

Bioscope mei 2012

Bioscope magazine, departement Biologie, UU
Pagina's: 6-7
Slaap special

TIC1 TOC1, TIC1 TOC1...

door Ina Vinnamoit

Slaap is een belangrijk onderdeel in het leven van de mens. Elke zelf respecterende bloog weet uiteraard dat planten ook een dag-nacht ritme hebben en een klokmechanisme (circadiaanse klok) bezitten. Maar, de vraag is of planten ook een soort slaap kennen? Om hier meer van te weten te komen zitten we aan tafel met twee (moleculaire) plant biologen, Marlijn van Zanten van de vakgroep Moleculaire Planten Fysiologie en Ralph Bours van de Universiteit Wageningen, die hier meer van weten.

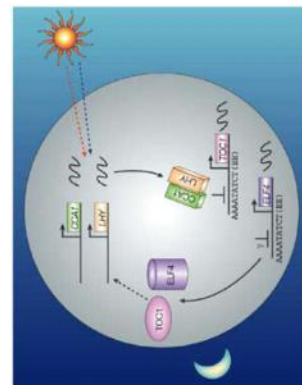
Hoe zijn circadiaanse ritmes in planten ooit ontdekt?

In de oudheid wist men al dat vele responsen in planten een dag (durnaal) of seizoen ritme kennen. Bladeren bewegen bijvoorbeeld onder invloed van veranderingen in licht en temperatuur. Maar, ook als de condities gelijk blijven blijft dit ritme aanwezig. Dit is de essentie van een circadiaanse klok en is relatief eenvoudig te bestuderen in planten. Ralph Bours vertelt dat hij bijvoorbeeld veel gebruik maakt van luciferase. Door dit gen uit vuurvlies aan de promoter van een ritmisch klok gereguleerd gen te koppelen kan bijvoorbeeld gemakkelijk gemeten worden hoe omgevingsfactoren de klok en ritmische groei van planten reguleren. Daarom zijn onderzoekers dieper ingegaan op de mechanismen hiërarchier, en

hebben ze de ritmes in bijvoorbeeld bladbeweging en genexpressie bestudeerd om meer te weten te komen van de circadiaanse klok. Meer dan 35 procent van de genen bleek door de klok aangestuurd te worden!

Wat zijn de basics van deze circadiaanse klok?

Planten kunnen niet weglopen en moeten zich dus aan hun omgeving aanpassen. Groei en overleving moeten dus strak gereguleerd worden. Zowel licht als temperatuur kunnen de klok gelijk zetten met de omgeving. Van licht is redelijk goed bekend hoe het de klok beïnvloed. In de modelplant *Arabidopsis thaliana* wordt de expressie van verschillende transcriptiefactoren verhoogd in het licht. Als eerste zijn *LHY* en *CCA1* aan de beurt. Deze stimuleren de expressie van genen die overdag nodig zijn, maar remmen tegelijkertijd ook de expressie van *TOC1*. In afwezigheid van licht valt de remming op *TOC1* weg. Als *TOC1* ophoopt in de loop van de nacht induceert het vervolgens weer de expressie van *LHY* en *CCA1*. Vervolgens remmen die *TOC1* in het licht, wat de cirkel weer rond maakt (zie figuur 1). Deze loop van *LHY/CCA1* enerzijds en *TOC1* anderzijds is het core mechanisme van de klok.



Nature Reviews | Molecular Cell Biology
Figuur 1: De basis van de circadiaanse klok in *Arabidopsis thaliana**

Mutanten van genen betrokken bij de klok

De meeste kennis over de klok in planten komt voort uit onderzoek naar mutanten met afwijkende ritmes in de klok hebben een afwijkende tijd van bloei-inductie. Een duidelijk voorbeeld is de *gigantea* mutant (zie figuur 2). Deze heeft een heel grote rozet omdat de bloei veel later begint.

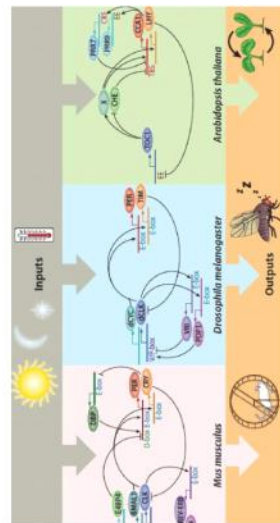


Figuur 2: De *Gigantea* mutant (rechts) komt voort uit onderzoek naar mutanten met afwijkende ritmes in de klok. http://www.mplz.rug.nl/2017/10/03/11-05-2012_geraadpleegd.

Behalve een invloed op elkaar sturen *LHY/CCA1* en *TOC1* ook genen aan met inspirerende namen als: *TIME FOR COFFEE (TFC1)* die tot expressie komt aan het begin van de dag. Dit is een typisch voorbeeld van de output gereguleerd door de klok. Zoals gezegd worden vele genen gereguleerd. Een mooi voorbeeld zijn genen die coderen voor eiwitten noodzakelijk voor fotosynthese, zoals *Rubisco*. Deze genen komen tot expressie net voordat de zon opkomt zodat optimaal gebruik gemaakt kan maken van het eerste licht. Een deel van de geproduceerde suikers wordt overdag omgezet naar zetmeel. Dit wordt 's nachts afgebroken door eiwitten die door de klok worden aangestuurd aan het einde van de lichtperiode en zorgt ervoor dat er ook in het donker groei kan plaatsvinden. De afbraaksnelheid van het zetmeel wordt dus door de klok geïntegreerd en net voordat het licht wordt is de plant door zijn voorraad heen.

Ook het proces van bloeien wordt sterk gereguleerd door de klok. De expressie van het bloei inducerende eiwit *CONSTANS* is ritmisch en klokgestuurd. In de korte winterschichten valt de plek in expressie in het donker, waardoor er geen bloei wordt geïnduceerd, omdat lichtactivatie van het eiwit nodig is. Als de dagen langer worden valt deze plek in expressie in het licht en

Vervolg: TIC1 TOC1, TIC1 TOC1...



Figuur 3: Het klok mechanisme is evolutionair geconserveerd en terug te vinden in planten, insecten en vertebraten*

wordt bleef geïnduceerd. In planten speelt de circadiaanse klok een essentiële rol.

Maar is de klok ook te vergelijken met die van de mens?

Bij planten zit er in elke cel een klok! Dit is uiteraard een groot verschil tussen planten en dieren (zie figuur 2). Bij de mens heeft de klok een specifieke plaats in het brein, de suprachiasmatische nucleus. Er zijn echter ook vele overeenkomsten te vinden. Door gebruik te maken van de kennis van de klok in planten zijn zelfs onderdelen van de klok bij de mens ontdekt. Verschillende genen zijn in planten (en zoogdieren te vinden). Een voorbeeld hiervan is de lichtreceptor Cryptochrome2. Deze is sterk evolutionair geconserveerd in verschillende organismen. Bij mensen zit dit op het netvlies en zorgt het voor de input van licht in de circadiaanse klok in planten speelt dit eiwit een vergelijkbare rol, bijvoorbeeld bij de activatie van *CONSTANS*. Een andere overeenkomst is de regulatie van hormonen. In mensen reguleert de klok de aanmaak van hormonen op het juiste moment van de dag (bijvoorbeeld Melatonine, ook wel het slaaphormoon genoemd). Ook in planten worden hormonen gereguleerd in circadiaanse ritmes, zoals auxine.

Kunnen we hier dan ook spreken van slaap en zelfs dromen?

Om deze vraag te kunnen beantwoorden moeten we eerst definiëren wat slaap

Actieve verandering van de bladstand is essentieel voor veel planten om zich aan te kunnen passen aan hun omgeving. Bladeren die verticaal staan vangen bijvoorbeeld minder direct zonlicht, en daarmee warmtestraling, op dan bladeren die horizontaal liggen. De heren kijken vooral naar de invloed van temperatuur en de interactie met licht, op de bladstand en wat de moleculaire mechanismen zijn waarmee dit de groei van de plant beïnvloed. Een heilige graal van het planten(klok)onderzoek, is hoe planten temperatuur waarnemen. Dit is nog niet bekend. Een echte temperatuur sensor zoals wel voor licht bestaat lijkt er niet te zijn. De manier waarop temperatuur plant ontwikkeling beïnvloed is al lang een hot topic en kennis hiervan kan bijdragen aan het verhogen van de hitte tolerantie van belangrijke gewassen. Dit maakt het onderzoek zo spannend, aldus de heren. Ook is het natuurlijk zeer actueel in de context van de klimaatverandering.

Letlag in planten

Letlag in planten is een normaal verschijnsel op een zonnige dag. Planten gebruiken beide signalen om hun klok gelijk te zetten met de omgeving. Of de perceptie van licht en temperatuur geheel onafhankelijk is, is nog onduidelijk. Als licht en temperatuur op tegenstrijdige wijze de klok sturen, kunnen planten last krijgen van een soort letlag. Een mooi voorbeeld hiervan is te vinden in de tulboom. Zo hebben we bijvoorbeeld gezien dat er bij verschillende soorten veldweiden er giftige berelinen remmende middelen gespoten om de groei te remmen. Omdat deze methodes niet duurzaam zijn wordt als alternatief vaak de dag kunstmatig koud en de nacht kunstmatig warm gemaakt. Hierdoor komen licht en temperatuur perceptie in conflict. Het klokmechanisme wordt hierdoor verstoord wat leidt tot letlag. Dit kan tot grote schade aan planten (blauw of rood) kan leiden. Het gebruik van veldweiden als veldweiden in de fytochromB beschadigen in de fytochromB fotoreceptor zorgt ervoor dat de planten niet meer reageren op het licht signaal en ongewoelig zijn voor de koude dagen en warme nachten. Een mooi voorbeeld van hoe kennis van de circadiaanse ritmes in planten gebruikt wordt in de industrie.

1. Yanovsky, M. J. & Kay, S. A. Living by the clock: how plants know when to flower. *Nat Rev Mol Cell Biol* 4, 262–272 (2003).
2. Yanovsky, M. J. & Kay, S. A. Circadian Control of Global Gene Expression Patterns. *Annu Rev Biochem* 74, 481–501 (2005).
3. Yanovsky, M. J. & Kay, S. A. Circadian Control of Global Gene Expression Patterns. *Annu Rev Biochem* 74, 481–501 (2005).