

Recebido em 15 de Maio de 1966

Reflexões a propósito do conceito de incompatibilidade sexual nas plantas (*)

por

LUIS DE O. MENDES DA COSTA E SOUSA

Prof. extraordinário do Instituto Superior de Agronomia

INTRODUÇÃO

Em 1940 calculava-se que a sui-incompatibilidade devia estar presente em mais de 3.000 espécies distribuídas por 20 famílias (East, 1940). Passados 17 anos podia afirmar-se que cerca de metade das espécies cultivadas, incluídas as ornamentais, pertenciam a géneros em que ocorria o fenómeno da incompatibilidade, e que as espécies sui-incompatíveis abrangiam, pelo menos, 66 famílias das Angiospérmicas (Brewbaker, 1957). Só pelo que respeita às Crucíferas, averiguou-se que 45 % das suas espécies eram sui-incompatíveis (Bateman, 1955).

Isto dá bem ideia da importância do fenómeno, sobretudo se tivermos em mente que, na cultura, a unidade de apreciação é, não a espécie em si, mas a cultivar.

* Comunicação apresentada às II «Jornadas de Genética» (Oeiras, Outubro de 1965).

Por estranho que pareça, porém, à medida que a industrialização da agricultura carece cada vez mais do apoio deste ramo da biologia, quer para efeito da redução do número das formas a cultivar, quer para efeito da criação de novas plantas e ainda à medida que os resultados da investigação e da experimentação se acumulam vai-se perdendo a clareza de conceitos, o que evidentemente prejudica a interpretação teórica e a aplicação prática dos conhecimentos adquiridos.

A propósito é de notar que a noção de incompatibilidade definida no «Dicionário de Genética» da autoria de Sanches-Monge (1962) é muito menos precisa do que aquela que lhe foi dada no anterior dicionário compilado por Knight (1948).

E muito embora, como afirma Elliott (1958), seja difícil estabelecer nítida demarcação entre os vários tipos de incompatibilidade, esterilidade e outros mecanismos genéticos e citoplásmicos que dificultam a *sui*-polinização, tem de reconhecer-se também que se torna indispensável o uso de uma terminologia capaz de ser entendida por todos.

No sentido de contribuir para o indispensável ajustamento de conceitos, julguei oportuno apresentar às Jornadas algumas dúvidas e sugestões sobre os dois aspectos: 1) conceito geral de incompatibilidade; 2) a incompatibilidade e o tipo floral.

1 — CONCEITO GERAL DE INCOMPATIBILIDADE

A bibliografia sobre incompatibilidade coloca-nos em face de três acepções deste fenómeno:

1.^a — Na acepção mais generalizada pressupõe-se que o pólen e os óvulos são férteis, que há homogamia, mas que uma limitação funcional manifestada pela inibição do crescimento do tubo polínico impede a fecundação. Em certos casos o tubo polínico alcança o óvulo tão rapidamente como nas combinações compatíveis, embora sem penetrar no saco embrionário, e ainda noutros, como no caqueiro, chega-se mesmo a iniciar a fusão dos gâmetas, que entretanto se não completa, marcando uma verdadeira incompatibilidade gamética. A reacção de incompatibilidade, pode, portanto, conforme as espécies, manifestar-se em diversos estados do ciclo reprodutivo. E daí considerarem-se hoje, na incompatibilidade, três tipos de ini-

bição: «inibição de germinação», «inibição do tubo polínico» e «inibição da fecundação». Como consequência da limitação da fecundação considera-se que não há formação de sementes, pelo menos de sementes férteis. Daqui classificar-se a incompatibilidade como causa de esterilidade e também de improdutividade, a menos que se possa verificar um desenvolvimento partenocárpico. (Stout, 1918 e 1938; Natividade, 1932; Sears, 1937; Almeida, 1945; Molibowska, 1945; Posnete, 1945; Knight, 1948, Lewis, 1949 e 1956; Knight & Rogers, 1955; Brewbaker, 1957; Cope, 1962; Linskens, 1965).

Interpretando com base neste conceito os trabalhos de polinização artificial realizados entre nós com a *V. vinifera* L., afirmámos noutra altura que não tinham sido observados casos de incompatibilidade nesta espécie. As aparentes excepções a esta regra foram explicadas pela sensibilidade das inflorescências à prática da emasculação. Daí também a conclusão de que a incompatibilidade não é de recear em viticultura (Sousa, 1953, 1956 e 1960).

2.^a — Dobzhansky (1941) utiliza a expressão «incompatibility of parental forms» para significar os mecanismos que evitam a produção de zigotos híbridos ou que provocam tais perturbações no desenvolvimento que os híbridos não atingem o estado reprodutivo».

Tal conceito admite, portanto, a formação de sementes parcialmente viáveis. Da citada obra se conclui, porém, que esta «incompatibilidade de formas parentais» é tomada numa acepção muito mais vasta do que a incompatibilidade sexual, tal como foi definida atrás, porquanto o autor considera seis mecanismos, apenas um dos quais corresponde a esta última acepção (alínea *c* de *B*, pág. 257).

3.^a — Com base na referida acepção de «incompatibilidade de formas parentais», admite-se ainda a formação de sementes viáveis, considerando-se mesmo como manifestações de incompatibilidade, aspectos ocorridos em plantas adultas delas resultantes. Com efeito, em cruzamentos de castas de videira foram atribuídas a incompatibilidade certas anomalias, tais como: morte precoce de híbridos desprovidos de clorofila; morte de híbridos antes de atingirem a maturação sexual; falta de formação de órgãos florais; aparecimento, em percentagem variável, de formas femininas na descendência de um mesmo cruzamento de progenitores hormafroditas; etc. (F. Almeida, 1957-58).

Tomam-se, assim, por manifestações de incompatibilidade, fenómenos que habitualmente são atribuídos a natureza híbrida e a outras causas.

No sentido de evitar que resultados idênticos sejam interpretados ou classificados de modos diversos, torna-se indispensável definir até que altura do processo da reprodução pode ou deve ir o conceito de incompatibilidade.

Apenas até aos primeiros estádios da fecundação, sem contudo se completar o processo? (1.^a acepção). Até à formação do zigoto, sementes e mesmo de novas plantas, mas inviáveis? (2.^a acepção). Até às plantas adultas? (3.^a acepção).

Julgamos que para o ajustamento de critérios, tem interesse referir os resultados dos estudos sobre a sui-incompatibilidade parcial na luzerna (Piper et al. — 1914; Cooper, Brink & Albrecht — 1937; Brink & Cooper, 1938; Cooper & Brink, 1940).

Sabe-se que, dentro do seu irregular comportamento, muitas cultivares desta espécie, produzem mais semente por polinização cruzada do que por sui-polinização. O menor grau de sui-productividade deve-se a dois factos: mais baixa proporção de óvulos fecundados, por um lado, e ao colapso de mais elevada quantidade de sementes durante os estados iniciais do seu desenvolvimento, por outro (em confronto com as polinizações cruzadas).

Chegou-se a admitir que o abortamento do óvulo depois da fertilização gamética fosse uma manifestação de incompatibilidade, o que equivalia a supor que alguns dos genes que condicionam o comportamento do tubo polínico pudessem provocar também o colapso do zigoto. Os estudos realizados levaram, porém, à conclusão de que o referido colapso seria mais um efeito da auto-fecundação (factores letais em condição homozigótica) do que uma manifestação directa de sui-incompatibilidade.

Por outro lado, mais recentemente considera-se que o conceito de incompatibilidade deve excluir a letalidade zigótica e restringir-se apenas à reacção entre os alelos S (Lundqvist, 1965).

O que acabamos de expor sugere que o vocábulo «incompatibilidade», no sentido de incompatibilidade sexual, deva ser adoptado para significar o fenómeno, em si mesmo, da incapacidade de reprodução entre elementos florais férteis e homogâmicos por motivo de causas internas (factores S), embora seja também profundamente influenciado pelas condições de meio externo. Assim, a incom-

patibilidade absoluta não admitirá a formação de sementes nem a formação de fruto, excepto nos casos de desenvolvimento apomítico e partenocárpico.

As expressões «incompatibilidade sexual» e «incompatibilidade vegetativa» (esta no sentido de falta de afinidade garfo-cavalo) parecem particularmente apropriadas, tanto mais que presentemente se estabelece certo paralelismo entre o condicionalismo fisiológico destes dois fenómenos. (Expressões utilizadas por Linskens, 1965).

Esta terminologia parece tanto mais útil quanto é certo que para distinguir os dois fenómenos, autores consagrados tem recorrido a designações imprecisas, tais como «incompatibilidade» e «incompatibilidade fisiológica» no sentido, respectivamente, de incompatibilidade sexual e de falta de afinidade na enxertia (Gourley e Howlett, 1947).

Expressões até hoje adoptadas mais ou menos indistintamente, deverão ser utilizadas em sentidos mais restrictivos.

Assim:

- 1 — «Incompatibilidade entre pólen e estigma» passaria a significar os casos de incompatibilidade em que não chega a dar-se a germinação ou esta é apenas incipiente (a «inibição de germinação» nos casos mais correntes de incompatibilidade esporofítica);
- 2 — «Incompatibilidade entre pólen e estilete» passaria a significar os casos em que a reacção de incompatibilidade ocorre em qualquer altura do estilete (a «inibição do tubo polínico» nos casos de incompatibilidade gametofítica);
- 3 — «Incompatibilidade entre pólen e óvulos» e «incompatibilidade gamética» estariam indicadas para os casos em que pode iniciar-se o processo da cariogamia, embora o referido processo se não complete na formação do zigoto (a «inibição de fertilização» em certos casos de incompatibilidade esporofítica).*

A designação de «esterilidade» no sentido de «incompatibilidade» é evidentemente imprópria dado que a incompatibilidade é ape-

* Para melhor informação acerca dos dois sistemas (gametofítico e esporofítico) da incompatibilidade e suas relações com os três tipos de inibição, podem consultar-se os trabalhos de Lewis (1956), Brewbaker (1957) e Lundqvist (1965).

nas uma das possíveis causas de esterilidade (Serra, 1949). Crane e Lawrence (1938), expenderam mesmo o ponto de vista de que a incompatibilidade não implica esterilidade na verdadeira acepção da palavra, visto serem funcionais tanto o pólen como os óvulos; e de que os termos «sui-estéril» e «inter-estéril» estavam mais indicados para a esterilidade que resulta de pólen e óvulos defeituosos, e de outras aberrações. Não obstante, o vocábulo «esterilidade» continua a ser usado em obras recentes para significar incompatibilidade (Lerner, 1958); Sinnot, Dunn & Dobzhansky 1961; Coutanceau, 1962; Kobel, 1962; Janick, 1963.

È, pois, de desejar que por todas as formas se contrarie a adopção de tal terminologia.

A ocorrência de casos de sui-incompatibilidade manifestada nas primeiras fases do processo de conjugação gamética e o facto de nalguns casos se pretender relacionar a esterilidade zigótica com a incompatibilidade, podem suscitar confronto entre a incompatibilidade e a «estenospermocarpia», isto é a formação de fruto com sementes rudimentares e frouxas, originadas sob o estímulo da fecundação mas à qual se seguiu o aborto do embrião e do albumem (Stout, 1936).

Afigura-se-me, porém, que a «estenospermia» é uma forma de esterilidade que nada tem a ver com a incompatibilidade. Com efeito, trata-se de um caso de esterilidade zigótica que não faz lembrar a esterilidade zigótica associada à sui-incompatibilidade parcial na luzerna, atrás referida, pois não há indicação de que o grau de produtividade e de estenospermia se modifique por efeito da polinização. Nalguns ensaios que realizamos com as castas Sultanina e Monnukka, ambas estenospermocárpicas, não notámos diferenças significativas para as três modalidades de polinização: sui-polinização, polinização livre e polinização cruzada.

Embora Stout (1936) tenha usado a designação de estenospérmicas para as grainhas rudimentares e frouxas das chamadas «castas sem grainha», admitimos (Sousa, 1951) que a sua origem seja idêntica à das grainhas de aspecto normal mas ôcas em consequência do abortamento do embrião e do albumem após a fecundação, como foi verificado por Olmo (1934). O abortamento do embrião e do albumem nestas grainhas «estenospérmicas» deve ocorrer num estádio mais atrasado do desenvolvimento do óvulo, que nas grainhas ôcas estudadas por Olmo.

2—A INCOMPATIBILIDADE E O TIPO FLORAL

Quanto às suas relações com os tipos florais, consideram-se actualmente duas formas de incompatibilidade (Mather, 1943; Pandey, 1955; Brewbaker, 1957):

- 1 — Incompatibilidade homomórfica, isto é, a incompatibilidade observada em plantas de flores hermafroditas perfeitas;
- 2 — Incompatibilidade heteromórfica, isto é, a incompatibilidade associada aos casos de heterostilia dimórfica e trimórfica.

Tendo presente que a *sui* e a inter-incompatibilidade «são reacções fisiológicas selectivas na fertilização, que limitam ou evitam a *sui*-fertilização de algumas hermafroditas e as fertilizações cruzadas entre certos indivíduos», como a propósito das plantas homomórficas foi enunciado por Stout (1938); e que os casos conhecidos de incompatibilidade heteromórfica não incluem vícios de conformação floral ligados a unissexualismo fisiológico, teria de concluir-se que o conceito de incompatibilidade (ou de compatibilidade) não considera as plantas de flores unisexuais:

Em concordância com esta ilação há autores que explicitamente relacionam a *sui*-incompatibilidade com as plantas que produzem flores perfeitas, hermafroditas (por exemplo Gardner, 1942). Kobel (1962), a propósito da noqueira, do castanheiro e da aveleira, emite o parecer de que «não se pode falar de auto-esterilidade ou de auto-fertilidade no mesmo sentido que noutras espécies porquanto as suas flores não são hermafroditas mas unisexuais (masculinas e femininas, na mesma planta)». Todavia, outros autores alargam o conceito de incompatibilidade a plantas monoicas e até a plantas dioicas (Chandler, 1957).

Parece haver, portanto, um desencontro de terminologia que importa esclarecer, mas em boa verdade não se vê motivo que contrarie tal alargamento.

R É S U M É

On se réfère à l'occurrence de l'incompatibilité sexuelle dans les plantes et à l'importance conséquente que cette branche de biologie offre à l'appui de l'industrialisation de l'agriculture.

Cependant, on note que l'interprétation théorique et l'application pratique des connaissances (notions) déjà obtenues sont préjudiquées, parce que la terminologie adoptée dans la bibliographie respective n'est pas uniforme.

Dans le sens de contribuer à l'ajustement indispensable des concepts, on présente des suggestions pour les deux aspects: 1) concept général de l'incompatibilité; 2) l'incompatibilité et le type floral.

SUMMARY

Reference is made to the considerable extent of the occurrence of sexual incompatibility in plants and to the consequent importance of this subject in the industrialization of agriculture.

It is noted, however, that both the theoretical and practical aspects of our present knowledge have not been used efficiently for lack of a common terminology in the respective literature.

Towards this desirable adjustment of concepts some suggestions are made in relation to: 1) general concept of incompatibility, and 2) incompatibility and floral type.

BIBLIOGRAFIA

- ALMEIDA, CARLOS R. MARQUES DE
1945 Acerca da improdutividade na amendoeira. *An. Inst. Sup. Agron.*,
15 : 8-184.
- ALMEIDA, J. LEÃO FERREIRA DE
1957-58 Melhoramento de videiras. *Anais Junta Nacional do Vinho*, 9-10 : 5-16.
- BATEMAN, A. J.
1955 Cit. Lewis (1956).
- BREWBAKER, J. L.
1957 Pollen cytology and self-incompatibility systems in Plants. *J. Hered.*
48 (6) : 271-77.
- BRINK, R. A.
1938 Partial self-incompatibility in *Medicago sativa*. *Natl. Acad. Sci.*
Proc., 24 : 497-499.
- CHANDLER, W. H.
1957 *Deciduous orchards* (Leal Febiger), Philadelphia.
- CHANDLER, W. H.
1958 *Evergreen Orchards* (Leal Febiger), Philadelphia.
- COOPER, D. C., R. A. BRINK & H. R. ALBRECHT
1937 Embryo mortality in relation to seed formation in alfalfa (*Medicago*
sativa), *Amer. Jour. Bot.*, 24 : 203-213.
- COOPER, D. C. & R. A. BRINK
1940 Partial Self-incompatibility and the Collapse of Fertile Ovules as
Factores Affecting Seed Formation in Alfalfa, *J. Agr. Research*,
60 : 453-472.
- COPE, F. W.
1962 The mechanism of pollen incompatibility in *Theobroma cacao* L.,
Heredity, 17 : 183-95.
- COUTANCEAU, M.
1962 *Arboriculture Fruitière* (Baillièrre et Fils), Paris.
- CRANE, M. B. & W. J. C. LAWRENCE
1938 *The Genetics of Garden Plants* (Mac Millan and Co), London.

DOBZHANSKY, T.

- 1941 *Genetics and origin of species* (Columbia University Press), New York.

DARLINGTON, C. & K. MATHER

- 1950 *The elements of genetics* (George Allen & Unwin Ltd.), London.

EAST, E. M.

- 1940 The distribution of self-sterility in flowering plants. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 82 : 449-518.

ELLIOTT, F. C.

- 1958 *Plant breeding and cytogenetics* (McGraw-Hill Book Company, Inc.), New York.

GARDNER, V. R.

- 1942 *Basic Horticulture* (The Mac Millan Company), New York.

GOURLEY, J. H. & T. F. S. HOWLET

- 1947 *Modern Fruit Production* (Macmillan Company), New York.

JANICK, J.

- 1963 *Horticultural Science* (W. H. Freeman and Company), S. Francisco.

KNIGHT, R. L.

- 1948 *Dictionary of Genetics*, Chronica Botanica Company—Waltham, Mass.

KNIGHT, R. & H. H. ROGERS

- 1955 *Incompatibility in Theobroma cacao*, *Heredity*, 9 : 67-77.

KOBEL, F.

- 1962 *Trattato di Frotticoltura*. Trad. do original alemão, por G. Faccini. Edizioni Agricole Bologna.

LERNER, I. MICHAEL

- 1958 *The Genetic Basis of Selection* (John Wiley & Sons, Inc.), New York.

LEWIS, D.

- 1949 Incompatibility in Flowering Plants, *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.*, 24 : 472-496.

-
- 1956 Incompatibility and Plant Breeding, *Brookhaven Symposium in Biology*, 9 : 89-100.

LINSKENS, H. F.

- 1965 Biochemistry of incompatibility, *Genetics Today, Proc. XI Int. Congress of Genetics*, vol. 3 : 629-36.

- LUNDQUIST, ARNE
1965 The genetics of incompatibility. *Genetics Today — Proc. XI Int. Congress of Genetics*, vol. 3 : 637-47.
- MATHER, K.
1943 Specific differences in *Petunia*. I—Incompatibility. *J. Genet.*, 45 : 215-235.
- MODLIBOWSKA, I.
1945 Pollen Tube Growth and Embryo-Sac Development in Apples and Pears. *J. Pomol. H. Sci.*, 21 : 57-89.
- NATIVIDADE, J. V.
1932 *Improdutividade em Pomologia*. Alcobaça.
- OLMO, H. P.
1934 Empty-seededness in varieties of *Vitis vinifera*. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 33 : 437-439.
- PANDEY, K. K.
1955 Pollen tube behaviour in *Trifolium* species. *Sci. & Cult. Calcutta*, 20 : 504-505.
- PIPER, C. V., W. MORGAN EVANS, ROLAND MC KEE & W. J. MORSE
1914 Alfalfa seed production: Pollination studies, U. S. Dept. Agr. Bull., 75, 32 pp., illus.
- POSNETTE, A. F.
1940, 42, 44, 45 Cit CHANDLER (1958).
- SANCHES - MONGE, E.
1962 *Diccionario de Genética*. Inst. Nacion. Inv. Agron., Madrid.
- SEARS, E. R.
1937 Cytological phenomena connected with self-sterility in flowerings, *Genetics*, 22 : 130-181.
- SERRA, J.
1949 *Moderna Genética Geral e Fisiológica*. Coimbra.
- SINNOT, ED., L. C. DUNN & DOBSHANSKY, T.
1961 *Princípios de Genética*. Trad. por A. PREVOSTI (Ediciones Omega) Barcelona.
- SOUSA, L. O. M. COSTA E
1951 *Aspectos da produtividade na videira*. Dissertação de concurso. Lisboa

-
- 1954 Raisin de table: Amelioration des cepages, methodes culturales et de protection contre les maladies. Rap. national au VII^e Congrès International de la Vigne et du Vin. Rome, 1953. *Bull. Off. int. Vin.* 27 (278) : 8-35.
-
- 1958 Le comportement comparé des cepages: A raisins de table et à raisin de cuve, utilisés en Europe et en Amerique Latine. Rap. national au VIII^e Congrès International de la Vigne e du Vin (Santiago du Chile, Mars 1956). *Bull. Off. int. Vin.* 31 (323) : 36-72.
-
- 1962 Hibridation et Selection de la vigne. Rap. national à XL Session Pleniére Officielle du Comité de l'O. I. V., Budapest (Septembre 1960). *Bull. Off. int. Vin.*, 35 (382) : 1589-1606
- STOUT, A. B.
- 1918 Cit. DARLINGTON & MATHER 1950.
-
- 1936 Seedlessness in grapes. *N. Y. Geneva Agr. Exp. Sta. Tech. Bull.* 238.
-
- 1938 The genetics of incompatibility in homomorphic flowering plants. *Botan. Rev.*, 4 : 275-369.