View metadata, citation and similar papers at core.ac.uk

brought to you by CORE

provided by Crossref

Die florigeenraaisel

EG GROENEWALD EN AJ VAN DER WESTHUIZEN
Departement Plantwetenskappe (Plantkunde), Universiteit van die Vrystaat, Bloemfontein.

UITTREKSEL
Ten einde blomvorming te bewerkstellig, is verskillende toedienings van chemikalieë deur verskeie navorsers uitgetoets. Stowwe wat uitgetoets was, is onder andere ouksiene, gibberellien, sitokiniene, absisiensuur, prostaglandiene, melatonien. Almal het 'n invloed op blomvorming gehad. Met behulp van molekulêre-genetiese navorsing is vasgestel dat die produk van sekere gene, naamlik CONSTANS (CO) en FLOWERING LOCUS T (FT) die blomvormende stimulus mag wees. Dit mag 'n peptied of mRNA wees.

ABSTRACT
The florigen mystery
In order to obtain flowering, different applications of chemicals on plants were tested by several researchers. Substances that were tested were, amongst others, auxin, gibberellin, cytokinin, abscisic acid, prostaglandin; melatonin. All had an effect on flowering. With the aid of molecular-genetic research it was established that the product of certain genes, namely CONSTANS (CO) and FLOWERING LOCUS T (FT) could be the flowering stimulus. It could be a peptide or mRNA.

INLEIDING

Blomvorming is waarskynlik 'n komplekse biochemies-fisiologiese proses wat nog nie goed verstaan word nie, waarin 'n aantal verskillende rolspelers 'n aandeel het en waarvan die stimulus nog nie met sekerheid geïdentifiseer is nie. Fotoperiodiese plante kan in twee hoofgroepe ingedeel word, naamlik kortdagplante (KDP) en langdagplante (LDP). KDP sal blom as die daglengte korter is as 'n sekere kritieke lengte wat verskillend is vir verskillende plantsoorte, terwyl LDP sal blom as die daglengte langer is as 'n sekere kritieke lengte en dit is ook verskillend vir verskillende plantsoorte. (Alhoewel konvensionele terminologie verwys na daglengte, is dit die kritieke donkerperiode wat eintlik belangrik is.)

Dekades gelede is waargeneem dat 'n blomvormende faktor in die blare van fotoperiodies sensitiewe plante gevorm word wat na die groeipunt vervoer word om blomvorming te bewerkstellig.[1-3] In 1937 het die Russiese plantfisioloog, Chailakhyan,[4] die naam "florigeen" aan die vervoerbare hipotetiese stof gegee. Verder is dit waargeneem dat daar in die blare van plante wat onder 'n ongunstige fotoperiode verkeer 'n remstof gevorm word wat blomvorming inhibeer. Tot op datum kon die geaardheid van die blomvormende stimulus, na baie pogings, nie met sekerheid bepaal word nie en dit het die Heilige Graal van plantfisiologie geword. Tans word daar baie navorsing gedoen deur 'n aantal navorsers wat op verskillende aspekte van die probleem werk.[5,6,7,8]

DIE SOEKTOG NA DIE BLOMVORMENDE FAKTOR(E)

Baie verskillende tegnieke is in die soektog na die ontwykende florigeen aangewend. 'n Groot verskeidenheid uiteenlopende stowwe het blomvorming beïnvloed, gerem of gestimuleer. Van die ouer literatuur in hierdie verband kom voor in oorsigartikels van Zeevaart (1976)[9] asook Groenewald en Van der Westhuizen (2003).[3]

Daar is drie sleutelteorieë oor die florigeenhipotese. Lang[1,2] het die "florigeen-antiflorigeen" teorie gepostuleer, wat hoofsaaklik gebaseer is op entingseksperimente. Dit is bevind dat blomvorming bewerkstellig kan word deur blare wat aan induserende fotoperiodes blootgestel is, op plante wat nie geïnduseer is nie, te ent. Lang et al.[2] het in hierdie verband 'n interessante eksperiment uitgevoer waarin 'n vervoerbare blomvormende stimulus, en ook 'n

remstof of remstowwe wat in nie-geïduseerde blare gevorm word, aangetoon is. Hulle het plante van beide kortdag-(KD) en langdag-(LD) kultivars van tabak op 'n dagneutrale (DN) kultivar geënt. Plante is onder verskillende ligtoestande gekweek. 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. Verder is 'n LD-tabakkultivar op 'n DN-tabakkultivar geënt en daar is bevind dat wanneer LD-ente onder LD-toestande gehou is, blomvorming van die DN-kultivar min of glad nie gerem is nie. Onder KD-toestande (nie-induktiewe) het die LD-tabak die blomvorming van die DN-onderstam verhoed. Dit dui dus op 'n remstof ("antiflorigeen") of remstowwe wat in die blare gevorm word en na die groeipunt vervoer word, of dit mag wees dat die remstowwe blomvorming rem deur die biosintese van die blomvormende stof in die blaar te rem. Volgens Lang[1,2] se postulaat is "florigeen" 'n eenvoudige verbinding wat in plante voorkom en "antiflorigeen" is enersyds ook 'n eenvoudige verbinding en albei moet nog ontdek word.

Hoewel florigeen en antiflorigeen nog nie ontdek is nie, is daar sekere plantsoorte, veral roset LD-plantsoorte, wat deur gibberelliene geïnduseer kan word (kyk later), maar dit geld egter nie vir alle fotoperiodies-sensitiewe plantsoorte nie, veral nie vir sekere KD-plantsoorte nie. Dit is volgens definisies dus nie "florigeen" nie.

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 stingelgroeipunt 'n bepaalde vlak bereik het. Volgens hierdie teorie is dit veral die suikers wat 'n rol speel.

Die derde teorie is dié van Bernier[13] wat postuleer dat blomvorming die gevolg is van die interaksie van bestaande planthormone, promotors, inhibeerders en assimilate. Dit is die sogenaamde "multifactorial control" teorie.

Die planthormone (groeireguleerders)

Met die ontdekking van die vyf klassieke planthormoongroepe, naamlik ouksiene, gibberelliene, sitokiniene, absisiensuur en etileen, is eksperimente uitgevoer om hulle uitwerking op blomvorming te toets.[9] Daar is bevind dat veral gibberellien (GA_3) belowend is, terwyl die ander verbindings minder belowend is. Etileen het egter 'n rol gespeel by die Bromeliaceae (onder andere pynappel).

Gibberelliene

Wat die gibberellien (GA_3) betref, het Lang[1] alreeds in die vroeë jare vyftigs van die vorige eeu vasgestel dat GA_3 blomvorming by sekere roset LD-plantsoorte induseer en ook verder dat dit blomvorming by sekere plantsoorte wat 'n koue behoefte het om te kan blom (vernalisasie), stimuleer. Lang[1] het 'n lys van LD-plante wat onder KD-toestande geïnduseer kan word deur toediening van GA_3, opgestel. Daar is 18 verskillende families. Onder hierdie plante is die bekende LD-plante *Hyoscyamus niger*, *Petunia hybrida*, en andere.

In die geval van die LDP, *Lolium temulentum*, het GA ook blomvorming onder KD-toestande geïnduseer. Genoemde plant kan geïnduseer word om te blom deur 'n kritiese daglengte van 16 uur of langer in 'n 24h lig/donker siklus. Slegs 'n enkele siklus is genoegsaam vir blomvorming. Die plant is goed bestudeer deur 'n aantal navorsers en veral King en Evans[10] het baanbrekerswerk op *L. temulentum* uitgevoer. Deur gibberellien noukeurig te bepaal (ng- en pg-konsentrasies) is vasgestel dat endogene gibberelliene (GA_5 en GA_6) 'n deurslaggewende rol in die induksie van blomvorming by hierdie plant speel. Die twee gibberelliene in die blare het spoedig na LD-induksie verhoog. GA_5 en GA_6 beweeg na die stingelgroeipunt teen die tyd dat blomvorming net waargeneem kan word en die konsentrasie GA is genoegsaam by die stingelgroeipunt om blomvorming te veroorsaak. Dit is dus duidelik dat GA_5 en GA_6 die rol van die blomvormende stimulus by *L. temulentum* vervul. Verder is waargeneem dat genoemde twee

gibberelliene nie deur 2-oksidase ensieme in die plant afgebreek word nie. In teenstelling veroorsaak GA_1 en GA_4 stingelverlenging, maar is waarskynlik onaktief in die verandering van ’n vegetatiewe knop tot ’n blomvormende knop, as gevolg van die afbraak van die twee molekule. Dit is egter so dat GA_4 aktief kan wees tydens blomvorming indien dit teen 2-oksidase ensieme beskerm word. Later in die ontwikkeling van die bloeiwyse kan GA_1 en GA_4 in die stingelgroeipunt waargeneem word en indien onder genoemde toestande toegedien, induseer hulle blomvorming onder nie-induktiewe toestande. Die 2-oksidase beperkingstoegang tot die stingelgroeipunte het waarskynlik op hierdie tydstip afgeneem, sodat daar ’n tweede LD-gereguleerde endogene GA-werking intree.

Navorsing op die gibberelliene by grasse en graangewasse, dui daarop dat blomvorming in die toekoms moontlik beheer sal kan word deur die toediening van genoemde verbindings.[10] Die genoemde gibberelliene is per definisie dus nie florigeen nie.

Ten einde ’n hipotese op te stel oor die probleem dat gibberelliene roset LD-plante induseer om te blom onder nie-induktiewe toestande, maar by KD-plante met ’n ontwikkelde stingel veroorsaak GA nie blomvorming nie, het Chailakhyan[11] gepostuleer dat blomvorming in twee stadia plaasvind, naamlik florigeen bestaande uit ’n bikomponentkompleks, gibberelliene en ’n hipotetiese stof, antesin. Gibberellien bevorder vorming van die blomsteel (1e stadium) en antesin is verantwoordelik vir die vorming van blomme (2e stadium). In die langdagrosetplante, byvoorbeeld *Rudbeckia bicolor*, kan blomvorming aangeskakel word deur toegediende GA, wat impliseer dat daar genoegsame antesin aanwesig is. In teenstelling met kortdagplante met ’n ontwikkelde stingel, byvoorbeeld *Perilla nankinensis*, veroorsaak die GA-behandeling nie blomvorming nie en dit impliseer dat antesin in hierdie groep plante nie genoegsaam aanwesig is nie. Antesin is tot dusver nog nie geïdentifiseer nie.

Dit is dus duidelik uit bostaande dat hierdie hipotese ons nog nie nader bring aan die “florigeen-antiflorigeen” teorie nie en dat gibberellien nie florigeen is nie.

Gibberellien speel verder ook ’n rol by die modelplant, *Arabidopsis*[3], soos vasgestel onder andere deur middel van molekulêre genetika. *Arabidopsis* is ’n langdagplant en die toediening van GA_3 bevorder blomvorming – veral onder nie-induktiewe toestande (KDe). Daar is ook vasgestel dat mutasies wat gene beïnvloed wat vir GA-biosintese benodig word, blomvorming vertraag, veral onder KDe.[7] Behalwe die GA-roete wat blomvorming beheer, is daar ook nog drie ander hoofroetes wat ’n rol speel in die ingewikkelde blomvormingsprosesse wat kenmerkend is van *Arabidopsis* (kyk later). Die vraag kan gevra word: “Speel GA ’n sleutelrol tesame met die drie ander hoof blomvormingsroetes?” Volgens Lang[1] se definisie, is dit nie florigeen nie.

By die KD-plant *Pharbitis nil*[14] speel GA_3 ook ’n rol by blomvorming. Daar is deur verskeie navorsers bevind dat sekere remstowwe van GA-biosintese blomvorming en stingelgroei gerem het. Dié invloed kon deur die toediening van GA_3 omgekeer word. Die gevolgtrekking is gemaak dat GA_3 nie fotoperiodiese induksie vervang nie, maar nodig is vir blomvorming.[14] ’n Hipotese is toe opgestel deur Groenewald en Van der Westhuizen.[14] Hiervolgens is daar ’n interaksie tussen ’n gibberellien en ’n prostaglandien in die plasmamembraan van die blaar van *P. nil.*, met die gevolg dat sikliese adenosien monofosfaat (c-AMP) gevorm word met die resultaat dat ’n kaskade van reaksies ’n aanvang neem in die sitosol. Gibberellien (fitohormoon) is die eerste boodskapper en c-AMP is die tweede boodskapper. Een of meer van die produkte van die kaskade reaksies mag die vervoerbare blomvormingstimulus wees.[3,14] In hierdie geval is dit onbekend wat die geaardheid van die blomvormende verbinding is.

Ouksien

Daar is bevind dat ouksien (IAA) (indool-3-asynsuur) ’n rol by die fotoperiodiese induksie van blomvorming by die KDP *Pharbitis nil*[15] speel. Die endogene IAA-inhoud in die saadlobbe (eerste blare) is laag voor en gedurende die eerste helfte van die induktiewe 16h donkerperiode. Vanaf die 8e tot die 12e uur het die vlak van IAA toegeneem en daarna het dit gedaal teen die einde van die donkerperiode. Verder is bevind dat die toediening van IAA aan die saadlobbe voor en tydens die eerste helfte van die induktiewe donkerperiode blomknopvorming rem. Die toediening van IAA op die stingelgroeipunt het ook blomvorming gerem. Uit bogenoemde is dit dus duidelik dat IAA ’n remstof van blomvorming is by *P. nil*.

Sitokiniene

’n Ander planthormoon wat moontlik ’n rol kan speel by blomvorming, is sitokinien. Henson en Wareing[16] het in die negentien-sewentigs voorgestel dat sitokiniene ’n rol speel by blomvorming van die KDP *Xanthium strumarium*. In 1988 het Bernier[17] se groep met die LDP *Sinapis alba* bevind dat sitokinienkonsentrasies tydens die induktiewe fotoperiode toeneem, en dat die vloei van veral sitokiniene na die stingelgroeipunt toegeneem het.

Eksperimente met die KDP *Chenopodium rubrum* en die LDP, *Chenopodium murale* waarin sitokiniene tydens blomvorming ’n rol speel, is uitgevoer en beskryf.[18] Die veranderings in die vlakke en vloei van sitokiniene in genoemde plante is bepaal. In beide spesies het die sitokiniene (zeatien, Z, zeatien ribosied, ZR, isopenteniel-adenien, iP en isopenteniel-adenosien, iPA) se vlakke in blare, stingels en wortels afgeneem tydens die donkerperiode en toegeneem na die oorspronklike vlak tydens die ligperiode. Genoemde vlakke is gehandhaaf sonder enige veranderings onder aanhoudende beligting. Dit beteken dat die veranderings in sitokinienvlakke met die fotoperiode gekorreleer is en nie direk met blominduksie gekoppel is nie. Dit is egter so dat in die apikale stingelknoppe (2-4 mm) van beide spesies ’n verhoging in die sitokinienkonsentrasie tydens die induktiewe behandeling waargeneem is. In *C. rubrum* is ’n vinnige akkumulasie tydens die induktiewe donkerperiode waargeneem, terwyl in *C. murale* ’n stadiger akkumulasie plaasgevind het. Die veranderings in die sitokinieninhoud van die wortel en blaar se geleidingsweefsel in beide spesies is ook bestudeer. In *C. rubrum*, was die sitokinieninhoud in beide xileem- en floëemsap teen die einde van die induktiewe donkerperiode aansienlik hoër. Dit is egter so dat hierdie verhoging van verbygaande aard was, aangesien dit na 12h lig verdwyn het. Dit is verhoed deur ’n 15 minute rooiligonderbreking (660 nm) toe te pas aan die einde van die sesde donkeruur. Die invloed van die rooiligonderbreking is teengewerk deur 30 minute bestraling met vêr-rooilig (730 nm) onmiddellik na die rooiligbestraling. Dit alles dui op die gemoeidheid van fitochroom in die regulering van sitokinienvervoer. In die vegetatiewe plante van *C. murale* was sitokinienvlakke in die xileemsap laer teen die einde van die ligperiode in vergelyking met die einde van die donkerperiode. In geïnduseerde plante was die sitokinienvlakke in die xileemsap baie soortgelyk aan die van nie-geïnduseerde kontroleplante. Aan die ander kant het die sitokinieninhoud in die floëemsap effens gewissel as gevolg van die blootstelling van die vegetatiewe plante aan lig en donker, maar ’n betekenisvolle verhoging in floëemsitokinienvlakke is aangetref in geïnduseerde plante. Ons sien dus dat in beide spesies die sitokinienvervoer in die xileem deur die fotoperiode (via fitochroom) gereguleer word, terwyl die vervoer in die floëem nouer met die ontwikkelingstatus gekorreleerd is, met ander woorde met blominduksie.

Soos hierbo vermeld, het Bernier se groep[19] oor baie jare ’n reeks eksperimente met die LDP *Sinapis alba* uitgevoer en bevind dat sukrose en sitokiniene ’n rol by blomvorming speel. Die vervoer van genoemde twee stowwe vind as ’n regulerende lus plaas. Tydens lang dae vind styselmobilisering en die vorming van sukrose in die volwasse blaar plaas en die sukrose volg twee vervoerroetes vanaf die blaar, naamlik een na die apikale stingelmeristeem in die floëem en die ander na die wortel – ook deur die floëem. Hierbenewens vind vervoer van sitokiniene

(zeatienribosied en isopentenieladenienribosied) deur die xileem akropetaal vanaf die wortels na die volwasse blaar plaas. Vanaf die volwasse blaar word isopentenieladenien deur die floëem na die apikale stingelmeristeem vervoer. Die ribose word waarskynlik afgehidroliseer en die sitokinien word as isopentenieladenien na die groeipunt vervoer. Beide sukrose en sitokinien is nodig vir blomvorming. Soos afgelei kan word, vind daar komplekse biochemiese reaksies in die blare en wortels plaas en dit moet in gedagte gehou word ten einde bogenoemde model te kan verstaan. As gevolg van die studies in verband met *S. alba* en ander plantspesies, het Bernier *et al*[13] die multifaktoriale teorie van blomvorming gepostuleer, soos reeds vroeër genoem. Dit kan net hier genoem word dat die beheer van blomvorming by *Arabidopsis* multigenies en multifaktoriaal is.

Absisiensuur

’n Ander planthormoon wat moontlik ’n rol by blomvorming speel, is absisiensuur (ABA). Daar is by *Pharbitis nil*[20] bevind dat ABA ’n tweeledige rol speel. Indien ABA voor ’n induktiewe donkerbehandeling toegedien word, verlaag dit die blomvormende reaksie sonder om die kritieke naglengte te beïnvloed. As ABA toegedien word na die donkerbehandeling, versnel dit die vervoer van die blomvormende stimulus en bevorder blomvormingsreaksies by die stingelgroeipunt. Uit bogenoemde is dit duidelik dat planthormone ’n verskeidenheid rolle by verskillende plante wat blomvorming betref speel.

Sachs en Hackett[12] se hipotese oor blomvorming

Soos reeds genoem, is genoemde hipotese op die invloed van die voedingstatus van die plant gebaseer, met ander woorde die invloed van onder andere suikers by die stingelgroeipunt. Daar is onder andere deur navorsers[21] in Rusland bevind dat koolhidrate ’n rol speel by die LD rosetplant *Rudbeckia bicolor*. Indien die plant onder nie-induktiewe KD-toestande gekweek word en dan oorgeplaas word na totale donker en aanhoudend onder laasgenoemde toestande gehou word, blom die plante uiteindelik. Tydens die eerste dag in die donker (geen fotosintese) het die inhoud van glukose, sukrose en fruktose in die stingelgroeipunte drasties verhoog (glukose en sukrose sewe keer, en fruktose vier keer). Na verloop van vyf dae het die inhoud van genoemde suikers tot ’n minimum gedaal. Hierna het die inhoud van glukose verhoog, terwyl sukrose en fruktose konstant gebly het. Tegelykertyd het stysel uit die murgsone van die stingelgroeipunte verdwyn. Die resultate dui daarop dat verhoogde suikerinhoud in stingelgroeipunte kenmerkend is van blomvorming, onafhanklik van fotosintese en fotoperiodiese blominduksie.

Dit is reeds beskryf dat in die geval van *Sinapis alba,*[17,22] sukrose ’n rol speel by blomvorming. *S. alba* en *R. bicolor* is albei LD-plante, maar dit is ook by ’n KD-plant, naamlik *Perilla nankinensis,*[23] bevind dat suikers ’n rol by blomvorming speel.

’n Ander interessante geval is die rol van sukrose by die LD plant *Fuchisia hybrida.*[24] ’n Sterk korrelasie tussen blomvorming en stingelgroeipuntsukrose dui op ’n rol vir sukrose as ’n stimulus vir blomvorming in hierdie spesie. Die toediening van gibberellien (GA) aan die groeipunt het egter blomvorming gerem. Hierdie studie bevestig dat die voedingstatus van die plant belangrik is tydens blomvorming en dat GA blomvorming by hierdie spesie rem.

In die geval van die LD-gras, *Lolium temulentum* is deur Perilleux en Bernier[25] bevind dat sukrose waarskynlik ’n rol tydens blomvorming speel. Die blaarkoolhidraatstatus is ondersoek tydens induksie van blomvorming. Tydsberekeninge is verder gedoen wat betref blominduksie, stimulustranslokasie en groeipuntontwikkeling. Sukrose was die hoof suiker in die blaar eksudaat. Sukrose se inhoud het verhoog wanneer blomvorming geïnduseer is deur twee verskillende fotoperiodiese regimes. Dit is interessant aangesien bevind is dat GA_5 en GA_6 ’n deurslaggewende rol speel tydens blomvorming by *L. temulentum.*[10] Dit wil dus voorkom asof

die induksie van blomvorming hier meer gekompliseerd is en dat die voedingstatus van die plant ook ’n rol speel.

In ’n verdere interessante studie is bevind dat die C:N-verhouding in die floëemsap tydens blomvorming by die LD-plante *Sinapis alba* en *Arabidopsis thaliana*[26] verhoog. Die hoeveelhede koolhidrate en aminosure in die sap is bepaal om die organiese C:N-verhouding te bepaal. In beide spesies het die C:N-verhouding in die floëemsap drasties en vroeg tydens die induktiewe behandeling verhoog. Dit impliseer dus dat die ongelykheid in organiese C- en N-toevoer na die apikale meristeem belangrik tydens blomvorming mag wees.

Uit bogenoemde is dit duidelik dat die voedingstatus van die plant belangrik tydens blomvorming kan wees.

’n Aantal ander faktore wat ’n rol mag speel in blomvorming

Die konsep van elektriese strome

Daar word gepostuleer dat elektriese seine met die fotoperiodiese induksie van blomvorming gemoeid is, aangesien “lig-af”- en “lig-aan”-seine betekenisvolle oorgangsveranderings in transorgaanpotensiaal induseer.[27] ’n Elektriese gelykstroom (GS) word soos volg aangelê: die katode word gekoppel aan die blare en die anode aan die wortels. Die sterkte van die stroom is 3-6 µA.

By spinasie en *Chenopodium rubrum* het die elektriese stroom egter ’n remmende invloed op fotoperiodiese induksie wanneer dit tussen blaar (katode) en wortel (anode) tydens die induktiewe behandeling aangelê is. Omruiling van die elektrodes het geen invloed gehad nie.[18] Dit is interessant dat daar onlangs in Pole aangetoon is dat elektriese behandeling van winterkoring, vernalisasie (koue behoefte) gedeeltelik kan ophef.[18]

Die moontlike rol van melatonien by fotoperiodiese blominduksie

Sekere verbindings wat eers in diere ontdek is en wat fisiologies aktief is, is later ook in plante ontdek, byvoorbeeld melatonien en prostaglandiene. Melatonien speel ’n belangrike rol by die regulering van die biologiese siklus by diere. Dit het sy funksie in die brein en word afgeskei deur die pineale klier.[28]

Melatonien is die eerste keer in 1991 ontdek in sekere dinoflagellate, rooi-, bruin- en groen-alge. Eerste ontdekkings in hoër plante is die ontdekking in *Chenopodium* rubrum[29] en *Pharbitis nil.*[30] Hierna is dit in ’n verskeidenheid dikotiele en monokotiele ontdek, waaronder tamaties, tabak, komkommer en grane.[31]

Melatonien (N-asetiel-5-metoksitriptamien) is ’n eenvoudige organiese verbinding indoolderivaat. Dit is ’n hidrofobiese molekuul wat maklik biologiese membrane penetreer. In die meeste dierespesies is bevind dat melatonienproduksie in die donker gestimuleer word en in lig onderdruk word, met ander woorde dit vertoon ’n daaglikse ritme met ’n maksimum konsentrasie in die nag.[28]

Navorsing met *Chenopodium rubrum*[29] het aangetoon dat melatonienvlakke wissel op ’n daaglikse basis en ’n maksimum bereik na 4-6h donker. Die tyd van die melatonienmaksimum skuif met die lengte van die donkerperiode; hoe langer die donkerperiode, hoe later vind die maksimum plaas. Indien melatonien na die sesde uur van die donkerperiode toegedien word, veroorsaak dit ’n effense stimulasie van blomvorming. Genoemde navorsers vermoed dat melatonien met fotoperiodiese tydmeting in *C. rubrum* gemoeid is, alhoewel die meganisme van werking huidig nog nie ten volle verstaan word nie.

Die moontlike rol van prostaglandiene by blomvorming

Prostaglandiene (PGs) is 20-koolstof karboksielvetsure. Hulle is fisiologies-farmakologies aktief en is in baie lae konsentrasies werksaam.[32,33] Dit is onder andere vasgestel dat hul moontlik blomvorming by *Pharbitis nil* en *Kalanchoe blossfeldiana*, albei KDPe, beïnvloed. Verder speel hulle 'n rol by onder andere saadontkieming, ensieminduksie, fotosintese, permeabiliteit en c-AMP- en gibberellienreaksies.[32,33]

Groenewald en Visser[34] het die invloed van vier verskillende remstowwe van PG-biosintese op blomvorming by die KDP *Pharbitis nil* ondersoek. Daar is vasgestel dat al vier tot 'n meerdere of mindere mate 'n remmende invloed gehad het. Verder is vasgestel dat PG in 'n konsentrasie – wat 20-keer hoër is in plante wat kort dae ontvang het – voorkom in vergelyking met plante wat lang dae ontvang het.[35] Dit is ook vasgestel dat PGE_1 en aragidonsuur (voorloper van PG) blomvorming by *P. nil.* plantjies wat in weefselkultuur gekweek is,[36] verhaas. Daar is onder andere bevind dat salisielsuur blomvorming rem. Dit is ook bekend as 'n remstof van PG-biosintese by soogdiere.[37] Salisielsuur kom voor in *P. nil* en 'n hipotetiese skema is opgestel waar PG blomvorming tydens kort dae induseer en salisielsuur blomvorming tydens LDe[37] rem. Daar is ook onlangs vasgestel dat *P. nil* plantjies, wat in weefselkultuur gekweek is, toegediende aragidonsuur na $PGF_{2\alpha}$ en PGE_2 kan omskakel.[38]

In Duitsland het Janistyn by die KDP, *Kalanchoe blossfeldiana*, bevind dat $PGF_{2\ \alpha}$ in plante wat geblom het voorkom en nie in vegetatiewe plant nie.[39]

Dit lyk dus asof prostaglandiene moontlik by blomvorming van genoemde twee plantspesies 'n rol mag speel.

'n Vergelyking van peptiede in die floëemsap van Perilla plante wat geblom het en wat vegetatief gebly het

Navorsers[40] by die "Plant Research Laboratory", Michigan State University het met uiters sensitiewe tegnieke, peptiede in die floëemsap van *Perilla ocymoides*, wat geblom het en wat vegetatief gebly het, bepaal. Met behulp van die tegnieke wat aangewend is, kon proteïene/peptiede wat baie klein was en in baie lae konsentrasies voorgekom het, bepaal word. Sestien peptiede met massas wat gewissel het tussen 1 tot 9 kDa is in die plante wat geblom het, opgespoor. Die aminosuurvolgordes van die peptiede is bepaal en twee kon geïdentifiseer word, elf het ooreenkoms met bekende of afgeleide proteïenvolgordes vertoon en drie het geen ooreenkoms met enige bekende proteïene getoon nie. Vier van die genoemde peptiede was spesifiek, gemodifiseerd of het verhoog in plante wat geblom het, wat 'n aanduiding is van hulle moontlike rol in die induksie van blomvorming. Die aminosuurvolgordes van genoemde peptiede het ooreenkomste vertoon met twee purienpermeases, 'n proteïen met ooreenkoms met proteïenkinase-agtige proteïen en 'n proteïen met ooreenkoms met geen bekende proteïen nie.

Die rede waarom daar in bogenoemde studie na peptiede gesoek is, is dat daar vermoed word dat een of meer peptiede die blomvormende stimulus (florigeen) mag wees wat vanaf die blaar na die groeipunt vervoer word.[41] Geneties-molekulêre studies dui ook daarop dat proteïene/peptiede die aktiewe stowwe mag wees.[42]

Die invloed van katesjolamiene op fotoperiodiese induksie van blomvorming by Pharbitis nil

Die KDP *P. nil* is aangewend om die invloed van remstowwe van katesjolamien biosintese op fotoperiodiese induksie van blomvorming te ondersoek.[43] Die remstowwe was jodotirosien, metieldopa, metieltirosien en 6-hidroksidopamien. Hulle het almal blomvorming gerem wanneer dit voor of tydens 'n donkerperiode toegedien is, maar nie na die donkerbehandeling nie. Die bevindings impliseer dat genoemde verbindings die produksie van 'n blomvormende hormoon in die saadlobbe gerem het. Remstowwe wat verantwoordelik vir die afbraak van katesjolmaniene

is, byvoorbeeld SK & F52 5A amitriptilien, pargilien en gallussuur, het ook blomvorming gerem en genoemde remstowwe was doeltreffend selfs wanneer hul na die donkerperiode toegedien is. Hulle het egter nie blomvorming gerem indien hul 48h na die einde van die donkerperiode toegedien is nie. Die remstowwe wat vir die afbraak van katesjolamiene verantwoordelik is, is waarskynlik in die blomknop werksaam en rem die uiting van die blomvormende hormoon in die knop. Al die remstowwe wat aangewend is, het blomvorming gerem sonder om vegetatiewe groei te rem.

Die katesjolamiene is stowwe wat belangrik is in die dierbrein met die oordra van elektriese stroompies ("neurotransmitters"). Hulle word uit die aminosuur, tirosien, gesintetiseer en dit is nie duidelik wat hulle ander funksies in plante is nie.

Die moontlike rol van salisielsuur (2-hidroksibensoësuur) by blomvorming

Daar is onlangs deur Spaanse navorsers bevind dat salisielsuur moontlik blomvorming by *Arabidopsis*[44] stimuleer. Die bevinding was dat UV-C ligspanning die omskakeling tot blomvorming as gevolg van die werking van salisielsuur laat plaasvind. Verder is ook waargeneem dat salisielsuur blomvorming beheer in plante wat nie onder spanning verkeer nie. Dit kom voor asof die werking van salisielsuur wat blomvorming betref, met die fotoperiode en outonome roetes gemoeid is, maar dit benodig nie die funksie van die blomvormende gene CONSTANS (CO), FCA of FLOWERING LOCUS C (FLC), nie.

In die vroeë negentien-sewentigs is beweer dat salisielsuur blomvorming by die KDP, *Xanthium* bevorder, maar dit het later geblyk dat die bewerings nie gestaaf kon word nie.[32] In teenstelling hiermee is bevind dat salisielsuur blomvorming by *Pharbitis nil* (KDP) rem.[34,37,45] Die salisielsuurremming van blomvorming by *P. nil* is 'n belangrike skakel in die moontlike verklaring van die proses (blomvorming) waarin prostaglandiene dit stimuleer.[32]

GENETIESE EN MOLEKULÊRE STUDIES IN VERBAND MET BLOMVORMING

Die chemiese aard van die blomvormende stimulus is nog nie opgeklaar nie, maar deur van genetiese en molekulêre tegnieke gebruik te maak, is die navorsers vars op die spoor van florigeen. Deur die analisering van die blomvormende gene van *Arabidopsis*, mielies, ertjies, *Impatiëns* (sp.) en ander spesies, is navorsers oor die wêreld heen hoopvol dat die aard van die stimulus binnekort opgeklaar sal word. Daar is reeds baie vordering gemaak in hierdie opsig, veral in die geval van *Arabidopsis.*[46,47,42]

Studies met *Arabidopsis* spesies en mielies

Arabidopsis thaliana

Dit is die plant waarmee die meeste navorsing in hierdie opsig gedoen word. Dit is 'n modelplant en kan beskou word in dieselfde lig in die plantwêreld as wat *Drosophila* vir die dieregenetici in die negentien-twintigs beteken het. Dit besit 'n klein genoom en die basisvolgordes van sy DNA is reeds bepaal. Dit het 'n kort groeiseisoen en produseer duisende klein saadjies. Verder is dit relatief maklik om mutasies te bewerkstellig deur middel van sekere chemikalieë en deur X-straalbehandeling van die saad.

Deur die bestudering van verskillende mutasies kan genetiese netwerke wat gemoeid is met blomvorming, opgeklaar word. Uit die navorsing met *Arabidopsis* het uiters ingewikkelde genetiese roetes aan die lig gekom. Dit is tans bekend dat daar binne die model vier hoofroetes wat blomvormingstyd ("flowering time") beheer, voorkom en saamloop om die uitdrukking van gene wat die informasie ontvang van die verskillende roetes, te beheer.[6,7,8]

Die eerste roete is die fotoperiodiese roete en dit beheer die reaksie op daglengte. *Arabidopsis* is ’n LDP. Mutasies in hierdie roete kan of blomvorming onder lang dae vertraag of dit onder kort dae verhaas. Die laaste geen wat spesifiek in hierdie roete betrokke is, is CONSTANS (CO). Dit kodeer ’n sinkvingerproteïen wat transkripsie stroomaf (“downstream”) van blomvormingstydgene bevorder.[7] Genoemde fotoperiodiese roete speel waarskynlik ook ’n rol in die invloed van ligkwaliteit op blomvorming, aangesien hoë verhoudings van vêrrooi tot rooilig blomvorming bevorder en die CO-proteïen stabiliseer.[7] In hierdie verband is dit bevind dat fitochroom A (PHYA) en kriptochroom 2 (CRY2) ’n rol speel. Hulle is die rooi/vêrrooi en blou/UV-A ligdetektors, onderskeidelik. Beheer van blomvorming deur die fotoperiode word ook deur die sirkardiese horlosie beheer. Die fase daarvan word ingestel deur die dag/nag ligomgewing.[3,7]

Die tweede roete beheer die vernalisasiereaksie. In reaksie, op verlengde blootstellings aan lae temperature verminder hierdie roete die hoeveelheid mRNA wat die "MADS-BOX" transkripsiefaktor FLOWERING LOCUS C (FLC), kodeer. FLC is ’n onderdrukker van blomvorming. Dit is dus so dat vernalisasie blomvorming versnel deur die vermindering van die *FLC*-uitdrukking.

Die derde roete is die outonome een. Dit beteken die plant sal blom as dit ’n sekere grootte bereik het (volwassenheid). Hierdie derde genetiese roete reguleer ook die FLC-uitdrukking, maar onafhanklik van vernalisasie, sodat die hoë FLC-mRNA-vlakke, waargeneem in hierdie mutante, deur vernalisasie gekorrigeer kan word.

Mutasies wat betrekking het op hierdie roete bring ook veranderde blomvormingstyd as gevolg van heersende temperature mee. Dit kom voor asof die outonome roete proteïenkomplekse verteenwoordig wat gemoeid is in histoonmodifikasie en RNA- prosessering. Dit het waarskynlik ook ’n meer algemene rol anders as die beheer van die FLC-uitdrukking.

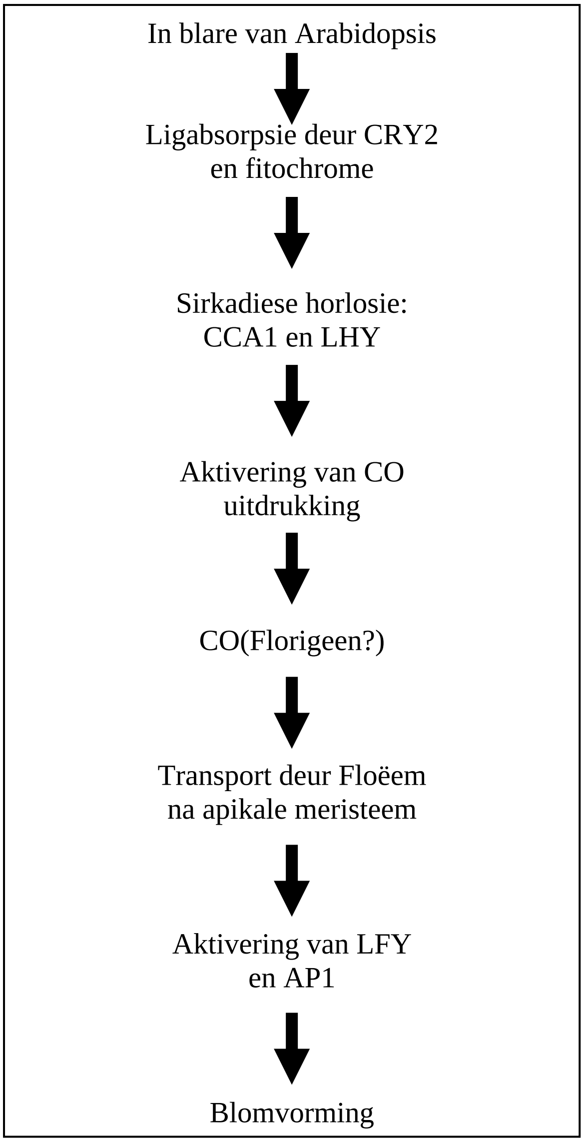
Vierdens, die toediening van die groeireguleerder GA_3 bevorder blomvorming by *Arabidopsis*, en mutasies wat gene affekteer wat benodig word vir GA-biosintese, vertraag blomvorming, veral onder kort dae.[7,8]

Bogenoemde roetes konvergeer om die uitdrukking van ’n klein groepie stroomaf gene te reguleer. Die gene word soms blomintegreerders genoem. Hierdie groep sluit in twee gene wat blomvorming bevorder, naamlik FLOWERING LOCUS T (FT) en SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO1 (SOC1) en LEAFY (LFY), ’n geen wat ’n transkripsiefaktor kodeer wat benodig word om blomidentiteit aan ontwikkelende blomprimordia oor te dra [.7,8]

Die seinkaskades wat die fotoperiodiese blomvorming by *Arabidopsis* beheer, kan soos volg opgesom word: Aan die een kant die molekulêre-genetiese kaskade waarin die transkripsionele aktivering van gene soos CO en FT in die blare deur die sirkadiese horlosie in reaksie op lang dae betrokke is. Die resultaat van hierdie geenaktivering word dan aan die apikale stingelgroeipunt, waar blommorfogenese plaasvind, oorgedra. Op watter manier die sein oorgedra word, is onbekend maar die beweging van FT-proteïen mag gemoeid wees. Aan die ander kant is die biochemiese kaskade, waarin die LD-induksie die verhoogde vervoer van sukrose, glutamien en sitokiniene na die apikale stingelgroeipunt bewerkstellig. Beide die molekulêre en biochemiese veranderings wat in die blare plaasvind as gevolg van lang dae aktiveer ’n tweede molekulêre kaskade by die apikale stingelgroeipunt. Dit lei tot die reduksie van SCHLAFMüTZE (SMZ) en SCHNARCHZAPFEN (SNZ)-uitdrukkings en tot die aktivering van SOC1-uitdrukking en die aktivering van LFY en APETALA1 (AP1), wat blommorfogenese in die groeipunt induseer. Die belangrikste onopgeloste vraag is op watter wyse interaksie plaasvind tussen die molekulêre en biochemiese response beide in die blare en die apikale stingelgroeipunt.[6,7,8,47,48]

Baie onlangs het Sweedse-Franse navorsers hulle bevindings gepubliseer in die tydskrif “Science”. Hulle bevinding is dat die mRNA van die *Arabidopsis* geen FT, beweeg van die blaar, deur die floëem na die apikale stingelgroeipunt om blomvorming te induseer. Stroomafgene word waarskynlik geaktiveer in die groeipunt, byvoorbeeld LFY en AP1.[46]

’n Vloeidiagram, wat die verskillende stappe tot blomvorming aandui, verskyn in figuur 1. Al hoe meer bewyse dui daarop dat ’n 22-nukleotied (nt) niekoderings-RNA-molekuul ’n uiters belangrike rol speel as reguleerder van geenuitdrukking in eukariote. Genoemde RNA-molekule staan bekend as mikro-RNAs (miRNAs).[49] Alhoewel dit bevind is dat miRNAs ’n rol speel in blomvorming, is dit nog nie bekend in watter genetiese roete hulle ingeskakel kan word nie.[7] Dit is so dat miRNAs sowel as mRNAs en proteïene in die floëemsap kan beweeg en ook tussen selle. Dit bring dus mee dat miRNAs as ’n potensiële nuwe klas blomvormingseine beskou kan word .[7]



Figuur 1: Vloeidiagram van prosesse wat gemoeid is met blomvorming vanaf die blaar van *Arabidopsis* tot in die groeipunt. CRY2 = CRYPTOCHROME 2. CCA1 = CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1. LHY = LATE ELONGATED HYPOCOTYL. CO = CONSTANS. LFY = LEAFY. AP1 = APETALA1. Afkortings dui op gene wat gemoeid is in die prosesse wat lei tot blomvorming.

Navorsing op mielies (Zea mays)

Analises van die INDETERMINATE (ID) geen in mielies het eerste daarop gedui dat molekulêre inligting van ’n geen wat ’n rol as ’n reguleerder van die blomvormingstimulus speel, belangrik mag wees.[3,7] Waarnemings wat gedoen is dui daarop dat ID nie die produksie van die stimulus bevorder nie, maar dit eerder in die ontwikkelende blare beheer.[7] Dis is duidelik dat die meganisme waardeur ID blomvorming beheer meer kennis van die identiteit en funksie van die betrokke gene vereis.[7]

OPSOMMING EN BESPREKING

Volgens die molekulêre-genetiese navorsing op *Arabidopsis* is dit duidelik dat die proses van blomvorming baie kompleks is, en dat daar baie geïntegreerde reaksies gemoeid is. Tans word dié proses nog nie goed verstaan nie.

Ons het ook gesien dat daar drie hoofteorieë aangaande blomvorming is, naamlik Anton Lang[1] se “florigeen-antiflorigeen” teorie, Sachs en Hackett[12] se “nutrient diversion” teorie en Bernier[13] se “multifactorial control” teorie.

Lang se hipotese is hoofsaaklik op entingseksperimente gebaseer. Die kritiek daarop is dat enting slegs moontlik is tussen naverwante spesies en dat in hierdie gevalle die blomvormende sein moontlik gekonserveerd mag wees. Dit is waar dat sekere gibberelliene blomvorming induseer, veral by sekere LDPe. ’n Voorbeeld hiervan is die LD-gras *Lolium temulatum*[10] waar GA_5 en GA_6 ’n deurslaggewende rol speel. Dit is op sigself nie ’n universele florigeen nie, maar daar kan gespekuleer word dat die gibberelliene ’n kaskade van reaksies aan die gang gesit het, waarvoor die betrokke navorsers nie gekyk het nie, of nie van bewus was nie, sodat uiteindelik ’n peptied gevorm het wat eintlik verantwoordelik is vir blomvorming. Navorsing op *Arabidopsis*[7,46] het aangedui dat ’n peptied of mRNA of miRNA die blomvormende stimulus mag wees. Daarbenewens, in die geval van *Perilla ocymoides*,[40] is bevind dat klein peptiede moontlik ’n rol by blomvorming speel. Toekomstige navorsing met ander spesies kan moontlik aandui dat sekere peptiede die blomvormende stimulus is, dit wil sê die ontdekking word van ’n universele florigeen wat Lang[1] se droom sal bewaarheid.

Wat Sachs en Hackett[12] se hipotese betref, is bevind dat koolhidrate inderdaad ’n rol speel by blomvorming. Daar is onder andere met die LDP *Rudbeckia bicolor*[21] bevind dat glukose, fruktose en sukrose ’n rol by blomvorming speel. Dit was ook die geval by *Sinapis alba*[17] en *Perilla nankinensis*.[23] ’n Interessante geval is dié van *Lolium temulentum* waar bevind is dat sukrose[25] waarskynlik ’n rol by blomvorming speel. Dit is aangetoon dat gibberelliene deurslaggewend by die induksie van blomvorming van genoemde plant is en dit blyk dus dat die voedingstatus van die plant ook deel van ’n gekompliseerde proses is. Ander gevalle waar suikers ’n rol speel by blomvorming, is ook bekend.

Dan is daar Bernier[13] se multifaktoriale hipotese. Navorsing met *Sinapis alba*,[19] ’n LDP, het aangetoon dat sukrose en sitokiniene ’n rol by blomvorming speel. Dit is dus multifaktoriaal en dit is duidelik dat ook hier die voedingstatus van die plant belangrik is. In die geval van *Arabidopsis*[7] was die beheer van blomvorming beide multigenies en multifaktoriaal. Die algemene konsensus is dat blomvorming in die algemeen ’n komplekse fisiologiese-biochemiese multifaktoriale proses is.[6,7,8]

Soos met ouksiene, sitokiniene en absisiensuur is dit soms verskillende verbindings wat ’n rol in blomvorming by dieselfde plant speel. ’n Voorbeeld hiervan is *Pharbitis nil*. Absisiensuur (ABA)[20] en prostaglandiene[14] is by die induksie van blomvorming van hierdie plant betrokke. So het katesjolamiene[43] by *P. nil* fotoperiodiese induksie van blomvorming beïnvloed. Hieruit is dit duidelik dat ’n aantal verskillende verbindings blomvorming by *P. nil*

beïnvloed en die meganisme van werking is ’n raaisel. Werk hulle almal, uit verskillende rigtings, op ’n gesamentlike meesterreaksie wat blomvorming aanskakel?

Dit is duidelik dat blomvormingsprosesse baie gekompliseerd is en dat die geneties-molekulêre navorsing op *Arabidopsis* die antwoord mag verskaf en dat ’n klein peptied, of mRNA die blomvormende stimulus mag wees.

SUMMARY

Photoperiodic sensitive plants may be divided into two main groups, namely long-day plants (LDPs) and short-day (SDPs) plants. LDPs will flower when the critical day length is longer than a certain minimum and SDPs will flower when the critical day length is shorter than a certain maximum.[1,2,3,9] Although conventional terminology refers to day length the dark period in a 24h day/night cycle is very important.[1,2,3,9]

Decades ago it was discovered that a factor was produced in the leaves, under inductive conditions, which was transported to the apical meristem where flowering was initiated. It was also found that an inhibitor(s) was produced in leaves under non-inductive conditions. The elusive factor which was produced in the leaves and which caused flowering, was named “florigen”.[4] Up to date the nature of this factor has not been identified and it is one of the major unsolved problems of plant physiology. It has become the Holy Grail of plant physiology.

At present much research is done in this regard especially with the model plant *Arabidopsis*.[7] Molecular-genetic studies have revealed four different pathways in this plant and genes have been identified which could be involved in flowering (see later). Below is documented some of the efforts to identify the elusive flowering stimulus (florigen).

There are three key theories regarding the flowering stimulus. The first one is the “florigen-antiflorigen” hypothesis of Lang,[1,2,9] which states that florigen is a simple chemical, and anti-florigen is an inhibitor, both still undiscovered. This theory is based mainly on grafting experiments of induced leaves of LDPs onto stocks of SDPs and vice versa,[1,2,3,9] since only plants that are related can be grafted on and in this case the stimulus must be conserved. It is, however, possible that a universal compound may be discovered through the efforts of the ongoing molecular-genetic research.

The second theory is that of Sachs and Hackett[12] which is the so-called “nutrient diversion” hypothesis. According to this hypothesis flowering will take place when the nutrient status of the apex has reached a certain level. The sugars are important in this case.

The third hypothesis was postulated by Bernier et al.[13] This is the so-called “multifactorial control” theory, which states that flowering is the result of the interaction of many factors, known plant hormones, promotors, inhibitors and assimilates.

Since the discovery of the five classical plant hormones, i.e. auxin, gibberellin, cytokinin, abscisic acid (ABA) and ethylene, they were studied in flowering responses. As a result it was discovered in the early fifties[1,9] that gibberellin (GA_3) induced flowering in certain LDPs, but not in certain SDPs which were tested. Detailed studies were conducted with the LDP *Lolium temulentum*[10] and it was discovered that gibberellins 5 and 6 (GA_5 and GA_6) are endogenously present in the plant and under inductive conditions (LDs) are responsible for flowering. Also, application of GA_5 and GA_6 under non-inductive (SD) conditions induce flowering. In order to explain why LDPs react with gibberellin and not SDPs, it was suggested that florigen exists as a bicomponent complex, gibberellin and anthesin. In LDPs gibberellin and anthesin are present and in SDPs anthesin is lacking. Anthesin is a hypothetical compound and it has not been identified. GAs are also involved in the flowering of *Arabidopsis*[3,7] and *Pharbitis nil*.[14] P. nil is a SDP. Auxin (IAA)[15] is inhibitory for flowering in *Pharbitis nil*. Cytokinins are another group of plant growth regulators that play a role in flowering. Bernier’s[17,19] group found with the LDP, *Sinapis alba*, that cytokinin concentrations increase during the inductive photoperiod. With the SDP, *Chenopodium rubrum*, and the LDP, *Chenopodium murale*, it was found that cytokinins

(zeatin, zeatin riboside, isopentenyl adenine and isopentenyl adenosine) are involved in flowering[18]. As a result of their experiments on *Sinapis alba*[17,19] Bernier's group postulated the "multifactorial control" theory. It was found that both cytokinins and sugars are necessary for flowering in a complex biochemical process. Abscisic acid (ABA) is also involved in flowering[20].

In studies with *Rudbeckia bicolor*[21], *Sinapis alba*[17,22] and *Perilla nankinensis*[23] it was found that sugars (sucrose) are involved in flowering. There are other cases in which the carbohydrates play a role in flowering, namely in *Fuchsia hybridia*[24], and the LD-grass *Lollium temulentum*.[25]

It is clear from the above that the nutrient status (Sachs and Hackett[12]) of the plant is important in a complex multifactorial biochemical system which is responsible for flowering.

There are other compounds such as melatonin, prostaglandins, catecholamines[43] and salicylic acid[44] involved in flowering.[29,30,32,33]

It can be concluded from the abovementioned that there are many diverse chemical compounds that affect flowering. Is it possible that all of them in some or other way work in on a similar key process which triggers flowering? It could be a gene which is activated and the product(s) of the gene could be the flowering stimulus.

Genetic molecular[5,6,7,8] studies with the model plant, *Arabidopsis thaliana*, have shown that there are four pathways involved in flowering. The first one, the photoperiodic pathway, controls the response to day length and specifically promotes flowering in response to long days. The other three are the gibberellin, vernalization and autonomous pathways. Mutations in the photoperiodic pathway can either delay flowering under long days or accelerate flowering under short days. The last gene that is specifically involved in this pathway is CONSTANS (CO), which encodes a zinc finger protein that promotes transcription of downstream flowering-time genes. This photoperiodic pathway probably also plays a role in the effect of light quality on flowering, because high ratios of far-red to red light promote flowering and stabilize the CO protein.

The events leading to flowering can be summarized as follows: Light perception in the leaves by the pigments cryptochrome 2 (Cry2) and phytochrome A (Phy A). Cryptochrome is a blue-light receptor and phytochrome is a red-far-red light receptor. Regulation of flowering also requires the normal function of a circadian clock, the phase of which is set by the day/night light environment. Next is the activation of CO expression and production of a product (peptide) which could be involved in flowering. This substance is transported through the phloem to the shoot apical meristem, where activation of genes LFY and AP1 takes place, they directly control the initiation of flowering (LFY is LEAFY and AP1 is APETALA1).[7]

The flowering stimulus may be a product of CO (protein or mRNA). In this regard it is interesting that it may be mRNA of the *Arabidopsis* gene, FLOWERING LOCUS T (FT), which is a downstream gene of CO, and which is transported from the leaf, through the phloem to the apical meristem where flowering is initiated.[46]

It seems that we are on the verge of identifying the nature of florigen and it could be a universal substance.

BIBLIOGRAFIE

1. Lang, A. (1965). Physiology of flower initiation. In *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Ruhland, W. Ed. Vol. XV/1. pp. 1379-1536 (Springer-Verlag, Berlin).
2. 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.

3. Groenewald, E.G., van der Westhuizen, A.J., (2003). Enkele aspekte van die fisiologie van blomvorming by fotoperiodies sensitiewe plante. *S.A. Tydskr. Natwet. Tegnol*. 22. 6-12.
4. Chailakhyan, M. Kh. (1937). Concerning the hormonal nature of plant development processes. *C.R.* (*Doklady*) *Acad. Sci. URSS*. 16. 227-230.
5. Colasanti, J., Sundaresan, V. (2000). "Florigen" enters the molecular age: long-distance signals that cause plants to flower. *Trends Biochem. Sci*. 25. 236-240.
6. Cremer, F., Coupland, G. (2003). Distinct photoperiodic responses are conferred by the same genetic pathway in *Arabidopsis* and in rice. *Trends Plant Sci*. 8. 405-407.
7. Corbesier, L., Coupland, G. (2005). Photoperiodic flowering of *Arabidopsis*: Integrating genetic and physiological approaches to characterization of the floral stimulus. *Plant Cell Environ*. 28. 54-66.
8. Schmid, M., Uhlenhaut, N.H., Godard, F., Demar, M., Bressan, R., Weigel, D., Lohmann, J.U. (2003). Dissection of floral induction pathways using global expression analysis. *Development*. 130. 6001-6012.
9. Zeevaart, J.A.D. (1976). Physiology of Flower formation. *Ann. Rev. Plant Physiol*. 27. 321-48.
10. King, R.W., Evans, L.T. (2003). Gibberellins and flowering of grasses and cereals: Prizing open the lid of the "florigen" black box. *Ann. Rev. Plant Biol*. 54. 307-328.
11. Chailakhyan, M. Kh. (1975). Forty years of research on the hormonal basis of plant development – some personal reflection. *Bot. Rev*. 41. 7-29.
12. 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., Potitjean, A., Lejeune. P. (1993). Physiological signals that induce flowering. *Plant Cell*. 5. 1147-1155.
14. 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.
15. Kulikowska-Gulewska, H., Cymerski, M., Czaplewska, J., Kopcewicz, J. (1995). IAA in the control of photoperiodic flower induction of *Pharbitis nil* Chois. *Acta Soc. Botan. Polon*. 64. 45-50.
16. Henson, I.E., Wareing, P. F. (1977). Cytokinins in *Xanthium strumarium* L.: Some aspects of the photoperiodic control of endogenous levels. *New Phytol*. 78. 35-45.
17. Lejeune, P., Kinet, J-M., Bernier, G. (1988). Cytokinin fluxes during floral induction in the long-day plant *Sinapis alba* L. *Plant Physiol*. 86. 1095-1098.
18. Machackova, I., Krekule, J. (2002). Sixty-five years of searching for the signals that trigger flowering. *Russ. J. Plant Physiol*. 49. 451-459.
19. Havelange, A., Lejeune, P., Bernier, G. (2000). Sucrose cytokinin interaction in *Sinapis alba* at floral induction: a shoot-to-root-to-shoot physiological loop. *Physiol. Plant*. 109. 343-350.
20. Maeda, T., Asami, T., Yoshida, S., Takeno, K. (2000). The processes inhibited and promoted by abscisic acid in photoperiodic flowering of *Pharbitis nil*. *J. Plant Physiol*. 157. 421-427.
21. Milyaeva, E.L., Komarova, E.N., Kochankov, V.G. (1996). Floral evocation and the content of carbohydrates in stem apices of *Rudbeckia bicolor* at floral transition in complete darkness. *Russ. J. Plant Physiol.* 43. 259-262.
22. Bodson, M., Outlow, W. (1985). Elevation in the sucrose content of the shoot apical meristem of *Sinapis alba* at floral evocation. *Plant Physiol*. 79. 420.
23. Milyaeva, E.L., Komarova, E.N. (1996). Changes in the sugar content in stem apices of the short-day plant *Perilla nankinensis* at floral transition. *Russ. J. Plant Physiol.* 43. 149-154.

24. King, R.W., Ben-Tal, Y. (2001). A florigenic effect of sucrose in *Fuchsia hybrida* is blocked by gibberellin-induced assimilate competition. *Plant Physiol*. 125. 488-496.
25. Perilleux, C., Bernier, G. (1997). Leaf carbohydrate status in *Lolium temulentum* during the induction of flowering. *New Phytol*. 135. 59-66.
26. Corbesier, L., Bernier, G., Perilleux, C. (2002). C:N ratio increases in the phloem sap during floral transition of the long-day plants *Sinapis alba* and *Arabidopsis thaliana*. (2002). *Plant Cell Physiol*. 43. 684-688.
27. Jaffe, L., Nuccitelli, R. (1977). Electrical controls of development. *Ann. Rev. Biophys. Bioeng*. 6. 445-476.
28. Reiter, R.J. (1993). The melatonin rhythm: Both a clock and a calender. *Experientia*. 49. 654-664.
29. Kolar, J., Machackova, I. (1994). Melatonin: Does it regulate rhythmicity and photoperiodism also in higher plants? *Flower*: *Newsletter*. 17. 53-54.
30. Van Tassel, O.L., Roberts, N.J., O'neill, S.D. (1995). Malatonin from higher plants: Isolation and identification of N-Acetyl-5-methoxytryptamine. *Plant Physiol*. 108. Suppl. 101.
31. Hattori, A., Migitaka, H., Ligo, M. (1995). Identification of melatonin in plants and its effect on plasma melatonin levels and binding to melatonin receptor in vertebrates. *Biochem*. *Mol*. *Biol*. *Int*. 35. 627-634.
32. Groenewald, E.G., van der Westhuizen, A.J. (1997). Prostaglandins and related substances in plants. *Bot*. *Rev*. 63. 199-220.
33. Groenewald, E.G., van der Westhuizen, A.J. (2005). The roles of prostaglandins and brassinosteroids as plant growth regulators. *S. Afr. J. Sci.* 101. 67-74.
34. Groenewald, E.G., Visser, J.H. (1974). The effect of certain inhibitors of prostaglandin biosynthesis on flowering of *Pharbitis nil*. *Z. Pflanzenphysiol.* 71. 67-70.
35. Groenewald, E.G., Visser, J.H., Grobbelaar, N. (1983). The occurrence of prostaglandin (PG)$F_{2\alpha}$ in *Pharbitis nil*. seedlings grown under short days or long days. *S. Afr. J. Bot.* 2. 82.
36. Groenewald, E.G., van der Westhuizen, A.J. (2004). The effect of various lipids on flowering of *Pharbitis nil*. in *in vitro* culture. *Biol. Plant.* 48. 637-639.
37. Groenewald, E.G., Visser, J.H. (1978). The effect of arachidonic acid, prostaglandins and inhibitors of prostaglandin synthetase, on the flowering of excised *Pharbitis nil*. shoot apices under different photoperiods. *Z. Pflanzenphysiol.* 88. 423-429.
38. Groenewald, E.G., van der Westhuizen, A.J. (2004). The effect of applied arachidonic acid on the formation of prostaglandin from excised apices of the short-day plant, *Pharbitis nil. S. Afr. J. Bot.* 70. 206-209.
39. Janistyn, B. (1982). Gaschromatographic-mass spectroscopic identification of prostaglandin $F_{2\alpha}$ in flowering *Kalanchoe blossfeldiana* v. Poelln. *Planta*. 154. 485-487.
40. Hoffmann-Benning, S., Gage, D.A., McIntosh, L., Kende, H., Zeevaart, J.A.D. (2002). Comparison of peptides in the phloem sap of flowering and non-flowering *Perilla* and lupine polants using microbore HPLC followed by matrix-assisted laser desorption/ionization time-of-flight mass spectrometry. *Planta*. 216. 140-147.
41. Ma, H. (1998). Flowering time: From photoperiodism to florigen. *Curr*. *Biol*. 8. R690-R692.
42. An, H.L., Roussot, C., Suarez-Lopez, P., Corbesier, L. (2004). CONSTANS acts in the phloem to regulate a systemic signal that induces photoperiodic flowering of *Arabidopsis. Development.* 131. 3615-3626.
43. Ueno, E., Shinozaki, M. (1999). Effects of the inhibitors of biosynthesis and degradation of catecholamines on photoperiodic induction of flowering in *Pharbitis nil. J. Plant Physiol.* 155. 332-337.

44. Martinez, C., Pons, E., Prats, G., Leon, J. (2004). Salicylic acid regulates flowering time and links defence responses and reproductive development. *Plant J.* 37. 209-217.

45. Friedman, H., Spiegelstein, H., Goldschmidt, E.E., Halevy, A.H. (1990). Flowering response of *Pharbitis nil* to agents affecting cytoplasmic pH. *Plant Physiol.* 94. 114-119.

46. Huang, T., Böhlenius, H., Eriksson, S., Parcy, F., Nilsson, O. (2005). The mRNA of the *Arabidopsis* gene FT moves from leaf to shoot apex and induces flowering. *Science*. 309. 1694-1696.

47. Ayre, B.G., Turgeon, R. (2004). Graft transmission of a floral stimulant derived from CONSTANS. *Plant Physiol.* 135. 2271-2278.

48. Mouradov, A., Cremer, F., Coupland, G. (2002). Control of flowering time: Interacting pathways as a basis of diversity. *Plant Cell.* Suppl. S111-S130.

49. Reinhart, B.J., Weinstein, E.G. Rhoades, M.W., Bartel, B., Bartel, D.P. (2002). Micro RNAs in plants. *Genes Develop*. 16. 1616-1626.

VERKORTE CURRICULUM VITAE

Dr. Estienne Groenewald is ’n plantfisioloog en was aan die Departement Plantwetenskappe van die Universiteit Vrystaat verbonde. Hy het by Tukkies en onder prof. Anton Lang van die Plant Research Laboratory, Michigan State Universiteit studeer. Hy doen sedert die sestigerjare navorsing op die induksie van blomvorming en het saam met ander medenavorsers ’n teorie opgestel waarin prostaglandiene moontlik ’n rol tydens blominduksie speel.

Prof. Amie van der Westhuizen is ’n plantbiochemikus-fisioloog verbonde aan Department Plantwetenskappe, Universiteit van die Vrystaat, waar hy sy PhD in 1984 behaal het. Hy is vir meer as 25 jaar dosent in plantbiochemie-fisiologie. Sy navorsing wat oor die afgelope 30 jaar strek, word gereeld internasionaal en nasionaal gepubliseer. Hy het al as studieleier van talle MSc- en PhD-studente opgetree. Hy is ’n NRF-geëvalueerde navorser en het ook verskeie kere navorsing gedoen aan verskillende Duitse navorsingsinstellings. Sy hoofnavorsingsveld tans is plantverdedigingsmeganismes.