

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Jitka Myslivcová

Regulace zakládání hlíz u bramboru: role auxinu
Regulation of potato tuber onset: the role of auxin

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Petra Mašková, Ph.D.

Praha, 2022

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala především své školitelce RNDr. Petře Maškové, Ph. D. za vedení mé bakalářské práce, cenné rady, trpělivost, vstřícnost, pomoc a čas, který mi věnovala. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat své rodině za oporu a podporu během studia.

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 dne:

Podpis:

Abstrakt

Lilek brambor (*Solanum tuberosum*) tvoří podstatnou složku potravy po celém světě. Proces tvorby hlíz, tuberizace, je řízen souhrou vnějších podmínek a vnitřních poměrů v rostlině. Pochopení molekulární podstaty regulace tuberizace včetně vlivu fotoperiody, ukazuje na klíčovou roli mobilních signálů. Mezi signály působící morfogenní změny ve stolonu patří transkripty *StBEL5* a *POHT1*, které jsou translatovány ve stolonu a tvoří heterodimer, jež je schopný regulovat geny s motivem TTGAC, dále FT homolog StSP6A mobilní z listů do stolonu jako protein. Je zřejmé, že se tyto signální dráhy překrývají. Významnou signalizační úlohu mají také fytohormony, mezi jinými i auxiny. Během iniciace hlízy dochází k navýšení hladin IAA v pletivech stolonu, během zrání hlízy naopak k poklesu. Na redistribuci auxinu ve stolonu se pravděpodobně účastní PIN proteiny, iniciace tvorby hlíz se účastní i transportéry LAX a ABCB a členové signální dráhy Aux/IAA a ARF. Ačkoli auxiny mají během morfogenní přeměny stolonu prokazatelně důležitou roli, není jejich přesná úloha v procesu dostatečně vyjasněná. S auxinovou signalizací je propojená tuberigenní signalizace zprostředkovaná BEL5/POTH1 a SP6A, mezi její cílové geny ve stolonu patří i ty, které kódují proteiny účastníci se biosyntézy (YUCCA1), transportu (PIN1/2/4) a signalizace auxinu (ARF8). Pro dostatečné pochopení vztahů jednotlivých signalizačních úrovní však zatím není dostatek literárních dat.

Klíčová slova: auxin, fytohormony, *Solanum tuberosum*, StBEL5, StSP6A, tuberizace

Abstract

Potato (*Solanum tuberosum*) is an essential component of food worldwide. The process of tuber formation is controlled by the interplay of external and internal conditions. Understanding of the molecular basis of tuberization, including the effect of photoperiod, pointed to a key role of mobile signals. Among these morphogenic signals *StBEL5* and *POTH1* transcripts are involved, which are translated in the stolon and form a heterodimer regulating target genes with TTGAC tandem motifs, further an FT homologue, StSP6A, mobile from leaves to stolons as a protein. BEL5/POTH1 and StP6A signaling pathways seem to overlap. Phytohormones also play an important signaling role, i.a. auxins. During tuber initiation, IAA levels in stolon tissues increase. PIN transporters are likely to be involved in the redistribution of auxin in the stolon, but also LAX and ABCB transporters and components of auxin signaling pathway, Aux/IAAs and ARFs are also involved in the process. Although auxins are proved to play an important role during stolon-to-tuber transition, their exact role in the process is not sufficiently clarified. Auxin signaling is interconnected with BEL5/POTH1 and SP6A-mediated tuber signaling, as its target genes in the stolon include those that encode proteins involved in auxin biosynthesis (YUCCA1), transport (PIN1/2/4) and signaling (ARF8). However, there is not yet enough literary data to sufficiently understand the relationships of individual signaling levels.

Key words: auxin, phytohormones, *Solanum tuberosum*, StBEL5, StSP6A, tuberization

Seznam zkratek

2,4-D	KYSELINA 2,4-DICHLORFENOXYOCTOVÁ
4-Cl-IAA	KYSELINA CHLORINDOLYL-3-OCTOVÁ
ABA	KYSELINA ABSCISOVÁ
ABCB	transportér ATP-BINDING CASSETTE PODRODINY B
ABF4	transkripční faktor ABRE-BINDING FACTOR 4
AGL8	transkripční faktor AGAMOUS-LIKE 8
ARF	transkripční faktor AUXIN RESPONSE FACTOR
AUX/IAA	AUXIN/INDOL-3-OCTOVÝ REPRESOR
AUX1/LAX	transportér AUXIN RESISTANT1/LIKE AUX
BELL	transkripční faktor BEL1-LIKE
CDF1	transkripční faktor CYCLING DOF FACTOR 1
CK	CY TOKININY
CO	transkripční faktor CONSTANS
ER	ENDOPLAZMATICKÉ RETIKULUM
FAC	FLORIGEN ACTIVATION COMPLEX
FD	transkripční faktor FLOWERING LOCUS D
FKF1/GI	FLAVIN-BINDING, KELCH REPEAT, F-BOX 1/ GIGANTEA
FT	transkripční faktor FLOWERING LOCUS T
GA	GIBERELIN
GA20ox1	GIBERELIN 20-OXIDÁZA 1
GA2ox1	GIBERELIN 2-OXIDÁZA 1
GA3ox2	GIBERELIN 3-OXIDÁZA 2
GAS	GALAKTINOL SYNTÁZA
GH3	GRETCHEN HAGEN3
GO	GENE ONTOLOGY
GUS	BETA-GLUKURONIDÁZA
IAA/ IAA ⁻ / IAAH	KYSELINA INDOLYL-3-OCTOVÁ/IONTOVÁ/PROTONOVÁ FORMA
IAM	INDOL-3-ACETOAMIDOVÁ DRÁHA
IAOx	INDOL-3-ACETALDOXIMOVÁ DRÁHA
IBA	KYSELINA INDOLYL-3-MÁSELNÁ
IPA	INDOL-3-PYRUVÁTOVÁ DRÁHA
IPT	ISOPENTENYL TRANSFERÁSA

JA	KYSELINA JASMONOVÁ
KNOX	transkripční faktor HOMEBOX KNOTTED-TYPE
LD	LONG DAY
LOG1	LONELY GUY 1
miR156/172	micro RNA 156/172
mRNA	messenger RNA
NAA	α -NAFTYLOCTOVÁ
NPA	1-N-NAFTYLFTALAMOVÁ KYSELINA
OxIAA	KYSELINA 2-OXINDOL-3-OCTOVÁ
PAA	KYSELINA FENYLOCTOVÁ
PAT	POLAR AUXIN TRANSPORT
PEO-IAA	2-INDOL-3-YL-4-OXO-4-PHENYLBUTANOIC ACID
PGP	P-GLYKOPROTEIN
PHYB	PHYTOCHROME B
PIL	transportér PIN-LIKE
PM	PLAZMATICKÁ MEMBRÁNA
POTH1	POTATO HOMEBOX 1
POTLX-1	PATHOGEN-SPECIFIC LIPOSYGENASE
PTB	POLYPYRIMIDINE TRACT-BINDING PROTEINS
qRT-PCR	Real-time Quantitative Reverse Transcription Polymerase Chain Reaction
RAP1	transkripční faktor RELATED TO APETALA2 1
SAM	SHOOT APICAL MERISTEM
SAUR	SMALL AUXIN UPREGULATED RNA
SD	SHORT DAY
SL	STRIGOLAKTONY
SSR	SUBSWELLING REGION
StPIN	transportér PIN-FORMED
STAM	STOLON APICAL MERISTEM
StBEL/5/11/29	BEL1-RELATED HOMEOTIC PROTEIN 5/11/29
StCCD8	CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE 8
StCEN	transkripční faktor CENTRORADIALIS
StCOL1	transkripční faktor StCONSTANS-LIKE1
StFDL1	transkripční faktor FLOWERING LOCUS D LIKE-1
StLAX	transportér LIKE AUXIN RESISTANT

StPHOR1	PHOTOPERIODIC RESPONSE 1
StPOMT1	POTATO MAD-BOX 1
StSP5G	SELF PRUNING LOCUS T
StSP6A	SELF PRUNING 6A
TAA	TRYPTOFAN-AMINOTRASFERÁZA
TAC	TUBERING ACTIVATION COMPLEX
TALE	THREE-AMINO ACID-LOOP-EXTENSION
TAM	TRYPTAMIN
TDC	TRP-DEKARBOXYLÁZA
TFL1	transkripční faktor TERMINAL FLOWER1
TIBA	2,3,5-TRIJODBENZOOVÁ KYSELINA
TIR1/AFB	TRANSPORT INHIBITOR REPRESOR 1/AUXIN RELATED F-BOX
Trp	TRYPTOFAN
YUC	YUCCA

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Tuberizace u <i>Solanum tuberosum</i>	2
2.1	Morfologické změny během tuberizace	2
2.2	Faktory vnějšího prostředí	4
2.3	Molekulární podstata iniciace tuberizace	4
2.4	Vliv fytohormonů na iniciaci hlízy.....	7
3	Auxin.....	10
3.1	Biosyntéza a katabolismus auxinu.....	11
3.2	Transport auxinu.....	12
3.2.1	AUX1/LAX transportéry	13
3.2.2	PIN transportéry	13
3.2.3	ABCB transportéry	14
3.3	Auxinová signalizace.....	15
3.4	Auxin během iniciace hlíz u <i>Solanum tuberosum</i>	15
3.4.1	StLAX.....	17
3.4.2	StPIN přenašeče	17
3.4.3	StABCB	19
3.4.4	StAux/IAA a StARF	20
3.4.5	Propojení tuberigenní signalizace s auxinovou rovnováhou.....	21
4	Závěr	23
5	Zdroje čerpání	24

1 Úvod

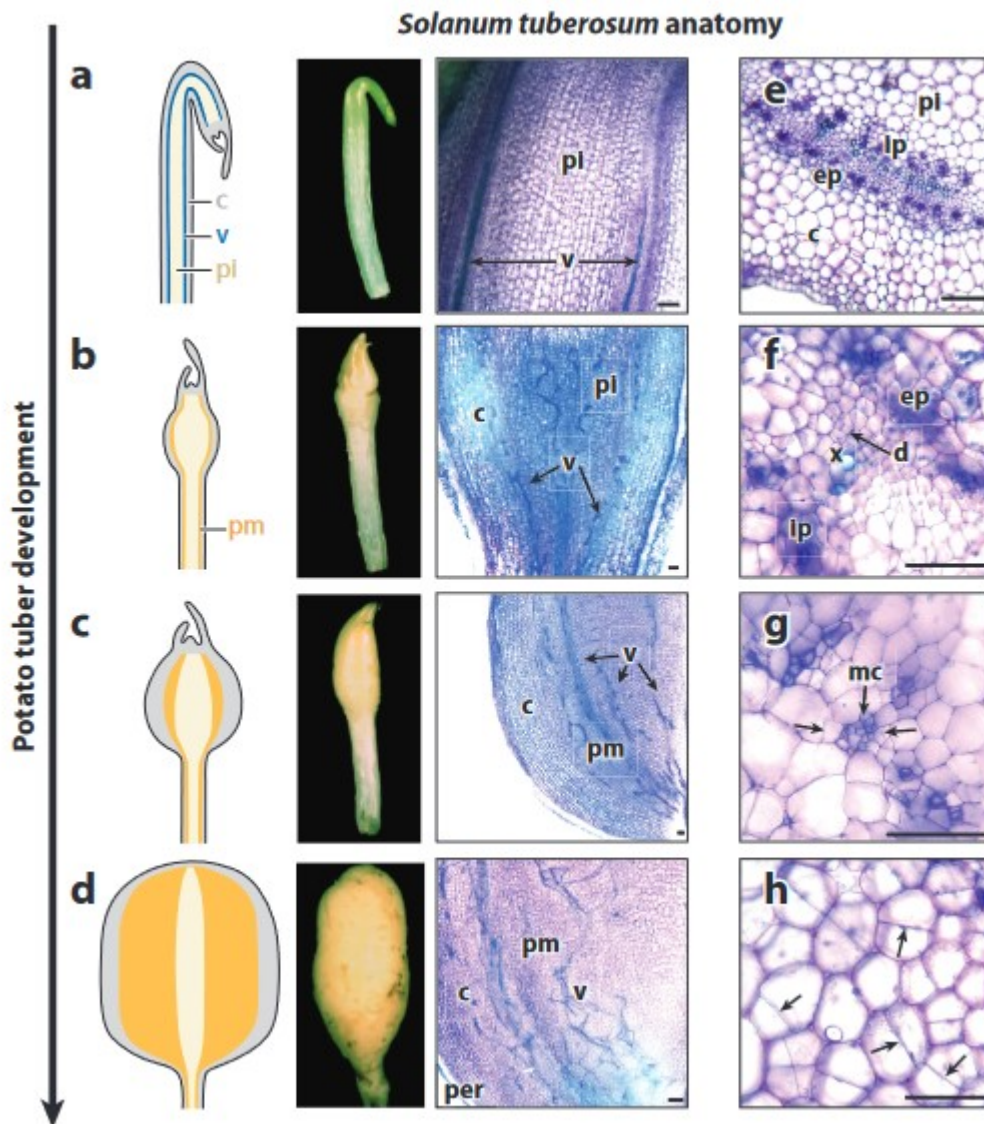
Proces vedoucí k tvorbě zásobních orgánů brambor se nazývá tuberizace. Často je studován na modelu *Solanum tuberosum andigena* genotypu 7540, který vytváří hlízy striktně za podmínek krátkého dne, oproti tomu běžně pěstované genotypy poddruhu *tuberosum* jsou schopny tuberizovat nezávisle na délce fotoperiody. Kromě podmínek prostředí jsou klíčovými faktory signály a metabolity samotné rostliny, které spouští iniciaci hlízy. Crosstalk mezi jednotlivými komponenty tuberizační dráhy řídí kroky v jednotlivých fázích přeměny stolonu v hlízu. Zásadní vliv na přeměnu stolonu v hlízu mají fytohormony, některé fytohormony proces stimulují (např. cytokininy) a jiné inhibují (např. gibereliny). Specifickou roli mají auxiny, které se účastní různých fází tuberizace. V této bakalářské práci byla shrnuta signalizace a zapojení auxinu v procesu tvorby hlíz.

2 Tuberizace u *Solanum tuberosum*

Brambory jsou čtvrtou nejdůležitější plodinou pro lidstvo, konzumovány jsou její hlízy. Hlíza vzniká z modifikovaného stolonu (tj. podzemní stonek), který plní roli nejen zásobního orgánu rostliny, ale účastní se zároveň jejího vegetativního množení (přehledně např. v Kondhare et al., 2020). Proces přechodu stolonu na hlízu – tuberizace – je regulován environmentálními podmínkami, na které odpovídá rovnováha metabolitů a signálů produkovaných rostlinou. Z těchto důležitých látek mají zásadní roly fytohormony (Aksenova et al., 2012). Tuberizace prochází několika stádii: tvorbou a růstem stolonu, indukci tuberizace, iniciací hlíz a růstem samotné hlízy (Aksenova et al., 2012). Vlivem příznivých podmínek vzniká v listech tuberigenní signál (tuberigen), který je floémem transportován do špičky stolonu, kde ukončuje elongaci a iniciuje reorientaci buněčného dělení z transversálního na longitudinální a následné tloušťnutí v subapikální oblasti (Xu et al., 1998a). Během přeměny stolonu v hlízu a v závěrečné fázi zvětšování hlízy dochází k akumulaci velkého množství škrobu, bílkovin, vlákniny, mikroživin, antioxidantů a minerálů (Xu et al., 1998b).

2.1 Morfologické změny během tuberizace

Jak již bylo zmíněno, vývoj hlízy prochází několika fázemi, které doprovází morfologické změny. Xu et al. (1998a) popsali morfologický vývoj hlíz za podmínek *in vitro* a *in vivo* u rostliny *Solanum tuberosum* cv. Bintje. Vývoji hlízy dle autorů předchází dva děje: vývoj stolonu a tloušťnutí stolonové špičky. Oba tyto děje, stejně tak i následný vývoj hlízy je podmíněn zvětšováním a dělením buněk v různých pletivech stolonu. Na stolonu jsou popisovány dvě oblasti, STAM (stolon apical meristem) a SSR (subswelling region), který začíná ~ 1 cm pod špičkou stolonu (Roumeliotis et al., 2012a). Vývoj v prvních dnech je téměř shodný v obou případech. Nultý až čtvrtý den dochází k růstu stolonu a internodií, pátý den se mění orientace dělení ve stolonu, transversální dělení je zastaveno a buňky bazální části subapikální oblasti stolonu se začínají prodlužovat a dělit longitudinálně. Tloušťnutí zahrnuje oblasti prvního, druhého a částečně i třetího internodia. Mezi osmým až desátým dnem se růst hlízy zastavuje, její přibližný průměr je 0,8 cm. Na tloušťnutí se do této fáze podílely změny v počtu a velikosti buněk kůry a dřene, počet buněk se během experimentu navýšil až 3krát. Na rozdíl od pokusů *in vitro*, které tímto stádiem končí, *in vivo* hlízy přibírají dále na objemu, a to zvětšováním a dělením buněk v perimedulární oblasti (Obr. 1) (Xu et al., 1998a).



Obr. 1 – Schématické znázornění fází tuberizace a podélné řezy jednotlivými stádii (a–d): a) hákovitý stolon před tloustnutím, je vidět pletivo centrální dřevě (pi – pith), vznikající vodivé pletivo (v – vasculature) a kůru (c – cortex). b) počáteční tloustnutí v subapikální oblasti stolonu, dochází k rozšíření pletiva centrální dřevě, vzniká perimedulární oblast (pm), dochází k mechanickému rozrušení vodivých pletiv (šipky). c) postupné tloustnutí stolonu, ustanovuje se perimedulární oblast a vodivá pletiva jsou více rozrušena (šipky). d) tvorba hlízy na distálním konci stolonu, dochází k rozšiřování perimedulární oblasti a vytvoření peridermu (per). Příčné řezy jednotlivými stádii (e–h): e) stolon před tloustnutím, vodivé pletivo je prstencovitě uspořádané (ep – external phloem; ip – internal phloem). f) rozšíření vodivých pletiv, viditelný xylém (x) a dělicí se buňky (d). g) zvětšení perimedulární oblasti, šipky označují shluky meristematických buněk (mc – meristematic cluster). h) náhodně orientované buněčné dělení (šipky) v rané hlíze (převzato ze Zierer et al., 2021).

2.2 Faktory vnějšího prostředí

Iniciace tvorby hlíz je proces, který je řízen podmínkami prostředí, jako je teplota, dostupnost dusíku a délka fotoperiody. Vyšší teploty proces zakládání hlíz spíše inhibují, zatímco opačně působí teploty nízké (Jackson, 2009). Tuberizaci ovlivňuje i dostupnost dusíku, Zheng et al. (2018) pozorovali, že přidáním dusíku se snížil poměr C : N (uhlík : dusík) v rostlině bramboru, což mělo za následek zpoždění tuberizace.

Změny délky dne fungují jako sezónní indikátory pro regulaci mnoha vývojových procesů, mezi které patří i tvorba hlíz (Jackson, 2009). Délka dne je vnímána v listech, kde se za induktivních podmínek (délka dne do 12 h, nízké noční teploty, nízká dostupnost dusíku) syntetizuje signál, který je transportován do stolonů. Za neinduktivních podmínek a vyšších teplot mohou stolony vyrůst až nad povrch půdy a vytvořit tak nový prýt. Při nízké teplotě a podmínkách krátkého dne růst stolonů ustává a vlivem signálů z nadzemní části se přeměňuje v zásobní orgán (Ewing and Wareing, 1978).

Solanum tuberosum má několik poddruhů, které se liší v požadavcích na délku fotoperiody, při které spouští proces vedoucí k tvorbě hlíz. Iniciace tuberizace je často studována u *S. tuberosum andigena* (genotyp 7540), kde je proces tuberizace striktně závislý na krátkodenní fotoperiodě (short day – SD), tzn. že netuberizuje za podmínek dlouhodobých. Existují však i jiné poddruhy, které jsou schopny tvořit hlízy i za dlouhodobých (long day – LD) podmínek, např. *S. tuberosum* poddruh *tuberosum*, jehož kultivary jsou nejrozšířenější po celém světě (přehledně např. v Rodríguez-Falcón et al., 2006).

2.3 Molekulární podstata iniciace tuberizace

Podmínky prostředí se promítanou do statutu rostliny z hlediska metabolitů, jejich rozdělování po rostlině a také signalizaci. Signalizace spojená s nástupem tuberizace má mnoho společných rysů s regulací nástupu kvetení. Kondhare et al. (2020) odkazuje na Chailakhyan et al. (1981), kteří svými experimenty poprvé upozornili na možnou přítomnost společných regulačních faktorů mezi procesy kvetení a tuberizace. Fotoperiodická signalizační kaskáda indukující kvetení u *Arabidopsis thaliana* je zahájena přijetím signálu o délce fotoperiody pomocí fotoreceptorů (např. PHYB), cirkadiálními hodinami a proteinem CONSTANS (CO), jehož exprese je řízena cirkadiálními hodinami i PHYB. Transkripčním represorem *CONSTANS* je *CYCLING DOF FACTOR 1* (CDF1), který přenáší signál z cirkadiálních hodin. CO, integrátor fotoperiodické dráhy kvetení, přímo indukuje expresi *FLOWERING LOCUS T (FT)* genu, který vede ke kvetení za LD podmínek. Protein kódovaný tímto genem je

mobilní signál označovaný jako florigen (přehledně např. v Jackson, 2009). FT interaguje v buňkách SAM (shoot apical meristem) s transkripčním faktorem (TF) FD (FLOWERING LOCUS D) prostřednictvím 14-3-3 proteinů za vzniku FAC (florigen activation complex). Tento komplex aktivuje geny identity květního meristému. Opačný účinek má transkripční faktor TERMINAL FLOWER1 (TFL1), který na rozdíl od FT interakcí s FD kvetení reprimuje (Shannon & Meeks-Wagner, 1991).

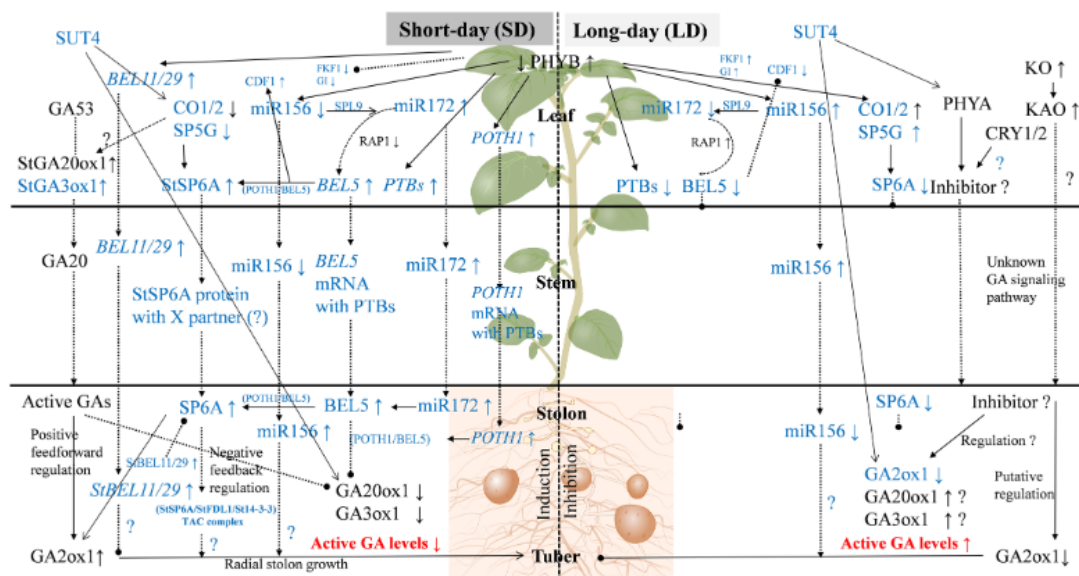
Objasnění této fotoperiodické dráhy indukující kvetení vedlo k identifikaci homologních genů a signálních molekul účastnících se fotoperiodické signální dráhy tuberizace u bramboru. Indukce tuberizace je spojena se signály, které jsou také produkovány v listech. Zapojení fytochromu B (PHYB) do fotoperiodické regulace tuberizace byla potvrzena v experimentu Jackson et al. (1996). Výsledky ukázaly, že PHYB inhibuje u bramboru tuberizaci za LD podmínek. Zhou et al. (2019) odhalili přítomnost pěti genů fytochromu u brambor (*StPHYA*, *StPHYB1* (= *StPHYB*), *StPHYB2*, *StPHYE*, *StPHYF*) a bylo zjištěno, že kromě *StPHYB* má negativní vliv na tuberizaci během LD i *StPHYF* (Zhou et al., 2019). V tuberizační signalizaci jsou dále zapojeny i bramborové homology *CONSTANS*, u striktně krátkodenních genotypů *StCOL1* (*StCONSTANS-like1*) však během LD podmínek tuberizaci inhibuje (Martinez-Garcia et al., 2002; González-Schain et al., 2012). Homologem *FLOWERING LOCUS T* (*FT*) u bramboru je *StSP6A* (*SELF PRUNING 6A*), mezi FT-like geny patří i *StSP5G* (*SELF PRUNING 5G*) (Navarro et al., 2011). Proteiny *StSP6A* a *StSP5G* se účastní regulace nástupu tuberizace (Navarro et al., 2011). Za LD neinduktivních podmínek *StCOL1* přímo aktivuje expresi *StSP5G*, který reprimuje expresi mobilního signálu FT homologa *StSP6A*, a brání tak nástupu tuberizace (Navarro et al., 2011; Abelenda et al., 2016). Navarro et al. (2011) určili mobilní FT homolog *StSP6A* za klíčový tuberizační signál, který se za SD syntetizuje v listech a následně je transportován na dlouhou vzdálenost floémem do stolonu. Hnací silou floémového toku je gradient sacharidů, čímž je ovlivněna i mobilita signálních látek. Sacharidy transportované do stolonu nepůsobí jen jako zdroj energie pro vyvíjející se hlízu, ale mohou fungovat i jako signální molekuly (Smeekens & Hellmann, 2014). Předpokládá se i jejich účast v indukci tuberizace (Xu et al., 1998b; Minhas et al., 2004).

Ve stolonu se vytváří tuberling activation complex (TAC, analogický k FAC regulující kvetení u *Arabidopsis*), který je složen ze *StSP6A*, *StFDL1* (FLOWERING LOCUS D LIKE-1) a *St14-3-3* proteinů (Teo et al., 2016). Tento komplex ovlivňuje expresi cílových genů zodpovědných za přeměnu stolonu v hlízu. Ve stolonu je signál *StSP6A* dále zesílen pozitivní autoregulační smyčkou (Navarro et al., 2011). Při skládání TAC může docházet, podobně jako

při sestavení FAC v SAM během regulace kvetení u *Arabidopsis*, ke kompetici o vazebné místo v komplexu mezi proteinem FDL1 a proteinem kódovaný genem *StCEN* (*CENTRORADIALIS*, homolog *TFL1* (*TERMINAL FLOWER 1*)), který působí antagonisticky a předpokládá se, že signalizaci reprimuje (Zhang et al., 2020). U transgenních rostlin s navýšenou expresí genu *StCEN* byla pozorována opožděná tuberizace a snížený výnos hlíz. Vedle toho se regulace nástupu tuberizace účastní další signály, zejména *CYCLING DOF FACTOR1* (*StCDF1*), který je zapojený v represi *StCO1*. *StCDF1* není mobilní a působí přímo v listech (Kloosterman et al., 2013; Banerjee et al., 2006). *StCDF1* je zapojen v interakci mezi cirkadiálními hodinami a expresí *StSP6A* v listech, potlačuje transkripci *StCOL1* za SD, a tím nepřímo aktivuje *StSP6A* (obr. 2), kulturní odrůdy brambor mají jak pro *StSP6A*, tak *StCDF1* i další alely, které umožňují obejít LD indukovanou represi tuberizace zprostředkovanou CO (Kloosterman et al., 2013; Navaarro et al., 2015).

Kromě signální dráhy spojené se *SP6A* byly objeveny transkripční faktory kódované genovou rodinou *BELL* (*BELL1-LIKE*) a *HOMEBOX KNOTTED-TYPE* (*KNOX*), transkripty genů *StBEL5* a *KNOX* označené jako *POTH1* (*POTATO HOMEBOX 1*) fungují také jako mobilní tuberigenní signály (obr. 2) (Chen et al., 2003). Pohyb *StBEL5* do stolonů je indukován SD a koreluje se zvýšeným výnosem hlíz (Banerjee et al., 2006). Mobilitu *StBEL5* a *POTH1* mRNA z listu do stolonu, usnadňuje interakce s RNA-vazebnými proteiny PTB (*POLYPYRIMIDINE TRACT-BINDING PROTEINS*) (Cho et al., 2015). Ve stolonu se transkripty translatují a vytvářejí komplex *StBEL5-POTH1* (heterodimer) vážící se na tandemové motivy TTGAC cílových genů, např. na *StSP6A* (obr. 2) (Banerjee et al., 2006; Mahajan et al., 2012, Sharma et al., 2016). Pozorování naznačují, že u *S. tuberosum andigena* hrají klíčovou roli při regulaci základní a vývoje hlíz tři členové rodiny *BELL*: *StBEL5*, *StBEL11* a *StBEL29*, které také tvoří heterodimery s *POTH1*, jen komplex *BEL5/POTH1* ale aktivuje cílové geny (Sharma et al., 2014). *StBEL11* a *StBEL29*, taktéž mobilní signály (mRNA), působí jako represory tuberizace a negativně ovlivňují expresi *StSP6A* (Ghate et al., 2017). Zdá se, že supresivní účinek *StBEL11* a *StBEL29* na cílové geny není zprostředkován snížením aktivity *StBEL5*, represory *StBEL11* a *StBEL29* pravděpodobně kompetují s *StBEL5* o vazebného partnera *POTH1* (Ghate et al., 2017). Mimo aktivity *StBEL5* a *StPOTH1* ve stolonu jsou jejich RNA translatovány pravděpodobně i v listech, kde navyšují expresi *StSP6A* a *StCDF1*, a tím také posilují tuberigenní signalizaci (Sharma et al., 2016; Kloosterman et al., 2013).

Kromě výše zmíněných signálů byly označeny za signály mobilní na dlouhou vzdálenost i malé nekódující RNA (microRNA) *miR172* a *miR156* (Martin et al., 2009). U *S. tuberosum andigena* byly za indukčních podmínek SD sledovány navýšené hladiny *miR172* i *miR156* ve stolonu, to odráží regulaci hladin těchto RNA fotoperiodou (Martin et al., 2009; Bhogale et al., 2014). Overexprese *miR172* umožnila transgenním rostlinám tvořit hlízy za LD podmínek nepřímým potlačením exprese *StBEL5* prostřednictvím snížením hladin transkriptu *RAP1* (*RELATED TO APETALA2 1*) (Martin et al., 2009). Oproti tomu overexprese *miR156* u transgenních brambor vyvolala morfologické změny, vedla k vytvoření vzdušných hlíz, snížila výnos podzemních hlíz a vedla i k poklesu hladin transkriptů *miR172* a *StSP6A* v listech a stolonech za SD podmínek (obr. 2) (Martin et al. 2009; Bhogale et al., 2014).



Obr. 2 – Schéma regulace indukce hlíz u *S. tuberosum andigena* mobilními signály z listu za SD a LD podmínek. Exprese dvou hlavních mobilních signálů *StBEL5* a *StSP6A* je regulována délkou dne, proces je indukovaný za SD podmínek. CONSTANS (CO) aktivuje expresi *SP5G* za LD, tím negativně řídí expresi *SP6A*, CO stabilizován pomocí PHYB/PHYF a transkripce CO je zvýšena degradací CDF1, zprostředkovanou komplexem FKF1/GI, která za SD podmínek ustává, čímž se inhibuje exprese CO, a nepřímo se tak aktivuje *SP6A*. Dále BEL5 působí v komplexu s POTHI a aktivuje *SP6A*. Exprese *BEL5* je pod kontrolou PHYB a *miR172* přes RAP1; mRNA *POTHI*, *BEL11*, *BEL29*, *miR172*, *miR156* jsou také transportovány floémem. Proteiny PTB usnadňují transport mRNA *BEL5* a *POTHI*. Dosud není upřesněno, čím je zprostředkován transport *SP6A*. *SP6A* pozitivně reguluje expresi *GA2ox1* během SD podmínek, což vede ke snížení obsahu aktivních GA. → znázorňuje indukci, →• represí mezi jednotlivými komponenty (převzato z Kondhare et al., 2020).

2.4 Vliv fytohormonů na iniciaci hlízy

Dalším důležitým faktorem v procesu tvorby hlíz jsou fytohormony, jakožto signální látky, které regulují proces přeměny stolonu v hlízu, ale i další vývojové fáze (obr. 3). Hladiny některých hormonů se dramaticky mění právě během přechodu elongujícího se stolonu v hlízu,

a účastní se tak vlastního procesu zakládání hlízy. Tuberizace je stimulována ABA (kyselina abscisová), cytokininy (CK), etylénem, brassinosteroidy, kyselinou jasmonovou, strigolaktony a auxinem, zatímco gibereliny (GA) mají opačný účinek (Saidi & Hajibarat, 2021). Kloosterman et al. (2005) sledovali změny v genové expresi během jednotlivých fází zakládání hlíz v pletivech bramboru a zaznamenali expresi 29 genů ve stolonu a 19 genů v hlíze, jejichž produkty jsou zapojeny v metabolismu/signalizaci hormonů.

Gibereliny jsou klíčovým fytohormonem, který kontroluje mnohé aspekty tuberizace. Bylo prokázáno, že stimulují iniciaci a růst stolonu, pokles jejich hladin zastavuje elongaci stolonu, k čemuž dochází před tvorbou hlízy (Xu et al., 1998b). Během raných fází tuberizace dochází ve stolonu k upregulaci genů zapojených v degrační dráze GA (např. *StGA2ox1* – GIBERELLIN 2-OXIDASE 1), to vede ke snížení obsahu hladiny aktivních GA (GA_1), což navozuje zduření stolonové špičky (Kloosterman et al., 2007). Bou-Torrent et al. (2011) testovali gen *StGA3ox2* (GIBERELLIN 3-OXIDASE 2) kódující GA3-oxidázu2, která katalyzuje poslední dva kroky biosyntézy aktivních GA. Transgenní rostliny s pletivově-specifickou expresí *StGA3ox2* produkovaly aktivní GA_1 z prekursoru GA_{20} . Na rozdíl od GA_{20} není GA_1 mobilní, akumuloval se v místě syntézy, která se nachází v nadzemní části rostliny, tím docházelo k snížení transportu GA do stolonu a tyto rostliny tuberizovaly za SD podmínek dříve (Bou-Torrent et al., 2011). Ke snižování hladin aktivních GA ve stolonu během indukce tuberizace dochází také inhibiční vazbou komplexu StBEL5/StPOTH1 na promotor genu *GA20ox1*, který kóduje GA_{20} oxidázu, klíčový enzym biosyntézy aktivních GA (Chen et al., 2003). Sharma et al. (2016) ukazují, že StBEL5 řídí expresi jak genu *GA20ox1*, tak genu *GA2ox1* (GIBERELLIN 2-OXIDASE 1) degradující GA, jehož expresi indukuje, a tak efektivně udržuje nízkou hladinu GA ve stolonové špičce při zahájení tuberizace (obr. 2). Stejně jako BEL5, i StSP6A downreguluje expresi genu *StGA2ox* ve stolonu (Navarro et al., 2011). Propojení tuberigenních signálů a GA znázorňuje obr. 2.

Macháčková et al. (1998) pozorovali pozitivní vliv kyseliny abscisové na indukci tvorby hlízy, navýšení obsahu ABA a následně i poměru ABA/GA v rostlinách *S. tuberosum andigena* za SD podmínek, který vedl ke zpomalení růstu apikální části stolonu. Ve studii Muñiz García et al. (2014) sledují potenciální využití ABF transkripčních faktorů, účastníci se signalizace ABA a abiotického stresu, k zesílení tuberizace. Využívají rostliny bramboru s vnesenými geny *ABF2* a *ABF4* (ABRE-binding factor 2/4) z *Arabidopsis thaliana*. Transgenní rostliny vykazovaly během tuberizace zvýšenou citlivost na ABA, doprovázenou GA-deficientním fenotypem, což naznačuje zapojení ABF v aktivaci tuberizace zahrnující

regulaci exprese genů, která se promítne do změny v rovnováze ABA/GA (Muñiz García et al., 2014). Předpokládá se, že transkripční faktory ABF se účastní crosstalku mezi signalizačními dráhami ABA a GA (Muñiz García et al., 2014).

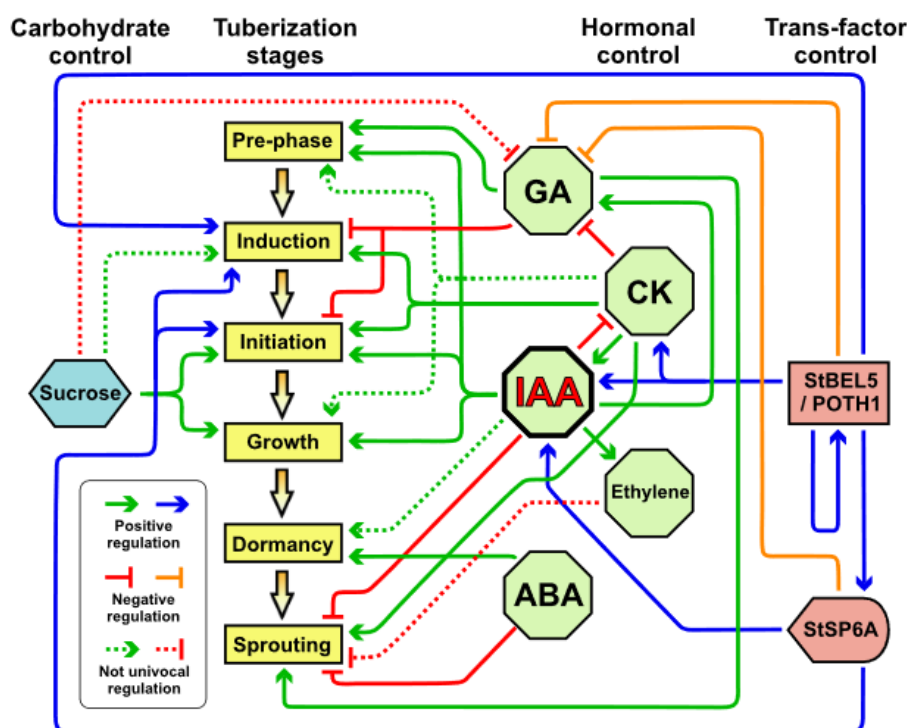
Studie Cenzano et al. (2003) přinesla informaci, že aplikace exogenní kyseliny jasmonové (JA) na hákovitý stolon se projevila zvětšením subapikálního a apikálního meristému stolonu, stejná aplikace ve fázi tloušťnutí stolonu vedla k tloušťnutí subapikální oblasti stolonu a k absenci listových primordií. Výsledky naznačují, že přidáním exogenní JA dojde k urychlení tuberizace, pod vlivem exogenní JA bylo pozorováno zkracování délek listových primordií, diferenciace vodivých pletiv ve vrcholku stolonu, zvětšování buněk zduřelého stolonu, a tím i k růstu hlíz. Mezi cílové geny *StBEL5/POTH1* se řadí i gen kódující enzym biosyntézy JA, lipoxygenázu *POTLX-1* (PATHOGEN-SPECIFIC LIPOXYGENASE). Bylo dokázáno, že lipoxygenázy se hromadí v apikální a subapikální oblasti stolonu, což naznačuje významnou roli jasmonátů během iniciace hlíz (Kolomiets et al., 2001; Sharma et al., 2016).

Důležitá je i auxin/cytokininová rovnováha, která má např. stimulační účinek na proliferaci buněk v iniciovaných hlízách (Kolachevskaya et al., 2021). Cytokinin (CK) mají pozitivní vliv na tuberizaci, stimulují tvorbu hlíz a zvyšují jejich počet. Roli CK při zvýšení buněčného dělení meristemického pletiva během tvorby hlízy dokázala studie Eviatar-Ribak et al. (2013), kteří sledovali expresi genu pro enzym *LONELY GUY 1* (*LOG1*), který se účastní syntézy CK a jeho nadexprese vede k tvorbě vzdušných hlíz z axilárních meristémů rajčete, které hlízy přirozeně netvoří. V dalších pracích bylo identifikováno několik potenciálních genových cílů komplexu *StBEL5/POTH1* u nichž byla zaznamenána přítomnost specifického tandemu *TTGAC*, se kterým heterodimer interaguje. Mezi tyto cíle patří geny kódující proteiny pro syntézu cytokininů, např. *StLOG1 – 3* (*LONELY GUY 1/3*), *IPT* (*ISOPENTENYL TRANSFERÁZA*), *AGL8* (*AGAMOUS-LIKE 8*) (Rosin et al., 2003; Lin et al., 2013; Sharma et al., 2016).

Méně prostudovanými fytohormony jsou strigolaktony (SL). Gen pro syntézu strigolaktonů *StCCD8* (*CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE 8*) byl exprimován ve vysokých hladinách v tloušťnoucím stolonu. Linie nadměrně exprimující gen *StCCD8* produkovaly větší počet hlíz oproti kontrole, ale jejich celkový výnos byl snížen. Výsledky naznačují, že dochází ke crosstalku mezi SL a auxinem během tvorby hlíz (Pasare et al., 2013). Studie Roumeliotis et al. (2012a) navrhuje, že rovnováha mezi SL a auxinem během tuberizace reguluje růst axilárních pupenů stolonu způsobem podobným mechanismu inhibice růstu výhonků, což je v souladu s experimentem, kde aplikace syntetického analogu SL (GR24)

inhibovala prorůstání axilárních pupenů stolonu (Roumeliotis et al., 2012a). Předpokládá se, že SL pomáhají vytvořit auxinový gradient ve špičce stolonu (Roumeliotis et al., 2012a). Sharma et al. (2016) určili i *CCD8* jako cílový gen *StBEL5/POTH1*.

Vzájemnou interakci mezi fytohormony a fázemi tuberizace znázorňuje obr. 3. Velmi důležitou skupinou fytohormonů, jejichž role v procesu zakládání a vývoje hlíz je oproti např. giberelinům daleko méně prostudována, jsou auxiny, jejichž metabolismu, transportu, účinkům a lokalizaci během iniciace tuberizace se věnují následující kapitoly.



Obr. 3 – Schéma působení hormonů a jejich interakcí v jednotlivých fázích tuberizace a zapojení dalších faktorů. → označují pozitivní regulaci a ⊥ negativní regulaci. Tečkované spojení značí pravděpodobnou regulaci mezi danými komponenty (převzato z Kolehavskaya et al., 2019).

3 Auxin

Auxiny jsou fytohormony, které mají zásadní roli v kontrole růstu a vývoje rostlin. Účinky auxinu byly pozorovány Charlesem Darwinem a jeho synem už koncem 19. století (Darwin & Darwin 1880, cit. Enders & Strader, 2015). Samotný auxin byl identifikován až v průběhu 20. století jako faktor stimulující prodlužování buněk a ohyb v odpovědi rostliny na fototropní signál (Went, 1926, cit. Leyser 2010).

Jedná se o nízkomolekulární látky podobné struktury s rozdílnou morfogenní aktivitou. V rostlinách je nejhojnější kyselina indolyl-3-octová (IAA). Mezi strukturně podobné auxiny

patří: kyselina indolyl-3-máselná (IBA), která je prekurzorem pro syntézu IAA, kyselina 4-chlorindolyl-3-octová (4-Cl-IAA) a kyselina fenyloctová (PAA). Existuje i řada syntetických strukturních analogů k těmto látkám jako např. kyselina 2,4-dichlorfenoxycetová (2,4-D) nebo kyselina α -naftyloctová (NAA), které se často využívají k experimentálnímu ošetření. Metabolismus, transport a signalizace auxinů jsou pod kontrolou exogenních i endogenních signálů, jsou specifické v závislosti na typu pletiva, vývojové fázi a rostlinném druhu. Přehledně shrnuto např. v článku Gomes & Scortecci (2021).

Auxiny mají velmi důležitou roli v regulaci vývojových a morfogenních procesů u rostlin. Účastní se tvorby postranních kořenů, embryogeneze, organogeneze a dalších procesů, včetně tvorby hlíz přehledně uvedeno v Gomes & Scortecci (2021). Auxinová signalizace má význam i při obraně proti virovým infekcím, a také se účastní odpovědi na podněty z vnějšího prostředí – např. tropismy (Vanneste & Friml, 2009; Zang et al., 2019).

3.1 Biosyntéza a katabolismus auxinu

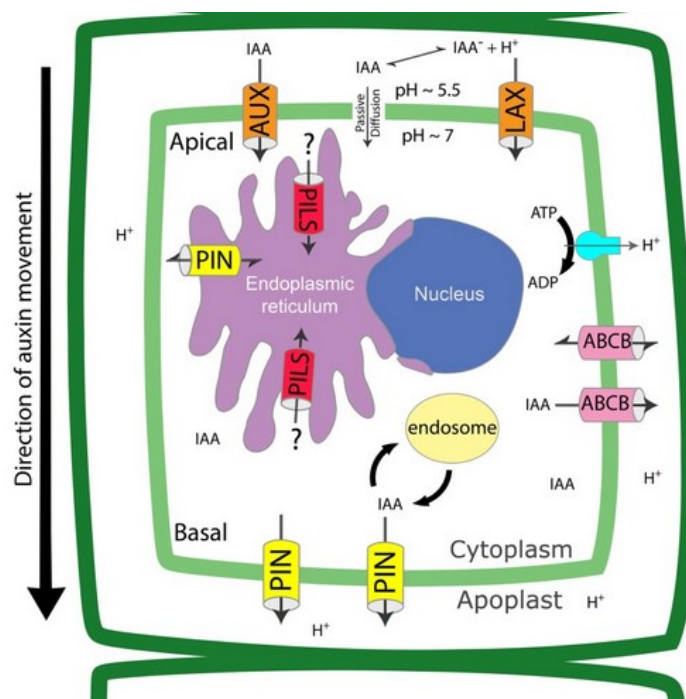
Účinky auxinu jsou velmi rozmanité, proto jeho syntéza není lokalizovaná pouze na jednom místě v rostlině. Hlavním místem biosyntézy je SAM (Shoot Apical Meristem), dále se syntetizuje v pletivech s vysokou dělicí aktivitou, např. v mladých, rostoucích orgánech rostliny (Ljung et al., 2002). Biosyntéza probíhá několika cestami. Cesta závislá na tryptofanu (Trp), která zahrnuje čtyři alternativní dráhy, které byly v rostlinách objeveny. Všechny tyto cesty vychází z L-tryptofanu (L-Trp, Trp) a jsou pojmenovány podle prvního meziprojektu. Druhou možností biosyntézy je cesta na Trp nezávislá, studována na mutantních rostlinách deficientní v syntéze tryptofanu, ta ale nebyla dosud dostatečně prostudována (Casanova-Sáez & Voß, 2019).

První je indolylpyruvátová (IPA, také IPyA) dráha. L-tryptofan je konvertován na IPA pomocí aminotransferáz rodiny TAA (Tryptofan-aminotransferáza). Z IPA je následně převedena na IAA prostřednictvím enzymů z rodiny YUC (YUCCA), tato syntetická dráha byla prokázána i u *S. tuberosum* (Kloosterman et al., 2005; Cao et al., 2019). Druhou Trp-závislou dráhou je tryptaminová cesta (TAM). Tato dráha zahrnuje dekarboxylaci Trp na TAM (tryptamin) pomocí Trp-dekarboxylázy (TDC). Indol-3-acetaldoximová (IAOx) dráha je kromě produkce IAA také zdrojem sekundárních metabolitů fungující v ochraně rostliny před patogeny (Hull et al., 2000). Čtvrtou Trp-závislou dráhou je Indol-3-acetamidová (IAM) dráha, která je pozorována v organismech asociovanými s rostlinami, mezi které patří rody *Agrobacterium*, *Colletotrichum* (Robinson et al., 1998, Mashiguchi et al., 2019). IAA je

degradována oxidací, produktem této dráhy je OxIAA (kyselina 2-oxindol-3-octová), která je biologicky neaktivní (Casanova-Sáez & Voß, 2019).

3.2 Transport auxinu

Auxin se transportuje z míst syntézy do míst účinku, a to buď floémem, nebo buněčným transportem (Swarup & Bhosale, 2019). Narušení jeho distribuce exogenními či endogenními faktory může ovlivnit řadu vývojových procesů (Mroue et al., 2018). Auxin je slabá kyselina vyskytující se v rostlinách ve dvou formách, v nedisociované (IAAH) v apoplastu (pH ~ 5,5) a v iontové (IAA⁻) v intracelulárním (pH ~ 7), ale i v extracelulárním prostoru. Přítomnost auxinu v disociovaném stavu mu znemožňuje samovolně přecházet přes membrány, auxin ve formě kyseliny prochází membránou samovolně (Rubery & Shelldrake, 1974). Přesun auxinu z apoplastu do buňky může být (v závislosti na pH apoplastu) samovolný, transport z buňky ven je uskutečněn pouze prostřednictvím proteinových transportérů, orientované pro polární transport nebo rovnoměrně distribuované na membránách. Přesun auxinu v aniontové formě z apoplastu do cytoplasmy (influx) je možný díky AUX1/LAX (AUXIN RESISTANT1/LIKE AUX) a PIL (PIN-LIKE) přenašečům (obr. 4). Výdej auxinu z buňky (efflux) je zajištěn proteinovými přenašeči PIN (PIN-FORMED), které svou asymetrickou distribucí zprostředkovávají směrovaný tok auxinu z buňky do buňky, jde o tzv. polární auxinový transport (PAT). Dalším přenašečem auxinu z buňky ven je ABCB (ATP-BINDING CASSETTE podrodiny B) (Petrášek & Friml, 2009; Gomes & Scortecci, 2021).



Obr. 4 – Schéma lokalizace auxinových transportních proteinů. PINy jsou efluxní přenašeči na plazmatické membráně (PM) a membráně endoplasmatického retikula (ER), AUX/LAX a PIL influxní přenašeči jsou také na PM i ER membráně. ABCB na PM spotřebovávají pro transport auxinu energii z ATP, PIN transportéry nevyžadují přísun ATP, AUX/LAX přenáší aniont auxinu se symportem s vodíkovými protony, H⁺-ATPázy tvoří protonový gradient vně buňky (převzato z Balzan et al., 2014).

3.2.1 AUX1/LAX transportéry

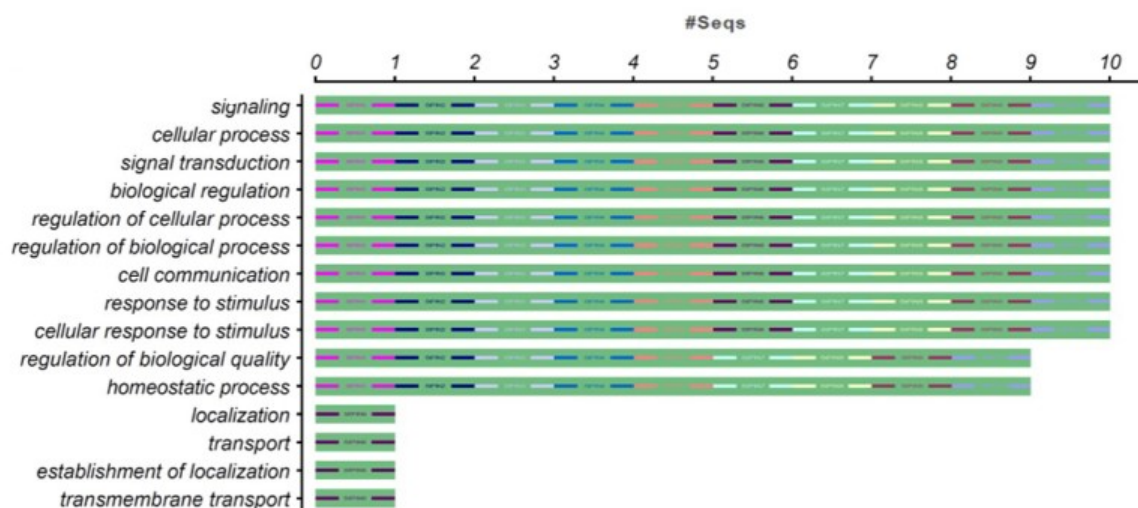
Transport IAA⁻ z intercelulárního prostředí do buňky zajišťují příjmové přenašeče. Takovými transportéry jsou AUX1/LAX, které umožňují přenos aniontové formy auxinu z apoplastu pomocí symportu dvou vodíkových protonů (Bennett et al., 1996). U *Arabidopsis thaliana* se vyskytují čtyři členové rodiny AUX1/LAX (AUX1, LAX1, LAX2, LAX3), které fungují jako transmembránové proteiny (Péret et al., 2012). U brambor bylo identifikováno 5 *StLAX* genů a byly pojmenovány podle jejich umístění na chromozomech (Yang et al., 2021). Protein *StLAX1* byl lokalizován v cytoplazmě, tato lokalizace byla předpokládána, a to na základě zjištění, že jeho homolog *AtLAX2* nebyl schopný zacílit na PM epidermálních buněk (Péret et al., 2012), ostatní *StLAX* proteiny se vyskytovaly na cytoplazmatických membránách (Yang et al., 2021). Proteiny *StLAX1* a *StLAX3* jsou vysoce homologní k *AtLAX2*. Homologní genový pár byl objeven i mezi *StLAX5* a *AtLAX3*. Expresse jednotlivých *StLAX* genů byly stanoveny v jednotlivých pletivech bramboru a např. relativně vysoká exprese *StLAX2* byla zaznamenána ve všech sledovaných pletivech, viz kapitola 3.4.1.

3.2.2 PIN transportéry

Polární transport zprostředkovaný PIN přenašeči je považován za důležitý faktor pro mnoho růstových a vývojových odpovědí spojených s auxinem. Ustanovuje apikálně-bazální osu během embryogeneze, účastní se tvorby cévních svazků, organogeneze, řídí tropismy a kontroluje další vývojové aspekty, přehledně např. v Zhou & Luo (2018). U *Arabidopsis thaliana* bylo identifikováno 8 PIN proteinů, které se liší v délce hydrofilních domén, funkcí a lokalizací v buňce (Bennet et al., 2014). PINy 1–4 a 7 se nachází na plazmatické membráně (PM) buňky a zajišťují mezibuněčný transport auxinu (Bennet et al., 2014). PINy 5,6 a 8 jsou umístěny na membráně endoplasmatického retikula a slouží k udržování optimální hladiny auxinu v buňce (Mravec et al., 2009).

Na základě přítomnosti transmembránových domén a sekvenční podobnosti *PIN* genů *Arabidopsis thaliana* se sekvencemi nalezenými v genomu *Solanum tuberosum* poddruhu *phureja* bylo odhaleno 10 *StPIN* genů (Roumeliotis et al., 2013). *StPIN* geny byly pojmenovány podle *AtPIN* genů, a to na základě jejich sekvenční podobnosti (Roumeliotis et al., 2013). Homologové PIN proteinů u brambor byly lokalizovány na PM, jedná se o transportéry

StPIN2, 3, 5, 6 a 8. Zatímco StPIN1, 7 a 9 jsou umístěny na membráně chloroplastů, StPIN4 byl nalezen na plasmatické membráně i membráně chloroplastu a StPIN10 byl lokalizován na tonoplastu (Yang et al., 2021). Lokalizace PIN proteinů mohou naznačovat jejich specifické funkce (Yang et al., 2021). Na základě RNA-seq analýzy *Solanum tuberosum* poddruhu *andigena* byly stanoveny hladiny exprese *StPIN* genů v jednotlivých částech rostliny, viz kap. 3.4.2. GO (gene ontology) analýza naznačila jejich potenciální funkce, většina StPIN proteinů je pravděpodobně zapojena v mnoha biologických procesech, např. v buněčné komunikaci, přenosu signálu a regulace buněčných a vývojových procesů a odpovědi na podněty, viz obr. 5 (Yang et al., 2019). Funkční charakteristiky jednotlivých StPIN proteinů nebyly dosud popsány (Yang et al., 2021).



Obr. 5 – GO (Gene Ontology) anotace pro jednotlivé *StPIN*. Čísla na vodorovné ose označují jednotlivé PIN proteiny (převzato z Yang et al., 2019).

3.2.3 ABCB transportéry

ABCB transportéry lokalizované na plasmatické membráně jsou proteinové pumpy, které se účastní výdeje auxinu do apoplastu, nachází se převážně v meristematických pletivech a nevykazují polaritu. Kromě přenosu auxinu do apoplastu, se předpokládá role i v dálkovém transportu auxinu, detailněji v přehledovém článku Geisler et al. (2017). U *Arabidopsis thaliana* bylo zjištěno 6 členů rodiny ABCB transportérů (AtABCB1, 4, 14, 15, 19 a 21), nejvíce prostudované jsou AtABCB1, 4 a 19 (Cho & Cho, 2013). U *Solanum tuberosum* cv. *Desirée* bylo dosud identifikováno 22 genů pro StABCB transportéry, kromě StABCB15, který je lokalizován na membráně chloroplastu se všechny StABCB nacházejí na cytoplasmatické membráně (Yang et al., 2021). Zastoupení StABCB transportérů v jednotlivých pletivech viz kap. 3.4.3.

3.3 Auxinová signalizace

Buňky či pletiva mohou v různých růstových a vývojových procesech reagovat na auxin odlišně. Součástí reakce na auxin je spuštění signální kaskády, která vede ke změně v expresi cílových genů. Signální dráhy se účastní transkripční represory Aux/IAA, za nízkých koncentrací auxinu dimerizují s transkripčním faktorem ARF (AUXIN RESPONSE FACTOR) přes doménu II a IV. Touto vazbou Aux/IAA blokuje aktivitu ARF, a tak inhibuje expresi auxinem-indukovaných genů. Aux/IAA represory navíc rekrutují transkripční korepresor TOPLESS (TPL), díky kterému zůstává ARF transkripčně neaktivní. Při vyšší koncentraci auxinu v buňce dochází k interakci domény II represoru Aux/IAA s proteiny TIR1/AFB F-boxu (TRANSPORT INHIBITOR REPRESOR 1/AUXIN SIGNALING F-BOX), čímž je stimulována ubikvitinace represoru Aux/IAA pomocí SCF^{TIR1/AFB} E3 ligázy, Aux/IAA je přenesen do proteasomu 26S a podstupuje proteolýzu (např. Leyser, 2018). Mezi primární geny patří tři hlavní skupiny: Aux/IAA, GH3 (Gretchen Hagen3) a SAUR (Small Auxin Upregulated RNA) (Leyser, 2018). U *Arabidopsis thaliana* se vyskytuje 29 *Aux/IAA* genů, zatímco u *S. tuberosum* bylo identifikováno pouze 26 *Aux/IAA* genů (*StIAA1* – *StIAA26*) (Gao *et al.*, 2016). Ve všech zkoumaných pletivech jsou nejvíce zastoupeny transkripty *StIAA1*, *StIAA3* a *StIAA23* (Gao *et al.*, 2016). Exprese jednotlivých *StIAA* v pletivech bramboru přehledně viz kap. 3.4.4. ARF se vážou se na DNA sekvenci a regulují expresi cílových genů auxinu. U *Arabidopsis thaliana* bylo zjištěno 22 genů ARF a jeden pseudogen (Li *et al.*, 2016). U brambor bylo identifikováno 20 *StARF* (Song *et al.*, 2019). Z ARF byly u bramboru už dříve zaznamenány exprese genů *StAFR6* a *StAFR8* (Faivre-Rampant *et al.*, 2004; Sharma *et al.*, 2016).

3.4 Auxin během iniciace hlíz u *Solanum tuberosum*

Jak již bylo zmíněno výše (viz kap. 2.4), auxin má vedle dalších fytohormonů důležitou úlohu v procesu iniciace hlíz. Roumeliotis *et al.*, (2012a) sledovali u rostliny *S. tuberosum* poddruhu *andigena* vliv indukčních a neindukčních podmínek na obsah IAA (kyselina indolyl-3-octová) ve stolonu v oblastech STAM (stolon apical meristem) a SSR (subswelling region). Během neindukčních podmínek dlouhého dne byla koncentrace IAA téměř rovnocenná v obou oblastech, po 16 dnech v indukčních podmínkách, kdy byla pozorována tvorba prvních hlíz, se hladina IAA výrazně navýšila v oblasti apikální. 26. den, kdy hlízy měly průměr ~ 1 cm (tj. mladá hlíza), se koncentrace IAA zvýšila v SSR a snížila ve STAM (Roumeliotis *et al.*, 2012a). Výsledky měření volné IAA vykazovaly s porovnáním s naměřenou hladinou koncentrace neaktivní OxIAA (kyselina 2-oxindol-3-octová) ve stejném

pletivu značně nesouměrné hodnoty. Hladina OxIAA byla detekovatelná v obou sledovaných oblastech stolonu až 16. den od iniciace tuberizace a její koncentrace se dále neměnila. Experiment poukazuje na negativní korelaci mezi těmito dvěma formami IAA měřené ve stejném pletivu během tuberizace; auxin je nutný v počátečních fázích procesu, později již jeho přítomnost není žádoucí, a tak se degraduje (Roumeliotis et al., 2012a).

Na základě objevení a měření exprese genu *StYUC1-like* (gen biosyntézy auxinu z rodiny *YUCCA*) ve stolonové špičce byla oblast STAM určena místem biosyntézy auxinu ve stolonu (Roumeliotis et al., 2012a). V *in vitro* experimentu došlo po odstranění stolonové špičky ke snížení obsahu auxinu ve stolonu, zvýšila se tvorba axilárních pupenů na stolonu a vzrostl počet laterálních hlíz. Stejně tak bylo pozorováno, že při *in vitro* aplikaci inhibitorů transportu auxinu (TIBA a PEO-IAA) na segment s odstraněnou stolonovou špičkou došlo k aktivaci axilárních pupenů a k navýšení počtu hlíz. Opačný účinek byl navozen aplikací IAA na odstraněnou stolonovou špičku (Roumeliotis et al., 2012a). Roumeliotis et al. (2012a) v tomto experimentu tvrdí, že procesy axilární tuberizace a větvení stonku z úžlabních pupenů jsou si podobné.

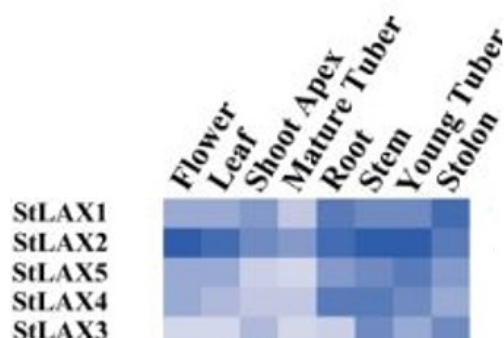
Pro hodnocení změn auxinu v jednotlivých pletivech stolonu/hlízy během tuberizace byla sledována lokální auxinová maxima vizualizovaná pomocí konstruktů *DR5::GUS* (auxin senzitivní promotor DR5 fúzovaný s reportérovým genem pro beta-glukuronidázu (GUS), aktivita detekovaná modrým zbarvením pletiv) (Roumeliotis et al., 2012a). Ve stolonu byla lokální maxima zjištěna v oblastech SSR, STAM a okolo vodivých svazků, u mladé hlízy už pouze kolem vodivých pletiv a v SSR oblasti. Ve zralé hlíze se nejvyšší koncentrace IAA nacházela v bazální části hlízy, naopak nejnižší koncentrace byla pozorována u vrcholu hlízy (Roumeliotis et al., 2012a).

Při indukci tuberizace *in vitro* přidání IAA do media vedlo k dřívější tvorbě hlíz. Pokud se do média přidala IAA společně s GA, došlo k zpomalení růstu stolonu za LD (Xu et al., 1998b). Tento experiment naznačuje zapojení auxinu do přechodu od podélného růstu k expanzivnímu růstu, který je nezbytný při přeměně stolonu na hlízu.

Během raných stádií vývoje hlízy byla sledována odlišná exprese genů, které souvisí s transportem a signalizací auxinu (Kloosterman et al., 2008). Patří sem geny rodiny *PIN* (PIN-FORMED), *Aux/IAA* a *Aux/LAX* (Roumeliotis et al., 2012a), *ARF* (AUXIN RESPONSE FACTOR) a *LAX* (LIKE AUXIN) (Yang et al., 2021).

3.4.1 StLAX

Expres *AUX/LAX* genů v tuberizaci byla sledována u *Solanum tuberosum* cv. *Desirée*. Transkript *StLAX2* (LIKE AUXIN RESISTANT 2; auxinový influxní protein) byl detekován ve všech pletivech ve vysokých hladinách, oproti tomu hladina transkriptu *StLAX3* byla vyšší zejména ve stonku a stolonu, nízké hladiny byly sledovány i v mladé hlíze (Yang et al., 2021). Všechny *StLAX* geny měly nejnižší expresi ve zralé hlíze, viz obr. 6 (Yang et al., 2021).

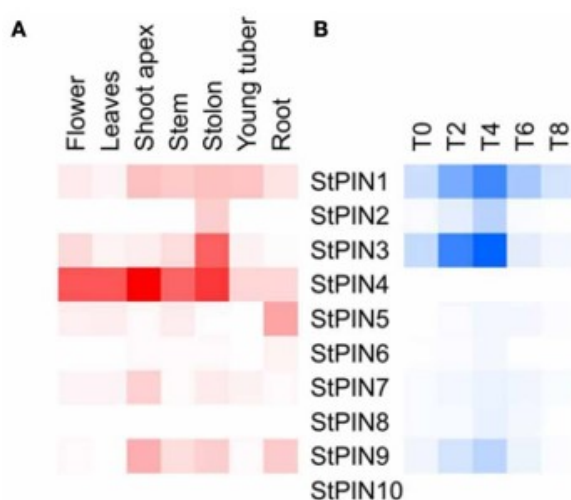


Obr. 6 – Expresní profil *StLAX* genů u druhu *Solanum tuberosum* poddruhu *Desirée*, intenzita modré barvy znázorňuje míru exprese daného genu (převzato z Yang et al., 2021).

3.4.2 StPIN přenašeče

Bylo prokázáno, že *StPIN* geny se více exprimují před zahájením tloušťnutí stolonu a následně jejich exprese klesá během růstu hlízy (Kloosterman et al., 2008). Během raných stádií vývoje hlíz byly ve špičkách stolonu a to v časových fázích: 0., 2., 4., 6. a 8. den kultivace rostlin za indukčních podmínek pro tuberizaci, detekovány hladiny transkriptů všech identifikovaných *PIN* genů (obr. 7 část B). Čtvrtý den po zahájení tuberizace dosahují *StPINy* (1, 2, 3, 6, 7, 8 a 9) své největší hladiny exprese, a to 2 – 10krát vyšší než v nultý den. Měřené hodnoty v tento den potvrzují, že se auxin hromadí ve špičce stolonu po indukci, ještě před viditelným tloušťnutím, které nastává až 6. den po indukci (Roumeliotis et al., 2012a; Roumeliotis et al., 2013). Osmý den, kdy pokračuje tloušťnutí stolonu vedoucí ke vzniku mladé hlízy, byly naměřeny až pětinašobně nižší hladiny exprese genů *StPIN3*, 6 a 9, než ve dni čtvrtém. Hladiny exprese genů *StPIN1*, 6 a 8 sledované 8. den byly srovnatelné s hladinami naměřenými v 0. den. Původ nesouhry výskytu *StPIN4* ve stolonu na obr. 7A a 7B je zřejmé ten, že jsou data získaná ze dvou genotypů bramboru z různých vývojových stádií. Zdá se, že exprese *StPIN4* převládá ve stolonu i v ostatních pletivech u genotypu RH89-039-16 sledovaného na obr. 7A, oproti tomu u *S. tuberosum andigena* (obr. 7B) je ve stolonu sledována velmi nízká exprese *PIN4* ve srovnání s ostatními *StPIN* transkripty; mezi různými genotypy může docházet k variabilitě v expresních profilech *PIN* genů, což může ztěžovat interpretaci konečných dat. Je možné, že je *PIN4* downregulován, jakmile je indukovaná tuberizace, což by

vysvětlovalo i nižší expresi *StPIN4* v hlíze u genotypu RH89-039-16 (Roumeliotis et al., 2013). Stabilně nízké ve všech dnech zůstávají hladiny exprese *StPIN10* u *S. tuberosum andigena* (Roumeliotis et al., 2013). U *S. tuberosum tuberosum* byly hladiny exprese jednotlivých genů u všech transkriptů v mladých hlízách oproti stolonu nižší, nejvýrazněji došlo k poklesu u transkriptu *StPIN4*, který je ze všech *PIN* transkriptů nejvíce zastoupen ve všech pletivech nadzemní části a neindukovaného stolonu (viz obr. 7, část A) (Roumeliotis et al., 2013). Ve stolonu u genotypu RH89-039-16 jsou nejvíce exprimovány geny *StPIN3* a *4*, byly naměřeny i vyšší hladiny transkriptů *StPIN1*, *StPIN2*, *StPIN9*. Kromě toho se prokázala nízká hladina exprese genu *StPIN7*. V mladé hlíze (vývojové stádium odpovídající osmému dni) byla zjištěna exprese 5 z 10 *StPIN* genů, nejvíce byly zastoupeny transkripty *StPIN1* a *4*, dále *StPIN3* a v malé míře i *StPIN7* a *9* (obr. 7A) (Roumeliotis et al., 2013). Velmi podobné hladiny *StPIN* transkriptů pro jednotlivá pletiva u rostliny *Solanum tuberosum* cv. *Desirée* zaznamenali i Yang et al. (2021), v pletivech stolonu vykazovaly nejvyšší hladiny *StPIN1*, *StPIN4*, *StPIN7* a *StPIN9*, v mladých hlízách určili největší zastoupení *StPIN1*, *StPIN2*, *StPIN3* a *StPIN4* transkriptů. Na základě homologie mezi *PIN* proteiny *Arabidopsis thaliana* a *Solanum tuberosum* Roumeliotis et al. (2013) předpokládají podobné role *StPIN* proteinů, jaké byly odhaleny u *Arabidopsis*, např. *StPIN5*, který je nejvíce exprimován v kořeni a sdílí vysokou homologii s *AtPIN5*, se nejspíše stejně jako *AtPIN5* podílí na udržení homeostáze auxinu v kořeni (Mravec et al., 2009; Roumeliotis et al., 2013). Funkce *StPIN5* v kořeni zkoumána nebyla, ale lze předpokládat jeho roli v tuberizaci, a to díky detekci promotorové aktivity *PIN5* ve stolonu pomocí konstruktů *PIN5::GUS* (Roumeliotis et al., 2012a). Roumeliotis et al. (2012a) předpokládají, že redistribuce auxinu ve stolonu je zprostředkovaná *PIN* proteiny. Pomocí konstruktů *PIN5::GUS* byl určen hlavní směr toku IAA ve stolonu od pravděpodobného místa biosyntézy (STAM) k bazální části stolonu. Směr toku IAA potvrdil i experiment s ¹⁴C-značenou IAA a aplikací NPA (N-1-naphtylphthalamic acid) inhibitoru polárního auxinového transportu zprostředkovaného *PIN* proteiny (Roumeliotis et al., 2012a). Je také známo, že *AtPIN3* odpovídá v kořenech na gravitropní stimul a směřuje tok auxinu na jednu stranu kořene (Friml et al., 2002b); vysoce homologním proteinem k němu je *StPIN3*, zřejmě se také účastní reakce na gravitropní stimul a podílí se na relokizaci auxinu ve stolonu, čímž udává směr jeho růstu. *AtPIN4* má mimo jiné také zásadní roli při redistribuci auxinu v kořenové špičce (Friml et al., 2002a), podobný účinek lze zřejmě předpokládat i u *StPIN4* ve stolonu, ač to jsou to vývojově odlišné struktury, oba tvoří sinkové podzemní orgány.



Obr. 7 – Mapa exprese *StPIN* genů z různých genotypů rostliny, (A) haplotyp RH89-039-16 *S.tuberosum tuberosum*; *PIN* geny v jednotlivých orgánech rostliny; odstíny červené indikují hladinu jednotlivých *PIN* transkriptů, bílé čtverce značí nízkou exprese těchto genů; (B) *S.tuberosum andigena*; přítomnost transkriptů *PIN* měřených 0 až 8 dní po indukci tuberizace, odstíny modré představují hladinu daného *PIN* transkriptu, bílé čtverce nízkou expresi jejich genů (převzato z Roumeliotis et al., 2013).

Expres *StPIN2* a *StPIN4* během tuberizace byla zdokumentovaná pomocí transgenických rostlin s konstrukty *StPIN2::GUS* (*StPIN2* promotor spojený s genem pro beta-glukuronidázu) a *StPIN4::GUS* (*StPIN4* promotor fúzovaný s genem pro beta-glukuronidázu) (Roumeliotis et al., 2013). Promotorová aktivita byla detekovaná v oblastech, kde dochází k tloušťnutí stolonu, také v hlízách ve vodivých pletivech, perimedulární oblasti a bazální části hlízy. U rostlin nesoucích konstrukt *StPIN2::GUS* se zbarvení projevilo jen ve vodivém pletivu tloušťnouceho stolonu, ve zralé hlíze se barvení částečně překrývalo s oblastmi, které byly zbarveny u konstrukt s *StPIN4* (Roumeliotis et al., 2013). Zbarvení v perimedulární oblasti ukazuje na roli auxinu a význam jeho distribuce pomocí PIN proteinů při tloušťnutí hlízy. Zbarvení ve vodivém pletivu je známkou transportu auxinu z místa biosyntézy v STAM do bazálních částí stolonu. Zbarvení detekující promotorovou aktivitu PINů korelovalo s naměřenými hodnotami hladin auxinu v různých částech zralé hlízy. Nejnížší hladiny IAA byly sledovány v perimedulární oblasti a dřeni, nejvyšší hladiny byly měřeny na patě hlízy, hladiny IAA v celé hlíze byly znatelně nižší, než hladina IAA před tloušťnutím stolonu (Roumeliotis et al., 2013). Yang et al. (2021) sledovali přítomnost *StPIN* transkriptů ve zralé hlíze, kde byly sledovány vyšší hladiny *StPIN1* a *StPIN4* transkriptů, přesto v menším množství než u mladé hlízy, oproti studii Roumeliotis et al. (2013) v mladé hlíze sledovali vyšší expresi genu *StPIN4*, než *StPIN5* (Yang et al., 2021). Tato pozorování naznačují, že auxiny, ač velmi důležité při přeměnách stolonu v hlízu, ve zralé hlíze již zásadní roli nemají.

3.4.3 StABCB

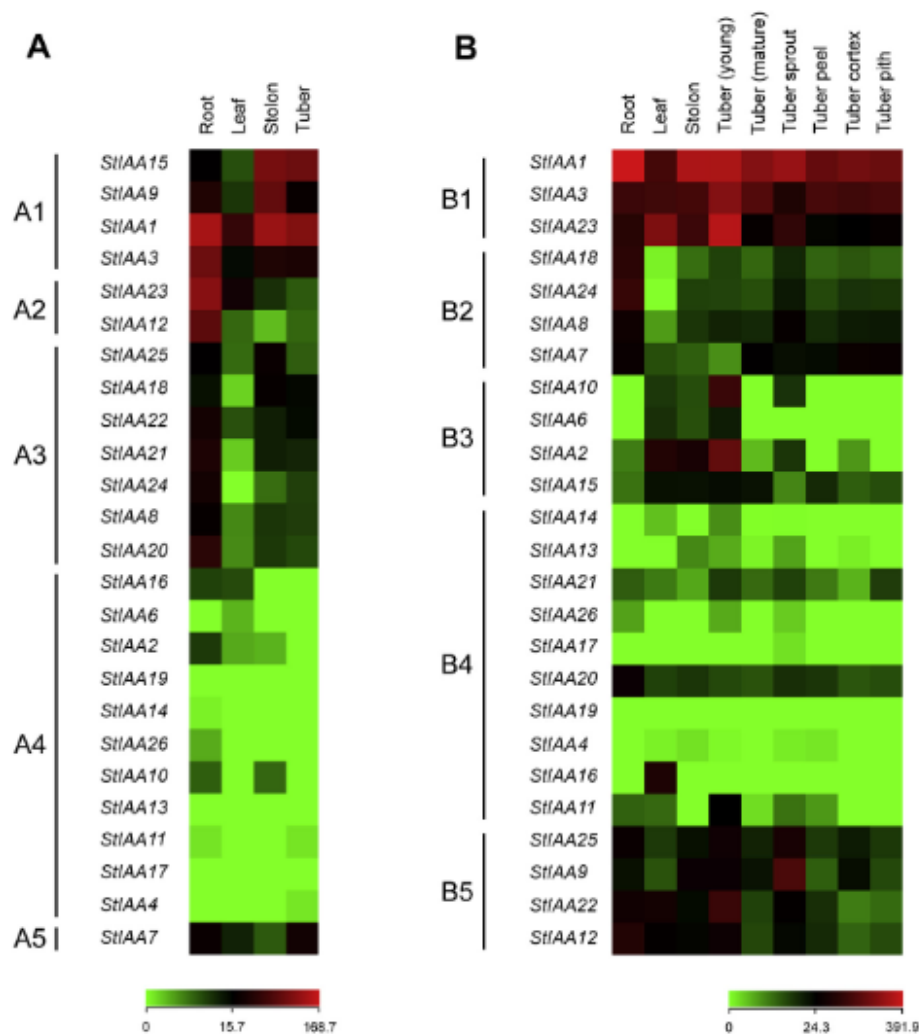
Zastoupení ABCB transportérů v pletivech bramboru není příliš výrazné. Mezi nejvíce exprimované geny ve stolonech se řadí *StABCB2*, *6*, *14*, *15*, *16* a *19*. Mnoho genů nebylo

ve stolonu téměř vůbec detekováno. V mladé hlíze bylo prokázáno zastoupení ve větší míře genů *StABCB2*, *3*, *6*, *15*, *16* a *19* (Yang et al., 2021), tedy jen mírně se liší od neindukovaného stolonu. Hladiny transkriptů *StABCB* jsou oproti ostatním transportérům sledovaných ve stejných pletivech nízké, z toho lze usuzovat, že nemusí mít klíčovou roli při distribuci auxinu.

3.4.4 StAux/IAA a StARF

Na základě analýzy RNA-seq dat byly stanoveny expresní profily 25 *StAux/IAA* genů v pletivech bramboru, data pro *StIAA5* nebyla dostupná, proto není na obr. 8A, B uveden. Ve zduřelých stolonech byla pozorována vysoká exprese 12 genů (Gao et al., 2016). *StIAA* *S. tuberosum phureja* vykazoval silnou expresi v hlízách a stolonech u *StIAA1*, *3*, *7*, *15* a *9* (Gao et al., 2016). U *S. tuberosum tuberosum* byly vysoké hladiny transkriptů *StIAA1*, *2*, *3*, *9*, *12*, *15*, *22*, *23* a *25* ve stolonech i hlízách, v hlízách byla zaznamenána vyšší exprese *StIAA6* a *10* než u stolonu. Ve stejných pletivech ne příliš výrazné vzorce exprese měly geny *StIAA4*, *11*, *13*, *14*, *16*, *17*, *19* a *26*, relativně vyšší byly pouze hladiny transkriptů *StIAA21* a *20*, v mladých hlízách byl stanovena vyšší hladina transkriptu *StIAA11* a *26* (obr. 8A, B) (Gao et al., 2016). Lze usuzovat, že bude existovat velká vnitrodruhová variabilita i mezi aktivitou jednotlivých Aux/IAA. Tento experiment byl ověřen ještě analýzou hladin transkriptů v jednotlivých pletivech pomocí qRT-PCR (Real-time Quantitative Reverse Transcription Polymerase Chain Reaction), výsledky byly shodné s výše popsaným sledováním. Tyto výsledky naznačují, že se jedná o geny zapojené v časně odpovědi na auxin a účastníci se procesu vývoje hlíz. AtIAA9 odpovědný za proliferaci buněk a zvětšování laterálních orgánů (Wang & Guo, 2015) má homologa StIAA9, jehož exprese byla pozorována v hlízách v iniciační fázi. Některé *StIAA* geny vykazovaly specifitu pro určitá pletiva, např. *StIAA4* a *11* pro stolon a *StIAA15* a *22* pro hlízy ve fázích iniciace a expanze, což poukazuje na to, že je auxin klíčovým hráčem při iniciaci a vývoji hlíz u brambor (Gao et al., 2016).

Ve studii Song et al. (2019) bylo identifikováno 20 *StARF* genů a byl určen jejich expresní profil v jednotlivých pletivech. Ve stolonu byly sledovány vysoké hladiny *StARF1*, *2a*, *6a*, *6b*, *18a*, *19c*, *13* a *8*. V hlíze byly na rozdíl od stolonu vyšší hladiny *StARF4* a *18b*, naopak nižší hladiny *18a* a *19c*. *StARF1*, *2a*, *6a* a *6b* vykazovaly v hlíze hladiny transkriptů o něco málo nižší, než jaké byly sledovány ve stolonovém pletivu. Zdá se, že ARF přispívají k tloušťnutí stolonu a postupem zrání hlíz jejich hladiny klesají (Song et al., 2019). Výsledky této studie potvrzují práce Faivre-Rampant et al. (2004) a Sharma et al. (2016), které sledovali expresní profily genů *StAFR6* a *8* vyšší před zahájením tloušťnutí stolonu a nižší při vzniku hlízy.



Obr. 8 – Expresní profily *StIAA* genů v jednotlivých orgánech a vývojových stádiích hlízy. (A) dipahloid *S. tuberosum phureja*, (B) heterozygotní diploid *S. tuberosum tuberosum*. Barevné škály znázorňující míru zastoupení v jednotlivých pletivech jsou uvedeny pod mapami (převzato z Gao et al., 2016).

3.4.5 Propojení tuberigenní signalizace s auxinovou rovnováhou

Studii, dávající do souvislosti tuberigenní signalizaci s auxinovou rovnováhou a signalizací, není příliš mnoho. Studie Kloosterman et al. (2005) a Faivre-Rampant et al. (2004) podporují úlohu auxinu jako spouštěče tuberizace, vzhledem k tomu, že několik auxinových genů rodiny *StPIN* a *StARF* je během tuberizace transkripčně regulováno. Existuje několik studií zabývajících se expresními profily genů kódujících proteiny, které pravděpodobně nějakým způsobem souvisí s regulací metabolismu, transportu a signalizace auxinů prostřednictvím TALE (THREE-AMINO ACID-LOOP-EXTENSION) transkripčních faktorů – heterodimerem BEL5/POTH1. Studie Sharma et al. (2016) ukazuje, že StBEL5 reguluje expresi četných genů zapojených v metabolismu fytohormonů, 30 % z těchto genů je zapojeno v metabolismu a signalizaci auxinu, je to např. gen kódující enzym biosyntézy auxinu YUCCA1, který je silně indukován ve stolonech po přechodu na krátkodenní

fotoperiodu, kdy je potřeba navýšit hladinu auxinů na začátku procesu tuberizace. StBEL5 reguluje i geny kódující PIN transportní proteiny (*StPIN1*, *StPIN2*, *StPIN4*), exprese těchto genů ve stolonu byla potvrzena i analýzou transkriptomu (Sharma et al., 2016), hladiny transkriptů *StPIN1* a *StPIN2* během tloušťnutí stolonu kolísaly, zatímco velmi nízká hladina transkriptů *StPIN4* byla stabilní po sledovanou dobu osmi dnů, což naznačuje, že jeho role v procesu tuberizace nebude příliš významná. Obecně jsou PIN proteiny pravděpodobně zodpovědné za redistribuci auxinu ve zduřelém stolonu. Kromě těchto dvou skupin genů byla sledována regulace transkripčního faktoru auxinové signalizace ARF8 (Roumeliotis et al., 2013; Lin et al., 2013; Sharma et al., 2016). Navarro et al. (2011) identifikovali také některé cílové geny tuberigenu *StSP6A* ve stolonu, mezi které patří i geny kódující PIN transportéry (PIN1, PIN4) a transkripční faktor ARF8. Tyto výsledky naznačují, že se signální dráhy StBEL5/POTH1 a StSP6A překrývají. Tato hypotéza byla testována pomocí transgenních linií nesoucích konstrukt *GAS::BEL5* (*GAS* - *GALACTINOL SYNTHASE*; promotor *GAS* cílí expresi *BEL5* do průvodních buněk listové žilnatiny a navyšuje tak transportní pool *BEL5* mRNA), u nichž byla ve stolonu pozorovaná navýšená exprese několika markerových genů, o kterých je známo, že jejich exprese je také indukována StSP6A (Sharma et al., 2016). Mezi takové geny patřily opět *StPIN1*, *StPIN2*, *StPIN4*, *ARF8* (Navarro et al., 2011). Promotory těchto genů obsahují tandemový motiv TTGAC, který je specifický pro vazbu komplexu BEL5/POTH1 (Sharma et al., 2016). Sharma et al. (2016) se věnovali transkriptomické analýze v souvislosti se změnou hladiny StBEL5 ve stolonu, jeho vlivu na změnu exprese genů hormonální rovnováhy a sledovali přítomnost tandemových motivů TTGAC u regulovaných genů. Mezi geny, které byly upregulovány, patří mimo jiné i členové z rodin *SAUR*, *GH3*, *ARF* a další komponenty signalizace a auxinové rovnováhy. Z transkriptomických dat jasně nevyplývá, jaký význam mají změny v jednotlivých transkriptech při přeměně stolonu v hlízu. U transgenních linií brambor s potlačenou expresí *StBEL5* (*BEL5* RNAi), kde bylo pozorováno snížení tvorby hlíz, došlo k výraznému snížení akumulace mRNA i markerových genů *StSP6A* a *StPIN2* (Sharma et al., 2016). Během fáze vývoje zralé hlízy se nezdá být auxin příliš důležitým faktorem, jelikož hladiny exprese genů souvisejících s auxinovou rovnováhou a signalizací oproti začátku procesu klesají (Yang et al., 2021). Bohužel nedostatek informací týkajících se korelace dat z tuberigenní signalizace s expresními profily *PIN* a *AUX* genů, jejich lokalizací a morfologickými změnami na úrovni jednotlivých pletiv neumožňuje jejich jednoznačnou interpretaci. Ví se např., že během iniciace tuberizace se *StPIN1* hromadí ve špičce stolonu, a že jeho přímým aktivátorem je StBEL5/POTH1, ale z těchto dat jasně nevyplývá vztah StPIN1 k morfologickým změnám ve stolonu.

4 Závěr

Je nezpochybnitelné, že fytohormony hrají u bramboru klíčovou roli během morfogenního procesu přeměny stolonu v hlízu. Byly sledovány indukční i inhibiční vlivy na tento proces vlivem změn hladin a signalizace jednotlivých hormonů v různých pletivech stolonu či hlízy během různých fází tuberizace. To, jaký mají tyto změny jednotlivých komponent význam, není dosud příliš objasněné. Předpokládá se, že snížené hladiny giberelinů způsobují změnu orientace buněčného dělení a že auxiny a cytokininy jsou zodpovědné za zvýšenou buněčnou proliferaci. Expresní analýzy ukazují, že hlavní mobilní tuberigenní signál StBEL5/POTH1 (podobně jako SP6A) reguluje ve stolonu expresi četných genů zapojených v hormonálním metabolismu, a to přímou kontrolou transkripční aktivity genů zapojených do syntézy hormonů, tento heterodimer funguje jako aktivátor (cytokininy a auxiny), ale i jako represor (gibereliny) fytohormonální rovnováhy. Geny s tandemovým motivem TTGAC jsou přímo regulovány BEL5/POH1 komplexem, mezi tyto geny patří např. *AGL8*, *GA2ox1*, *PIN1*, *PIN2*, *PIN4*, některé *AUX/IAA*, *LOG 1–3*, *StGA2ox1* a *StGA20ox1*.

Role auxinu je komplexní a ovlivňuje většinu vývojových fází přeměny stolonu v hlízu. Zdá se, že v určitých fázích procesu má stimulační účinek, v jiných naopak spíše inhibiční. Jeho úloha však stále není nedostatečně vyjasněná. Část dostupné literatury popisuje jednotlivé signální dráhy u bramboru vedoucí k expresi auxinových genů, další sada článků se zabývá jen expresními profily vybraných genů zapojených v metabolismu hormonů během tuberizace, jiný okruh autorů uvádí do vztahu anatomicko-morfologické změny se změnami v hormonální rovnováze, ke kterým během procesu dochází (např. se ví, že je auxin nějak spojen s reorientací, směřováním a intenzitou buněčného dělení a diferenciací částí hlíz), ale chybí jejich vzájemné propojení, aby bylo možné poskládat komplexní obraz působení auxinu během iniciace a vývoje hlíz.

5 Zdroje čerpání

- Abelenda, J.A. et al. (2016) 'Potato StCONSTANS-like1 Suppresses Storage Organ Formation by Directly Activating the FT-like StSP5G Repressor', *Current Biology*, 26(7), pp. 872–881. doi:[10.1016/j.cub.2016.01.066](https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.01.066).
- Aksenova, N.P. et al. (2012) 'Hormonal regulation of tuber formation in potato plants', *Russian Journal of Plant Physiology*, 59(4), pp. 451–466. doi:[10.1134/S1021443712040024](https://doi.org/10.1134/S1021443712040024)
- Amador, V. et al. (2001) 'Gibberellins signal nuclear import of PHOR1, a photoperiod-responsive protein with homology to *Drosophila armadillo*', *Cell*, 106(3), pp. 343–354. doi:[10.1016/s0092-8674\(01\)00445-7](https://doi.org/10.1016/s0092-8674(01)00445-7).
- Balzan, S. et al. (2014) 'The role of auxin transporters in monocots development', *Frontiers in plant science*, 5, pp. 393. doi:[10.3389/fpls.2014.00393](https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00393).
- Banerjee, A.K. et al. (2006) 'Dynamics of a Mobile RNA of Potato Involved in a Long-Distance Signaling Pathway', *The Plant Cell*, 18(12), pp. 3443–3457. doi:[10.1105/tpc.106.042473](https://doi.org/10.1105/tpc.106.042473).
- Baroja-Fernández, E. et al. (2009) 'Enhancing Sucrose Synthase Activity in Transgenic Potato (*Solanum tuberosum* L.) Tubers Results in Increased Levels of Starch, ADPglucose and UDPglucose and Total Yield', *Plant and Cell Physiology*, 50(9), pp. 1651–1662. doi:[10.1093/pcp/pcp108](https://doi.org/10.1093/pcp/pcp108)
- Bennett, M.J. et al. (1996) '*Arabidopsis* AUX1 gene: a permease-like regulator of root gravitropism', *Science (New York, N.Y.)*, 273(5277), pp. 948–950. doi:[10.1126/science.273.5277.948](https://doi.org/10.1126/science.273.5277.948).
- Bennett, T. et al. (2014) 'Paralogous Radiations of PIN Proteins with Multiple Origins of Noncanonical PIN Structure', *Molecular Biology and Evolution*, 31(8), pp. 2042–2060. doi:[10.1093/molbev/msu147](https://doi.org/10.1093/molbev/msu147).
- Bhogale, S. et al. (2014) 'MicroRNA156: A Potential Graft-Transmissible MicroRNA That Modulates Plant Architecture and Tuberization in *Solanum tuberosum* ssp. *andigena*', *Plant Physiology*, 164(2), pp. 1011–1027. doi:[10.1104/pp.113.230714](https://doi.org/10.1104/pp.113.230714).
- Bou-Torrent, J. et al. (2011) 'Gibberellin A1 Metabolism Contributes to the Control of Photoperiod-Mediated Tuberization in Potato', *PLoS ONE*, 6(9), pp. e24458. doi:[10.1371/journal.pone.0024458](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024458).
- Cao, X. et al. (2019) 'The Roles of Auxin Biosynthesis YUCCA Gene Family in Plants', *International Journal of Molecular Sciences*, 20(24), pp. 6343. doi:[10.3390/ijms20246343](https://doi.org/10.3390/ijms20246343).
- Carrera, E. et al. (2000) 'Changes in GA 20-oxidase gene expression strongly affect stem length, tuber induction and tuber yield of potato plants', *The Plant Journal*, 22(3), pp. 247–256. doi:[10.1046/j.1365-313x.2000.00736.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2000.00736.x).
- Casanova-Sáez, R. & Voß, U. (2019) 'Auxin Metabolism Controls Developmental Decisions in Land Plants', *Trends in Plant Science*, 24(8), pp. 741–754. doi:[10.1016/j.tplants.2019.05.006](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.05.006).
- Cenzano, A. (2003) 'Exogenously Applied Jasmonic Acid Induces Changes in Apical Meristem Morphology of Potato Stolons', *Annals of Botany*, 91(7), pp. 915–919. doi:[10.1093/aob/mcg098](https://doi.org/10.1093/aob/mcg098)
- *Chailakhyan M.Kh. et al. (1981). 'Photoperiodism and tuber formation in grafting of tobacco onto potato.' Dokl. Akad. Nauk SSSR 257: 1276-1280
- Chen, H. et al. (2003) 'Interacting Transcription Factors from the Three-Amino Acid Loop Extension Superclass Regulate Tuber Formation', *Plant Physiology*, 132(3), pp. 1391–1404. doi:[10.1104/pp.103.022434](https://doi.org/10.1104/pp.103.022434).
- Cho, M. & Cho, H. (2013) 'The function of ABCB transporters in auxin transport', *Plant Signaling & Behavior*, 8(2), pp. e22990. doi:[10.4161/psb.22990](https://doi.org/10.4161/psb.22990).

- Cho, S.K. et al. (2015) 'Polypyrimidine tract-binding proteins of potato mediate tuberization through an interaction with *StBEL5* RNA', *Journal of Experimental Botany*, 66(21), pp. 6835–6847. doi:[10.1093/jxb/erv389](https://doi.org/10.1093/jxb/erv389).
- Damodaran, S. & Strader, L.C. (2019) 'Indole 3-Butyric Acid Metabolism and Transport in *Arabidopsis thaliana*', *Frontiers in Plant Science*, 10, pp. 851. doi:[10.3389/fpls.2019.00851](https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00851).
- *Dodds, K.S. (1962). 'The Potato and Its Wild Relatives: Classification of cultivated potatoes' D.S. Correll, ed (Texas Research Foundation: Renner, Texas).
- Eviatar-Ribak, T. et al. (2013) 'A Cytokinin-Activating Enzyme Promotes Tuber Formation in Tomato', *Current Biology*, 23(12), pp. 1057–1064. doi:[10.1016/j.cub.2013.04.061](https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.04.061).
- Ewing, E.E. & Wareing, P.F. (1978) 'Shoot, Stolon, and Tuber Formation on Potato (*Solanum tuberosum* L.) Cuttings in Response to Photoperiod', *Plant Physiology*, 61(3), pp. 348–353. doi:[10.1104/pp.61.3.348](https://doi.org/10.1104/pp.61.3.348)
- Faivre-Rampant, O. et al. (2004) 'Changes in gene expression during meristem activation processes in *Solanum tuberosum* with a focus on the regulation of an auxin response factor gene*', *Journal of Experimental Botany*, 55(397), pp. 613–622. doi:[10.1093/jxb/erh075](https://doi.org/10.1093/jxb/erh075).
- Friml, J., Benková, E., et al. (2002a) 'AtPIN4 mediates sink-driven auxin gradients and root patterning in *Arabidopsis*', *Cell*, 108(5), pp. 661–673. doi:[10.1016/s0092-8674\(02\)00656-6](https://doi.org/10.1016/s0092-8674(02)00656-6).
- Friml, J., Wiśniewska, J., et al. (2002b) 'Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in *Arabidopsis*', *Nature*, 415(6873), pp. 806–809. doi:[10.1038/415806a](https://doi.org/10.1038/415806a).
- Gao, J. et al. (2016) 'Genome-wide survey of Aux/IAA gene family members in potato (*Solanum tuberosum*): Identification, expression analysis, and evaluation of their roles in tuber development', *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 471(2), pp. 320–327. doi:[10.1016/j.bbrc.2016.02.013](https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2016.02.013).
- Geisler, M. et al. (2017) 'A Critical View on ABC Transporters and Their Interacting Partners in Auxin Transport', *Plant and Cell Physiology*, 58(10), pp. 1601–1614. doi:[10.1093/pcp/pcx104](https://doi.org/10.1093/pcp/pcx104).
- Ghate, T.H. et al. (2017) 'The mobile RNAs, StBEL11 and StBEL29, suppress growth of tubers in potato', *Plant Molecular Biology*, 93(6), pp. 563–578. doi:[10.1007/s11103-016-0582-4](https://doi.org/10.1007/s11103-016-0582-4).
- Gomes, G.L.B. & Scortecci, K.C. (2021) 'Auxin and its role in plant development: structure, signalling, regulation and response mechanisms', *Plant Biology*. Edited by S. Wicke, 23(6), pp. 894–904. doi:[10.1111/plb.13303](https://doi.org/10.1111/plb.13303).
- González-Schain, N.D. et al. (2012) 'Potato CONSTANS is involved in photoperiodic tuberization in a graft-transmissible manner', *The Plant Journal*, 70(4), pp. 678–690. doi:[10.1111/j.1365-313X.2012.04909.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2012.04909.x).
- Hannapel, D. et al. (2013) 'Phloem-mobile messenger RNAs and root development', *Frontiers in Plant Science*, 4. doi:[10.3389/fpls.2013.00257](https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00257)
- Hull, A.K. et al. (2000) '*Arabidopsis* cytochrome P450s that catalyze the first step of tryptophan-dependent indole-3-acetic acid biosynthesis', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(5), pp. 2379–2384. doi:[10.1073/pnas.040569997](https://doi.org/10.1073/pnas.040569997).
- Jackson, S.D. et al. (1996) 'Phytochrome B mediates the photoperiodic control of tuber formation in potato', *The Plant Journal*, 9(2), pp. 159–166. doi:[10.1046/j.1365-313X.1996.09020159.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1996.09020159.x).
- Jackson, S.D. (2009) 'Plant responses to photoperiod', *New Phytologist*, 181(3), pp. 517–531. doi:[10.1111/j.1469-8137.2008.02681.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02681.x).

- Kim, Y.-U. & Lee, B.-W. (2019) 'Differential Mechanisms of Potato Yield Loss Induced by High Day and Night Temperatures During Tuber Initiation and Bulking: Photosynthesis and Tuber Growth', *Frontiers in Plant Science*, 10, pp. 300. doi:[10.3389/fpls.2019.00300](https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00300).
- Kloosterman, B. et al. (2005) 'Tuber on a chip: differential gene expression during potato tuber development', *Plant Biotechnology Journal*, 3(5), pp. 505–519. doi:[10.1111/j.1467-7652.2005.00141.x](https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2005.00141.x).
- Kloosterman, B. et al. (2007) 'StGA2ox1 is induced prior to stolon swelling and controls GA levels during potato tuber development: Role for a GA 2-oxidase in potato tuber development', *The Plant Journal*, 52(2), pp. 362–373. doi:[10.1111/j.1365-313X.2007.03245.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03245.x)
- Kloosterman, B. et al. (2008) 'Genes driving potato tuber initiation and growth: identification based on transcriptional changes using the POCI array', *Functional & Integrative Genomics*, 8(4), pp. 329–340. doi:[10.1007/s10142-008-0083-x](https://doi.org/10.1007/s10142-008-0083-x).
- Kloosterman, B. et al. (2013) 'Naturally occurring allele diversity allows potato cultivation in northern latitudes', *Nature*, 495(7440), pp. 246–250. doi:[10.1038/nature11912](https://doi.org/10.1038/nature11912).
- Kolachevskaya, O.O. et al. (2019) 'Auxins in potato: molecular aspects and emerging roles in tuber formation and stress resistance', *Plant Cell Reports*, 38(6), pp. 681–698. doi:[10.1007/s00299-019-02395-0](https://doi.org/10.1007/s00299-019-02395-0).
- Kolachevskaya, O.O. et al. (2021) 'Hormonal Regulation and Crosstalk of Auxin/Cytokinin Signaling Pathways in Potatoes In Vitro and in Relation to Vegetation or Tuberization Stages', *International Journal of Molecular Sciences*, 22(15), pp. 8207. doi:[10.3390/ijms22158207](https://doi.org/10.3390/ijms22158207).
- Kolomiets, M.V. et al. (2001) 'Lipoxygenase Is Involved in the Control of Potato Tuber Development', *The Plant Cell*, 13(3), pp. 613–626. doi: 10.1105/tpc.13.3.613
- Kondhare, K.R. et al. (2020) 'Molecular signals that govern tuber development in potato', *The International Journal of Developmental Biology*, 64(1-2-3), pp. 133–140. doi:[10.1387/ijdb.190132ab](https://doi.org/10.1387/ijdb.190132ab).
- Leyser, O. (2010) 'The Power of Auxin in Plants', *Plant Physiology*, 154(2), pp. 501–505. doi:[10.1104/pp.110.161323](https://doi.org/10.1104/pp.110.161323).
- Leyser, O. (2018) 'Auxin Signaling', *Plant Physiology*, 176(1), pp. 465–479. doi:[10.1104/pp.17.00765](https://doi.org/10.1104/pp.17.00765).
- Li, S.-B. et al. (2016) 'A Review of Auxin Response Factors (ARFs) in Plants', *Frontiers in Plant Science*, 7. doi:[10.3389/fpls.2016.00047](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00047).
- Lin, T. et al. (2013) 'The Impact of the Long-Distance Transport of a BEL1-Like Messenger RNA on Development1[W][OA]', *Plant Physiology*, 161(2), pp. 760–772. doi:[10.1104/pp.112.209429](https://doi.org/10.1104/pp.112.209429).
- Ljung, K. et al. (2002) 'Sites and homeostatic control of auxin biosynthesis in *Arabidopsis* during vegetative growth: Auxin biosynthesis and distribution in *Arabidopsis*', *The Plant Journal*, 28(4), pp. 465–474. doi:[10.1046/j.1365-313X.2001.01173.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2001.01173.x).
- Luo, J. et al. (2018) 'Aux/IAA Gene Family in Plants: Molecular Structure, Regulation, and Function', *International Journal of Molecular Sciences*, 19(1), pp. 259. doi:[10.3390/ijms19010259](https://doi.org/10.3390/ijms19010259).
- Macháčková, I. et al. (1998) 'Photoperiodic control of growth, development and phytohormone balance in *Solanum tuberosum*', *Physiologia Plantarum*, 102(2), pp. 272–278. doi:[10.1034/j.1399-3054.1998.1020215.x](https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1998.1020215.x).
- Mahajan, A. et al. (2012) 'The mRNA of a Knotted1-like transcription factor of potato is phloem mobile', *Plant Molecular Biology*, 79(6), pp. 595–608. doi:[10.1007/s11103-012-9931-0](https://doi.org/10.1007/s11103-012-9931-0).
- Martin, A. et al. (2009) 'Graft-transmissible induction of potato tuberization by the microRNA miR172', *Development (Cambridge, England)*, 136(17), pp. 2873–2881. doi:[10.1242/dev.031658](https://doi.org/10.1242/dev.031658).

- Martinez-Garcia, J.F. et al. (2002) 'Control of photoperiod-regulated tuberization in potato by the *Arabidopsis* flowering-time gene CONSTANS', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(23), pp. 15211–15216. doi:[10.1073/pnas.222390599](https://doi.org/10.1073/pnas.222390599).
- Mashiguchi, K. et al. (2019) '*Agrobacterium tumefaciens* Enhances Biosynthesis of Two Distinct Auxins in the Formation of Crown Galls', *Plant and Cell Physiology*, 60(1), pp. 29–37. doi:[10.1093/pcp/pcy182](https://doi.org/10.1093/pcp/pcy182).
- Minhas, J.S. et al. (2004) 'Carbohydrate metabolism during tuber initiation in potato: A transient surge in invertase activity marks the stolon to tuber transition', *Potato Research*, 47(3–4), pp. 113–126. doi:[10.1007/BF02735978](https://doi.org/10.1007/BF02735978).
- Mravec, J. et al. (2009) 'Subcellular homeostasis of phytohormone auxin is mediated by the ER-localized PIN5 transporter', *Nature*, 459(7250), pp. 1136–1140. doi:[10.1038/nature08066](https://doi.org/10.1038/nature08066)
- Mroue, S. et al. (2018) 'Auxin production as an integrator of environmental cues for developmental growth regulation', *Journal of Experimental Botany*, 69(2), pp. 201–212. doi:[10.1093/jxb/erx259](https://doi.org/10.1093/jxb/erx259)
- Muñiz García, M.N. et al. (2014) 'Heterologous expression of *Arabidopsis* ABF4 gene in potato enhances tuberization through ABA-GA crosstalk regulation', *Planta*, 239(3), pp. 615–631. doi:[10.1007/s00425-013-2001-2](https://doi.org/10.1007/s00425-013-2001-2).
- Navarro, C. et al. (2011) 'Control of flowering and storage organ formation in potato by FLOWERING LOCUS T', *Nature*, 478(7367), pp. 119–122. doi:[10.1038/nature10431](https://doi.org/10.1038/nature10431).
- Navarro, C. et al. (2015) 'Conserved function of FLOWERING LOCUS T (FT) homologues as signals for storage organ differentiation', *Current Opinion in Plant Biology*, 23, pp. 45–53. doi:[10.1016/j.pbi.2014.10.008](https://doi.org/10.1016/j.pbi.2014.10.008).
- Pasare, S.A. et al. (2013) 'The role of the potato (*Solanum tuberosum*) CCD8 gene in stolon and tuber development', *The New Phytologist*, 198(4), pp. 1108–1120. doi:[10.1111/nph.12217](https://doi.org/10.1111/nph.12217).
- Péret, B. et al. (2012) '*AUX/LAX* Genes Encode a Family of Auxin Influx Transporters That Perform Distinct Functions during *Arabidopsis* Development', *The Plant Cell*, 24(7), pp. 2874–2885. doi:[10.1105/tpc.112.097766](https://doi.org/10.1105/tpc.112.097766).
- Petrášek, J. & Friml, J. (2009) 'Auxin transport routes in plant development', *Development*, 136(16), pp. 2675–2688. doi:[10.1242/dev.030353](https://doi.org/10.1242/dev.030353)
- Robinson, M. et al. (1998) 'Indole-3-Acetic Acid Biosynthesis in *Colletotrichum gloeosporioides* f. sp. *aeschyromene*', *Applied and Environmental Microbiology*, 64(12), pp. 5030–5032. doi:[10.1128/AEM.64.12.5030-5032.1998](https://doi.org/10.1128/AEM.64.12.5030-5032.1998).
- Rodríguez-Falcón, M. et al. (2006) 'Seasonal control of tuberization in potato: conserved elements with the flowering response', *Annual Review of Plant Biology*, 57, pp. 151–180. doi:[10.1146/annurev.arplant.57.032905.105224](https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105224).
- Rosin, F.M. et al. (2003) 'Suppression of a vegetative MADS box gene of potato activates axillary meristem development', *Plant Physiology*, 131(4), pp. 1613–1622. doi:[10.1104/pp.102.012500](https://doi.org/10.1104/pp.102.012500)
- Roumeliotis, E. et al. (2012a) 'The effects of auxin and strigolactones on tuber initiation and stolon architecture in potato', *Journal of Experimental Botany*, 63(12), pp. 4539–4547. doi:[10.1093/jxb/ers132](https://doi.org/10.1093/jxb/ers132).
- Roumeliotis, E. et al. (2013) 'The PIN family of proteins in potato and their putative role in tuberization', *Frontiers in Plant Science*, 4. doi:[10.3389/fpls.2013.00524](https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00524).
- Roumeliotis, E. et al. (2012b) 'A crosstalk of auxin and GA during tuber development', *Plant Signaling & Behavior*, 7(10), pp. 1360–1363. doi:[10.4161/psb.21515](https://doi.org/10.4161/psb.21515).

- Rubery, P.H. & Sheldrake, A.R. (1974) 'Carrier-mediated auxin transport', *Planta*, 118(2), pp. 101–121. doi:[10.1007/BF00388387](https://doi.org/10.1007/BF00388387).
- Saidi, A. & Hajibarat, Z. (2021) 'Phytohormones: plant switchers in developmental and growth stages in potato', *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, 19(1), pp. 89. doi:[10.1186/s43141-021-00192-5](https://doi.org/10.1186/s43141-021-00192-5).
- Shannon, S. & Meeks-Wagner, D.R. (1991) 'A Mutation in the *Arabidopsis* TFL1 Gene Affects Inflorescence Meristem Development', *The Plant Cell*, 3(9), pp. 877–892. doi:[10.1105/tpc.3.9.877](https://doi.org/10.1105/tpc.3.9.877).
- Sharma, P. et al. (2014) 'The BEL1-like family of transcription factors in potato', *Journal of Experimental Botany*, 65(2), pp. 709–723. doi:[10.1093/jxb/ert432](https://doi.org/10.1093/jxb/ert432).
- Sharma, P. et al. (2016) 'Targets of the *StBEL5* Transcription Factor Include the FT Ortholog *StSP6A*', *Plant Physiology*, 170(1), pp. 310–324. doi:[10.1104/pp.15.01314](https://doi.org/10.1104/pp.15.01314).
- Smeekens, S. & Hellmann, H.A. (2014) 'Sugar sensing and signaling in plants', *Frontiers in Plant Science*, 5. doi:[10.3389/fpls.2014.00113](https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00113).
- Song, S. et al. (2019) 'Genome-wide Identification, Expression Profiling and Evolutionary Analysis of Auxin Response Factor Gene Family in Potato (*Solanum tuberosum* Group *Phureja*)', *Scientific Reports*, 9(1), pp. 1755. doi:[10.1038/s41598-018-37923-7](https://doi.org/10.1038/s41598-018-37923-7)
- Swarup, R. & Bhosale, R. (2019) 'Developmental Roles of AUX1/LAX Auxin Influx Carriers in Plants', *Frontiers in Plant Science*, 10, pp. 1306. doi:[10.3389/fpls.2019.01306](https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01306)
- Teo, C.-J. et al. (2017) 'Potato Tuber Induction is Regulated by Interactions Between Components of a Tuberigen Complex', *Plant & Cell Physiology*, 58(2), pp. 365–374. doi:[10.1093/pcp/pcw197](https://doi.org/10.1093/pcp/pcw197).
- Vanneste, S. & Friml, J. (2009) 'Auxin: A Trigger for Change in Plant Development', *Cell*, 136(6), pp. 1005–1016. doi:[10.1016/j.cell.2009.03.001](https://doi.org/10.1016/j.cell.2009.03.001).
- Vidal, E.A. et al. (2013) 'Systems approaches map regulatory networks downstream of the auxin receptor AFB3 in the nitrate response of *Arabidopsis thaliana* roots', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(31), pp. 12840–12845. doi:[10.1073/pnas.1310937110](https://doi.org/10.1073/pnas.1310937110).
- Wang, J.-J. and Guo, H.-S. (2015) 'Cleavage of INDOLE-3-ACETIC ACID INDUCIBLE28 mRNA by microRNA847 upregulates auxin signaling to modulate cell proliferation and lateral organ growth in *Arabidopsis*', *The Plant Cell*, 27(3), pp. 574–590. doi:[10.1105/tpc.15.00101](https://doi.org/10.1105/tpc.15.00101).
- *Went FW. (1926) 'On growth-accelerating substances in the coleoptile of *Avena sativa*'. *Proc Kon Ned Akad Wet* 30: 10–19
- Xu, X. et al. (1998b) 'The role of gibberellin, abscisic acid, and sucrose in the regulation of potato tuber formation in vitro', *Plant Physiology*, 117(2), pp. 575–584. doi:[10.1104/pp.117.2.575](https://doi.org/10.1104/pp.117.2.575).
- Xu, X. et al. (1998a) 'Cell division and cell enlargement during potato tuber formation', pp. 10. doi:[10.1093/jexbot/49.320.573](https://doi.org/10.1093/jexbot/49.320.573)
- Yang, C. et al. (2019) 'Comparative Analysis of the PIN Auxin Transporter Gene Family in Different Plant Species: A Focus on Structural and Expression Profiling of PINs in *Solanum tuberosum*', *International Journal of Molecular Sciences*, 20(13), pp. 3270. doi:[10.3390/ijms20133270](https://doi.org/10.3390/ijms20133270)
- Yang, C. et al. (2021) 'Comprehensive Analysis and Expression Profiling of PIN, AUX/LAX, and ABCB Auxin Transporter Gene Families in *Solanum tuberosum* under Phytohormone Stimuli and Abiotic Stresses', *Biology-Basel*, 10(2), pp. 127. doi:[10.3390/biology10020127](https://doi.org/10.3390/biology10020127).
- Zhang, H. et al. (2019) 'Suppression of auxin signalling promotes rice susceptibility to Rice black streaked dwarf virus infection', *Molecular Plant Pathology*, 20(8), pp. 1093–1104. doi:[10.1111/mpp.12814](https://doi.org/10.1111/mpp.12814).

- Zhang, X. et al. (2020) 'TERMINAL FLOWER-1/CENTRORADIALIS inhibits tuberisation via protein interaction with the tuberigen activation complex', *The Plant Journal*, 103(6), pp. 2263–2278. doi:[10.1111/tpj.14898](https://doi.org/10.1111/tpj.14898).
- Zheng, H. et al. (2018) 'Tuber formation as influenced by the C : N ratio in potato plants', *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 181(5), pp. 686–693. doi:[10.1002/jpln.201700571](https://doi.org/10.1002/jpln.201700571).
- Zhou, J.-J. & Luo, J. (2018) 'The PIN-FORMED Auxin Efflux Carriers in Plants', *International Journal of Molecular Sciences*, 19(9), pp. 2759. doi:[10.3390/ijms19092759](https://doi.org/10.3390/ijms19092759).
- Zhou, T. et al. (2019) 'Phytochrome F plays critical roles in potato photoperiodic tuberization', *The Plant Journal*, 98(1), pp. 42–54. doi:[10.1111/tpj.14198](https://doi.org/10.1111/tpj.14198).
- Zierer, W. et al. (2021) 'Tuber and Tuberous Root Development', *Annual Review of Plant Biology*, 72(1), pp. 551–580. doi:[10.1146/annurev-arplant-080720-084456](https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-080720-084456).