

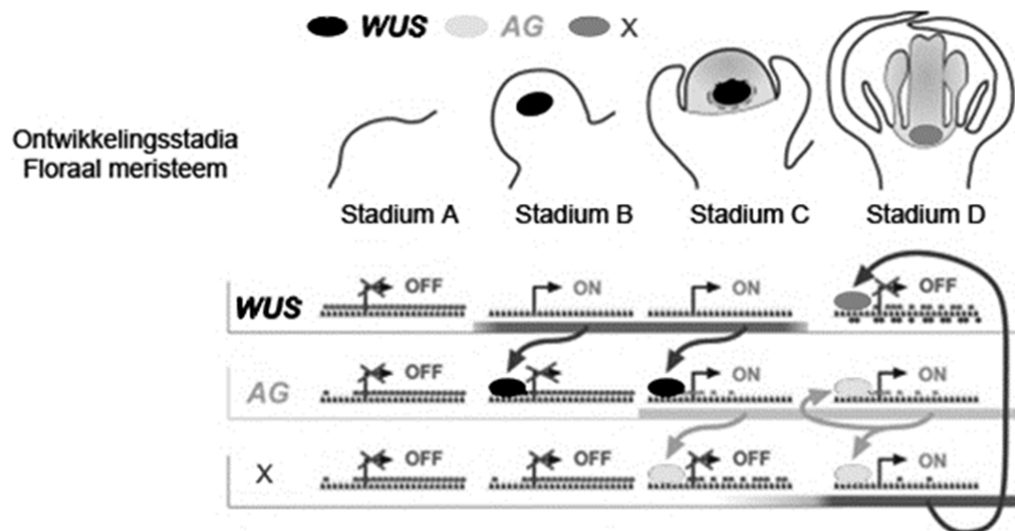
Het tentamen bestaat uit **10** vragen. Per vraag kunnen **10 punten** verdiend worden. De duur van het tentamen is **3 uur** (van 13.15 uur tot 16.15 uur). Probeer de antwoorden **kort en bondig** te houden en schrijf duidelijk!

Vergeet niet op elk antwoordformulier je naam en studentnummer te vermelden!

Veel succes!

1. a) In 2000 verscheen in het blad Cell een artikel met de titel “*The stem cell population of Arabidopsis shoot meristems is maintained by a regulatory loop between the CLAVATA and WUSCHEL genes.*” Hoe ziet deze ‘regulatory loop’ eruit en hoe draagt deze ‘regulatory loop’ bij aan het in stand houden van een stamcelidentiteit in de scheutapex? (4 punten)

b) De expressie van *WUS* is in Arabidopsis niet beperkt tot de scheutapex. Zoals weergegeven in onderstaand figuur komt *WUS* ook tot expressie in het centrum van florale meristemen (stadium B) en is daar verantwoordelijk voor de activatie van *AGAMOUS* (*AG*) genexpressie (stadium B→C). Vanaf het moment dat *AG* tot expressie komt (stadium C) neemt de *WUS* expressie langzaam af tot het moment dat de carpel (vruchtblad) primordia worden aangelegd (stadium D) en er geen *WUS* expressie meer detecteerbaar is. *AG* zelf blijkt via de activatie van gen *X* verantwoordelijk te zijn voor de negatieve regulatie van *WUS* expressie (stadium D en verder).



Wat is naar alle waarschijnlijkheid de functie van deze *WUS-AG* feedback loop? (2 punten)

c) *wus* mutanten vormen niet vaak bloemen, maar de sporadische bloemen die in een *wus* mutant aangetroffen worden hebben een fenotype dat afwijkt van wildtype bloemen. Beredeneer op basis van je kennis uit de cursus én de informatie uit deze vraag hoe een *wus* bloem eruit zal zien. Denk hierbij aan de aanwezige bloemorganen, de volgorde van de bloemorganen en het aantal bloemorganen. (2 punten)

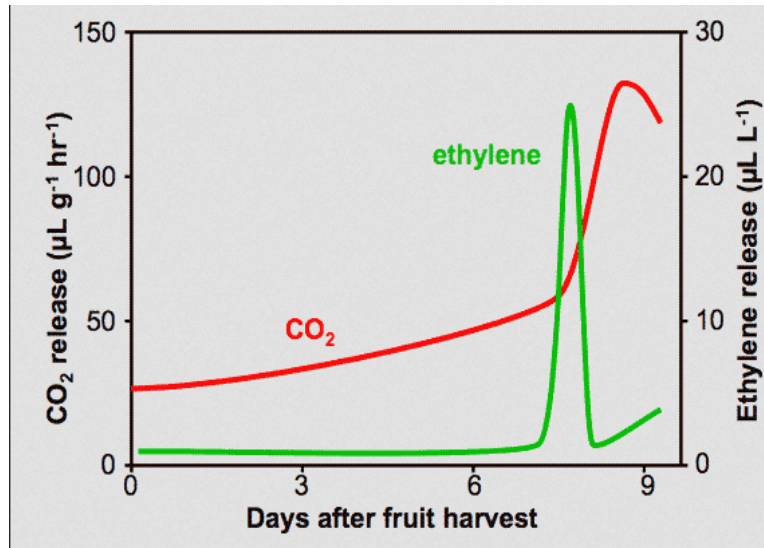
d) Zelfde vraag als in c), maar nu voor bloemen van planten die *WUS* tot expressie brengen onder controle van de *LEAFY* promotor. In wildtype planten komt *LEAFY* in het gehele florale meristeem tot expressie. (2 punten)

2. *Plantenhormonen regelen de activiteit van processen zoals groei en differentiatie in de plant. 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).*

Noem per weergegeven proces (1 t/m 10) twee plantenhormonen die direct betrokken zijn bij het betreffende proces en geef met een + of - per proces aan aan of ze elkaars werking versterken (+) of juist verzwakken (-). (totaal 10 punten)

	Hormoon 1	Hormoon 2	Interactie (+/-)	Biologisch proces
1				Dormantie van zaden
2				Abscissie van bladeren
3				Apicale hoek vorming
4				Aanleg embryonale wortel
5				Apicale dominantie
6				Veroudering van bladeren
7				Vaatbundeldifferentiatie
8				Hypocotylelongatie
9				Differentiatie en uitgroei wortelharen
10				Vruchtuigroei

3. Tijdens het rijpen van, onder andere, bananen, kiwi's en tomaten vindt er een plotselinge piek in de productie van het plantenhormoon ethyleen plaats (zie onderstaand figuur). Toevoeging van extra ethyleen versnelt het rijpingsproces.



a) Gelden bovenstaande observaties voor alle fruitsoorten? Leg uit! (2 punten)

b) Beschrijf een experiment waarmee je kunt bewijzen dat deze plotselinge piek in de productie van ethyleen in het fruit daadwerkelijk essentieel is voor het rijpingsproces van dit fruit? Denk ook aan de controle(s)! (5 punten)

Eén van de grootste kiwiproducenten en -exporteurs ter wereld is Nieuw-Zeeland. Vanwege de geïsoleerde ligging van dat land zijn de transportafstanden altijd lang. Kiwitransport vindt per vliegtuig plaats. Transport per schip zou een stuk goedkoper zijn, maar is vanwege de grote afstanden onmogelijk. Het transport zou in de meeste gevallen zo lang duren dat de kiwi's overrijp of zelfs verrot op de plek van bestemming aan zouden komen.

c). Een groep Nieuw-Zeelandse onderzoekers werpt zich op dit probleem en besluit een kiwi-variëteit te gaan ontwikkelen die minder ethyleenreceptoren tot expressie brengt in de vrucht. Op deze manier hoopt men het rijpingsproces te vertragen en dus uiteindelijk goedkoper transport per schip mogelijk te maken. Gaat deze aanpak vruchten afwerpen? Leg uit! (3 punten)

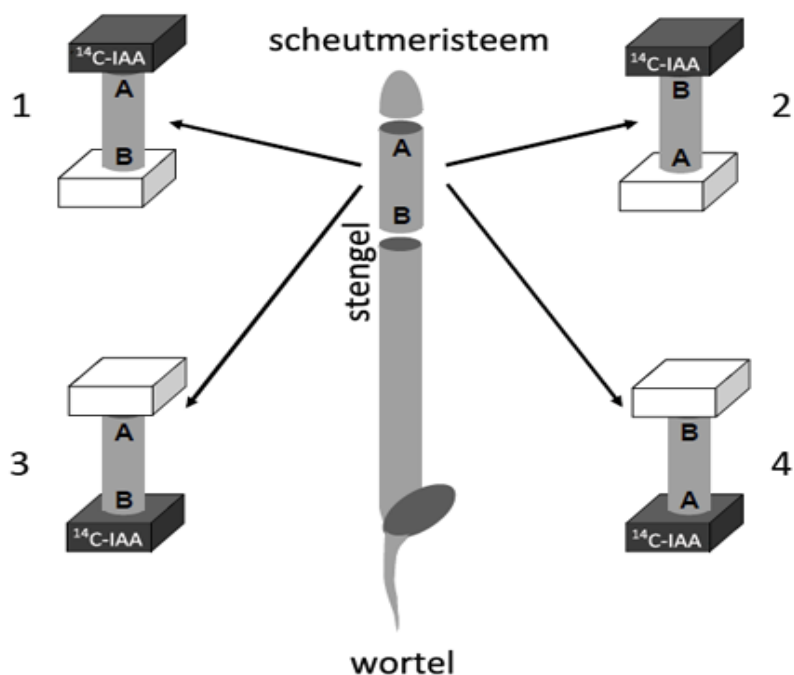
4. Er bestaat een functionele balans tussen de groei en ontwikkeling van de scheut enerzijds en de groei en ontwikkeling van de wortels anderzijds. In algemene zin zou je kunnen stellen dat de scheut groeit zolang er voldoende water en nutriënten (met name nitraten en fosfaten) kunnen worden opgenomen 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. Deze mechanismen zorgen ervoor 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)**

5. Abscisinezuur (ABA) fungeert als sleutelsignaal dat de mate van opening van de huidmondjes regelt. ABA-gemedieerde veranderingen in de mate van opening van huidmondjes als gevolg van droogtestress behoren tot de snelle stressresponsen. Onder invloed van droogtestress treedt namelijk een herverdeling van het al in het blad aanwezige ABA op en is er niet direct aanmaak van nieuw ABA vereist.

- a) Wat is het effect van ABA op het openen/sluiten van huidmondjes? Bespreek in je antwoord ook puntsgewijs de cellulaire processen die door ABA in gang worden gezet en hoe die leiden tot een verandering in het openen/sluiten van huidmondjes. **(3 punten)**
- b) Hoe wordt het beschikbare ABA onder invloed van droogtestress over het blad herverdeeld? en Wat is de rol van de pH van het xylemsap hierbij? **(3 punten)**
- c) Het sluiten van huidmondjes onder invloed van droogte kan op een warme, windstille dag leiden tot extreme warmtestress. Leg uit waarom. **(2 punten)**
- d) Wat zijn de primaire effecten van een te hoge bladtemperatuur waardoor warmtestress optreedt en welke mechanismen heeft een plant om zich daar tegen te beschermen? **(2 punten)**

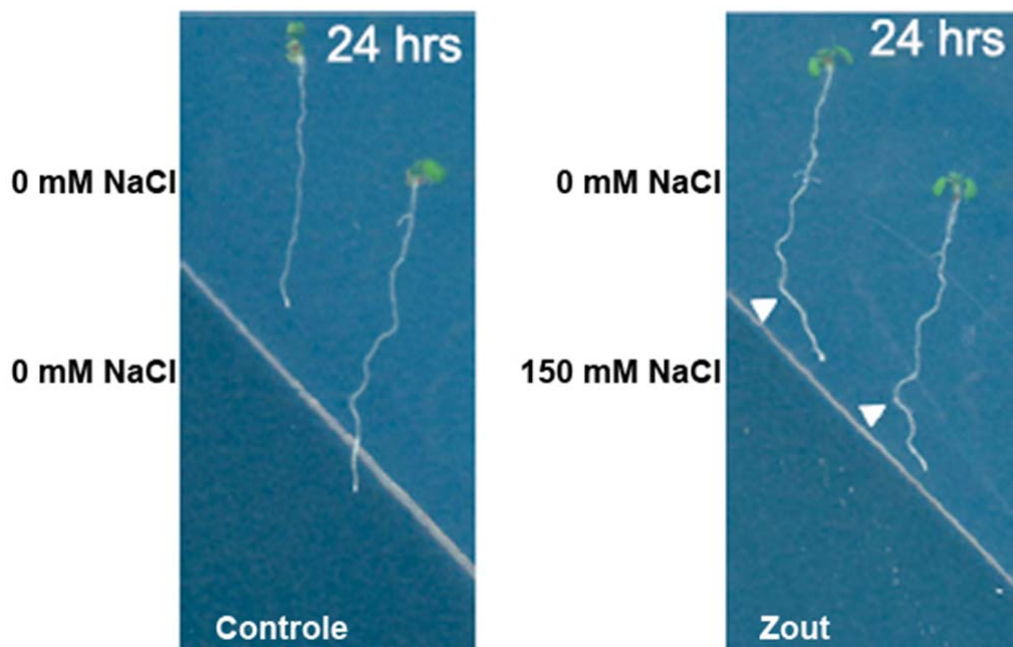
6. Onderstaand figuur schetst een experiment waarbij in een viertal situaties steeds een geïsoleerd stengeldeel wordt geplaatst tussen twee agarblokjes. Bij aanvang van het experiment is één van de twee agarblokjes steeds doordrenkt met radioactief auxine (^{14}C -IAA) en de ander niet. De oorspronkelijke oriëntatie van het stengeldeel in de intacte plant is aangegeven met A en B.



- Waar zal de radioactiviteit zich in de vier verschillende situaties naar verloop van tijd bevinden? (2 punten)
- Verklaar je antwoorden bij a)! Wees specifiek, bespreek in je antwoord kort het onderliggende mechanisme(n) dat hieraan ten grondslag ligt! (4 punten)
- Waar zal de radioactiviteit zich in de vier verschillende situaties naar verloop van tijd bevinden als je, in plaats van radioactief gelabeld IAA, radioactief gelabeld brassinolide (BL) gebruikt zou hebben? Verklaar! (2 punten)
- Waar zal de radioactiviteit zich in de vier verschillende situaties naar verloop van tijd bevinden als je, in plaats van radioactief gelabeld IAA, radioactief gelabeld gibberelline (GA) gebruikt zou hebben? Verklaar! (2 punten)

7. Twee weken geleden werd in het blad *Current Biology* een artikel gepubliceerd met de titel “*Halotropism Is a Response of Plant Roots to Avoid a Saline Environment*” waarin plantenfysiologen van de Universiteit van Amsterdam een nieuwe type tropische respons, halotropisme, beschrijven als onderdeel van de zoutrespons in planten.

a) Wat verstaan we onder het begrip tropische responsen in planten? Naast de halotropische respons kennen we nog een aantal andere tropische responsen in planten. Noem er twee. (totaal 2 punten)



Bovenstaande figuur, afkomstig uit het genoemde artikel, geeft de halotropische respons in *Arabidopsis* weer. Wanneer *Arabidopsis* planten worden opgevoed op medium zonder NaCl, groeien de wortels recht naar beneden in een tweede medium dat ook geen NaCl bevat (Controle; links). Bevat het tweede medium echter 150 mM NaCl, dan groeien de wortels niet recht naar beneden dit medium in, maar ontwijken ze het zoutbevattende medium en passen ze hun groeirichting aan zodat ze in het zoutloze medium blijven (Zout; rechts). Dit is een negatief halotropische respons.

b) Eén van de vragen die de onderzoekers zich in het artikel stellen is of voor de halotropische respons endocytose van PIN eiwitten vereist is. Is dit een voor de hand liggende vraag? Leg ook uit waarom (niet)! (3 punten)

c) Beschrijf een eenvoudige experimentele opzet waarmee je de vraag van de onderzoekers uit **b)** kunt beantwoorden. Denk hierbij aan de juiste controles! Beschrijf in je antwoord ook de mogelijke uitkomsten van het experiment op basis waarvan je de vraag positief of negatief zult beantwoorden. **(3 punten)**

Na een aantal dagen groeien de wortels onder invloed van de zwaartekracht toch het zoutbevattende medium in. De planten worden dan blootgesteld aan zoutstress.

d) Planten beschikken over een aantal mechanismen om zoutstress het hoofd te bieden. Noem de vier meest voorkomende mechanismen. **(2 punten)**

8. *Het Arabidopsis TOC1 gen codeert voor een zogenaamd klok 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 klok outputs. Eén van de gevolgen hiervan is dat Arabidopsis toc1 mutanten vervroegd bloeien onder korte dag condities (8 uur licht/16 uur donker) (Yanofsky & Kay, Nature, 2002).*

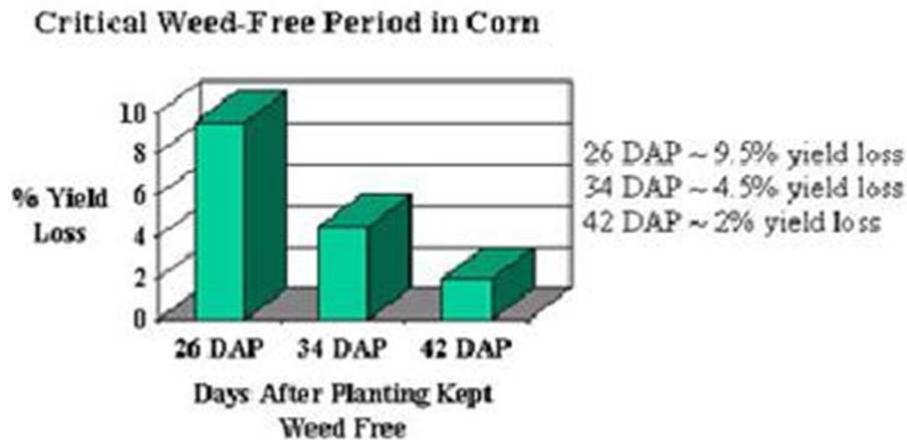
a) Wat wordt bedoeld met de termen centrale oscillator, circadiaans ritme, periode en klok output? **(2 punten)**

b) Geef een verklaring voor het vroege bloei-fenotype van Arabidopsis toc1 mutanten opgegroeid onder korte dag condities. Betrek in je antwoord de moleculaire processen die ten grondslag liggen aan fotoperiodische bloei. **(6 punten)**

c) Wat zal het effect zijn van een toc1 mutatie op de bloeitijd van een ft mutant opgegroeid onder korte dag condities (8 uur licht/16 uur donker)? Leg uit! **(1 punt)**

d) Wat zal het effect zijn van een toc1 mutatie op de bloeitijd van een ft mutant opgegroeid onder lange dag condities (16 uur licht/8 uur donker)? Leg uit! **(1 punt)**

9. Onder akkerbouwers is het een bekend fenomeen dat de aanwezigheid van onkruid tussen het gewas een aanzienlijk opbrengstverlies tot gevolg heeft, zowel kwalitatief als kwantitatief. Deels komt dit doordat het onkruid allerlei ziekten met zich meedraagt en schadelijke insecten aantrekt, maar dat is niet de belangrijkste oorzaak!



Source University of Guelph/C. Swanton

Op het moment dat de gewassen gezaaid worden zijn akkers nog grotendeels onkruidvrij, maar vrij snel na het zaaien van een gewas ontkiemen ook de onkruidzaden die door eerder omploegen van de grond even naar het oppervlak zijn gebracht. Uit onderzoek blijkt dat vooral de aanwezigheid van onkruid tijdens het eerste deel van het groeiseizoen een drastisch verlies in opbrengst met zich meebrengt (zie onderstaand figuur met betrekking tot maïs (Engels: corn); maïs heeft een levenscyclus van ongeveer 150 dagen). Tijdens deze eerste groeifase is er nog geen sprake van competitie voor water en nutriënten tussen gewassen en het onkruid (Engels: weed).

a) Wat is hoogstwaarschijnlijk de belangrijkste oorzaak van het opbrengstverlies als gevolg van de aanwezigheid van onkruid vroeg tijdens het groeiseizoen? Benoem in je antwoord puntsgewijs: de stimulus die de voor de boer negatieve plantrespons(en) induceert, de bron van deze stimulus, perceptie van de stimulus, het directe effect hiervan op moleculair niveau (signaaltransductieroute) en uiteindelijk op plantniveau (respons). (6 punten)

b) Het is daarnaast gebleken dat veel gewassen ook nog eens een verhoogde gevoeligheid vertoont voor vraatzuchtige insecten die het onkruid aantrekt. Wat is hiervoor de meest waarschijnlijke verklaring? (2 punten)

c) Sommige boeren ploegen 's nachts om ontkieming van onkruidzaden als gevolg van ploegen te voorkomen. Wat is het idee hierachter en heeft het zin? Leg ook uit waarom (niet)! (2 punten)

10. *De afgelopen maand was zeer zacht en staat in de top tien van de warmste oktobermaanden sinds het begin van de metingen. Bovendien was oktober nat. Bij het KNMI in De Bilt viel circa 160 mm, waarmee oktober op de vijfde plaats van natste maanden in ruim honderd jaar terecht komt. Behalve regen kende oktober ook een aantal dagen met zonnig en rustig nazomerweer. Opmerkelijk was vooral de warmte op 22 oktober: op veel plaatsen was dat nog een warme dag (20,0 graden en hoger). (Bron: KNMI)*

Als gevolg van de overvloedige regenval zijn gewassen, zoals suikerbieten, aardappelen, witlofwortelen, spruiten, uien en winterpeen, onder water blijven staan. Als gevolg hiervan wordt tot wel 25% oogstverlies verwacht. De geschatte schade loopt in de miljoenen. (Bron: Oogst.nl)

a) Waarom heeft overstroming zo'n schadelijke uitwerking op de meeste plantensoorten? (2¹/₂ punt)

b) Vooral de combinatie van overstroming met een relatief hoge temperatuur is de planten die nog op de akkers stonden fataal geworden. Leg uit hoe dit komt! (2¹/₂ punt)

c) Welke strategieën hebben planten ontwikkeld om beter met overstromingsstress te kunnen omgaan? (2¹/₂ punt)

De voorspelling voor november is een vrij abrupte overgang naar een droger en kouder weertype, mogelijk met nachtvorst.

d) Leg uit waarom bij zo'n vrij abrupte overgang veel meer planten het loodje zullen leggen dan bij een meer geleidelijk seizoensverloop! (2¹/₂ punt)