEIN, S.J. S-locus receptor kinase genes and self-incompatibility in *Brassica napus*. In: VERMA, D.P.S. **Signal transduction in plant growth and development**. New York : Springer, 1996. p.217-230.
- HARING, V., GRAY, J.E., McCLURE, A., *et al.* Self-incompatibility: a self-recognition system in plants. **Science**, v.250, p.937-941, 1990.

- HASENSTEIN, K.H., ZAWADA, M.S. Auxin modification of the incompatibility response in *Theobroma cacao*. **Physiologia Plantarum**, v.112, p.113-118, 2001.
- HESLOP-HARRISON, J. Self-incompatibility: phenomenology and physiology. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v.218, p.371-395, 1983.
- IWANO, M., SAKAMOTO, K., SUZUKI, G., *et al.* Visualization of a self-incompatibility gene in *Brassica campestris* L. by multicolor FISH. **Theoretical and Applied Genetics**, v.96, p.751-757, 1998.
- KAMISUGI, Y., NAKAYAMA, S., O'NEIL, C., *et al.* Visualization of the *Brassica* self-incompatibility S-locus on identified oilseed rape chromosomes. **Plant Molecular Biology**, v.38, p. 1081-1087, 1998.
- KAUFMANN, H., KIRCH, H., WEMMER, T., *et al.* Sporophytic and gametophytic self-incompatibility. In: CRESTI, M., TIEZZI, A. **Sexual plant reproduction**. Berlin: Springer, 1992. p.115-125.
- KINBENG, C.A., BINGHAM, E.T. Population improvement in alfalfa: fertility and S-1 forage yield performance in original and improved populations. **Crop Science**, v.38, p.1509-1513, 1998.
- LAWRENCE, M.J. Number of incompatibility alleles in clover and other species **Heredity**, v.76, p.610-615, 1996.
- LEE, S.H., HONG, M.Y., KIM, S., *et al.* Controlling self-incompatibility by CO₂ gas treatment in *Brassica campestris*: structural alteration of papillae cell and differential gene expression by increased CO₂ gas. **Molecules and cells**, v.11, p 186-191, 2001.
- LEWIS, D. Genetic control of specificity and activity of the S antigen in plants. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v.151, p.468-477, 1960.
- LUNDQVIST, A. Disomic control of self-incompatibility in the tetraploid *Ranunculus repens* (Ranunculaceae). **Hereditas**, v.128, p.181-183, 1998.
- LUNDQVIST, A. The nature of the two-loci incompatibility system in grasses. IV. Interaction between the loci in relation to pseudo-compatibility in *Festuca pratensis* Huds. **Hereditas**, v 52, p.221-234, 1964.
- MCCUBBIN, A., G., KAO, T. The emerging complexity of self-incompatibility (S-) loci. **Sexual Plant Reproduction**, v.12, p.1-5, 1999.
- MICHAELSON-YEATES, T.P.T., MARSHALL, A., ABBERTON, M.T., *et al.* Self-compatibility and heterosis in white clover (*Trifolium repens* L.). **Euphytica**, v.94, p.341-34, 1997.
- NASRALLAH, J.B. Evolution of the *Brassica* self-incompatibility locus: a look into S-locus gene polymorphisms. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, v.94, p.9516-9519, 1997.
- NASRALLAH, J.B. Cell-cell signaling in the self-incompatibility response. **Current Opinion in Plant Biology**, v.3, p.368-373, 2000.
- NASRALLAH, J.B., NASRALLAH, M.E. Pollen-stigma signaling in the sporophytic self-incompatibility response. **The Plant Cell**, v.5, p.1325-1335, 1993.
- NEWBIGIN, E., ANDERSON, M.A., CLARKE, A. E. Gametophytic self-incompatibility systems. **The Plant Cell**, v.5, p.1315-1324, 1993.
- POEHLMAN, J.M.; SLEPER, D. **Breeding field crops**. Ames: Iowa State University, 1995. 494p.
- RICHARDS, A. J. **Plant breeding systems**. London : Chapman & Hall, 1997. 529p.
- SASSA, H., HIRANO, H., NISHIO, T., *et al.* Style-specific self-compatible mutation caused by deletion of the S-Rnase gene in Japanese pear (*Pyrus serotina*). **The Plant Journal**, v.12, p.223-227, 1997.
- SUTHERLAND, S., DELPH, L. On the importance of male fitness in plants. **Ecology**, v.65, p.1093-1104, 1984.
- TAKAYAMA, S., SHIBA, H., IWANO, M., *et al.* The pollen determinant of self-incompatibility in *Brassica campestris*. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, v.97, p.1920-1925, 2000.
- TEZUKA, T., TSURUHARA, A., SUZUKI, H., *et al.* A connection between the self-incompatibility mechanism and the stress response in lily. **Plant and Cell Physiology**, v.38, p.107-112, 1997.
- VIANDS, D.R., SUN, P., BARNES, D.K. Pollination control: mechanical and sterility. In: HANSON A.A.; BARNES, D.K.; HILL, R.R. **Alfalfa and alfalfa improvement**. Wisconsin : American Society of Agronomy, 1988. p.931-960.
- WESTWOOD, J.H., TOMINAGA, T., WELLER, S. C. Characterization and breakdown of self-incompatibility in field bindweed (*Convolvulus arvensis* L.). **The Journal of Heredity**, v.88, p.459-465, 1997.
- WHEELER, M.J., ALLAN, A. C., JORDAN, N.D., *et al.* The intracellular events triggered by the self-incompatibility response in *Papaver rhoeas*. **Protoplasma**, v.208, p.99-106, 1999.
- WHITEHOUSE, H.L.K. Multiple-allelomorph incompatibility of pollen and style in the evolution of the angiosperms. **Annals of Botany New Series**, v.14, p.198-216, 1951.