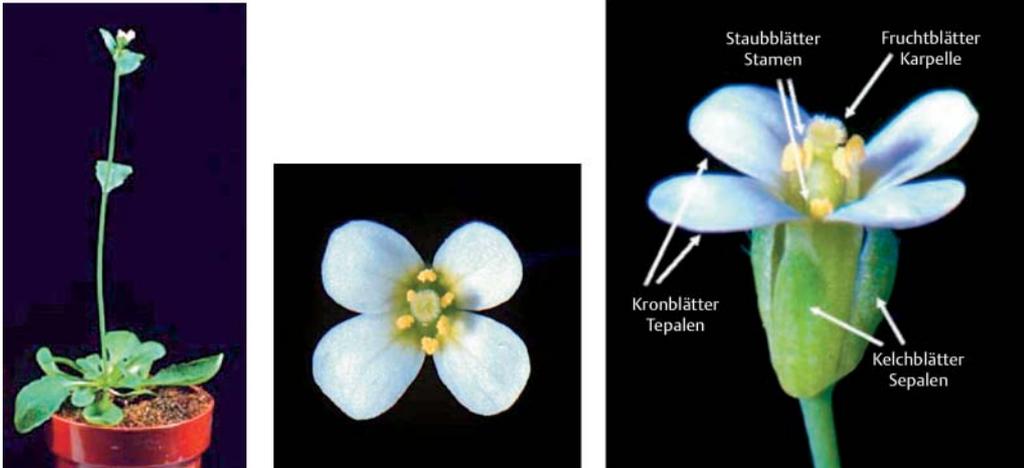


b



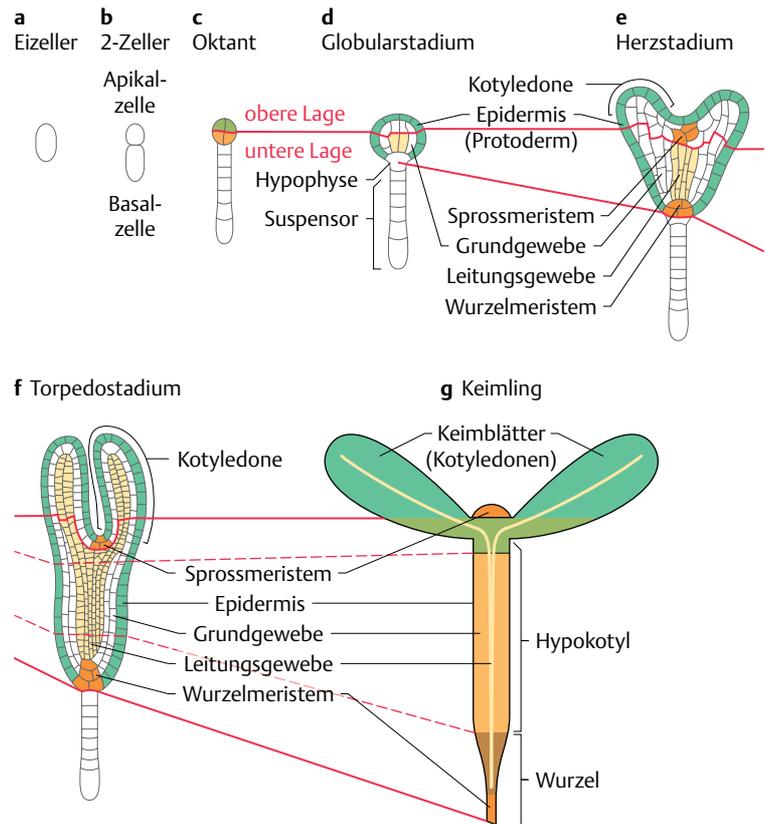
31.2 Embryogenese von *Arabidopsis*

Aufgrund des konstanten Zellteilungsmusters kann die Embryogenese vergleichend verfolgt und in Stadien eingeteilt werden. Das ermöglicht gleichzeitig, das Entwicklungsschicksal einzelner Zellen oder Zellgruppen zu bestimmen und bereits in frühen Stadien einen Anlagenplan aufzustellen.

Wenn wir uns zunächst das Ergebnis der Embryogenese ansehen (Abb. 31.2g), so besteht der Keimling von apikal nach basal aus folgenden Regionen: An der Basis der beiden **Keimblätter (Kotyledonen)** befindet sich das **Sprossmeristem**. Darunter geht die apikal-basale Achse des Keimlings (**Hypokotyl**) in die embryonale Wurzel über, deren basales Ende das **Wurzelmeristem** abschließt. Die zweite Achse des Keims ist radial: Außen schließt eine **Epidermis** die darunter liegenden Schichten des **Grundgewebes** aus **Cortex** und **Endodermis** und des **Leitungsgewebes (Procambium, später Phloem und Xylem)** ein. Wie entsteht dieser Keimling, der vergleichbar einem tierischen Embryo auch den prinzipiellen Bauplan des adulten Organismus vorgebildet hat?

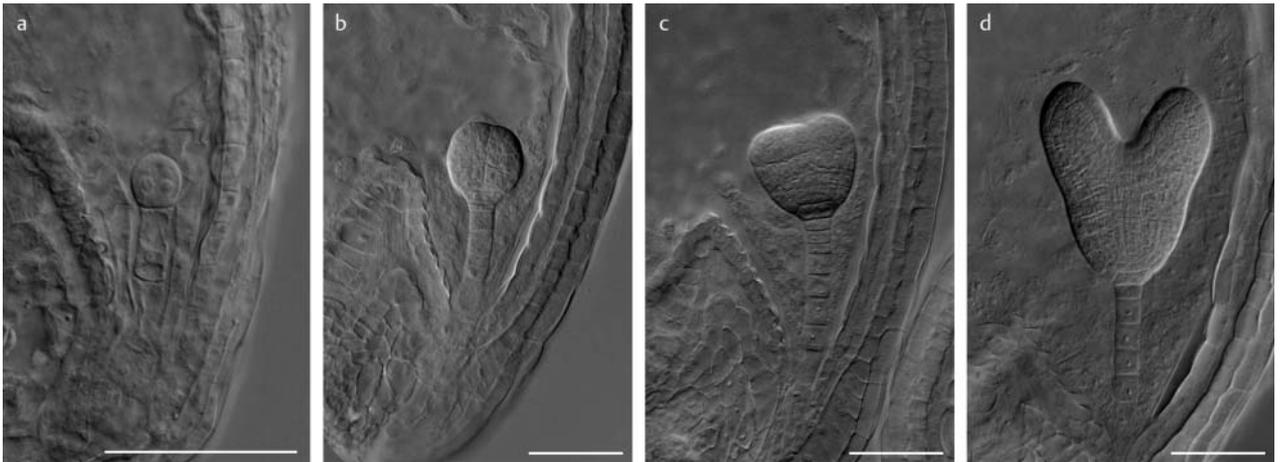
Die **erste Zellteilung** der Zygote ist **asymmetrisch** und ergibt eine kleine apikale und eine große basale Zelle (Abb. 31.2b). Mit dieser Querteilung wird bereits die apikal-basale Längsachse der Pflanze festgelegt und eine erste Aufgabenteilung. Aus der **Apikalzelle** entsteht der Embryo. Die Basalzelle bildet nach einigen Querteilungen eine einzige Zellreihe, den extraembryonalen **Suspensor**, der den Embryo im Samen befestigt und durch die Verbindung zu maternalem Gewebe für dessen Ernährung sorgen kann. Die oberste Zelle dieser Zellreihe wird **Hypophyse** genannt und nimmt an der weiteren Embryonalentwicklung teil, indem sie zum Wurzelmeristem beiträgt. Das Teilungsmuster der Apikalzelle beginnt mit zwei vertikalen Längs- und einer horizontalen Querteilung. Es entsteht der **Oktant** mit zwei horizontalen Ebenen aus jeweils 4 Zellen. Aus den vier Zellen der oberen Lage werden sich vor allem die Keimblätter und das Sprossmeristem entwickeln, aus den vier Zellen der unteren Lage vor allem das Hypokotyl und die Wurzel (Abb. 31.2c–g, Abb. 31.3a–d).

Abb. 31.2 Embryogenese von *Arabidopsis*.
Erläuterungen zu den einzelnen Stadien s. Text.



Nach weiteren Teilungen wird bis zum **Globularstadium** auch die radiärsymmetrische Musterbildung erkennbar. Durch gerichtete **perikline** und **antikline Zellteilungen** werden die Gewebe gebildet. Perikline (radiale) Zellteilungen, die die Teilungsspindel senkrecht zur Oberfläche haben, erhöhen die Anzahl der Zellschichten. Die Teilungsspindel antikliner Zellteilungen steht parallel zur Oberfläche und vermehrt die Zellzahl in der entsprechenden Zellschicht. So entsteht nach dem Oktantstadium durch perikline Teilungen eine äußere Zellschicht, die Epidermis (Protoderm). Ihre Zellen vermehren sich nur noch durch antikline Teilungen. Dadurch wird die Oberfläche vergrößert und der Embryo kann im Innern wachsen. Im basalen Teil des Embryos teilt sich die **Hypophyse** asymmetrisch in eine obere linsenförmige und eine untere trapezförmige Zelle. Beide Zellen teilen sich zunächst zwei Mal. Die oberen vier Zellen bleiben mitotisch inaktiv und bilden das so genannte **Ruhezentrum** des späteren Wurzelmeristems, die unteren vier Zellen werden zu Stammzellen der zentralen Wurzelhaube.

Im **Herzstadium** mit ca. 250 Zellen beginnt das Auswachsen der beiden Keimblätter und die Bildung des Sprossmeristems. Die Dreiteilung des Embryos in der Längsachse wird deutlich (rote Linien in Abb. 31.2). Die **apikale Region** bildet das **Sprossmeristem** und den größten Teil der **Keimblätter**. Die **zentrale Region** bildet die so genannte „Schulterregion“ der Keimblätter, das **Hypokotyl**, sowie die embryonale Wurzel und die Initialen (Stammzellen) des Wurzelmeristems. Die **basale Region** bildet das übrige **Wurzelmeristem**, das Ruhezentrum und die Initialen



der zentralen Wurzelhaube. Bis zum **Torpedostadium** werden durch weitere perikline Teilungen insbesondere in der zentralen Region die Gewebeschichten vermehrt und durch antikline Teilungen verlängert. Das Wachstum der **Kotyledonen** führt schließlich zu einer U-förmigen Krümmung des Embryos. In diesem Stadium verhardt der fertige Embryo bis zur **Keimung**.

Obwohl die Zellteilungen sehr geordnet und prinzipiell reproduzierbar verlaufen, bleibt die Frage offen, inwieweit dadurch das Entwicklungsschicksal der Zellen festgelegt wird. Mutationen des *FASS*-Gens stören die Ordnung des Zellstammbaums erheblich. Die Embryonen werden kurz und dick, differenzieren jedoch alle Gewebe in der richtigen relativen Ordnung. Wahrscheinlich ist daher die Abstammung einer Zelle, d. h. ihr Platz im Zellstammbaum, für ihre Entwicklung weniger entscheidend als ihre Position relativ zu anderen Zellen.

Eine besondere Bedeutung kommt den beiden primären Meristemen zu. Aus Spross- und Wurzelmeristem gehen die meisten Organe der adulten Pflanze hervor. Allerdings können neue, **sekundäre Meristeme** post-embryonal gebildet werden, die dann zum Beispiel für die Entwicklung von **Seitenwurzeln** oder **Blüten** verantwortlich sind. Differenzierte Zellen können unter experimentellen Bedingungen ihr Leben noch einmal von vorne beginnen: eine einzelne somatische Zelle ist – als Protoplast ohne Zellwand – in der Lage, die Embryogenese und Weiterentwicklung zur adulten Pflanze zu durchlaufen. Dies weiß man z. B. von Kartoffeln und Karotten, Tabak und Petunien. Daraus kann man schließen, dass Pflanzen wohl keine maternalen Gene kennen, die bei Tieren sehr häufig den Beginn der Embryogenese steuern. Außerdem zeigt die **Regenerationsfähigkeit** vieler Zellen, dass sie nicht auf ein endgültiges Entwicklungsschicksal festgelegt sind und daher totipotent geblieben sind. Diese Potenz haben differenzierte tierische Zellen nicht.

Die genetische **Nomenklatur** von *Arabidopsis* soll hier kurz erläutert werden. Gennamen (= Wildtyp) und ihre Abkürzungen sind mit kursiven Großbuchstaben zu schreiben: *FASS* (*FS*), Mutationen mit kursiven Kleinbuchstaben: *fass* (*fs*), Proteine mit nicht-kursiven Großbuchstaben: FASS (*FS*), Phänotypen mit erstem Groß- und weiteren Kleinbuchstaben des nicht-kursiven Gennamens und hochgesetztem + für Wildtyp, – für Mutante: *Fass*⁺, *Fass*[–]. Verschiedene Gene mit demselben Symbol werden nummeriert: *ap2*, *ap3*, verschiedene Allele eines Gens ebenfalls: *ap2-1*, *ap2-2*.

Abb. 31.3 Embryogenesestadien von *Arabidopsis*.

- a** Nach der 1. Teilung der Apikalzelle,
- b** Globularstadium,
- c** Übergang zum Herzstadium,
- d** Herzstadium,

[Bilder von Colleen Sweeney und David Meinke, Department of Botany, Oklahoma State University].

31.3 Die apikal-basale Achse

Bei *Arabidopsis* sind viele Gene bekannt, die entlang der **apikal-basalen Achse** während der verschiedenen Entwicklungsstadien differentiell exprimiert werden. Defekte im basalen Bereich werden von Mutanten mehrerer Gene ausgelöst, wie z.B. von *MONOPTEROS* (*MP*-) und *BODENLOS* (*BDL*). Bei *monopteros* besteht der Keimling nur noch aus einem kleinen Stück apikaler Achse mit Kotyledonen und Sprossmeristem. Hypokotyl, Wurzel, und Wurzelmeristem werden nicht gebildet. *MP* und *BDL* sind jedoch nur an der Bildung der primären Wurzel beteiligt, postembryonal können wieder Wurzeln differenziert werden.

MONOPTEROS kodiert einen Transkriptionsfaktor der AUXIN RESPONSE FACTOR (ARF) Familie, der an „auxin-response“ Elemente in den Promotoren von Genen bindet, deren Transkription vom **Pflanzenhormon Auxin** induziert wird. *MP* ist daher an verschiedenen Prozessen bei der Bildung der embryonalen Achse, der Blätter und Blüten beteiligt. Mit seinem Antagonisten *BODENLOS* spielt *MP* eine entscheidende Rolle bei der Auxin-abhängigen **Spezifizierung der Hypophyse** als eine der Gründerzellen des Wurzelmeristems. In diesem wie dem Sprossmeristem gibt es ein **Ruhe-** bzw. **Organisationszentrum**, das aus jeweils wenigen Zellen besteht. Diese Zellen sorgen für einen beständigen Pool von **Stammzellen**, die jeweils sich differenzierende Zellen in die Peripherie abgeben.

Die Bildung und Funktion des **Sprossapikalmeristems** (*SAM*) wird von einer Vielzahl von Genen beeinflusst. *SHOOT MERISTEMLESS* (*STM*) kodiert einen Homeodomänen Transkriptionsfaktor der *KNOX* Familie, der im *SAM* exprimiert wird. Voll entwickelten *stm*-Embryonen fehlt das *SAM*. *STM* wird für die Proliferation der Zellen des Sprossmeristems benötigt, und hemmt ihre vorzeitige Differenzierung.

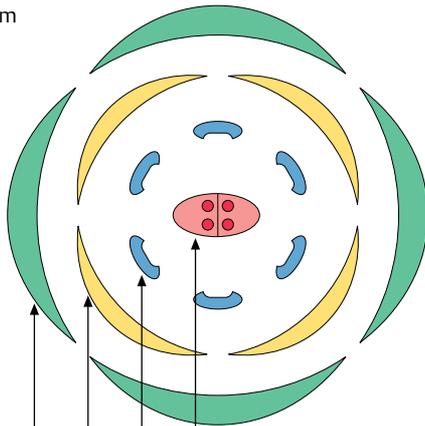
Die **Größe der Zellpopulationen** im *SAM* wird im Wesentlichen durch das Homeobox-Gen *WUSCHEL* (*WUS*) und die Gruppe der *CLAVATA*-(*CLV*-) Gene bestimmt. In *wus*-Embryonen wird die Bildung des *SAM* unterdrückt, in *clv*-Embryonen nimmt die Anzahl der Stammzellen zu. Die Regulation der Arealgrößen erfolgt durch einen Rückkopplungsmechanismus: Im Organisationszentrum wird *WUS* exprimiert. Über ein noch unbekanntes Signal bleiben dadurch die darüberliegenden Zellen sich langsam teilende undifferenzierte Stammzellen, die ihrerseits *CLAVATA3* (*CLV3*) exprimieren. Dieses Peptid aktiviert als Ligand des Membranrezeptors *CLAVATA1* (*CLV1*), einer Serin/Threonin-Kinase, einen Signalkomplex, durch den die *WUS* Transkription reprimiert wird. Die Stammzellpopulation behält dadurch eine konstante Größe.

31.4 Blütenentwicklung von *Arabidopsis*

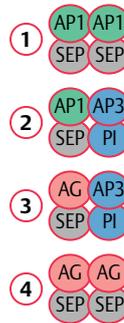
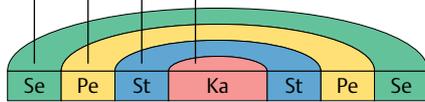
Die Blüte von *Arabidopsis* ist eine typische Dikotylenblüte mit vier konzentrisch angeordneten Wirteln. Die beiden äußeren Wirtel 1 und 2 bestehen aus den sterilen **Kelch- und Kronblättern**, den **Sepalen** und **Petalen**, die inneren Wirtel 3 und 4 aus den fertilen **Staub- und Fruchtblättern**, den **Stamina** und **Karpellen**. Die Anzahl der Organe in den einzelnen Wirteln ist artspezifisch. Bei *Arabidopsis* sind es je 4 Sepalen und Petalen, 6 Stamina bilden das **Androeceum** und 2 Karpelle das **Gynoeceum** (Abb. 31.1c, d).

Die Entwicklung der Blüte geht vom apikalen Sprossmeristem aus, das seitlich undifferenzierte Zellen abgibt. Diese Zellen bilden das **Blüten-**

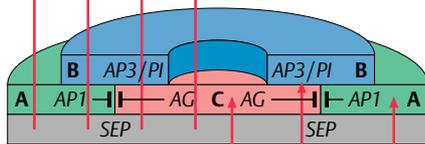
a Blütendiagramm



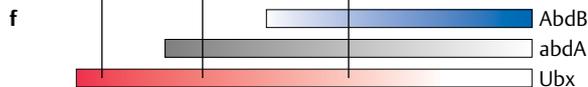
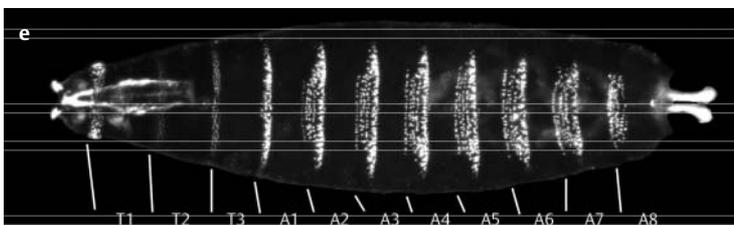
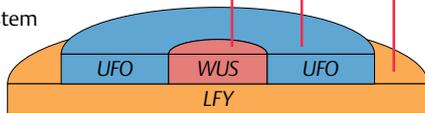
b Areale der Wirtel 1–4 des Blütenprimordiums



c Genexpression im Blütenmeristem



d

**Abb. 31.4 Homeotische Gene steuern die Blütenbildung bei *Arabidopsis* (a-d) und die Segmentierung der *Drosophila*-Larve (e, f).**

a Die vier Wirtel des Blütendiagramms entwickeln sich aus den entsprechenden Arealen des Blütenprimordiums (**b**). Die Areale werden durch die Aktivität von Kombinationen aus vier Proteinen mit MADS-Domänen des ABC-Systems (1-4) determiniert. Se = Sepale, Pe = Petale, St = Stamen, Ka = Karpell. Abkürzungen der beteiligten Gene s. Tab. 31.1.

e *Drosophila*-Larve mit 3 Thorax- und 8 Abdominalsegmenten.

f Wirkungsbereich der BXC Gene *Ubx*, *abdA* und *AbdB*. Weitere Erklärungen im Text [nach Lohmann und Weigel 2002].

primordium oder auch **Blütenmeristem**, aus dem nacheinander von außen nach innen die Organprimordien der vier Wirtel gebildet werden.

Ausgangspunkt für die Aufklärung der Genetik der Blütenentwicklung war die Entdeckung **homeotischer Mutationen**, bei denen die Blüten derart verändert werden, dass in einem bestimmten Wirtel die Organe eines anderen Wirtels differenziert werden. Die Analyse von Einfach-