



Herzlich willkommen
zur Vorlesung

Pflanzenphysiologie

Figure 7-3
Biology of Plants, Seventh Edition
© 2005 W. H. Freeman and Company



Organisatorisches

Tutorium Pflanzenphysiologie

**Am nächsten Mittwoch findet kein Tutorium statt.
(Terminkollision mit einem Modul-Seminar)**

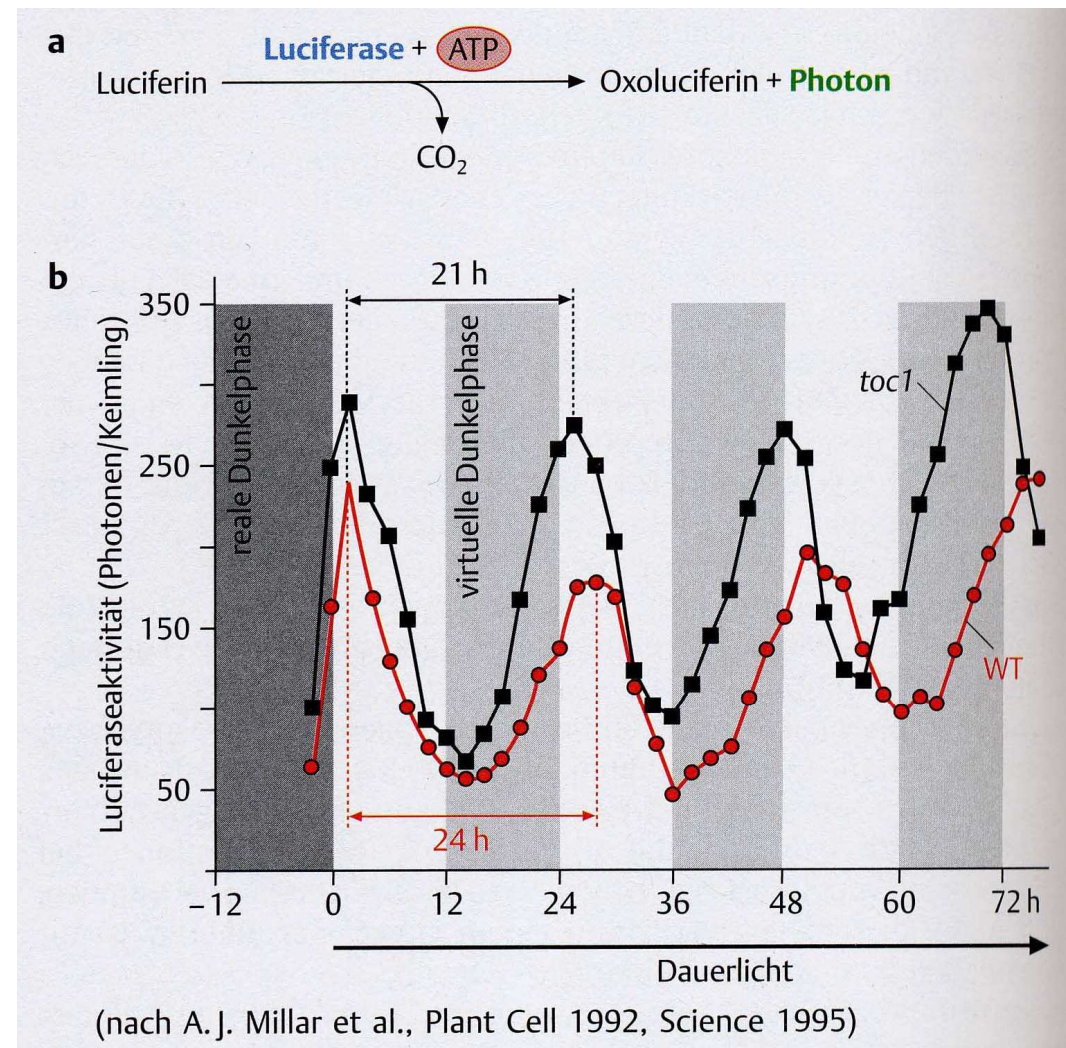


Wie hat man Komponenten der molekularen Uhr gefunden?



Ein 320 p-Fragment des Promotors eines circadian kontrollierten *cab*-Gens wurde mit der LUC-cDNA fusioniert und in *Arabidopsis thaliana* gebracht:

1. Die Pflanzen bilden die circadiane Rhythmik der Transkription ab
2. Es konnten Mutanten mit einer Veränderung der Rhythmik gesucht und charakterisiert werden: z.B. TOC1



Weiler/Nover, Allgemeine und molekulare Botanik (Plus 17.4)



Modell des Oszillators in Arabidopsis

Wiederum ein negativer Feedback-Loop:

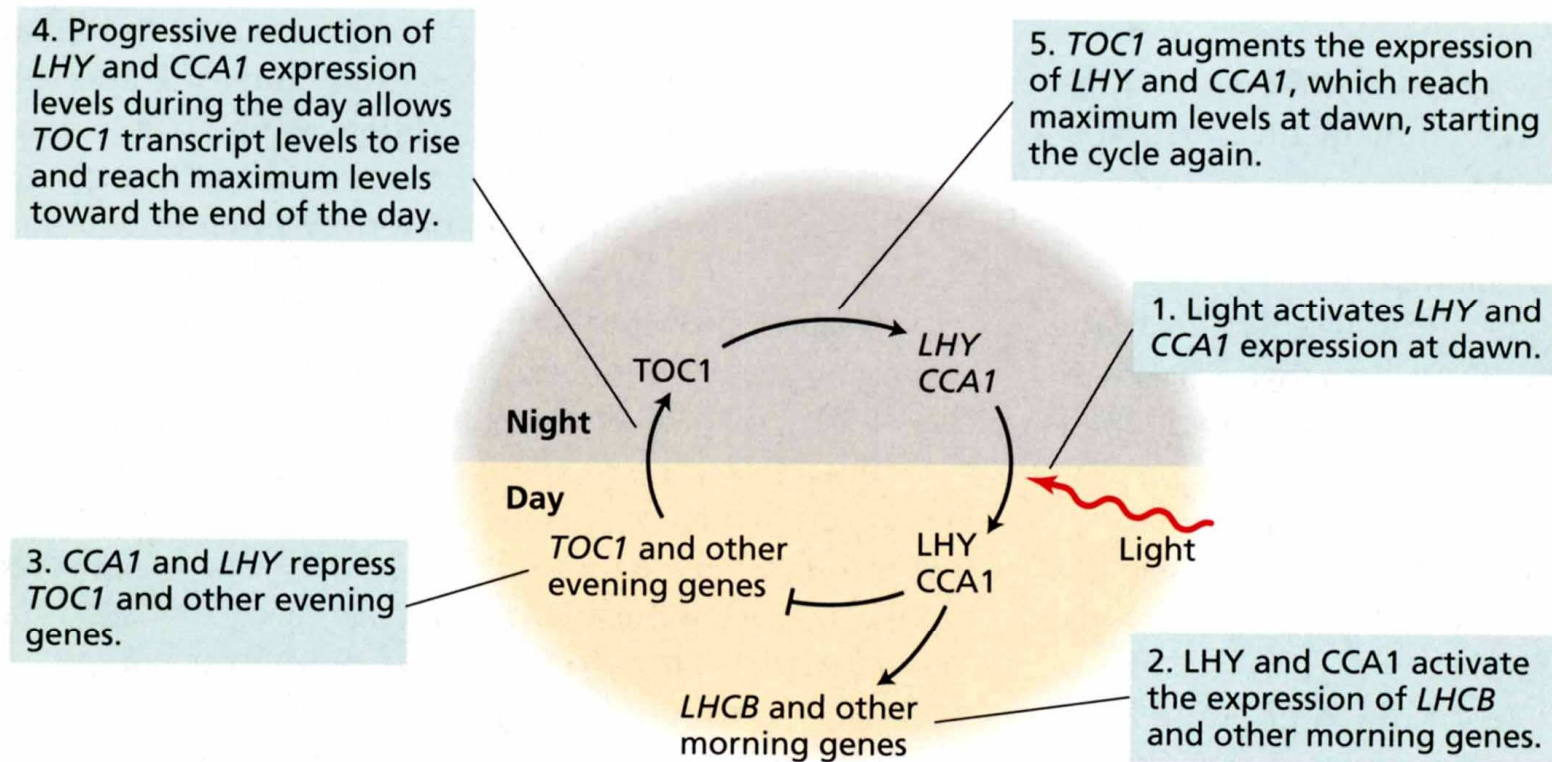


FIGURE 17.16 Circadian oscillator model showing the hypothetical interactions between the *TOC1* and *MYB* genes *LHY* and *CCA1*. Light at dawn increases *LHY* and *CCA1* expression. *LHY* and *CCA1* regulate other daytime and evening genes.

Der circadiane Rhythmus (d.h. die Dauer von ca. 24 h) kommt durch die Dauer der einzelnen Prozesse (mRNA-Akkumulation etc.) zustande.



Die molekulare Uhr im Detail

Insgesamt sind bisher 3 verschachtelte Regelkreise bekannt.

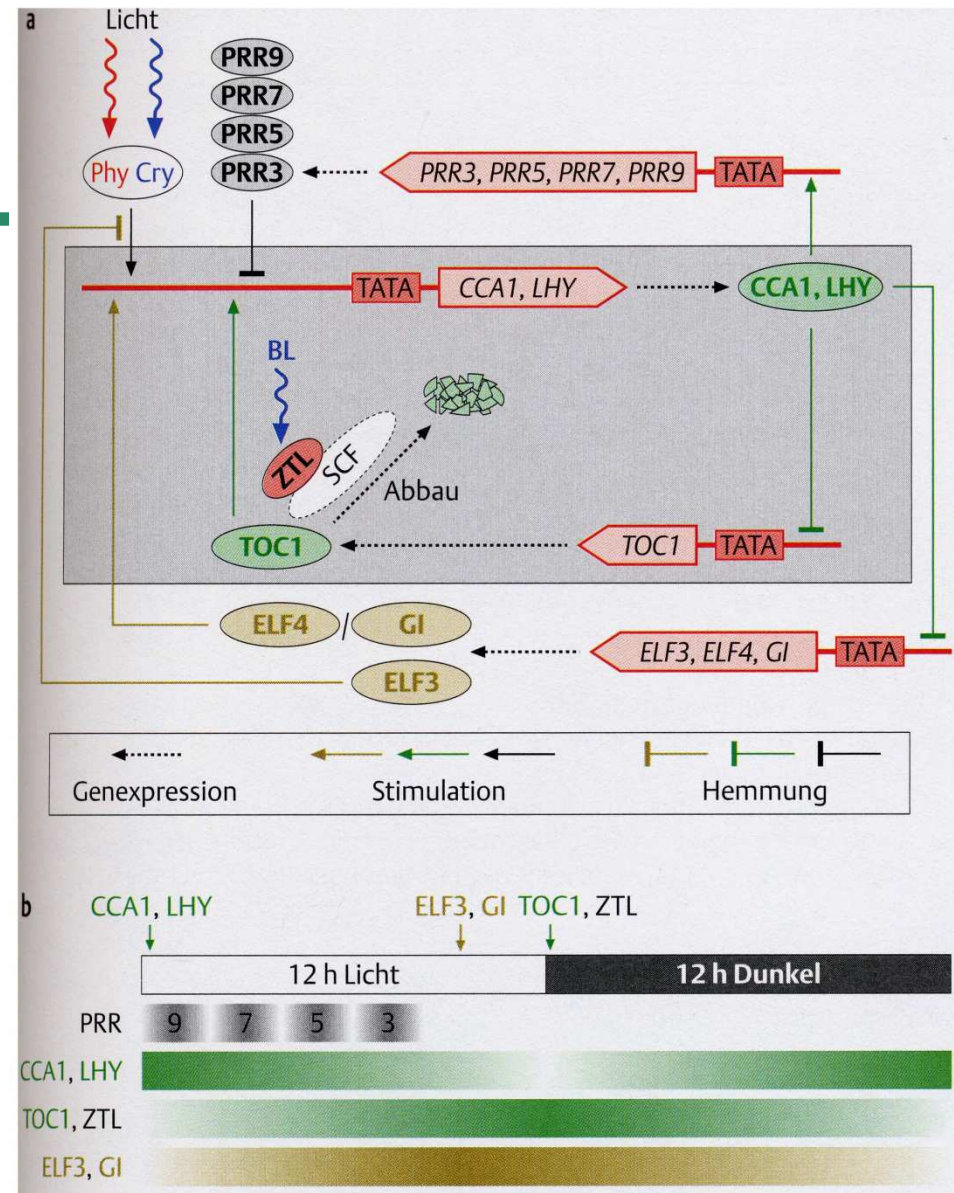
Im Zentrum steht der Regelkreis aus CCA1, LHY und TOC1 (grau unterlegt).

TOC1-Abbau wird durch ZTL (Zeitlupe) vermittelt. ZTL wird durch Blaulicht blockiert, arbeitet also nur in der Nacht.

Taktgebung erfolgt durch Phytochrom und Cryptochrom: Förderung der Transkription von CCA1 u. LHY (Entrainment).

CCA1 und LHY sind MYB-Transkriptionsfaktoren.

ZTL besitzt ein Blaulicht absorbierendes Chromophor und ist ein F-Box-Protein, das Teil eines E3-Ligase-Komplexes ist (Markierung für Abbau im Proteasom).



Weiler/Nover, Allgemeine und molekulare Botanik (17.17)



Timing ist offensichtlich, aber wie geht das?

Es gibt autonome Regulation, d.h. Steuerung durch ein Entwicklungsprogramm, und Antwort auf Umweltsignale.

Letztere kann obligat (qualitativ) oder fakultativ (quantitativ) sein.

Welche Umweltsignale sind entscheidend?

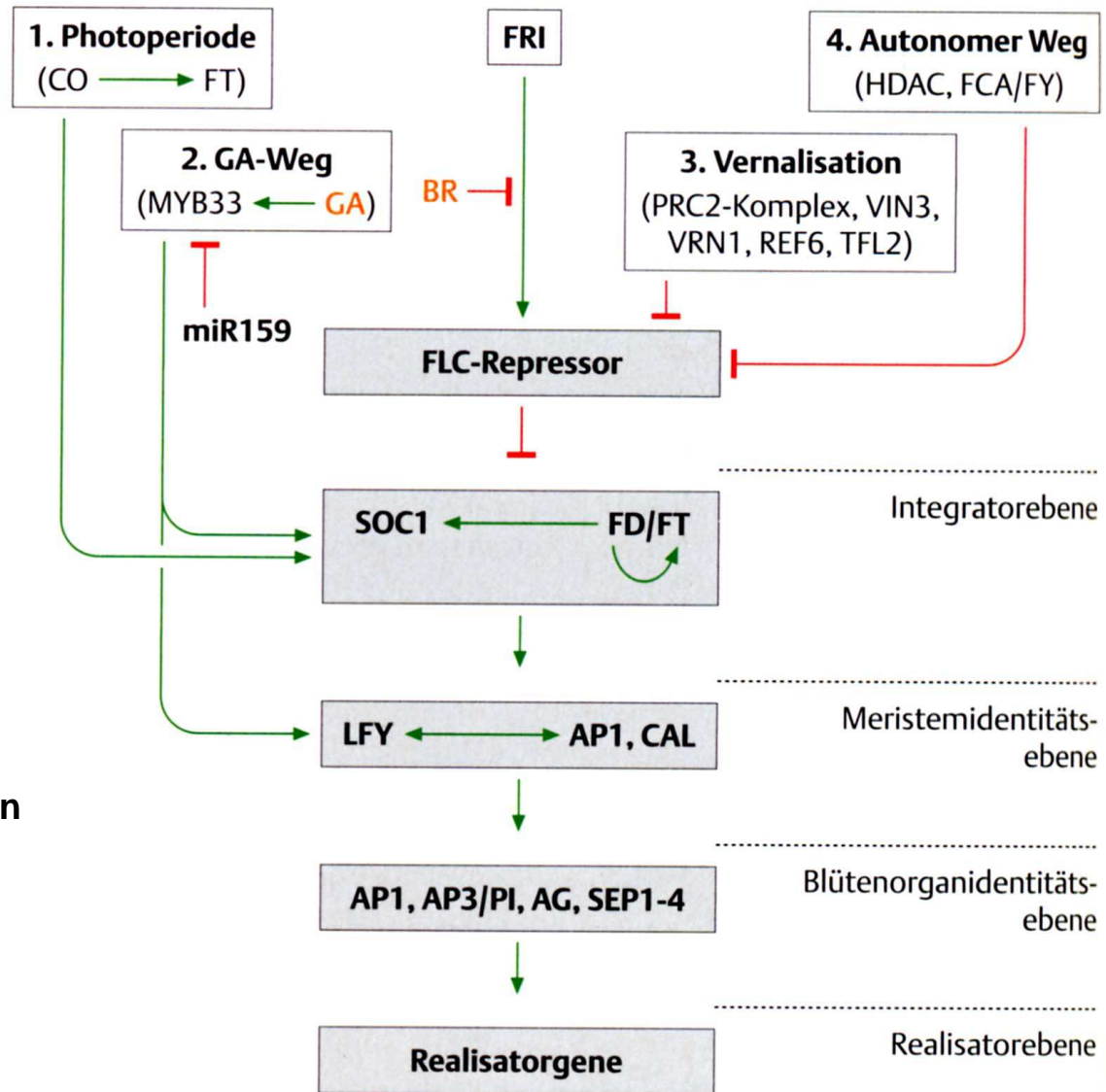
Kontrolle des Blühzeitpunkts ist multifaktoriell. **Photoperiode und **Temperatur** sind die beiden wichtigsten Faktoren. Andere sind etwa Lichtqualität (als Anzeiger für Dichte), Nährstoff- und Wasserangebot.**



Die Mechanismen werden aufgeklärt an *A. thaliana*, einer fakultativen Langtag-Pflanze, die zum Blühen außerdem eine Kältebehandlung benötigt.

Gene der **Blütenorganidentität** haben wir bereits kennengelernt. Abhängig von diesen sind Realisatorgene, welche die Anzahl, Form und Größe der Blütenblätter bestimmen.

Gene der Blütenorganidentität werden kontrolliert durch Gene für die **Meristemidentität**: Spross- oder Blütenmeristem



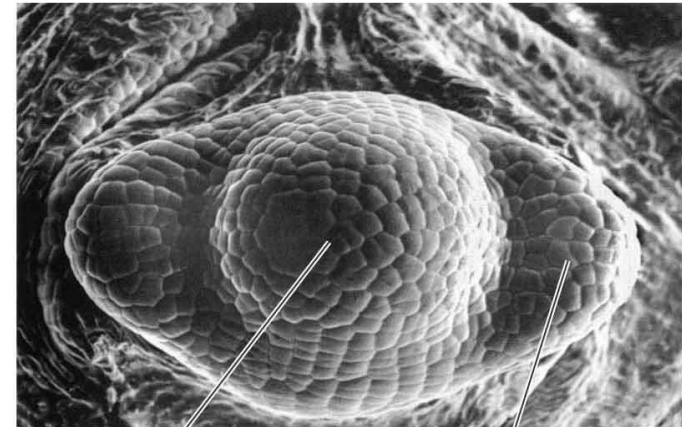


Die Entscheidung über den Eintritt in die reproduktive Phase fällt im Sproßmeristem

Eine Vielzahl von Veränderungen tritt auf:

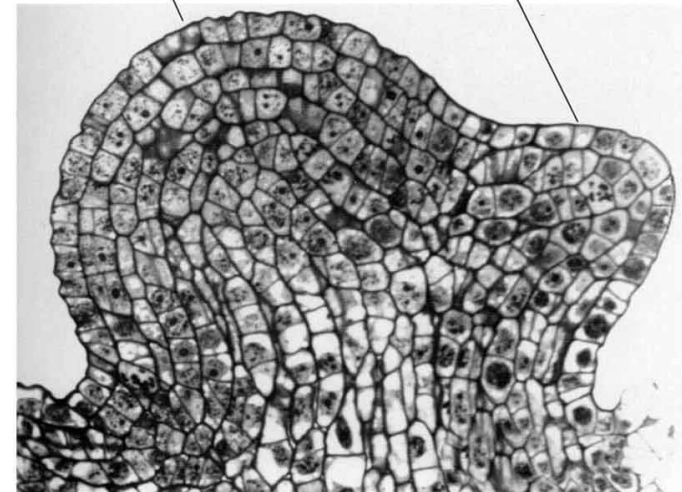
- Zelldifferenzierung und Musterbildung, die in die Ausbildung von Blütenblättern münden
- Herausbildung der Gametophyten: spezialisierte Zellen durchlaufen Meiose, um haploide Megasporen und haploide Mikrosporen zu bilden; anschließende Mitosen

(A)



Central zone
(indeterminate)

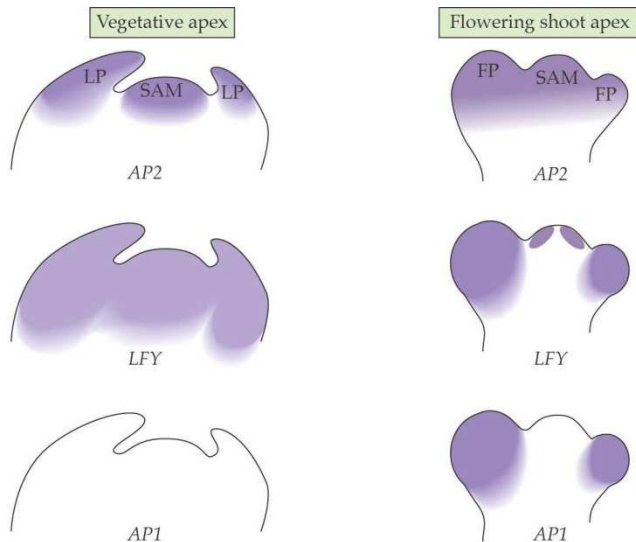
Organ primordia
(determinate)





Die Entscheidung über den Eintritt in die reproduktive Phase fällt im Sprossmeristem

Meristemidentitätsgene:
Regulatorische Gene, die beteiligt sind am Umschalten auf reproduktive Entwicklung



Floral meristem identity genes:
 z.B. AP2 – LFY - AP1

SAM: shoot apical meristem
 LP: leaf primordia

(A)



Ify mutant

(B)



LFY over-expression

LEAFY ist wichtig für die Identität des Blütenmeristems

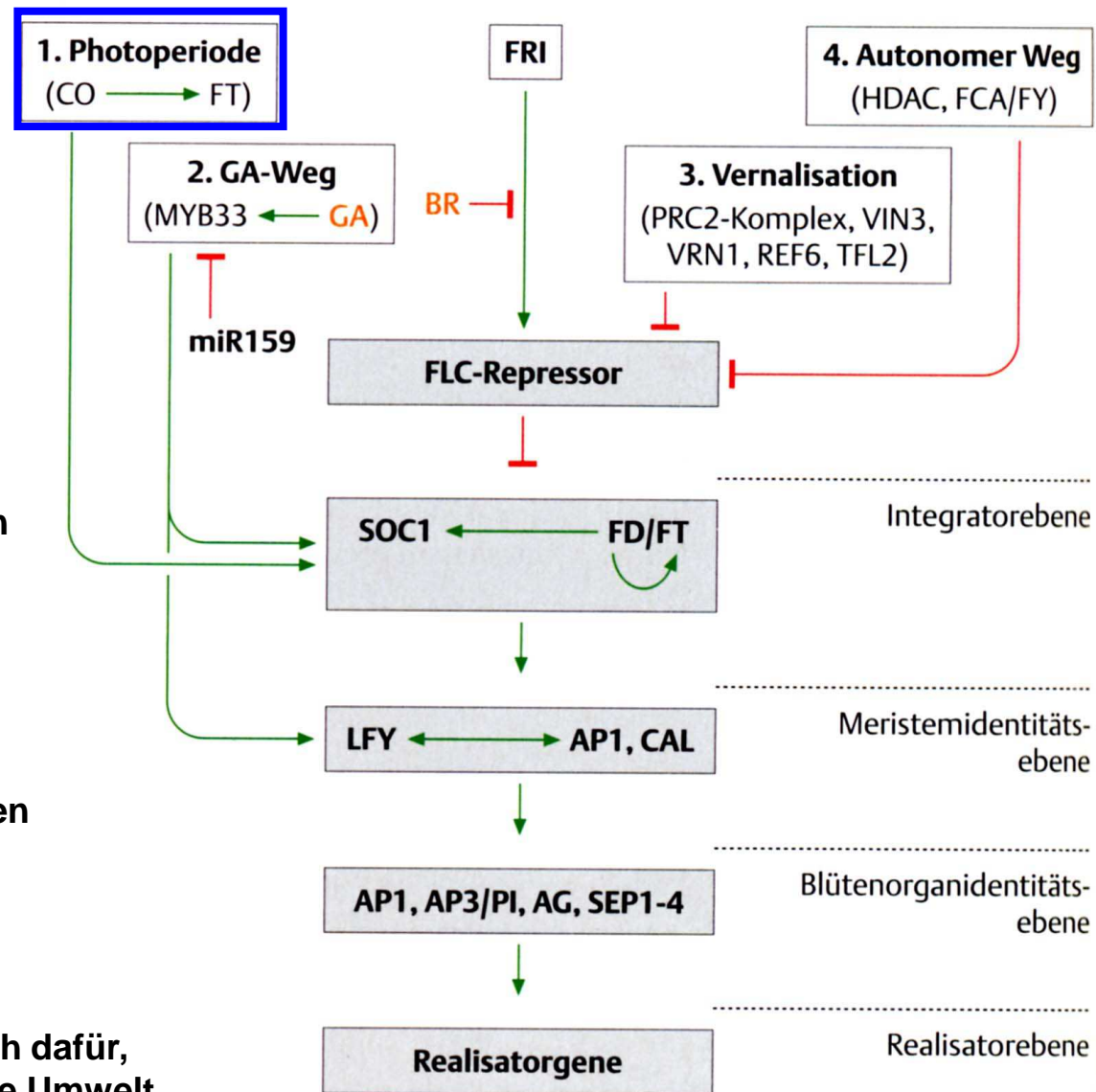


Die Mechanismen werden aufgeklärt an *A. thaliana*, einer fakultativen Langtag-Pflanze, die zum Blühen außerdem eine Kältebehandlung benötigt.

Gene der **Blütenorganidentität** haben wir bereits kennengelernt. Abhängig von diesen sind Realisatorgene, welche die Anzahl, Form und Größe der Blütenblätter bestimmen.

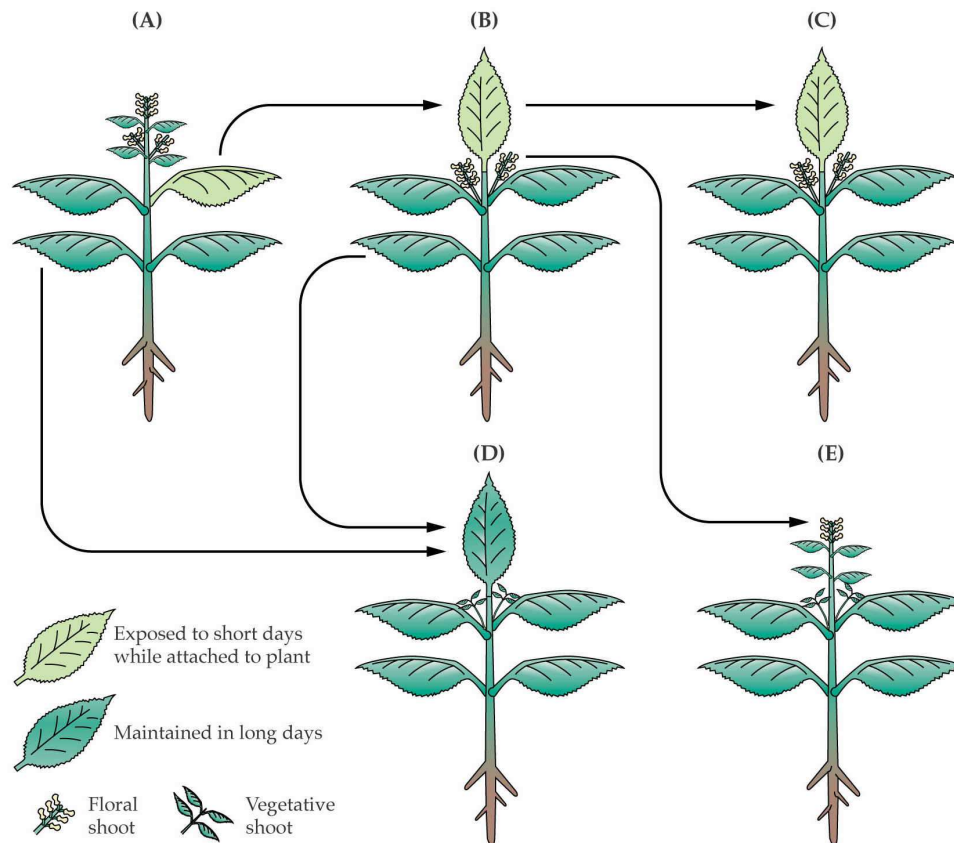
Gene der Blütenorganidentität werden kontrolliert durch Gene für die **Meristemidentität**: Spross- oder Blütenmeristem

Die **Integratorebene** ist verantwortlich dafür, die relevanten Informationen über die Umwelt und den physiologischen Zustand der Pflanze zu verarbeiten.





Wahrgenommen wird die Tageslänge im reifen Blatt. Ein systemisches Signal löst das Blühen aus: **Florigen**



Hellgrün: ein Kurztage-Blatt (Kurztage ist induzierend für Perilla).

Dunkelgrün: nicht-induzierende Langtage.

Ein **hellgrünes Blatt** gepfropft auf eine Langtage-Pflanze induziert Blüte.

Ein **dunkelgrünes Blatt** gepfropft auf eine Langtage-Pflanze induziert Blüte nicht.

Auch das Blütenmeristem induziert kein Blühen einer anderen Pflanze.

Das Blühsignal (**Florigen**) wird im Blatt produziert und über das Phloem zum Meristem transportiert.

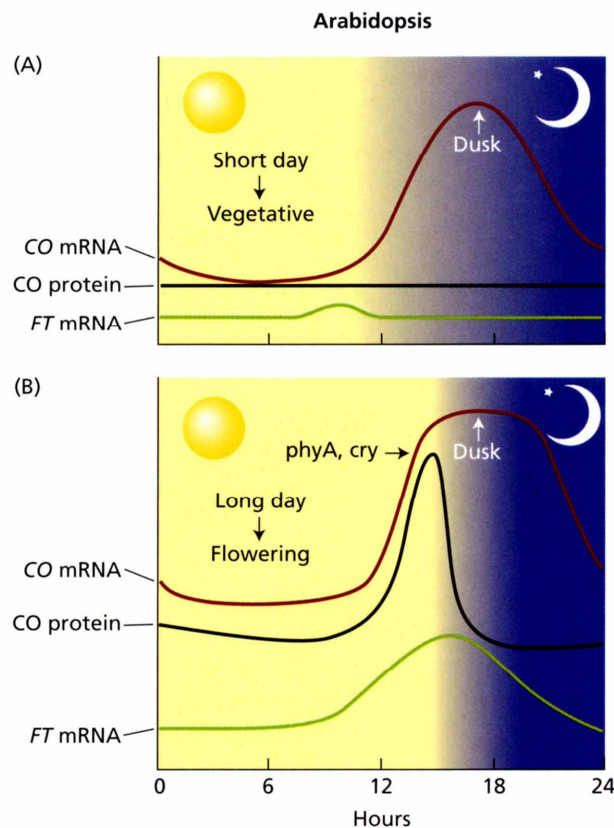
Perilla, Pfropfungsexperimente



Wie wirken circadiane Rhythmik und Licht zusammen, um Tageslänge zu messen?

Oder: wie misst man mit einem 24 h-Oszillator eine Nachtlänge von 8 h?

Das Koinzidenz-Modell



Die mRNA-Expression eines wichtigen Regulators folgt einem circadianen Rhythmus (CONSTANS, CO).

Die Aktivierung eines Blühgens (FT) erfordert Licht zu einer Zeit, zu der der Regulator hohe Genexpression zeigt. Nur dann wird das Regulator-Protein gebildet und kann die Expression des Blühgens auslösen.

Das aktivierende Licht wird durch Blaulicht- und Rotlicht-Rezeptoren (PhyA, Cry) wahrgenommen.

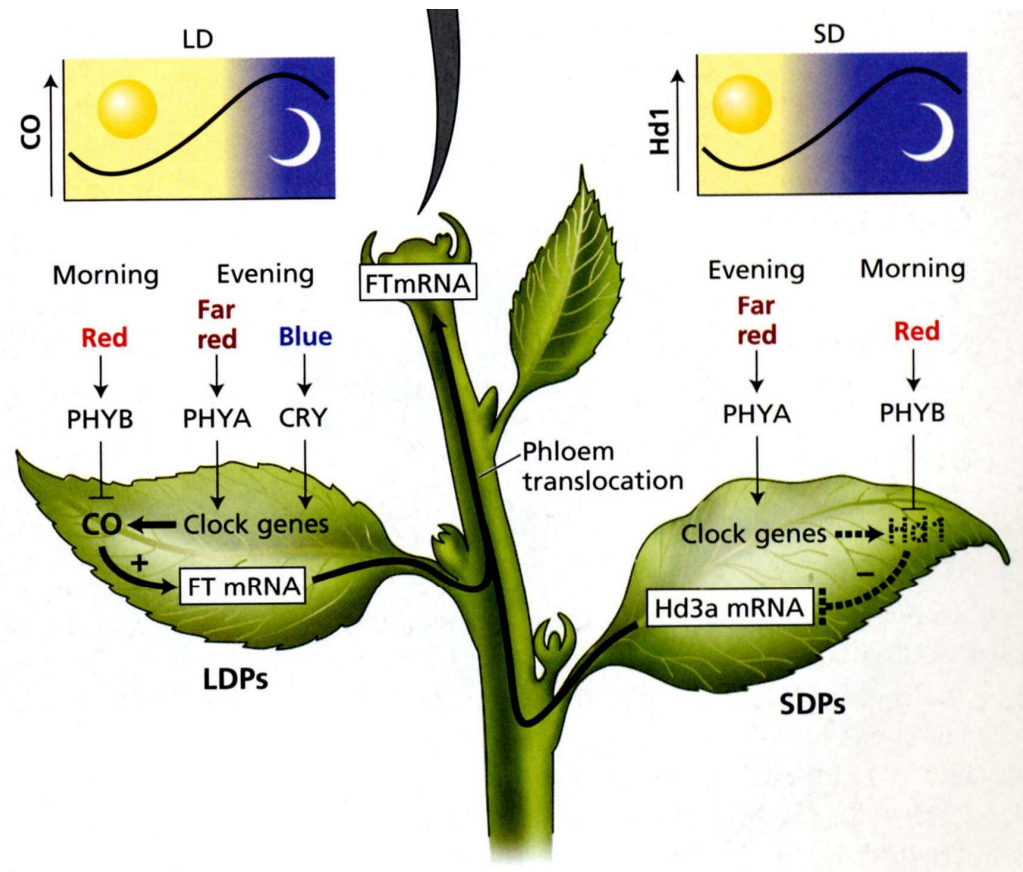


Wie und welche Signale erreichen das Sprossmeristem und lösen das Umschalten auf reproduktives Wachstum aus?

Der Stimulus wird über das Phloem transportiert.

Kleine Moleküle, die das Blühen auslösen, wurden allerdings im Phloem nie gefunden.

Heutige Theorie: das **FT Protein** wird im Blatt bei Vorliegen der richtigen Umweltbedingungen gebildet und bewegt sich im Phloem zum Sprossapikalmeristem.





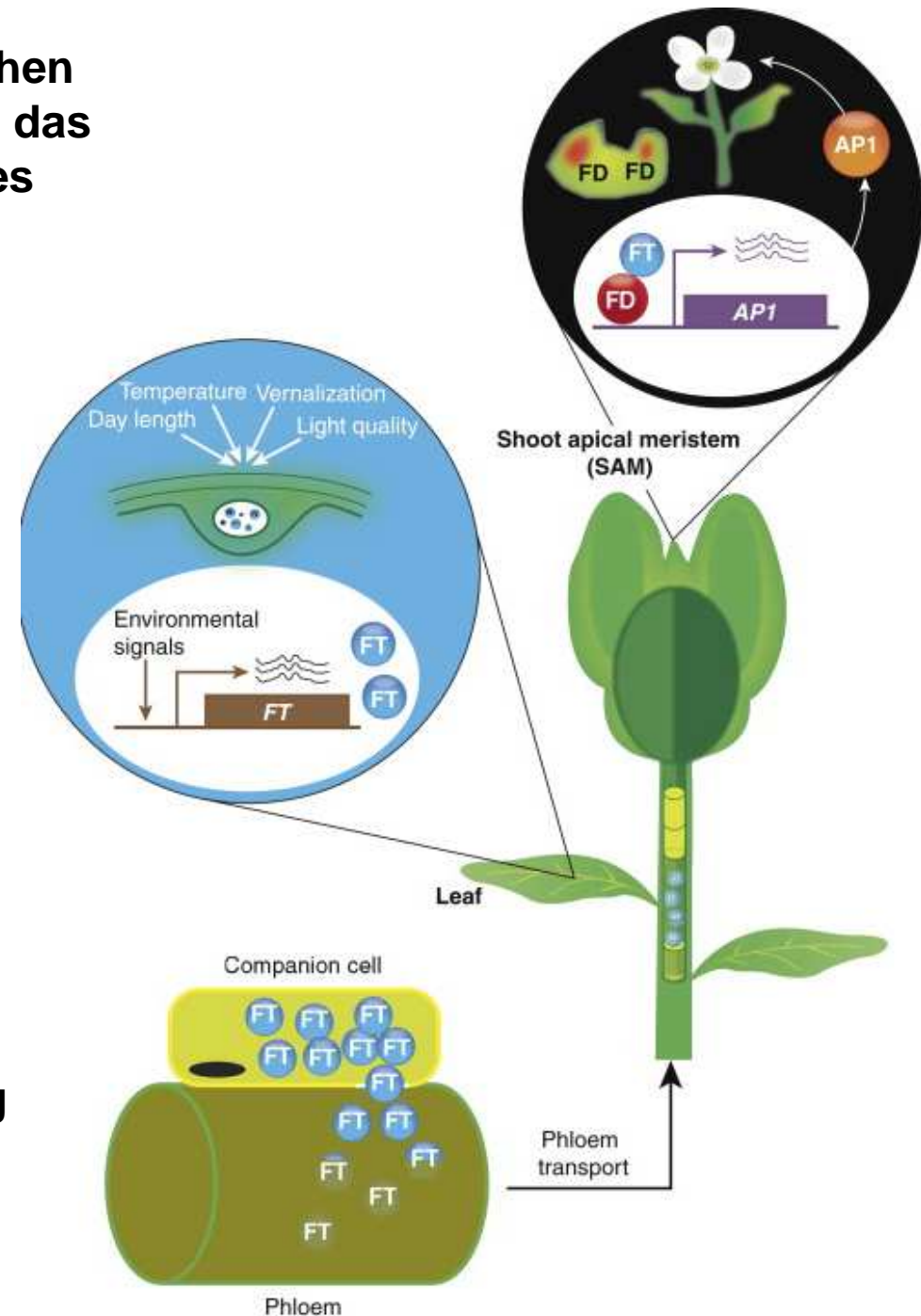
Wie und welche Signale erreichen das Sprossmeristem und lösen das Umschalten auf reproduktives Wachstum aus?

Der Stimulus wird über das Phloem transportiert.

Kleine Moleküle, die das Blühen auslösen, wurden allerdings im Phloem nie gefunden.

Heutige Theorie: das **FT Protein** wird im Blatt bei Vorliegen der richtigen Umweltbedingungen gebildet und bewegt sich im Phloem zum Sprossapikalmeristem.

Dort löst es durch Interaktion mit dem Transkriptionsfaktor **FD** die Aktivierung von Genen der Meristemidentitätsebene (**Apetala 1**) aus.



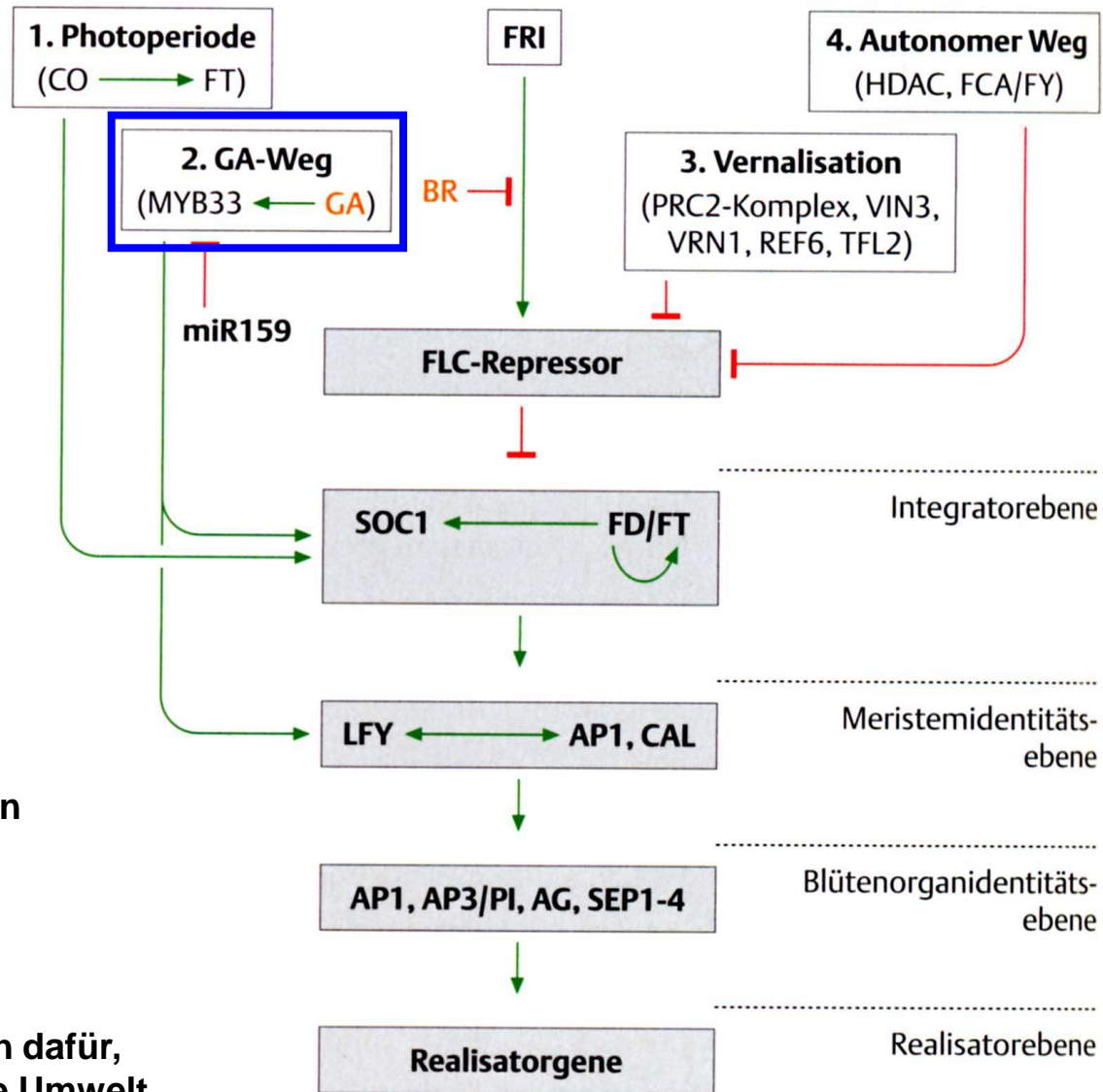


Die Mechanismen werden aufgeklärt an *A. thaliana*, einer fakultativen Langtag-Pflanze, die zum Blühen außerdem eine Kältebehandlung benötigt.

Gene der **Blütenorganidentität** haben wir bereits kennengelernt. Abhängig von diesen sind Realisatorgene, welche die Anzahl, Form und Größe der Blütenblätter bestimmen.

Gene der Blütenorganidentität werden kontrolliert durch Gene für die **Meristemidentität**: Spross- oder Blütenmeristem

Die **Integratorebene** ist verantwortlich dafür, die relevanten Informationen über die Umwelt und den physiologischen Zustand der Pflanze zu verarbeiten.



Gibberellin-Wirkungen

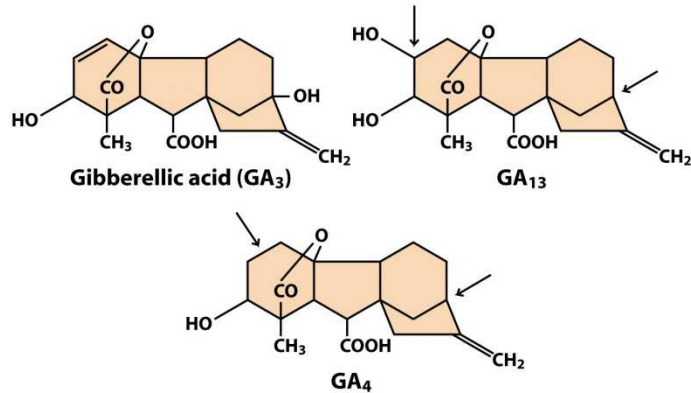


Figure 27-14
Biology of Plants, Seventh Edition
© 2005 W. H. Freeman and Company

Förderung der Internodienstreckung (Zellteilung u. Zellstreckung)

Förderung von Samenentwicklung und Samenkeimung (Aufhebung der Dormanz)

Beteiligung an der Blühinduktion

Förderung der Fruchtentwicklung (Parthenokarpie = Fruchtentwicklung ohne Samenbildung)



Figure 27-19a
Biology of Plants, Seventh Edition
© 2005 W. H. Freeman and Company

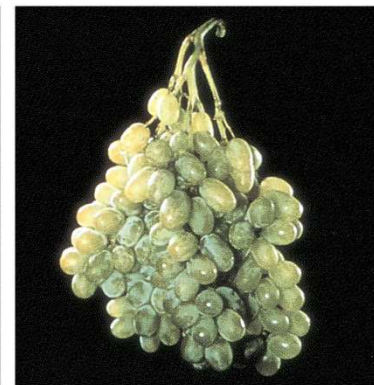
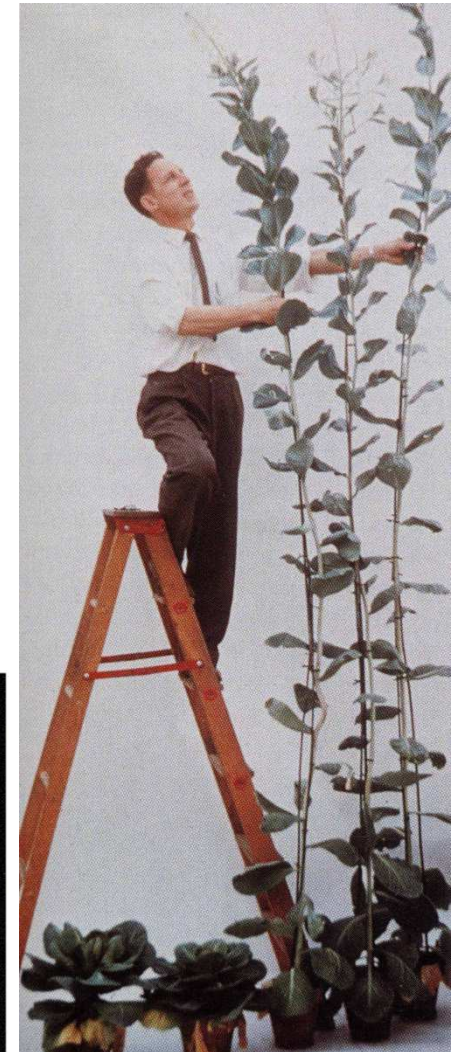


Figure 27-19b
Biology of Plants, Seventh Edition
© 2005 W. H. Freeman and Company



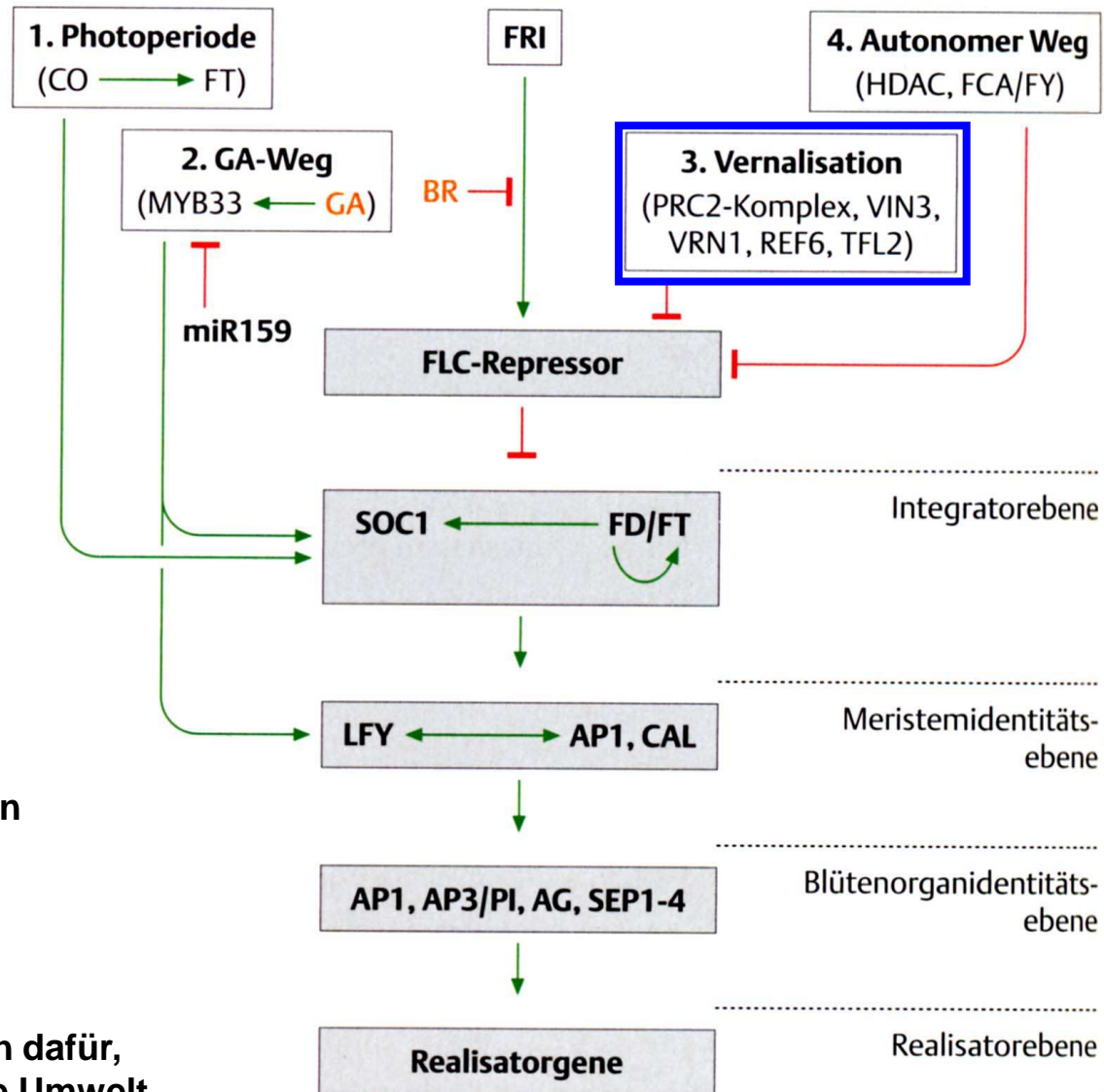


Die Mechanismen werden aufgeklärt an *A. thaliana*, einer fakultativen Langtag-Pflanze, die zum Blühen außerdem eine Kältebehandlung benötigt.

Gene der **Blütenorganidentität** haben wir bereits kennengelernt. Abhängig von diesen sind Realisatorgene, welche die Anzahl, Form und Größe der Blütenblätter bestimmen.

Gene der Blütenorganidentität werden kontrolliert durch Gene für die **Meristemidentität**: Spross- oder Blütenmeristem

Die **Integratorebene** ist verantwortlich dafür, die relevanten Informationen über die Umwelt und den physiologischen Zustand der Pflanze zu verarbeiten.





Kontrolle des Blühzeitpunkts durch die Temperatur

Vernalisation = Förderung des Blühens durch die Kältebehandlung von gequollenen Samen.
(Zu unterscheiden von der Stratifikation!)

Das Alter von Pflanzen, das erreicht werden muss, um sensitiv zu sein für den Vernalisationsreiz, variiert sehr stark.

Wintergetreide z.B. (generell: Winterannuelle) sind schon nach Quellung des Samens sensitiv. Zweijährige Pflanzen dagegen müssen z.B. erst eine Blattrosette ausgebildet haben (jedenfalls eine bestimmte Größe erreicht haben), bevor Kältebehandlung wirkt.

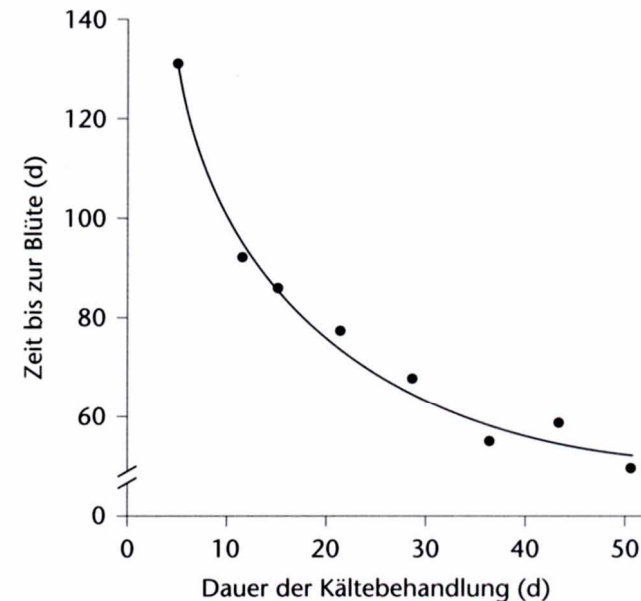


Abb. 7-71: Abhängigkeit des Blühverhaltens bei Winter-Roggen (Petkuser Roggen) von der Dauer der Kältebehandlung der Karyopsen bei 1–2 °C. Die Zeit bis zur Blüte im Anschluß an die Vernalisation ist auf der Ordinate angegeben. – Nach O. N. Purvis und F. G. Gregory.

Strasburger, Lehrbuch der Botanik



Kontrolle des Blühzeitpunkts durch die Temperatur

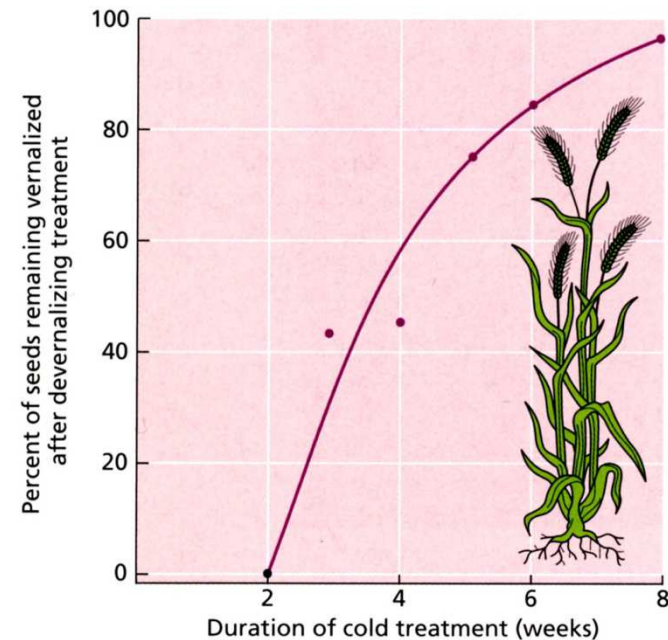
Ebenso variiert die Dauer der für die Vernalisation nötigen Kälteperiode von Art zu Art und selbst innerartlich (Ökotypen).

Vernalisation kann rückgängig gemacht werden (=Devernalisation) durch hohe Temperaturen. Reversibilität der Vernalisation nimmt allerdings mit der Dauer der Kälteperiode ab.

Kälteeffekt nimmt also mit der Dauer zu.

Vernalisation führt dazu, dass das Sprossmeristem die Kompetenz zur Blühinduktion erhält.

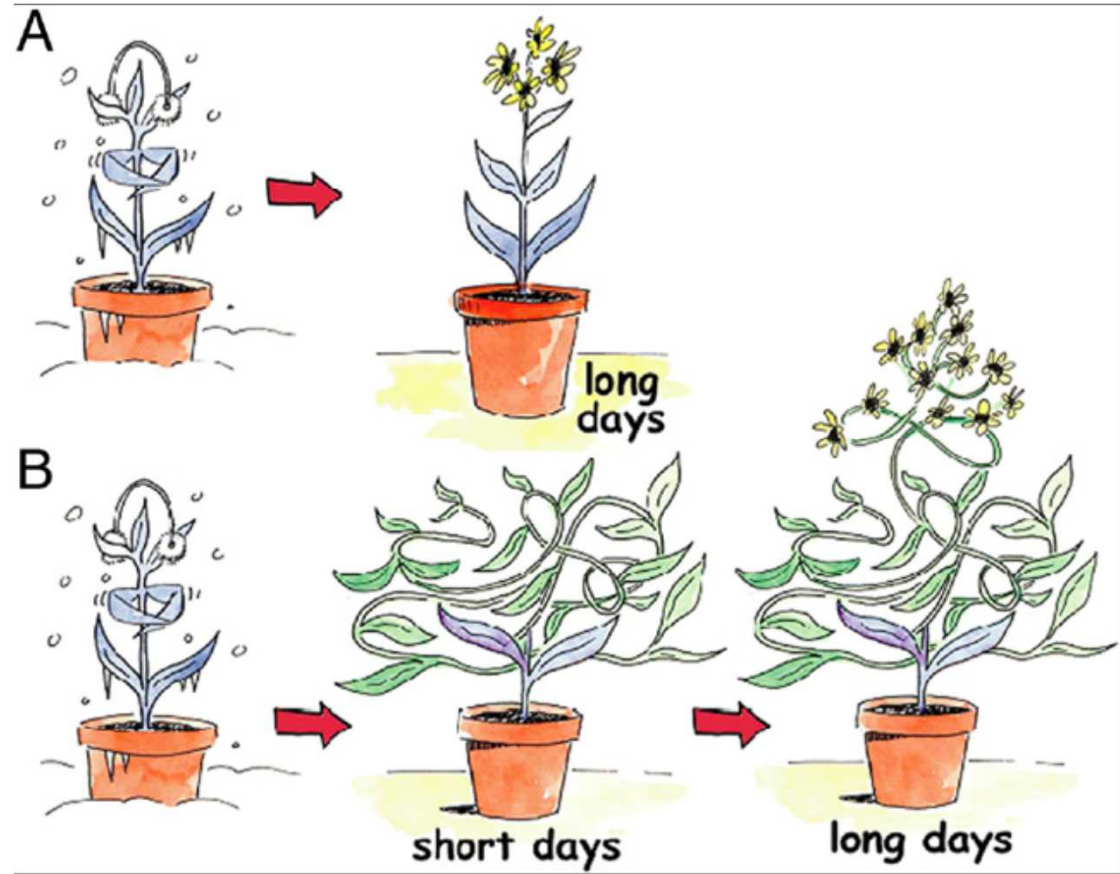
Häufig ist die Blühinduktion abhängig von Vernalisation und Photoperiode, also z.B.:
Kälte, dann länger werdende Tage



Taiz/Zeiger, Plant Physiology

Ein Gedächtnis für Kälte

Klassische Experimente hatten gezeigt, dass der vernalisierte Zustand mitotisch stabil ist:



An einer Langtagpflanze, die zum Blühen außerdem Kältebehandlung benötigt, konnte gezeigt werden, dass diese nach Vernalisation auch dann im Langtag blüht, wenn sie nach Vernalisation Monate lang im Kurztag gehalten wurde. Es wurde also ein „Gedächtnis“ des Kältereizes bewahrt.

Außerdem konnte gezeigt werden, dass der vernalisierte Zustand stabil bleibt, wenn aus kältebehandelten Zellen ganze Pflanzen regeneriert werden.



Winterannuelle Ökotypen von *Arabidopsis thaliana*

Diese benötigen eine lange Kälteperiode bevor sie blühen können:

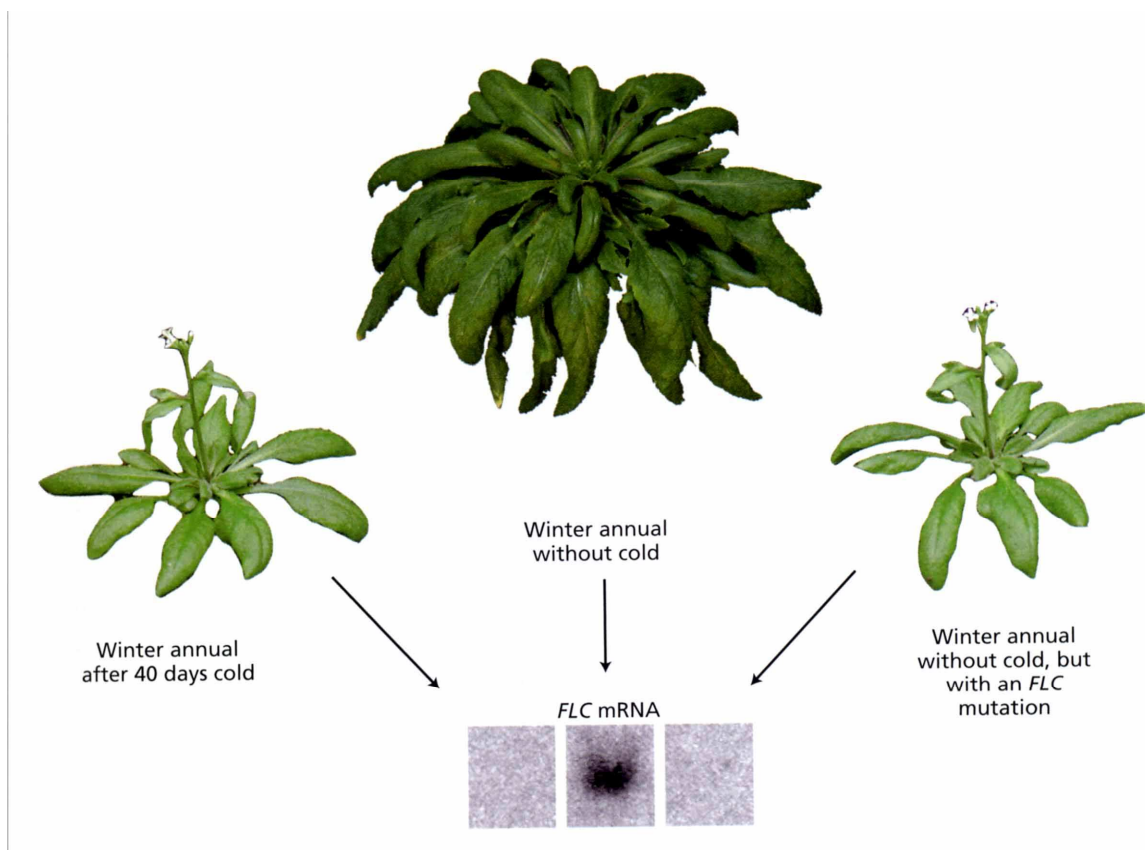


Taiz/Zeiger, Plant Physiology (25.26)



Kontrolle des Blühzeitpunkts durch die Temperatur

In winterannualen Ökotypen von *A. thaliana* ist ein wesentlicher Faktor identifiziert worden: **FLOWERING LOCUS C (FLC)** (ein gutes Beispiel dafür, wie die genetische Analyse von Ökotypen zu Erkenntnis führt)



FLC ist in nicht-vernalisierten Sprossmeristemen stark exprimiert. Nach Kältebehandlung wird FLC **epigenetisch abgeschaltet**, d.h. die Abschaltung wird an Tochterzellen weitergegeben. Die Abschaltung entfernt die reprimierende Wirkung von FLC auf die Integrierebene.

Die epigenetische Abschaltung passiert unter Beteiligung von **Chromatin-Remodellierung**: Am FLC-Lokus wird aus Euchromatin Heterochromatin durch Histonmodifikation.



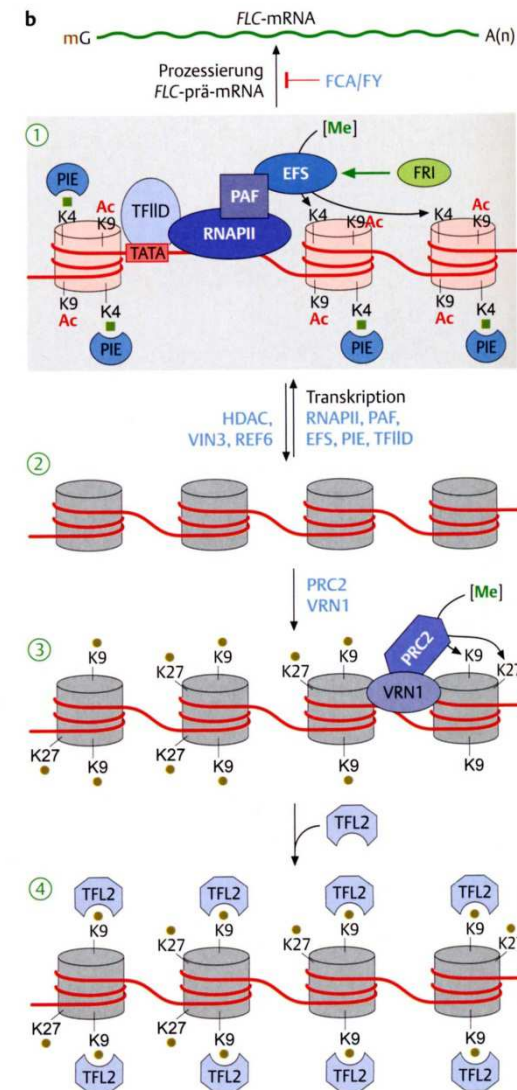
Vernalisation: ein Langzeitgedächtnis für Kälte

Vernalisation: Ein kurzer Kälteschock reicht nicht aus.

Das Gedächtnis besteht in epigenetischen Veränderungen: Heterochromatinisierung am FLC Locus

Die offene Konformation des Chromatins am FLC Locus, welche Transkription durch die RNA-Polymerase II erlaubt, wird durch Veränderungen an Histonproteinen (Deacetylierung und Demethylierung von Lysin-Resten) erreicht.

Sommerannuelle Ökotypen von *A. thaliana* wie Columbia und Landsberg tragen Mutationen im FRI-Gen, dass FLC-Expression stimuliert oder im FLC-Gen selbst. Veränderungen in einem Gen sind also in diesem Falle ausreichend, um das Verhalten der Pflanze maßgeblich zu verändern – und damit die Adaptation an bestimmte Habitatbedingungen zu erreichen.

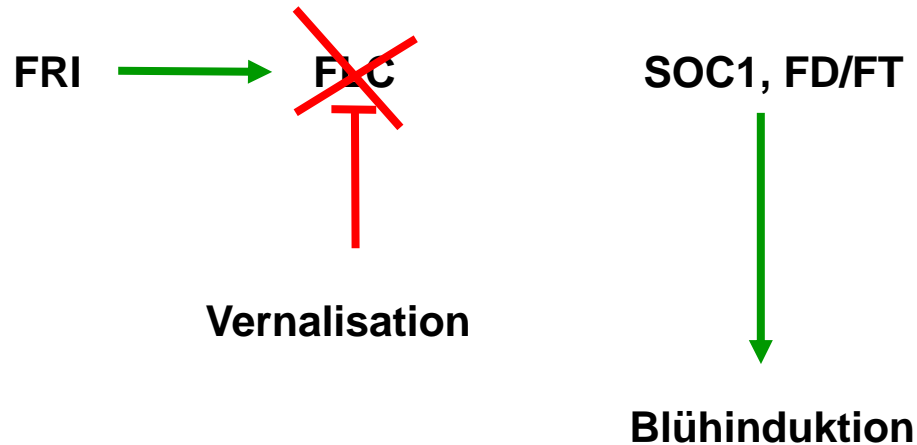


(nach Calonje und Sung 2006)

Vegetative Phase:



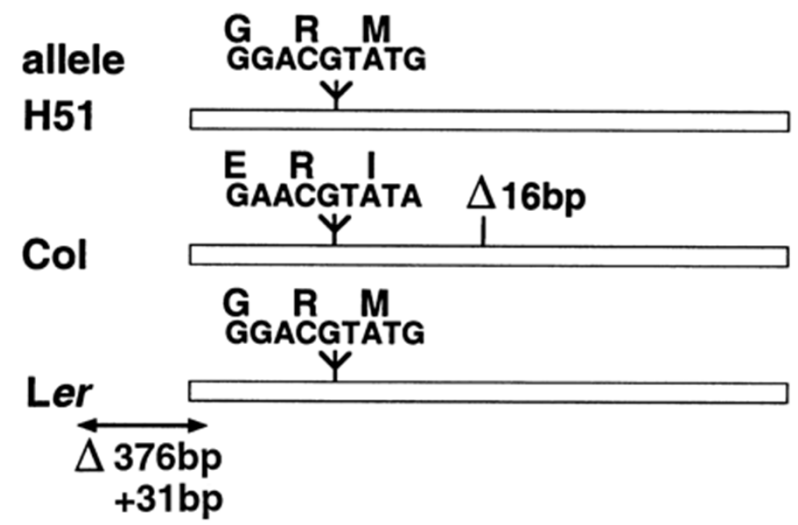
Generative Phase:



Die beiden Labor-Accessions Col und Ler sind frühblühend. Beide tragen ein defektes FRI-Allel (Deletionen treten auf):

Frühes Blühen evolvierte anscheinend mindestens zweimal unabhängig durch Mutationen in FRI. Die Ler- und Col-Allele wurden auch in anderen frühblühenden Accessions gefunden.

Sommerannuelle Ökotypen von *A. thaliana* wie Columbia und Landsberg tragen Mutationen im FRI-Gen, dass FLC-Expression stimuliert, oder im FLC-Gen selbst. Veränderungen in einem Gen sind also in diesem Falle ausreichend, um das Verhalten der Pflanze maßgeblich zu verändern und Anpassung an ein bestimmtes Habitat zu ermöglichen.



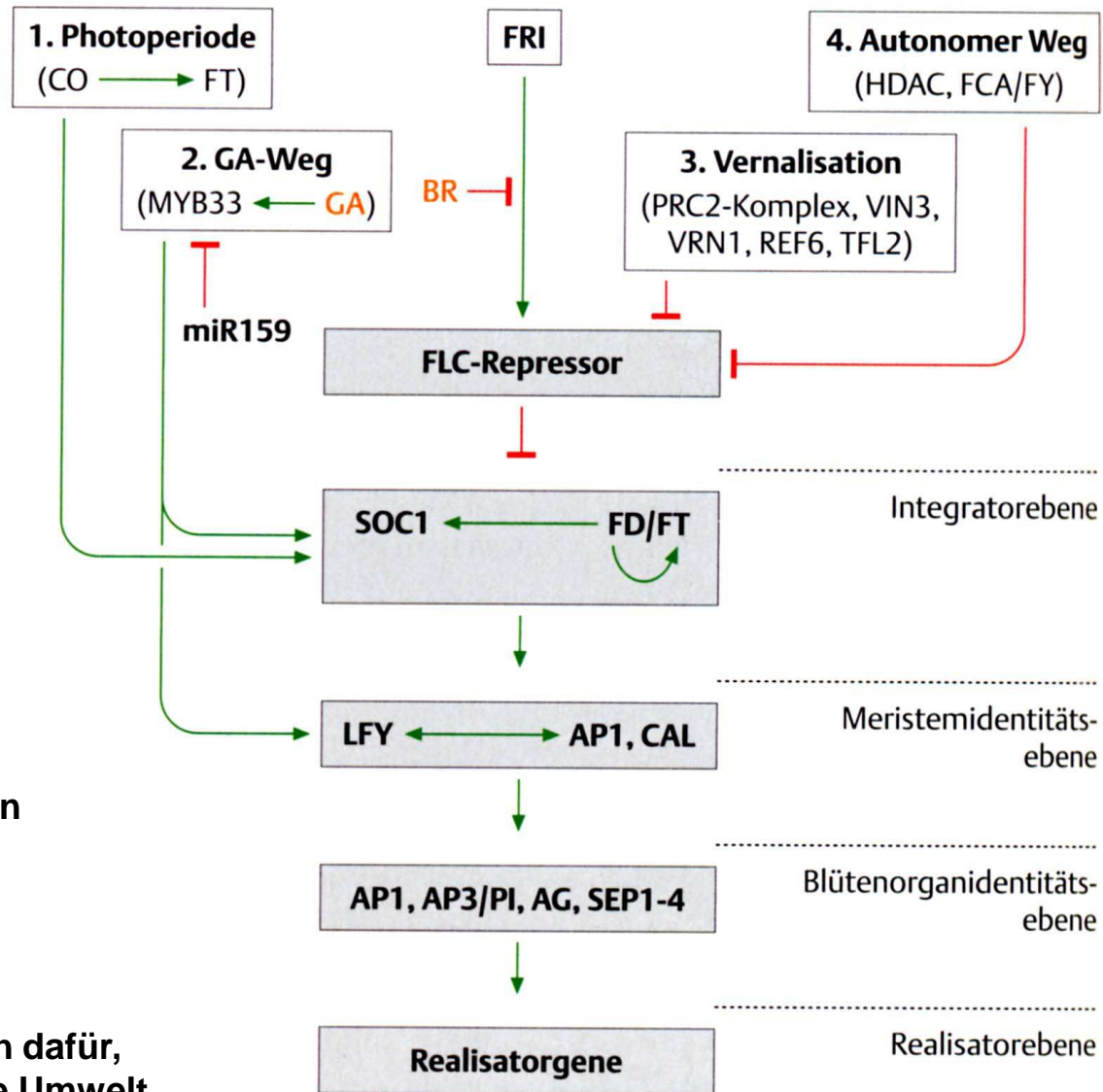


Die Mechanismen werden aufgeklärt an *A. thaliana*, einer fakultativen Langtag-Pflanze, die zum Blühen außerdem eine Kältebehandlung benötigt.

Gene der **Blütenorganidentität** haben wir bereits kennengelernt. Abhängig von diesen sind Realisatorgene, welche die Anzahl, Form und Größe der Blütenblätter bestimmen.

Gene der Blütenorganidentität werden kontrolliert durch Gene für die **Meristemidentität**: Spross- oder Blütenmeristem

Die **Integratorebene** ist verantwortlich dafür, die relevanten Informationen über die Umwelt und den physiologischen Zustand der Pflanze zu verarbeiten.



1. Photorezeptoren und ihre Interaktion mit der circadianen Uhr initiieren einen Weg, der zur Expression von CO in Phloem-Geleitzellen führt.

CO aktiviert FT-Expression im Phloem.

FT-Interaktion im Komplex mit FD aktiviert Zielgene wie LFY, AP1, SOC1, welche dann homöotische Gene anschalten.

2. Vernalisation inaktiviert FLC, einen Inhibitor von SOC1

3. Der Saccharose-Weg zeigt den metabolischen Status der Pflanze an.

4. Das Phytohormon Gibberellin kann das Blühen auch unter nicht-induzierenden Bedingungen auslösen.

Ein Schlüsselgen ist SOC1 (auf der Integratorebene), auf das alle Wege einwirken.

Die Existenz mehrerer Wege erlaubt, verschiedene Umwelteinflüsse zu integrieren.

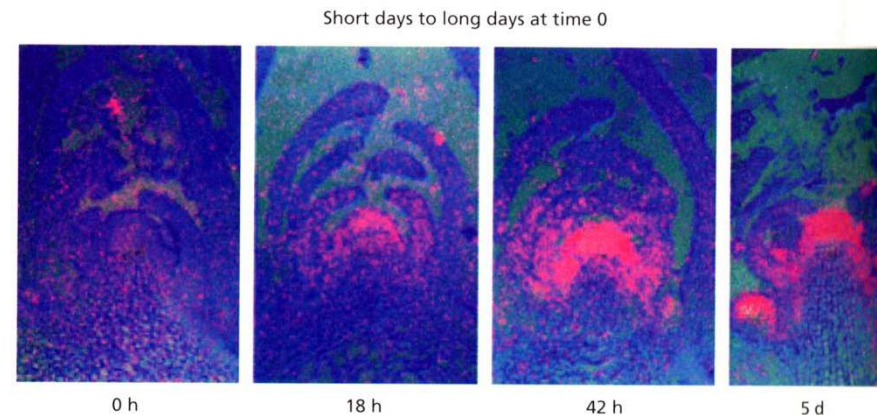
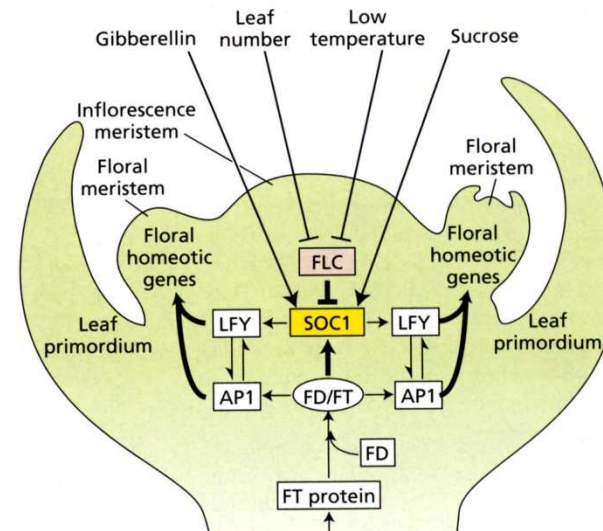


FIGURE 25.34 Increase in expression of *SOC1* (indicated by red staining) during floral evocation in the shoot apical meristem of Arabidopsis. The times after shifting the plants from SDs to LDs are indicated. (From Borner et al. 2000.)