

Het tentamen bestaat uit **10** vragen. Per vraag kunnen **10 punten** verdiend worden. De duur van het tentamen is **2 uur en 45 minuten** (van 13.15 uur tot 16.00 uur).

Probeer de antwoorden **kort en bondig** te houden en schrijf duidelijk!

Vergeet niet je **naam** en **studentnummer** op elk antwoordvel te zetten. Veel succes!

1.
 - a) Wat zijn apicale meristemen en waarom zijn apicale meristemen onmisbaar voor planten om te kunnen overleven in de natuur? (**3 punten**)
 - b) Omdat apicale meristemen zo belangrijk zijn voor de plant, is het van groot belang dat deze niet beschadigd raken. Hoe beschermt een plant zijn apicale meristemen tegen beschadiging (neem Arabidopsis als voorbeeld)? (**2 punten**)
 - c) Plantenhormonen spelen een belangrijke rol bij het optimaal functioneren van de apicale meristemen (denk hierbij aan de aanleg van deze meristemen, het onderhouden van de meristemen en de differentiatieprocessen die worden geïnitieerd vanuit de apicale meristemen). Welke hormonen zijn hierbij betrokken, en wat is, in algemene zin, de functie van deze hormonen bij de verschillende processen? Denk hierbij ook aan hun onderlinge relaties. (**5 punten**)

2. *De afgelopen maand oktober was vrij zacht en tot nu toe zijn de temperaturen in de maand november ook hoger dan gemiddeld. Desondanks zijn de voorspellingen voor de komende winter een zeer koude winter met veel vorst. Al voor de tweede helft van november wordt de eerste vorst voorspeld. Dit zou een vrij abrupte overgang van relatief warm weer naar vrieskou betekenen.*
 - a) Leg uit waarom bij zo'n vrij abrupte overgang veel meer planten in onze omgeving het loodje zullen leggen dan bij een normaal seizoensverloop! (**2 punten**)
 - b) Wat is het primaire effect van koude en vorst en hoe kan dit uiteindelijk leiden tot het afsterven van de plant? (**3 punten**)
 - c) Hoe kunnen planten zich wapenen tegen koude en vorst? (**3 punten**)
 - d) Koude-resistente planten zijn vaak slecht bestand tegen hoge temperaturen. Hoe komt dat? (**2 punten**)

3. In de hele maatschappij zijn toepassingen van LED-belichting in opmars, zo ook in de glastuinbouw. LED staat voor Light Emitting Diode (lichtuitstralende diode). Vanwege hun kleine formaat en lage warmteafgifte zijn LEDs uitermate geschikt voor zogenaamde tussenbelichting. Normaalgesproken hangt de verlichting in een kas boven het gewas, bij tussenbelichting worden ook lichtbronnen halverwege planthoogte tussen de rijen planten gehangen (zie onderstaande foto; Bron:Philips).



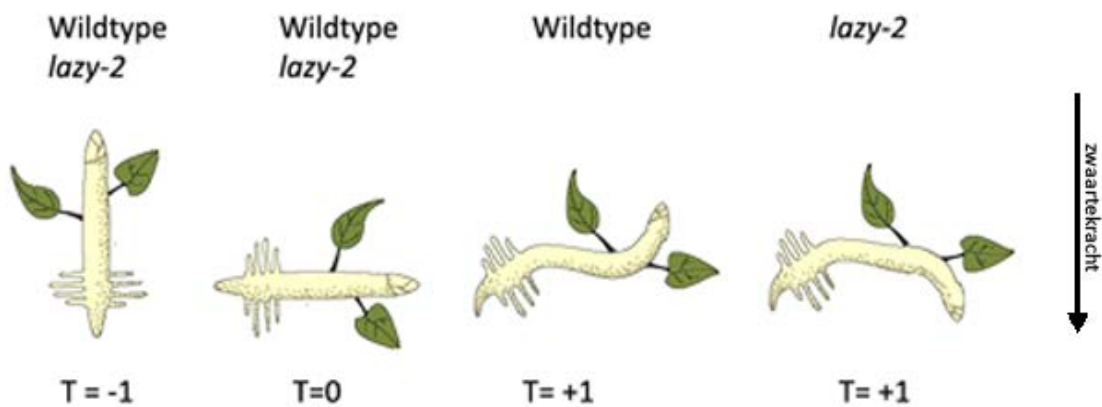
Bij verschillende praktijkproeven met conventionele bovenbelichting aangevuld met een mix van blauwe en rode LED tussenbelichting zijn tot nu toe positieve resultaten behaald, o.a. bij tomaat: tot 20% meer opbrengst bij testplanten (conventionele bovenverlichting + LED tussenverlichting) ten opzichte van controleplanten (alleen conventionele bovenverlichting) terwijl de totale lichtintensiteit in beide gevallen gelijk was (120 umol/s/m^2).

- a) Het positieve effect van de tussenbelichting is hoogstwaarschijnlijk tweeledig. Verklaar waarom tussenbelichting zo'n gunstig effect heeft op de opbrengst. (4 punten)
- b) Bij de huidige proeven is een mix van rode en blauwe LEDs gebruikt. Verwacht je dat de uitkomst anders geweest zou zijn als er alléén rode OF alléén blauwe LEDs gebruikt zouden zijn bij de experimenten? Verklaar je antwoord. (3 punten)
- c) Tussenbelichting met conventionele lampen heeft, als gevolg van de grote warmteontwikkeling bij deze lampen, een averechts effect. Naast een lagere opbrengst (in kg tomaten) blijft de individuele kwaliteit van de tomaten ook ver achter. Met name het suikergehalte is fors lager. Leg uit hoe dit laatste komt! (3 punten)

4. Geef per lege plaats in onderstaande tabel aan welk plantenhormoon er hoort bij de daarachter omschreven eigenschap. In sommige gevallen zijn meerdere antwoorden mogelijk, één correct antwoord is dan voldoende. **(totaal 10 punten)**

1		Bij concentraties die scheutgroei bevorderen wordt wortelgroei geremd
2		Belangrijk voor Systemic Acquired Resistance (SAR)
3		Direct betrokken bij bladval (abscisie)
4		Kan sink-capaciteit in bladeren induceren
5		Induceert apicale dominantie
6		Wordt gebruikt bij mouten (kunstmatig starten en abrupt eindigen van de kieming tijdens het bierbrouwproces)
7		Belangrijk voor vorming apicale hoek
8		Induceert epinastie van bladeren
9		Remt vroegtijdige kieming
10		Actief in fototropisme en gravitropisme
11		Gasvormig hormoon
12		Belangrijk bij sluiten huidmondjes
13		Vertraagt veroudering van bladeren
14		Bevordert veroudering van bladeren
15		Induceert xyleem regeneratie
16		Biosynthese mutanten zijn gestoord in fotomorfo-genese
17		Wordt ook door bepaalde micro-organismen geproduceerd
18		Bevordert parthenocarpie
19		Bevordert fruitrijping
20		Beschermt gewassen tegen toxiciteit van herbiciden, fungiciden en insecticiden
21		Stimuleert de overgang van etioplast naar chloroplast
22		Zorgt voor het verkrijgen van droogte-tolerantie in ontwikkelende embryos
23		Kinetine is een synthetische analoog
24		Paclobutrazol remt de biosynthese
25		Induceert kieming van sporen van arbusculaire mycorrhiza

5. De *lazy-2* mutant van tomaat vertoont een opmerkelijk gedrag (zie onderstaand figuur): terwijl de scheut van een wildtype plant op het moment dat deze horizontaal wordt gelegd ($T=0$) tegen de richting van de zwaartekrachtvector in gaat groeien (wildtype, $T=+1$), groeit de scheut van de *lazy-2* mutant na eenzelfde behandeling ($T=0$) juist met de richting van de zwaartekrachtvector mee (*lazy-2*, $T=+1$). Opvallend genoeg treedt dit verschijnsel alleen op wanneer de plant onder rood licht wordt opgegroeid. Onder blauw of ver-rood licht en in het donker gedraagt de mutant zich als het wildtype. De wortels van de mutant en het wildtype gedragen zich normaal en groeien onder alle omstandigheden met de richting van de zwaartekracht vector mee.



Om te achterhalen wat er precies mis is in de *lazy-2* mutant begin je een vervolgonderzoek. Je hypothese is als volgt: het *LAZY-2* eiwit is betrokken bij lateraal auxine transport en het afwijkende fenotype van de *lazy-2* mutant op $T = +1$ is het gevolg van een abnormale auxineverdeling in de scheut. Je gaat er verder van uit dat de wildtype planten zich wat betreft gravitropisme onder alle condities gedragen zoals je tijdens de cursus geleerd hebt.

Je transformeert wildtype planten en *lazy-2* mutanten met een *DR5::GUS* reporter construct en voert met deze planten een serie experimenten uit waarvan de resultaten in onderstaande tabel zijn weergegeven. Na het experiment voer je een *GUS*-kleuring uit.

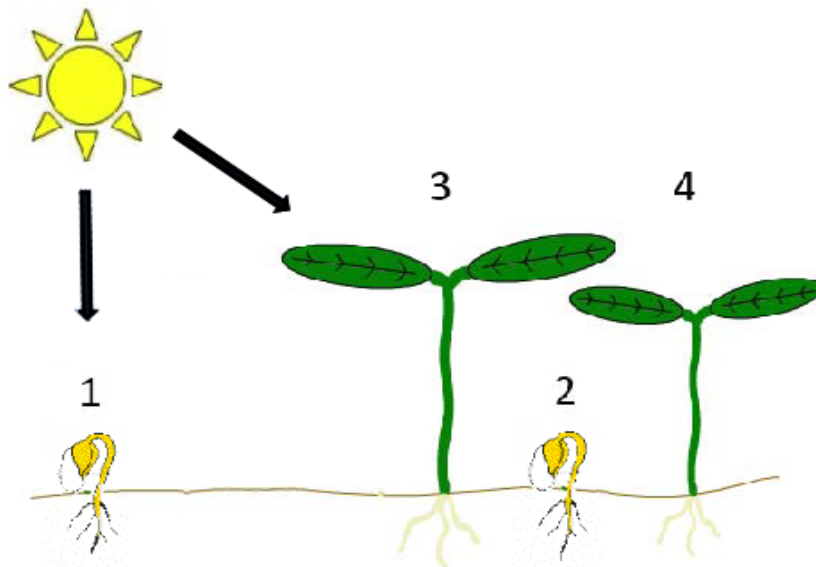
	Lichtconditie	Genotype	Orientatie plant	Geobserveerde groei stengel
A	Donker	Wildtype	Horizontaal	Buigt omhoog
B	Donker	<i>lazy-2</i>	Horizontaal	Buigt omhoog
C	Rood licht	Wildtype	Horizontaal	Buigt omhoog
D	Rood licht	<i>lazy-2</i>	Horizontaal	Buigt naar beneden
E	Donker	<i>lazy-2</i>	Rechtop	Blijft recht groeien

- a) Waarom maak je bij dit experiment gebruik van een DR5::GUS reporter construct? (2 punten)
- b) Waar in de stengel verwacht je in de situaties A tot en met E (zie bovenstaande tabel) een blauwkleuring waar te nemen, ervan uitgaande dat je oorspronkelijke hypothese correct was? Maak op basis van bovenstaand figuur per situatie een schematische tekening waarin je de locatie van de blauwkleuring in de scheut intekent en leg kort uit waarom je dit zo verwacht. (4 punten)
- c) Is de stengel het enige weefsel in de plant (Wildtype of *lazy-2*) waar je een blauwkleuring als gevolg van GUS-activiteit zult zien? Maakt het wat dat betreft nog uit welke behandeling de planten hebben ondergaan? Verklaar! (2 punten)
- d) Welke structuur/structuren gebruikt de plant om een verandering in de richting van de zwaartekrachtvector waar te nemen? en Waar bevinden deze structuren zich in de scheut? (2 punten)

6. In 2009 verscheen in het tijdschrift *American Journal of Physiology - Endocrinology and Metabolism* een overzichtsartikel met de volgende titel: “Hormone signaling through protein destruction: a lesson from plants”. Het artikel gaat over ubiquitine ligases die als hormoonreceptor functioneren.

Welke plantenhormonen worden in dit artikel besproken? en Leg uit hoe eiwitafbraak een rol speelt in de signaaltransductieroutes van deze hormonen. Bespreek hierbij per hormoon kort de betrokken factoren! (10 punten)

7. In onderstaande figuur zijn twee pas ontkiemde wildtype Arabidopsis zaailingen (1 en 2) weergegeven. Zaailing 1 is in het open veld ontkiemd, terwijl zaailing 2 tussen bestaande begroeiing (3 en 4) opgekomen is.



- a) Hoe zullen zaailing 1 en 2 zich gedurende de eerstkomende dagen verder ontwikkelen, ervan uitgaande dat water en nutriënten niet beperkend zijn? Maak bij je antwoord gebruik van een schematische tekening en leg ook uit waarom je dit zo verwacht. (3 punten)
- b) Zoals onder a), maar nu in het geval dat beide zaailingen *phyA* mutanten zijn. (3 punten)
- c) Zoals onder a), maar nu in het geval dat beide zaailingen *phyB* mutanten zijn. (3 punten)
- d) Stel: plant 3 is niet aanwezig op het moment van kiemen van zaailingen 1 en 2. Heeft dit, in geval van zaailing 2, consequenties voor je antwoord op a)? Verklaar! (1 punt)

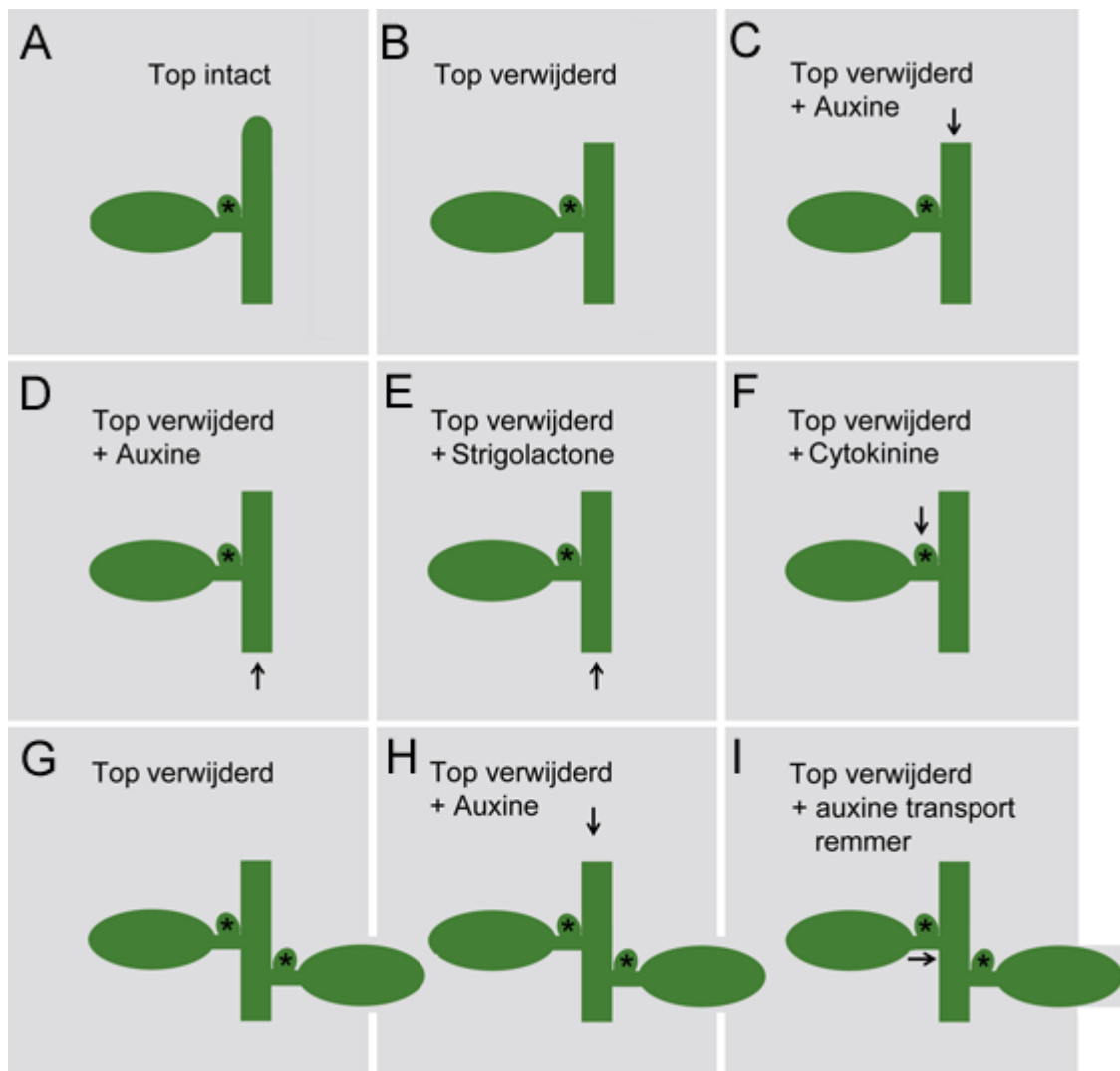
8. Er bestaat een functionele balans tussen de groei en ontwikkeling van de scheut enerzijds en de groei en ontwikkeling van de wortels anderzijds. In algemene zin zou je kunnen stellen dat de scheut groeit zolang er voldoende water en nutriënten (met name nitraten en fosfaten) kunnen worden opgenomen door de wortels en dat de wortels kunnen groeien zolang de vraag voor assimilaten uit de fotosynthese het aanbod niet overschrijdt. In de plant zijn een aantal signaleringsmechanismen actief waarbij hormonen een belangrijke rol spelen en die er voor zorgen dat de scheut/wortel biomassa ratio steeds aangepast wordt aan veranderingen in bovengenoemde factoren (beschikbaarheid van water, nitraten en fosfaten) in de bodem.

- a) Welke hormonen zijn betrokken bij het op elkaar afstemmen van scheut- en wortelgroei onder invloed van veranderingen in bovengenoemde bodemfactoren ? (3 punten)
- b) Wat is het effect van veranderingen in beschikbaarheid van water, nitraten en/of fosfaten in de bodem op de onder a) bedoelde hormonen? (3 punten)
- c) Hoe resulteert dit uiteindelijk tot veranderingen in de groei en ontwikkeling van de wortel en/of de scheut (voor zover bekend!)? (4 punten)

9. *Plantenhormonen regelen de activiteit van processen zoals groei en differentiatie in de plant, waarbij ze al in zeer kleine hoeveelheden werkzaam zijn. In sommige gevallen werkt het hormoon op zichzelf. In veel gevallen echter is er een samenspel tussen verscheidene hormonen, waarbij ze elkaars werking kunnen versterken (synergisme) dan wel verzwakken (antagonisme). Een mooi voorbeeld hiervan is de regulatie van activatie en uitgroei van zijscheuten door auxine, cytokinine en strigolacton.*

Onderstaand figuur schetst een aantal schematische weergaven van planten waarbij de top (scheut apicale meristeem en direct onderliggend weefsel) al dan niet verwijderd is. Met een asterisk (*) zijn de in de bladoksels gelegen laterale knoppen, die kunnen uitgroeien tot zijscheuten, gemarkeerd. Indien van toepassing is met behulp van een pijl (→) steeds de plek aangegeven waar aan de betreffende plant hormoon/remmer is toegediend.

- a) Hoe noemt men het fenomeen dat de top van de plant de activatie en uitgroei van lager gelegen zijscheuten controleert. (1 punt)
- b) Geef voor elk van de bovenstaande situaties A tot en met I aan wat er zal gebeuren met de laterale knoppen (wel of geen uitgroei) en leg kort uit waarom. (Totaal 9 punten)



10. Het Arabidopsis *TOC1* gen codeert voor een zogenaamde pseudo-response regulator eiwit dat nauw geassocieerd is met de centrale oscillator van de circadiaanse klok. *toc1* mutanten worden gekenmerkt door een verkorte circadiaanse periode. In plaats van een periode van 24 uur hebben de circadiaanse ritmes in *toc1* mutanten een periode van 21 uur. Dit geldt voor alle tot dusverre geanalyseerde klok outputs. Eén van de gevolgen

hiervan is dat *toc1* mutanten vervroegd bloeien onder korte dag condities (8 uur licht/16 uur donker) (Yanofsky & Kay, Nature, 2002).

- a) Wat wordt bedoeld met de termen centrale oscillator, circadiaans ritme, periode en klok output? (2 punten)
- b) Hoe noemt men het verschijnsel dat bepaalde ontwikkelingsprocessen of levensverrichtingen van een organisme beïnvloed worden door het aantal uren licht per etmaal? (1 punt)
- c) Geef een verklaring voor het vroege bloei-fenotype van *toc1* mutanten opgegroeid onder korte dag condities. Betrek in je antwoord de moleculaire processen die hieraan ten grondslag liggen. (5 punten)
- d) Wat zal het effect zijn van een soortgelijke mutatie op de bloeitijd bij chrysanthe, een obligaat korte dag plant, opgegroeid onder dezelfde korte dag condities? Leg uit! (2 punten)