

## Abstract

Plants have evolved different life history strategies to survive in various environments. Annual plants only reproduce once and complete their life cycle within one year, while perennial plants can live for many years and reproduce multiple times during their lifetime. The length of the juvenile phase and shoot branching pattern are two traits that contribute to the life cycle of perennial species.

The arctic-alpine perennial *Arabis alpina*, a close relative of the annual model *Arabidopsis thaliana*, was used in this study as a model to investigate the molecular basis of perenniality. *A. alpina* plants of the accession Pajares flower in response to vernalization. However, vernalization has an effect only on plants older than five weeks and flowering is restricted to specific branches. *PERPETUAL FLOWERING 1 (PEP1)*, which is the ortholog of *FLOWERING LOCUS C (FLC)* in *A. thaliana*, contributes to perennialism by preventing flowering before vernalization and maintaining the vegetative growth of some axillary branches. The *pep1-1* mutant flowers perpetually and without vernalization, and all axillary branches commit to reproductive development. We performed a further round of EMS mutagenesis in the *pep1-1* mutant background and identified several *enhancers of pep1-1 (eop)*, which showed an earlier flowering phenotype. By combining mapping-by-sequencing and linkage analysis, we identified that *AaTOE2* is the causal gene for one enhancer, *eop055*. Our results demonstrate that *AaTOE2* is the ortholog of *TOE2* in *A. thaliana* and is a member of *AP2*-like genes targeted by miR172.

*AaTOE2* contributes to juvenility by regulating the age at which the plants can respond to vernalization. This is supported by the fact that *AaTOE2* is expressed at high levels in young plants that are insensitive to vernalization. Moreover, *Aatoe2\_IL* plants can respond to vernalization at the age of three weeks further indicating that *AaTOE2* blocks flowering in response to vernalization in juvenile plants. In addition, *AaTOE2* plays a crucial role in the regulation of the shoot branching pattern in *A. alpina* by affecting the flowering behaviour of axillary branches. A higher proportion of axillary branches flower in *Aatoe2\_IL* compared with the wild-type.

Transcriptome analysis revealed that stress response genes are differentially expressed in *Aatoe2\_IL* compared to the wild-type, indicating an additional role of *AaTOE2* in response to various stimuli.



## Zusammenfassung

Im Laufe der Evolution haben Pflanzen verschiedene Lebenslauf-Strategien entwickelt, um in diversen Lebensräumen zu überleben. Während einjährige Pflanzen ihren Lebenszyklus innerhalb eines Jahres mit der Fortpflanzung abschließen, leben mehrjährige Pflanzen meist für viele Jahre in denen sie sich mehrfach fortpflanzen. Zwei Merkmale, die zum Lebenszyklus mehrjähriger Arten beitragen, sind die Dauer der Juvenilphase, sowie die Verzweigungsmuster der Sprossachsen.

Die arktisch-alpine *Arabis alpina*, eine nahe Verwandte der einjährigen Modellpflanze *Arabidopsis thaliana*, wurde hier verwendet um die molekularen Grundlagen der Mehrjährigkeit zu untersuchen. Individuen der *A. alpina* Akkzession Pajares blühen nach dem Durchlaufen einer Vernalisation, die als länger anhaltende Kälteperiode definiert ist. Dieser Prozess wirkt jedoch nur auf Pflanzen, die mindestens fünf Wochen alt sind. Zudem ist die Blüte auf bestimmte Zonen entlang der Sprossachse beschränkt. *PERPETUAL FLOWERING 1* (*PEP1*), das Ortholog von *FLOWERING LOCUS C* (*FLC*) in *A. thaliana*, trägt zur Mehrjährigkeit bei, in dem es die Blüte ohne Vernalisation blockiert und das vegetative Wachstum einiger Seitentriebe aufrechterhält. Die *pep1-1* Mutante blüht fortwährend von sämtlichen Seitentrieben aus ohne jemals der Vernalisation ausgesetzt worden zu sein. Wir haben eine weitere EMS Mutagenese im *pep1-1* Hintergrund durchgeführt und mehrere *enhancers of pep1-1* (*eop*) identifiziert, welche einen frühblühenden Phänotyp aufweisen. Über die Kombination von mapping-by-sequencing mit einer Kopplungsanalyse enthüllten wir, dass *AaTOE2* kausal für den verstärkten Phänotyp von *eop055* verantwortlich ist. Unsere Ergebnisse deuten daraufhin, dass *AaTOE2* das Ortholog von *TOE2* in *A. thaliana* und Mitglied der von miR172 regulierten AP2-like Familie ist.

Wir zeigen, dass *AaTOE2* zur Juvenilität beiträgt, in dem es das Alter reguliert, ab welchem Pflanzen auf die Vernalisation reagieren. Hohe *AaTOE2* Expressionslevel in juvenilen Pflanzen, welche unempfindlich gegenüber der Vernalization sind, unterstützen dies zusätzlich. Ferner sprechen *Aatoe2\_IL* Pflanzen ab einem Alter von drei Wochen auf die Vernalisation an, was für einen Block der vorzeitigen vernalisations-abhängigen Blüte durch *AaTOE2* spricht. Durch die Beeinflussung des Blühverhaltens der Seitentriebe übernimmt *AaTOE2* außerdem eine entscheidende Rolle in der Regulation der Verzweigungsmuster in *A. alpina*. Im Vergleich zum Wildtyp blüht ein größerer Anteil an Seitentrieben in *Aatoe2\_IL*.

Eine Transkriptomanalyse zeigte zudem, dass Gene der Stressantwort in Wildtyp und *Aatoe2\_IL* differenziell exprimiert sind, was auf eine zusätzliche Rolle in der Antwort auf diverse Stimuli hindeutet.