

Den evolutionära dragkampen mellan självsterilitet och självbefruktning

Emil Nilsson fann i sitt doktorandarbete att det finns både självbefruktande och självsterila gulkämpar. Han beskriver här för- och nackdelarna med båda systemen.

TEXT OCH BILD: EMIL NILSSON

De flesta blomväxter är hermafroditer med både hanliga och honliga könsorgan i samma blomma. Sådan växter riskerar att pollinera sig själv, vilket inte är så bra eftersom frön som bildas efter självbefruktning ofta har sämre överlevnadschanser. Många blomväxter har därför någon anpassning för att undvika självbefruktning. En anpassning som finns hos många växter är ett igenkänningssystem som gör plantorna självsterila. Hos sådana självsterila arter måste varje planta pollineras av genetiskt annorlunda plantor. Pollen transporteras mellan plantorna med vindens hjälp eller genom att de lockar insekter och andra djur att besöka dem med färg, lukt och form. Ofta belönas pollinatörerna dessutom med pollen eller nektar som tack för hjälpen.

Genom blomväxternas historia har självsterila arter varit framgångsrika. Ändå har det gång på gång uppstått självbefruktande arter. Om självbefruktade frön inte drabbas av en alltför kraftig vitalitetssänkning (inavelsdepression) kan självbefruktning vara fördelaktigt eftersom fröproduktionen då blir i det närmaste helt säkerställd. Den evolutionära dragkampen mellan självsterilitet som den ena extremen och självbefruktning som den andra, verkar ha fortlöpt mycket länge och kommer att fortsätta så länge det finns växter som är hermafroditer.

Den första hermafroditen

Blomväxternas variation i form och färg är minst sagt uppseendeväckande (se t.ex. Bremer & Bre-

mer 2000). En bidragande orsak till denna rikedom kan vara blomväxternas i allra högsta grad originella reproduktionssystem. Några av de första fossila fynden av blomväxter dateras till tidig krita och är alltså ungefär 120 miljoner år gamla (Friis m.fl. 2001). Till skillnad från tidigare växter var de första blomväxterna hermafroditer med hanliga och honliga könsorgan i samma blomma. Deras blommor hade ingen nektar, utan tidiga insektspollinatörer lockades att äta av blommornas pollen (Crepet m.fl. 1991). När insekterna rörde sig mellan blommorna kunde pollen överföras från ståndarna på en planta till pistillerna på en annan. Men om detta är fördelen med hermafroditiska blommor, är risken för självbefruktning nackdelen. Ungefär hälften av de nu levande blomväxterna sätter få eller inga frön om de pollinerar sig själva. Det beror på att de är självsterila, med förmågan att känna igen och förhindra sitt eget pollen att befrukta fröämnena. Troligtvis har detta bidragit till blomväxternas enorma anpassningsförmåga (Whitehouse 1950).

Självsterilitet

Kölreuters undersökningar av violkungsljus *Verbascum phoeniceum* på 1700-talet är den första studien av självsterilitet (Arasu 1968). På senare tid har fenomenet blivit än mer uppmärksammat på grund av att de molekylära mekanismerna bakom självsteriliteten nu är bättre kända. Det ger inte bara möjligheter till praktisk användning inom växtförädlingen, utan ger oss också insikter om blomväxternas evolutionära historia (Stone 2004). Självsterilitet kan nämligen ha uppstått tidigt (Zavada 1984) och har sannolikt ett och samma evolutionära ursprung i många nu levande växtfamiljer. Hos så pass skilda familjer som grobladsväxter Plantaginaceae, rosväxter Rosaceae och potatisväxter Solanaceae har självsteriliteten ett gemensamt ursprung



Figur 1. De flesta blomväxter lockar till sig insekter med hjälp av starka färger, dofter och belöningar som nektar för att sprida sitt pollen. Här ser vi ett påfågelläga på en flockfibbla.

Many flowering plants like this *Hieracium umbellatum* use insects for their pollination. They attract them with colours, shapes and odours, and provide nectar or pollen as a reward.

(Igic & Kohn 2001). Många arter inom dessa familjer är trots detta självbefruktande. Det verkar alltså finnas en stor potential för evolution av självbefruktning från växter som ursprungligen varit självsterila (Stebbins 1957).

Genom självbefruktning nås en hög frösetsättning och därmed en hög avkastning. Därför har människan många gånger förädlat fram självbefruktande varianter ur vilda självsterila arter (De Nettancourt 2001). Då krävs inte samplantering av flera korsbara genotyper, tidskrävande handpollinering eller utsättning av honungsbin för att öka pollenframgången. Självsterila vilda växter utmärks nämligen av att deras frösetsättning är begränsad av pollentillgången (Larson & Barrett 2000).

Pollen sprids med blomsterprakt

En självsteril växt behöver pollen från andra individer av samma art för att kunna sätta frö. Det ger en stor fördel eftersom självbefruktning, med påföljande skadliga effekter av inavel hos avkomman, därmed undviks. Växten satsar därför sina resurser på färre frön med högre överlevnadsförmåga jämfört med självbefruktande arter. Självsteriliteten kan dock leda till en brist på pollen eftersom växter i regel är fastsittande och inte själva kan söka upp sina partners. Många växter använder därför insekter eller andra djur som fåglar och fladdermöss för pollentransporten. För att djuren ska intressera sig för växterna används olika signaler och belöningar, som till exempel blommor med bjärta färger och nektar. Trots detta är många självsterila arter i det närmaste kroniskt pollenbegränsade. I en undersökning av sammanlagt 316 hermafroditiska arter fann Sutherland & Delph (1984) att självsterila arter i genomsnitt har en betydligt lägre fruktsättning (22,1 %) än arter som kan befrukta sig själva (72,5 %).

Insektspollinerade självsterila växter som gulsporre *Linaria vulgaris* (Docherty 1982), rönn *Sorbus aucuparia* (Raspé & Kohn 2002) och strandtrav *Cardaminopsis petraea* (syn. *Arabisopsis lyrata*) (Kusaba m.fl. 2001) har många eller stora blommor som lockar till sig insekter. Den blomsterprakt vi omges av på sommaren blomsteräng är ett stort skyltfönster, där blomorna lockar insekter med belöning i form av nektar och pollen för att kunna sprida sitt pollen mellan artfränder.

I stora och täta populationer ger självsterila växters skyltning dem ofta en hög fruktsättning. Här kan en och samma moderplanta befruktas av pollen från en mängd olika individer, som hos ek *Quercus robur* och berggek *Q. petraea* (Streiff m.fl. 1999). Hos strandtrav på Island kan frön i samma frukt ha befruktats av pollen från flera olika faderplantor (Schierup m.fl. 2006). Många självsterila växter är därför väldigt promiskuösa! Man kan förenklat konstatera att om inte korsbefruktning vore så viktigt skulle våra blomsterängar se väldigt tråkiga ut. Men självsteriliteten har alltså en baksida: låg

Figur 2. Gulsporre och rönn är båda självsterila. De har ett enzym i pistillen som känner igen och dödar pollen från den egna individen. Enzymet har hos dessa båda arter ett gemensamt evolutionärt ursprung.

Linaria vulgaris and *Sorbus aucuparia* are both self-incompatible. An enzyme in the pistil recognizes and rejects self-pollen. The enzyme has a common evolutionary origin in the two species.



fruktsättning i små och glesa populationer (t.ex. Widén 1993, Waites & Ågren 2004, Nilsson 2005).

Naturligt urval

Om det är så krångligt för en självsteril växt att sätta frö, varför självbefruktar sig inte alla växter istället? Jo, även om självbefruktning kan ge god skörd vid odling av tomater och gurkor, är den ofta till nackdel för växter i naturen. Självbefruktning är den mest extrema formen av inavel och leder ofta till inavelsdepression, något som redan Darwin (1876) observerade. Med denna term avses en lägre livskraft hos avkomma från korsningar mellan närbesläktade individer, eller som vid självbefruktning, korsning inom eller mellan blommor på samma planta.

Den viktigaste orsaken till inavelsdepression är mildt skadliga mutationer som långsamt ansamlas i arvsmassan. Eftersom de flesta växter, liksom vi själva, har två upplagor kromosomer kan en skadlig mutation i en kromosom maskeras av ett fungerande anlag i den andra kromosomen i paret. Självbefruktning ökar sannolikheten för att avkommorna får skadliga mutationer i dubbel upplaga och att den skadliga effekten därmed kommer till uttryck i plantan. De skadliga effekterna av inavel märks i nästan alla delar av växtens utveckling, och påverkar till

exempel fröväkt, gröningsförmåga, sannolikhet att blomma och livslängd. Men det har också visat sig att graden av inavelsdepression kan bero på var plantan växer. Om en självbefruktad planta växer bland andra individer som inte är självbefruktade kan inavelsdepressionen vara större än om de växer ensamma (Cheptou & Schoen 2003).

Självbefruktande arter har dessutom ofta genetiskt utarmade populationer (Roselius m.fl. 2005), något som kan minska möjligheterna för evolutionär anpassning till förändrade livsbedingungen. En förutsättning för evolution är nämligen ärftlig variation. Tänk dig att insekter som pollinerar en växtart föredrar plantor med stora blommor. Eftersom plantor med stora blommor då sannolikt tar emot mer pollen, och sprider mer pollen till andra plantor, ger de storblossmiga plantorna upphov till fler frön än deras småblossmiga artfränder. Det naturliga urvalet gynnar därför plantor med stora blommor. Om en del av variationen i blomstorlek är ärftlig, så att storblossmiga plantor också ger upphov till storblossmiga avkommor, kommer den genomsnittliga blomstorleken i populationen att öka från generation till generation (Andersson 1996, Conner m.fl. 1996). En sådan evolution genom naturligt urval kan inte ske om det saknas ärftlig variation i blomstorlek.

Placering av ståndare och pistill

Ett annorlunda system för att öka korspollinering och förhindra självbefruktning återfinns hos till exempel gullviva *Primula veris* och majviva *P. farinosa*. Plantor av dessa arter har antingen blommor där ståndarna är placerade nära blommans öppning och pistillen djupt in, eller ståndarna djupt ner i blomman och pistillen nära kronpipen. Detta fenomen kallas heterostyli ("olika pistiller"). För att blommorna ska sätta frö måste en pistill som sitter djupt ner få pollen från ståndare som sitter djupt ner, och vice versa. De är nämligen sterila mot artfränder som har samma längd på pistillen, inklusive sig själva. Längdskillnaden på könsorganen bidrar troligtvis till att öka mängden pollen som förs mellan plantor med olika ståndarplacering (Richards 1997).

Förekomsten av skildkönade blommor eller växtindivider har ofta tolkas som ett sätt att undvika självbefruktning (Charlesworth & Charlesworth 1978). Så kallade gynodioika arter har både honplantor och plantor som är hermafroditer. Detta är det vanligaste systemet av skildkönade individer hos blomväxter (Yampolsky & Yampolsky 1922). Bactimjan *Thymus serpyllum*, blåeld *Echium vulgare* och smällglim *Silene vulgaris* är typiska exempel på gynodioika växter. Eftersom honorna saknar pollen måste de korspollineras för att sätta frö, medan hermafroditerna kan befrukta sig själva. De frön som hermafroditerna producerar kan därför drabbas av inavelsdepression (Koelewijn & van Damme 2005). Helt skildkönade (dioika) växter, som vitblåra *Silene latifolia* och kattfot *Antennaria dioica*, blir obligatoriskt korsbefruktade eftersom varje planta antingen är hanlig eller honlig. I många växtgrupper kan därför dioika arter ha utvecklats ur gynodioika förfäder, och mycket tyder på att det är inavelsdepressionen hos självbefruktade frön som drivit denna evolutionära utveckling (Charlesworth & Charlesworth 1978).

Självbefruktningens fram och baksida

I kontrast till de självsterila arterna står den evolutionära dragkampens opportunist, själv-

befruktarna. Hit brukar man räkna arter där mindre än 20 procent av fröna är resultatet av korspollinering. Så länge ljus- och näringstillgången inte är något problem kan de producera frön var som helst! De behöver inte locka till sig djur, eller sprida en stor mängd pollen i luft eller vatten för att säkerställa reproduktionen. Deras pollen behöver bara transporteras någon millimeter från ståndare till pistill inom samma blomma. De kan därför vara säkra på att varje blomma blir befruktad. Självbefruktande växter kan spara in på pollenproduktionen, och behöver inte producera nektar eller stora blommor. Många växter med små och oansenliga blommor är följaktligen självbefruktande, som backtrav *Arabidopsis thaliana* (Kusaba m.fl. 2001) och groblad *Plantago major* (Wolff 1988).

Att ha reproduktionen säkerställd genom självbefruktning har som vi sett sina nackdelar. Självbefruktade frön kan ha dålig gröningsförmåga (Herlihy & Eckert 2002) och vara väldigt konkurrenssvaga om de lyckas gro (Koelewijn 2004). Men efter en tid av självbefruktning kan de skadliga mutationer som ger upphov till inavelsdepression dö ut med sina bärare (Crnokrak & Barrett 2002). I så fall minskar inavelsdepressionens omfattning efterhand och därmed också nackdelen med självbefruktning.

Men det finns ett problem som självbefruktande växter inte kan undvika, nämligen den låga genetiska variation som brukar känneteckna populationer av självbefruktande arter. Självbefruktande växter har med andra ord ett reproduktionssystem som ger få möjligheter till framtida evolution och anpassning, trots att uppkomsten av självbefruktning var en respons på naturligt urval! Man har därför talat om självbefruktning som en evolutionär återvändsgränd (Stebbins 1957, Cheptou 2004). Trots detta verkar många självbefruktande växter, som backtrav (Nordborg m.fl. 2005), ha en hög genetisk diversitet sett över hela sitt utbredningsområde. Den variation som trots allt finns mellan populationer skulle kunna upprätthållas av det naturliga urvalet. Plantor med en viss typ av genuppsättning kan vara mer framgångsrika lokalt, medan genetiskt avvikande individer

Figur 3. Backtrav *Arabidopsis thaliana* och groblad *Plantago major* är båda självbefruktare. Hos backtrav pollineras pistillen redan innan blomman slagit ut, medan groblad självpollinerar sig med hjälp av vinden.

Arabidopsis thaliana and *Plantago major* are both selfing species. The pistil is pollinated before the flower opens in *A. thaliana*, whereas *P. major* is selfed by the wind.



konkurrerats ut. En spännande alternativ förklaring skulle kunna vara att självbefruktning uppstått på flera olika platser från självsterila förfäder. I så fall återspeglar en självbefruktande arts totala genetiska variation ett stickprov ur en tidigare självsteril och utkorsande växt (Levin 2001). Här behövs helt klart mer forskning för att klargöra om självbefruktning verkligen är en evolutionär återvändsgränd.

Växter som riskspridare

I växternas värld kan det i vissa fall vara en fördel att vänta med fröutvecklingen till dess pollen av rätt kvalitet nått pistillens märke. I andra fall premieras snabbhet och ofta gäller principen att det är bättre att producera frön genom självbefruktning än inga alls. En del arter kombinerar olika pollinationsstrategier. I blommor hos kungsljus *Verbascum thapsus* växer pistillen så småningom ihop med en av ståndarna, vilket leder till självpollinering om blomman inte redan korsbefruktats (Donnelly m.fl. 1998). En liknande fördröjd självbefruktning sker hos knölklocka *Campanula rapunculoides*. Även om knölklockan har det igenkänningssystem som är vanligt i självsterila arter, blir äldre blommor mottagliga för självbefruktning i och med att koncentrationen

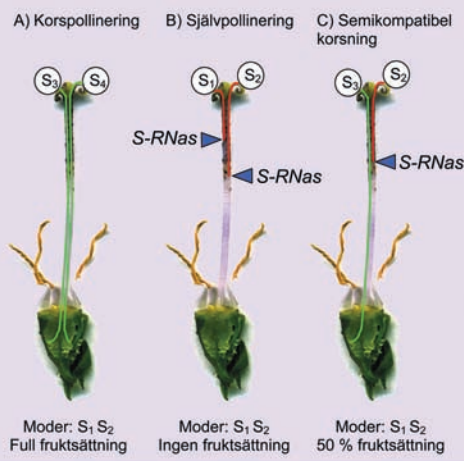
av det igenkännande enzymet minskar med blommans ålder (Stephenson m.fl. 2000). En förklaring till detta fenomen är att fördröjd självbefruktning kan vara fördelaktigt hos växter där tillgången till pollinatörer är opålitlig (Darwin 1876, Kalisz m.fl. 2004).

En annan typ av riskspridning kan exemplifieras med buskviol *Viola hirta* och harsyra *Oxalis acetosella*. Genom att ha både öppna blommor som kan ta emot pollen från andra individer, och helt slutna, så kallade kleistogama blommor med en i det närmaste säkerställd fröproduktion, kan individer av dessa arter producera frön genom både korspollinering och självpollinering. Denna riskspridande reproduktionsstrategi har visat sig framgångsrik hos harsyra och buskviol på grund av stora variationer i pollinationsframgång hos de öppna blommorna (Berg 1998).

Vänd kappan efter vinden

Inga reproduktionssystem varar för evigt. De kan mutera och evolvera enligt samma förutsättningar som andra egenskaper, så som blomstorlek i det inledande exemplet. Självbefruktning kan därför uppstå spontant i populationer av huvudsakligen självsterila individer. Om så sker är sannolikheten stor att självbefruktade frön

Självsterilitet genom ett enzymatiskt försvar mot självbefruktning brukar mer specifikt benämnas självinkompatibilitet (Arasu 1968). Ett frö bildas genom att ett pollenkorn gror på pistillens märke och bildar en pollenslang som växer ner och befruktar ett fröämne i pistillens fruktämne. Den vanligaste typen av självinkompatibilitet kallas gametofytisk på grund av att moderplantan känner igen pollenkornets gametofytiska (haploida) genotyp. I pistillen finns ett enzym (*S-RNas*) som inte bara känner igen pollen från den egna plantan, utan också förhindrar detta pollen att gro på pistillens märke.



I figuren ser vi hur självsteriliteten fungerar hos knölklocka *Campanula rapunculoides*. Figuren beskriver hur (A) en kompatibel korsning leder till att pollenslangar från två pollenkorn (S_3 och S_4), markerade med grönt, obehindrat växer ner genom pistillen till fröämnena vid pistillens bas. (B) Om pollenkornen däremot har samma genotyp som en av moderplantans två genvarianter (S_1 och S_2) reagerar enzymet *S-RNas* genom att klippa sönder RNA:t i pollenet och därigenom förhindra fortsatt tillväxt av pollenslangen (rött). (C) Korsningar inom en syskongrupp leder ofta till en minskad fruktsättning eftersom vissa pollenkorn har en annan genotyp än moderplantan (S_3) och därmed tillåts växa ner till fröämnena (grön). Andra pollenkorn har en genotyp som också förekommer hos moderplantan (S_2) och pollenslangens tillväxt förhindras därför av enzymet *S-RNas* (rött).

A model of self-incompatibility reactions in *Campanula rapunculoides* (cf. Stephenson et al. 2000). (A) A fully incompatible cross, (B) a fully compatible cross, and (C) a 50% semi-compatible cross.

konkurreras ut på grund av inavelsdepression (t.ex. Koelewijn 2004). Men i en situation där fröproduktionen är begränsad av tillgången på pollen, som ofta är fallet i små eller glea populationer (Nilsson 2005), kan de individer som kan självbefrukta sig ha en fördel. Denna förmåga att sätta frö oberoende av tillgången på pollen från andra individer kallas reproduktiv försäkring (Darwin 1876) och gör att självbefruktande växter snabbt koloniserar nya områden även om så bara en enda kolonistör lyckas etablera sig (Baker 1955).

Ovan nämndes att plantor av majviva antingen har korta eller långa ståndare. Men det är en förenklad bild av verkligheten. Sällsynt förekommer nämligen så kallade homostyla individer, med blommor som har både långa ståndare och lång pistill, och som kan självbefruktas genom

att självsteriliteten inte fungerar när könsorganen är av samma längd. Intressant är att de i fjällen förekommande arterna smalviva *P. stricta* och fjällviva *P. scandinavica* båda är homostyla (Richards 1997). Kan det vara så att fjällvärlens homostyla vivor har utvecklats från heterostyla och självsterila majvivor?

Ett annat exempel på en växt där självsteriliteten kollapsat är gulkämpar *Plantago maritima*, en vindpollinerad art som jag studerat under min tid som doktorand (Nilsson 2005). I södra Sverige, upp till stockholmstrakten, är gulkämpar självsterila och majoriteten av plantorna sätter inga frön efter självpollinering. Hos gulkämpar i Gryts skärgård i Östergötland är fruktsättningen därför starkt täthetsberoende: andelen plantor som går i frukt minskar betydligt när det blir mer än en halvmeter mel-

lan plantorna. Till skillnad från sina sydligare artfränder visar gulkämparna i Skeppsviks skärgård i Västerbotten däremot inga tecken på minskad frösättning efter självpollinering. De har tappat sin förmåga att skilja på sitt eget och andra plantors pollen. Kanske har förmågan till självbefruktning uppstått under koloniseringen efter istiden. Men gulkämpar med förmågan att självbefrukta kan också ha funnits i utkanten av utbredningsområdet under lång tid. Kanske är det självbefruktande gulkämpar som idag sprider sig utmed större vägar i Mellansverige? I och med möjligheten till självbefruktning kan de nordliga gulkämparna producera frön oavsett om plantorna står tätt eller glest.

Denna evolutionära förändring har inte skett genom att antalet kromosomer fördubblats, men kanske har en gen som styr självsteriliteten fördubblats och därför tappat sin funktion (Kao & Tsukamoto 2004). Hos växter med så kallad gametofytisk självinkompatibilitet (se faktaruta på föregående sida) är det nämligen vanligt att växtens möjlighet att skilja på sitt eget och andra plantors pollen kollapsar vid duplikation av den gen som styr självsteriliteten (Lewis 1947). Det återstår att undersöka hur, var och varför dessa självbefruktade gulkämpar uppstått.

Gör det själv!

Vårt avlånga land bär fortfarande spår av inlandsisen, och många växter har inte funnits här i mer än några tusen år. Vi har många isolerade förekomster av växter som på olika sätt avviker från individerna i det huvudsakliga utbredningsområdet. I SBT har vi bland annat kunnat läsa om sentida polyploid artbildning hos orkidéer inom släktet *Dactylorhiza* (Hedrén 2005). På liknande sätt kan självbefruktande populationer snabbt uppstå i isolerade förekomster av en normalt korsbefruktande art.

Varför inte själv undersöka förekomsten av självsterila och självbefruktande individer? Hög fruktsättning hos isolerade individer som växer långt från sina artfränder tyder på självbefruktning, låg fruktsättning på självsterilitet. Man kan också artificiellt skapa en isolering genom att trä en tygpåse – som stänger ute

pollinerande insekter – över outhärliga blommar av den växt man är intresserad av. Men ett visst mått av försiktighet i tolkningen krävs: låg fruktsättning kan också vara ett resultat av näringsbrist.

En växt kan lida av pollenbegränsning trots att blommorna är självfertila och potentiellt självbefruktande. Hos många insektpollinerade arter är nämligen pollenkornen så klabbiga att de inte kan hamna på pistillens märke av sig själv. Dessa arter behöver besök av pollinatörer för att självbefrukta sig! Sådana arter måste man självpollinera med pensel för att avgöra reproduktionssystemet. Hos växter som kan självbefrukta sig leder en sådan behandling till hög frösättning, medan den inte höjer fröproduktionen hos självsterila växter.

Slutord

För att bäst kunna bevara hotade arter är det av yttersta vikt att känna till vilken reproduktiv strategi en växt har. Självsterila växter är beroende av genetisk variation i de gener som styr självsteriliteten. Om alla plantor i en population har samma genotyp för självsterilitet så betraktas allt pollen som "eget", oavsett om det kommer från samma blomma eller från någon annan individ i populationen. Små, genetiskt utarmade populationer förväntas därmed ha en låg frösättning oavsett näringstillgången. Till skillnad från självsterila arter har självbefruktare hög frösättning i både små och stora populationer. Det är viktigt att komma ihåg att små, inavlade populationer ofta producerar frön med lägre grobarhet (Lofflin & Kephart 2005), en faktor som kan bidra till hotade arters utdöende.



- Jag vill tacka Erica Torninger, Per Toräng, Geir Løe, Magnus Larsson, Bengt Carlsson och Håkan Rydin, samt Stefan Andersson och en anonym granskare för att de hjälpt mig förbättra tidigare versioner av denna artikel. Jag vill också passa på att tacka H. Ax:son Johnssons stiftelse och B. Lundmans fond för generösa bidrag under mitt doktorandarbete, samt tacka för bidrag från Stiftelsen Oscar och Lili Lamms Minne.

Citerad litteratur

- Andersson, S. 1996. Floral variation in *Saxifraga granulata*: phenotypic selection, quantitative genetics and predicted response to selection. – *Heredity* 77: 217–223.
- Arasu, N. T. 1968. Self-incompatibility in angiosperms: a review. – *Genetica* 39: 1–24.
- Baker, H. G. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. – *Evolution* 9: 347–348.
- Berg, H. 1998. The ecological significance of cleistogamy. – Doktorsavhandling, Uppsala universitet.
- Bremer, B. & Bremer, K. 2000. Det nya blomväxsystemet. – *Svensk Bot. Tidskr.* 94: 3–22.
- Charlesworth, B. & Charlesworth, D. 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. – *Am. Nat.* 112: 975–997.
- Cheptou, P.-O. 2004. Allee effect and self-fertilization in hermaphrodites: reproductive assurance in demographically stable populations. – *Evolution* 58: 2613–2621.
- Cheptou, P.-O. & Schoen, D. J. 2003. Frequency-dependent inbreeding depression in *Amsinckia*. – *Am. Nat.* 152: 59–68.
- Conner, J. K., Rush, S. & Jennetten, P. 1996. Measurements of natural selection on floral traits in wild radish (*Raphanus raphanistrum*). I. Selection through lifetime female fitness. – *Evolution* 50: 1127–1136.
- Crepet, W. L., Friis, E. M. & Nixon, K. C. 1991. Fossil evidence for the evolution of biotic pollination. – *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B.* 333: 187–195.
- Crnokrak, P. & Barrett, S. C. H. 2002. Purging the genetic load: a review of the experimental evidence. – *Evolution* 56: 2347–2358.
- Darwin, C. R. 1876. The effects of cross and self-fertilization in the vegetable kingdom. – Murray, London.
- De Nettancourt, D. 2001. Incompatibility and incongruity in wild and cultivated plants, 2:a uppl. – Springer, Berlin.
- Docherty, Z. 1982. Self-incompatibility in *Linaria*. – *Heredity* 49:349–352.
- Donnelly, S. E., Lortie, C. J. & Aarssen, L. W. 1998. Pollination in *Verbascum thapsus* (Schrophulariaceae): the advantage of being tall. – *Am. J. Bot.* 85: 1618–1625.
- Friis, E. M., Raunsgaard Pedersen, K. & Crane, P. R. 2001. Fossil evidence of water lilies (Nymphales) in the early Cretaceous. – *Nature* 410: 357–360.
- Hedrén, M. 2005. Artbildning och släktskap inom orkidésläktet handnycklar *Dactylorhiza*. – *Svensk Bot. Tidskr.* 99: 70–93.
- Herlihy, C. R. & Eckert, C. G. 2002. Genetic cost of reproductive assurance in a self-fertilizing plant. – *Nature* 416: 320–323.
- Igic, B. & Kohn, J. R. 2001. Evolutionary relationships among self-incompatibility *RNases*. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 13167–13171.
- Kalisz, S., Vogler, D. W. & Hanley, K. M. 2004. Context-dependent autonomous self-fertilization yields reproductive assurance and mixed mating. – *Nature* 430: 884–887.
- Kao, T.-H. & Tsukamoto, T. 2004. The molecular and genetic bases of S-RNase-based self-incompatibility. – *Plant Cell* 16: S72–S83.
- Koelewijn, H. P. 2004. Sibling competition, size variation and frequency-dependent outcrossing advantage in *Plantago coronopus*. – *Evol. Ecol.* 18: 51–74.
- Koelewijn, H. P. & Van Damme, J. M. M. 2005. Effects of seed size, inbreeding and maternal sex on offspring fitness in gynodioecious *Plantago coronopus*. – *J. Ecol.* 93: 373–383.
- Kusaba, M., Dwyer, K., Hendershot, J. m.fl. 2001. Self-incompatibility in the genus *Arabidopsis*: Characterization of the S locus in the outcrossing *A. lyrata* and its autogamous relative *A. thaliana*. – *Plant Cell* 13: 627–43.
- Larson, B. M. H. & Barrett, S. C. H. 2000. A comparison of pollen limitation in flowering plants. – *Biol. J. Linn. Soc.* 69: 503–520.
- Levin, D. A. 2001. The recurrent origin of plant races and species. – *Syst. Bot.* 26: 197–204.
- Lewis, D. 1947. Competition and dominance of incompatibility alleles in diploid pollen. – *Heredity* 1: 85–108.
- Lofflin, D. L. & Kephart, S. R. 2005. Outbreeding, seedling establishment, and maladaptation in natural and reintroduced populations of rare and common *Silene douglasii* (Caryophyllaceae). – *Am. J. Bot.* 92: 1691–1700.
- Nilsson, E. 2005. Breeding system evolution and pollination-success in the wind-pollinated herb *Plantago maritima*. – Doktorsavhandling, Uppsala univ.
- Nordborg, M., Hu, T. T., Ishino, Y. m.fl. 2005. The pattern of polymorphism in *Arabidopsis thaliana*. – *PLOS Biol.* 3: 1289–1299.
- Raspé, O. & Kohn, J. R. 2002. S-allele diversity in *Sorbus aucuparia* and *Crataegus monogyna* (Rosaceae: Maloideae). – *Heredity* 88: 458–465.
- Richards, A. J. 1997. Plant breeding systems, 2:a uppl. – Chapman & Hall, London.
- Roselius, K., Stephan, W. & Städler, T. 2005. The relationship of nucleotide polymorphism, recombination rate and selection in wild tomato species. – *Genetics* 171: 753–763.
- Schierup, M. H., Bechsgaard, J. S., Nielsen, L. H. & Christiansen, F. B. 2006. Selection at work in self-incompatible *Arabidopsis lyrata*: mating patterns in a natural population. – *Genetics* 172: 477–484.

- Stebbins, G. L. 1957. Self-fertilization and population viability in the higher plants. – *Am. Nat.* 41: 337–354.
- Stephenson, A. G., Good, S. V. & Vogler, D. W. 2000. Interrelationships among inbreeding depression, plasticity in the self-incompatibility system and the breeding system of *Campanula rapunculoides* L. (Campanulaceae). – *Ann. Bot.* A 85: 211–219.
- Stone, J. L. 2004. Sheltered load associated with S-alleles in *Solanum carolinense*. – *Heredity* 92: 335–342.
- Streiff, R., Ducouso, A., Lexer, C. m.fl. 1999. Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand from *Quercus robur* and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. – *Mol. Ecol.* 8: 831–841.
- Sutherland, S. & Delph, L. F. 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. – *Ecology* 65: 1093–1104.
- Waites, A. R. & Ågren, J. 2004. Pollinator visitation, stigmatic pollen loads, and among-population variation in seed set in *Lythrum salicaria*. – *J. Ecol.* 92: 512–527.
- Whitehouse, H. L. K. 1950. Multiple-allelomorph incompatibility of pollen and style in the evolution of angiosperms. – *Ann. Bot.* 14: 198–216.
- Widén, B. 1993. Demographic and genetic effects on reproduction as related to population size in a rare, perennial herb, *Senecio integrifolius* (Asteraceae). – *Biol. J. Linn. Soc.* 50: 179–195.
- Wolff, K. 1988. Natural selection in *Plantago* species: a genetical analysis of ecological relevant morphological variability. – Doktorsavhandling, Rijksuniversiteit Groningen.
- Yampolsky, C. & Yampolsky, H. 1922. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. – *Bibl. Genet.* 3: 1–62.
- Zavada, M. S. 1984. The relationship between pollen exine sculpturing and self-incompatibility mechanisms. – *Plant Syst. Evol.* 147: 67–78.

ABSTRACT

Nilsson, E. 2006. Den evolutionära dragkampen mellan självsterilitet och självbefruktning. [The evolutionary tug-of-war between obligate outcrossing and selfing.] – *Svensk Bot. Tidskr.* 100: 211–219. Uppsala. ISSN 0039-646X.

Flowering plants display an extraordinary diversity in colour and shape. Unlike other terrestrial plants, most flowering plants are hermaphrodites: male and female reproductive organs are situated in the same flower. Yet many flowering plants have a self-recognition and rejection system which makes them self-incompatible, and are thus obligate outcrossers.

Such obligate outcrossing species have been successful throughout the evolutionary history of flowering plants. Yet the transition from obligate outcrossing to selfing has been a frequent evolutionary shift. This shift may be favoured if the receipt of cross pollen is uncertain, but is opposed by the negative effects of inbreeding depression that often affect selfed offspring.

Interestingly, the consequences of inbreeding appear to be more detrimental to selfed offspring if they are competing with conspecific, outcrossed plants over limited resources. As a consequence, the evolution of self-fertility is more probable at species' ecological range margins. In such a context, selfing plants escape competition and enjoy the advantage of being capable of reproducing on their own. Thus, the tug-of-war between obligately outcrossing self-incompatible and selfing plants has probably been going on since the first self-incompatible plants evolved. The context-dependence of this evolutionary conflict will enable this tug-of-war to continue as long as there are hermaphroditic flowering plants.



Emil Nilsson är nybliven doktor i ekologisk botanik. En central tes i hans doktorsavhandling är att se evolutionen som en aktiv process som kontinuerligt påverkar organismernas utseende, funktion och utbredning.

I sin forskning har Emil intresserat sig för evolutionen av växters reproduktionssystem. Emil är också aktiv medlem i Botaniska sektionen i Uppsala.

Adress: Avdelningen för växtekologi, Evolutionsbiologiskt centrum, Uppsala universitet, Villavägen 14, 752 36 Uppsala
E-post: emil.nilsson@ebc.uu.se