

**Univerzita Karlova**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Barbora Ryglová**

Role FT homologů v regulaci životního cyklu vybraných plodin s podzemními zásobními  
orgány

The role of FT homologues in the regulation of life cycle in selected crops with underground  
storage organs

Bakalářská práce

Vedoucí práce: RNDr. Petra Mašková, Ph.D.

Konzultanti: doc. RNDr. Helena Lipavská, Ph.D. a Mgr. Andrea Zounková

Praha, 2025

**Poděkování:**

Ráda bych poděkovala vedoucí práce RNDr Petře Maškové, Ph.D. za její cenné rady, velkou podporu a spoustu času, který mi při psaní této práce věnovala. Děkuji také doc. RNDr. Heleně Lipavské, Ph.D. za její nápomocné rady a komentáře. Poděkování patří také mé trpělivé a podporující rodině.

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 29. 4. 2025

Barbora Ryglová

## **Abstrakt**

FLOWERING LOCUS T (FT) je protein, který u rostlin funguje jako mobilní signál indukující kvetení. V posledních letech však bylo zjištěno, že u některých rostlin má tento protein vedle kvetení vliv i na další vývojové procesy. Důležitou plodinou, u které byla nová funkce FT identifikována, je brambor, v něm homolog FT proteinu, označovaný jako StSP6A, funguje jako mobilní signál indukující vznik podzemních hlíz. Podobný mechanismus zakládání zásobních orgánů zprostředkovaný FT by mohl být přítomný i v dalších plodinách tvořících podzemní zásobní orgány. Cílem této práce bylo identifikovat FT homology a jejich funkci v životním cyklu různých světově významných plodin, které tvoří podzemní zásobní orgány, tyto znalosti by mohly být potenciálně využitelné ve šlechtění na vyšší výnos. Zásobní orgány plodin zmíněných v této práci jsou různého původu. V rámci rešerše jsem vypožorovala, že u plodin, které vytvářejí zásobní kořeny (řepa, mrkev, ředkev, maniok), nemají FT homology přímý vliv na iniciaci tvorby podzemního zásobního orgánu, ale pouze na kvetení. Naopak u plodin tvořících zásobní orgán přeměnou jiné části rostliny, než je kořen, například listů či stonku, jsem zjistila přímý vliv FT homologů na tvorbu podzemního zásobního orgánu a zároveň na iniciaci kvetení (brambor, cibule, česnek).

**Klíčová slova:** FT homology, PEBP, podzemní zásobní orgány, kvetení

## **Abstract**

FLOWERING LOCUS T (FT) is a protein that functions as a mobile signal inducing flowering in plants. In recent years, however, it has been found that in some plants this protein has an effect on other developmental processes in addition to flowering. An important crop in which a new function of FT has been identified is potato, in which a homologue of the FT protein, referred to as StSP6A, functions as a mobile signal inducing the formation of underground tubers. A similar mechanism of storage organ initiation mediated by FT could be present in other crops forming underground storage organs. The aim of this thesis was to identify FT homologs and their function in the life cycle of various globally important crops that form underground storage organs; this knowledge could be potentially useful in breeding for higher yield. The storage organs of the crops mentioned in this thesis are of various origins. In my research, I observed that in crops that form storage roots (beet, carrot, radish, cassava), FT homologues do not have a direct effect on the initiation of underground storage organ formation, but only on flowering. On the other hand, in crops that form a storage organ by transforming a plant part other than the root, such as leaves or stem, I found a direct effect of FT homologs on the formation of the underground storage organ as well as on the initiation of flowering (potato, onion, garlic).

**Key words:** FT homologs, PEBP, underground storage organs, flowering

## Seznam použitých zkratek

ABL1	ABI5-LIKE 1
AGL24	AGAMOUS LIKE 24
AP1/2	APETALA 1/2
ATC	ARABIDOPSIS THALIANA CENTRORADIALIS HOMOLOG
BBX19	DOUBLE B-BOX TYPE ZINC FINGER
BEL5	BEL1-LIKE 5
BFT	BROTHER OF FT AND TFL1
BTC1	BOLTING TIME CONTROL
CDF	CYCLING DOF FACTOR
CEN	CENTRORADIALIS
CO	CONSTANS
COL1	CONSTANS LIKE 1
FAC	flowering activation complex – kvetení aktivující komplex
FD	FLOWERING LOCUS D
FDL1	FLOWERING LOCUS D-LIKE
FLC	FLOWERING LOCUS C
FKF1	FLAVIN-BINDING KLECH REPEAT F-BOX 1
FRI	FRIGIDA
FT	FLOWERING LOCUS T
FTL1	FLOWERING LOCUS T-LIKE 1
GA	Giberelin
GI	GIGANTEA
LFY	LEAFY
MFL	MOTHER OF FT AND TFL1
PEBP	phosphatidylethanolamine-binding proteiny
PhyB	fytochrom B
SAM	shoot apical meristem – stonkový apikální meristém
SOC1	SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1

SP3D	SELF-PRUNING 3D
SP5G	SELF-PRUNING 5G
SP6A	SELF-PRUNING 6A
SPL	SQUAMOSA PROMOTER BINDING-LIKE
SVP	SHORT VEGETATIVE PHASE
SWEET11	SUGARS WILL EVENTUALLY BE EXPORTED TRANSPORTERS 11
TAC	tuberisation activation complex – tuberizaci aktivující komplex
TFL1	TERMINAL FLOWER 1
TOC1	TIMING OF CAB EXPRESSION 1
TSF	TWIN SISTER OF FT
VIN3	VERNALIZATION INSENSITIVE 3

## Obsah

1. Úvod.....	1
2. Komplikovaná definice geofytů a rostlin s podzemní zásobní orgány .....	2
3. Regulace kvetení u <i>Arabidopsis thaliana</i> , geny kódující PEBP proteiny.....	3
3.1 Signální dráhy regulující expresi FLOWERING LOTUS T.....	3
3.1.1 Fotoperioda.....	5
3.1.2 Vernalizace.....	6
4. Role FT při regulaci životního cyklu vybraných plodin s podzemními zásobními orgány7	
4.1 Lilek brambor ( <i>Solanum tuberosum</i> ) .....	7
4.2 Cibule kuchyňská ( <i>Allium cepa</i> ) .....	11
4.3 Česnek setý ( <i>Allium sativum</i> ).....	15
4.4 Řepa obecná ( <i>Beta vulgaris</i> ) .....	19
4.5 Mrkev obecná ( <i>Daucus carota</i> ).....	22
4.6 Ředkev setá ( <i>Raphanus sativus</i> ).....	23
4.7 Maniok jedlý ( <i>Manihot esculenta</i> ) .....	25
5. Závěr.....	28
6. Seznam použitých zdrojů .....	29

## 1. Úvod

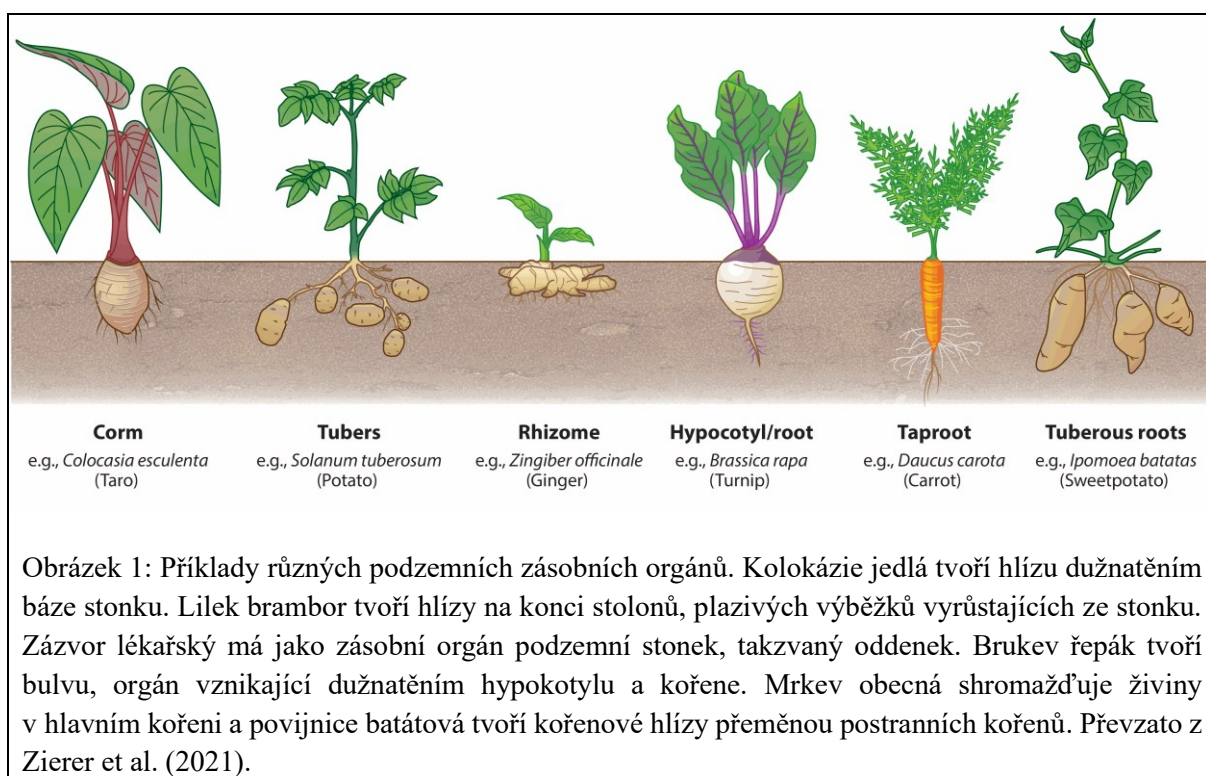
Životní cyklus rostliny je řízen součinností environmentálních a endogenních signálů. Pro úspěšnou ontogenezi rostliny je důležitá reprodukce. Některé rostliny se rozmnožují zejména generativně, jiné využívají či upřednostňují cestu vegetativního množení. Podzemní zásobní orgány mohou sloužit buď k vegetativnímu rozmnožování, přečkání klidového období či jako zásobárna uhlíku a energie pro jiné morfogenní procesy či obranu. Správné načasování morfogenních procesů je tedy klíčové pro úspěšné přežití/reprodukcí daného jedince.

Při regulaci kvetení u vyšších rostlin má klíčovou roli protein FLOWERING LOCUS T (FT), který u mnoha rostlinných druhů, včetně modelového organismu *Arabidopsis thaliana*, funguje jako mobilní signál iniciující kvetení. V několika druzích však bylo zaznamenáno, že homology FT mají vliv i při dalších vývojových procesech. Byla pozorována funkce FT jako regulátorů tvorby plodu, vegetativního růstu, otevírání průduchů, rašení pupenů u dřevin či vytváření hlíz (shrnutí např. v Abelenda et al., 2014).

Vliv FT homologu na vytváření hlíz byl identifikován u bramboru (Navarro et al., 2011), v současnosti je vliv FT homologu na životní cyklus této plodiny již poměrně dobře prozkoumán. Brambor však není jedinou významnou plodinou, která tvoří podzemní zásobní orgán. FT homology by potenciálně mohly mít vliv na tvorbu zásobního orgánu i v dalších plodinách. Tato práce je proto zaměřena na roli FT homologu v životním cyklu vybraných plodin, s důrazem na potenciální iniciaci tvorby podzemních zásobních orgánů. Zmíněné plodiny jsou také často důležitým zdrojem potravy, takže podrobná znalost molekulárních mechanismů tvorby zásobních orgánů může být využitelná pro jejich další šlechtění.

## 2. Komplikovaná definice geofytů a rostlin s podzemní zásobní orgány

V této práci je přednostně používán termín rostliny s podzemními zásobními orgány, nikoliv termín geofyt, ačkoliv by se plodiny zmíněné v této práci za geofyty daly považovat. Podle původní definice je geofyt rostlina, která má obnovovací pupeny lokalizované na podzemních orgánech, někteří autoři však za geofyty začaly označovat pouze rostliny, jejichž obnovovací pupeny se nachází na podzemních zásobních orgánech, nikoliv na jakýchkoliv podzemních orgánech. V některých případech jsou za geofyty považovány i rostliny jejichž pupeny se nachází na půdní linii, nikoliv pouze pod ní. Navíc ne všechny rostlin, které tvoří podzemní zásobní orgány jsou nutně za geofyty považovány (např. Tribble et al., 2021). Protože by termín geofyt mohl být kvůli různým definicím zbytečně zavádějící, dala jsem přednost označení rostliny s podzemními zásobními orgány. Podzemní zásobní orgány jsou tvořeny z různých pletiv, může se jednat o přeměněné báze listů, kořeny, stonky či hypokotyly, a vyskytují se u fylogeneticky různorodých čeledí rostlin (viz Obrázek 1). Podzemní zásobní orgány akumulují zejména sacharidy, vodu a další nutričně důležité látky, mohou poté pro rostlinu fungovat jako zdroj živin v nepříznivých podmínkách. Často jsou také využívány pro přežití dormance. Díky tomuto zdroji živin je rostlina schopná obnovit svůj růst po nečekané změně enviromentálních podmínek či po období vegetačního klidu (např. Plunkert et al., 2024). Řada rostlin s podzemními zásob orgány je užívaná jako plodina a šlechtění těchto druhů cílí na větší výnosy posílením tvorby těchto orgánů. (Zierer et al., 2021)



### 3. Regulace kvetení u *Arabidopsis thaliana*, geny kódující PEBP proteiny

*Arabidopsis thaliana* je rostlina z čeledi Brassicaceae (brukvovité) používaná v rostlinné biologii jako modelový organismus. V současnosti patří mezi nejlépe prostudované druhy, kde jsou známy molekulární mechanismy regulace rostlinného vývoje (např. Meinke et al., 2025). Tento rostlinný druh sice netvoří podzemní zásobní orgán, ale signální dráhy květní indukce jsou zde velmi dobře prozkoumány, součástí těchto drah jsou fosfatidylethanolamine-binding proteiny (PEBP), jejichž role byla prokázána také při řízení vývoje zásobních orgánů některých rostlin. Ve vývoji *Arabidopsis* mají na nástup kvetení a architekturu květenství zásadní vliv dva homologní proteiny z této rodiny, a to FLOWERING LOCUS T (FT), který indukuje tvorbu květního meristému, a TERMINAL FLOWER 1 (TFL1), který blokuje přeměnu vegetativního meristému na květní meristéum (např. Wickland a Hanzawa, 2015). FT byl identifikován jako mobilní signál označovaný také jako florigen. Za indukčních podmínek je protein syntetizován v listech odkud je transportován floémem do apikálního meristému stonku (SAM) (Corbesier et al., 2007). Oproti tomu k expresi *TFL1* dochází přímo v centrální zóně SAM, protein TFL1 se pohybuje z centrální zóny, jeho pohyb je však limitovaný pouze v oblasti dalších vrstev SAM (Conti a Bradley, 2007).

Antagonistická funkce proteinů FT a TFL1 je odvozená od rozdílu v jejich aminokyselinové sekvenci. Segment B, který tvoří externí smyčku, je konzervovaný v FT proteinech, ale velmi variabilní v TFL1 homolozích. Společně se segmentem C mají hlavní vliv na rozdílnou funkci těchto dvou strukturně podobných proteinů (Ahn et al., 2006).

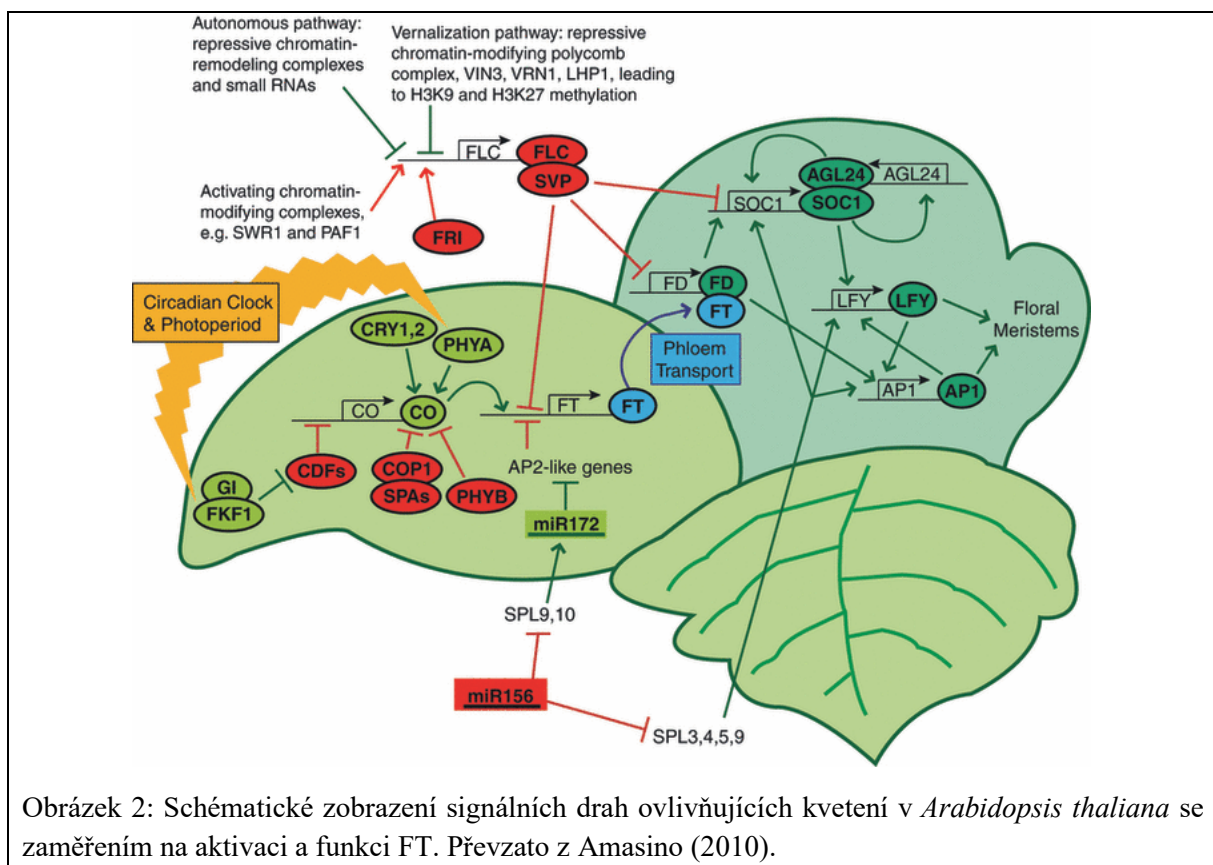
Skupina genů kódujících PEBP proteiny má v *Arabidopsis* celkem šest členů, kromě FT a TFL1 tedy ještě *TWIN SISTER OF FT (TSF)*, *BROTHER OF FT AND TFL1 (BFT)*, *ARABIDOPSIS THALIANA CENTRORADIALIS HOMOLOG (ATC)*, *MOTHER OF FT AND TFL1 (MFL)*. FT, TSF a MFT podporují kvetení, zatímco TFL1, ACT a BFT fungují jako květní inhibitory (např. Wickland a Hanzawa, 2015).

#### 3.1 Signální dráhy regulující expresi FLOWERING LOCUS T

Načasování kvetení rostliny je kontrolováno hned několika signálními drahami, které jsou navzájem propojené, FT je jakýmsi integrátorem signálů z těchto signálních drah (např. Wickland a Hanzawa, 2015). Jedná se zejména o dráhy reagující na fotoperiodu, vernalizaci, stáří rostliny, gibereliny a o autonomní dráhu. Všemi těmito signálními drahami je koordinovaná exprese integrátorů, které jsou zodpovědné za expresi genů identity květního

meristému. Jednotlivé dráhy regulující nástup kvetení jsou celkově velmi komplexní a zahrnují interakci více signálních drah a více genových produktů (viz Obrázek 2) (Rehman et al., 2023).

Dráha reagující na stáří rostliny je spojena zejména se dvěma microRNA a to *miR156* a *miR172*. Během vývoje rostliny dochází k postupnému snižování hladiny *miR156*, čímž se zvyšuje přítomnost SQUAMOSA PROMOTER BINDING-LIKE (SPL) proteinů a dochází k expresi *miR172*, což podporuje kvetení tím, že potlačuje expresi květního inhibitoru APETALA 2 (AP2). Giberelinová dráha má při regulaci kvetení také důležitou roli, gibereliny totiž podporují expresi genů identity květního meristému a regulují i geny identity květních orgánů. Prostřednictvím autonomní dráhy mohou některé rostlinné druhy, mezi nimi i *Arabidopsis*, přejít ke kvetení v určité fázi vegetativního vývoje i při absenci externích signálů, v rámci této dráhy se nachází několik genů, které společně potlačují expresi genu *FLOWERING LOCUS C* (*FLC*), represoru kvetení, který souvisí s fungováním vernalizační dráhy. U těchto drah zatím nebyla zjištěna významnější role v regulaci životního cyklu rostlin s podzemními zásobními orgány, proto jsou uvedeny jen stručně. Pro podrobnější informace o těchto signalizačních drahách odkazují např. na review od Rehman et al. (2023). Mezi významné signální dráhy patří dráha řízená fotoperiodou a vernalizací. Tyto dvě dráhy jsou také důležité pro pochopení role FT u rostlin s podzemními zásobními orgány, proto jsem je v této práci zmínila podrobněji.



Obrázek 2: Schématické zobrazení signálních drah ovlivňujících kvetení v *Arabidopsis thaliana* se zaměřením na aktivaci a funkci FT. Převzato z Amasino (2010).

### 3.1.1 Fotoperioda

Fotoperioda je délka světelné části dne v denním cyklu 24 hodin. Odpověď rostliny na fotoperiodu je důležitá, protože délka dne, resp. noci, je zejména u rostlin mírného pásma velmi spolehlivým indikátorem toho, v jaké části roku se rostlina nachází. Fotoperioda tedy umožňuje načasování vývojových fází do vhodných environmentálních podmínek. (např. Jackson, 2009). Vnímána je receptory červeného světla, fytochromy, a receptory modrého světla, kryptochromy (přehledně např. v Amasino, 2010).

Rostliny se v požadavku na indukční fotoperiodu liší. Rozhoduje kritická fotoperioda, tedy hraniční délka dne, kdy se neindukční podmínky mění na indukční či naopak (např. Jackson, 2009). Geny, které jsou součástí fotoperiodické indukční dráhy, jsou exprimovány v listech, kterými je délka dne primárně vnímána. Důležitou součástí dráhy reagující na délku dne jsou také cirkadiální hodiny (viz Obrázek 2) (např. Andrés a Coupland, 2012).

Dlouhý den, který u *Arabidopsis* stimuluje kvetení a je vnímán světelnými receptory, má pozitivní vliv i na interakci mezi komponenty cirkadiálních hodin, FLAVIN-BINDING KLECH REPEAT F-BOX 1 (FKF1) a GIGANTEA (GI). Tato interakce je nutná, aby došlo k degradaci transkripčního faktoru CYCLING DOF FACTOR (CDF), který potlačuje transkripci *CONSTANS* (*CO*). Proteiny FKF a GI současně udržují stabilitu proteinu CO na světle. K akumulaci proteinu CO dochází během světelné fáze a na konci dlouhých dnů je jejich hladina tak vysoká, že dojde k indukci exprese *FT* (např. Jackson, 2009). *FT* je transportován floémem do apikálního meristému stonku (SAM) (např. Amasino, 2010). V SAM tvoří *FT* s FLOWERING LOCUS D (*FD*) a 14-3-3 proteiny aktivační komplex – flowering activation complex (FAC), který ovlivňuje expresi genů identity květního meristému (Collani et al., 2019). FAC aktivuje transkripci *APETALA 1* (*API*) a také zvýší expresi *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1* (*SOC1*). *SOC1* formuje komplex s AGAMOUS LIKE 24 (*AGL24*), který se přesune do jádra a indukuje expresi genu *LEAFY* (*LFY*) (např. Jackson, 2009).

*TFL1* v této dráze funguje jako represor kvetení, soutěží s *FT* o párování s *FD*. *TFL1* tím potlačuje expresi genů, které se nachází downstream od *FT*, a sice *LFY* a *API* (např. Wickland a Hanzawa, 2015).

### 3.1.2 Vernalizace

Spolu s délkou dne je pro načasování kvetení *Arabidopsis* důležitým faktorem i teplota. Kvetení může být ovlivněno sumou nízkých teplot (vernalizací), která je definována pro daný druh počtem dní a horní mezí teploty, nutných pro získání citlivosti k indukčnímu působení faktorů indukujících kvetení (florigenu). Vernalizační signální kaskáda je spojena zejména s expresí genů *FRIGIDA (FRI)* a *FLC* (viz Obrázek 2). Gen *FRI* kóduje protein, který pozitivně reguluje transkripci *FLC*. Transkripční faktor *FLC* funguje jako květní represor, potlačuje expresi klíčových komponent fotoperiodické dráhy. Expresí *FLC* v průvodních buňkách floému listů umožňuje potlačení exprese *FT*, dále je *FLC* exprimován v SAM, kde reprimuje expresi *FD* a *SOCI*. Pro efektivní represi *FT* tvoří *FLC* komplex se SHORT VEGETATIVE PHASE (*SVP*). Bez exprese *SVP* je schopnost *FLC* reprimovat kvetení částečně oslabena (např. Amasino, 2010).

Inhibici kvetení komplexem *FLC-SVP* je možné překonat až po vystavení rostlin nízkým teplotám po dobu několika týdnů. V odpovědi na nízké teploty dochází ke snížení hladiny *FLC* mRNA. Z *FLC* genu je v antisense orientaci přepisovaná nekódující RNA *COOLAIR*. Její hladina dosáhne přibližně 10 dní po zahájení vernalizace vrcholu, který koreluje se začátkem poklesu exprese *FLC* mRNA vyvolaného interferencí s RNA *COOLAIR*. Přibližně za dalších 10 dní dojde k vrcholu exprese jiné nekódující RNA *COLD AIR*, tato RNA interaguje s komplexy zodpovědnými za remodelaci chromatinu a aktivuje je. Tato změna je esenciální pro potlačení exprese *FLC* po vernalizaci. Později dojde i k indukci transkripce genu *VERNALIZATION INSENSITIVE 3 (VIN3)*, který kóduje protein také nutný pro represi *FLC* prostřednictvím modifikace chromatinu. Na konci vernalizace je hladina transkriptu *FLC* velmi nízká, a tak již zůstane. Při indukční fotoperiodě je poté rostlina schopná vykvést (např. Andrés a Coupland, 2012).

Vernalizace probíhá většinou několik týdnů a k poklesu hladiny *FLC* mRNA dochází postupně, požadavkem několikátýdenního období nízkých teplot rostlina předchází kvetení v reakci na krátké podzimní mrazy (např. Andrés a Coupland, 2012).

#### 4. Role FT při regulaci životního cyklu vybraných plodin s podzemními zásobními orgány

Tato kapitola se zabývá několika světově významnými plodinami s podzemními zásobními orgány. Plodiny byly vybírány podle množství dostupných informací a také tak, aby byly v práci zastoupeny různé rostlinné čeledě. Role FT je z plodin, které tvoří zásobní orgán, bezesporu nejlépe prostudována u bramboru, v této práci je však projednán pouze stručně, vzhledem k již obhájené diplomové práci (Myslivcová, 2024) a bakalářské práci (Stupecká, 2015), které se tématu signální role FT homologů v bramboru již podrobně věnovaly.

##### 4.1 Lilek brambor (*Solanum tuberosum*)

Lilek brambor (*Solanum tuberosum*) z čeledi Solanaceae (lilkovité) je z hlediska lidské výživy čtvrtá nejpěstovanější plodina na světě. Rostlina tvoří hlízy, které slouží jako zásobní orgány a zároveň jsou klíčové pro vegetativní rozmnožování. *Solanum tuberosum* se nejčastěji rozmnožuje právě vegetativně, nicméně je rostlina schopná rozmnožovat se i generativně, některé kultivary ale buď vůbec nekvetou nebo tvoří sterilní květy či plody. Ke kvetení dochází před vznikem hlíz a je urychleno dlouhými dny. Hlízy bramboru jsou bohatým zdrojem sacharidů, hlavně škrobu, který se v zásobním orgánu akumuluje, ale také obsahují další důležité látky, jako jsou např. proteiny nebo vitamín C. Hlízy vznikají dužnatěním modifikovaných podzemních stonků, takzvaných stolonů, které se tvoří na bázi hlavního stonku rostliny (např. Susila a Purwestri, 2023). Nově vzniklé zásobní orgány projdou obdobím dormance, během kterého je zabráněno klíčení z axilárních pupenů hlízy. Klidové období trvá několik měsíců a slouží k tomu, aby hlíza nevyklíčila v nepříznivém období zimy. Po ukončení období chladu se axilární pupeny aktivují a dají vzniknout nové rostlině (např. Rodríguez-Falcón et al., 2006). Pro tvorbu zásobních orgánů u bramboru je jedním z důležitých faktorů fotoperioda, tvorba hlíz je posílena kombinací krátkých dnů a nízkých teplot. Kulturní brambory nebývají obligátně krátkodenní, tedy nejsou striktně závislé na délce dne, andský poddruh *Solanum tuberosum andigena* však bývá striktně krátkodenní (Navarro et al., 2011), a právě na tomto poddruhu je molekulární mechanismus tuberizace a role FT homologů většinou studována.

Původně byly v *Solanum tuberosum* identifikovány čtyři *FT-like* geny, *StSP6A*, *StSP5G*, *StSP5G-like* a *StSP3D* (Navarro et al., 2011). K původním čtyřem byly později identifikovány další dva *FT-like* geny, a to *StSP5G-B* a *StFTL1*, původní *StSP5G* byl v této studii poté označen

jako *StSP5G-A* (Jing et al., 2023). Celkově bylo genovou analýzou v této plodině identifikováno 15 genů kódujících PEBP proteiny, z nich bylo 6 *FT* genů, 6 *TFL* genů, 1 *MFT* a zbylé dva byly zařazeny do samostatné skupiny *PEBP-like* (Zhang et al., 2022).

Z dosud publikovaných studií se zdá, že některé FT homology řídí kvetení i zakládání hlíz, většina z nich tvoří mobilní signál zprostředkující informaci o fotoperiodě. V posledních letech byla regulační dráha tuberizace poměrně důkladně studována, zejména tedy na poddruhu *Solanum tuberosum andigena*, většina komponentů signálních drah, ve kterých jsou FT homology zapojeny, je proto již známá (podrobně znázorněno na Obrázek 3).

Jako regulátor kvetení byl určen SELF-PRUNING 3D (*StSP3D*), při utlumení exprese *StSP3D* genu pomocí RNA interference došlo v transgenní linii k opožděnému nástupu kvetení, na tuberizaci však změna exprese neměla vliv (Navarro et al., 2011). Oproti tomu, podle studie od Plantenga et al. (2019b), hladina transkriptu *StSP3D* v listech nekoreluje s kvetením, a tedy potenciálně netvoří mobilní signál kontrolující kvetení. U transgenních linií, ve kterých byla exprese genu *StSP3D* potlačena, dokonce nebyl v této práci pozorován signifikantní rozdíl mezi nástupem kvetení transgenní line a kontrolní rostliny (Plantenga et al., 2019b). Většina studií však *StSP3D* za květní stimulátor přesto považuje (Jing et al., 2023; Zhang et al., 2022).

Negativní efekt na kvetení má exprese genu *SELF-PRUNING 6A (StSP6A)*. V transgenních liniích, ve kterých byla umlčena exprese genu *StSP6A*, došlo k vývoji větších pupat. Při zvýšené expresi *StSP6A* byl vývoj pupat narušen. Hladina exprese tohoto genu má tedy negativní vliv na kvetení a protein *StSP6A* funguje jako represor. Autoři navrhuje, že pro iniciaci kvetení je dostatečná i nízká hladina *StSP3D*, ale úspěšnost kvetení závisí na hladině exprese *StSP6A*. (Plantenga et al., 2019a).

Vznik hlíz je stejně jako kvetení ovlivněn více FT homology. Klíčovým FT-like proteinem při tvorbě hlíz je *StSP6A*. Při pozorování prováděném na striktně krátkodenním poddruhu *Solanum tuberosum andigena*, byla vysoká hladina exprese genu *StSP6A* pozorována v listech a stolonech v podmínkách krátkých dnů, které jsou pro tuberizaci tohoto poddruhu indukční. Při nadměrné expresi *StSP6A* ve stejném poddruhu byly transgenní linie schopné vytvořit hlízy i v neindukčních dlouhodobých podmínkách. Naopak při snížené expresi došlo v indukčních podmínkách k významnému opoždění tuberizace (Navarro et al., 2011). Předpokládá se, že *StSP6A* tvoří autoregulační smyčku, kdy reguluje vlastní expresi, a tak spustí amplifikaci signálu v cílovém pletivu, stolonu (Abelenda et al., 2014). *StSP6A* byl označen jako tuberigen,

funguje totiž jako mobilní signál indukce tvorby hlíz transportovaný floémem z listů, podobně jako florigen indukuje kvetení (Navarro et al., 2011).

Roli induktoru tuberizace má také StSP3D (Jing et al., 2023), původně identifikovaný pouze jako florigen. V rozporu s původní studií Navarro et al. (2011) byla tuberizace při nadměrné expresi *StSP3D* pozorována po měsíci růstu rostliny v dlouhodobých (neindukčních) podmínkách, zatím co u kontrolních rostlin k tuberizaci nedošlo. Bylo pozorováno, že StSP3D funguje jako mobilní tuberizační signál nezávisle na expresi *StSP6A* v listech (Jing et al., 2023). StSP3D má tedy podle Jing et al. (2023) funkci jako florigen i tuberigen, tedy mobilní signál, který za indukčních podmínek spouští tvorbu hlíz. Podle čeho je rozhodnuto, zda bude protein StSP3D fungovat jako florigen nebo tuberigen není známo.

Expres dalšího *FT* homologu, *StFTL1* (*FLOWERING LOCUS T-LIKE 1*), byla také spojena s krátkými dny, Jing et al. (2023) proto ověřovali, zda by exprese tohoto genu také nemohla být spojená s tuberizací. Při nadměrné expresi *StFTL1* byl skutečně pozorován vznik hlíz i v neindukčních podmínkách (Jing et al., 2023), ale jeho úlohu v tomto procesu bude potřeba ještě detailněji prozkoumat.

Při sledování změn hladin transkriptů bylo tedy zjištěno, že exprese *StSP3D*, *StSP6A* a *StFTL1* byla indukována během krátkých dnů v listech a že nadměrná exprese všech těchto tří genů vede u *Solanum tuberosum andigena* k tuberizaci v neindukčních podmínkách. Tento efekt se ukázal jako roubováním přenosný, což by mohlo znamenat, že všechny tři proteiny kódované těmito geny fungují jako mobilní signály pro tuberizaci. Je možné, že exprese *StSP3D* i *StFTL1* by mohla amplifikovat signál posílením exprese *StSP6A* ve stolonu, podobně jako v *StSP6A* autoregulační smyčce (Jing et al., 2023).

Ukazuje se, že regulace zakládání hlíz je mnohem složitější, než se původně předpokládalo. Například v původní studii Navarro et al. (2011) předpokládali, že SELF-PRUNING 5G (*StSP5G*) a *StSP5G*-like by mohly mít antagonistickou funkci k *StSP6A*. K expresi genu *StSP5G* totiž dochází během dlouhých dnů a k represi během dnů krátkých. Další práce však ukázaly, že je *StSP5G* nadřazený *StSP6A* (Abelenda et al., 2016).

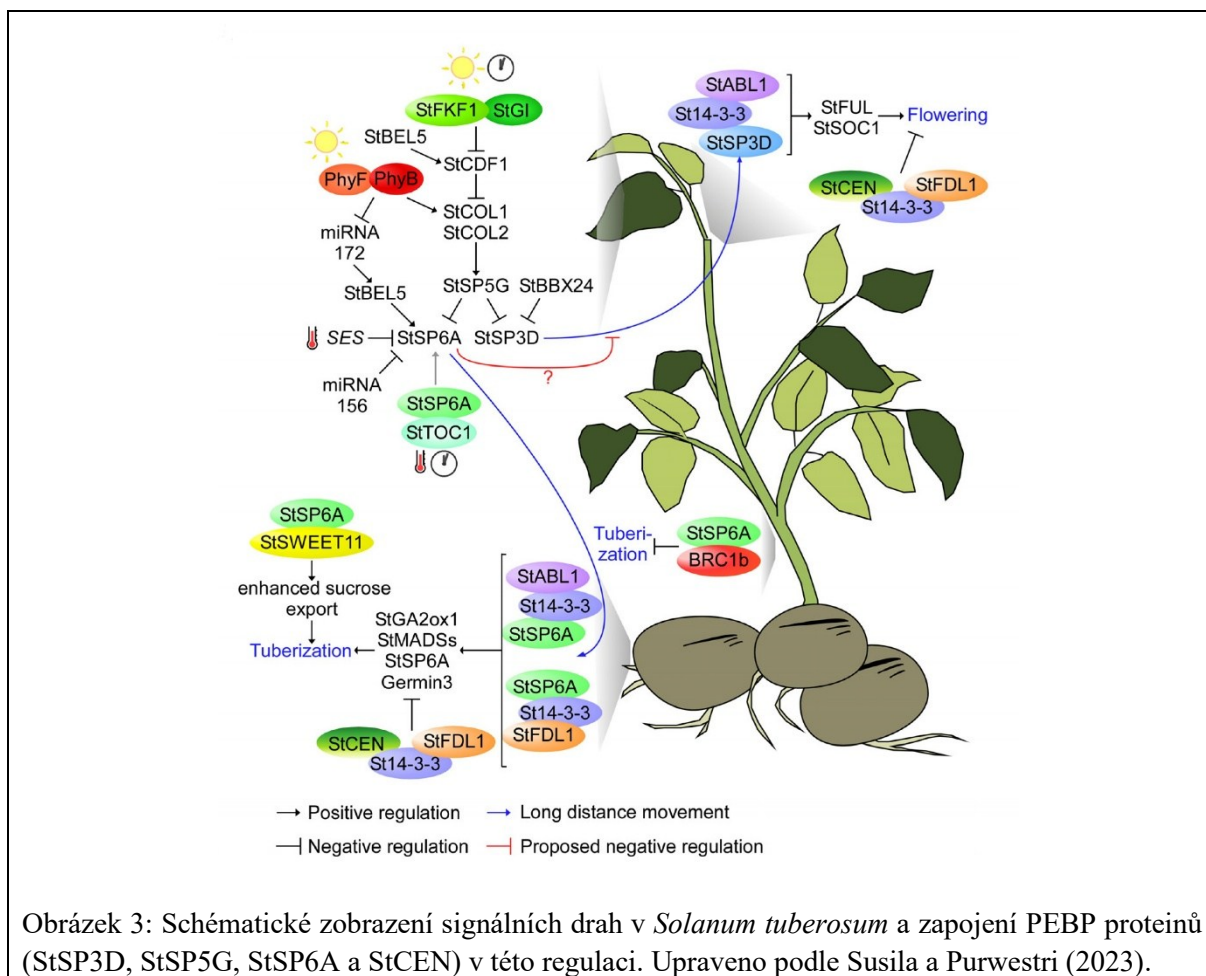
Během neindukčních dlouhých dnů fytochrom B (phyB), kterým je vnímán fotoperiodický signál, stabilizuje CONSTANS-LIKE (*StCOL1*), homolog proteinu CO v *Arabidopsis*. Stabilizace a akumulace tohoto proteinu koreluje s vysokou hladinou exprese genu *StSP5G*. Za

dlouhodobých podmínek StCOL1 aktivuje expresi *StSP5G* a protein StSP5G nepřímo potlačuje expresi *StSP6A* (Abelenda et al., 2016).

StSP6A funguje v bramboru, podobně jako FT v *Arabidopsis*, jako integrátor různých signálních drah. Signální dráha fotoperiody je propojena se signály cirkadiálních hodin. V podmínkách krátkého dne dochází k degradaci komponent oscilátoru StGI1 a StFKF1, čímž se zvýší stabilita StCDF1, který snižuje expresi StCOL1, tak uvolní StSP6A z represe zprostředkované StSP5G (Kloosterman et al., 2013). Exprese *StCDF1* je posílena dalším mobilním signálem, StBEL5, který přímo indukuje expresi *StSP6A* ve stolonu, a dále zesiluje tuberigenní signalizaci. (např. Susila a Purwestri, 2023). Při vyšší teplotě, která je pro tuberizaci nevhodná, je exprese *StSP6A* potlačena proteinem cirkadiálních hodin, TIMING OF CAB EXPRESSION 1 (StTOC1), který interaguje s StSP6A, a tak blokuje autokatalytické navýšení exprese StSP6A (Morris et al., 2019).

StBEL5 a StSP6A součinně regulují expresi cílových genů zodpovědných za přeměnu stolonu v hlízu. Ve stolonu se protein StSP6A pomocí proteinu St14-3-3 váže s dalšími proteiny. Interakcí s 14-3-3 proteinem a FLOWERING LOTUS D-LIKE (StFDL1) tvoří komplex, takzvaný tuberisation activation complex (TAC). Mechanismus regulace tuberizace tímto komplexem je pravděpodobně podobný mechanismu regulace kvetení pomocí FAC u *Arabidopsis* (viz kapitola 3.1.1). Exprese všech tří genů kódujících proteiny TAC byla detekována v místě, kde se tvoří hlíza, tedy ve špičkách tloustnoucích stolonů (Teo et al., 2017). Při iniciaci a vývoji hlízy má regulační úlohu také protein CENTRORADIALIS (StCEN), homolog TFL1, a to prostřednictvím interakce s StFDL1 a St14-3-3 proteiny. Podobným mechanismem jako u kvetení *Arabidopsis*, StCEN pravděpodobně potlačuje tvorbu hlíz tím, že soutěží s StSP6A o pozici v aktivačním komplexu (Zhang et al., 2020). Dalším interakčním partnerem StSP6A je protein ABI5-LIKE 1 (StABL1), který s FT homology bramboru tvoří alternativní TAC komplexy (Jing et al., 2023).

Další úlohou StSP6A proteinu při indukci tuberizace je schopnost interakce se sacharózovým transportérem SUGARS WILL EVENTUALLY BE EXPORTED TRANSPORTERS 11 (StSWEET11). Tato interakce blokuje aktivitu transportéru, a tak snižuje únik sacharózy do apoplastu. Výsledkem je posílení transportu sacharózy floémem do špičky stolonu. Pokud je exprese jednoho z genů, kódující tyto proteiny narušena, dochází ke snížení výnosu, rovnováha mezi expresí *StSWEET11* a *StSP6A* je tedy pro vývoj hlízy esenciální (Abelenda et al., 2019).



## 4.2 Cibule kuchyňská (*Allium cepa*)

Cibule kuchyňská (*Allium cepa*) je významná dvouletá plodina patřící do čeledi Amaryllidaceae (amarylkovité). První rok tvoří podzemní zásobní orgán, v jehož formě přezimuje, zatímco druhý rok dochází ke kvetení a tvorbě semen. Podzemní orgán je tvořen modifikovaným podzemním stonkem se stonkovým apikálním meristémem a modifikovanými listy. Jednotlivé listy mají čepel rozdělenou na bazální nefotosyntetizující část, která následně dužnatí a ze které vzniká podzemní zásobní orgán zvaný cibule, a zelenou fotosyntetizující část (např. Rabinowitch, 2017). Pro iniciaci vzniku cibule je esenciální fotoperioda, momentálně existuje mnoho kultivarů pěstovaných po celém světě, které mohou být jak přirozeně dlouhodobní, tak i krátkodobní či kultivary vyžadující délku dne 12 hodin. Indukčním signálem pro kvetení je naopak vernalizace (Lee et al., 2013).

V *Allium cepa* bylo původně nalezeno šest *FT-like* genů (Lee et al., 2013), později byl identifikován jeden další (Manoharan et al., 2016). Vedle sedmi *FT-like* genů, *AcFT1* až *AcFT7*,

se nacházejí v cibuli i geny kódující další PEBP proteiny, a sice dva *TFL1-like* geny, *AcTFL1* a *AcCEN1* (Dalvi et al., 2019), a také jeden *MFT-like* gen (Manoharan et al., 2016).

Podle současného stavu poznání mají na životní cyklus cibule zásadní vliv tři FT homology, *AcFT1*, *AcFT2* a *AcFT4* (viz Obrázek 4). V raných stádiích vývoje semenáčku nebyla exprese žádného *FT* zaznamenána. K prudkému nárůstu exprese *AcFT4* dochází v mladých rostlinách, což podporuje tvorbu listů a potlačuje tvorbu cibule (Ishii et al., 2022), pravděpodobně tedy funguje jako prevence předčasného založení zásobního orgánu u juvenilních rostlin a rostlin v neindukčních fotoperiodických podmínkách. Ke snížení exprese *AcFT4* dochází po vystavení rostlin, které prošly juvenilní fází, indukční fotoperiodě pro vznik cibule, což pro většinu kultivarů *Allium cepa* jsou dlouhé dny (Lee et al., 2013).

Opačnou dynamiku exprese vykazuje další *FT* homolog, *AcFT1*. K expresi *AcFT1* dochází pouze v dlouhodobých podmínkách u rostlin, které prošly juvenilní fází. Odpověď exprese *FT-like* genů po změně fotoperiody je velmi rychlá, po přesunu rostliny z krátkodenních podmínek do indukčních dlouhodobých, došlo ke snížení exprese *AcFT4* již po prvním dnu a exprese *AcFT1* byla zaznamenána již po dvou dnech (Lee et al., 2013).

K expresi *AcFT1* i *AcFT4* dochází ve fotosyntetizujících částech listů, v bazálních částech však nikoliv (Rashid et al., 2019). Během tvorby cibule ale dochází k poklesu hladiny transkriptů *AcFT1* ve fotosyntetizujících částech listů a navyšuje se hladina transkriptů detekovaná v pletivech zásobního orgánu (Manoharan et al., 2016). Tím, že indukce exprese *AcFT1* fotoperiodou probíhá pouze ve fotosyntetizujících částech listů, je možné, že jako mobilní signální molekula by mohl fungovat jak *AcFT1* protein, tak i jeho transkript, které transportované do bazální část listů spustí přeměnu v zásobní orgán. To podporuje i fakt, že části listů, ze kterých vzniká cibule, slouží jako sink asimilátů produkovaných fotosyntézou v zelených částech čepele. V bazální části listů pravděpodobně dochází k interakci *AcFT1* proteinu s nějakými neznámými proteiny a k regulaci exprese genů zapojených do tvorby cibule. Pro podporu této představy však zatím chybějí v literatuře informace (Lee et al., 2013; Rashid et al., 2019).

Expresa *AcFT1* pozitivně koreluje s počtem listu a listovou plochou, její nárůst je lineární. Počet listů a celková listová plocha má potom vliv na velikost zásobní cibule. Ranější krátkodenní kultivary stihnou vyprodukovat menší počet listů před tvorbou podzemního zásobního orgánu než kultivary dlouhodobé, dalo by se tedy předpokládat, že budou mít ranější odrůdy menší zásobní orgány. Bylo však zjištěno, že výnosy se liší pouze v suchém stavu. Rané kultivary

mají sice cibuli tvořenou z méně listů, pravděpodobně ale hromadí více vody, a tak se hmotnosti vyrovnají (Ishii et al., 2022).

Fotoperiodická indukční dráha je propojená s cirkadiánním rytmem, o mechanismu přenosu signálu existují ale jen kusé informace. S prodlužující se délkou dne se zvyšuje hladina transkriptů *AcFT1*, k vrcholu exprese dochází na konci dne. Oproti tomu nejvyšší hladina exprese *AcFT4* je pozorovatelná ráno. Denní profily exprese *AcFT1* a *AcFT4* jsou tedy opačné (Cheng et al., 2021b). Na druhou stranu, diurnální rytmus exprese *AcFT1* a *AcFT4* ukazuje na to, že by geny mohly být zapojeny v podobné regulační dráze jako *FT* u *Arabidopsis* (viz kapitola 3.1.1). Denní dynamika exprese byla pozorován i u všech v *Allium cepa* identifikovaných komponentů cirkadiánního oscilátoru. Ze tří identifikovaných *CO-like* genů v *Allium cepa* však pouze jeden, *AcCOL2*, vykazoval diurnální vzorec exprese. Vrchol exprese *AcCOL2* je pozorovatelný ke konci dlouhého dne, což podporuje návrh, že se jedná o funkční homolog *CO* z *Arabidopsis*. Cyklickou expresi podobnou homologům v *Arabidopsis* vykazovali i geny *AcFKF1* a *AcGI* (Cheng et al., 2021b). Zda mají geny cirkadiánního rytmu v *Allium cepa* skutečně vliv na fotoperiodicky indukovaný vznik cibule, případně jak přesně by fungoval mechanismus této dráhy, bude však potřeba potvrdit v dalších studiích.

Kromě regulace tvorby cibule, má *FT* v *Allium cepa* také roli v regulaci kvetení, které probíhá až v druhém roce životního cyklu. Jako klíčová signální molekula pro kvetení *Allium cepa* byl identifikován *AcFT2*, jehož exprese v centrální části zásobního orgánu, ze které se později bude formovat květenství, je odpovědí na vernalizaci, tedy delší období chladu. Cibule skladované ve tmě a chladu po dobu 3 až 4 měsíců jsou schopné vykvést nezávisle na délce dne, fotoperiodický signál tedy pro indukci kvetení není podmínkou. Je možné, že schopnost *AcFT2* fungovat jako mobilní signál je omezenější než u *AcFT1* a *AcFT4*, k expresi *AcFT2* totiž dochází v SAM, tedy v cílovém pletivu, takže transport floémem není nutný (Lee et al., 2013).

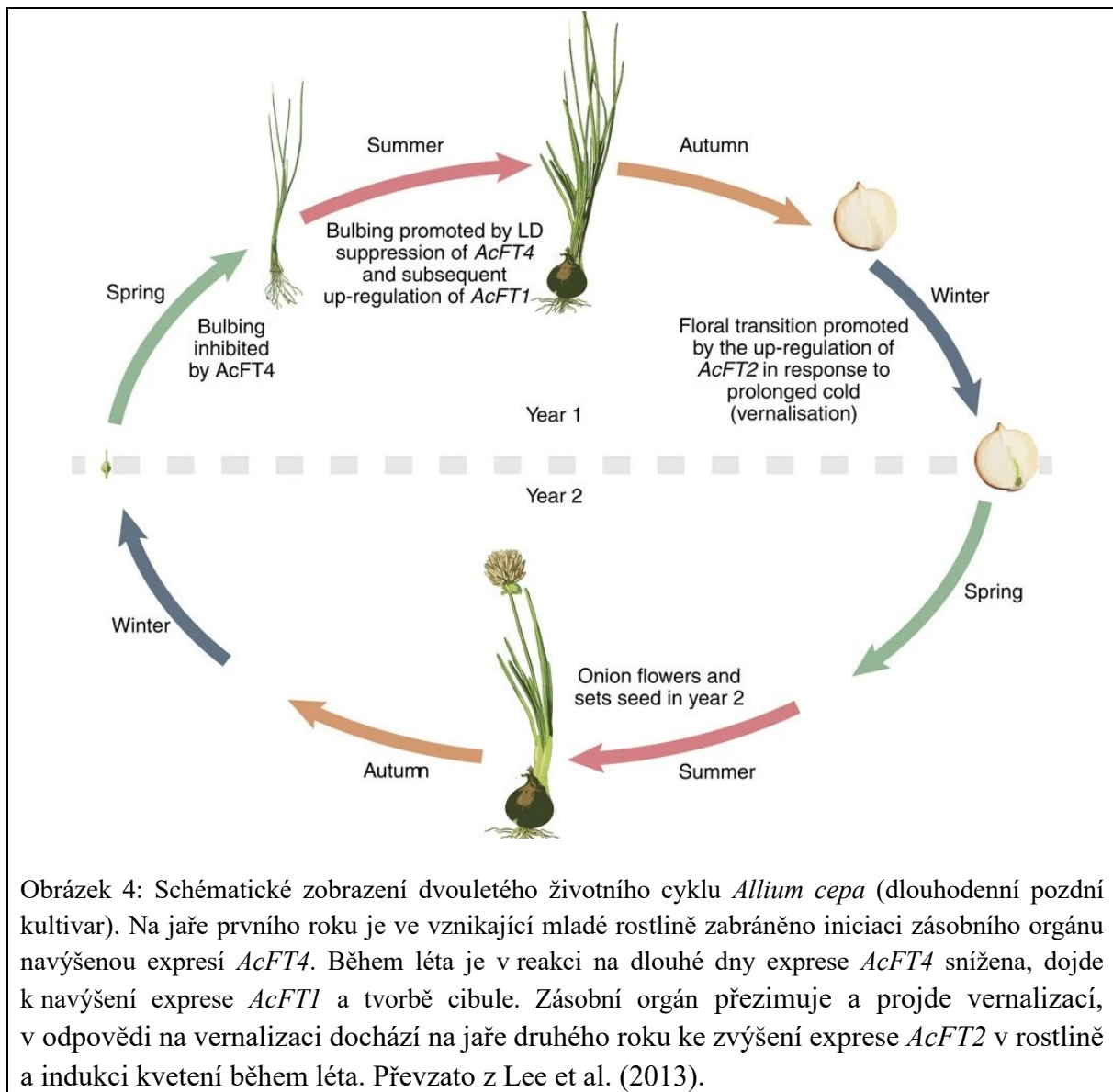
Všechny tři hlavní *FT* proteiny ovlivňující životní cyklus *Allium cepa* mají rozdílnou funkci. V predikované aminokyselinové sekvenci *AcFT* proteinů se nachází dva segmenty důležité pro funkci *FT* proteinů v *Arabidopsis*. Jedná se o segment B a segment C. V *AcFT1* a *AcFT4* jsou tyto dva segmenty rozdílné, což by mohlo mít vliv na jejich protichůdnou funkci (viz kapitola 3) (Manoharan et al., 2016). Predikované sekvence proteinů *AcFT1* a *AcFT2* jsou si podobné z 83 %, oba fungují jako promotory, ale regulují jiný životní proces, pokud jsou změny sekvence v klíčových vazebných či regulačních doménách, mohly by souviset s rozdílnou úlohou *AcFT1* a *AcFT2* (Lee et al., 2013). Rozdílné funkce *FT* proteinů mohou být dány i jejich

rozdílnou afinitou k proteinu 14-3-3. Lee et al. (2013) spekulují, že AcFT1 a AcFT2 interagují s jinými 14-3-3 proteiny, zatímco k interakci mezi AcFT4 a 14-3-3 pravděpodobně nedochází vůbec. Kvůli několika aminokyselinovým změnám v AcFT4 proteinu, přichází v úvahu, že interaguje s jiným proteinem.

Zatímco funkce AcFT1, AcFT2 a AcFT4 byla u *Allium cepa* již několika studii popsána, funkce ostatních známých FT-like proteinů není zřejmá. Změna exprese *AcFT3*, *AcFT5* a *AcFT6* v různých fázích vývoje rostliny nevykazovala výraznou dynamiku (Manoharan et al., 2016). AcFT5 i AcFT6 mají pravděpodobně nějakou roli související s fotoperiodickým signálem, jejich exprese v listech jí totiž byla ovlivněna, nicméně jejich přesná funkce stále není známá (Cheng et al., 2021a). Stejně tak není známá ani funkce AcFT7. Predikované aminokyselinové sekvence vykazují vzájemnou podobnost AcFT6 s AcFT7 a AcFT3 s AcFT5 (Manoharan et al., 2016). Vzhledem k tomu, že poměrně velkou podobnost sdílí i AcFT1 a AcFT2, ale oba proteiny mají jinou roli ve vývoji rostliny, vzájemná podobnost výše zmíněných proteinů nemusí znamenat, že mají stejnou či podobnou funkci.

Kromě FT proteinů mají na životní cyklus cibule vliv i další PEBP proteiny. Homology TFL1 u většiny rostlin jsou zodpovědné za udržování vegetativního meristému a potlačování tvorby květního meristému. U *Allium cepa* však AcTFL1 kromě kvetení ovlivňuje i tvorbu cibule (Dalvi et al., 2019). K jeho expresi dochází v části zásobního orgánu, která obsahuje meristematická pletiva, v listech však nikoliv. Během vývoje zásobního orgánu *Allium cepa* dochází ke zvýšení exprese *AcTFL1*, nedeterminovaný vegetativní růst je pravděpodobně důležitým faktorem při růst cibule. Exprese *AcTFL1* je nejnižší ve vnějších vrstvách cibule a nejvyšší ve vnitřní části, tedy na bázi nejnovějších listů. Exprese *AcTFL1* byla pozorována také v meristému květenství, s vývojem květenství dochází ke zvyšování jeho exprese (Dalvi et al., 2019) Předpokládaná funkce AcTFL1 ve vývoji květenství by tak mohla být velmi podobná s TFL1 při kvetení *Arabidopsis*.

Na dvouletý životní cyklus *Allium cepa* mají zásadní vliv produkty kódované *FT-like* geny, řídí totiž důležité procesy, kterými je indukce tvorby zásobního orgánu v závislosti na fotoperiodě a indukce kvetení v odpovědi na vernalizaci (viz Obrázek 4). AcFT1 a AcFT4 mají opačnou dynamiku při vzniku podzemního zásobního orgánu a jinou strukturu, což by mohlo ukazovat na podobné role jako mají jako FT a TFL1 v *Arabidopsis*. Podobně je to pravděpodobně u kvetení, kde jsou aktivní AcFT2 a AcTFL1. Tuto hypotézu by však bylo potřeba ověřit v dalších studiích.



### 4.3 Česnek setý (*Allium sativum*)

Česnek setý (*Allium sativum*) z čeledi Amaryllidaceae (amarylkovité) má mnoho odrůd, které lze rozdělit na ozimé paličáky, schopné vyprodukovat ve většině případů sterilní květenství s pacibulkami, a ozimé či jarní nepaličáky (např. Rabinowitch et al., 2023). Jedná se o rostlinu, u které po dokončení juvenilní fáze dochází k tvorbě podzemního zásobního orgánu a u některých kultivarů k indukci kvetení během jednoho roku. Tyto fáze se u *Allium sativum* překrývají, míra překryvu je však závislá na kultivaru (Lopez-Bellido et al., 2016). Podzemním zásobním orgánem je stlačená kulovitá cibule rozdělená na několik šupin neboli stroužků. Tvorbu zásobního orgánu lze rozdělit na dvě etapy, na tvorbu postranních pupenů v paždí listů a následné dužnatění nejvnitřnějšího listu každého pupenu. Ve stroužcích je uložený vzrostný vrchol a listová primordia, která jsou uzavřena v dužnatém zásobním listu. Stroužky jsou

chráněny vnějším listem, který u zralých stroužků tvoří suchou a tenkou válcovitou pochvu (Rabinowitch, 2017). Potom, co cibule česneku dokončí stádium růstu, tedy dosáhne maximální velikosti, dojde k senescenci listů a zralosti zásobního orgánu, stroužky přejdou do stádia dormance. Ukončení dormance stroužku závisí na podmínkách prostředí a kultivaru (Lopez-Bellido et al., 2016). Většina kultivarů *Allium sativum* je sterilní, k vegetativnímu rozmnožování rostliny slouží primárně stroužky, případně pacibulky produkované v květenstvích paličáků. Některé kultivary jsou schopné vyprodukovat fertilní semena, často však byla pozorována nízká životaschopnost sazenic. V posledních letech se v zemědělství zvyšuje poptávka po obnově fertility u česneku pro potřeby klasického šlechtění (např. Rabinowitch et al., 2023).

Oproti *Allium cepa*, kde je fotoperioda pro tvorbu zásobního orgánu naprosto zásadní, u *Allium sativum* změna délky fotoperiody není pro vznik zásobního orgánu podmínkou. Pro většinu kultivarů česneku mají vyšší teploty a fotoperioda s dlouhým dnem pozitivní vliv na tvorbu podzemního zásobního orgánu a tvorbu květního stvolu. Aby však rostlina mohla tvořit zásobní orgán a případné květenství, potřebuje projít vernalizací (Wu et al., 2016). Průběh vernalizace má vliv i na strukturu a velikost cibule, kratší vernalizace vede k lepším výnosům (Ben Michael et al., 2020). Naopak skladování stroužků při příliš nízkých teplotách (2 °C) výnos snižuje (Rohkin Shalom et al., 2015).

Původně bylo u *Allium sativum* identifikováno 6 *FT* homologů (Ben Michael et al., 2020). Později byly identifikovány další geny kódující PEBP proteiny, které v původních studiích nebyly odhaleny. Původních 6 *FT-like* genu tak bylo rozšířeno na 20 homologů *FT* a 6 *TFL1/CEN-like* genů, homolog *MFT* identifikován nebyl (Shemesh-Mayer et al., 2022).

Mechanismus regulace exprese *AsFT1* není známý, bude se však pravděpodobně lišit od regulačních mechanismů *AcFT1* (Tadamura a Torada, 2023). Podle Rohkin Shalom et al. (2015) má exprese genu *AsFT1* vliv na tvorbu zásobního orgánu *Allium sativum*. Zvýšená hladina *AsFT1* byla pozorována u stroužků skladovaných v chladu, u rostlin rostoucích z těchto stroužků došlo k brzké tvorbě podzemního zásobního orgánu (Rohkin Shalom et al., 2015). V *in vitro* podmínkách byla podpora vzniku zásobního orgánu po vernalizaci také spojená s expresí *AsFT1*, a to nezávisle na fotoperiodě (Tadamura a Torada, 2023). To se však neshoduje s pozorováními Wang et al. (2023) a Shemesh-Mayer et al. (2022), kteří již pracovali s existencí dvou *AsFT1* genů. Nadměrná exprese *AsFT1.1* v transgenní *Arabidopsis* vedla k předčasnému kvetení (Wang et al., 2023), ale jeho exprese v květech česneku byla zvýšená

pouze mírně. Zvýšená exprese *AsFT1.2* byla pozorována v listech během aktivního růstu rostliny i v květech. Z tohoto pozorování autoři usoudili, že *AsFT1* by se mohly podílet na tvorbě květu nikoliv na tvorbě zásobního orgánu (Shemesh-Mayer et al., 2022). Možné zapojení *AsFT1* ve vernalizační případně i fotoperiodické signální dráze a přesná funkce proteinu v řízení morfogenních procesů zůstává ale zatím nevyjasněná

Na iniciaci kvetení se pravděpodobně podílí *AsFT2*, byl exprimován spolu s geny ovlivňujícími přeměnu vegetativního meristému na květní (Ben Michael et al., 2020). Později byly v *Allium sativum* identifikovány dva *AsFT2* geny. Zvýšená exprese *AsFT2.2* byla pozorována v apikálním meristému stroužku po vernalizaci. Nejsilnější exprese tohoto genu však byla pozorována v listech rostlin, které ukončily juvenilní fázi. (Shemesh-Mayer et al., 2022), což by mohlo napovídat tomu, že se jedná o mobilní signál. V kvetoucím a semena tvořícím kultivaru byl gen *AsFT2.1* exprimován v květech i v semenech rostliny, jeho exprese navíc vykazuje pozitivní korelaci s *AsLFY2* (Shemesh-Mayer et al., 2022). Při expresi *AsFT2.1* v transgenní *Arabidopsis* bylo zaznamenáno předčasné kvetení (Chaturvedi et al., 2018; Li et al., 2022). Autoři také spekulují, že *AsFT2.1* by kromě iniciace kvetení mohl působit i jako represor růstu stroužku, byla totiž zaznamenána negativní korelace mezi hladinou jeho exprese a hmotností stroužků (Li et al., 2022).

Do společné skupiny genů s vysokou sekvenční homologií s *AsFT1* a *AsFT2* byly zařazeny další čtyři geny *AsFT9.1*, *AsFT9.2*, *AsFT10* a *AsFT11*, jejich přesná funkce však není známá (Shemesh-Mayer et al., 2022).

Další skupinou *FT* homologů jsou *AsFT4* geny, které jsou celkem čtyři. U *Allium sativum* jsou hladiny exprese genů *AsFT4* zvyšovány během tvorby zásobních orgánů, pravděpodobně jsou zapojeny do regulace spojené s tvorbou cibule, případně se vznikem axilárních vegetativních pupenů. Expres *AsFT4* genů byla pozorována ve vegetativních i generativních orgánech, mohly by tak zasahovat do regulace obou hlavních morfogenních procesů. Expres *AsFT4.4* je pravděpodobně zapojena do vzniku cibule a udržování dormance stroužků, ke zvýšení jeho exprese dochází během léta v dormantních meristémech a po vykvetení je zvýšená exprese *AsFT4.4* také v podpučí. *AsFT4.2* byl exprimován v podpučí a v listech (Shemesh-Mayer et al., 2022). Zbylé dva *AsFT4* geny ve studii zmíněné nejsou.

*AsFT3.1*, *AsFT3.2*, *AsFT5.1* a *AsFT5.2*, *AsFT6*, *AsFT7* a *AsFT8.1* s *AsFT8.2* jsou třetí skupinou *FT-like* genů v česneku. Expresní vzorce jednotlivých genů se však liší (Shemesh-Mayer et al., 2022). Mírně zvýšená exprese *AsFT3.1* byla zaznamenána v generativních i vegetativních

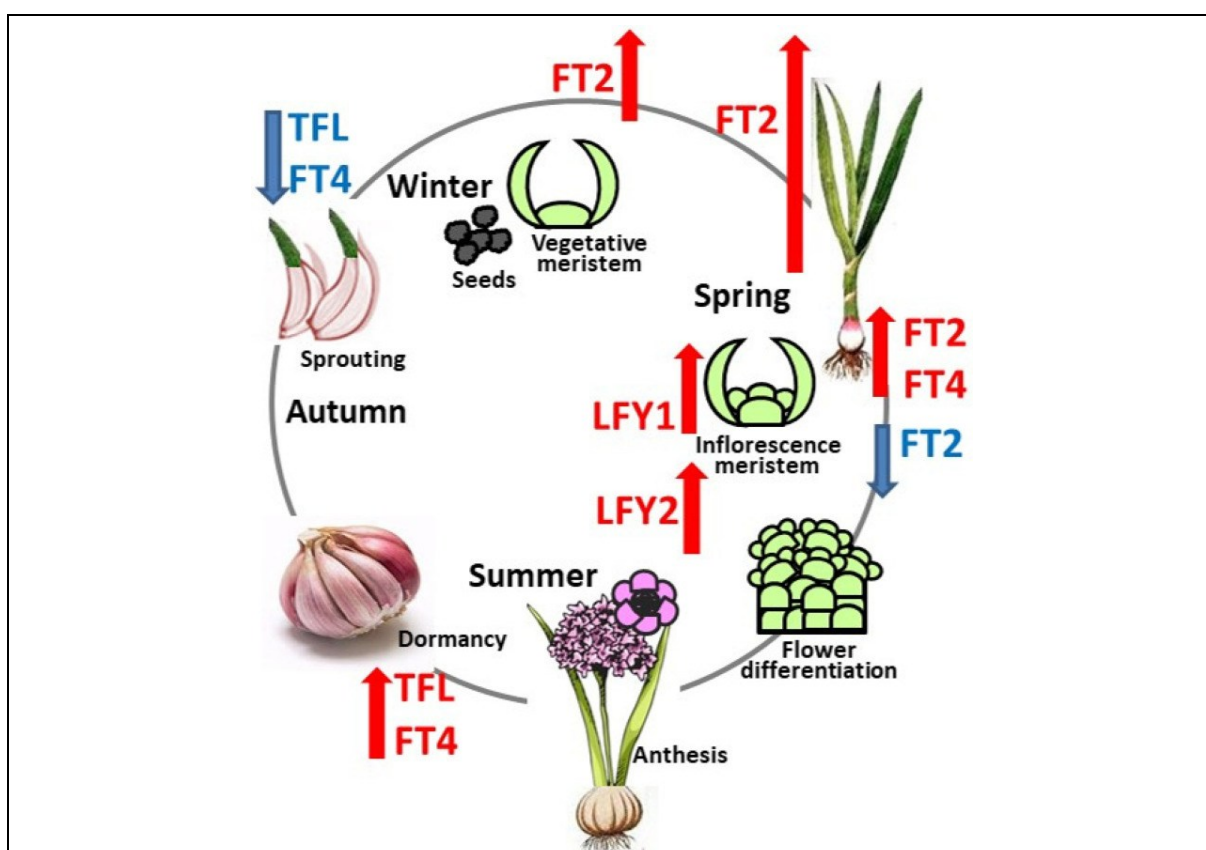
orgánech. V květech byla pozorována silná exprese *AsFT5.1*, mírně zvýšená hladina transkriptu byla i u *AsFT7* a *AsFT8.2*. V kořenech byl výrazně exprimován *AsFT8.1* a *AsFT5.2*, jehož transkript byl abundantní také v podpučí. Transkripty *AsFT6* a *AsFT3.2* nebyly téměř detekovatelné (Shemesh-Mayer et al., 2022). Přesná funkce těchto genů momentálně také není známá, rozdílné vzorce exprese ale mohou naznačovat odlišné role.

Pro zahájení životního cyklu *Allium sativum* se zdá být zásadní vernalizace. Informace o přenosu vernalizačního signálu jsou ale jen kusé. Po působení chladu byla ve stroužcích zjištěna zvýšená exprese genu *VERNALIZATION INSENSITIVE 3 (VIN3)* (Wang et al., 2023). V transgenní *Arabidopsis* s overexpresí tohoto genu z česneku, došlo také ke kvetení nezávisle na fotoperiodě (Wang et al., 2023), což ukazuje na možnou funkci tohoto proteinu jako vernalizačního signálu i v kvetení česneku. Byl identifikován také homolog genu *FRI*. U *Arabidopsis* je exprese obou těchto genů asociována s expresí *FLC*, tento gen však nebyl dosud v česneku identifikován (Shemesh-Mayer et al., 2022). Je zajímavé, že geny zapojené ve vernalizační dráze mají shodný vzorec exprese s geny zapojenými ve fotoperiodické dráze, pravděpodobně přes cirkadiální hodiny (*FKF1*, *GI*, *CDF*). U stroužků vernalizovaných ve tmě, byla pozorována posílená exprese genů, běžně asociovaných s cirkadiální rytmičitou (např. *FKF1*), pravděpodobně tedy byly regulovány chladnými teplotami (Ben Michael et al., 2020). Jak přesně jsou tyto geny zapojeny ve vernalizační dráze, stále není objasněno, stejně tak zapojení vernalizační a fotoperiodické dráhy.

Hodnocení predikovaných aminokyselinových sekvencí FT proteinů česneku vedlo ke zjištění, že segmenty B a C a další charakteristické motivy důležité pro funkci FT byly pozorovány ve všech šesti původně identifikovaných *AsFT*, ale např. oblasti zodpovědné za proteinové interakce jsou modifikovány (Tadamura a Torada, 2023). Dalo by se tedy uvažovat, že *AsFT* interaguje s jinými partnery než FT blízkých příbuzných, např. cibule.

Kromě FT homologů bylo v genomu *Allium sativum* nalezeno také pět *AsTFL1* genů a jeden *AsCEN*. Předpokládá se, že by se mohly podílet na regulaci rovnováhy mezi tvorbou zásobního orgánu a iniciací kvetení. Studie Shemesh-Mayer et al. (2022) však zpochybňuje přímé propojení TFL-like homologů s regulací tvorby květního meristému. Ke zvýšené expresi *AsTFL1.2* a *AsFT1.3* totiž došlo v kořenech a ve stroužcích na konci vegetačního období, ale v reprodukčních orgánech nikoliv. Autoři spekulují, že by tuto funkci mohl zastávat jiný PEBP protein, pravděpodobně nějaký FT homolog (Shemesh-Mayer et al., 2022).

*FT* geny pozorované u *Allium sativum* jsou homologní s *FT* geny identifikovanými u *Allium cepa*, proto autoři původně předpokládali, že by mohly mít podobný vliv na vývoj rostliny (Kamenetsky et al., 2015). U toho předpokladu však nebylo zohledněné, že životní cykly těchto dvou rostlin jsou odlišné a liší se i signální úloha fotoperiody a vernalizace. Analýzou genové exprese v česneku bylo zjištěno, že zejména *AsFT2* a *AsFT4* a *TFL1.2* a *TFL1.3* by se mohly podílet na regulaci životního cyklu (viz. Obrázek 5) (Shemesh-Mayer et al., 2022). Funkce jednotlivých *AsFT* a *AsTFL1* však není známá, pro ověření hypotézy bude v tomto ohledu potřeba uskutečnit další studie.



Obrázek 5: Schématické zobrazení životního cyklu *Allium sativum* (ozimý paličák), znázorňující překrývající se PEBP regulované fáze vzniku podzemního zásobního orgánu a kvetení. Během léta dochází ke zvýšené expresi *AsFT4.4* a *AsTFL1* pro udržení dormance. Po vernalizaci je exprese těchto dvou genů snížena a je exprimován florigen *AsFT2.2*. Převzato z Shemesh-Mayer et al. (2022)

#### 4.4 Řepa obecná (*Beta vulgaris*)

Řepa obecná (*Beta vulgaris*) je rostlina z čeledi Amaranthaceae (laskavcovitá), některé kultivary jsou jednoleté, většina je jich však dvouletá. Dvouleté kultivary během prvního roku tvoří listovou růžici a zdužnatělý zásobní orgán, ve kterém se hromadí sacharóza. Zásobní orgán je přibližně z 90 % tvořen kořenem a zbylá část je tvořena hypokotylem (např. Cooke a Scott,

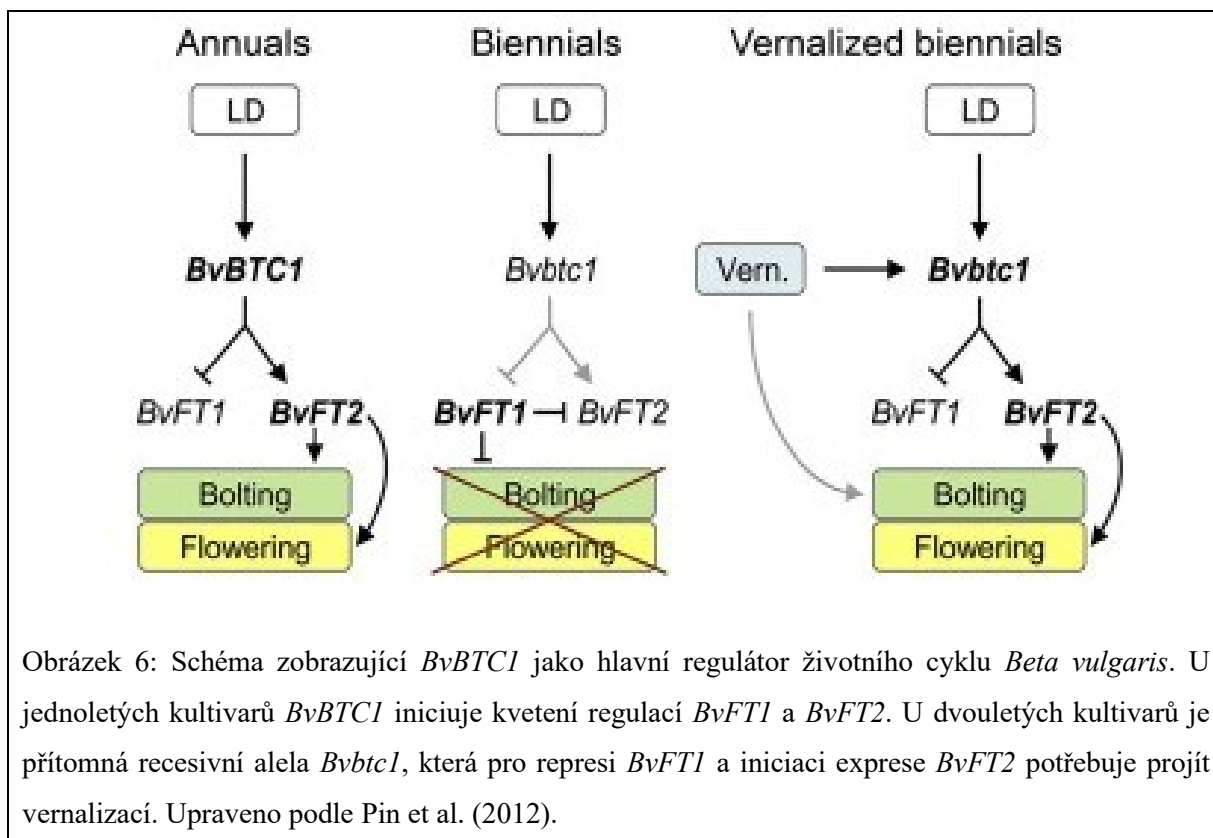
2012). V průběhu druhého roku se po vernalizaci a v reakci na dlouhé dny zásobní orgán změní ze sinku na zdroj a poskytuje sacharózu k tvorbě květů a plodů. Nejprve dochází k zahájení tzv. boltingu neboli vybíhání, dlouživému růst stonku a jeho přípravě pro následný přechod ke kvetení. Během samotného kvetení, pak dochází k úbytku sacharózy v zásobním kořeni a k zmenšení jeho biomasy (Martins Rodrigues et al., 2020). Rostliny pěstované za účelem produkce sacharózy jsou dvouleté, k jejich sklizni však dochází v prvním roce (např. Cooke a Scott, 2012).

V *Beta vulgaris* byly identifikovány dva *FT* homology *BvFT1* a *BvFT2* a také další geny kódující PEBP proteiny, a to *BvCEN1*, *BvBFT1* a *BvMFT1* (Pin et al., 2010).

Z dosud publikovaných dat vyplývá, že *BvFT* se účastní regulace nástupu kvetení. *BvFT1* je sice součástí *FT-like* genové rodiny, ale provedené experimenty nasvědčují tomu, že se nejedná o promotor kvetení, ale jeho represor. Doba kvetení byla totiž při overexpresi *BvFT1* v transgenní *Arabidopsis* i *Beta vulgaris* oproti wild-type výrazně opožděna. K expresi *BvFT1* dochází v listech rostlin řepy, které byly vystavené neindukčním krátkým dnům nebo neprošli vernalizací, v případě dvouletých kultivarů (Pin et al., 2010). Klíčovým promotorem kvetení *Beta vulgaris* je pravděpodobně *BvFT2*, při jeho overexpresi v *Arabidopsis* došlo k výraznému urychlení kvetení, které nastalo ve fázi, kdy rostlina vytvořila pouze pět listů. I v transgenní *Beta vulgaris* vedla nadměrná exprese genu k urychlení kvetení, rostliny nemuseli ani projít vernalizací, a produkované květy byly dokonce větší než u wild-type. Potlačení exprese *BvFT2* pomocí RNA interference v jednoletém kultivaru *Beta vulgaris* vedlo k tomu, že i po přesunu do indukční dlouhé fotoperiody pokračovaly rostliny ve vegetativním růstu, což naznačuje, že se jedná o klíčový gen pro indukci kvetení. Když však *BvFT2* RNAi rostliny prošly vernalizací a byly vystaveny indukční fotoperiodě, došlo k boltingu, ale kvetení bylo velmi výrazně opožděno. Exprese *BvFT2* v listech je tedy pravděpodobně nutná pro správnou iniciaci kvetení, ale v iniciaci vybíhání jsou s velkou pravděpodobností zapojeny i další mechanismy (Pin et al., 2010).

Exprese *FT* genů u *Beta vulgaris* je regulována dalšími transkripční faktory kódovanými geny *BOLTING TIME CONTROL* (*BvBTC1*) a *DOUBLE B-BOX TYPE ZINC FINGER* (*BvBBX19*). Exprese těchto genů je ovlivněna vernalizací a oba jsou sekvenčně homologní s transkripčním faktorem *CO*, který u *Arabidopsis* reguluje kvetení (viz kapitola 3.1.1) (Dally et al., 2018; Pin et al., 2012). U jednoletých kultivarů stabilní forma proteinu *BvBTC1* indukuje expresi *BvFT2* a potlačuje expresi *BvFT1*, aniž by předtím prošly vernalizací, pro indukci stačí dlouhé dny.

Dvouleté, tedy na vybíhání nenáchylné kultivary mají recesivní alelu *Bvbtc1*, jejíž produkt není schopen indukovat expresi *BvFT2*, ke zvýšení exprese dojde až po vernalizaci v odpovědi na dlouhé dny (Obrázek 6). Pokud tedy nedochází k expresi *BvBTC1*, rostliny ztrácí jednoletý životní cyklus (Pin et al., 2012). Před vernalizací (tj. v prvním roce) jsou v dlouhých dnech detekovatelné pouze transkripty *BvFT1*, ale transkripty *BvFT2* přítomné nejsou, autoři tedy předpokládají, že dvouleté genotypy *Beta vulgaris* nejsou sensitivní ke změnám fotoperiody, dokud neprojdou vernalizací (Pin et al., 2010).



Při porovnání predikovaných proteinových sekvencí *BvFT1* a *BvFT2* proteinů bylo zjištěno, že se v obou nachází funkčně důležité sekvence pro FT. V segmentu B a ve čtvrtém exonu, který kóduje externí smyčku PEBP, podmiňující rozdílnou funkci FT a TFL1 v *Arabidopsis*, byl zjištěn rozdíl mezi *BvFT1* a *BvFT2*. Právě tyto sekvence jsou hlavním důvodem jejich antagonistické funkce. Předpokládá se, že *BvFT1* byl původně promotor kvetení, na základě změn v sekvenci nacházejících se v externí smyčce však získal novou funkci a nyní funguje jako květní represor (Pin et al., 2010).

Role ostatní genů kódujících PEBP proteiny, které se nacházejí v *Beta vulgaris* není známá. Při jejich expresi v transgenní *Arabidopsis* však bylo zjištěno, že exprese *BvCEN1* a *BvBFT1*

vede k opoždění kvetení a *BvMFT1* kvetení *Arabidopsis* mírně urychlilo (Pin et al., 2010). Další studie, které by se podrobněji věnovaly těmto genům, se mi však nepodařilo dohledat.

Na životní cyklus řepy mají tedy zásadní vliv 2 FT homology, které mají antagonistickou funkci, a to *BvFT1*, který kvetení inhibuje a *BvFT2*, který funguje jako kvetení promotor (Pin et al., 2010). Poté, co dvouletý kultivar projde potřebnou vernalizací jsou vzorce exprese *BvFT1* a *BvFT2* opačné (Zhang et al., 2024). K expresi *BvFT1* i *BvFT2* dochází výhradně v prýtu (Martins Rodrigues et al., 2020), proto se zapojení těchto genů ve vývoji kořene nepředpokládá. Na tvorbu podzemního zásobního orgánu, tedy žádný z FT homologů a pravděpodobně ani z dalších identifikovaných genů, kódujících PEBP proteiny přímý vliv nemá (Pin et al., 2010).

Přesto, že sledované geny neovlivňují tvorbu zásobního orgánu přímo, informace o nich mají potencionální přínos pro šlechtění. V transgenní *Beta vulgaris* s nadměrnou expresí *BvFT1* totiž dochází k inhibici kvetení i po vernalizaci. Tato informace by se dala využít k prodloužení růstové periody zásobního orgánu (Pin et al., 2010). Autoři studie předpokládají, že pokud by bylo možné zasít rostlinu již na podzim, prodloužila by se doba růstu a tím i období, během kterého je sacharóza ukládána do kořene, bylo by tak potencionálně možné zvýšit výnosy (Martins Rodrigues et al., 2020).

#### 4.5 Mrkev obecná (*Daucus carota*)

Mrkev obecná (*Daucus carota*) je dvouletá plodina z čeledi Apiaceae (miříkovité), která během prvního roku růstu tvoří růžici listů a zásobní kořen, v němž se ukládají sacharidy, nejčastěji ve formě sacharózy. V druhém roce dochází po vernalizaci k produkci květů a semen, k tomuto procesu jsou využity zásoby uložené v kořeni předchozí rok (např. Geoffriau et al., 2020).

Původně byl z *Daucus carota* identifikován pouze jeden FT gen (Zhan et al., 2017). V pozdější studii byly geny kódující PEBP proteiny popsány dva a byly označeny jako *DcFT1* a *DcFT2*. *DcFT2* byl shodný s *DcFT* genem identifikovaným v původní studii (Liu et al., 2020). Po osekvenování genomu *Daucus carota* se ukázalo, že PEBP kódujících genů je v rostlině ještě více. Nakonec bylo identifikováno celkem 12 genů, 4 FT-like geny, 6 TFL1-like genů a 2 MFT-like (Liu et al., 2022).

*DcFT1*, *DcFT3* a *DcFT4* vykazují vysoký stupeň sekvenční podobnosti, při expresi těchto genů během vývoje rostliny, byl zaznamenán podobný expresní vzorec. Expese *DcFT1/3/4* byla pozorována v hypokotylu v reakci na teplotu a fotoperiodu, její hladina se postupně zvyšovala

od 10. dne před zahájením vybíhání až do 10. dne po jeho zahájení, poté exprese klesala. Proteiny kódované těmito třemi geny mají pravděpodobně vliv na regulaci iniciace boltingu. K přesnému časování a míře exprese *DcFT1*, *DcFT3* a *DcFT4* bude potřeba provést další transkripční analýzy (Liu et al., 2022).

Další člen FT rodiny, *DcFT2*, se pravděpodobně také účastní regulace kvetení. Ke zvýšené expresi *DcFT2* začalo docházet později, až 10 dní po boltingu (Liu et al., 2022). Hladina exprese *DcFT2* byla v listech největší ve fázi již založených květních primordií (Zhan et al., 2017). Zajímavé je, že *DcFT2* se od ostatních FT homologů v *Daucus carota* liší tím, že je necitlivý vůči fotoperiodě (Liu et al., 2022). O mechanismu regulace *DcFT2* nejsou dostupné žádné informace.

Dále byla detekována exprese obou *MFT-like* genů v hypokotylu. Zvýšená exprese *DcMFT2* byla zaznamenána, podobně jako *DcFT1/3/4*, před zahájením boltingu a během něj, potenciálně by tak *DcMFT2* mohl mít nějakou roli v tomto procesu. U *TFL-like* genů se předpokládá, že fungují jako inhibitory kvetení, všechny *TFL-like* geny identifikované v *Daucus carota* vykazovaly totiž velmi nízkou expresi během vybíhání a kvetení (Liu et al., 2022).

Na životní cyklus *Daucus carota* tedy mají vliv všechny čtyři identifikované FT geny. *DcFT1/3/4* i *DcFT2* mají pravděpodobně roli v regulaci přechodu rostliny ke kvetení a při kvetení samotném, jejich regulační funkce a exprese jsou však rozdílné. Zatím co exprese *DcFT1/3/4* byla pozorována v hypokotylu ještě před zahájením boltingu, k expresi *DcFT2* dochází až později, a to zejména během tvorby květenství. Ani jeden z FT homologů identifikovaných v *Daucus carota* není exprimován v kořenech (Liu et al., 2022), pravděpodobně se tedy nepodílí na vývoji podzemního zásobního orgánu.

Přestože *DcFT* geny nemají přímo vliv na tvorbu zásobního orgánu, hlubší pochopení jejich regulace by mohlo přispět ke zlepšení výnosových parametrů. Brzký přechod ke kvetení je nežádoucí vlastností při produkci *Daucus carota*, podrobná znalost role FT při kvetení, by tak mohla být užitečná při šlechtění nových kultivarů rezistentních k předčasnému boltingu (Liu et al., 2022).

#### 4.6 Ředkev setá (*Raphanus sativus*)

Ředkev setá (*Raphanus sativus*) je rostlina z čeledi Brassicaceae (brukvovité), která tvoří zásobní orgán ze zdužnatělého kořene a hypokotylu. Ředkve lze pěstovat během celého roku.

U kultivarů, které jsou pěstovány pro zásobní orgán, je preferováno pozdější kvetení. Zásobní orgán rostliny, která přešla z vegetativní fáze do fáze generativní, mění svou strukturu, a pro konzumaci se stává nepoužitelný (např. Nishio & Kitashiba, 2017). Čas kvetení je u *Raphanus sativus* velmi proměnlivý s různou reakcí na vernalizaci a fotoperiodu. Pokud rostlina při pěstování projde nečekaným obdobím chladu, je kvetení urychleno a může dojít k signifikantní ztrátě úrody (Yi et al., 2014). *Raphanus sativus* je důležitou plodinou zejména ve východní Asii, zde pěstované kultivary mají často velký bílý zásobní orgán, různé kultivary například z Japonska či z Číny však mohou mít velké množství různých barev, velikostí a tvarů. Oproti tomu ředkve pěstované v Evropě jsou spíše malé, kulovité a červené, jako hospodářská plodina nemají tak zásadní význam (např. Nishio & Kitashiba, 2017).

V *Raphanus sativus* byl nejprve *FT* homolog identifikován pouze jeden (Nie et al., 2016), novější studie však pracují s verzí, že jsou v rostlině *FT* homology dva (Wang et al., 2017). V rámci genů kódujících PEBP proteiny byl izolován také homolog *TFL1*, který byl označen jako *RsTFL1* (Oshima et al., 2009).

Ve studiích, které pracují s existencí pouze jednoho *FT* homologu, byl *RsFT* u *Raphanus sativus* zkoumán pouze v regulaci kvetení. Autoři Nie et al. (2016) spekulují, že *RsFT* by mohl pozitivně regulovat přechod ke kvetení. V mladých prýtech byla hladina *RsFT* nízká (Jung et al., 2016), zvýšení hladiny jeho exprese nastává až s nastoupením kvetení (Nie et al., 2016). Zvýšení hladiny exprese korelovalo s pozdní fází vernalizace, což je v souladu s předpokládanou rolí *RsFT* při iniciaci kvetení (Liu et al., 2017). Ve studii, která pozorovala pozitivní efekt giberelinu (GA) na kvetení *Raphanus sativus*, byla u časně kvetoucí linie po ošetření GA výrazně zvýšená hladina *RsFT*, což korespondovalo s fází boltingu (Jung et al., 2020).

Ve výše zmíněných studiích byl v ředkvi vždy analyzován pouze jeden homolog *FT*, nicméně podle dvou dalších studií byly *FT* homology identifikovány dva a označeny jako *RsFTa* a *RsFTb*. Oba *RsFT* homology byly identifikovány jako potencionální promotory kvetení (Mitsui et al., 2023; Wang et al., 2017) ačkoli detailní analýza *RsFT* genů v těchto studiích chybí.

Předpokládá se, že exprese genů zapojených v signalizaci spojené s nástupem kvetením, zahrnující u *Arabidopsis* *FT*, *CO*, *SOC1*, *FLC* a *LFY* (viz kapitola 3.1), by mohla být zapojena do integrace signálů z různých drah a modulovat přechod ke kvetení a samotné kvetení i u ředkve (Nie et al., 2016). Je pravděpodobné, že regulace kvetení je u kultivarů *Raphanus sativus* citlivých na vernalizaci primárně řízena expresí *RsFLC*, který je integrátorem vernalizační

dráhy. V ředkvi byly identifikovány tři *FLC* geny, *RsFLC1*, *RsFLC2* a *RsFLC3*, všechny měly vysoké hladiny exprese v rostlinách, které neprošly vernalizací. Naopak výrazně snížené hladiny byly pozorovány, pokud rostlina vernalizací prošla (Yi et al., 2014). Z výsledků této studie lze usuzovat, že vernalizace je pro kvetení těchto kultivarů klíčový faktor. V ředkvi byl identifikován také homolog *CO*, z čehož autoři usuzují existenci CO-FT modulu a tím i do určité míry zachování vlivu fotoperiody na kvetení, alespoň u kultivarů citlivých k fotoperiodě (Wang et al., 2017).

Z dalších genů kódujících PEBP proteiny byl v *Raphanus sativus* identifikovaný homolog *TFL1*, který byl označen jako *RsTFL1*. Exprese *RsTFL1* byla pozorována v meristému květenství. Na rozdíl od *TFL1* u *Arabidopsis* (viz kapitola 3) nebyla exprese *RsTFL1* omezena pouze na vnitřní buňky meristému květenství, ale byla pozorována ve všech vrstvách centrální zóny. *RsTFL1* v ředkvi pravděpodobně potlačuje kvetení, mechanismus inhibice kvetení u *Raphanus sativus* se však bude lišit od *Arabidopsis*, zejména s ohledem na rozdílné expresní vzorce *RsTFL1* a *TFL1* v rámci meristému květenství (Oshima et al., 2009).

Při studování životního cyklu rostliny, byla odhalena role *RsFT* v iniciaci kvetení (Nie et al., 2016), jakýkoliv vliv *RsFT* na regulaci tvorby podzemního zásobního orgánu není dosud známý.

Studii věnujících se genům kódujícím PEBP proteiny v *Raphanus sativus* bylo možné dohledat pouze omezené množství a *RsFT* geny jsou v nich zmíněny spíše okrajově. Možným důvodem je to, že primárně zkoumanými geny, jejichž exprese ovlivňuje kvetení v tomto rostlinném druhu, jsou homology *FLC* a jejich role ve vernalizační dráze, která je z ekonomického hlediska důležitá při ovlivnění výnosů.

#### 4.7 Maniok jedlý (*Manihot esculenta*)

Maniok jedlý (*Manihot esculenta*), též známý pod názvem kasava, tapioka či yuka, je plodina patřící do čeledi Euphorbiaceae (pryšcovité). Jedná se o vytrvalou rostlinu, která je však v zemědělství pěstována jako jednoletá (El-Sharkawy, 2003). Tvoří zásobní orgán dužnatěním primárního a adventivních kořenů. Zásobní kořeny mohou mít různý tvar od kulovitého až po válcovitý, a přibližně z jedné třetiny obsahují škrob. Díky tvorbě podzemních zásobních orgánů, ze kterých může čerpat energii, je *Manihot esculenta* velmi tolerantní k nepříznivým environmentálním podmínkám. Rostlina je rozmnožována zejména vegetativně, a to za použití

řízků ze zdřevnatělých stonků. Iniciace kvetení je ovlivněna fotoperiodou a teplotou, generativní rozmnožování je však používáno pouze při šlechtění. (El-Sharkawy, 2003).

V manioku byly identifikovány dva *FT* geny, a to *MeFT1* a *MeFT2*, dále bylo z genů kódujících PEBP proteiny identifikováno také šest *TFL* genů, *MeTFL1* až *MeTFL6* a dva *MFT* geny, *MeMFT1* a *MeMFT2* (Adeyemo et al., 2019).

Oba *MeFT* geny se pravděpodobně účastní regulace nástupu kvetení. Zvýšená exprese *MeFT1* i *MeFT2* byla pozorována v produkčních listech (Adeyemo et al., 2019), tedy v pletivu, u kterého se předpokládá, že se v něm tvoří mobilní indukční signál pro kvetení.

Zvýšení exprese *MeFT2* v listech korespondovalo s indukcí kvetení při odpovědi na fotoperiodu. Během krátkých dnů (10 hodin světla) byla naměřená hladina transkriptů *MeFT2* nízká, ke zvýšení jejich hladiny došlo v dlouhých dnech (14 hodin světla) u všech sledovaných genotypů (Adeyemo et al., 2019). K expresi *MeFT2* došlo ještě před vykvetením rostlin, je tedy pravděpodobné, že exprese tohoto genu má vliv na vznik a intenzitu větvení květenství. K vývoji květů však nedochází, dokud nedojde také k navýšení exprese *MeFT1* (Tokunaga et al., 2022).

Při pozorování exprese *MeFT1* v odpovědi na dlouhé a krátké dny, nebyla u sledovaných kultivarů vypořezována téměř žádná spojitost mezi změnou fotoperiody a hladinou exprese *MeFT1* (Adeyemo et al., 2019). Overexprese *MeFT1* v transgenním manioku vedla k brzké tvorbě dobře vyvinutých samčích a samičích květů (Odipio et al., 2020). K expresi *MeFT1* došlo až ve fázi, kdy se již začalo tvořit květenství, je tedy možné, že k iniciaci exprese tohoto genu dojde až po indukcii kvetení a exprese *MeFT1* tak má vliv zejména na vývoj květů samotných (Tokunaga et al., 2022). Zajímavé je, že transgenní linie manioku, ve kterých byla nadměrná exprese *MeFT1* a došlo u nich k brzkému kvetení, vyprodukovaly méně zásobních kořenů než kontrolní rostliny (Odipio et al., 2020).

Podstatný vliv na životní cyklus manioku má i teplota. V podmínkách kontrolované teploty došlo ke kvetení dříve v 22 °C než při vyšší teplotě 28 a 34 °C (Oluwasanya et al., 2021). Ve studii prováděné v Nigerii byla oblast, kde byly naměřeny nižší denní teploty, vypořezována jako místo, kde dochází k dřívějšímu kvetení a vyšší expresi *MeFT1* oproti rostlinám pěstovaným v oblasti s vyššími denními teplotami (Oluwasanya et al., 2021). Vyšší teploty tedy potlačují expresi obou *FT* homologů a pravděpodobně fungují jako represor kvetení (Tokunaga

et al., 2022). Naproti tomu vyšší teploty podpořili vegetativní růst a vývoj zásobního orgánu. (Oluwasanya et al., 2021).

Jak již bylo zmíněno, v *Manihot esculenta* bylo identifikováno celkem 10 genů kódujících PEBP proteiny, kromě již probraných *FT* homologů, také homology *MFT* a *TFL*. Expres těchto genů byla v plně vyvinutých listech zanedbatelná. Zvýšená exprese *MeMFT1* byla pozorována v poupatech a v pletivech mladých listů, oproti tomu zvýšená exprese *MeMFT2* byla pozorována v kořenech a ve stonku. Zatím chybí informace o tom, zda rozdílný vzorec exprese těchto dvou *MeMFT* hraje nějakou roli v klíčových morfogenních procesech. Transkripty alespoň jednoho, často i více *MeTFL* byly pozorovány ve všech pletivech, zejména v mladých listech a v květech (Adeyemo et al., 2019), informace o jejich vlivu na životní cyklus manioku však také dosud chybí.

Jelikož se *FT* homology neexprimují v zásobních kořenech *Manihot esculenta*, tak se nepředpokládá regulační role *FT* v jejich zakládání. Dle současných znalostí se oba *FT* homology podílejí na regulaci kvetení. Ke zvýšené expresi *MeFT2* dochází při květní indukci, zatímco exprese *MeFT1* je pozorována až později a pravděpodobně ovlivňuje primárně tvorbu květů (Tokunaga et al., 2022). Znalost enviromentálních podmínek a mechanismů indukujících kvetení by mohla být velmi přínosná pro šlechtění, bylo totiž vyzorováno, že s kvetením dochází k menší produkci podzemních zásobních orgánů, tím pádem i k menšímu výnosu plodiny (Odipio et al., 2020). Molekulární mechanismus, podle kterého je regulována exprese *MeFT1* a *MeFT2*, není v manioku dosud dostatečně prozkoumaný (Tokunaga et al., 2022).

## 5. Závěr

Plodiny tvořící podzemní zásobní orgány jsou důležitou součástí světové produkce potravy, snaha zvýšit jejich výnos je proto jednou z priorit zemědělského výzkumu. V posledních letech se úvahy zaměřily na mobilní signály a jejich potenciální roli v zakládání podzemních zásobních orgánů (Natarajan et al., 2019). Jako modelový systém pro studium těchto mechanismů slouží tvorba hlíz bramboru, kde mobilní FT protein, StSP6A, má klíčovou roli při iniciaci tuberizaci. Natarajan et al. (2019) a jiní nadnesli otázku, zda homology FT proteinů nemají, kromě iniciace kvetení, vliv i na tvorbu podzemních zásobních orgánů dalších plodin.

Rešerší relevantní literatury jsem zjistila, že u všech plodin zmiňovaných v této práci jsou FT homology součástí iniciace kvetení. Vliv jejich exprese na zásobní orgány byl však prokázán pouze u bramboru, cibule a česneku. U řepy, mrkve, ředkve a manioku mají FT homology pouze zachovanou funkci při regulaci nástupu kvetení, jejich potenciální role při iniciaci podzemních zásobních orgánů nebyla buď zjištěna nebo dosud vůbec ověřována. Podle dostupných informací lze soudit, že FT má vliv jen na tvorbu takových zásobních orgánů, které se vytvářejí přeměnou stonku či listů. Jak do této představy zapadají zásobní orgány, jejichž součástí je hypokotyl, je však složitější. Hypokotyl je totiž část některých zásobních orgánů tvořených primárně z kořene, například u řepy a ředkve.

U většiny plodin zmíněných v této práci je však stále příliš málo informací, které by umožnily vytvořit ucelenější představu o regulaci morfogenních procesů prostřednictvím FT homologů. Většina studií se věnuje primárně změnám v hladinách transkriptů, informací o proteinech, jejich mobilitě a signálních drahách řídících expresi FT je nedostatek nebo úplně chybějí.

Přestože FT homology a další proteiny s PEBP doménou přímo neregulují iniciaci tvorby podzemních zásobních orgánů ve všech vybraných plodinách, pochopení role těchto proteinů v řízení životního cyklu těchto druhů, může být i přesto přínosné, mohou totiž pomoci například při zlepšování výnosů (řepa, mrkev, maniok).

## 6. Seznam použitých zdrojů

- Abelenda, J. A.; Bergonzi, S.; Oortwijn, M.; Sonnewald, S.; Du, M.; Visser, R. G. F.; Sonnewald, U.; Bachem, C. W. B., 2019. *Source-Sink Regulation Is Mediated by Interaction of an FT Homolog with a SWEET Protein in Potato*. *Current Biology* 29(7), 1178-1186.e6. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.02.018>
- Abelenda, J. A.; Cruz-Oró, E.; Franco-Zorrilla, J. M.; Prat, S., 2016. *Potato StCONSTANS-like1 Suppresses Storage Organ Formation by Directly Activating the FT-like StSP5G Repressor*. *Current Biology* 26(7), 872–881. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.01.066>
- \*Abelenda, J. A.; Navarro, C.; Prat, S., 2014. *Flowering and tuberization: A tale of two nightshades*. *Trends Plant Sci.* 19(2), 115-122. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.09.010>
- Adeyemo, O. S.; Hyde, P. T.; Setter, T. L., 2019. *Identification of FT family genes that respond to photoperiod, temperature and genotype in relation to flowering in cassava (Manihot esculenta, Crantz)*. *Plant Reprod* 32(2), 181–191. <https://doi.org/10.1007/s00497-018-00354-5>
- Ahn, J. H.; Miller, D.; Winter, V. J.; Banfield, M. J.; Jeong, H. L.; So, Y. Y.; Henz, S. R.; Brady, R. L.; Weigel, D., 2006. *A divergent external loop confers antagonistic activity on floral regulators FT and TFL1*. *EMBO Journal* 25(3), 605–614. <https://doi.org/10.1038/sj.emboj.7600950>
- \*Amasino, R., 2010. *Seasonal and developmental timing of flowering*. *Plant Journal* 61(6), 1001–1013. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04148.x>
- \*Andrés, F.; Coupland, G., 2012. *The genetic basis of flowering responses to seasonal cues*. *Nat Rev Genet.* 13(9), 627-639. <https://doi.org/10.1038/nrg3291>
- Ben Michael, T. E.; Faigenboim, A.; Shemesh-Mayer, E.; Forer, I.; Gershberg, C.; Shafran, H.; Rabinowitch, H. D.; Kamenetsky-Goldstein, R., 2020. *Crosstalk in the darkness: Bulb vernalization activates meristem transition via circadian rhythm and photoperiodic pathway*. *BMC Plant Biol* 20(1). <https://doi.org/10.1186/s12870-020-2269-x>
- Chaturvedi, A. K.; Shalom, S. R.; Faigenboim-Doron, A.; Teper-Bamnolker, P.; Salam, B. B.; Daus, A.; Kamenetsky, R.; Eshel, D., 2018. *Differential carbohydrate gene expression during preplanting temperature treatments controls meristem termination and bulbing in garlic*. *Environ Exp Bot* 150, 280–291. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.01.013>

- Cheng, W.; Rashid, H. A.; Stark, R.; Thomas, B., 2021a. *The role of organ - and daylength - specific gene expression in bulb development and resource management in onion (ALLIUM CEPA L.)*. Sci Hortic 286. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110223>
- Cheng, W.; Rashid, M. H. A.; Thomas, B., 2021b. *Changes in the expression of photoperiodic bulbing genes in response to increasing daylength in long-day and short-day onion varieties*. Journal of Horticultural Science and Biotechnology 96(6), 718–727. <https://doi.org/10.1080/14620316.2021.1928556>
- Collani, S.; Neumann, M.; Yant, L.; Schmid, M., 2019. *FT modulates genome-wide DNA-binding of the bZIP transcription factor FD*. Plant Physiol 180(1), 367–380. <https://doi.org/10.1104/pp.18.01505>
- Conti, L.; Bradley, D., 2007. *TERMINAL FLOWER1 is a mobile signal controlling Arabidopsis architecture*. Plant Cell 19(3), 767–778. <https://doi.org/10.1105/tpc.106.049767>
- \*Cooke, D. A.; Scott, J. E., 2012. *Biology and physiology of the sugar-beet plant*, In: The Sugar Beet Crop, 37-66. Springer Science & Business Media.
- Corbesier, L.; Vincent, C.; Jang, S.; Fornara, F.; Fan, Q.; Searle, I.; Giakountis, A.; Farrona, S.; Gissot, L.; Turnbull, C.; Coupland, G., 2007. *FT Protein Movement Contributes to Long-Distance Signaling in Floral Induction of Arabidopsis*. Science (1979) 316(5827), 1026–1030. <https://doi.org/10.1126/science.1140035>
- Dally, N.; Eckel, M.; Batschauer, A.; Höft, N.; Jung, C., 2018. *Two CONSTANS-LIKE genes jointly control flowering time in beet*. Sci Rep 8(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-34328-4>
- Dalvi, V. S.; Patil, Y. A.; Krishna, B.; Sane, P. V.; Sane, A. P., 2019. *Indeterminate growth of the umbel inflorescence and bulb is associated with increased expression of the TFL1 homologue, AcTFL1, in onion*. Plant Science 287. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110165>
- \*El-Sharkawy, M. A., 2003. *Cassava biology and physiology*, Plant Molecular Biology 53, 621-641.
- \*Geoffriau, E.; Rosemary, R.; Simon, P.; Allender, C. J.; Bouverat-Bernier, J.-P.; Bradford, B. Z.; Briard, M.; Capecka, E.; Clements, J. R.; Colley, M., 2020. *Botany of the family Apiaceae*, In: Carrots and Related Apiaceae Crops, 27-35. CAB International.

- Ishii, T.; Suto, M.; Suzuki, N.; Ikeda, H., 2022. *Growth and Gene Expression Related to Bulb Development and Day-length Responses in Onion Cultivars During Overwinter Cultivation*. Horticulture Journal 91(4), 514–521. <https://doi.org/10.2503/hortj.UTD-343>
- \*Jackson, S. D., 2009. *Plant responses to photoperiod*. New Phytologist 181, 517-531. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02681.x>
- Jing, S.; Jiang, P.; Sun, X.; Yu, L.; Wang, E.; Qin, J.; Zhang, F.; Prat, S.; Song, B., 2023. *Long-distance control of potato storage organ formation by SELF PRUNING 3D and FLOWERING LOCUS T-like 1*. Plant Commun 4(3). <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2023.100547>
- Jung, H.; Jo, S. H.; Jung, W. Y.; Park, H. J.; Lee, A.; Moon, J. S.; Seong, S. Y.; Kim, J. K.; Kim, Y. S.; Cho, H. S., 2020. *Gibberellin promotes bolting and flowering via the floral integrators RsFT and RsSOC1-1 under marginal vernalization in radish*. Plants 9(5). <https://doi.org/10.3390/plants9050594>
- Jung, W. Y.; Park, H. J.; Lee, A.; Lee, S. S.; Kim, Y. S.; Cho, H. S., 2016. *Identification of flowering-related genes responsible for differences in bolting time between two radish inbred lines*. Front Plant Sci 7(1844). <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01844>
- Kamenetsky, R.; Faigenboim, A.; Shemesh Mayer, E.; Ben Michael, T.; Gershberg, C.; Kimhi, S.; Esquira, I.; Rohkin Shalom, S.; Eshel, D.; Rabinowitch, H. D.; Sherman, A., 2015. *Integrated transcriptome catalogue and organ-specific profiling of gene expression in fertile garlic (Allium sativum L.)*. BMC Genomics 16(1). <https://doi.org/10.1186/s12864-015-1212-2>
- Kloosterman, B.; Abelenda, J. A.; Gomez, M. D. M. C.; Oortwijn, M.; De Boer, J. M.; Kowitzwanich, K.; Horvath, B. M.; Van Eck, H. J.; Smaczniak, C.; Prat, S.; Visser, R. G. F.; Bachem, C. W. B., 2013. *Naturally occurring allele diversity allows potato cultivation in northern latitudes*. Nature 495(7440), 246–250. <https://doi.org/10.1038/nature11912>
- Lee, R.; Baldwin, S.; Kenel, F.; McCallum, J.; Macknight, R., 2013. *FLOWERING LOCUS T genes control onion bulb formation and flowering*. Nat Commun 4(2884). <https://doi.org/10.1038/ncomms3884>
- Li, N.; Zhang, X.; Sun, X.; Zhu, S.; Cheng, Y.; Liu, M.; Gao, S.; Zhang, J.; Wang, Y.; Yang, X.; Chen, J.; Li, F.; He, Q.; Zeng, Z.; Yuan, X.; Zhou, Z.; Ma, L.; Wang, T.; Li, X.; Liu, H.; Pan, Y.; Zhou, M.; Gao, C.; Zhou, G.; Han, Z.; Liu, S.; Su, J.; Cheng, Z.; Tian, S.; Liu, T., 2022.

*Genomic insights into the evolutionary history and diversification of bulb traits in garlic.* Genome Biol 23(1). <https://doi.org/10.1186/s13059-022-02756-1>

Liu, C.; Wang, S.; Xu, W.; Liu, X., 2017. *Genome-wide transcriptome profiling of radish (*Raphanus sativus* L.) in response to vernalization.* PLoS One 12(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177594>

Liu, L.; Ou, C.; Chen, S.; Shen, Q.; Liu, B.; Li, M.; Zhao, Z.; Kong, X.; Yan, X.; Zhuang, F., 2020. *The Response of COL and FT Homologues to Photoperiodic Regulation in Carrot (*Daucus carota* L.).* Sci Rep 10(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-66807-y>

Liu, X.; Zhao, D.; Ou, C.; Hao, W.; Zhao, Z.; Zhuang, F., 2022. *Genome-wide identification and characterization profile of phosphatidy ethanolamine-binding protein family genes in carrot.* Front Genet 13(1047890). <https://doi.org/10.3389/fgene.2022.1047890>

\*Lopez-Bellido, F. J.; Lopez-Bellido, R. J.; Muñoz-Romero, V.; Fernandez-Garcia, P.; Lopez-Bellido, L., 2016. *New phenological growth stages of garlic (*Allium sativum*).* Annals of Applied Biology 169(3), 423–439. <https://doi.org/10.1111/aab.12312>

Manoharan, R. K.; Han, J. S. H.; Vijayakumar, H.; Subramani, B.; Thamilarasan, S. K.; Park, J. I.; Nou, I. S., 2016. *Molecular and functional characterization of FLOWERING LOCUS T homologs in *Allium cepa*.* Molecules 21(2). <https://doi.org/10.3390/molecules21020217>

Martins Rodrigues, C.; Müdsam, C.; Keller, I.; Zierer, W.; Czarnecki, O.; Corral, J. M.; Reinhardt, F.; Nieberl, P.; Fiedler-Wiechers, K.; Sommer, F.; Schroda, M.; Mühlhaus, T.; Harms, K.; Flügge, U. I.; Sonnewald, U.; Koch, W.; Ludewig, F.; Ekkehard Neuhaus, H.; Pommerrenig, B., 2020. *Vernalization alters sink and source identities and reverses phloem translocation from taproots to shoots in sugar beet.* Plant Cell 32(10), 3206–3223. <https://doi.org/10.1105/tpc.20.00072>

\*Meinke, D. W.; Cherry, J. M.; Dean, C.; Rounsley, S. D.; Koornneef, M., 2025. *Arabidopsis thaliana: A Model Plant for Genome Analysis.* Science 282, 662-682

Mitsui, Y.; Yokoyama, H.; Nakaegawa, W.; Tanaka, K.; Komatsu, K.; Koizuka, N.; Okuzaki, A.; Matsumoto, T.; Takahara, M.; Tabei, Y., 2023. *Epistatic interactions among multiple copies of FLC genes with naturally occurring insertions correlate with flowering time variation in radish.* AoB Plants 15(2). <https://doi.org/10.1093/aobpla/plac066>

- Morris, W. L.; Ducreux, L. J. M.; Morris, J.; Campbell, R.; Usman, M.; Hedley, P. E.; Prat, S.; Taylor, M. A., 2019. *Identification of TIMING of CAB EXPRESSION 1 as a temperature-sensitive negative regulator of tuberization in potato*. J Exp Bot 70(20), 5703–5714. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz336>
- Myslivcová, J., 2024. *Odvození a charakterizace SP6A knock-out mutantů jako nástroj pro studium procesu tuberizace u kulturního bramboru* Diplomová práce. Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova.
- \*Natarajan, B.; Kondhare, K. R.; Hannapel, D. J.; Banerjee, A. K., 2019. *Mobile RNAs and proteins: Prospects in storage organ development of tuber and root crops*. Plant Science 284, 73-81. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.03.019>
- Navarro, C.; Abelenda, J. A.; Cruz-Oró, E.; Cuéllar, C. A.; Tamaki, S.; Silva, J.; Shimamoto, K.; Prat, S., 2011. *Control of flowering and storage organ formation in potato by FLOWERING LOCUS T*. Nature 478(7367), 119–122. <https://doi.org/10.1038/nature10431>
- Nie, S.; Li, C.; Wang, Y.; Xu, L.; Muleke, E. M.; Tang, M.; Sun, X.; Liu, L., 2016. *Transcriptomic analysis identifies differentially expressed genes (DEGs) associated with bolting and flowering in radish (Raphanus sativus L.)*. Front Plant Sci 7(682). <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00682>
- \*Nishio, T.; Kitashiba, H., 2017. *Economic and Academic Importance of Radish*, In: The Radish Genome, 1-10. Springer International Publishing AG.
- Odipio, J.; Getu, B.; Chauhan, R. D.; Alicai, T.; Bart, R.; Nusinow, D. A.; Taylor, N. J., 2020. *Transgenic overexpression of endogenous FLOWERING LOCUS T-like gene MeFT1 produces early flowering in cassava*. PLoS One 15(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227199>
- Oluwasanya, D. N.; Gisel, A.; Stabolone, L.; Setter, T. L., 2021. *Environmental responsiveness of flowering time in cassava genotypes and associated transcriptome changes*. PLoS One 16(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0253555>
- Oshima, S.; Ikeda, K.; Nomura, K., 2009. *Isolation and characterization of a TERMINAL FLOWER 1 homolog, RsTFL1, from radish (Raphanus sativus)*. Plant Biotechnology 26, 327-331.

- Pin, P. A.; Benlloch, R.; Bonnet, D.; Wremerth-Weich, E.; Kraft, T.; Gielen, J. J. L.; Nilsson, O., 2010. *An Antagonistic Pair of FT Homologs Mediates the Control of Flowering Time in Sugar Beet*. *Science* (1979) 330(6009), 1393–1397. <https://doi.org/10.1126/science.1194980>
- Pin, P. A.; Zhang, W.; Vogt, S. H.; Dally, N.; Büttner, B.; Schulze-Buxloh, G.; Jelly, N. S.; Chia, T. Y. P.; Mutasa-Göttgens, E. S.; Dohm, J. C.; Himmelbauer, H.; Weisshaar, B.; Kraus, J.; Gielen, J. J. L.; Lommel, M.; Weyens, G.; Wahl, B.; Schechert, A.; Nilsson, O.; Jung, C.; Kraft, T.; Müller, A. E., 2012. *The role of a pseudo-response regulator gene in life cycle adaptation and domestication of beet*. *Current Biology* 22(12), 1095–1101. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.04.007>
- Plantenga, F. D. M.; Bergonzi, S.; Abelenda, J. A.; Bachem, C. W. B.; Visser, R. G. F.; Heuvelink, E.; Marcelis, L. F. M., 2019a. *The tuberization signal StSP6A represses flower bud development in potato*. *J Exp Bot* 70(3), 925–936. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery420>
- Plantenga, F. D. M.; Bergonzi, S.; Bachem, C. W. B.; Visser, R. G. F.; Heuvelink, E.; Marcelis, L. F. M., 2019b. *High light accelerates potato flowering independently of the FT-like flowering signal StSP3D*. *Environ Exp Bot* 160, 35–44. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.01.004>
- \*Plunkert, M. L.; Martínez-Gómez, J.; Madrigal, Y.; Hernández, A. I.; Tribble, C. M., 2024. *Tuber, or not tuber: Molecular and morphological basis of underground storage organ development*. *Curr Opin Plant Biol.* 80(102544). <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2024.102544>
- \*Rabinowitch, H. D., 2017. *Morphology and anatomy of Allium*, In: *Onions and Allied Crops: Volume I: Botany, Physiology, and Genetics*, 28-51. Taylor & Francis Group.
- \*Rabinowitch, H.; Friesen, N.; Thomas, B.; Ade, A.; Almulla, S.; Araújo, E. R.; Benke, A.; Bermúdez, A.; Darkal, A. K.; Dorado, G., 2023. *Crop development – Garlic*, In: *Edible Alliums: Botany, Production and Uses*. 114-138. CAB International.
- Rashid, M. H. A.; Cheng, W.; Thomas, B., 2019. *Temporal and Spatial Expression of Arabidopsis Gene Homologs Control Daylength Adaptation and Bulb Formation in Onion (Allium cepa L.)*. *Sci Rep* 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51262-1>
- \*Rehman, S.; Bahadur, S.; Xia, W., 2023. *An overview of floral regulatory genes in annual and perennial plants*. *Gene* 885(147699). <https://doi.org/10.1016/j.gene.2023.147699>

- \*Rodríguez-Falcón, M.; Bou, J.; Prat, S., 2006. *Seasonal control of tuberization in potato: Conserved elements with the flowering response*. *Annu Rev Plant Biol.* 57, 151-180  
<https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105224>
- Rohkin Shalom, S.; Gillett, D.; Zemach, H.; Kimhi, S.; Forer, I.; Zutahy, Y.; Tam, Y.; Teper-Bamnlker, P.; Kamenetsky, R.; Eshel, D., 2015. *Storage temperature controls the timing of garlic bulb formation via shoot apical meristem termination*. *Planta* 242(4), 951–962.  
<https://doi.org/10.1007/s00425-015-2334-0>
- Shemesh-Mayer, E.; Faigenboim, A.; Ben Michael, T. E.; Kamenetsky-Goldstein, R., 2022. *Integrated Genomic and Transcriptomic Elucidation of Flowering in Garlic*. *Int J Mol Sci* 23(22). <https://doi.org/10.3390/ijms232213876>
- Stupecká, L., 2015. *Je tvorba hlíz řízena podobnými mechanizmy jako kvetení?* Bakalářská práce. Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova.
- \*Susila, H.; Purwestri, Y. A., 2023. *PEBP Signaling Network in Tubers and Tuberous Root Crops*. *Plants* 12(264). <https://doi.org/10.3390/plants12020264>
- Tadamura, K.; Torada, A., 2023. *Improvement of in vitro bulblet formation in garlic under continuous-light condition is tightly associated with FLOWERING LOCUS T-like gene expression*. *Plant Cell Tissue Organ Cult* 154(3), 575–585. <https://doi.org/10.1007/s11240-023-02533-3>
- Teo, C. J.; Takahashi, K.; Shimizu, K.; Shimamoto, K.; Taoka, K. I., 2017. *Potato Tuber Induction is Regulated by Interactions Between Components of a Tuberigen complex*. *Plant Cell Physiol* 58(2), 365–374. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcw197>
- Tokunaga, H.; Quynh, D. T. N.; Anh, N. H.; Nhan, P. T.; Matsui, A.; Takahashi, S.; Tanaka, M.; Anh, N. M.; Van Dong, N.; Ham, L. H.; Higo, A.; Hoa, T. M.; Ishitani, M.; Minh, N. B. N.; Hy, N. H.; Srean, P.; Thu, V. A.; Tung, N. B.; Vu, N. A.; Yamaguchi, K.; Tsuji, H.; Utsumi, Y.; Seki, M., 2022. *Field transcriptome analysis reveals a molecular mechanism for cassava-flowering in a mountainous environment in Southeast Asia*. *Plant Mol Biol* 109(3), 233–248.  
<https://doi.org/10.1007/s11103-020-01057-0>
- \*Tribble, C. M.; Martínez-Gómez, J.; Howard, C. C.; Males, J.; Sosa, V.; Sessa, E. B.; Cellinese, N.; Specht, C. D., 2021. *Get the shovel: morphological and evolutionary complexities of*

*belowground organs in geophytes.* Am J Bot. 108(3), 372-387.  
<https://doi.org/10.1002/ajb2.1623>

Wang, H.; Shemesh-Mayer, E.; Zhang, J.; Gao, S.; Zeng, Z.; Yang, Z.; Zhang, Xueyu; Jia, H.; Wang, Y.; Song, J.; Zhang, Xiaohui; Yang, W.; He, Q.; Sherman, A.; Li, L.; Kamenetsky, R.; Liu, T., 2023. *Genome resequencing reveals the evolutionary history of garlic reproduction traits.* Hortic Res 10(11). <https://doi.org/10.1093/hr/uhad208>

Wang, J.; Qiu, Y.; Cheng, F.; Chen, X.; Zhang, X.; Wang, H.; Song, J.; Duan, M.; Yang, H.; Li, X., 2017. *Genome-wide identification, characterization, and evolutionary analysis of flowering genes in radish (*Raphanus sativus* L.).* BMC Genomics 18(1). <https://doi.org/10.1186/s12864-017-4377-z>

\*Wickland, D. P.; Hanzawa, Y., 2015. *The FLOWERING LOCUS T/TERMINAL FLOWER 1 Gene Family: Functional Evolution and Molecular Mechanisms.* Mol Plant 8, 983-997.  
<https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.01.007>

Wu, C.; Wang, M.; Cheng, Z.; Meng, H., 2016. *Response of garlic (*Allium sativum* L.) bolting and bulbing to temperature and photoperiod treatments.* Biol Open 5(4), 507–518.  
<https://doi.org/10.1242/bio.016444>

Yi, G.; Park, H.; Kim, J. S.; Chae, W. B.; Park, S.; Huh, J. H., 2014. *Identification of three FLOWERING LOCUS C genes responsible for vernalization response in radish (*Raphanus sativus* L.).* Hortic Environ Biotechnol 55(6), 548–556. <https://doi.org/10.1007/s13580-014-1151-x>

Zhan, Z.; Zhang, C.; Zhang, H.; Li, X.; Wen, C.; Liang, Y., 2017. *Molecular cloning, expression analysis, and subcellular localization of FLOWERING LOCUS T (FT) in carrot (*Daucus carota* L.).* Molecular Breeding 37(12). <https://doi.org/10.1007/s11032-017-0749-y>

Zhang, C.; Li, S.; Wang, Y.; Long, J.; Li, X.; Ke, L.; Xu, R.; Wu, Z.; Pi, Z., 2024. *Vernalization promotes bolting in sugar beet by inhibiting the transcriptional repressors of BvGI.* Plant Mol Biol 114(3). <https://doi.org/10.1007/s11103-024-01460-x>

Zhang, G.; Jin, X.; Li, X.; Zhang, N.; Li, S.; Si, H.; Rajora, O. P.; Li, X. Q., 2022. *Genome-wide identification of PEBP gene family members in potato, their phylogenetic relationships, and expression patterns under heat stress.* Mol Biol Rep 49(6), 4683–4697.  
<https://doi.org/10.1007/s11033-022-07318-z>

Zhang, X.; Campbell, R.; Ducreux, L. J. M.; Morris, J.; Hedley, P. E.; Mellado-Ortega, E.; Roberts, A. G.; Stephens, J.; Bryan, G. J.; Torrance, L.; Chapman, S. N.; Prat, S.; Taylor, M. A., 2020. *TERMINAL FLOWER-1/CENTRORADIALIS inhibits tuberisation via protein interaction with the tuberigen activation complex*. *Plant Journal* 103(6), 2263–2278. <https://doi.org/10.1111/tpj.14898>

\*Zierer, W.; Rüscher, D.; Sonnewald, U.; Sonnewald, S., 2021. *Tuber and Tuberous Root Development*. *Annu Rev Plant Biol* 75, 551-580. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-080720>

Sekundární zdroje jsou označeny \*