

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Speciální biologicko-chemické obory
Studijní obor: Molekulární biologie a biochemie organismů



Lenka Stupecká

Je tvorba hlíz řízena podobnými mechanismy jako kvetení?

Do tuberization and flowering share common control mechanisms?

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Vedoucí závěrečné práce: Doc. RNDr. Helena Lipavská, Ph.D.

Praha, 2015

Poděkování:

Ráda bych poděkovala Doc. RNDr. Heleně Lipavské, Ph.D. a Mgr Haně Ševčíkové za přátelský přístup, cenné rady, trpělivost a čas, který mi věnovaly při psaní této bakalářské práce.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci vypracovala 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, 14. 5. 2015

Podpis

Abstrakt

Přechod z vegetativní do generativní fáze se u rostlin nazývá kvetení. Správné načasování kvetení je zásadní podmínkou pro úspěšnou reprodukci rostlin. Kvetení je ovlivněno mnoha vnějšími a vnitřními faktory, mezi které patří délka dne neboli fotoperioda. Fotoperioda je vnímána v listech, v nichž také vzniká mobilní signál „florigen“, který je transportován z listů do stonkového apikálního meristému, kde iniciuje kvetení. Fotoperiodická regulační dráha zahrnuje geny, jejichž vzájemné působení společně s působením genů z dalších regulačních drah určí dobu, kdy bude rostlina kvést.

Tuberizace bramboru je důležitý morfogenetický proces, při kterém se z podzemní části stonku - stolonu - vytvářejí zásobní orgány, hlízy. Správné načasování procesu, které je nutné pro úspěšné přezimování a vegetativní množení bramboru, je řízeno jak vnitřními podmínkami, tak i vnějšími podmínkami prostředí, především teplotou, dostupností živin a fotoperiodou. Z hlediska fotoperiody působí na zakládání hlíz stimulačně krátký den. Fotoperiodická dráha kontrolující proces tuberizace má několik prvků společných s fotoperiodickou dráhou kontrolující kvetení, včetně účasti mobilního signálu - „tuberigenu“. Současné výsledky ukazují, že působení jednotlivých proteinů fotoperiodické regulační dráhy může být u kvetení a tuberizace obdobné, i když některé z nich mohou vykazovat i odlišné/protichůdné funkce.

Tato literární rešerše je zaměřena převážně na fotoperiodickou kontrolu kvetení u *Arabidopsis thaliana* a fotoperiodickou kontrolu tuberizace bramboru s cílem nalézt shodné a odlišné rysy těchto procesů a shrnout úlohu proteinů kódovaných jednotlivými členy genové rodiny florigenu/tuberigenu v těchto procesech.

Klíčová slova: florigen, FT, kvetení, rodina genů PEBP, tuberigen, tuberizace

ABSTRACT

The transition from vegetative to reproductive phase is called flowering. The right timing of flowering is essential for successful reproduction of plants. Flowering is controlled by many external and internal factors including day length or photoperiod. The photoperiod is perceived in leaves, where the mobile signal called „florigen“ is produced. It is thereafter transported from the leaves to the stem apical meristem where flowering is induced. Photoperiodic regulatory pathway involves genes whose mutual interactions and gene interactions with other pathways determine timing of flowering.

Tuberization of potato plants (*Solanum tuberosum L.*) is important morphogenetic process taking place in underground stem (stolon), where storage organs - tubers - are formed. Precise timing of tuberization is important for successful overwintering, and vegetative reproduction of potato. Onset of tuber formation is governed by external and internal conditions especially temperature, nutrient availability and photoperiod. The process is stimulated by short day conditions. Photoperiodic pathway controlling tuberization has several common components with photoperiodic pathway controlling flowering, including the participation of mobile signal - „tuberigen“. Recent findings on proteins involved in photoperiodic regulatory pathway controlling tuberization and flowering indicate that they are analogous, although some of them may have different/ opposite functions.

This bachelor thesis is based on literature review focused on photoperiodic pathway controlling flowering of *Arabidopsis thaliana* and photoperiodic pathway controlling tuberization of potato. It is aimed to search for identical and different features of these processes and summarize the functions of proteins encoded by the members of the florigen/tuberigen gene family.

Key words: florigen, FT, flowering, PEBP gene family, tuberigen, tuberization

Seznam použitých zkratek

AP1	APETALA 1
ATC	ARABIDOSPIS THALIANA CENTRORADIALIS
AtCO	CONSTANS <i>A. thaliana</i>
BFT	BROTHER OF FT AND TFL1
BvFT1	homolog FT u červené řepy
BvFT2	homolog FT u červené řepy
CDF	CYCLING DOF FACTOR
CEN	CENTRORADIALIS
CO	CONSTANS
COL	CONSTANS LIKE PROTEINS
FD	FLOWERING LOCUS D
FKF1	FLAVING - BINDING, KELCH REPEAT, F-BOX protein
FLC	FLOWERING LOCUS C
FT	FLOWERING LOCUS T
FTIP	FT-INTERACTING PROTEIN
GI	GIGANTEA
Hd1	homolog CONSTANS u rýže
Hd3a	homolog FT u rýže
ICOL1	gen <i>CONSTANS - long</i>
LD	podmínky dlouhého dne
LFY	LEAFY
MFT	MOTHER OF FT AND TFL1
NtFT1	homolog FT tabáku
NtFT2	homolog FT tabáku
NtFT3	homolog FT tabáku
NtFT4	homolog FT tabáku
OsFD1	homolog FD rýže
OsGI	homolog GIGANTEA rýže
OsMAD14	homolog AP1 rýže
PHYA	fytochrom A
PHYB	fytochrom B

RFT1	homolog FT rýže
SAM	stonkový apikální meristém
sCOL1	gen <i>CONSTANS - short</i>
SD	podmínky krátkého dne
StCDF1	<i>CYCLING DOF FACTOR gen 1</i>
StCO	<i>CONSTANS Solanum tuberosum</i>
StCO1	<i>CONSTANS 1 Solanum tuberosum</i>
StFT	<i>FT Solanum tuberosum</i>
StGI1	<i>GIGANTEA Solanum tuberosum</i>
StSP3D	homolog FT <i>Solanum tuberosum</i>
StSP5G	homolog FT <i>Solanum tuberosum</i>
StSP6A	homolog FT <i>Solanum tuberosum</i>
StSP6Aa1	alela genu FT <i>Solanum tuberosum</i>
StSP6Aa2	alela genu FT <i>Solanum tuberosum</i>
StTFL1	<i>TERMINAL FLOWER 1 Solanum tuberosum</i>
SVP	SHORT VEGETATIVE PHASE
TFL1	TERMINAL FLOWER 1
TSF	TWIN SISTER OF FT

OBSAH

1. ÚVOD	1
2. KVETENÍ.....	2
2.1. OD FOTOPERIODY K FLORIGENU	2
2.1.1. TRANSPORT FLORIGENU	3
2.2. PEBP RODINA PROTEINŮ	4
2.2.1. TWIN SISTER OF FT.....	5
2.2.2. TERMINAL FLOWER 1	5
2.2.3. BROTHER OF FT AND TFL1, ARABIDOPSIS THALIANA CENTRORADIALIS..	6
2.3. FOTOPERIODICKÁ DRÁHA REGULACE KVETENÍ.....	6
2.3.1. REGULACE TRANSKRIPCE <i>CO</i>	9
2.3.2. INTERAKCE PROTEINŮ FLOWERING LOCUS T A FLOWERING LOCUS D VE STONKOVÉM APIKÁLNÍM MERISTÉMU	9
2.3.3. REPRESORY KVETENÍ.....	10
2.3.4. FUNKCE HOMOLOGŮ FT V REGULACI KVETENÍ.....	10
3. TUBERIZACE	12
3.1. FOTOPERIODICKÁ DRÁHA REGULACE TUBERIZACE	12
3.1.1. MECHANISMUS TRANSDUKCE FOTOPERIODICKÉHO SIGNÁLU	13
3.2. REGULAČNÍ FUNKCE GENU CONSTANS.....	14
3.3. HOMOLOGY FT U BRAMBORU	16
3.3.1. StSP3D	16
3.3.2. StSP6A	17
3.3.3. StSP5G	18
3.3.4. TERMINAL FLOWER OF FT 1	20
4. ZÁVĚR.....	20
5. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	21

1. ÚVOD

Brambor je čtvrtou nejdůležitější plodinou světa, a to po kukuřici, rýži a pšenici. Divoké poddruhy vytvářejí hlízy v závislosti na fotoperiodě, tedy za podmínek krátkého dne a dlouhé noci, zatímco nově šlechtěné genotypy jsou schopné tuberizovat relativně nezávisle na délce dne. Pro šlechtění takových genotypů a celkové zkvalitnění výnosů hlíz je klíčové prohlubující se porozumění mechanismům regulace tuberizace, ke kterému dopomohly podrobnější znalosti mechanismu regulace kvetení. Ukázalo se totiž, že oba morfogenní procesy mají řadu společných rysů. Ačkoliv jsou kvetení i tuberizace ovlivněny řadou vnějších i vnitřních faktorů, v této práci se zabývám pouze mechanismy, které jsou společné pro tuberizaci a kvetení a ve kterých hrají hlavní úlohu homology genu *FLOWERING LOCUS T*.

2. KVETENÍ

Kvetení je období mezi juvenilní a generativní fází rostliny, ve kterém rostlinám dozrává pyl a vajíčka. Pro úspěšnou reprodukci a následný vývoj semen je důležité, aby rostlina kvetení správně načasovala. Rostliny ovlivňuje řada vnějších i vnitřních faktorů a na jejich základě rostlina vyhodnocuje nejvhodnější dobu pro vykvetení. Mezi tyto faktory patří např. délka dne a noci, spektrum světla, dostupnost vody, teplota, dostupnost minerálních živin, gibereliny a další (Bernier and Perilleux, 2005).

2.1. OD FOTOPERIODY K FLORIGENU

Tournois (1914) a Klebs (1918) (citováno v Amasino, 2010) uvádějí, že fotoperioda neboli délka světelné, resp. temnostní fáze dne má na kvetení výrazný vliv. Fotoperiodizmus je metabolická, růstová nebo vývojová odpověď rostlin na délku dne, která jim umožňuje přizpůsobit se sezónním změnám klimatu. Garner a Allard (1920) (citováno v Amasino, 2010) provedli experimenty dokazující, že hlavní pro vývoj rostliny je střídání působení světla během denního cyklu. Rostliny mohou být rozděleny do tří hlavních skupin podle toho, jak délka dne ovlivňuje jejich kvetení: rostliny, které kvetou za podmínek dlouhého dne (LD), rostliny, které kvetou za podmínek krátkého dne (SD) a neutrální rostliny, které kvetou nezávisle na délce dne. Dále jsou fakultativně dlouhodenní rostliny, které kvetou za krátkého dne se zpožděním a fakultativně krátkodenní rostliny, které kvetou za krátkého dne se zpožděním. Délka dne je vnímána v listech (Knott 1934), kde také vzniká květní stimul, který je transportován do stonkového apikálního meristému (SAM), kde iniciuje kvetení. Chailakhyan (1936) tento signál pojmenoval FLORIGEN (citováno v Amasino, 2010).

Pro vznik květního stimulu je dostatečné ozáření jednoho listu nebo pouze jeho části. Stimul kvetení je roubováním přenosný z roubu na podnož. Roubovací experimenty byly prováděny mezi různými druhy, u LD i SD rostlin. Výsledky experimentů dokázaly, že signál je pravděpodobně vysoce konzervovaný u vyšších rostlin. Poté co je florigen transportován do SAM, dochází k ukončení vegetativní fáze SAM a začínají se zakládat specializované květní orgány.

Dlouhou dobu se vědci snažili odhalit fyziologické parametry florigenu a izolovat ho. Vznikaly různé hypotézy o tom, jaká je skutečná povaha florigenu. Dlouho se předpokládalo, že florigen je metabolický produkt podobný auxinu a dalším rostlinným hormonům (Lifschitz et al., 2014). Byly objeveny další signály např.: sacharóza, cytokininy, gibbereliny, redukované N-sloučeniny, které jsou transportovány z listů do SAM a které mohou navodit události, které jsou pro indukci kvetení typické (Bernier and Perilleux, 2005). Objevení účinku těchto molekul podpořilo teorii známou jako „hypotéza multifaktoriální kontroly“. Tato teorie říká, že existuje několik faktorů (hormonů, živin), které indukují kvetení v případě, že jsou přítomny v SAM ve správný čas a v potřebném množství (Corbesier and Coupland, 2006).

Po mnoha neúspěšných pokusech objevit skutečnou fyziologickou podstatu florigenu, se začaly nezávisle na sobě objevovat studie, jejichž závěry se v tom podstatném shodovaly. Bylo zjištěno, že produkt genu *FLOWERING LOCUS T (FT)* u *A. thaliana*, stejně tak produkty orthologů tohoto genu u dalších druhů, jsou přinejmenším součástí florigenního signálu (Corbesier et al., 2007; Lin et al., 2007; Jaeger and Wigge, 2007; Tamaki et al., 2007; Mathieu et al., 2007). *FLOWERING LOCUS T (FT)* kóduje protein FLOWERING LOCUS T homologní k živočišnému Raf-kinázovému inhibitorovému proteinu (Kardailsky et al., 1999; Kobayashi et al., 1999; Samach et al., 2000).

2.1.1. TRANSPORT FLORIGENU

Huang et al. (2005) získali při svých experimentech výsledky, které podpořily hypotézu, že mRNA *FT* je u *A. thaliana* důležitá součást mobilního signálu indukujícího kvetení. Vědci ze stejné laboratoře tento článek v roce 2007 stáhli a zveřejnili opravný článek, ve kterém upozorňují na špatnou analýzu dat v původním článku. Výsledky nově provedených experimentů nepotvrdily transport mRNA *FT* floémem z listů do SAM (Bohlenius et al., 2007). Lifschitz et al. (2006) prováděli pokusy na rajčatech, aby zjistili, zda je možné, aby mRNA *FT* působila jako signální molekula v indukci kvetení. Jejich výsledky však tuto teorii nepodpořily. Ke stejnému závěru dospěli další autoři při pokusech s rýží (Tamaki et al., 2007) a *A. thaliana* (Corbesier and Coupland, 2005). Žádná z těchto studií není výhradně proti účasti mRNA *FT* ve florigenním signálu. Li et al. (2009) detekovali pohyb mRNA *FT* ačkoli v předchozích studiích se to nepodařilo. Předchozí neúspěchy detekovat mRNA *FT* byly dle jejich názoru zapříčiněny variabilitou druhů testovaných rostlin a

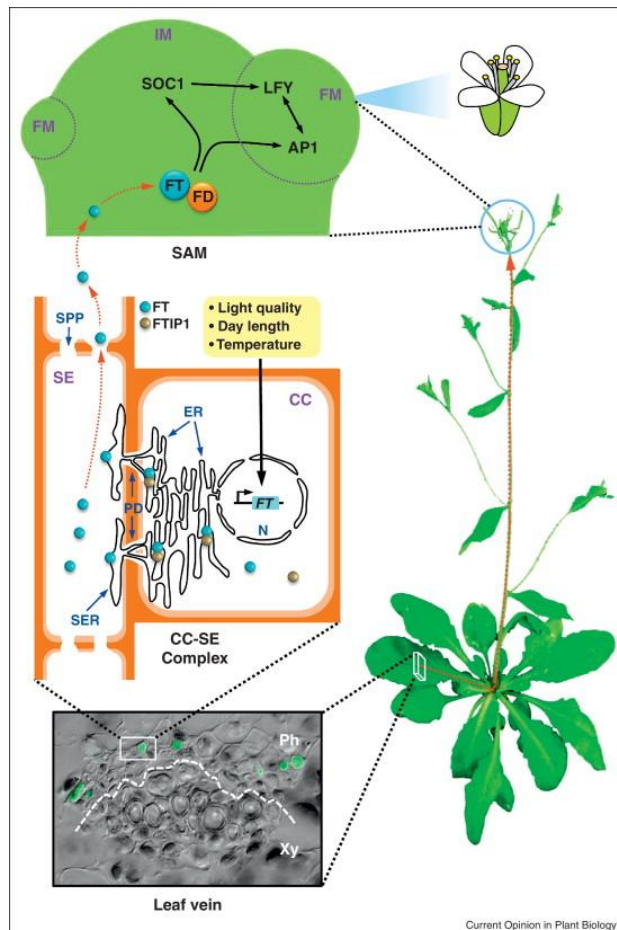
rozdílným experimentálním přístupem. I přes možný pohyb mRNA *FT* floémem, protein FT transportovaný z průvodních buněk dále floémem je dostatečný signál pro iniciaci kvetení (Mathieu et al., 2007). Ruiz-Medrano et al. (2001) předpokládají, že protein FT může vzhledem ke své velikosti procházet symplastem přes plazmodezmy do buněk apexu.

FT-INTERACTING PROTEIN (FTIP, Obr. 1) je membránový protein endoplazmatického retikula, který představuje klíčový regulátor pro transport proteinu FT floémem u *A. thaliana*. FTIP interaguje s proteinem FT v průvodních buňkách, a tím reguluje transport proteinu FT z průvodní buňky do sítkového elementu floému (Liu et al., 2012).

Obrázek 1: Transport proteinu FT z listů do SAM regulovaným způsobem (Liu et al., 2013)

CC průvodní buňky floému

SE sítkové elementy floému



2.2. PEBP RODINA PROTEINŮ

Protein FT patří do rodiny PEBP, což je evolučně konzervovaná rodina proteinů vázajících fosfatidyletanolamin, jejíž členové se vyskytují u bakterií, rostlin i živočichů (Banfield et al., 1998; Bradley et al., 1996). Rodina PEBP plní u rostlin funkci klíčových regulátorů iniciace kvetení a vývoje rostlinného těla (Bradley et al., 1996; Kardailsky et al., 1999; Kobayashi et al., 1999). Mezi prvními studovanými proteiny této rodiny u rostlin byl produkt genu *CENTRORADIALIS* (*CEN*) rostliny *Antirrhinum majus*. Mutace genu *CEN* způsobila, že nedeterminovaný SAM se přeměnil na terminální květ (Bradley et al., 1996).

U *A. thaliana* je konzervováno šest genů této rodiny homologních k *CEN* u *A. majus*. Do této rodiny patří: *FLOWERING LOCUS T (FT)*, *TERMINAL FLOWER 1 (TFL1)*, *TWIN SISTER OF FT (TSF)*, *ARABIDOPSIS THALIANA CENTRORADIALIS (ATC)*, *MOTHER OF FT AND TFL1 (MFT)*, *BROTHER OF FT AND TFL1 (BFT)*. Těchto šest genů lze dále rozdělit do skupin: geny funkčně podobné *FT*, geny funkčně podobné *TFL1* a geny funkčně podobné *MFT*. *MOTHER OF FT AND TFL1* je považován za společného předka všech členů této rodiny. Geny funkčně podobné *MFT* jsou zřejmě zapojeny ve vývoji a klíčení semen. Geny funkčně podobné *FT* stimulují kvetení a geny funkčně podobné *TFL1* mají antagonistický účinek k *FT*, tzn., udržují nedeterminovaný meristém (Hedman et al., 2009; Karlgren et al., 2011; Kobayashi et al., 1999). Výměna jedné aminokyseliny může způsobit změnu stimulačního účinku *FT* na inhibující účinek *TFL1* (Hanzawa et al., 2005).

2.2.1. TWIN SISTER OF FT

TWIN SISTER OF FT (TSF) je homologem s podobnou funkcí genu *FT* a redundantně s ním stimuluje kvetení za podmínek LD. U *A. thaliana* mutace *tsf* genu zpozdí kvetení za podmínek LD pouze nepatrně, zatímco dvojitá mutace *ft tsf* vykazuje fenotyp s výrazně zpožděným kvetením (Yamaguchi et al., 2005). Jang et al. (2009) došli ve svých experimentech s mutanty k totožným výsledkům jako Yamaguchi et al., (2005). Dále předpokládají, že *FT* a *TSF* působí nezávisle na sobě a *TSF* interaguje s bZIP transkripčním faktorem *FD* ve stonkovém apikálním meristému (stejně jako *FT*).

2.2.2. TERMINAL FLOWER 1

Protein *TFL1* *A. thaliana* se hromadí ve stonkovém apikálním meristému (SAM). *TFL1* udržuje SAM v nedeterminovaném stavu (Ratcliffe et al., 1998; Ratcliffe et al., 1999), a působí tak antagonisticky k *FT*. *TFL1* může stejně jako jeho homolog *FT* interagovat s bZIP transkripčními faktory (Conti and Bradley, 2007). Zvýšená exprese *TFL1* u *A. thaliana* zpozdí iniciaci kvetení, stonk se více větví a má větší množství listových růžic. Mutant *tfl1* *A. thaliana* vykazuje fenotyp s časnější iniciací kvetení než u divokého typu (Ratcliffe et al., 1998). Během vývoje meristému se mRNA *TFL1* uchovává pouze ve vnitřních buňkách SAM, zatímco protein přepisovaný v těchto buňkách se stěhuje po celém SAM. Stěhující se protein *TFL1* inhibuje expresi *LEAFY (LFY)* a *APETALA 1 (API)* v květním meristému (Conti and Bradley, 2007).

2.2.3. BROTHER OF FT AND TFL1, ARABIDOPSIS THALIANA CENTRORADIALIS

Produkty genů *BFT* a *ATC* se funkčně podobají proteinu TFL1. Zvýšená exprese *ATC*, stejně tak zvýšená exprese *BFT* způsobí zpožděný začátek kvetení, stejně jako u zvýšené exprese *TFL1* (Mimida et al., 2001; Yoo et al., 2010). Mimida et al. (2001) prováděli experimenty s *A. thaliana*, aby zjistili, jaký fenotyp vykazuje mutace *atc* ve vztahu k iniciaci kvetení. Z experimentu nevyplývala žádná zřejmá změna fenotypu a dvojitý mutant *atc tfl1* vykazoval podobný fenotyp, jaký byl získán u mutace *tfl1*. Později byla navržena hypotéza, že *ATC* pravděpodobně působí jako součást antiflorigenu. K expresi *ATC* dochází za neindukčních podmínek SD (Huang et al., 2012). Mutace *bft*, nezpůsobila změnu fenotypu (Yoo et al., 2010).

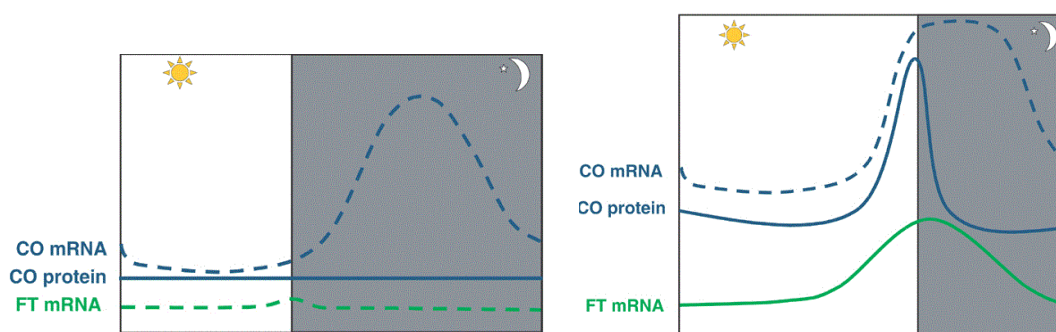
2.3. FOTOPERIODICKÁ DRÁHA REGULACE KVETENÍ

Pro identifikaci genů, které se podílejí na kontrole iniciace kvetení, byly prováděny experimenty s různými mutacemi zkoumaných genů. Geny byly rozděleny do skupin podle toho, zda způsobily urychlení nebo zpoždění kvetení za různých podmínek. Na základě toho byly stanoveny nejméně 4 dráhy kontrolující kvetení: fotoperiodická, autonomní, jarovizační a giberelinová. Fotoperiodická a jarovizační dráha zprostředkovávají odpověď na environmentální podněty (fotoperioda, okolní teplota), zatímco autonomní a giberelinová na interní podněty. Tyto dráhy tvoří integrovanou síť, která kontroluje načasování kvetení (Andres and Coupland, 2012; Boss et al., 2004).

Důležitý environmentální faktor ovlivňující kvetení je fotoperioda. Délka dne je snímána v dospělých listech rostliny. *A. thaliana* je fakultativně dlouhodobní rostlina, u které je iniciováno kvetení za podmínek LD a při podmínkách SD kvete se zpožděním. Fotoperioda je snímána fotoreceptory. Základ fotoperiodické dráhy tvoří 3 geny: *GIGANTEA* (*GI*), *CONSTANS* (*CO*), *FLOWERING LOCUS T* (*FT*), které jsou nejen u *A. thaliana* vysoce konzervovány. Jejich funkční posloupnost byla určena následovně: *GIGANTEA* → *CONSTANS* → *FLOWERING LOCUS T* (Kobayashi et al., 1999; Suarez-Lopez et al., 2001). U *A. thaliana* mutace v jakémkoli z těchto tří genů způsobí výrazné zpoždění kvetení za podmínek LD, zatímco za podmínek SD má mutace jen nepatrný vliv (Fowler et al., 1999; Kobayashi et al., 1999; Putterill et al., 1995). Naopak zvýšená exprese jakéhokoliv z těchto tří genů iniciuje kvetení za jakékoliv fotoperiody (Kobayashi et al., 1999).

Gen *GIGANTEA* (*GI* *A. thaliana*) kóduje protein GIGANTEA. Gen *GI* je u rostlin konzervovaný, zatímco u živočichů nebyl nalezen žádný jemu homologní gen. Zvýšená exprese *GI* způsobí časně kvetení. Mutace *gi* způsobí snížení hladiny mRNA *CO*, a mutanti *gi* tedy vykazují zpožděné kvetení (Mizoguchi et al., 2005; Suarez-Lopez et al., 2001).

CONSTANS je transkripční regulátor *A. thaliana*, pro jehož aktivaci je nutné světlo. Hladina transkriptu *CO* se mění podle denní doby, je tedy kontrolována cirkadiánními hodinami (Suarez-Lopez et al., 2001). Protein *CO* je po dobu působení světla stabilní, zatímco ve tmě je degradován proteázami (Valverde et al., 2004). *CO* patří do skupiny B-box proteinů a podskupiny proteinů COL („CONSTANS LIKE PROTEINS“), které mají jednu nebo dvě „zinc finger“ domény na N-konci a konzervovaný motiv CCT na C-konci (Robson et al., 2001). Doména CCT obsahuje 43 aminokyselin a vyskytuje se u proteinů CONSTANS, CONSTANS-LIKE a TIMING OF CAB1 (Putterill et al., 1995; Robson et al., 2001). Zjistilo se, že doména CCT pravděpodobně zprostředkovává vazbu proteinu *CO* na cis-element v proximální oblasti promotoru genu *FT*. Transkripčně aktivační potenciál má oblast bohatá na glutamin, která se nachází mezi doménou B-box finger a oblastí CCT. *CO* má tedy DNA vazebnou aktivitu i transkripčně aktivační potenciál (Tiwari et al., 2010). *CO* aktivuje expresi genu *FT* v listech pouze za podmínek LD (An et al., 2004).



Obrázek 2: Profil exprese genů *CO* a *FT* (Searle and Coupland, 2004)

Vlevo – SD; Vpravo - LD

Za podmínek SD vrcholí exprese genu *CO* za tmy, protein *CO* není akumulován a nedochází k expresi genu *FT* (Obr. 2). Za LD podmínek exprese genu *CO* vrcholí za světla, protein *CO* se akumuluje a dochází ke stimulaci exprese genu *FT* (Searle and Coupland, 2004).

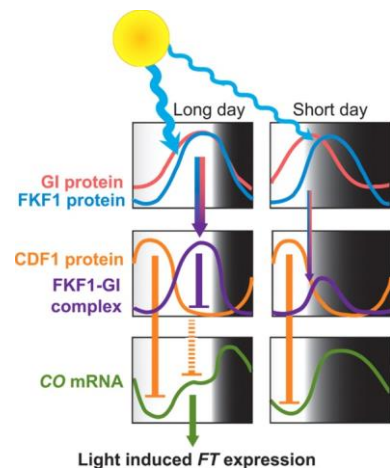
Rýže je fakultativní SD rostlina, u které se stejně jako u *A. thaliana* nachází konzervovaný mobilní signál indukující kvetení. *OsGI (GI)* stimuluje expresi *Hd1 (CO)* a ten dále ovlivňuje expresi *Hd3a (FT)*. *Hd1 (CO)* reguluje expresi *Hd3a (FT)* odlišným způsobem než jak je tomu u *A. thaliana*. *Hd1 (CO)* stimuluje kvetení za podmínek SD a potlačuje kvetení za podmínek LD (Yano et al., 2000). Protein *Hd1 (CO)* se tedy za podmínek LD mění na represor genu *Hd3a (FT)*. Za podmínek SD se mRNA *Hd1* akumuluje během noci a stimuluje expresi genu *Hd3a (FT)*.

Rýže má dva florigenní geny. Dvojice homologů *FT: Hd3a* a *RICE FLOWERING LOCUS T1 (RFT1)*, je transkribována a translatována v listech a kóduje proteiny transportované floémem do SAM. Mutace v genu *Hd3a (FT)* zpozdí kvetení za podmínek SD, zatímco mutace v *RFT1 (FT)* zpozdí kvetení za podmínek LD. Pokud jsou umlčeny oba geny, nedojde ke kvetení vůbec, takže u rýže je vyžadována přítomnost obou genů pro stimulaci kvetení za SD (Komiya et al., 2008; Komiya et al., 2009; Tamaki et al., 2007). Experimenty s rýžovými *Hd3a (FT)*, *RFT1 (FT)* a *OsFD1 (FD)* ukázaly, že pro úspěšnou interakci mezi těmito geny v SAM je potřeba, aby se vytvořil Florigenní aktivační komplex. Florigenní aktivační komplex se skládá z *Hd3a* nebo *RFT1* (homology *FT*) propojeným proteinem 14-3-3 s *OsFD1 (FD)*. *Hd3a (FT)* nebo *RFT1(FT)* se v cytoplazmě buněk SAM váží na intracelulární receptor 14-3-3, který zastává funkci adaptorového proteinu Florigenního aktivačního komplexu. *Hd3a-14-3-3* nebo *RFT1-14-3-3* se transportují do jádra, kde vytváří terciální strukturu s *OsFD1*. Adaptorový protein 14-3-3 vytváří most mezi *Hd3a* a *OsFD1*, případně mezi *RFT1* a *OsFD1*. Je také možné, že se komplex vytvoří už v cytoplazmě, a teprve potom je transportován do jádra. Nicméně vytvoření komplexu vede k aktivaci exprese *OsMADS15 (API)* (Taoka et al., 2011).

2.3.1. REGULACE TRANSKRIPCE *CO*

Pokud rostlina snímá modrou nebo dlouhovlnně červenou část světelného spektra, protein *CO* se akumuluje, zatímco za tmy nebo při působení světla z červené části spektra na rostlinu je protein *CO* degradován. PHYTOCHROM B (PHYB) je aktivován červeným světlem a snižuje množství proteinu *CO* (Valverde et al., 2004).

FLAVIN-BINDING, KELCH REPEAT, F-BOX1 (FKF1) společně s GIGANTEA (GI) a CYCLING DOF FACTOR (CDF) jsou proteiny regulované cirkadiálními hodinami a jsou podstatné pro regulaci denní exprese *CO* (Imaizumi et al., 2005; Sawa et al., 2007).



Obrázek 3 : mechanismus stabilizace proteinu *CO* (Sawa et al., 2007)

FKF1 je součástí ubikvitin-ligázového komplexu E3 (Imaizumi et al., 2005) a CDF1, CDF2, CDF3 a CDF5 jsou transkripční faktory, které během rána potlačují expresi *CO* u *A. thaliana*. FKF1 snímá modré světlo, které indukuje interakci FKF1 a GI (Obr. 3). Vytvoření komplexu FKF1-GI spustí degradaci CDF represorů exprese *CO* (Imaizumi et al., 2003). O 4 roky později byla tato hypotéza podpořena dalšími experimenty pod záštitou stejné laboratoře (Sawa et al., 2007). Za podmínek SD je maximum proteinu FKF1 akumulováno za tmy a komplex s GI se nevytváří (Sawa et al., 2007).

2.3.2. INTERAKCE PROTEINŮ FLOWERING LOCUS T A FLOWERING LOCUS D VE STONKOVÉM APIKÁLNÍM MERISTÉMU

Protein FT interaguje s bZIP transkripčním faktorem FLOWERING LOCUS D (FD) ve stonkovém apikálním meristému (SAM) (Wigge et al., 2005). Exprese *FD* probíhá v SAM, a transkripční faktor FD byl lokalizován v jádře buněk SAM. Exprese *FD* není ovlivněna cirkadiálními hodinami, fotoperiodou ani aktivitou *CO*. Mutace *fd* způsobí fenotyp, který vykazuje zpožděný začátek kvetení a zabrání časnému kvetení způsobenému konstitutivní expresí *35S::FT*, což dokazuje vzájemnou interakci FT a FD ve stonkovém apikálním meristému. Vytvořený komplex FT a FD iniciuje vývoj květu přes aktivaci transkripce genu květního meristému *APETALA 1 (API)* a dalších členů dráhy kvetení v SAM (RuizGarcia et al., 1997; Wigge et al., 2005).

2.3.3. REPRESORY KVETENÍ

Stejně tak jako existují stimulanty kvetení, existují geny s opačnou funkcí - tedy represory kvetení, které mohou pocházet z jiných regulačních drah. Mezi represory exprese *FT* patří např. FLOWERING LOCUS C (*FLC*) a SHORT VEGETATIVE PHASE (*SVP*) (Castillejo and Pelaz, 2008; Helliwell et al., 2006; Lee et al., 2007; Searle et al., 2006). Za nevhodných podmínek nebo v juvenilní fázi vývoje brání tyto represory předčasnému kvetení.

U *A. thaliana*, *FLC* kóduje transkripční faktor MADS, který působí jako represor kvetení. Jarovizační i autonomní dráha stimuluje kvetení tím, že potlačují expresi *FLC*. Exprese *FLC* kompenzuje účinek stimulantů kvetení, potlačením exprese *FT*. *FLC* potlačuje expresi *FT* v listech a blokuje transport proteinu *FT* z listů do SAM (Hepworth et al., 2002; Michaels and Amasino, 1999; Michaels et al., 2005).

SHORT VEGETATIVE PHASE (SVP) kóduje u *A. thaliana* MADS transkripční faktor, který udržuje rostlinu ve vegetativní fázi. Exprese *SVP* byla nalezena ve všech vegetativních částech rostliny (Hartmann et al., 2000), ale velice málo transkriptu bylo nalezeno v květním meristému. *SVP* reguluje *FT* v závislosti na okolní teplotě (Lee et al., 2007).

2.3.4. FUNKCE HOMOLOGŮ *FT* V REGULACI KVETENÍ

Proteiny kódované homology *FT*, jak již bylo ukázáno u *A. thaliana* nemusí vždy zastávat v procesu kvetení stimulační úlohu. U *Beta vulgaris spp vulgaris* (červené řepy) byly izolovány dva geny homologní k *FT*: *BvFT1* a *BvFT2*. Zjistilo se, že *BvFT2* je homolog genu *FT* s podobnou funkcí, tedy že silně stimuluje kvetení za podmínek LD. Další experimenty potvrdily, že gen *BvFT1* je sekvenčně podobný *FT*, ale funguje jako represor kvetení. Zvýšená exprese *BvFT1* vedla u řepy i u *A. thaliana* k potlačení kvetení. (Inui et al., 2010; Pin et al., 2010).

Další represory kvetení byly identifikovány u tabáku. Byly izolovány čtyři geny tabáku: *NtFT1*, *NtFT2*, *NtFT3*, *NtFT4*, které byly jednoznačně označeny jako homology *FT*. Byly prováděny experimenty, aby se zjistil jejich účinek na kvetení. Jako stimulant kvetení byl potvrzen pouze gen *NtFT4*. Nadměrná exprese *NtFT4* vedla k časnému kvetení podobně jako u genu *FT* *A. thaliana*. Nadměrná exprese *NtFT1*, *NtFT2*, *NtFT3* měla za následek zpožděné kvetení v závislosti na hladině exprese a nikoliv na fotoperiodě, tyto geny tedy působí jako represory kvetení. Fylogenetická větev, do které patří tyto geny (represory kvetení), zahrnuje i další homology genu *FT* u lilkovitých např. *StSP5G* u *Solanum*

tuberosum. Na základě těchto objevů se zdá, že funkce homologů *FT* by mohla být doplněna na mobilní signál regulující (stimulačně nebo inhibičně) kvetení (Harig et al., 2012).

3. TUBERIZACE

Tuberizace je morfo-genetický proces, při kterém dochází k přeměně podzemních částí stonků - stolonů. Vytváří se hlízy, které slouží jako zásobní orgány i k vegetativnímu rozmnožování. Hlíza je tedy metamorfovaný stonek, obsahující velké množství škrobu, proteiny, vitamín C a další živiny. Tuberizace je vysoce regulovaný proces závislý na vnějších podnětech (fotoperioda, hladina dusíku v půdě, teplota, půdní bakterie) i vnitřních podnětech (hladina sacharidů, fytohormony - auxiny, cytokininy, gibbereliny, kyselina abscisová a etylén). Indukující faktory tuberizace: nízká teplota, krátký den, nízký přísun dusíku, zvýšená dostupnost sacharidů, kyselina abscisová, kyselina jasmonová, auxiny, cytokininy, etylén. Inhibující faktory tuberizace: vysoká teplota, dlouhý den, vysoký přísun dusíku, gibbereliny (Rodriguez-Falcon et al., 2006; Vreugdenhil and Struik, 1989).

Faktory ovlivňující tuberizaci si jsou víceméně podobné u většiny poddruhů brambor, ale s odlišným genotypem vznikají značné rozdíly v míře odpovědi na tyto faktory (Jackson, 1999). Např. při vysoké teplotě se snižuje výnos hlíz, zvláště v případě, kdy je rostlina vystavena vysoké teplotě přes noc. Vzhledem ke globálnímu oteplování byl vysloven předpoklad, že by se měl výnos v důsledku změn klimatu v dalších desetiletích snížit (Hijmans, 2003). Možným řešením snižování výnosu hlíz je pěstování kultivarů méně citlivých k environmentálním podnětům.

Brambory jsou jednou z nejdůležitějších konzumních plodin světa a tvorba hlíz je klíčová pro jejich produkci. *Solanum tuberosum* (lilek brambor) je nejrozšířenější kultivovaný druh. Komerční kultivary jsou relativně nezávislé na délce dne, na rozdíl od divokých poddruhů, které k tuberizaci vyžadují krátký den (SD) a dlouhou noc. Druh bramboru vyžadující pro tuberizaci podmínky SD je např. *Solanum demissum* a některé poddruhy *Solanum tuberosum*, např. *spp. andigena* (Abelenda et al., 2011; Jackson, 1999). Byly identifikovány nejméně dvě dráhy, které regulují tvorbu hlíz u bramboru: fotoperiodická a gibberelinová.

3.1. FOTOPERIODICKÁ DRÁHA REGULACE TUBERIZACE

Fotoperioda je důležitý environmentální faktor ovlivňující tuberizaci bramboru. U divokého poddruhu bramboru *Solanum tuberosum spp. andigena* je tuberizace striktně kontrolována fotoperiodou. Tvorba hlíz je indukována vystavením rostliny podmínkám SD, zatímco za neinduktivních podmínek dlouhého dne (LD) se hlízy nevytvářejí. Pro tuberizaci bramboru, stejně jako pro další vývojové procesy rostlin kontrolované fotoperiodou, je

důležitá délka noci a v případě přerušení 16 hod tmy dochází k různě silné inhibici tuberizace. Přerušení noci světlem červené části spektra po dobu 30 min nebo 3 x 5 min tuberizaci inhibovalo úplně. Přerušení 8 hod délky dne fázemi tmy na tuberizaci nemělo žádný vliv (Batutis and Ewing, 1982; Jackson, 1999). Kvetení bramboru je také fotoperiodicky citlivý proces, ale na rozdíl od tuberizace je indukováno vystavením rostliny dlouhému dni.

Porozumění regulaci tvorby hlíz je zásadní pro snahu zvýšit a zkvalitnit výnosy hlíz. Klíčový krok pro porozumění mechanismům regulace tuberizace byl objev mechanismu regulace kvetení. Kvetení i tuberizace odpovídají na signály „florigen“ a „tuberigen“ vznikající v listech a přenášené do vzdálenějších orgánů rostliny. V případě tuberizace je signál transportován floémem do podzemních částí rostlin a v případě kvetení do stonkového apikálního meristému (SAM). Fotoperiodická kontrola tuberizace má mnoho společného s fotoperiodickou kontrolou kvetení (Rodriguez-Falcon et al., 2006).

Roubovací experimenty, na jejichž základě vznikla hypotéza, že fotoperiodický signál indukující tuberizaci je snímán v listech, byly prováděny se *Solanum tuberosum spp. andigena*. Roub z rostliny vystavené indukčním podmínkám SD byl naroubován na podnož umístěnou do neindukčních podmínek. Začaly se vytvářet hlízy, což potvrdilo, že listy a nikoliv stolony jsou místem, kde jsou snímány indukční podmínky SD (Chapman, 1958).

Chailakhyan prováděl před r. 1981 roubovací experimenty s tabákem a poddruhem *Solanum tuberosum spp. andigena*, aby doložil, že tuberigen a florigen jsou zaměnitelné signály. Tabákovou rostlinu vystavenou pro kvetení indukčním podmínkám narouboval na podnož bramboru zbavenou listů a výsledkem byla tvorba hlíz za pro tuberizaci neinduktivních podmínek LD. Při naroubování tabákové rostliny neindukované ke kvetení na podnož bramboru k tuberizaci nedošlo (citováno v Suarez-Lopez, 2013).

3.1.1. MECHANISMUS TRANSDUKCE FOTOPERIODICKÉHO SIGNÁLU

Délka dne je snímána fotoreceptory - fytochromy. Z fytochromů jsou nejvíce studovány PHYA (fytochrom A) a PHYB (fytochrom B), které jsou přítomny také u bramboru (Heyer and Gatz, 1992). PHYB přijímá informaci o délce dne a předává ji dalším členům fotoperiodické transdukční dráhy, což vede k inhibici tuberizace za podmínek LD. Transgenní rostliny *Solanum tuberosum spp. andigena*, které měly redukováné množství PHYB, nebyly schopné odpovídat na fotoperiodu kontrolou tuberizace. Snížením exprese PHYB se stane rostlina téměř necitlivou k délce dne, jelikož je konstitutivně aktivována

regulační dráha SD stimulující tuberizaci. Rostliny byly schopné tvořit hlízy při vystavení podmínkám LD i SD, proto vznikla hypotéza, že za LD podmínek PHYB indukuje mobilní represor tuberizace (Jackson, 1999; Jackson et al., 1996; Jackson et al., 1998).

Na základě fotoperiodické regulační dráhy kvetení byl vytvořen hypotetický model pro fotoperiodickou regulační dráhu tuberizace: $StGI \rightarrow StCO \rightarrow StFT$. PHYB působí prostřednictvím StCO inhibičně na tuberizaci. StCO potlačí expresi *StFT*, což vede k inhibici tuberizace za LD (Rodriguez-Falcon et al., 2006).

U *A. thaliana* protein GI vytváří komplex s fotoreceptorem modrého světla FKF1 (FLAVIN BINDING, KELCH REPEAT, F-BOX1) k regulaci exprese *CO*. Sawa et al. (2007) nevyklučovali možnost, že by u bramboru StGI vytvářel podobný komplex s receptorem homologním k FKF1. Dnes už je známo, že je tato interakce v tomto mechanismu nejen zahrnuta, ale že má při regulaci exprese *CO* podstatnou úlohu (Obr. 5).

Další důležitý gen *Solanum tuberosum*, o kterém je známo, že se účastní regulace *StCO* v závislosti na délce dne je gen *StCDF1* (*Solanum tuberosum CDF gen1*), kódující protein StCDF1. StCDF1 hraje roli jako represor exprese *StCO*. Pokud StCDF1 vytvoří komplex s GIGANTEA a FKF1, dochází k degradaci represoru StCDF1 proteázami (Morris et al., 2014).

U genotypů, které pro svou tuberizaci nevyžadují podmínky SD, byly nalezeny alely *StCDF1*, které kódují proteiny s modifikovaným C terminálním koncem. Tyto proteiny postrádají doménu odpovědnou za interakci StCDF1 s StFKF1, proto se nemůže vytvořit potřebný komplex (Obr. 5). Dochází tak ke stabilizaci StCDF1 a *StCO* je konstitutivně potlačen. Zvýší se hladina *StSP6A* (homolog genu *FT*) a tvorba hlíz se indukuje i za podmínek LD (Kloosterman et al., 2013).

3.2. REGULAČNÍ FUNKCE GENU CONSTANS

AtCO (*CO A. thaliana*) stimuluje kvetení u *A. thaliana* při vystavení rostliny dlouhému dni, zatímco u brambor se při konstitutivní expresi *AtCO* výrazně zpozdí tuberizace za podmínek SD. *A. thaliana* a brambor mají společný konzervovaný regulační způsob kontroly kvetení a tuberizace zprostředkovaný proteinem CO působícím v listech (Martinez-Garcia et al., 2002).

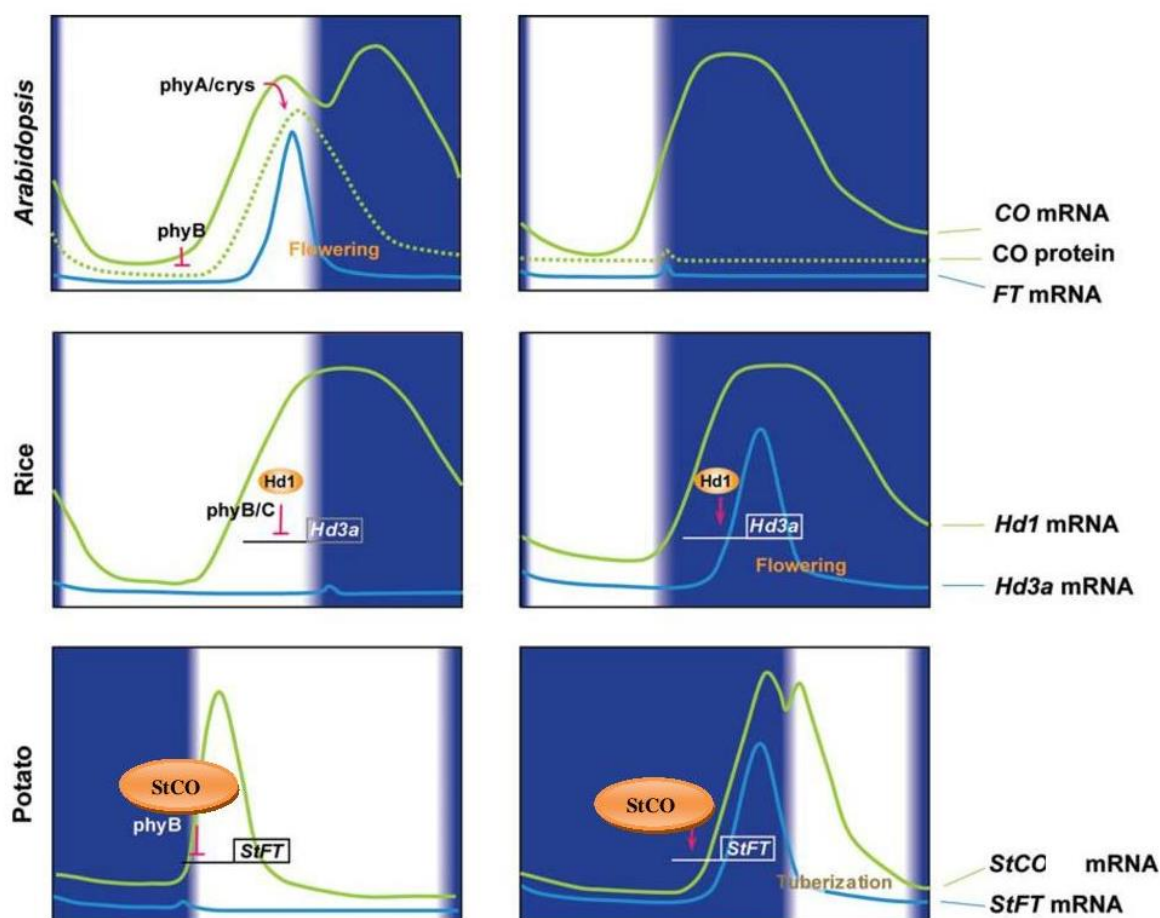
Centrální geny fotoperiodické regulace tuberizace jsou *StCO* (*CO*) a *StSP6A* (*FT*). Vyřazení genu *StCO* vede k tuberizaci za neinduktivních podmínek LD, StCO působí tedy

jako represor tuberizace za LD (Gonzalez-Schain et al., 2012; Navarro et al., 2011). Negativní regulační role CO se objevuje také u rýže, kde Hd1 (homolog CO) potlačuje expresi genu *Hd3a (FT)* při kvetení za podmínek LD (viz Regulace kvetení u rýže).

U *Solanum tuberosum* cv. Early Rose byly nalezeny dva homologní geny k *CO A. thaliana*. Tyto dva geny jsou od sebe rozeznatelné délkou druhého exonu a v souvislosti s délkou tohoto exonu byly tyto dva homology genu *CO* pojmenovány *sCOL1* (krátký-short) a *lCOL1* (dlouhý-long) (Drobnyazina and Khavkin, 2006; 2009).

Hladina mRNA *StCO* je určena cirkadiánními hodinami. Bylo testováno, zda může StCO nahradit funkci AtCO při regulaci kvetení u *co* mutantů u *A. thaliana*. U linií, kde byl exprimován *35S::StCO* proběhlo kvetení dřív než u mutantů *co-2*, ale stále později než u WT. Byl tedy prokázán pouze slabý vliv *StCO* na kvetení *A. thaliana*. StCO reguluje tuberizaci přes ovlivnění hladiny mRNA *StSP6A* (Gonzalez-Schain et al., 2012). Ke stejným výsledkům došli i Navarro et al. (2011). Protein StCO je požadován v listech pro kontrolu produkce a pohybu tuberigenního signálu brambor. StCO je stabilizován a aktivován na světle při podmínkách LD, což vede k potlačení exprese *StSP6A*, zatímco za SD podmínek StCO zůstává neaktivní. Rostliny s redukováným množstvím PHYB vykazovaly stejný fenotyp jako rostliny, u kterých byla potlačena exprese *StCO* (Gonzalez-Schain et al., 2012; Jackson et al., 1996)

Expresní profil *StCO* je odlišný od expresních profilů jeho homologů *CO A. thaliana* a *Hd1* u rýže. U bramboru se akumuluje za podmínek LD mRNA StCO během první poloviny světelné fáze. Za SD se mRNA *StCO* akumuluje pouze během noci, a tuberizace je tedy stimulována (Obr 4).



Obrázek 4: Denní rytmus exprese genu *StCO*, homologu *CO* *A. thaliana* a *Hd1* rýže

upraveno podle (Rodriguez-Falcon et al., 2006)

Aktuální představa ohledně mechanismu působení StCO je taková, že protein CONSTANS 1 (StCO1) kontroluje transkripci genu *StSP5G* (další homolog genu *FT*, viz níže). *StSP5G* potlačuje expresi genu *StSP6A* (*FT*). StCO1 musí být stabilizován, aby mohl indukovat expresi *StSP5G* (Morris et al., 2014).

3.3.HOMOLOGY FT U BRAMBORU

3.3.1. StSP3D

Homolog *FT* (*A. thaliana*) stimulující kvetení u bramboru se nazývá *StSP3D* (Lifschitz et al., 2006; Navarro et al., 2011). Snížená exprese *StSP3D* u transgenních rostlin způsobila zpožděné kvetení, zatímco tuberizace nebyla ovlivněna. U linií se zcela umlčeným genem nedošlo ke kvetení vůbec a tuberizace proběhla za podmínek SD včas. Z těchto

výsledků je zřejmé, že tento gen je zahrnutý v regulační dráze kvetení a nikoliv ve fotoperiodické regulaci tuberizace. Exprese *StSP3D* u *S. tuberosum ssp. andigena* není tak závislá na fotoperiodě jako exprese *StSP6A*, která probíhá striktně za SD. *StSP6A* je k iniciaci tuberizace potřeba ve stolonu více než je potřeba *StSP3D* k iniciaci kvetení ve stonkovém apikálním meristému (SAM). Buňky SAM / stolonu jsou rozdílně citlivé k signálům florigenu a tuberigenu (Abelenda et al., 2014; Navarro et al., 2011).

3.3.2. *StSP6A*

Jeden z nalezených homologních genů k *FT A. thaliana*, jak již bylo uvedeno, se u bramboru nazývá *StSP6A*. Exprese *StSP6A* byla nalezena v listech, apikálních pupenech, květech, stolonech i hlízách. Vzhledem k rozsáhlé oblasti jeho exprese je pravděpodobné, že se účastní více vývojových procesů rostliny. Jeho exprese probíhá v nejvyšší míře v listech a stolonech za podmínek LD i SD, přičemž za podmínek SD je hladina transkriptu v listech podstatně vyšší než za podmínek LD. Exprese *StSP6A* v listech tedy koreluje s indukčními podmínkami tuberizace (Gonzalez-Schain et al., 2012).

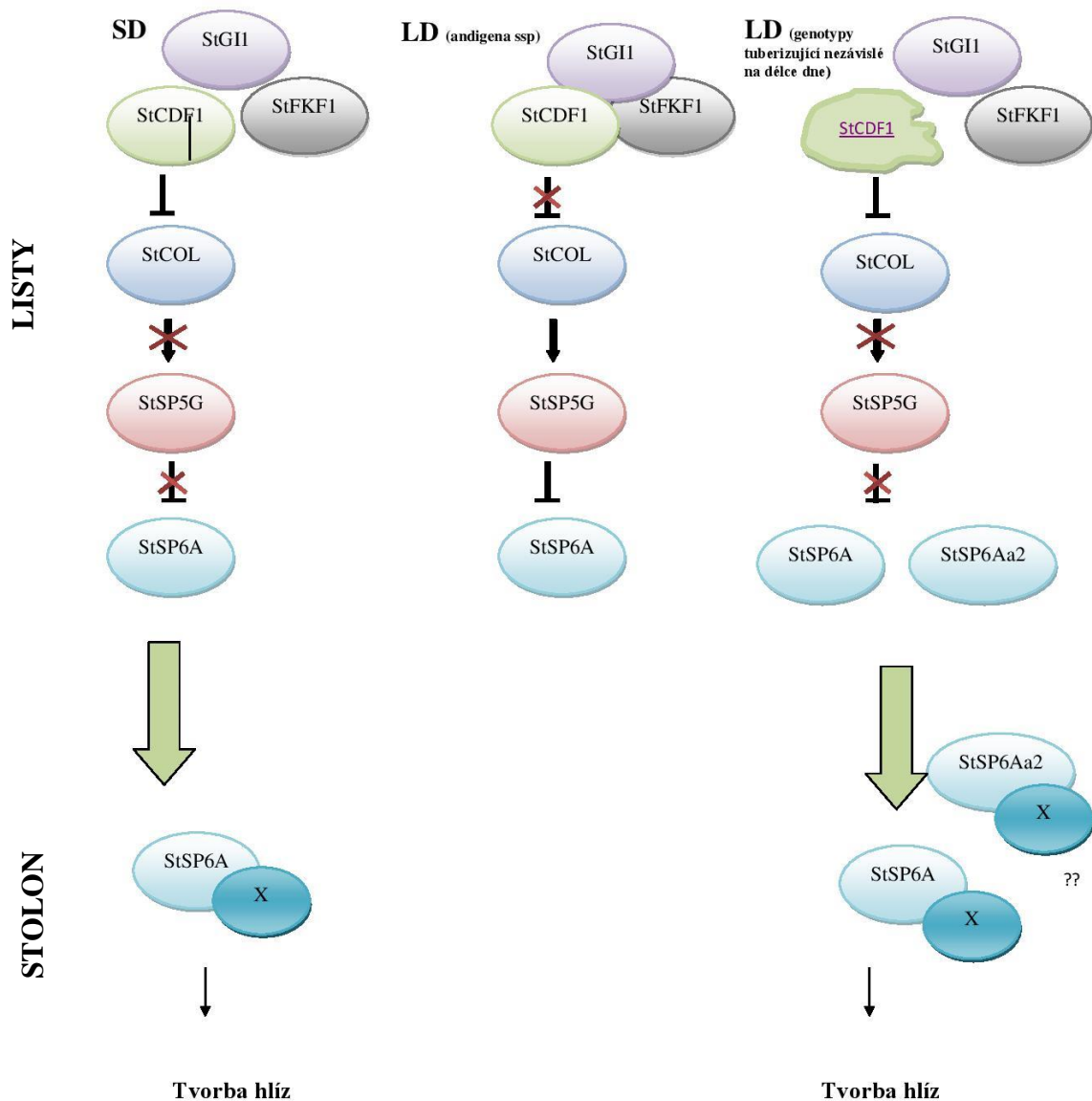
Gen *StSP6A* je zahrnutý v kontrole tuberizace i u poddruhů brambor, jejichž tuberizace není striktně závislá na podmínkách SD. Zvýšená exprese tohoto genu posílí tuberizaci za neinduktivních podmínek LD, zatímco potlačení jeho exprese zpozdí tvorbu hlíz za podmínek SD. U *A. thaliana* dokáže *StSP6A* částečně nahradit funkci u mutantních genů *FT* a *CO* (*ft-1* a *co-1*), takže zřejmě má zbytkové florigenní vlastnosti. Potlačení exprese *StSP6A* prostřednictvím *StCO* za LD se po přemístění rostliny do podmínek SD zmírní. U transgenních linií *StCO*-RNAi (*COi*) byla nalezena vysoká hladina exprese *StSP6A* za LD podmínek, což vyvolalo tuberizaci. Naproti tomu zvýšená exprese *StCO* potlačující za LD podmínek expresi *StSP6A*, za SD podmínek na *StSP6A* represivně nepůsobí. Exprese *StSP6A* je regulována mechanismem, tzv. „autoregulační smyčky“, který syntézu stimulačního signálu ve stolonu udržuje. Tento udržovací mechanismus je částečně zprostředkován přes *StCO*. Zbývá objasnit, jakým způsobem je dále indukována tvorba hlíz ve stolonech a zda je v této indukci zahrnutá interakce *StSP6A* s dosud nenalezeným transkripčním faktorem homologním k *FD A. thaliana* (Navarro et al., 2011).

U genotypů tuberizujících nezávisle na délce dne byly nalezeny dvě alely genu *StSP6A* - *a1* a *a2*, zatímco u *Solanum tuberosum ssp. andigena* byla nalezena pouze alela *a1*. Exprese alely *a1* u poddruhu *andigena* probíhá ve vysoké míře za podmínek SD, zatímco za podmínek LD je exprese této alely redukována. U genotypů tuberizujících nezávisle

na délce dne probíhá exprese obou alel za SD podmínek, přičemž exprese alely *a2* probíhá ve vyšší míře. Za podmínek LD je redukována exprese obou alel (Obr. 5). Redukce exprese je výraznější u alely *a1*, zatímco redukce exprese *a2* je velmi nízká (Morris et al., 2014).

3.3.3. *StSP5G*

StSP5G je dalším homologem *FT* nalezeným u bramboru. Předpokládalo se, že tento gen je represor tuberizace, což je podpořeno faktem, že exprese *StSP5G* se vyskytuje v listech za LD podmínek, kdy nedochází k tuberizaci (Navarro et al., 2011). Současná hypotéza předpokládá, že *StCO* přímo reguluje transkripci genu *StSP5G*, který působí jako represor genu *StSP6A* (Obr. 5). U linií *StCO-RNAi* je inhibována exprese represoru *StSP5G*, a tak je indukována exprese *StSP6A* a dojde k tuberizaci za podmínek LD (Morris et al., 2014).



Obrázek 5: Regulace tvorby hlíz bramboru za podmínek SD, LD u *andigena spp* – poddruh, jehož tuberizace striktně závisí na fotoperiodě; LD u genotypů tuberizujících nezávisle na délce dne; upraveno podle (Navarro et al., 2015)

StGI1 – GIGANTEA; StFKF1 - FLAVIN BINDING, KELCH REPEAT, F-BOX1; StCDF1 – protein genu *CYCLING DOF FACTOR gen1*;

StCOL - „CONSTANS LIKE“ protein; StSP5G – homolog FT, StSP6A – homolog FT, StSP6Aa2 – protein kódovaný alelou *a2* genu *StSP6A*; X - dosud neznámý protein homologní proteinu FLOWERING LOCUS D *A. thaliana*

Andigena spp: SD - Komplex StGI1 - StFKF1 - StCDF1 se nevytváří, exprese *StCOL* je potlačena a protein StCOL není stabilizován PhyB. To vede k aktivaci exprese *StSP6A*, transportu StSP6A do stolonu a jeho interakci s dosud neznámým partnerem X. Dochází k indukci tvorby hlíz.

Andigena spp: LD – Komplex StGI1 - StFKF1 - StCDF1 se vytváří. StCDF1 represory jsou tedy degradovány protézami. Protein StCOL je stabilizován a tak je potlačena exprese *StSP6A* (přes represor *StSP5G*).

Genotypy nezávislé na délce dne: LD - Protein StCDF1 má modifikovaný C konec, komplex se nevytváří a tak probíhá exprese *StSP6A* za podmínek LD. Je zde přítomna alela *StSP6Aa2*, která se nevyskytuje u *andigena spp*.

3.3.4. TERMINAL FLOWER OF FT 1

U bramboru (*Solanum tuberosum* L. cv. Désirée) byla v době kvetení nalezena mRNA *StTFL1* v kořenech a apikálních pupenech v relativně velkém množství, dále v menším množství ve stonku a listech a ve skoro nedetekovatelném množství v květech. V období tuberizace byla mRNA *StTFL1* nalezena ve vyvíjejícím se stolonu a časných vývojových fázích hlízy. To naznačuje, že se *StTFL1* účastní regulace tuberizace i kvetení. Transgenní rostliny s nadměrnou expresí *StTFL1* v listech produkovaly více hlíz v porovnání s kontrolními rostlinami. *StTFL1* tedy pravděpodobně stimulačně reguluje tuberizaci (Guo et al., 2010).

4. ZÁVĚR

Kvetení a tuberizace jsou vývojové procesy řízené mnoha vnitřními i vnějšími faktory. Florigen a tuberigen jsou signální proteiny, které vznikají v listech v závislosti na fotoperiodě a jsou transportované floémem do stonkového apikálního meristému nebo do podzemních orgánů rostliny, kde stimulují kvetení nebo tuberizaci. Oba signály tedy fungují na podobném principu, i když v mnohém jsou odlišné. Podstatou florigenního signálu u *A. thaliana* je protein FT transportovaný floémem do stonkového apikálního meristému, kde interaguje s proteinem FD a následně aktivuje expresi genů květního meristému. Podstatou tuberigenního signálu u bramboru je protein *StSP6A* (homolog FT) transportovaný do stolonu, kde se předpokládá jeho interakce s dosud neidentifikovaným proteinem vedoucí k indukci tvorby hlíz. U genotypů tuberizujících nezávisle na délce dne se navíc vyskytuje alela genu *StSP6A – a2*, která nebyla nalezena u druhů, které tuberizují za podmínek SD. Funkce této alely ještě není úplně objasněna. Proteiny homologní k FT se účastní regulace vývoje zásobních orgánů nejen u bramboru, ale také u cibule, česneku, cukrové řepy a dalších druhů. Porozumění mechanismu regulace tuberizace bramboru, pomůže objasnit regulaci tvorby zásobních orgánů dalších druhů i usnadnit šlechtění kultivarů méně závislých na délce dne.

5. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Abelenda, J. A., C. Navarro, and S. Prat, 2011, From the model to the crop: genes controlling tuber formation in potato: *Current Opinion in Biotechnology*, v. 22, p. 287-292.
- Abelenda, J. A., C. Navarro, and S. Prat, 2014, Flowering and tuberization: a tale of two nightshades: *Trends in Plant Science*, v. 19, p. 115-122.
- Amasino, R., 2010, Seasonal and developmental timing of flowering: *Plant Journal*, v. 61, p. 1001-1013.
- An, H. L., C. Roussot, P. Suarez-Lopez, L. Corbesler, C. Vincent, M. Pineiro, S. Hepworth, A. Mouradov, S. Justin, C. Turnbull, and G. Coupland, 2004, CONSTANS acts in the phloem to regulate a systemic signal that induces photoperiodic flowering of Arabidopsis: *Development*, v. 131, p. 3615-3626.
- Andres, F., and G. Coupland, 2012, The genetic basis of flowering responses to seasonal cues: *Nature Reviews Genetics*, v. 13, p. 627-639.
- Banfield, M. J., J. J. Barker, A. C. F. Perry, and R. L. Brady, 1998, Function from structure? The crystal structure of human phosphatidylethanolamine-binding protein suggests a role in membrane signal transduction: *Structure with Folding & Design*, v. 6, p. 1245-1254.
- Batutis, E. J., and E. E. Ewing, 1982, FAR-RED REVERSAL OF RED-LIGHT EFFECT DURING LONG-NIGHT INDUCTION OF POTATO (SOLANUM-TUBEROSUM-L) TUBERIZATION: *Plant Physiology*, v. 69, p. 672-674.
- Bernier, G., and C. Perilleux, 2005, A physiological overview of the genetics of flowering time control: *Plant Biotechnology Journal*, v. 3, p. 3-16.
- Bohlenius, H., S. Eriksson, F. Parcy, and O. Nilsson, 2007, THE MRNA of the Arabidopsis gene FT moves from leaf to shoot apex and induces flowering (Retraction of vol 309, pg 1694, 2005): *Science*, v. 316, p. 367-367.
- Boss, P. K., R. M. Bastow, J. S. Mylne, and C. Dean, 2004, Multiple pathways in the decision to flower: Enabling, promoting, and resetting: *Plant Cell*, v. 16, p. S18-S31.
- Bradley, D., R. Carpenter, L. Copsey, C. Vincent, S. Rothstein, and E. Coen, 1996, Control of inflorescence architecture in *Antirrhinum*: *Nature*, v. 379, p. 791-797.
- Castillejo, C., and S. Pelaz, 2008, The balance between CONSTANS and TEMPRANILLO activities determines FT expression to trigger flowering: *Current Biology*, v. 18, p. 1338-1343.
- Chapman, H. W., 1958, TUBERIZATION IN THE POTATO PLANT: *Physiologia Plantarum*, v. 11, p. 215-224.
- Conti, L., and D. Bradley, 2007, TERMINAL FLOWER1 is a mobile signal controlling Arabidopsis architecture: *Plant Cell*, v. 19, p. 767-778.

- Corbesier, L., and G. Coupland, 2005, Photoperiodic flowering of Arabidopsis: integrating genetic and physiological approaches to characterization of the floral stimulus: *Plant Cell and Environment*, v. 28, p. 54-66.
- Corbesier, L., and G. Coupland, 2006, The quest for florigen: a review of recent progress: *Journal of Experimental Botany*, v. 57, p. 3395-3403.
- Corbesier, L., C. Vincent, S. H. Jang, F. Fornara, Q. Z. Fan, I. Searle, A. Giakountis, S. Farrona, L. Gissot, C. Turnbull, and G. Coupland, 2007, FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of Arabidopsis: *Science*, v. 316, p. 1030-1033.
- Drobyazina, P. E., and E. E. Khavkin, 2006, A structural homolog of CONSTANS in potato: *Russian Journal of Plant Physiology*, v. 53, p. 698-701.
- Drobyazina, P. E., and E. E. Khavkin, 2009, Differential expression of two CONSTANS-LIKE1 genes in potato: *Russian Journal of Plant Physiology*, v. 56, p. 264-267.
- Fowler, S., K. Lee, H. Onouchi, A. Samach, K. Richardson, G. Coupland, and J. Putterill, 1999, GIGANTEA: a circadian clock-controlled gene that regulates photoperiodic flowering in Arabidopsis and encodes a protein with several possible membrane-spanning domains: *Embo Journal*, v. 18, p. 4679-4688.
- Gonzalez-Schain, N. D., M. Diaz-Mendoza, M. Zurczak, and P. Suarez-Lopez, 2012, Potato CONSTANS is involved in photoperiodic tuberization in a graft-transmissible manner: *Plant Journal*, v. 70, p. 678-690.
- Guo, J. L., C. L. Yu, C. Y. Fan, Q. N. Lu, J. M. Yin, Y. F. Zhang, and Q. Yang, 2010, Cloning and characterization of a potato TFL1 gene involved in tuberization regulation: *Plant Cell Tissue and Organ Culture*, v. 103, p. 103-109.
- Hanzawa, Y., T. Money, and D. Bradley, 2005, A single amino acid converts a repressor to an activator of flowering: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 102, p. 7748-7753.
- Harig, L., F. A. Beinecke, J. Oltmanns, J. Muth, O. Muller, B. Ruping, R. M. Twyman, R. Fischer, D. Pruffer, and G. A. Noll, 2012, Proteins from the FLOWERING LOCUS T-like subclade of the PEBP family act antagonistically to regulate floral initiation in tobacco: *Plant Journal*, v. 72, p. 908-921.
- Hartmann, U., S. Hohmann, K. Nettesheim, E. Wisman, H. Saedler, and P. Huijser, 2000, Molecular cloning of SVP: a negative regulator of the floral transition in Arabidopsis: *Plant Journal*, v. 21, p. 351-360.
- Hedman, H., T. Kallman, and U. Lagercrantz, 2009, Early evolution of the MFT-like gene family in plants: *Plant Molecular Biology*, v. 70, p. 359-369.
- Helliwell, C. A., C. C. Wood, M. Robertson, W. J. Peacock, and E. S. Dennis, 2006, The Arabidopsis FLC protein interacts directly in vivo with SOC1 and FT chromatin and is part of a high-molecular-weight protein complex: *Plant Journal*, v. 46, p. 183-192.

- Hepworth, S. R., F. Valverde, D. Ravenscroft, A. Mouradov, and G. Coupland, 2002, Antagonistic regulation of flowering-time gene *SOC1* by *CONSTANS* and *FLC* via separate promoter motifs: *Embo Journal*, v. 21, p. 4327-4337.
- Hijmans, R. J., 2003, The effect of climate change on global potato production: *American Journal of Potato Research*, v. 80, p. 271-279.
- Huang, N. C., W. N. Jane, J. Chen, and T. S. Yu, 2012, *Arabidopsis thaliana* *CENTRORADIALIS* homologue (*ATC*) acts systemically to inhibit floral initiation in *Arabidopsis*: *Plant Journal*, v. 72, p. 175-184.
- Huang, T., H. Bohlenius, S. Eriksson, F. Parcy, and O. Nilsson, 2005, The mRNA of the *Arabidopsis* gene *FT* moves from leaf to shoot apex and induces flowering (Retracted Article. See vol 316, pg 367, 2007): *Science*, v. 309, p. 1694-1696.
- Imaizumi, T., T. F. Schultz, F. G. Harmon, L. A. Ho, and S. A. Kay, 2005, *FKF1F-BOX* protein mediates cyclic degradation of a repressor of *CONSTANS* in *Arabidopsis*: *Science*, v. 309, p. 293-297.
- Inui, H., Y. Ogura, and T. Kiyosue, 2010, Overexpression of *Arabidopsis thaliana* *LOV KELCH REPEAT PROTEIN 2* promotes tuberization in potato (*Solanum tuberosum* cv. May Queen): *Febs Letters*, v. 584, p. 2393-2396.
- Jackson, S. D., 1999, Multiple signaling pathways control tuber induction in potato: *Plant Physiology*, v. 119, p. 1-8.
- Jackson, S. D., A. Heyer, J. Dietze, and S. Prat, 1996, Phytochrome B mediates the photoperiodic control of tuber formation in potato: *Plant Journal*, v. 9, p. 159-166.
- Jackson, S. D., P. James, S. Prat, and B. Thomas, 1998, Phytochrome B affects the levels of a graft-transmissible signal involved in tuberization: *Plant Physiology*, v. 117, p. 29-32.
- Jaeger, K. E., and P. A. Wigge, 2007, *FT* protein acts as a long-range signal in *Arabidopsis*: *Current Biology*, v. 17, p. 1050-1054.
- Jang, S., S. Torti, and G. Coupland, 2009, Genetic and spatial interactions between *FT*, *TSF* and *SVP* during the early stages of floral induction in *Arabidopsis*: *Plant Journal*, v. 60, p. 614-625.
- Kardailsky, I., V. K. Shukla, J. H. Ahn, N. Dagenais, S. K. Christensen, J. T. Nguyen, J. Chory, M. J. Harrison, and D. Weigel, 1999, Activation tagging of the floral inducer *FT*: *Science*, v. 286, p. 1962-1965.
- Karlgrén, A., N. Gyllenstrand, T. Kallman, J. F. Sundström, D. Moore, M. Lascoux, and U. Lagercrantz, 2011, Evolution of the PEBP Gene Family in Plants: Functional Diversification in Seed Plant Evolution: *Plant Physiology*, v. 156, p. 1967-1977.
- Kloosterman, B., J. A. Abelenda, M. D. C. Gomez, M. Oortwijn, J. M. de Boer, K. Kowitzanich, B. M. Horvath, H. J. van Eck, C. Smaczniak, S. Prat, R. G. F. Visser, and C. W. B. Bachem, 2013, Naturally occurring allele diversity allows potato cultivation in northern latitudes: *Nature*, v. 495, p. 246-250.

- Kobayashi, Y., H. Kaya, K. Goto, M. Iwabuchi, and T. Araki, 1999, A pair of related genes with antagonistic roles in mediating flowering signals: *Science*, v. 286, p. 1960-1962.
- Komiya, R., A. Ikegami, S. Tamaki, S. Yokoi, and K. Shimamoto, 2008, Hd3a and RFT1 are essential for flowering in rice: *Development*, v. 135, p. 767-774.
- Komiya, R., S. Yokoi, and K. Shimamoto, 2009, A gene network for long-day flowering activates RFT1 encoding a mobile flowering signal in rice: *Development*, v. 136, p. 3443-3450.
- Lee, J. H., S. J. Yoo, S. H. Park, I. Hwang, J. S. Lee, and J. H. Ahn, 2007, Role of SVP in the control of flowering time by ambient temperature in Arabidopsis: *Genes & Development*, v. 21, p. 397-402.
- Li, C. Y., K. Zhang, X. W. Zeng, S. Jackson, Y. Zhou, and Y. G. Hong, 2009, A cis Element within Flowering Locus T mRNA Determines Its Mobility and Facilitates Trafficking of Heterologous Viral RNA: *Journal of Virology*, v. 83, p. 3540-3548.
- Lifschitz, E., B. G. Ayre, and Y. Eshed, 2014, Florigen and anti-florigen - a systemic mechanism for coordinating growth and termination in flowering plants: *Frontiers in Plant Science*, v. 5, p. 14.
- Lifschitz, E., T. Eviatar, A. Rozman, A. Shalit, A. Goldshmidt, Z. Amsellem, J. P. Alvarez, and Y. Eshed, 2006, The tomato FT ortholog triggers systemic signals that regulate growth and flowering and substitute for diverse environmental stimuli: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 103, p. 6398-6403.
- Lin, M. K., H. Belanger, Y. J. Lee, E. Varkonyi-Gasic, K. I. Taoka, E. Miura, B. Xoconostle-Cazares, K. Gendler, R. A. Jorgensene, B. Phinney, T. J. Lough, and W. J. Lucas, 2007, FLOWERING LOCUS T protein may act as the long-distance florigenic signal in the cucurbits: *Plant Cell*, v. 19, p. 1488-1506.
- Liu, L., C. Liu, X. L. Hou, W. Y. Xi, L. S. Shen, Z. Tao, Y. Wang, and H. Yu, 2012, FTIP1 Is an Essential Regulator Required for Florigen Transport: *Plos Biology*, v. 10, p. 14.
- Liu, L., Y. Zhu, L. S. Shen, and H. Yu, 2013, Emerging insights into florigen transport: *Current Opinion in Plant Biology*, v. 16, p. 607-613.
- Martinez-Garcia, J. F., A. Virgos-Soler, and S. Prat, 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*, v. 99, p. 15211-15216.
- Mathieu, J., N. Warthmann, F. Kuttner, and M. Schmid, 2007, Export of FT protein from phloem companion cells is sufficient for floral induction in Arabidopsis: *Current Biology*, v. 17, p. 1055-1060.
- Michaels, S. D., and R. M. Amasino, 1999, FLOWERING LOCUS C encodes a novel MADS domain protein that acts as a repressor of flowering: *Plant Cell*, v. 11, p. 949-956.
- Michaels, S. D., E. Himelblau, S. Y. Kim, F. M. Schomburg, and R. M. Amasino, 2005, Integration of flowering signals in winter-annual Arabidopsis: *Plant Physiology*, v. 137, p. 149-156.

- Mimida, N., K. Goto, Y. Kobayashi, T. Araki, J. H. Ahn, D. Weigel, M. Murata, F. Motoyoshi, and W. Sakamoto, 2001, Functional divergence of the TFL1-like gene family in Arabidopsis revealed by characterization of a novel homologue: *Genes to Cells*, v. 6, p. 327-336.
- Mizoguchi, T., L. Wright, S. Fujiwara, F. Cremer, K. Lee, H. Onouchi, A. Mouradov, S. Fowler, H. Kamada, J. Putterill, and G. Coupland, 2005, Distinct roles of GIGANTEA in promoting flowering and regulating circadian rhythms in Arabidopsis: *Plant Cell*, v. 17, p. 2255-2270.
- Morris, W. L., R. D. Hancock, L. J. M. Ducreux, J. A. Morris, M. Usman, S. R. Verrall, S. K. Sharma, G. Bryan, J. W. McNicol, P. E. Hedley, and M. A. Taylor, 2014, Day length dependent restructuring of the leaf transcriptome and metabolome in potato genotypes with contrasting tuberization phenotypes: *Plant Cell and Environment*, v. 37, p. 1351-1363.
- Navarro, C., J. A. Abelenda, E. Cruz-Oro, C. A. Cuellar, S. Tamaki, J. Silva, K. Shimamoto, and S. Prat, 2011, Control of flowering and storage organ formation in potato by FLOWERING LOCUS T: *Nature*, v. 478, p. 119-U132.
- Navarro, C., E. Cruz-Oro, and S. Prat, 2015, Conserved function of FLOWERING LOCUS T (FT) homologues as signals for storage organ differentiation: *Current Opinion in Plant Biology*, v. 23, p. 45-53.
- Pin, P. A., R. Benlloch, D. Bonnet, E. Wremerth-Weich, T. Kraft, J. J. L. Gielen, and O. Nilsson, 2010, An Antagonistic Pair of FT Homologs Mediates the Control of Flowering Time in Sugar Beet: *Science*, v. 330, p. 1397-1400.
- Putterill, J., F. Robson, K. Lee, R. Simon, and G. Coupland, 1995, THE CONSTANS GENE OF ARABIDOPSIS PROMOTES FLOWERING AND ENCODES A PROTEIN SHOWING SIMILARITIES TO ZINC-FINGER TRANSCRIPTION FACTORS: *Cell*, v. 80, p. 847-857.
- Ratcliffe, O. J., I. Amaya, C. A. Vincent, S. Rothstein, R. Carpenter, E. S. Coen, and D. J. Bradley, 1998, A common mechanism controls the life cycle and architecture of plants: *Development*, v. 125, p. 1609-1615.
- Ratcliffe, O. J., D. J. Bradley, and E. S. Coen, 1999, Separation of shoot and floral identity in Arabidopsis: *Development*, v. 126, p. 1109-1120.
- Robson, F., M. M. R. Costa, S. R. Hepworth, I. Vizir, M. Pineiro, P. H. Reeves, J. Putterill, and G. Coupland, 2001, Functional importance of conserved domains in the flowering-time gene CONSTANS demonstrated by analysis of mutant alleles and transgenic plants: *Plant Journal*, v. 28, p. 619-631.
- Rodriguez-Falcon, M., J. Bou, and S. Prat, 2006, Seasonal control of tuberization in potato: Conserved elements with the flowering response, *Annual Review of Plant Biology: Annual Review of Plant Biology*, v. 57: Palo Alto, Annual Reviews, p. 151-180.
- Ruiz-Medrano, R., B. Xoconostle-Cazares, and W. J. Lucas, 2001, The phloem as a conduit for inter-organ communication: *Current Opinion in Plant Biology*, v. 4, p. 202-209.

- RuizGarcia, L., F. Madueno, M. Wilkinson, G. Haughn, J. Salinas, and J. M. MartinezZapater, 1997, Different roles of flowering-time genes in the activation of floral initiation genes in *Arabidopsis*: *Plant Cell*, v. 9, p. 1921-1934.
- Samach, A., H. Onouchi, S. E. Gold, G. S. Ditta, Z. Schwarz-Sommer, M. F. Yanofsky, and G. Coupland, 2000, Distinct roles of CONSTANS target genes in reproductive development of *Arabidopsis*: *Science*, v. 288, p. 1613-1616.
- Sawa, M., D. A. Nusinow, S. A. Kay, and T. Imaizumi, 2007, FKF1 and GIGANTEA complex formation is required for day-length measurement in *Arabidopsis*: *Science*, v. 318, p. 261-265.
- Searle, I., and G. Coupland, 2004, Induction of flowering by seasonal changes in photoperiod: *Embo Journal*, v. 23, p. 1217-1222.
- Searle, I., Y. H. He, F. Turck, C. Vincent, F. Fornara, S. Krober, R. A. Amasino, and G. Coupland, 2006, The transcription factor FLC confers a flowering response to vernalization by repressing meristem competence and systemic signaling in *Arabidopsis*: *Genes & Development*, v. 20, p. 898-912.
- Suarez-Lopez, P., 2013, A critical appraisal of phloem-mobile signals involved in tuber induction: *Frontiers in Plant Science*, v. 4, p. 7.
- Suarez-Lopez, P., K. Wheatley, F. Robson, H. Onouchi, F. Valverde, and G. Coupland, 2001, CONSTANS mediates between the circadian clock and the control of flowering in *Arabidopsis*: *Nature*, v. 410, p. 1116-1120.
- Tamaki, S., S. Matsuo, H. L. Wong, S. Yokoi, and K. Shimamoto, 2007, Hd3a protein is a mobile flowering signal in rice: *Science*, v. 316, p. 1033-1036.
- Taoka, K., I. Ohki, H. Tsuji, K. Furuita, K. Hayashi, T. Yanase, M. Yamaguchi, C. Nakashima, Y. A. Purwestri, S. Tamaki, Y. Ogaki, C. Shimada, A. Nakagawa, C. Kojima, and K. Shimamoto, 2011, 14-3-3 proteins act as intracellular receptors for rice Hd3a florigen: *Nature*, v. 476, p. 332-U97.
- Tiwari, S. B., Y. Shen, H. C. Chang, Y. L. Hou, A. Harris, S. F. Ma, M. McPartland, G. J. Hymus, L. Adam, C. Marion, A. Belachew, P. P. Repetti, T. L. Reuber, and O. J. Ratcliffe, 2010, The flowering time regulator CONSTANS is recruited to the FLOWERING LOCUS T promoter via a unique cis-element: *New Phytologist*, v. 187, p. 57-66.
- Valverde, F., A. Mouradov, W. Soppe, D. Ravenscroft, A. Samach, and G. Coupland, 2004, Photoreceptor regulation of CONSTANS protein in photoperiodic flowering: *Science*, v. 303, p. 1003-1006.
- Vreugdenhil, D., and P. C. Struik, 1989, AN INTEGRATED VIEW OF THE HORMONAL-REGULATION OF TUBER FORMATION IN POTATO (*SOLANUM-TUBEROSUM*): *Physiologia Plantarum*, v. 75, p. 525-531.

- Wigge, P. A., M. C. Kim, K. E. Jaeger, W. Busch, M. Schmid, J. U. Lohmann, and D. Weigel, 2005, Integration of spatial and temporal information during floral induction in Arabidopsis: *Science*, v. 309, p. 1056-1059.
- Yamaguchi, A., Y. Kobayashi, K. Goto, M. Abe, and T. Araki, 2005, TWIN SISTER OF FT (TSF) acts as a floral pathway integrator redundantly with FT: *Plant and Cell Physiology*, v. 46, p. 1175-1189.
- Yano, M., Y. Katayose, M. Ashikari, U. Yamanouchi, L. Monna, T. Fuse, T. Baba, K. Yamamoto, Y. Umehara, Y. Nagamura, and T. Sasaki, 2000, Hd1, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the arabidopsis flowering time gene CONSTANS: *Plant Cell*, v. 12, p. 2473-2483.
- Yoo, S. J., K. S. Chung, S. H. Jung, S. Y. Yoo, J. S. Lee, and J. H. Ahn, 2010, BROTHER OF FT AND TFL1 (BFT) has TFL1-like activity and functions redundantly with TFL1 in inflorescence meristem development in Arabidopsis: *Plant Journal*, v. 63, p. 241-253.