

---

## Summary

Plants are constantly challenged by microbes which try to gain fitness benefits at the cost of their host. Microbes which may putatively cause disease are therefore detected by plant receptors that bind pathogen-associated molecular patterns (PAMPs). The peptide flg22 resembles the most conserved part of the N-terminus of bacterial flagellin and is perceived as a PAMP by the pattern recognition receptors (PRR) FLAGELLIN-SENSING 2 (FLS2) in all higher plant species. Upon perception of flg22, FLS2 elicits PAMP-triggered immunity (PTI) and thus contributes to host survival and fitness. While the evolution of resistance (*R*) genes has been extensively examined, no detailed studies on the evolution of PRRs are available, although this information may improve pest management in crops.

Here, functional variation of FLS2 in *A. thaliana* and its relatives within the Brassicaceae was investigated. Differences in FLS2 protein abundance but no major changes in affinity of FLS2 towards flg22 cause functional diversity in accessions of *A. thaliana*. Duplication of the *FLS2* gene in *A. lyrata* contributes to a large variation in flg22 perception in this species.

FLS2 functional variation correlates with bacteria load in the plant mesophyll. Despite this beneficial contribution to Darwinian fitness, functional variation segregates within populations of *A. thaliana*. The intraspecific variation in flg22 perception in *A. thaliana* is as pronounced as among several Brassicaceae species. This suggests that *FLS2* is not subjected to directional selection towards a general optimum of receptor function but flg22 perception is a quantitative trait in the Brassicaceae family.

Using genetic and quantitative population differentiation to detect natural selection, no conclusive evidence could be found that evolution of flg22 perception is driven by the adaptation to local flg22 variants as has been demonstrated for highly specific gene-for-gene interaction of *R* genes and their cognate microbial effector molecules. Instead, flg22 perception correlates with the flg22-triggered inhibition of seedling growth. The genetic basis of inhibition of seedling growth was investigated by quantitative trait locus mapping and revealed that a locus which co-localizes with *FLS2* partially controls variation in inhibition of seedling growth. Furthermore,

## Summary

---

fitness assays with functional and non-functional *FLS2* alleles revealed a background-dependent detrimental effect of *FLS2* on reproductive fitness. Moreover, variation in flg22 perception is correlated with flowering time in *A. thaliana* giving first experimental evidence that *FLS2* function and life-history traits do not evolve independently.

---

# Zusammenfassung

Pflanzen werden beständig von Mikroben besiedelt, die ihre Vermehrung zu Lasten des Wirtes anstreben. Mikroben, die potentiell Krankheiten auslösen können, werden daher mittels Rezeptoren detektiert, die Pathogen-assoziierte Muster (PAMPs) erkennen. Das Peptid flg22 ähnelt dem hoch konservierten N-Terminus von bakteriellem Flagellin und wird als PAMP durch den Muster-Erkennungs-Rezeptor FLAGELLIN SENSING 2 (FLS2) in allen höheren Pflanzen identifiziert. Nach Bindung von flg22 löst FLS2 eine PAMP-induzierte Immunantwort (PTI) aus und trägt somit zum Überleben und Reproduktionserfolg der Pflanze bei. Während die Evolution von Resistenzgenen (*R genes*) intensiv untersucht worden ist, fehlen detaillierte Studien zur Evolution von PRRs, obwohl diese Information die Bekämpfung von Krankheitserregern von Kulturpflanzen verbessern könnte.

Die vorliegende Arbeit untersucht die funktionale Variation von FLS2 in *Arabidopsis thaliana* und verwandten Brassicaceae Arten. Unterschiede in der Proteinmenge, aber keine deutlichen Unterschiede in der Affinität von FLS2 zu flg22 scheinen diese funktionale Variation in Accessionen von *A. thaliana* zu verursachen. Die Duplikation des *FLS2*-Gens in *Arabidopsis lyrata* trägt zur großen Variation in der flg22-Perzeption dieser Spezies bei.

Die funktionale Variation von FLS2 korreliert mit dem Bakterienwachstum im pflanzlichen Mesophyll. Trotz dieses vorteilhaften Einflusses auf die Darwinsche Fitness bleibt die Variation der flg22-Erkennung in der Population von *A. thaliana* erhalten. Die intraspezifische Variation in *A. thaliana* entspricht in ihrem Ausmaß der Variabilität von flg22-Erkennung in verschiedenen Brassicaceae-Arten. Dieses Ergebnis weist darauf hin, dass *FLS2* nicht einer gerichteten Selektion hin zu einem generellen Optimum unterliegt, sondern die flg22-Erkennung eine quantitative Funktion innerhalb der Brassicaceae darstellt.

Die Untersuchung von genetischer und phänotypischer Differenzierung zwischen *A. thaliana* Populationen ergab keine schlüssigen Befunde, dass die Evolution von *FLS2* durch die Anpassung an lokale Flagellin-Varianten voran getrieben wird, wie es bei den hoch-spezifischen Gen-für-Gen-Interaktionen der *R* Gene und zugehöriger Bakterienmoleküle nachgewiesen werden

konnte. Stattdessen korreliert die Ausprägung der flg22-Erkennung mit der flg22-induzierten Inhibition des Keimlingwachstums. Die genetischen Grundlagen dieser Inhibition des Keimlingwachstums wurden untersucht mittels Bestimmung von Genorten die zur Merkmalsausprägung beitragen. Diese Analyse zeigte, dass Genorte, welche mit *FLS2* überlappen, die Variation in der Hemmung von Keimlingwachstum teilweise kontrollieren. Darüber hinaus zeigten Fitness-Studien mit funktionalen und nicht-funktionalen Allelen von *FLS2*, dass in Abhängigkeit des genetischen Hintergrundes *FLS2* einen negativen Einfluss auf die reproduktive Fitness haben kann. Zudem korreliert die flg22-Erkennung mit dem Blühzeitpunkt in Accessionen von *A. thaliana* und ergibt damit einen ersten, experimentellen Nachweis, dass die Evolution von *FLS2* nicht unabhängig vom Lebenszyklus der Pflanze erfolgt.