

STRUKTUR PERKEMBANGAN DASAR TUMBUHAN : STUDI EMBRIOGENESIS PADA EMBRIO ARABIDOPSIS

Nur Aminah Pulungan¹, Wan Syafii²

^{1,2}Pascasarjana Pendidikan Biologi, FKIP, Universitas Riau,

¹nuraminahpulungan11@gmail.com

ABSTRACT

Embryogenesis in angiosperms is a critical phase that determines the success of seed development and subsequent plant viability. The analysis shows that embryogenesis proceeds through coordinated stages that include zygote formation, tissue differentiation at the dermatogen and globular stages, and the formation of the shoot apical meristem (SAM), root apical meristem (RAM), and cotyledons at the heart stage. The seed coat, derived from maternal tissue, also undergoes functional differentiation, including the formation of secondary cell walls and the accumulation of protective metabolites such as flavonoids. A comprehensive analysis indicates that Arabidopsis embryogenesis is an integrative process controlled by genetic regulation, interactions between seed compartments, and interdependent metabolic and structural controls. These findings confirm that successful embryo development depends not only on morphogenesis but also on the coordination between the embryo, endosperm, and testa in forming a vigorous and adaptive seed.

Keywords: plant development, embryogenesis, arabidopsis

ABSTRAK

Embriogenesis pada tumbuhan angiospermae merupakan fase kritis yang menentukan keberhasilan perkembangan biji dan viabilitas tanaman selanjutnya. Hasil analisis menunjukkan bahwa proses embriogenesis berlangsung melalui tahapan terkoordinasi yang mencakup pembentukan zigot, diferensiasi jaringan pada tahap dermatogen dan globular, serta pembentukan meristem apikal pucuk (SAM), meristem apikal akar (RAM), dan kotiledon pada tahap jantung. Kulit biji yang berasal dari jaringan maternal juga mengalami diferensiasi fungsional, termasuk pembentukan dinding sel sekunder dan akumulasi metabolit pelindung seperti flavonoid. Analisis menyeluruh mengindikasikan bahwa embriogenesis Arabidopsis merupakan proses integratif yang dikendalikan oleh regulasi genetik, interaksi antar-kompartemen biji, serta kontrol metabolik dan struktural yang saling bergantung. Temuan ini menegaskan bahwa keberhasilan perkembangan embrio tidak hanya bergantung pada morfogenesis, tetapi juga pada koordinasi antara embrio, endosperma, dan testa dalam membentuk benih yang vigor dan adaptif.

Kata Kunci: perkembangan tumbuhan, embriogenesis, arabidopsis

A. Pendahuluan

Semua tumbuhan darat-embriofit menghasilkan embrio multiseluler, seperti halnya organisme multiseluler lainnya, seperti alga cokelat dan hewan. Karakteristik unik embrio tumbuhan adalah sifatnya yang tidak bergerak dan terbatas. Penanamannya di jaringan induk dapat memberikan perlindungan dari lingkungan, tetapi juga secara fisik membatasi perkembangan. Di antara berbagai tumbuhan darat, terdapat perbedaan besar antara struktur reproduksi mereka yang menghasilkan embrio yang sama kompleksnya (Woudenberg dkk., 2024).

Embrio adalah hasil penyatuan gamet jantan dan betina dan memungkinkan siklus hidup berlangsung dari generasi ke generasi. Umumnya, struktur tubuh tumbuhan dan hewan terbentuk selama embriogenesis. Namun, beberapa tumbuhan berbiji mengalami jeda selama embriogenesis sehingga embrio yang terbentuk belum berkembang sempurna di dalam bijinya (Baskin & Baskin, 2023).

Embrio yang kurang berkembang menghambat

perkecambahan biji, yang disebut dormansi morfologi, yang cukup umum terjadi pada tumbuhan angiospermae (Baskin & Baskin, 2014). Memang, benih dari beberapa gymnospermae yang masih ada (misalnya *Cycadaceae*, *Ginkgoaceae*, dan *Taxaceae*) juga menunjukkan dormansi morfologi (Baskin & Baskin, 2014). Dengan demikian, jeda embriogenesis dan dormansi morfologis benih berkontribusi pada strategi tanaman yang sangat sukses untuk beradaptasi dengan beragam lingkungan di bumi (Robil & Cao, 2024).

Perkembangan embrio merupakan fase reproduksi penting bagi spesies tumbuhan yang bereproduksi secara seksual. Fungsi sel telur dan sperma menghasilkan zigot tumbuhan, sebuah sel totipoten yang melalui pembelahan sel dan spesifikasi identitas sel pada embriogenesis awal, membentuk garis keturunan sel dan jaringan utama tumbuhan dewasa. Fase morfogenesis selanjutnya menghasilkan embrio berukuran penuh, sementara proses pematangan embriogenesis akhir mempersiapkan benih untuk

dormansi dan perkecambahan selanjutnya, memastikan keberlanjutan siklus hidup tumbuhan (Armenta dkk., 2020).

B. Metode Penelitian

Penelitian ini menggunakan desain eksperimen laboratoris dengan pendekatan deskriptif-morfologis, yang umum digunakan pada studi embriogenesis *Arabidopsis*. Pendekatan ini memungkinkan pendokumentasian perubahan struktur embrio secara kronologis mulai dari fase zigot hingga embrio matang, sebagaimana diterapkan pada penelitian perkembangan biji dan embriologi tumbuhan di berbagai jurnal internasional.

C. Pembahasan

Perkembangan Embrio Pada Tumbuhan

Biji angiospermae merupakan kombinasi genotipe dan jenis jaringan. Gamet dihasilkan melalui meiosis, kemudian terpisah menjadi gametofit jantan dan betina. Setiap butir serbuk sari mengandung dua sel sperma haploid, sedangkan bakal biji mengandung satu sel telur haploid dan sel sentral diploid yang berasal

dari fusi dua inti polar haploid yang identik. Benih dihasilkan melalui pembuahan ganda, di mana satu sel sperma menyatu dengan sel sentral diploid untuk membentuk endosperma triploid, dan sel sperma kedua menyatu dengan sel telur untuk menghasilkan zigot diploid. Embrio dan endosperma yang dihasilkan terus berkembang di dalam kulit biji, yang berasal dari jaringan maternal ovul. Embrio diploid memiliki satu genom maternal dan satu genom paternal, endosperma triploid memiliki dua genom maternal dan satu genom paternal, dan kulit biji diploid sepenuhnya berasal dari jaringan maternal diploid, tanpa mengalami meiosis (Reiser & Fischer., 1993).

Menurut Armenta dkk. (2020), garis keturunan epidermis ditentukan pada tahap dermatogen, sedangkan garis keturunan jaringan dasar dan jaringan vaskular, serta meristem apikal pucuk (SAM) dan meristem apikal akar (RAM), dihasilkan pada tahap globular (Gambar 1).

Kotiledon (daun embrio, organ lateral pertama) diproduksi pada tahap jantung, ketika semua elemen pola utama embrio *Arabidopsis* telah terbentuk. Setelah pembentukan

pola, embrio mengalami periode morfogenesis di mana pertumbuhan organ-organ yang terbentuk pada tahap jantung menghasilkan embrio dengan SAM dan RAM yang terorganisir sepenuhnya, hipokotil (batang embrio), dan kotiledon memanjang yang melipat saat embrio tumbuh di dalam kulit biji (Gambar 1).

Setelah pembentukan pola dan morfogenesis, embrio *Arabidopsis* dan spesies tanaman penghasil minyak yang berkerabat dekat mengalami pematangan, yang berpuncak pada biji yang kering (Goldberg dkk., 1994). Tahapan pematangan meliputi pertengahan jantung, torpedo, kotiledon bengkok, biji hijau matang, dan biji kering. Selama pematangan awal, yang juga dikenal sebagai "pengisian biji", embrio mengalami pembelahan dan ekspansi sel yang cepat, berubah menjadi hijau mulai dari tahap pertengahan jantung, dan juga memproduksi dan mengakumulasi protein penyimpanan biji (cruciferin/globulin 12S dan arabin/albumin 2S). Mulai dari tahap torpedo awal, minyak dan lilin yang membentuk kutikula epidermis diproduksi. Penyimpanan lipid, karbohidrat, dan asam lemak selama

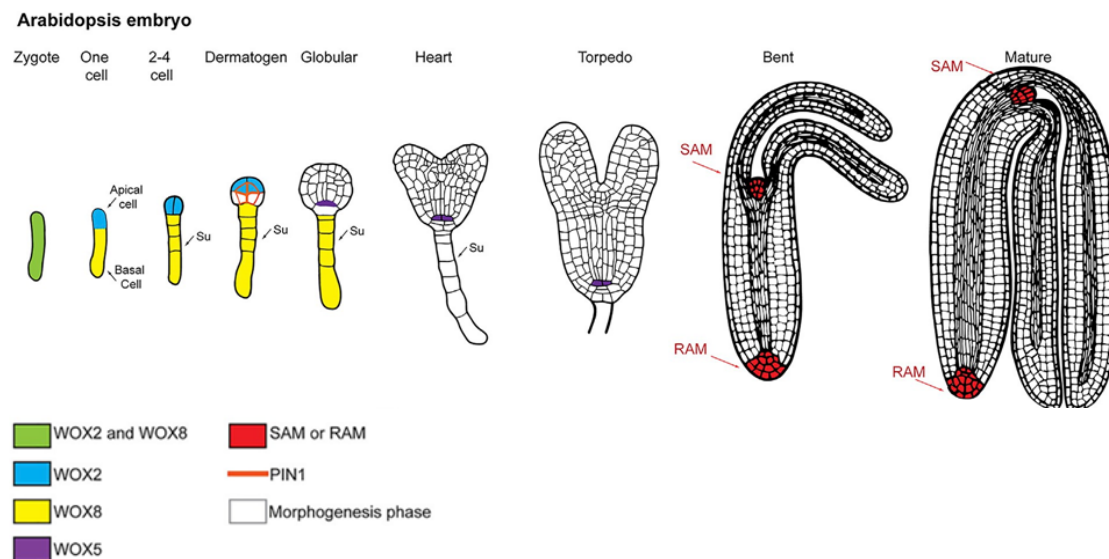
embriogenesis akhir sangat penting untuk mendukung kebutuhan energi perkecambahan selanjutnya (Baud & Lepiniec, 2006). Pematangan yang terlambat juga melibatkan hilangnya air (pengeringan) dan terbentuknya dormansi benih (Leprince dkk., 2017).

Bersamaan dengan perkembangan embrio, endosperma awalnya merupakan sel koenosit yang terbentuk melalui pembelahan inti dan migrasi inti dari daerah mikropil (yang mengelilingi embrio) menuju ujung biji yang berlawanan (kalaza). Endosperma *Arabidopsis* memiliki tiga wilayah yang menjadi jelas seiring pertumbuhan biji: endosperma mikropil yang mengelilingi embrio, endosperma perifer di wilayah tengah, dan endosperma kalaza. Dimulai pada tahap jantung embriogenesis (sekitar 5 hari setelah penyerbukan [HHBK]), endosperma mengalami selularisasi. Seperti pada banyak dikotil, *Arabidopsis* Endosperma dikonsumsi selama pematangan biji, hanya menyisakan lapisan sel seperti aleuron di tepi dekat kulit biji, yang mengelilingi embrio matang (Olsen, 2004).

Kulit biji (atau testa), kompartemen terluar biji yang

melindungi embrio, adalah jaringan maternal dan terdiri dari lima lapisan sel: lapisan endotel paling dalam, diikuti oleh dua lapisan sel integumen bagian dalam dan dua lapisan sel lagi dari integumen luar (Lepiniec dkk., 2006). Selama minggu pertama setelah pembuahan di *Arabidopsis* Sel-sel endotelium mensintesis senyawa flavonoid proantosianin yang kemudian teroksidasi, memberikan warna cokelat pada kulit biji. Lapisan integumen bagian dalam tampaknya tidak berdiferensiasi lebih lanjut, sementara lapisan integumen bagian luar mengakumulasi amiloplas

yang mengandung pati selama pertumbuhan. Lapisan epidermis integumen luar mensintesis dan mensekresikan musilago (karbohidrat pektinase) dan juga mengembangkan dinding sel sekunder yang tebal. Selama tahap akhir perkembangan biji, sel-sel dari semua lapisan kulit biji mati kecuali epidermis. Sel-sel epidermis mengembangkan dinding sel sekunder yang diasumsikan memberikan dukungan, perlindungan, dan impermeabilitas terhadap air dan oksigen (Haughn & Chaudhury., 2005).



Gambar 1. Perkembangan embrio pada tumbuhan dikotil *Arabidopsis* perkembangan embrio dari zigot hingga tahap dewasa, menunjukkan penanda identitas sel WOX2 (biru), WOX8 (kuning), WOX5 (ungu), dan transporter auksin PIN1 (garis oranye).

Sumber: Armenta dkk (2020)

Berbeda dengan monokotil, yang endospermanya tetap ada

dalam biji dewasa dan berfungsi sebagai sumber nutrisi selama

pertumbuhan kecambah, endosperma sebagian besar tidak ada dalam biji dewasa eudikotil karena dikonsumsi oleh embrio selama perkembangan biji. Dengan demikian, embrio eudikotil sendiri harus mengandung minyak, karbohidrat, dan protein yang diperlukan untuk perkembangan kecambah. Misalnya, biji kedelai (*Glisin maks*), biji rami (*Linum usitatissimum*), dan rapeseed (*Brassica napus*) mengandung sejumlah besar hingga 90% asam lemak dari biji. B. napus disintesis di dalam kotiledon embrionik (Armenta dkk., 2020).

Studi Genomik Perkembangan Arabidopsis Embriogenesis

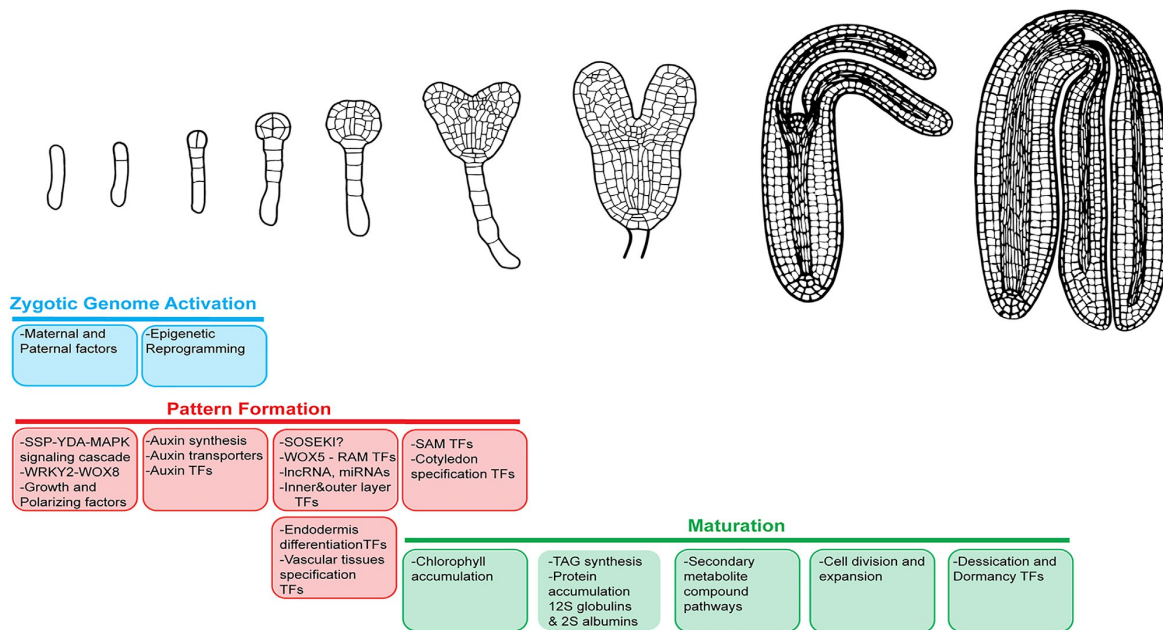
Selama bertahun-tahun, penelitian perkembangan dan genetika sistematis telah menghasilkan identifikasi lebih dari 500 spesies embrio yang cacat (emb) mutan. EMBGen secara umum didefinisikan sebagai gen esensial yang fungsinya diperlukan selama embriogenesis, termasuk mutan diferensiasi tipe sel, mutan transformasi sel suspensor, mutan diferensiasi meristem, mutan program pematangan, dan gen yang

diperlukan untuk fungsi seluler dasar yang kehilangannya mengakibatkan kematian embrio atau bibit (Meinke, 2019). Temuan ini memberikan kerangka kerja untuk proses yang memainkan fungsi penting selama Arabidopsis embriogenesis, dengan implikasi bagi spesies tanaman lainnya (Armenta dkk, 2020).

Studi fungsional dan molekuler telah mengidentifikasi jalur pensinyalan dan faktor transkripsi (TF) yang mengatur pembelahan pertama zigot, yang mengarah pada peristiwa diferensiasi nasib sel pertama dalam embrio. Misalnya, gen keluarga TF WOX WOX2 dan WOX8 diekspresikan bersama dalam zigot. Setelah pembelahan asimetris pertama, WOX2 diekspresikan dalam sel anak apikal dan WOX8 secara khusus diekspresikan dalam sel anak basal zigot (Haecker dkk., 2004). Pemanjangan zigot dan pembelahan asimetris pertamanya diatur melalui kinase protein mitogen-activated kinase (MAPKKK) YODA (YDA), yang bekerja melalui kinase MAP, MPK3/MPK6, untuk memfosforilasi dan mengaktifkan WRKY2 TF (Ueda dkk., 2017). Setelah itu, WRKY2 mempromosikan WOX8 transkripsi pada zigot (Ueda dkk., 2017).

Kaskade pensinyalan YDA-MAP pada zigot awalnya diaktifkan oleh SHORT SUSPEN-SOR (SSP) paternal (Bayer dkk., 2009), suatu pseudokinase terkait membran yang dihasilkan dari sel sperma. Kontribusi maternal juga diperlukan untuk

kaskade YDA-MAPK, karena persilangan resiprokal antara mutan tipe liar dan MAPKKK hanya menunjukkan efek maternal pada pembelahan asimetris dan pemanjangan sel (Zhang dkk., 2017) (Gambar 2).



Gambar 2. Proses utama selama perkembangan embrio.

Aktivasi genom zigotik pada fase-fase awal melibatkan beberapa proses genetik yang digambarkan dengan warna biru, sementara warna merah menunjukkan proses-proses yang berperan dalam pembentukan pola embrio dan spesifikasi jaringan primer tanaman. Proses pematangan disorot dengan warna hijau dan mencakup langkah-langkah terakhir perkembangan embrio.

Sumber : Armenta dkk (2020)

Pola embrio awal di Arabidopsis juga membutuhkan akumulasi hormon auksin di sel apikal, didorong oleh transpor polar dari suspensor. Transpor polar auksin ini dimediasi oleh transporter efluks auksin PIN7,

yang diekspresikan dalam garis keturunan sel basal. Kemudian dalam perkembangan embrio, transporter auksin lainnya, seperti PIN1, diekspresikan di sel apical proembrio (Friml dkk., 2003). Auksin mengatur

pembentukan pola pada embrio, sehingga cacat pada respons auksin, biosintesis auksin, dan transpor auksin memengaruhi perkembangan embrio (Robert dkk., 2018). Penghambatan respons auksin pada embrio mengakibatkan reprogramming seluler sel suspensor menjadi sel ekstraembrionik. Analisis transkripsi sel suspensor ini mengungkapkan jaringan TF heliks-loop-heliks yang menghambat perkembangan embrio dari suspensor (Radoeva dkk., 2019). Baru-baru ini, keluarga protein terlokalisasi polar SOSEKI ditemukan dalam percobaan transkriptom dengan *arf5*-mutan. SOK1-YFP pertama kali terdeteksi di sisi apikal sel dalam tingkat bawah pada tahap globular awal. Pola lokalisasi sudut yang unik dari protein SOSEKI menunjukkan bahwa protein tersebut mungkin memengaruhi orientasi pembelahan sel pada embrio (Yoshida dkk., 2019). Soseki mutan tunggal tidak menunjukkan cacat embrio (Yoshida dkk., 2019), menunjukkan kegunaan transkriptomik dalam mengidentifikasi pemain kunci baru dalam embriogenesis yang sulit ditemukan dalam penyaringan genetik karena

redundansi dalam keluarga gen (Gambar 2).

D. Kesimpulan

Perkembangan embrio pada tumbuhan angiospermae merupakan proses biologis yang sangat terorganisasi dan dikendalikan secara genetik, hormonal, serta struktural. Melalui mekanisme pembuahan ganda, zigot diploid dan endosperma triploid yang terbentuk memberikan dasar bagi terbentuknya generasi sporofit baru. Setiap kompartemen biji-embrio, endosperma, dan kulit biji-mempunyai asal-usul genetik yang berbeda dan berkontribusi langsung terhadap keberhasilan perkembangan embrio. Struktur ini tidak hanya mencerminkan kombinasi genom paternal dan maternal yang kompleks, tetapi juga menunjukkan adanya pembagian fungsi yang spesifik: embrio sebagai calon tanaman baru, endosperma sebagai jaringan nutrisi transien, dan testa sebagai lapisan pelindung maternal.

DAFTAR PUSTAKA

Armenta, A., Medina., Gillmor, C. S., Gao, P., Mora, J., & Macias. (2020). Developmental and genomic architecture of plant embryogenesis: from model plant

- to crops. *Plant Communications* 2, 100136.
<https://doi.org/10.1016/j.xplc.2020.100136>
- Baud, S., and Lepiniec, L. (2010). Physiological and developmental regulation of seed oil production. *Prog. Lipid Res.* 49:235–249. <https://doi.org/10.1016/j.plipres.2010.01.001>
- Baskin CC, & Baskin JM. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. 2nd ed. San Diego: Academic Press/Elsevier; 2014.
- Baskin CC, & Baskin JM. The rudimentary embryo: an early angiosperm invention that contributed to their dominance over gymno-sperms. *Seed Sci Res.* 2023;33(2):1–12. <https://doi.org/10.1017/S0960258523000168>
- Bayer, M., Nawy, T., Giglione, C., Galli, M., Meinel, T., and Lukowitz, W. (2009). Paternal control of embryonic patterning in *Arabidopsis thaliana*. *Science* 323:1485–1488. <https://doi.org/10.1126/science.1167784>
- Friml, J., Vieten, A., Sauer, M., Weijers, D., Schwarz, H., Hamann, T., Offringa, R., and J€urgens, G. (2003). Efflux-dependent auxin gradients establish the apical-basal axis of *Arabidopsis*. *Nature* 426:147–153. <https://doi.org/10.1038/nature02085>
- Goldberg, R.B., de Paiva, G., and Yadegari, R. (1994). Plant embryogenesis: zygote to seed. *Science* 266:605–614. <https://science.sciencemag.org/content/266/5185/605>
- Haughn, G., and Chaudhury, A. (2005). Genetic analysis of seed coat. development in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci.* 10:472–477. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.08.005>
- Lepiniec, L., Debeaujon, I., Routaboul, J.-M., Baudry, A., Pourcel, L., Nesi, N., and Caboche, M. (2006). Genetics and biochemistry of seed flavonoids. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57:405–430. <https://doi.org/10.1146/annurev.arpant.57.032905.105252>
- Leprince, O., Pellizzaro, A., Berriri, S., and Buitink, J. (2017). Late seed maturation: drying without dying. *J. Exp. Bot.* 68:827–841. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw363>
- Meinke, D.W. (2019). Genome-wide identification of EMBRYO-DEFECTIVE (EMB) genes required for growth and development in *Arabidopsis*. *New Phytol.* 306–325 <https://doi.org/10.1111/nph.16071>
- Olsen, O.A. (2004). Nuclear endosperm development in cereals and *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* 16:214–228. <https://doi.org/10.1105/tpc.017111>
- Reiser, L., & Fischer, R.L. (1993). The ovule and the embryo sac. *Plant Cell.* 5 : 1291–1301. <https://doi.org/10.1105/tpc.5.10.1291>
- Robert, H.S., Park, C., Gutierrez, C.L., Wojcikowska, B., Pencik, A., Novak, O., Chen, J., Grunewald, W., Dresselhaus, T.,

- Friml, J., et al. (2018). Maternal auxin supply contributes to early embryo patterning in Arabidopsis. *Nat. Plants* 4:548–553. <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0204-z>
- Robil, Janlo M. & Cao, Dechang. (2024). Visualizing embryogenesis in the seed. *Plant Physiology*, 2024, 196, 7–9. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiac295>
- Radoeva, T., Lokerse, A.S., Llavata-Peris, C.I., Wendrich, J.R., Xiang, D., Liao, C.Y., Vlaar, L., Boekschoten, M., Hooiveld, G., Datla, R., et al. (2019). A robust auxin response network controls embryo and suspensor development through a basic helix loop helix transcriptional module. *Plant Cell* 31:52–67. <https://doi.org/10.1105/tpc.18.00518>
- Ueda, M., Aichinger, E., Gong, W., Groot, E., Verstraeten, I., Vu, L.D., De Smet, I., Higashiyama, T., Umeda, M., and Laux, T. (2017). Transcriptional integration of paternal and maternal factors in the Arabidopsis zygote. *Genes Dev.* 31:617–627. <https://doi.org/10.1101/gad.292409>.116
- Woudenberg, S., Hadid, F., Weijers, D., & Borassi, C. (2024). The maternal embrace: the protection of plant embryos. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 75, No. 14 pp. 4210–4218. <https://doi.org/10.1093/jxb/erae071>
- Yoshida, S., van der Schuren, A., van Dop, M., van Galen, L., Saiga, S., Adibi, M., M€oller, B., ten Hove, C.A., Marhavy, P., et al. (2019). A SOSEKI-based coordinate system interprets global polarity cues in Arabidopsis. *Nat. Plants* 5:160–166. <https://doi.org/10.1038/s41477-019-0363-6>
- Zhang, M., Wu, H., Su, J., Wang, H., Zhu, Q., Liu, Y., Xu, J., Lukowitz, W., and Zhang, S. (2017). Maternal control of embryogenesis by MPK6 and its upstream MKK4/MKK5 in Arabidopsis. *Plant J.* 92:1005–1019. <https://doi.org/10.1111/tpj.13737>