

Enkele aspekte van die fisiologie van blomvorming by fotoperiodies sensitiewe plante

E.G. Groenewald* en A.J. van der Westhuizen
Plantkunde, Universiteit van die Vrystaat
E-pos: vdwestaj@sci.uovs.ac.za

UITTREKSEL

Drie verskillende aspekte van die fisiologie van blomvorming by fotoperiodies sensitiewe plante word bespreek, naamlik die florigeenhipotese, fitochroom en die tydmetingsmeganisme van blomvorming en geneties molekulêre studies. Daar is baie bewyse dat die hipotetiese verbinding, florigeen, in plante voorkom, maar dit is nog nooit gekarakteriseer nie. Daar is 'n familie fitochrome in plante ontdek en sommige is gemoeid met die sirkardiese horlosie en dus met die tydmetingsmeganisme van blomvorming. Geneties molekulêre studies, alhoewel nog in 'n vroeë stadium, is besig om die molekulêre netwerke, wat onderling werksaam is op te klaar. Alhoewel florigeen met behulp van hierdie studies nog nie opgespoor kon word nie, is die toekoms rooskleurig.

ABSTRACT

A few aspects of the physiology of flowering in photoperiodic sensitive plants

Three aspects of the physiology of flowering in photoperiodic sensitive plants are discussed. These are the florigen hypothesis, phytochrome and the time measurement mechanism of flowering and genetic-molecular studies involved in flowering. There is evidence that the hypothetical compound, florigen, occurs in plants, but it has never been characterised. There is a family of phytochromes discovered in plants and some of them are involved with the circadian clock and thus with the time measurement mechanism of flowering. The molecular networks that interact to control flowering are being elucidated, by means of genetic-molecular techniques although at an early stage. It has not yet been possible to pinpoint florigen by these methods, but the future looks promising.

INLEIDING

By baie plantspesies word die oorsakeling van die vegetatiewe toestand na die reprodutiewe fase deur omgewingsfaktore soos onder andere fotoperiode en temperatuur gereguleer. Die sogenaamde kortdagplante (KDP'e) en langdagplante (LDP'e) is van die duur van dag- en naglengte afhanklik om te kan blom. KDP'e is eintlik langnagplante en LDP'e is kortnagplante. Hierdie sogenaamde kritiese donkerperiode by albei planttipes is baie belangrik,^{1,2} (kyk later). Alhoewel daar baie navorsing op hierdie fotoperiodiese verskynsels gedoen is, is die onderliggende basiese biochemiese meganismes van blomvorming nog steeds nie opgeklar nie.

In hierdie artikel word drie aspekte van blomvorming bespreek, naamlik, die florigeenhipotese, fitochroom en tydmetingsmeganisme en genetiese en molekulêre studies met betrekking tot blomvorming.

DIE FLORIGEEHIPOTESE

Uit vroeëre eksperimente en waarnemings is bevind dat 'n faktor of faktore in die blare of saadlobbe van plante wat geïnduseer is om te blom, (met ander woorde plante wat die geskikte fotoperiode ontvang het) gevorm word, wat na die groeipunt vervoer word waar die vegetatiewe knop in 'n blomknop verander.^{1,2} Verder is bevind dat stowwe in blare van nie-induktiewe plante, gevorm word, wat blomvorming inhibeer (kyk later).

In 1937 het die Russiese plantfisioloog, Chailakhyan,³ die naam "florigeen" aan die vervoerbare hipotetiese stof gegee, wat blomvorming by hoër plante induseer. Eksperimente is uitgevoer deur blare wat blootgestel is aan induserende fotoperiodes, op plante wat nie geïnduseer is nie, te ent. In hierdie verband het Lang et al.⁴ 'n interessante eksperiment uitgevoer.

Hulle het plante van beide kortdag- (KD) en langdag- (LD) kultivars van tabak op 'n dagneutrale (DN) kultivar geënt. Plante is onder verskillende ligkondisies gekweek en wanneer blootgestel aan KD-toestande, het die KD-ente die DN-plante vroeër laat blom. Onder LD-toestande het die LD-ente die DN-plante ook vroeër laat blom. Bogenoemde eksperiment dui duidelik op 'n stimulus wat vervoer word. Navorsing met die kortdagplant, *Perilla crispera*,⁵ het aangetoon dat 'n enkele geïnduseerde blaar tot sewe keer opeenvolgend oorgeënt kan word op onderstamme, wat onder nie-induktiewe LD'e gehou was en wat geïnduseer was, om te blom. Dit is nog 'n duidelike voorbeeld van 'n stimulus wat vervoer word.

Ondersteunende getuieis van 'n vervoerbare stimulus wat blomvorming bevorder kom van die bevinding dat die *indeterminate1 (id1)*-geen⁶ by mielies, wat die omskakeling van die vegetatiewe vorm tot blomvorming reguleer, onder andere die produksie van 'n vervoerbare sein in die blaar reguleer wat die groeipunt tot reprodutiewe ontwikkeling lei. Bogenoemde genetiese en molekulêre resultate bevestig dat 'n stimulus wat in die blaar gevorm word na die groeipunt vervoer word. Dit ondersteun die klassieke entingseksperimente.

Die probleem met die florigeenhipotese is dat daar na ongeveer 60 jaar se navorsing nog nie 'n chemiese stof gekarakteriseer is wat plante, wat onder nie-induktiewe toestande gehou is, laat blom nie. Pogings om die blomvormende stimulus te ekstrakteer, het in die 1940's in aanvang geneem. In 1949 het James Bonner en J. Liverman⁷ berig dat hulle in die laboratorium meer as 2000 verskillende ekstrakte van blommende *Xanthium*- (KDP) plante gemaak het. Die ekstrakte kon nie plante wat onder nie-induktiewe toestande gehou is induseer om te blom nie. In die sestiger jare is ekstrakte van *Xanthium*- plante gemaak wat onder kortdae gehou is. Indien die ekstrakte op plante toegedien is, wat onder langdae gehou is, het 10-13 persent van die plante herhaaldelik gebloom. Later is die ekstrakte gedeeltelik gesuiwer en 'n karboksiesuur is geïdentifiseer wat florigeensuur genoem is. Ongelukkig het aktiwiteit met verdere suiwering van die suur verlore gegaan.⁸

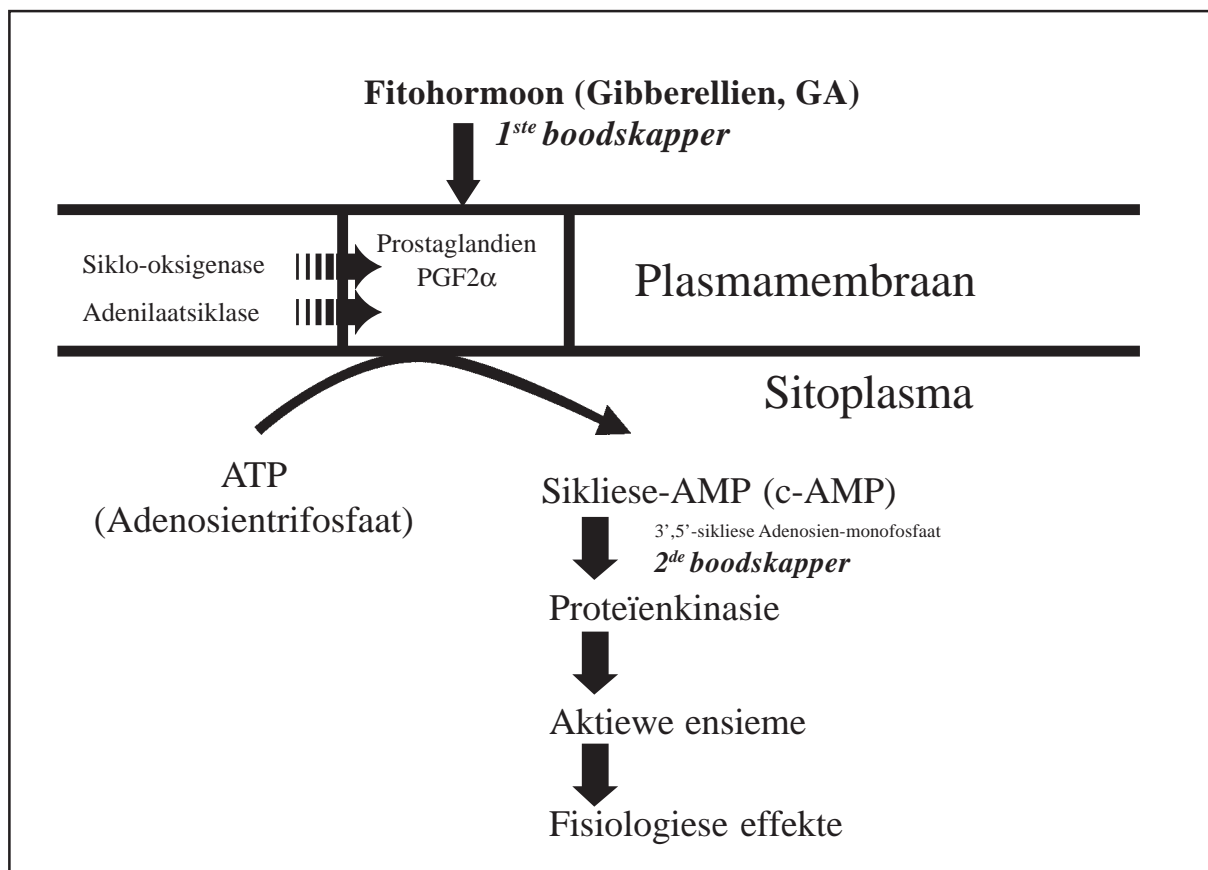
* Outeur aan wie korrespondensie gerig kan word

In die laat tagtiger jare en vroeë negentiger jare is waterige ekstrakte van geïnduseerde plante gemaak. Indien die ekstrakte op niegeïnduseerde plante geplaas is, het daardie plante gebloom. Dit was dus moontlik om ekstrakte te verkry wat blomvorming geïnduseer het by plante wat onder nie-induktiewe toestande gehou is.^{9,10} Die aktiewe stof of stowwe van die ekstrakte is egter nie gekarakteriseer nie.

Daar is drie sleutelteorieë oor die florigeenhipotese. Die eerste is die “florigeen-antiflorigeen” teorie wat deur Lang¹¹ gepostuleer is. Volgens hierdie teorie word blomvorming beheer deur ’n spesifieke eenvoudige verbinding (“florigeen”) wat algemeen in plante voorkom en wat nog ontdek moet word. Daar is ook ’n ander spesifieke eenvoudige verbinding, wat ook nog ontdek moet word, wat blomvorming onder sekere toestande rem (“antiflorigeen”). Die tweede teorie is die sogenaamde “nutrient diversion” teorie van Sachs en Hackett,¹² Volgens hierdie teorie sal blomvorming plaasvind as die voedingstatus van die groeipunt ’n bepaalde vlak bereik het. Volgens hierdie teorie is dit veral die suikers wat ’n rol speel. Die laaste teorie is dié van Bernier¹³ wat postuleer dat blomvorming die gevolg is van die interaksie van bestaande planthormone, promotors en inhibeerdors en assimilate. Dit is die sogenaamde “multifactorial control” teorie. Hierdie laaste teorie is die meer aanvaarbare een en word deur onlangse navorsing ondersteun. So byvoorbeeld het Japannese navorsers¹⁴ onlangs by die KDP, *Pharbitis nil*, vasgestel dat ten minste 15 verskillende blomvormende stowwe daarin voorkom. Die stowwe is met ’n baie sensitiewe elektrode waargeneem en kon nie met ander detektors opgespoor word nie. Suiwering van genoemde stowwe is tans aan die gang.

Die begrip van blomvormende remstowwe dateer uit die 1940’s en is byna net so oud soos die begrip van blomvormende stimulanse.¹⁵ In die ouer literatuur is daar talle verwysings na

remstowwe van blomvorming wat in blare onder nie-induktiewe toestande gevorm word. In ’n elegante eksperiment het Lang et al.⁴ die voorkoms van inhibeerdors in plante gedemonstreer. ’n LD-tabakkultivar is op ’n DN-tabakkultivar geënt en daar is bevind dat wanneer LD-ente onder LD-toestande gehou is, die blomvorming van die DN-kultivar min of glad nie gerem is nie, terwyl onder KD-toestande het die LD-tabak die blomvorming van die DN-onderstam verhoed. Genoemde remstowwe mag mobiel wees en vanaf die nie-induktiewe blare na die groeipunt vervoer word waar hulle hulle funksie verrig. Dit mag ook wees dat die inhibeerdors blomvorming rem deur die biosintese van die blomvormende stimulus in die blaar te rem. Schwabe¹⁵ het so ’n inhibeerder by die KDP, *Kalanchoe blossfeldiana*, bestudeer, waar dit waarskynlik ’n ensiem in die blaar rem en sodoende die produksie van die blomvormende stimulus inhibeer. Die remstof is waarskynlik ’n lae molekulêre massaverbinding (fenol) wat moontlik die struktuur van 2-flavan-3-ol besit. ’n Ander waarskynlike remstof van blomvorming is moontlik salisielsuur (fenoliese suur) wat blomvorming onder nie-induktiewe toestande by die KDP, *Pharbitis nil*, rem. Dit rem moontlik die biosintese van ’n prostaglandien wat waarskynlik ’n rol by blomvorming¹⁶ speel in die selmembrane van die blare. Prostaglandiene is ongeveer 70 jaar gelede in soogdiere ontdek en sedert 1973^{17,18} ook in plante waargeneem waar hulle farmakologies en fisiologies aktief is. Prostaglandiene is onversadigde lipiede bestaande uit 20 koolstofatome en speel onder andere moontlik ’n rol, soos reeds genoem, by blomvorming en ander fisiologiese prosesse.¹⁸ In hierdie verband het Groenewald en van der Westhuizen¹⁶ ’n hipotetiese model beskryf waarin ’n gibberellien (eerste boodskapper) ’n interaksie met ’n prostaglandien in die selmembraan ondergaan, wat tot gevolg het dat adenielsiklase geaktiveer word en sikliese AMP (tweede boodskapper) uit ATP



Figuur 1 Diagrammatiese voorstelling van die hipotetiese prostaglandien-c-AMP-model

in die sitosol gevorm word, wat dan 'n kaskade van reaksies in die hand werk. Die produk(te) van hierdie kaskade mag die blomvormende stimulus wees (fig. 1). Genoemde reaksies vind waarskynlik onder induktiewe toestande plaas. Onder nie-induktiewe toestande soos reeds genoem, rem salisielsuur, moontlik blomvorming. (Salisielsuur is al in die verlede beskou as 'n verbinding wat blomvorming stimuleer,¹⁹ maar daar is ernstige besware teen hierdie sienswyse.^{18,20}) Navorsing met *Kalanchoe blossfeldiana* het aangetoon dat 'n prostaglandien hier ook 'n rol speel aangesien die prostaglandien slegs in plante wat gebloom het waargeneem is en nie in plante wat vegetatief gebly het nie.²¹

Dit is dus duidelik dat beide bevorderende en remstowwe van blomvorming voorkom en dat daar 'n interaksie tussen hulle is wat bepaal of 'n plant sal blom al dan nie.

Fitochroom en die fotoperiodiese tydmeganisme

Die ontdekking van fitochroom in die middel van die vorige eeu is 'n groot mylpaal in die geskiedenis van blomvorming en ander prosesse van fotomorfogenese. Fitochroom is deur Hendricks, Borthwick, Parker en medewerkers verbonde aan die "US Department of Agricultural Research Station, Beltsville, Maryland" ontdek as gevolg van navorsing wat oor 'n aantal jare gestrek het. Twee voorafgaande gebeurtenisse, een in 1935 en die ander een in 1938, het 'n groot bydrae tot die uiteindelijke ontdekking van fitochroom gelewer. Flint en McAlister (1935)²² het navorsing gedoen oor die invloed van verskillende liggolflengtes op die saadontkieming van verskeie slaavariëteite. Rooilig het die ontkieming gestimuleer terwyl lig bokant 700 nm die ontkieming van die sade geïnhibeer het. Hierdie navorsingsresultate het stof versamel totdat die Beltsville-groep jare later die belangrikheid daarvan ingesien het (kyk later). Die tweede gebeurtenis was die ontdekking van die "nag-onderbreking" deur K.C. Hamner en James Bonner (1938)²³ aan die Universiteit van Chicago. Hulle het by die KDP, *Xanthium strumarium*, bevind dat indien die kritiese naglengte deur 'n ligflits in die middel van die donkerperiode onderbreek word, blomvorming geïnhibeer word. Hierdie belangrike ontdekking het later een van die belangrike werktuie van die Beltsville navorsingspan geword vir die karakterisering van die meganisme van induksie op die fisiologiese vlak. Hulle het die "nag-onderbreking" verskynsel aangewend en het met behulp van 'n spektrograaf die aksiespektrum van die fotoreseptor, wat op daardie stadium nog ongeïdentifiseer was, bepaal.²⁴ Deur gebruik te maak van onder andere Flint en McAlister se gegewens en latere navorsing is aangetoon dat rooilig (660 nm) blomvorming by die KDP, *Xanthium*, in die middel van die kritiese naglengte rem en dat dit opgehef word deur vërrooilig (730 nm) bestraling. Dieselfde verskynsel is waargeneem by LDP'e, maar in hierdie geval het rooilig blomvorming gestimuleer en vërrooilig het dit gerem. Hierdie effek was herhaaldelik foto-omkeerbaar.²⁵ Dié verskynsel is ook vroeër aangetoon by slaaisaadontkieming²⁶ en daar is gepostuleer dat die fotoreseptor, fitochroom (P), in twee foto-omkeerbare vorme bestaan naamlik Pr, wat rooilig (660 nm) absorbeer en Pfr wat vërrooilig (730 nm) absorbeer. Rooilig skakel Pr om na Pfr en vërrooilig skakel Pfr om na Pr. Pfr word beskou as die fisiologiese aktiewe vorm,^{25,26} maar hierdie sienswyse is al bevraagteken deur sekere navorsers.²⁷ In die donker vind spontane omskakeling van Pfr na Pr plaas. Die Beltsville-groep het verder gepostuleer dat die donkeromskakeling van fitochroom (Pfr→Pr) waarskynlik as 'n biochemiese tydmeganisme by fotoperiodiese tydsbepaling kan funksioneer²⁵ (kyk later). In 1959 is fitochroom uit geëtioteerde

monokotielssaailinge deur die Beltsville-groep²⁸ geïsoleer. Dit het tot gevolg gehad dat 'n akkurate absorpsiespektrum opgestel kon word.²⁸

Uit die verskillende spektra en deur die analise van gesuiwerde fitochroom is vasgestel dat die chromofoor 'n oopketting tetrapirroolverbinding is. Fitochroom is 'n dimeer wat bestaan uit twee ~125-kD polipeptiede wat elk 'n kovalente gekoppelde chromofoor in die NH₂-terminale domein en dimerisasie determinante in die COOH-terminale domein bevat.^{29,30} Die chromofoor bestaan uit 'n oopketting van vier pirroolringe (A, B, C en D) en die A-ring van die chromofoor is gekoppel aan die polipeptiedketting deur middel van 'n tioeterbinding aan 'n sisteïenresidu.^{29,30} Wanneer Pr bestraal word met rooilig verander die D-ring van die cis na die transvorm en Pfr is dus in die transvorm. Dit veroorsaak ook 'n konformasieverandering in die polipeptiedketting.³⁰

Tans is daar meervoudige families fitochrome in 'n verskeidenheid plante bekend.^{29,30} Persepsie, interpretasie en transduksie van ligseine word bewerkstellig deur middel van die regulerende fotoreseptors van die fitochrome. Fotoseinpersepsie deur die fotoreseptor aktiveer seinroetes wat lei tot veranderinge in die uitdrukking van gene wat onderliggend is tot die fisiologiese en ontwikkelingsreaksies op lig.³⁰ Die molekulêre aard van die primêre transduksieprosesse waardeur die fotoreseptore hulle sensoriese informasie na die sel herlei, is onbekend.³⁰ Fitochromogene kodeer 'n familie fotoreseptore en in *Arabidopsis*, 'n plant wat intensief bestudeer is, word die apoprotein (polipeptied) gekodeer deur vyf gene naamlik *PHYA*, *-B*, *-C*, *-D* en *-E*.³⁰ Basisvolgordes verwant aan genoemde gene is in spesies wat wissel van alge tot angiosperms gevind.³⁰ Daar is aanduidings dat die fitochroomvariante spesifieke fotosensoriese funksies besit, maar hulle regulerende meganismes van werking bly onduidelik.³⁰ Proteïen-proteïen-interaksies is uiters belangrik vir baie sellulêre seintransduksiekaskades, wat die ligseine insluit. Fitochrome moet interaksie ondergaan met proteïen(e) om inligting van lig uit die omgewing oor te dra na plantselle.³¹

Die fitochrome in *Arabidopsis*, naamlik phy A, B, C, D en E besit afsonderlike funksies. Met behulp van studies met mutante is die funksionele verskille tussen die individuele vyf fitochrome vasgestel.³²

Noemenswaardig is die feit dat fitochrome ook in ander uiteenlopende prosesse 'n rol speel, soos byvoorbeeld, slaaisaadontkieming, vinnige oop- en toemaak van die blaartjies by *Mimosa pudica* (verandering in selturgor), verlenging van blaar, blaarsteel en stingel, oopmaak van hipokotiele haak van saailinge, knoprustoestand tydens herfs, blaarafsnoering tydens herfs, sintese van antosianienkleurstowwe,² ens.

Die hipotese van die Beltsville-groep²⁵ dat die donkeromskakeling van Pfr na Pr 'n sogenaamde "uurglas" is wat vir die tydmeting verantwoordelik kan wees, word tans nie meer aanvaar nie.³³ 'n Ander kandidaat vir die tydmeganisme is die endogene horlosie of sirkardiese horlosie. Dit vertoon siklusse van ongeveer 24 uur, gewoonlik tussen 22 en 26 uur onder konstante laboratoriumtoestande. Die waarneming van ritmes in plante dateer eeue terug na Androstenes wat daaglikse blaarbeweging aangeteken het, terwyl hy saam met Alexander die Grote in opmars was. Die standhoudende ritmiese oopmaak en sluit van blare en blomme onder konstante beligting is al vir meer as twee eeue bekend en die vermoë van lig om die fase van die ritme te verander is deur de Candolle in 1832 waargeneem.³⁴ Daar is tans baie bewyse dat die sirkardiese horlosie in plante en ook in baie ander nieplantorganismes en diere werksaam is. Sover bekend, kom die verskynsel in alle eukariotiese organismes voor. Lig is die belangrikste faktor in die stel van planthorlosies.³⁵ Behalwe die rol van lig-donker-

siklusse tydens die instel van die horlosie, beïnvloed ligkwaliteit ook die periode van die horlosie.³⁵ Die horlosie loop stadiger (met ander woorde met 'n langer periode) onder laer ligintensiteite.³⁵ Intensiewe navorsing oor planthorlosies die afgelope dekade, waaronder onder andere van molekulêre en genetiese tegnieke gebruik gemaak is, het getoon dat fitochrome A en B (phy A en B) en kriptochrome 1 en 2 (cry 1 en 2) werkzaam is as deel van die insetroetes van die sirkardiese horlosie.³⁵ (Kriptochrome is flavoproteïenfotoresptore wat blou-UV-lig absorbeer). Gegewe die belangrikheid van lig tydens die regulering van die sirkardiese horlosie, is dit nie uitsonderlik nie dat verskeie fotoresptore in die horlosiekontroler funksioneer.³⁵ Dit is interessant dat alhoewel meeste van die proteïene wat gemoeid is in plantsirkardiese ritmes, oënskynlik nie gekonserveerd is in die sirkardiese sisteme van nieplantorganismes nie. Kriptochrome is as essensiële komponente van horlosiefunksie in beide *Drosophila* en muis geïdentifiseer.³⁵

Klassieke fisiologiese eksperimente met verskeie fotoperiodiese sensitiewe plante is gedoen om die tydmeteringsmeganisme te identifiseer en aan die sirkardiese horlosie te koppel. Die eksperimente het soms positiewe en soms negatiewe resultate opgelewer en die algemene konsensus onder die navorsers was dat dit nie met sekerheid gesê kan word dat die sirkardiese horlosie gemoeid is met die tydmeteringsmeganisme nie.²

Bünning,³⁶ het reeds in 1936 beweer dat die sirkardiese horlosie verantwoordelik is vir die tydmetering van blomvorming en soos reeds genoem, kon dit eksperimenteel nie bo alle twyfel vasgestel word nie, maar intensiewe navorsing met *Arabidopsis*³⁷ is uitgevoer waar analise van daglengte-onsensitiewe blomvormende ("flowering-time") mutante aangetoon het dat die sirkardiese horlosie in alle waarskynlikheid die tydskakelaar is tydens daglengtemetings. Hier is dus genetiese ondersteuning vir Bünning se hipotese. Daar is 'n hele aantal mutante wat vandag bekend is wat met tydmetering en die sirkardiese horlosie gemoeid is. Die eerste een wat geïdentifiseer is, is die *early flowering3 (elf 3)* mutant.³⁷ 'n Ander mutant is *late elongated hypocotyl (lhy)*.³⁸ Daar is nog 'n hele paar ander geenmutante wat met die horlosie gemoeid is.³⁸ Dit wil dus voorkom asof die sirkardiese horlosie wel die tydskakelaar tydens daglengtemetings is.

Genetiese en molekulêre studies in blomvorming

Die chemiese identiteit van die blomvormende sein is steeds onbekend. Dit is egter so dat groot vordering gemaak is met genetiese en molekulêre tegnieke, ten opsigte van die florigeenprobleem. Alhoewel nog in 'n vroeë stadium, word die genetiese netwerke, wat onderling reageer om blomvorming te kontroleer, opgeklare deur die analisering van blomvormende gene van *Arabidopsis*, mielies, ertjies, *Impatiens* en ander spesies.

Gevalllestudies in verskillende plante

Arabidopsis

Arabidopsis thaliana, 'n klein onkruid wat aan die koolfamilie (Brassicaceae) behoort is 'n modelplant vir genetiese en molekulêre manipulasies. Dit besit 'n klein genoom en die basisvolgordes van die DNA van die plantjie is aan die einde van Desember 2000, bepaal. Dit het 'n kort lewensiklus van ongeveer 6-8 weke vanaf ontkieming tot met die produksie van saad. Dit produseer ongeveer 20 000 klein saadjies (massa, ~20 mg elk) per plant. Groot getalle plantjies kan dus gekweek word. Dit is ook relatief maklik om mutasies te bewerkstellig deur middel van sekere chemikalieë en deur X-straalbestraling van die saad.

Studies op mutasies van die blomvormende gene ("flowering-time genes") het drie hoofroetes wat blomvorming in *Arabidopsis*

reguleer geïdentifiseer, naamlik 'n daglengtegevoelige roete, 'n outonome bevorderingsroete en 'n fitohormoonroete, (gibberellienroete of GA-roete).^{37,38,39,40}

Blomvorming by *Arabidopsis* word beduidend deur blootstelling aan langdae verhaas. Daar is twee komponente wat 'n rol speel in hierdie daglengtegevoelige roete, naamlik ligkwaliteit (golflengte lig) en die sirkardiese horlosie. Die plant se persepsie hiervan word deur fitochrome en kriptochrome bewerkstellig. Die regulering van blomvorming deur fitochroom is intensief bestudeer, alhoewel komponente van horlosieregulering van blomvorming slegs onlangs geïdentifiseer is. Die studies sluit die klonering en karakterisering van die *GIGANTEA*-geen in, wat 'n sleutelskakel voorsien tussen die horlosiegene en die blomvormende gene. Dit wil voorkom asof die geen *CONSTANS (CO)* die stroomafteiken van beide die lig en die horlosieseine is. Ektopiese uitdrukking van *CO* veroorsaak vroeë blomvorming onder kortdae. Die daglengteroeete is werkzaam deur seine (fotoperiode) wat in die blare waargeneem word waarna die boodskap na die groeipunt beweeg. Daar is egter geen bewyse dat enige een van die gene van hierdie roete, wat tot op datum gekarakteriseer is, 'n spesifieke rol in die opwekking of vervoer van die sein speel nie. Byvoorbeeld, die sleutel *CO*-geen, die stroomafteiken van die fotoperiode- en die horlosiegene, word eenvormig in beide blare en die groeipunt uitgedruk. Dit is tekenend aan 'n rol vir *CO*, by enige stap van die produksie of vervoer van 'n blaarverwekte sein, tot by ontvangs van die sein by die groeipunt.^{37,38,39,40}

Die tweede roete is die outonome bevorderingsroete, wat verantwoordelik is vir blomvorming in reaksie op interne ontwikkelingsseine. Dit is onafhanklik van omgewingsfaktore en die plant sal blom as dit 'n sekere vasgestelde aantal blare gevorm het. Verskeie gene is al in hierdie roete geïdentifiseer en een van hulle is die *FCA*-geen. Klonering en analise van die *FCA*-geen, 'n komponent van hierdie roete, het 'n rol vir posttranskripsie regulering in hierdie roete gedemonstreer. Die *FCA*-proteïene is 'n RNA-bindingsproteïene wat homologie toon met die RNA-herkenningsmotiewe van die *Drosophila*-proteïene *SX-1* en *ELAV*. Laasgenoemde proteïene funksioneer tydens die ontwikkeling van die vlieg deur alternatiewelik mRNA's te splyt in die geslagsbepaling en neuronale differensiasie roetes. Die *FCA*-transkrip self word alternatiewelik gesplyt en verhoging van sekere *FCA*-transkripsievlakke het vroeë blomvorming tot gevolg. Hierdie resultaat dui daarop dat *FCA* 'n deel van die posttranskripsie-reguleringskaskade is waar alternatiewe RNA-splyting 'n belangrike beheerpunt is.

Die werking van die outonome bevorderingsroete benodig nie die bestaan van blaar-na-groeipunt-seine nie en daar is tans geen bewyse vir so 'n seinmeganisme in *Arabidopsis* nie. Nieteenstaande is dit interessant dat dit aangetoon is dat die *FCA*-geen nie-outonoom in werking is oor sellae heen nie en dit bring die moontlikheid na vore dat dit 'n vervoerbare blomvormende sein reguleer. Dit is egter so dat *FCA* net soos *CO* alomteenwoordig is en dit dus moeilik is om die posisie van werking te bepaal.^{37,38,39}

Die outonome bevorderingsroete kan vervang word deur vernalisasie (die effek van koue op blomvorming). Dit wil voorkom asof die outonome bevorderingsroete en vernalisasie werkzaam is deur dieselfde stroomafreguleringsgeen, *FLF/FLC* wat 'n proteïen kodeer soortgelyk aan die *MADS*-domein klas reguleringsfaktore.^{37,38,39,40}

Die derde roete wat blomvorming in *Arabidopsis* bevorder, is gemoeid met die fitohormoon, gibberellien (GA). Dit word benodig vir vroeë blomvorming.

Deur 'n drievoudige mutant te skep waarin die gene van al drie roetes uitgeskakel is, kon aangetoon word dat geen ander

blomvormende roete in *Arabidopsis* werksaam is. Die plante wat hieruit ontwikkel kon glad nie blom nie. GA is vervoerbaar in die plant en is dus 'n potensiële kandidaat vir 'n blomvormende sein. Aangesien dit dwarsdeur die plant vervaardig word, is dit onwaarskynlik dat dit 'n langafstand blomvormende sein kan wees. Die feit dat GA-lose *Arabidopsis*-mutante steeds kan blom onder 'n geskikte fotoperiode, impliseer dat die daglengteroete 'n ander sein as GA gebruik.^{37,38,39}

'n Ander belangrike reguleerder van die finale stadiums van blomvorming waartydens GA ook gemoeid is, is die *LEAFY*-geen, wat 'n transkripsiefaktor kodeer.⁴³ *LEAFY* wat self 'n waarskynlike teiken van die blomvormende reguleerders is, reageer by die groeipunt en omliggende blaar primordium om *APETELA1* en blomhomeotiese gene, benodig vir blomontwikkeling, te aktiveer.^{37,38,39,40}

Ten spyte van die indrukwekkende hoeveelheid kennis wat oor die genetiese beheer van blomvorming in *Arabidopsis* versamel is, is daar baie min inligting oor die identiteit van die gene en seine wat gemoeid is met die kommunikasie vanaf die blare na die groeipunt, ten einde blomvorming te bewerkstellig.

Zea mays (mielie)⁶

'n Sleutel- blomvormende geen wat onlangs uit mielies geïsoleer is, mag die eerste leidraad van die molekulêre geaardheid van die blominduktiewe seine voorsien. Mielieplante wat mutasies in die *indeterminate1*-geen⁶ (*id1*) ondergaan het, besit nie die vermoë om normaal tot blomvorming oor te gaan nie. Die groeipunt van *id1*-mutante produseer aanhoudend blare lank na normale plante geblom het. Dit is bevind dat die *id1*-geen moontlik vir 'n transkripsiereguleerder kodeer, soortgelyk aan dié wat in *Arabidopsis* gevind is in baie van die laat blomvormende gene met soortgelyke moontlike reguleringsfunksies. Die uitdrukkingspatroon van *id1* is egter anders as enige van die uitdrukkingspatrone wat in *Arabidopsis* aangetref is. Die *id1* mRNA is beperk tot 'n spesifieke domein en die *id1* mRNA word byvoorbeeld slegs in jong blare waargeneem. Die aanwesigheid van *id1* in blare en nie in die groeipunt nie, dui daarop dat die *id1*-geen nie in die groeipunt werksaam is om die omskakeling na blomvorming te bewerkstellig nie. Dit kan egter so wees dat die *id1*-geen 'n rol speel in die regulering van 'n blomvormende stimulus, of miskien die aktiwiteit van 'n blomvormende remstof onderdruk. Hoewel die spesifieke funksie van *id1* nog onbekend is, word hierdie spesifieke navorsing voortgesit.⁶

Pisum sativum (ertjie)

Murfet⁴¹ se groep doen al vir drie dekades genetiese en meer onlangs molekulêre navorsing op die gewone tuinertjie. Meeste ertjekultivars is langdagplante. Oorentingstudies dui sterk op die bestaan van beide 'n mobiele blomvormende stimulus en 'n mobiele blomvormingsremstof. Gene wat die produksie van beide beheer is geïdentifiseer. Die stimulus is spesifiek vir die blomvormingsproses en daar word vermoed dat dit konstitueel geproduseer word. Inteenstelling hiermee beïnvloed die remstof beide reprodutiewe en vegetatiewe groei en is sterk gereguleerd. Fotoperiodiese sensitiwiteit word hoofsaaklik deur 'n fitochroom A-bemiddelde reduksie van remstofvlakke bewerkstellig. Mutante waarvan fitochroombiosintese, blominisiasie en die ontwikkeling van bloeiwyse en blomme geaffekteer is, is ook gekarakteriseer.⁴¹ Die molekulêre geaardheid van beide die stimulus en die remstof is nog nie opgeklar nie.⁴¹

Blomvorming in besonder is ook in *Impatiens* en *Antirrhinum majus* bestudeer, maar word nie hier bespreek nie. Die identiteit van die blomvormingstimulus in hierdie plante is nog nie opgeklar nie.

SAMEVATTING

In 1993 het Evans⁴² dieselfde drie aspekte naamlik die florigeenhipotese, fitochroom en die fotoperiodiese tydmetingsmeganisme en genetiese en molekulêre studies in blomvorming, in terme van Kuhn se paradigmas, ondersoek. Hy het destyds tot die gevolgtrekking gekom dat die eerste twee aspekte nog in 'n krisis is en die laaste een "groping towards a new paradigm".

Tans is die algemene konsensus dat die florigeenhipotese nog steeds in 'n krisis is, aangesien na baie jare se intensiewe soektog, die stimulus nog nie chemies gekarakteriseer is nie. Die drie sleutelteorieë oor die moontlike werking van blomvorming is, die florigeen-antiflorigeen-, "nutrient diversion"- en die "multi-factorial control" hipoteses. Die florigeen-antiflorigeen-hipotese¹¹ postuleer dat twee eenvoudige chemiese verbindings universeel voorkom en gemoeid is by blomvorming, maar hierdie teorie is hoofsaaklik gebaseer op entingseksperimente, en dit is nie oortuigende bewyse daarvan nie, aangesien enting slegs moontlik is tussen naverwante spesies en dit te wagte is dat die geaardheid van die blomvormende seine gekonserveer mag wees in sulke spesies. Die "nutrient diversion"-hipotese¹² word ook gediskrediteer,⁴² aangesien die suikers in die floëem nie die stimulus is nie. Die "multifactorial control" model van Bernier,¹³ probeer om die uiteenlopende blomvormende verskynsels betrokke by blomvorming wat in 'n verskeidenheid spesies waargeneem word deur die gesamentlike werking van groeireguleerders, assimilate, promotors en remstowwe, te verklaar. Genoemde model is die meer aanvaarbare een en dit word deur molekulêre genetica ondersteun.³⁷

Wat die tydmetingsmeganisme en fitochroom betref is dit met groot sekerheid nou duidelik dat die waarskynlike meganisme die sirkardiese horlosie en fitochroom sowel as kriptochroom insluit. Hierdie aspek van blomvorming is dus nie meer in krisis nie.

Laastens is daar nog min inligting oor die identiteit van die gene en seine wat gemoeid is met die kommunikasie vanaf die blare na die groeipunt waar die blomme geïnisieer word ten spyte van baie vordering wat met genetiese en molekulêre studies van die florigeenprobleem gemaak is. Ons kan egter sê dat die toekoms van hierdie tipe studies rooskleurig daar uitsien en ons kan soos Evans sê dit is "groping towards a new paradigm".

Dit is egter so dat baie vrae onbeantwoord bly. Byvoorbeeld, hoe universeel is die blomvormende sein? Watter gene vir die kontrole van blomvorming is gekonserveer onder spesies en watter is uniek tot 'n sekere spesies? Met die uitbreiding van genetiese studies onder verskillende spesies is dit moontlik om die gene, van verskillende spesies met soortgelyke funksies by die inisiering van blomvorming, te identifiseer. Dit mag lei tot die uiteindelijke identifikasie van die sein(e) wat by blomvorming gemoeid is.

SUMMARY

The phenomenon of photoperiodism is illustrated by short-day plants (SDPs) and long-day plants (LDPs). SDPs are actually long-night plants and LDPs are short-night plants. The length of the critical dark period is important, since the irradiation with light in the middle of the dark period affects flowering in both SDPs and LDPs. (Flowering is inhibited and promoted, respectively). This is called the "night break" (see later). There is evidence that during the dark and light periods (inductive conditions) in a 24h cycle, a flowering signal is produced in the leaves and translocated to the apex.¹⁻⁶ The hypothetical flowering stimulus is called "florigen".³ (Under non-inductive

conditions inhibitors are produced in the leaves).^{1,2,4}

However the nature of the transmissible signal(s) is still controversial.^{13,33} Three major hypotheses attempt to explain the chemical control of the transition to flowering. Lang¹¹ advocates the “florigen/antiflorigen” concept, which proposes that the floral promoter and inhibitor are each a simple, specific, and universal hormone that remains to be isolated and identified. Sachs and Hackett¹² proposed the “nutrient diversion” hypothesis, which postulates that floral induction, whatever the nature of any environmental factors involved, is a means of modifying the source/sink relationships within the plant in such a way that the shoot apex receives a better supply of assimilates than under non-inductive conditions. Finally, there is the theory of “multifactorial control” as postulated by Bernier¹³ which states that several chemicals, assimilates and known phytohormones, promoters and inhibitors participate in floral induction. This last theory is accepted as the more plausible by most researchers.^{14,16,37} A model for the production of the flowering signal(s) is postulated, in which a gibberellin, prostaglandin and cyclic-AMP play a role in the flowering of *Pharbitis nil*.¹⁶ However, a flowering stimulus has thus far not been positively identified.

Phytochrome was discovered in 1952 after about a decade of research by the Beltsville^{25,26} group who used the “night break” phenomenon, by irradiating leaves of plants, with different wavelengths of light (spectrograph), in the middle of the critical dark period in order to establish an action spectrum²⁴ and later to deduce the structure of the photoreceptor.²⁸ Phytochrome (P) is the primary photoreceptor involved in photo regulated growth and development.^{24-26, 28-30} The discovery led to the formulation of a model; Pr absorbs red light (660 nm) and Pfr absorbs far-red light (720 nm). Red light converts Pr to Pfr and far-red light converts Pfr to Pr. There are thus two repeatedly photo reversible forms. In darkness Pfr is spontaneously converted to Pr (see later). Pfr is believed to be the physiological active form. Phytochrome is a dimer composed of two polypeptides (apoprotein), each carrying a covalently linked tetrapyrrole chromophore (photoreceptor).³⁰ Phytochrome genes encode a small family of photoreceptors. In *Arabidopsis*,³⁰ the apoprotein is encoded by five genes designated *PHYA*, *-B*, *-C*, *-D* and *-E*. The five phytochromes are designated phyA-B-C-D and -E. The five different phytochromes have different functions in the plant.

A major unresolved question about the mechanism of flowering is the nature of the timing mechanism determining photoperiodic response. The Beltsville²⁵ group proposed that as Pfr reverts to Pr in the dark, Pr accumulates and this implies that changes in the levels of Pfr or Pr could be the biochemical timing mechanism. Since its original proposal this idea has been challenged and it is currently not accepted.³³

The circadian clock is another candidate to explain the timing mechanism of flowering. The existence of endogenous rhythms in plants is beyond question, yet the role of these rhythms in photoperiodism has been unclear.³³ Since the 1930s³⁶ it has been suggested that the circadian clock is involved in photoperiodic time measurement, but the underlying mechanism was unclear.³³ However, recently it has been shown in *Arabidopsis* that the clock is involved in the timing mechanism, together with the photoreceptors, phytochromes A and B and cryptochromes 1 and 2.³⁵ So it seems that this problem has been resolved at last.

More recent insights about the regulatory networks controlling flowering have come from genetic and molecular studies of the model plant *Arabidopsis*. Mutants in the flowering-time genes have defined three main pathways that regulate the flowering transition in *Arabidopsis*: a day-length response pathway (*Arabidopsis* is a long-day plant), an autonomous

promotion pathway and a gibberellin (GA) phytohormone pathway.^{38,39,40}

There are two components to the day-length response pathway, namely, light quality and the circadian clock. The plant's perception by these are mediated by phytochromes and cryptochromes.^{38,39} The second pathway is the autonomous promotion pathway, which is required for flowering in response to internal developmental signals.^{38,39} Several genes in this pathway have been described.^{38,39} The third pathway that promotes flowering in *Arabidopsis* involves the phytohormone, GA, which is required for early flowering.^{38,39,43}

A key flowering-time gene recently isolated from maize (*Zea mays*) could provide the first clues about the molecular nature of floral inductive signals.⁶ Maize plants that have mutations in the *indeterminate1 (id1)* gene are unable to undergo a normal transition to flowering.⁶ This gene regulated the production of a transmissible signal in the leaf that elicits the transformation of the shoot apex to reproductive development.⁶

Murfet and co-workers⁴¹ have done interesting studies on the pea plant. They performed grafting and genetic experiments and thus bridging physiological and genetic studies. They identified several genes that are required to mediate the transition to flowering. Some of these genes act in leaves to produce a floral stimulus (or to inhibit a promoter of vegetative growth), whereas other genes function at the apex to mediate responsiveness to external signals.⁴¹ They have also identified a mobile inhibitor of flowering in the leaf.⁴¹

Early attempts to isolate and characterise flower-inducing compounds by biochemical means are giving way to the molecular characterisation of the genes that control the transition to flowering. The outlook is promising and the elusive flowering-inducer(s) could be characterised in the near future.

LITERATUURVERWYSINGS

- Lang, A. (1965). Physiology of flower initiation. In *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Ruhland, W. ed. vol. XV/1. pp. 1379-1536 (Springer-Verlag, Berlin).
- Vince-Prue, D. (1975). *Photoperiodism in Plants*. (McGraw-Hill, London).
- Chailakhyan, M. Kh. (1937). Concerning the hormonal nature of plant development processes. *C.R. (Doklady) Acad. Sci. URSS*. 16. 227-230.
- Lang, A., Chailakhyan, M. Kh., Frolova, I.A. (1977). Promotion and inhibition of flower formation in day neutral plants in grafts with a short-day plant and a long-day plant. *Proc. Natn. Acad. Sci. USA*. 74. 2412-2416.
- Zeevaart, J.A.D. (1955). Flower formation as studied by grafting. *Meded. Landbouwhoges. Wageningen*. 58. 1-88.
- Colasanti, J., Yuan, Z., Sundaresan, V. (1998). The *indeterminate* gene encodes a zinc finger protein and regulates a leaf-generated signal required for the transition to flowering in maize. *Cell*. 93. 593-603.
- Bonner, J., Liverman, J. (1949). Hormonal control of flower initiation. In *Growth and Differentiation in Plants*. Loomis, W.E. ed. pp. 283-303. (Iowa State College Press, Ames, Iowa).
- Lincoln, R.G., Cunningham, A. (1964). Evidence for a florigenic acid. *Nature*. 202. 559-561.
- Takimoto, A., Kaihara, S. (1990). Production of the water-extractable flower-inducing substance(s) in *Lemna*. *Plant Cell Physiol*. 31. 887-891.
- Kaihara, S., Kozaki, A., Takimoto, A. (1989). Flower-inducing activity of water extracts of various plant species, in particular *Pharbitis nil*. *Plant Cell Physiol*. 30. 1023-1028.
- Lang, A. (1984). Die photoperiodische Regulation von Förderung und Hemmung der Blüthenbildung. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 97. 293-314.
- Sachs, R.M., Hackett, W.P. (1983). Source-sink relationships in flowering. In *Strategies of Plant Reproduction*. Meudt, W.J. ed.

- pp. 263-272. (Allenheld, Osmun.).
13. Bernier, G., Havelange, A., Houssa, C., Petitjean, A., Lejeune, P. (1993). Physiological signals that induce flowering. *Plant Cell*. 5. 1147-1155.
 14. Shinozaki, M., Ueno, E., Fujinami, M., Kasuya, K. (1998). Biochemistry of short-day and long-day flowering in *Pharbitis nil*. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 67. 1134-1138.
 15. Schwabe, W.W. (1984). Photoperiodic induction – flower inhibiting substances. In *Light and the Flowering Process*. Vince-Prue, D., Thomas, B., Cockshull, K.E. eds. pp. 143-153 (Academic Press, London).
 16. Groenewald, E.G., van der Westhuizen, A.J. (2001). The flowering stimulus and possible involvement of prostaglandins in the flowering of *Pharbitis nil*. *S. Afr. J. Sci.* 97. 313-317.
 17. Attrep, K.A., Mariani, J.M., Attrep, M. (1973). Search for prostaglandin A₁ in onion. *Lipids*. 8. 484-486.
 18. Groenewald, E.G., van der Westhuizen, A.J. (1997). Prostaglandins and related substances in plants. *Bot. Rev.* 63. 199-220.
 19. Cleland, C.F., Ajami, A. (1974). Identification of the flower-inducing factor isolated from aphid honey-dew as being salicylic acid. *Plant Physiol.* 54. 904-906.
 20. Raskin, I. (1992). Role of salicylic acid in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* 43. 439-463.
 21. Janistyn, B. (1982). Gaschromatographic-mass spectroscopic identification of prostaglandin F_{2a} in flowering *Kalanchoe blossfeldiana* v. Poelln. *Planta*. 154. 485-487.
 22. Flint, L.H., McAlister, E.D. (1935). Wave lengths of radiation in the visible spectrum inhibiting the germination of light-sensitive lettuce seed. *Smiths. Misc. Collect.* 94.(5). 1-11.
 23. Hamner, K.C., Bonner, J. (1938). Photoperiodism in relation to hormones as factors in floral initiation and development. *Bot. Gaz.* 100. 388-431.
 24. Parker, M.W., Hendricks, S.B., Borthwick, H.A., Scully, J. (1946). Action spectrum for the photoperiodic control of floral initiation of short-day plants. *Bot. Gaz.* 108. 1-26.
 25. Borthwick, H.A. Hendricks, S.B., Parker, M.W. (1952). The reaction controlling floral initiation. *Proc. Natn. Acad. Sci. USA.* 38. 929-933.
 26. Borthwick, H.A. Hendricks, S.B., Parker, M.W., Toole, E.H., Toole, V.K. (1952). Action of light on lettuce-seed germination. *Bot. Gaz.* 115. 205-225.
 27. Smith, H. (1983). Is Pfr the active form of phytochrome? *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 303. 443-452.
 28. Butler, W.L., Norris, K.H., Siegelman, H.W., Hendricks, S.B. (1959). Detection, assay and preliminary purification of the pigment controlling photoresponsive development of plants. *Proc. Natn. Acad. Sci.* 25. 1703-1708.
 29. Furuya, M. (1993). Phytochromes: Their molecular species, gene families and functions. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 44. 617-645.
 30. Quail, P.H., Boylan, M.T. Parks, B.M., Short, T.W., Xu, Y., Wagner, D. (1995). Phytochromes: Photosensory perception and signal transduction. *Science*. 268. 675-680.
 31. Furuya, M., Kim, B.C. (2000). Do phytochromes interact with diverse partners? *Trends Plant Sci.* 5. 87-89.
 32. Deng, X.W., Quail, P.H. (1999). Signalling in light-controlled development. *Cell. Dev. Biol.* 10. 121-129.
 33. O'Neill, S.D. (1992). The photoperiodic control of flowering: Progress toward understanding the mechanism of induction. *Photochem. Photobiol.* 56. 789-801.
 34. Clayton, R.K. (1971). *Light and living matter, volume 2: The biological part.* (McGraw-Hill, Inc.).
 35. Barak, S., Tobin, E.M., Andronis, C., Sugano, S., Green, R.M. (2000). All in good time: the *Arabidopsis* circadian clock. *Trends Plant Sci.* 5. 517-522.
 36. Bunning, E. (1936). Die endogene Tagesrhythmik als Grundlage der photoperiodischen Reaktion. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 54. 590-607.
 37. Levy, Y.Y., Dean, C. (1998). Control of flowering time. *Curr. Opin. Plant Biol.* 1. 49-54.
 38. Reeves, P.H., Coupland, G. (2000). Response of plant development to environment: control of flowering by daylength and temperature. *Curr. Opin. Plant Biol.* 3. 37-42.
 39. Colasanti, J., Sundaresan, V. (2000). "Florigen" enters the molecular age: long-distance signals that cause plants to flower. *Trends Biochem. Sci.* 25. 236-240.
 40. Hempel, F.D., Welch, D.R., Feldman, L.J. (2000). Floral induction and determination: where is flowering controlled? *Trends Plant Sci.* 5. 17-21.
 41. Weller, J.L., Reid, J.B., Taylor, S.A., Murfet, I.C. (1997). The genetic control of flowering in pea. *Trends Plant Sci.* 2. 412-418.
 42. Evans, L.T. (1993). The physiology of flower induction – Paradigms lost and paradigms regained. *Aust. J. Plant Physiol.* 20. 655-660.
 43. Blazquez, M.A., Green, R., Nilsson, O., Sussman, M.R., Weigel, D. (1998). Gibberellins promote flowering of *Arabidopsis* by activating the *LEAFY* promoter. *Plant Cell*. 10. 791-800.

WOORDELYS

- KDP:** Kortdagplant sal blom as die dae korter as 'n sekere maksimum is en gevolglik die nagte langer as 'n sekere minimum is. Dit is verskillend vir verskillende plante, bv. *Pharbitis nil* sal blom in 8h dae en 16h nagte, en sal vegetatief wees in 16h dae en 8h nagte.
- LDP:** Langdagplant sal blom as die dae langer as 'n sekere minimum is. Hulle is dus kortnagplante. Dit is ook verskillend vir verskillende plante. *Arabidopsis thaliana* is 'n LDP.
- Sikliese AMP:** 3',5-sikliese adenosienmonofosfaat
- ATP:** Adenosientrifosfaat
- Assimilate:** Die kollektiewe term van fotosintese produkte
- RNA:** Ribonukleïensuur
- Gibberellien (GA):** Fitohormoon
- mRNA:** Boodskapper-RNA

**AMIE V.D. WESTHUIZEN**

Amie v.d. Westhuizen is professor in plantfisiologie-biochemie. Hy is die afgelope 25 jaar verbonde aan die Departement Plantkunde van die Vrystaatse Universiteit en het sy Ph.D.-graad aan die Vrystaatse Universiteit verwerf. Hy doen die afgelope tien jaar navorsing oor plantverdedigingsmeganismes en het talle publikasies oor dié onderwerp die lig laat sien. Hy het al by verskeie geleenthede laboratoriums in Duitsland besoek en navorsing daar gedoen en het o.a. die Duitse DAAD-beurs ontvang.

**ESTIENNE GROENEWALD**

Estienne Groenewald was vir 25 jaar verbonde aan die Departement Plantkunde, UV. Hy het aan die Universiteite Pretoria, McMaster en "Michigan State" studeer en die D.Sc.-graad aan Tukkies verwerf. Hy is outeur en mede-outeur van ongeveer 40 wetenskaplike publikasies. Sy belangstelling is die fisiologie en biochemie van blomvorming. Hy is een van die ontdekkers van prostaglandiene in plante. Hy is tans afgetree en tydelik werksaam in die Departement Plantkunde.