

Mikroevolutive Entstehung von Selbstbestäubung in *Arabidopsis thaliana*

Zusammenfassung: Obwohl Selbstbestäubung mit Nachteilen verbunden ist, ist diese Form der Fortpflanzung bei den Blütenpflanzen verbreitet. Bei dem intensiv untersuchten Modellorganismus *Arabidopsis thaliana* beruht die Fähigkeit zur Selbstbestäubung auf wenigen genetischen Veränderungen, die als mikroevolutiver Verlust genetischer Vielfalt erklärt werden können und nicht als Neuerwerb.

Die Ackerschmalwand (*Arabidopsis thaliana*), ein Vertreter der Kreuzblütler (Brassicaceae), vermehrt sich überwiegend durch Selbstbestäubung. Die Pflanze ist ein genetisch intensiv untersuchter Modellorganismus mit einem relativ kleinen Genom (Erbgut) von 130 Mb Größe, verteilt auf 5 Chromosomen. Selbstbestäubung ist bei der Neubesiedelung von Lebensräumen vorteilhaft, da aus einem einzigen Samenkorn schnell eine große Population entstehen kann. Allerdings hat Selbstbestäubung auch Nachteile: Die durch Inzucht verminderte Durchmischung des Erbgutes kann zur Anreicherung ungünstiger Mutationen im Genom führen.

Der Übergang von Fremd- zur Selbstbestäubung ist evolutiv in vielen Pflanzenfamilien und -gattungen unabhängig aufgetreten (z. B. BECHSGARD et al. 2006). Bei den Angiospermen (Bedecktsamern) geht der Übergang zur Selbstbestäubung meist mit einer Anzahl anderer Veränderungen einher, z.B. mit der Bildung kleinerer Blüten.

Andere Arten der Gattung *Arabidopsis* reproduzieren sich durch Fremdbestäubung, darunter auch die allermeisten Rassen von *Arabidopsis lyrata* und *A. halleri*. Dabei stellt ein sogenannter S-Locus im Genom die Selbstinkompatibilität (SI) sicher, indem er eine Selbstbestäubung effizient verhindert, weshalb solche Pflanzen bei der Fortpflanzung immer einen Partner benötigen. Der S-Locus setzt sich hauptsächlich aus den Genen für ein cysteinreiches Protein (SCR) und eine Rezeptor-Kinase (SRK) zusammen. SCR ist ein Protein, das sich auf der Oberfläche des Pollenkorns befindet, und SRK entspricht einem Rezeptor in der Zellmembran der Narbe. Stammen beide Proteine von der gleichen Pflanze, akzeptiert die Narbe den eigenen Pollen nicht und verhindert dadurch eine Selbstbestäubung (TANG 2007). Das SRK-Gen ist mindestens 3000 bp lang und hat sieben Exons. Exon 1 codiert für eine extrazelluläre S-Domäne, Exon 2 für ein Transmembranprotein und Exons 3-7 codieren für eine intrazelluläre Kinasedomäne. Die Sequenzvarianten (Allele) des SRK- und SCR-Gens können zwischen den einzelnen Pflanzen variieren.



Abb. 1: Blüten der Acker-Schmalwand (*Arabidopsis thaliana*) (GNU Freie Dokumentationslizenz)

Bei fremdbestäubten Arten sorgt negative, häufigkeitsabhängige Selektion (d.h. je häufiger eine Variante ist, umso stärker wird gegen sie selektiert) für den Erhalt einer hohen Vielfalt von Allelen und damit für das Auftreten verschiedener Spezifitäten: Pflanzen mit relativ selten auftretenden Allelen in einer Population haben den Vorteil, sich mit vielen Pflanzen, die andere Allele tragen, kreuzen zu können. Dagegen sind die häufiger vorkommenden Allele hier deutlich im Nachteil, da sie weniger oft auf andersartige Varianten treffen.

A. lyrata, die am engsten mit *A. thaliana* verwandte Art, und *A. halleri* (beide wie erwähnt vorwiegend fremdbestäubend) verfügen über einen voll funktionsfähigen S-Locus. Bei *A. thaliana* wurden dagegen dem S-Locus zwar entsprechende, jedoch veränderte Gene (Ψ SRK und Ψ SCR) festgestellt, bei denen man davon ausgeht, dass sie von



Abb. 2: Blüten und Früchte der Acker-Schmalwand (*Arabidopsis thaliana*). Foto: R. JUNKER.

den aktiven S-Locus-Genen *SRK* und *SCR* des Vorgängers übrig geblieben sind.

Eine von BECHSGARD et al. (2006) durchgeführte Sequenzanalyse der entsprechenden Gene mit paarweisem Vergleich der Nukleotidunterschiede zwischen den *SRK*-Haplotypen (= Allele) der drei *Arabidopsis*-Arten ergab, dass *A. lyrata* große Ähnlichkeit zu allen Sequenzen der *A. thaliana*-*SRK*-Allele aufweist und *A. halleri* um etwa ein Drittel weniger große. Daraus schließen die Autoren, dass die *SRK*-Sequenzen von *A. thaliana* Reste von einem selbst-inkompatiblen gemeinsamen Vorfahren sind, der vor der Aufspaltung in *A. thaliana* und den gemeinsamen Vorfahren von *A. lyrata* und *A. halleri* lebte. Die *SRK*- und *SCR*-Gene in *A. thaliana* sind u.a. aufgrund vorzeitiger Stoppcodons defekt.

Bei der Untersuchung der Variationen des S-Locus an 96 weltweit gesammelten *A. thaliana*-Wildstämmen mittels Polymerasekettenreaktion (bei 20 von diesen wurde außerdem das komplette Genom sequenziert) fanden TANG et al. (2007), dass die entsprechenden S-Locus-Gene entweder ganz fehlten oder meist stark im Vergleich zum zuerst sequenzierten *A. thaliana*-Referenzstamm

Die Entstehung der Selbstbestäubung geht mit einem Verlust von Genfunktionen einher.

Columbia-0 (Col-0) variierten. Nur 35 Stämme hatten S-Loci, die Col-0 deutlich ähnelten. Gentechnisch wurden intakte S-Locus-Allele von *A. lyrata* in alle 96 Stämme eingebracht und konnten in einem der 96 Stämme die SI von *A. thaliana* wiederherstellen (LIU et al. 2007).

Somit geht die Entstehung der Selbstbestäubung nicht mit einem Neuerwerb, sondern mit einem Verlust von Genfunktionen einher (und es sind neben dem S-Locus noch weitere Gene beteiligt). TANG et al. beobachteten große Unterschiede in der Art der Inaktivierung und folgern daraus, dass Selbstkompatibilität bzw. Selbstbestäubung vielfach neu auftrat, selbst innerhalb von *A. thaliana*. LIU et al. (2007) fanden ein weiteres Gen (*PUB8*), das an der Regulation der SI beteiligt ist, und welches sich in *Arabidopsis*-Rassen verschiedener Herkunft unterscheidet. Es reguliert offenbar die Expression von *SPK* – wenn *SPK* fehlt, ist die Pflanze selbstkompatibel, da die eigenen Pollen nicht als „fremd“ erkannt werden können. Die Basenfolge von *PUB8* zeigt geringe Variationen von Pflanze zu Pflanze, und die „Stärke“ der SI scheint mit diesen

Variationen zu korrelieren. Die durch *PUB8* vermittelte Pseudo-Selbstkompatibilität könnte daher ein Zwischenschritt beim (mikro-)evolutiven Übergang von Selbstinkompatibilität zu Selbstbestäubung bei *A. thaliana* darstellen.

Bisher unverstanden ist, warum *A. halleri* und *lyrata* vom Verlust der Genfunktionen praktisch nicht betroffen wurden und warum der Verlust der SI gemäß molekularen Stammbäumen (SHERMAN-BROYLES et al. 2007) erst so relativ spät (nach 50% bis ca. 90% der Existenzdauer der Art), dann aber so umfassend aufgetreten sein soll. Indirekt werden damit alle auf molekularen Stammbäumen basierenden Altersangaben in Frage gestellt (die als grundsätzlichen theoretischen Rahmen die lange Zeiträume erfordernde Evolutionstheorie haben). Es gibt ohnehin nicht „das“ *A. thaliana*-Genom, sondern ein Vergleich von 19 wildlebenden *A. thaliana*-Pflanzen aus aller Welt zeigte, dass sich rund 4% von Col-0 bei den Wildstämmen gar nicht oder nur stark verändert wiederfanden und dass sogar jedes zehnte Gen bei mindestens einem der untersuchten Wildstämme defekt war (CLARK et al. 2007), und zwar typischerweise solche Gene, die für die Interaktion mit der jeweiligen ökologischen Umgebung des Wildstammes relevant waren. Genome können sich offenbar mikroevolutiv sehr rasch an wechselnde Umgebungen anpassen, wofür der Verlust der Selbstinkompatibilität bei *A. thaliana* – wann immer er genau stattgefunden haben mag – nur ein Beispiel ist.

Esther Hempel & Wolfgang Lindemann

Literatur

- BECHSGARD JS, CASTRIC V, CHARLESWORTH D, VEKEMANS X & SCHIERUP MH (2006) The Transition to Self-Compatibility in *Arabidopsis thaliana* and Evolution within S-Haplotypes over 10 Myr. *Mol. Biol. Evol.* 23, 1741-1750.
- CLARK RM, SCHWEIKERT G, TOOMAJIAN C, OSSOWSKI S, ZELLER G, SHINN P, WARTHMAN N, HU TT, FU G, HINDS DA, CHEN H, FRAZER KA, HUSON DH, SCHÖLKOPF B, NORDBORG M, RÄTSCHE G, ECKER JR & WEIGEL D (2007) Common Sequence Polymorphisms Shaping Genetic Diversity in *Arabidopsis thaliana*. *Science* 317, 1070-1072.
- LIU P, SHERMAN-BROYLES S, NASRALLAH M & NASRALLAH J (2007) A Cryptic Modifier Causing Transient Self-Incompatibility in *Arabidopsis thaliana*. *Curr. Biol.* 17, 734-740.
- SHERMAN-BROYLES S, BOGGS N, FARKAS A, LIU P, VREBALOV J, NASRALLAH ME & NASRALLAH JB (2007) S Locus Genes and the Evolution of Self-Fertility in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 19, 94-106.
- TANG C, TOOMAJIAN C, SHERMAN-BROYLES S, PLAGNOL V, GUO YL, HU TT, CLARK RM, NASRALLAH JB, WEIGEL D & NORDBORG M (2007) The Evolution of Selfing in *Arabidopsis thaliana*. *Science* 317, 1070-1072.