

**Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Vladimír Čermák

**Regulace nástupu kvetení u dřevin
Regulation of floral initiation in woody perennials**

Bakalářská práce

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

Konzultant: doc. Doc. RNDr. Helena Lipavská, Ph.D.

Praha, 2018

Prohlášení:

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

V Praze, 7.5.2018

Podpis

Abstrakt:

Nástup kvetení je pro dřeviny mírného pásu velice důležitý proces a jeho špatné načasování může způsobit poškození květů a ztrátu úrody. I když je tento proces dobře popsán u jednoletých bylin, jako je například *Arabidopsis thaliana*, u dřevin stále mnoho otázek zůstává nezodpovězených. Tato práce sumarizuje poznatky o mechanismech nástupu kvetení u dřevin, a to ve srovnání s poznatky dosaženými u modelových rostlin, zejména *Arabidopsis thaliana*, včetně faktorů zapojených v regulaci procesu kvetení. Konkrétně jsou to *FT*-like geny a *TFL1*-like geny, které hrají důležitou roli při regulaci indukce kvetení, a jsou proto podrobně diskutovány. U dřevin mírného pásu následuje po indukci kvetení, ještě před rozkvětem, období dormance. Periodická regulace tohoto stavu je řízena endogenně a krom jiných faktorů je ovlivněna expresí genů *DAM*. Genetické mechanismy regulující ukončení endodormance u dřevin jsou nápadně podobné vernalizaci u bylin. Hlubší pochopení procesů jako je indukce kvetení a ukončení endodormance nám může pomoci při vývoji kultivarů s modifikovanou dobou kvetení.

Abstract:

Floral initiation is an important process for temperate woody perennials that affects the subsequent development of the flower. Although this process is well known in annual plants such as *Arabidopsis thaliana*, not much research has been done in woody plants. This review summarizes the knowledge about mechanisms of flowering induction in woody perennials, compared to the findings in model plants, especially *A. thaliana*, including factors involved in the regulation of the flowering process. In particular, *FT*-like genes and *TFL1*-like genes, which play an important role in the regulation of flowering induction, are discussed in detail. In temperate woody plants the dormancy period follows the floral induction before the floral development. Periodic regulation of this stage is controlled endogenously and, in addition to other factors, it is affected by expression of *DAM* genes. The genetic mechanisms regulating endodormancy release in woody perennials are similar to vernalization in herbs. Better understanding of processes such as the floral induction and endodormancy release can help us to develop cultivars with a modified flowering time.

Seznam zkratek

AP1	APETALA1
ATC	ARABIDOPSIS CENTRORADIALIS
BFT	BROTHER OF FT AND TFL1
CEN	CENTRORADIALIS
CETS	CENTRORADIALIS/TERMINALFLOWER 1/SELF-PRUNING
CO	CONSTANS
DAM	DORMANCY-ASSOCIATED MADS-box
EVG	EVERGROWING
FAC	FLORIGEN ACTIVATION COMPLEX
FRI	FERTILIZATION INDEPENDENT ENDOSPERM
FT	FLOWERING LOCUS T
FUL	FRUITFUL
HD3a	HEADING DATE 3a
KSN	KOUSHIN
LD	LONG DAY
MFT	MOTHER OF FT AND TFL1
PRC2	POLYCOMB REPRESIVE COMPLEX 2
PEP1	PERPETUAL FLOWERING 1
PKL	PICKLE
SAM	SHOOT APICAL MERISTEM
SD	SHORT DAY
SOC1	SUPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS1
TFL1	TERMINAL FLOWER1
TSF	TWIN SISTER OF FT
VRN1	VERNALIZATION1

Obsah

1	Úvod	2
2	Fotoperiodická indukční dráha a povaha florigenu	3
3	FT dependentní dráha na modelu Arabidopsis a dalších bylin.....	3
4	Genová rodina CETS	5
4.1	Struktura FT/TFL1 proteinů a její vliv na tvorbu FAC	6
4.2	<i>FT</i> -like geny	7
4.3	<i>FT</i> -like geny u vytrvalých rostlin.....	8
4.4	<i>TFL1</i>	10
4.5	<i>TFL1</i> -like geny	10
4.6	<i>TFL1</i> -like geny u vytrvalých rostlin	11
4.7	Rovnováha FT/TFL1	12
5	Endodormance	14
5.1	Vernalizační dráha na modelu Arabidopsis.....	15
5.2	Endodormance u vytrvalých rostlin mírného pásu	15
5.2.1	Molekulární mechanismy regulující endodormanci	15
6	Závěr.....	17
7	Přílohy	18
8	Seznam použité literatury.....	20

1 Úvod

Regulace kvetení u dřevin je uzpůsobena životní strategii vytrvalých rostlin. Zatímco u jednoletých rostlin je kvetení spojeno se stárnutím a smrtí celé rostliny, rostliny vytrvalé kvetou i v následujících letech a udržují si vegetativní vývoj i po reprodukci. Strategie trvalého růstu závisí na rozdílném chování meristémů na jedné rostlině, některé zůstávají ve vegetativním stavu, zatímco jiné jsou indukované ke kvetení. Selektce jednotlivých meristémů probíhá tak, že když jsou rostliny vystaveny příznivým podmínkám prostředí, pouze kompetentní meristémy vnímají indukční signály a diferencují se na květní meristém (Walton *et al.*, 1997; Battey and Tooke, 2002; Martín Trillo and Martínez Zapater, 2002). Vývoj květního meristému je u většiny ovocných dřevin mírného pásu rozložen do dvou let. Indukce a někdy i částečný vývoj květu probíhá během první sezóny a pak následuje období dormance během zimy, v následujícím roce se květní pupeny vyvíjejí v květ a posléze v plod. Pupeny, které v předchozím roce nebyly indukované ke kvetení, pokračují ve vegetativním růstu (Walton *et al.*, 1997; Battey, 2000; Foster, Johnston and Seleznyova, 2003).

Pro správné načasování fáze kvetení si rostliny musely vyvinout mechanismy k rozpoznání environmentálních faktorů jako jsou například: fotoperioda, kvalita světla a teplota, a správné odpovědi na ně (Song, Ito and Imaizumi, 2013; Romera-Branchat, Andrés and Coupland, 2014). Ze všech faktorů životního prostředí je sezónní variace délky světelné fáze (fotoperioda) jediným faktorem, který zůstává stabilní každý rok, a proto je zřejmě nejdůležitějším faktorů v indukci kvetení pro většinu vytrvalých rostlin (Böhlenius *et al.*, 2006; Azeez and Sane, 2015). Kromě fotoperiodické dráhy se na indukci kvetení podílí vernalizační, autonomní a giberelinová dráha (Wellmer and Riechmann, 2010). Molekulární mechanismy regulace kvetení u dřevin nebyly studovány tak důkladně jako u jednoletých bylin, studie se zaměřily zatím jen na několik málo vzájemně příbuzných druhů a popisují především zapojení homologů genů *A. thaliana* do regulace kvetení. Práce se věnuje nejvíce genům květní indukce, které kódují faktory iniciující přeměnu vegetativního meristému na reprodukční a zřejmě jsou zapojeny i do selektce těchto meristémů. Dále se zaměřuje na proces ukončení dormance, který zajišťuje správné načasování dalšího vývoje již indukovaných meristémů. Tento přehled shrnuje současné znalosti o fyziologických procesech a molekulárních mechanismech, které se podílejí na indukci kvetení se zaměřením na specifické rysy a odlišnosti v regulaci kvetení u dřevin.

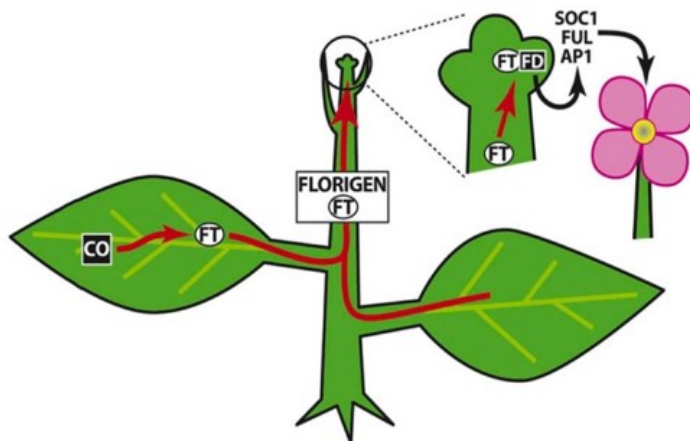
2 Fotoperiodická indukční dráha a povaha florigenu

Ve třicátých letech minulého století formuloval na základě experimentů profesor Čajlachjan hypotézu která navrhuje existenci univerzálního květního stimulu, tento květní stimul byl označen jako florigen. Jeho studie ukázala, že k indukci kvetení krátkodenních rostlin stačí vystavit příslušné fotoperiodě jediný list. Navíc se zjistilo, že naroubování neindukovaného roubu na již indukovanou podnož vyvolá u roubu kvetení (citováno z Turnbull, 2011). Tímto objevem začala honba za identifikací florigenu a jeho chemické povahy, ale i přes četné pokusy o extrakci florigenu a několik zpráv o extraktech s aktivitou indukující nástup kvetení, byl ve 20. století florigen vnímán spíše jako fyziologický koncept než jako chemická entita. To se změnilo v posledních patnácti letech, kdy došlo k výraznému pokroku při dešifrování molekulárně-genetických mechanismů, které vedou k morfogenetickému přechodu z vegetativní do reprodukční fáze (Bernier and Périlleux, 2005; Zeevaart, 2006). V roce 2005 přitáhl velkou pozornost gen *FLOWERING LOCUS T (FT)* a možný objev látky florigenní povahy. Experimenty na modelovém organismu *Arabidopsis* ukázaly, že *FT* mRNA nebo alespoň její část je onou hledanou substancí, která kóduje protein indukující kvetení. (Huang *et al.*, 2005). Molekulární identita florigenu byla ještě lépe popsána v roce 2007 týmem Laurenta Corbesiera, který identifikoval protein FT jako indukční signál působící na dlouhou vzdálenost (Corbesier *et al.*, 2007). Při jiném experimentu se pomocí miRNA zjistilo, že *FT* mRNA není ve vzrostném vrcholu nezbytná pro schopnost indukovat kvetení (Mathieu *et al.*, 2007). To však nevylučuje možnost, že *FT* mRNA je transportována do stonkového apikálního meristému (SAM), kde je pravděpodobně i translatována, a tudíž může působit redundantně s FT (Notaguchi, Higashiyama and Suzuki, 2014). Ačkoliv se tato práce věnuje dřevinám, je důležité pochopit, jak funguje *FT* dependentní indukční dráha na modelu *Arabidopsis thaliana*, který reprezentuje jednoleté byliny.

3 FT dependentní dráha na modelu *Arabidopsis* a dalších bylin

Přechod do generativní fáze krom jiných endogenních a exogenních faktorů ovlivňuje fotoperioda. U *A. thaliana* se na začátku fotoperiodické indukční dráhy exprimuje gen *CONSTANS (CO)*. Exprese tohoto genu probíhá v průvodních buňkách floému listů, je regulována fotoperiodou a světlem na transkripční úrovni a stabilizací vzniklého proteinu světlem na post-transkripční úrovni. Produktem genu *CONSTANS* je Zinc-finger transkripční faktor, protein regulující expresi genu *FT* (Bernier and Périlleux, 2005; Turnbull, 2011).

FT je transkribován a translatován v průvodních buňkách floému listů, odkud je následně transportován do SAM (Corbesier *et al.*, 2007). V SAM probíhá exprese genu *FLOWERING LOCUS D*, jehož produktem je FD bZIP transkripční faktor. Proteiny FD a FT tvoří „florigen activation complex“ (FAC), který je zodpovědný za indukci přechodu vegetativního meristému na květní meristému (Wigge *et al.*, 2005). V experimentech s rýží (*Oryza sativa*) bylo zjištěno, že se nejedná pouze o heterodimer, ale o složitější komplex obsahující 14-3-3 proteiny. Po transportu do SAM se protein HEADING DATE 3a (Hd3a, rýžový ortolog FT) nejprve váže na 14-3-3 proteiny v cytoplasmě, čímž vznikne komplex, který se dále přemístí do jádra a tam se váže na transkripční faktor OsFD1 (rýžový ortolog proteinu FD). Struktura komplexu FAC byla určena jako heterohexamer složený ze dvou Hd3a, dvou 14-3-3 a dvou proteinů OsFD1 (Taoka *et al.*, 2011). Jelikož 14-3-3 proteiny interagují s FT u *Arabidopsis* a s proteiny SINGLE FLOWER TRUSS (SFT- ortolog FT) u rajčat (Pnueli *et al.*, 2001; Lifschitz *et al.*, 2006), můžeme předpokládat stejný mechanismus tvorby FAC i u dalších rostlin. FAC se u *Arabidopsis* podílí na iniciaci květního programu aktivací genů jako jsou *APETALA 1 (AP1)*, *FRUITFUL (FUL)* a *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO 1 (SOC1)* (Wigge *et al.*, 2005). *FT* dependentní indukční dráha na modelu *Arabidopsis thaliana* je stručně zobrazena na obr. č.1.



Obrázek č.1: Florigenní indukční dráha na modelu *A.thaliana* (upraveno podle McGarry and Ayre, 2012)

Při dlouhých dnech je CO protein stabilizován světlem a aktivuje expresi *FT* ve floému. Naopak během krátkých dnů se CO mRNA akumuluje za tmy a CO protein je bez přítomnosti světla rychle degradován. Protein FT je translatován v průvodních buňkách floému listů, odkud se dále transportuje směrem do SAM, kde interaguje s FD a tvoří FAC. FAC pak přímo aktivuje expresi *SOC1*, *FUL* a *AP1*. Produkty těchto genů aktivují další geny zapojené v regulaci kvetení.

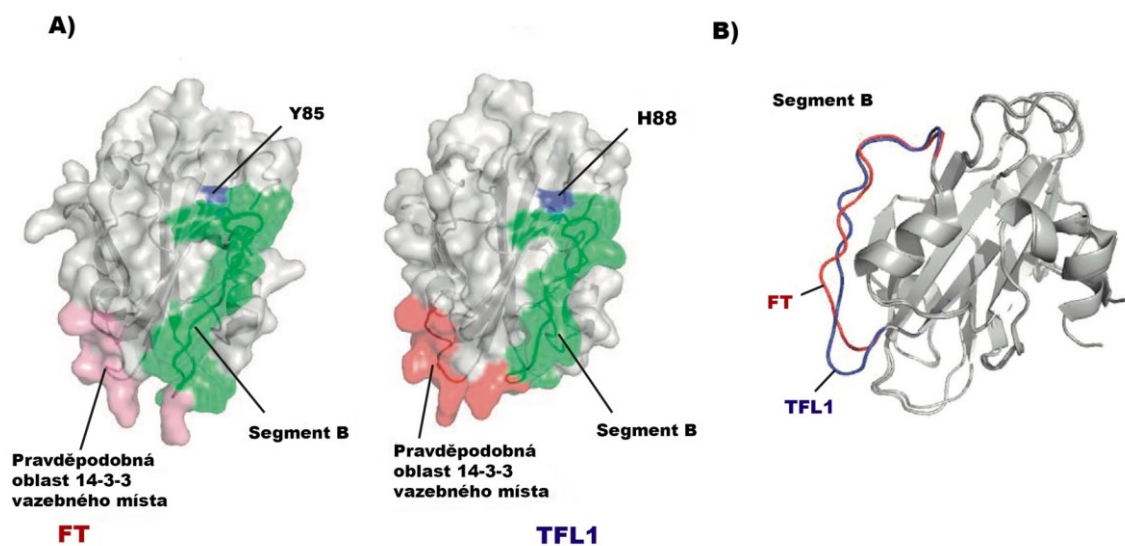
4 Genová rodina CETS

Gen fotoperiodické dráhy *FT* je členem genové rodiny *CETS*. Geny z této rodiny vykazují vysokou sekvenční podobnost a jsou evolučně konzervované, zkratka *CETS* vychází z názvu prvních identifikovaných genů z této rodiny (*CENTRORADIALIS* / *TERMINAL FLOWER 1* / *SELF-PRUNING*). Jejich produkty se uplatňují v regulaci kvetení na vývojovém přechodu z nedeterminovaného vegetativního růstu na determinovaný generativní (McGarry and Ayre, 2012). Proteiny kódované *CETS* geny patří do nadrodiny PEBP, což jsou proteiny vázající fosfatidyletanolamin, které jsou podobné Raf-1 kinázovým inhibitorům (Chardon and Damerval, 2005). Vyskytují se u bakterií, rostlin i živočichů (Banfield *et al.*, 1998). U rostlin plní funkci klíčových regulátorů indukce kvetení a vývoje rostlinných orgánů (Andrés and Coupland, 2012; McGarry and Ayre, 2012). *CETS* rodina je dobře prostudována u *Arabidopsis thaliana*, kde bylo identifikováno 6 genů z této rodiny, a to sice geny *FLOWERING LOCUS T (FT)*, *TWIN SISTER FT (TSF)*, *TERMINAL FLOWER1 (TFL1)*, *ARABIDOPSIS THALIANA CENTRORADIALIS (ATC)*, *MOTHER OF FT AND TFL1 (MFT)* a *BROTHER OF FT AND TFL1 (BFT)*. Tyto geny lze dále rozdělit do tří skupin: (1)*FT*-like geny (2)*TFL1*-like geny a (3)*MFT*-like geny (Karlgrén *et al.*, 2011). *MFT* je považován za společného předka všech členů této rodiny a *MFT*-like geny zřejmě regulují vývoj a klíčení semen (Xi *et al.*, 2010). Skupina *FT*-like genů zahrnuje kromě *FT* ještě *TSF*, jehož produkt má pozitivní vliv na přechod do generativní fáze a je částečně redundantní s proteinem *FT* (Yamaguchi *et al.*, 2005). Mezi *TFL1*-like geny patří *TFL1* a další dva geny *BFT* a *ATC*. Protein *BFT* oddaluje přechod do generativní fáze a působí redundantně s *TFL1* (Yoo *et al.*, 2010). Stejně tak protein *ATC* (*Arabidopsis thaliana CENTRORADIALIS*) (Huang *et al.*, 2012) a jeho ortolog *CEN* (*CENTRORADIALIS* u *A. majus*) (Amaya 1999) oddalují přechod do generativní fáze a podobně jako většina *TFL1*-like proteinů působí antagonisticky k *FT*. Mechanismus antagonistického vztahu u proteinů *ATC* a *FT* zřejmě spočívá v rozdílné interakci v SAM s bZip transkripčním faktorem *FD* a následném ovlivnění exprese genu *APETALA1* opačným způsobem (Ahn *et al.*, 2006). To souhlasí s navrhovaným modelem regulace indukce kvetení, který vychází kromě jiných faktorů právě ze vztahu *FT*-like proteinů (stimulují kvetení) a *TFL1*-like proteinů, obě skupiny mají antagonistický účinek a poměr mezi nimi určuje, zda dojde k determinaci meristému, či meristému zůstane v nedeterminovaném vegetativním stavu (Kobayashi *et al.*, 1999; Karlgrén *et al.*, 2011).

4.1 Struktura FT/TFL1 proteinů a její vliv na tvorbu FAC

Ačkoli mezi FT a TFL1 existuje velká podobnost, hrají protichůdné role při regulaci kvetení (Ho and Weigel, 2014). Jak bylo zmíněno výše, FT tvoří společně s FD a 14-3-3 proteiny tzv. florigen aktivační komplex (FAC) (Taoka *et al.*, 2011). Homology TFL1 u různých druhů mohou také vázat FD (Randoux *et al.*, 2014) a 14-3-3 proteiny (Pnueli *et al.*, 2001; Purwestri *et al.*, 2009) a zdá se, že TFL1 kompetuje s FT o vazebné proteiny, a tím inhibuje kvetení. Tento předpoklad podporuje studie na rajčatech (*Solanum lycopersicum*), u kterých se prokázalo, že rovnováha mezi expresí homologů *FT* a *TFL1* reguluje kvetení (Shalit *et al.*, 2009). Jiné experimenty zkoumající proteinové interakce u růže také ukázaly, že ortology TFL1 a FT mohou kompetovat o FD, a tím regulovat indukci kvetení (Randoux *et al.*, 2014). Bylo zjištěno, že Tyr-85 v FT a His-88 v TFL1 hrají klíčovou roli v jejich antagonistické funkci při regulaci kvetení. V experimentech s *Arabidopsis* se ukázalo, že substituce aminokyselinových zbytků (tj. nahrazení Tyr za His v FT nebo His za Tyr v TFL1) způsobuje částečnou změnu aktivity FT na TFL1 a změněný FT protein měl slabou TFL1-like funkci (Hanzawa, Money and Bradley, 2005). V cukrovce (*Beta vulgaris*) oba homology FT (tj. BvFT1 a BvFT2) obsahují Tyr-85 a i přesto se u nich vyvinula antagonistická funkce. Zatímco BvFT2 je nezbytný pro indukci kvetení, BvFT1 působí jako represor. U BvFT1 bylo prokázáno, že substituce tří aminokyselin ve struktuře vnější peptidové smyčky částečně změnila funkci tohoto proteinu v regulaci kvetení (Pin *et al.*, 2010). Experimenty na tabáku (*Nicotiana tabacum*) ukázaly, že struktura vnější smyčky (AMK 128-145/ segment B) společně se sousedním peptidovým segmentem (Tyr/His) ovlivňují funkci FT a TFL1 (Ahn *et al.*, 2006).

Na obrázku č.2 můžeme vidět porovnání struktur homologních PEBP proteinů (FT a TFL1 *A.thaliana*). Nejvýznamnější rozdíly mezi FT a TFL1 jsou v tzv. segmentu B, což je vnější peptidová smyčka (značena zeleně). Dalším významným rozdílem je sousední peptidový segment lišící se v přítomných aminokyselinových zbytcích (značen modře), ten spolu se segmentem B tvoří potenciální vazebné místo pro ligand (Hanzawa, Money and Bradley, 2005; Ahn *et al.*, 2006), to se však neshoduje s předpokládaným vazebným místem pro 14-3-3 proteiny. Segment B a sousední peptidový segment nejsou pravděpodobně zapojeny do tvorby FAC, ale jsou důležité pro funkci proteinu v regulaci kvetení (Taoka *et al.*, 2011).



Obrázek č.2.: Struktura FT a TFL1 proteinů *A.thaliana* (upraveno podle Taoka et al., 2013)

A) Důležité motivy v proteinech FT a TFL1: 14-3-3 vazebné místo je důležité pro vazbu bZIP (Basic Leucine Zipper Domain) transkripčních faktorů (FD). Segment B je vnější peptidová smyčka, ve které se FT a TFL1 liší. Tyrosin Y85 je důležitý pro schopnost indukce kvetení u FT, histidin H88 je důležitý pro schopnost represe kvetení u TFL1.

B) Porovnání segmentu B u proteinů FT a TFL1

Starší studie a analýzy identifikovaly několik klíčových aminokyselinových zbytků, které ovlivňují funkci proteinů v regulaci kvetení, avšak přesný vztah mezi homology proteinů FT/TFL1 a mechanismem jejich role v kvetení není stále jasný (Taoka *et al.*, 2011). Nedávná studie, kde analyzovali homology FT / TFL1 z osmi druhů Rosaceae (*Spiraea cantoniensis*, *Pyracantha fortuneana*, *Photinia serrulata*, *Fragaria x ananassa*, *Rosa hybrida*, *Prunus mume*, *Prunus persica* a *Prunus x yedoensis*), ukázala zcela jiné výsledky. Analyzované ortology TFL1 nemohou indukovat kvetení ani po substituci klíčové aminokyselinové skupiny přítomné v FT. Další experimenty zkoumající fyzické interakce homologních nebo mutovaných proteinů FT s transkripčním faktorem FD ukázaly, že nejsou dostačující k indukci kvetení. To znamená, že u Rosaceae není antagonistická funkce FT a TFL1 dána změnou v uvedených aminokyselinách a taky je možná vyžadována účast 14-3-3 proteinu (Wang *et al.*, 2017).

4.2 FT-like geny

Do skupiny FT-like genů patří FT a TSF, tyto dva geny jsou si úzce příbuzné a jejich exprese je ovlivněna fotoperiodou prostřednictvím CO (Fornara *et al.*, 2010). Dále bylo také zjištěno, že exprese FT je ovlivněna nejen délkou dne, ale i kvalitou světla (Kang *et al.*, 2007). Zvýšená exprese TSF u *Arabidopsis* způsobuje předčasně kvetoucí fenotyp (Yamaguchi *et al.*, 2005) podobný fenotypu, který je výsledkem nadměrné exprese FT (Kobayashi *et al.*, 1999).

Oba geny jsou exprimovány v průvodních buňkách floému, ale mají odlišné prostorové expresní profily: *TSF* je primárně exprimován v hypokotylu (Yamaguchi et al., 2005), zatímco *FT* je primárně exprimován v listech (Corbesier et al., 2007). Výsledky studií na *Arabidopsis* a dalších bylinách naznačují, že mechanismus indukce kvetení spojený právě s *FT*-like geny a s nimi souvisejícími signálními drahami je konzervovaný. To však neznamená, že produkty genů mají stejné funkce a mechanismy, jakými fungují, jsou stejné i u vytrvalých rostlin.

4.3 *FT*-like geny u vytrvalých rostlin

FT a jeho ortology se vyskytují u vytrvalých dřevin jako například jabloně (*Malus domestica*) (Kotoda et al., 2010), hrušně (*Pyrus communis*) (Freiman et al., 2011), meruňky (*Prunus mume*) (Esumi et al., 2009), broskvoně (*Prunus persica*) (Chen et al., 2013), třešně (*Prunus avium*) (Yarur et al., 2016) a i u jiných vytrvalých rostlin (Böhlenius et al., 2006). Přehledně je funkce produktů *FT*-like genů u jednotlivých druhů rostlin zobrazena v tabulce číslo 1 (viz. Příloha). Studie na dřevinách jako je jabloň (Kotoda et al., 2010; Mimida et al., 2013) a topol (*Populus spp.*) (Hsu et al., 2011) odhalily, že mají dva geny *FT*, které se exprimují v jiných časových obdobích. Předpokládá se, že *FT1* (*MdFT1*) kóduje protein, který ovlivňuje květní indukci, zatímco protein *FT2* (*MdFT2*) se podílí na diferenciaci květních orgánů a vývoji plodu. U jiných dřevin jako například u třešně (Yarur et al., 2016) nebo u fíkovníku (*Ficus carica*) (Ikegami et al., 2013) existuje pouze jedna kopie genu a je možné, že by jeho produkt mohl regulovat jak indukci kvetení, tak i následný vývoj květu a plodu. Na rozdíl od *A. thaliana* se u jabloně (Mimida et al., 2011), třešně (Yarur et al., 2016) a topolu (Hsu et al., 2011) ukazuje, že *FT* mRNA může být detekována nejen v listech, ale i v květních pupenech, což je zřejmě dáno tím, že se *FT* u vytrvalých dřevin exprimuje v listech a v květních pupenech nezávisle na sobě (Yarur et al., 2016).

Důkazem pro konzervaci funkce produktů *FT*-like genů u dřevin mohou být výsledky studie na čajovníku (*Camellia oleifera*), kde exprese *CoFT1* vzrostla během fáze indukce kvetení a reagovala podobně na fotoperiodu jako u *Arabidopsis thaliana*. Při nadměrné expresi *CoFT1* v transgenní *A. thaliana* došlo k časně indukci kvetení, což potvrzuje indukční funkci *CoFT1* v regulaci kvetení. *CoFT1* interagoval jak s proteiny *CoFD*, tak s proteiny *FD* *A. thaliana*. Dále se zjistilo, že promotor genu *CoFT1* obsahoval elementy reagující na fotoperiodu a vazebná místa pro transkripční faktory regulující indukci kvetení (Lei et al., 2017). Podobně může být ovlivněn světlem i gen *FT* (*FcFT1*) u fíkovníku, v jehož regulační oblasti se nachází mnoho elementů reagujících na světlo a hladina *FcFT1* mRNA vzrůstá při světelné expozici,

což naznačuje, že jeho aktivace je regulována světelnými podmínkami. Dále bylo zjištěno, že FcFT1 indukuje předčasné kvetení v transgenním tabáku, což naznačuje, že FcFT1 je ortolog FT s konzervovanou funkcí při regulaci kvetení (Ikegami *et al.*, 2013). Podle těchto dat se dá předpokládat vysoká konzervovanost FT indukční dráhy u krytosemenných.

Na druhou stranu výsledky jiných studií na dřevinách ukazují, že mechanismus je sice podobný, ale objevují se zde rozdíly, které mohou být dány opakováním indukce kvetení během životního cyklu (Fadón, Herrero and Rodrigo, 2015). Cyklus reprodukčního a vegetativního růstu u topolu je koordinován stimulací či inhibicí exprese *FT1* a *FT2* v různých obdobích (Hsu *et al.*, 2011). Mutanti topolu? se zvýšenou expresí *FT1* kontinuálně vytvářejí axilární a koncová květenství, navíc rostliny se sníženou expresí *FT2* také tvoří květenství, což naznačuje, že signalizace *FT1* je dostatečná pro indukci kvetení. Exprese *FT1* v reakci na nízké teploty reguluje přechod omezeného počtu vegetativních meristémů na reprodukční meristémy. Zvyšující se okolní teploty potlačují transkripci *FT1* a podporují transkripci *FT2*, čímž končí diferenciaci květního meristému a začíná vývoj květních pupenů. Předpokládá se, že *FT1* a *FT2* koordinují vegetativní růst a přechod do generativní fáze podobně i u dalších dřevin s duplikovaným genem *FT* (Hsu *et al.*, 2011). Je zajímavé, že zvýšená exprese genů *MdFT1* nebo *MdFT2* jabloně indukuje předčasné kvetení u transgenních *A. thaliana*. Dále bylo zjištěno, že transgenní jabloně se zvýšenou expresí *MdFT1* vykazují předčasně kvetoucí fenotyp (Kotoda *et al.*, 2010). Z příbuzné dřeviny hrušně (*Pyrus communis*) byly izolovány dva geny typu *FT* - *PcFT1* a *PcFT2*. Nadměrná exprese *PcFT2* sice způsobila předčasné kvetení v transgenním tabáku, ale v transgenní jabloni už ne. Nadměrná exprese *PcFT2* se však v transgenní jabloni projevila neschopností přechodu do dormance, který je za normálních podmínek indukován krátkou fotoperiodou. Tento fenotyp byl také pozorován u WT roubů jabloní naočkovaných na transgenní podnož. Při porovnání struktury proteinu *PcFT2* s homologními proteiny *FT* z jabloně a hrušně se mezi nimi našly rozdíly, které by mohly ovlivnit proteinovou strukturu a vznik FAC. Výsledky na hrušni naznačují, že protein *PcFT2* má modifikovanou funkci, jelikož neindukuje kvetení, ale inhibuje dormanci (Freiman *et al.*, 2015). V pokusech s transgenní hrušní (*Pyrus communis*) nesoucí *FT* z citrusu (*CiFT*) se však opět potvrdila funkční konzervace *FT*-like genů. Výsledky ukázaly silnou korelaci mezi expresí genu *CiFT* a diferenciací květních pupenů hrušně *in vitro*. Další výsledky ukázaly, že *CiFT* vyvolává předčasné kvetení v transformovaných hrušních a že tento předčasně kvetoucí fenotyp je děditelný (Matsuda *et al.*, 2009). U jahodníku (*Fragaria vesca*), vytrvalé rostliny z čeledi Rosaceae, se podařilo identifikovat *FvFT*, u jehož produktu se také potvrdila florigenní funkce. Kromě *FvFT1* obsahuje genom jahodníku ještě *FvFT2* a

FvFT3, funkce produktů těchto genů ještě nebyla zjištěna. Nicméně podobnosti *FvFT2* a *FvFT3* s *FvFT1* naznačují, že *FvFT2* a *FvFT3* by mohly působit také jako induktory kvetení (Koskela *et al.*, 2012). U vyšlechtěného druhu jahodníku *Fragaria x ananassa* *FaFT3* indukuje expresi *API*, což potvrzuje florigenní funkci FT-like proteinů u jahodníků (Nakano *et al.*, 2015a)

4.4 TFL1

Protein kódovaný genem *TERMINAL FLOWER1 (TFL1)* udržuje nedeterminovaný meristém a inhibuje přechod do generativní fáze. Transgenní analýza ukázala, že *TFL1* u *Arabidopsis* udržuje nedeterminovaný růst ve vegetativních i reprodukčních orgánech (Bradley *et al.*, 1997). *TFL1* se exprimuje hlavně v centrální zóně vzrostného vrcholu, protein *TFL1* je poté rozmístěn mezi vzrostným vrcholem a úžlabními pupeny, což naznačuje, že se může pohybovat z místa své transkripce v centrální zóně na periferii (Conti and Bradley, 2007). Stejně jako protein *FT* je tedy protein *TFL1* také mobilní, ale pohybuje se lokálně v meristému, zatímco *FT* se může pohybovat na delší vzdálenost (Giakountis and Coupland, 2008). Zdá se, že protein *TFL1* se také podílí na přenosu proteinů do specializované vakuoly, která slouží k uchovávání proteinů v meristemických buňkách, případně k ukládání faktorů nezbytných pro vývoj rostlin (Sohn *et al.*, 2007).

4.5 TFL1-like geny

Geny homologní s *TFL1* se nacházejí prakticky ve všech dosud zkoumaných druzích rostlin. Struktura a funkce jejich produktů je velmi konzervovaná (Pnueli *et al.*, 2001; Wang *et al.*, 2011; Iwata *et al.*, 2012). Jeden ze strukturně nejpodobnějších homologů *TFL1* je *ATC (ARABIDOPSIS THALIANA CENTRORADIALIS)*, který se uplatňuje jako krátkou fotoperiodou indukovaný represor přechodu do generativní fáze. Podobně jako *TFL1* se může vázat na *FD* pravděpodobně k C-terminální doméně proteinu, a tím znemožní tvorbu *FAC* (Huang *et al.*, 2012). U *Antirrhinum majus* je ortolog genu *ATC, CENTRORADIALIS (CEN)*, exprimován v květním meristému až po přechodu do generativní fáze. U mutantních rostlin se sníženou expresí *CEN* se sice vytváří květy, ale k urychlení přechodu do generativní fáze nedochází. To naznačuje, že se *CEN* nejspíše podílí na udržování květního meristému, ale už se neuplatňuje v regulaci přechodu do generativní fáze (Cremer *et al.*, 2001).

4.6 TFL1-like geny u vytrvalých rostlin

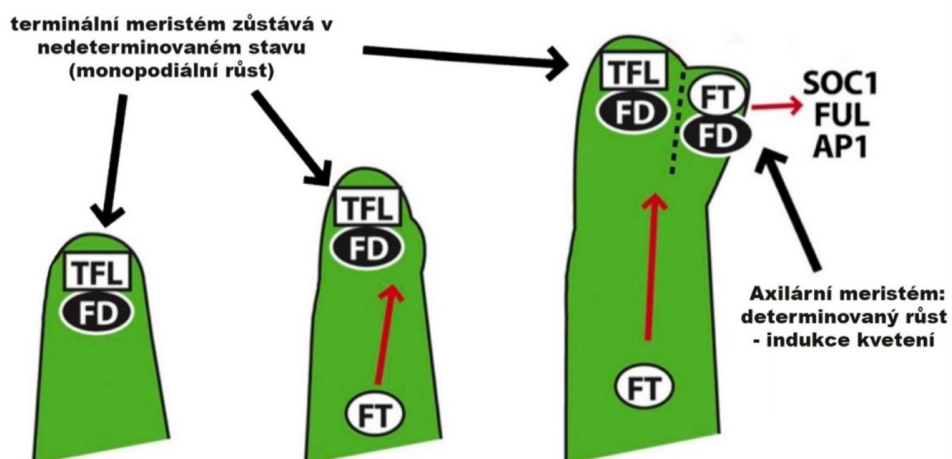
Studie na topolu (*Populus spp.*) potvrdily zachování funkce produktů TFL1-like genů v regulaci kvetení u vytrvalých rostlin (Böhlenius *et al.*, 2006; Hsu *et al.*, 2011; Rinne *et al.*, 2011). Stejně tak ektopická exprese *TFL1-like* genů jabloně (Kotoda and Wada, 2005), broskvoně (Chen *et al.*, 2013), meruňky (Esumi *et al.*, 2010), střemchy (Wang and Pijut, 2013) a dalších dřevin (Pillitteri, Lovatt and Walling, 2004; Mohamed *et al.*, 2010) se projevuje na fenotypu transgenních rostlin *A.thaliana* oddálením indukce kvetení, což u jejich produktů potvrzuje roli inhibitoru kvetení. Přehledně je funkce produktů *TFL1-like* genů z jednotlivých druhů vytrvalých rostlin uvedena v tabulce číslo 1 (Přílohy).

Stejně jako celá CETS genová rodina podstoupily i *TFL1-like* geny u dřevin mnoho změn. Například u jabloně se v průběhu evoluce zduplikovaly a v současnosti jsou identifikovány čtyři *TFL1-like* geny, *MdTFL1-1*, *MdTFL1-2*, *MdCENa* a *MdCENb* (Mimida *et al.*, 2012). Vzhledem k tomu, že *MdTFL1-1* a *MdTFL1-2* byly exprimovány ve vegetativních i generativních meristémech, mohou fungovat jako represor kvetení a regulátor vegetativní meristémové identity (Mimida *et al.*, 2009). Další indicie pro funkční konzervaci jejich produktů jsou podobné časové a prostorové expresní profily *MdTFL1-1* a *MdTFL1-2*. Exprese je u obou genů lokalizována v dřevném meristému SAM během vegetativního růstového období od počátku května až do konce června, poté se během přechodu do generativní fáze drasticky sníží na začátku července (Mimida *et al.*, 2011). Transgenní jabloně (*Malus domestica*) a hrušně (*Pyrus communis*), ve kterých byly *MdTFL1* nebo *PcTFL1* umlčeny, vykazovaly trvale kvetoucí fenotyp (Freiman *et al.*, 2011; Mimida *et al.*, 2013). Stejně tak i u jahodníku (*Fragaria vesca*) a růže (*Rosa ssp.*) se umlčením *TFL1-like* homologu změnila fenologie dané rostliny (Iwata *et al.*, 2012). Umlčení genu *KOUSHIN (KSN)*, homologu *TFL1* u *Fragaria vesca*, se projevuje opakovaným vývojem květenství během jednoho roku. Stejně tak u růže se podařilo umlčet tento homolog *TFL1* prostřednictvím retrotransposonu, a vyvolat tak trvale kvetoucí fenotyp (Iwata *et al.*, 2012). U většiny stromů je indukce kvetení inhibována během juvenilní fáze a v dospělosti po přechodu do generativní fáze se každoročně reguluje, TFL1 je nedílnou součástí kontroly obou procesů. Juvenilní fáze u jabloně (*Malus domestica*), hrušně (*Pyrus communis*) a topolu (*Populus tremula alba*) byla zkrácena o roky, když byla potlačena exprese *TFL1-like* genů (Kotoda *et al.*, 2006; Mohamed *et al.*, 2010; Freiman *et al.*, 2011). Kromě regulace kvetení se *TFL1-like* geny u topolu podílejí i na regulaci sezónního cyklu růstu a dormance a na koexistenci vegetativních a květních meristémů na stejném výhonku (Böhlenius *et al.*, 2006).

Analýza aminokyselinových sekvencí ukázala vysokou míru podobnosti proteinu PsTFL1 (*Prunus serotina*) s TFL1 homology z jiných druhů *Prunus*, včetně slivoně jezojské (*Prunus yedoensis*), broskvoně (*Prunus persica*), meruňky (*Prunus armeniaca*) a japonské meruňky (*Prunus mume*). Všechny tyto výsledky naznačují, že *TFL1*-like geny potlačují přechod vegetativních meristémů na reprodukční, a tím oddalují kvetení (Esumi, Tao and Yonemori, 2005). Přestože produkty *TFL1*-like genů u vytrvalých rostlin obsahují oproti *Arabidopsis* několik substituovaných aminokyselinových zbytků, jsou vysoce konzervované a jejich funkce je více méně zachována.

4.7 Rovnováha FT/TFL1

Bylo prokázáno, že poměr FT-like proteinů a TFL1-like proteinů reguluje vývoj determinovaného a nedeterminovaného růstu, např. u *Arabidopsis*, kukuřice a rajčat (Pnueli *et al.*, 2001; Lifschitz *et al.*, 2006; Conti and Bradley, 2007; Shalit *et al.*, 2009; Danilevskaya, Meng and Ananiev, 2010). Například u *Arabidopsis* se uplatňuje rovnováha FT/TFL1 při monopodiálním růstu. Exprese *TFL1* je omezena na apikální meristém a není lokalizována v axilárních výhoncích. FT kompetuje s TFL1 v SAM o FD, kde však větší podíl TFL1 neutralizuje účinek FT. FT zároveň proniká do axilárních meristémů, kde se zvýší poměr FT vůči TFL1, což indukuje determinovaný růst a vývoj květu. Ve výsledku zůstává apikální meristém nedeterminovaný, zatímco axilární meristémy přecházejí na determinovaný vývoj, což je typické pro monopodiální větvení (obr. 3) (Conti and Bradley, 2007). Tato regulace při vývoji květenství založená na poměru FT a TFL1 je pravděpodobně univerzálním mechanismem pro regulaci determinovaného a nedeterminovaného růstu (McGarry and Ayre, 2012). Studie na příbuzných druzích jahodníku, růži a jabloni také ukazují, že poměr FT/TFL1 hraje důležitou roli v udržování nedeterminovaného růstu v SAM, a tím ovlivňuje indukci kvetení (Iwata *et al.*, 2012; Koskela *et al.*, 2012; Nakano *et al.*, 2015b). Například u *Fragaria vesca* se *FvTFL1* při vegetativní růstu výrazně exprimuje ve vzrostných vrcholcích a jeho exprese se snižuje za krátké fotoperiody indukující kvetení (Koskela *et al.*, 2012). Naproti tomu u příbuzného druhu *F. ananassa* se akumuluje *FaFT3* mRNA v SAM těsně před zvýšením exprese *FaAPI* (Nakano *et al.*, 2015b). Podobně se i u jabloně zvýšila exprese *MdFT1* v apikálních meristémech těsně před indukcí kvetení (Kotoda *et al.*, 2010). Transkript *MdFT1* se ve vzrostných vrcholcích akumuloval 1-2 týdny před první viditelnou morfologickou změnou (Hättasch *et al.*, 2008). Z těchto výzkumů vyplývá, že zvýšená exprese florigenu *FT* může být klíčovým faktorem v regulaci indukce kvetení a že vysoká koncentrace jeho produktu v SAM indukuje faktory řídící přeměnu v květní meristém.

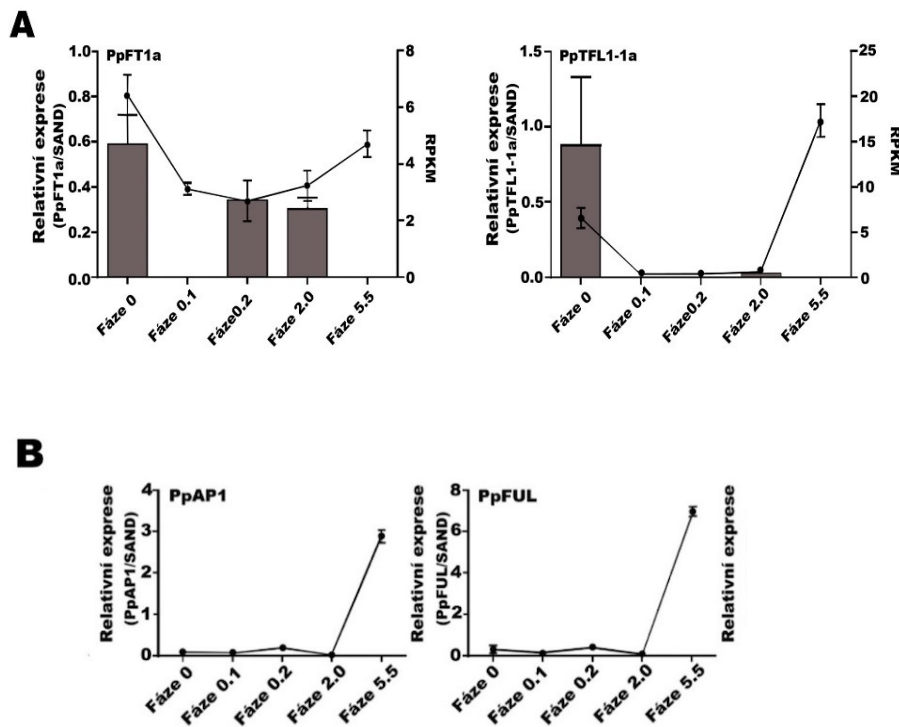


Obrázek č.3.: Regulace monopodiální architektury květenství (upraveno podle McGarry and Ayre, 2012)

Apikální meristém zůstává v nedeterminovaném stavu, zatímco axilární meristémy se přeměňují v květní meristém. U mladého neindukovaného apikálního meristému je TFL1 vázán na FD (vlevo). Jak rostlina stárne, FT je exprimován ve větším množství, pohybuje floémem do apikálního meristému. Při monopodiálním růstu zůstává TFL1 vázán na FD v apikálním meristému, ale v axilárním meristému převažuje komplex FT-FD, což vede k aktivaci *SOC1*, *FUL*, *AP1* a *LFY*. Antagonismus zobrazený mezi *LFY* a *TFL1* ve dvou sousedních meristémech je založen na publikovaných nálezech (Conti and Bradley, 2007).

Mathieu *et al.*, (2007) dokonce uvádí, že pokud koncentrace proteinu FT dosáhne určité úrovně, tak se kvetení indukuje bez ohledu na vliv jakýchkoli jiných faktorů. Tomu odporuje fakt, že u vytrvalých rostlin zůstává mnoho pupenů v nedeterminovaném stavu i v přítomnosti vysokých hladin florigenní látky. Například v experimentu s mangem (*Mangifera indica*) popsali autoři látku florigenní povahy, která byla schopna přeměnit všechny pupeny v širším okolí listů na květní meristém. Ve skutečnosti však mango udržuje značnou část pupenů ve vegetativním stavu dokonce i za přítomnosti vysoké koncentrace florigenní látky (Davenport *et al.*, 2006). U pomerančovníku (*Citrus sinensis*) jsou pupeny indukované ke kvetení hlavně ve vzrostných vrcholcích, podobné pupeny pod vzrostnými vrcholky jsou však florigenému signálu téměř nepřístupné. Po odříznutí vzrostného vrcholku začnou některé pupeny pod řezem pučet a vypadají, jako kdyby podstoupily květní indukci, zatímco jiné pokračují ve vegetativním růstu, což znamená, že jsou pro indukci nepřístupné i po změně apikální dominance (Valiente and Albrigo, 2004). To naznačuje, že selekce určitých pupenů k tomu, aby se přeměnily v květní meristém, není ovlivněna pouze vysokou hladinou florigenu (FT), a je tedy dost pravděpodobné, že je tato selekce z velké části regulována snížením exprese *TFL1*. S tímto předpokladem koreluje i novější studie na japonské hrušni (*Pyrus pyrifolia* Nakai) (Bai *et al.*, 2017), kde analyzovali expresní profily *FT* a *TFL1* genů během indukční fáze kvetení (obr.4A). Exprese *FT* (*PpFT1a* a *PpFT2a*) se nijak výrazně nezvýšila, zatímco exprese *TFL1* (*PpTFL1-1a* a *PpTFL1-2a*) výrazně poklesla právě během indukce.

Zvýšení exprese genů *PpAPI* a *PpFUL* (obr.4B) po poklesu hladiny PpTFL1 naznačuje primární úlohu PpTFL1 při indukci kvetení u hrušně (Bai *et al.*, 2017). Z toho vyplývá, že zvýšení koncentrace FT nebo snížení koncentrace TFL1 v SAM vede k relativně většímu zastoupení komplexu FT-FD, který tvoří FAC a indukuje kvetení. Tato data potvrzují model molekulárního mechanismu (Ahn *et al.*, 2006), ve kterém TFL1 a FT kompetují o FD, a tím zajišťují správné načasování indukce kvetení.



Obrázek č.4: Relativní exprese genů v pupenech během indukce kvetení u hrušně (Upraveno podle Bai *et al.*2017)

A) Relativní exprese genů *PpFT1a* a *PpTFL1-1a*

B) Relativní exprese genů *PpAPI*, *PpFUL* a *PpSOC1*

Období před indukcí kvetení: fáze 0; Fáze indukce kvetení: fáze 0.1; Období po indukci kvetení: fáze 0.2 ≥

5 Endodormance

Realizace vývojového programu je u mnohých vytrvalých rostlin v mírném podnebném pásu odložena na jaro následujícího vegetativního období. Vegetativní a reprodukční meristémy zůstávají v chladném období podzimu a zimy v dormantním stavu, což zajišťuje optimální ochranu proti nízkým teplotám a suchu. Po indukci kvetení a vytvoření květních primordií tak vstupuje pupen do endodormance. Fyziologické podobnosti mezi vernalizací a ukončením dormance vedou k hypotéze, že molekulární mechanismus analogický k vernalizaci by mohl být zodpovědný také za ukončení endodormance u vytrvalých rostlin (Horvath *et al.*, 2003; Rohde and Bhalerao, 2007).

5.1 Vernalizační dráha na modelu Arabidopsis

Některé rostliny se přizpůsobily mírnému klimatu tím, že se u nich vyvinul požadavek na delší období chladu předtím, než se stanou schopnými přijímat signály indukující kvetení. Tento proces, při kterém rostlina získává kompetenci ke kvetení, se nazývá vernalizace. Vernalizační dráha byla nejdůkladněji studována u *Arabidopsis*, kde je regulována produkty genů *FRIGIDA (FRI)*, *VERNALIZATION 1 (VRN1)* a *FLOWERING LOCUS C (FLC)* (Michaels and Amasino, 2000). *FLC* je MADS-box transkripční faktor, který inhibuje kvetení vazbou do regulačních oblastí několika genů kódujících květní aktivátory: *FT* v listech, *SOCI* a *FD* v SAM (Helliwell *et al.*, 2006; Searle *et al.*, 2006). Vernalizací se *FLC* lokus epigeneticky umlčuje trimethylací na lysinu 27 histonu 3 působením „Polycomb represivního komplexu 2“ (PRC2) (Wood *et al.*, 2006) a při následných vyšších teplotách zůstává stabilně umlčen, což umožňuje zvýšení exprese *FT*, *SOCI* a nastartování fotoperiodické dráhy indukce kvetení (Michaels and Amasino, 2000). U blízce příbuzného druhu trvalky *Arabis alpina* byl identifikován ortolog *FLC PERPETUAL FLOWERING 1 (PEP1)*, který také inhibuje kvetení represí *SOCI*. Narozdíl od *A. thaliana* je v *A. alpina* umlčení *PEP1* pouze přechodné, takže rostlina může projít opakovaně cykly reprodukce a vegetativního růstu (Wang *et al.*, 2009).

5.2 Endodormance u vytrvalých rostlin mírného pásu

Zastavení růstu pupenů (vegetativních i generativních) a indukce endodormance jsou u vytrvalých rostlin řízeny především kombinací krátkého dne a nízkých teplot (Olsen, 2010; Cooke, Eriksson and Junttila, 2012), endodormance pupenů brání obnovení růstu pupenů i za krátkodobě příznivých podmínek prostředí (Rohde and Bhalerao, 2007). Stejně jako vernalizace i ukončení endodormance může proběhnout až po delším období nízkých teplot (Couvillon and Erez, 1985; Heide and Prestrud, 2005). Např. u jabloně (*Malus pumila*) a hrušně (*Pyrus communis*) je k ukončení endodormance potřeba nejméně 6 týdnů (přibližně 1000 hodin) expozice v chladném prostředí (6 - 9 ° C) (Heide and Prestrud, 2005).

5.2.1 Molekulární mechanismy regulující endodormanci

Za hlavní regulátory endodormance a sezónního růstu vytrvalých rostlin se považují proteiny kódované geny *DAM (DORMANCY-ASSOCIATED MADS-box)*, které byly identifikovány u mutantu broskvoně, kde delece několika genů *DAM* způsobila mutantní fenotyp *evergrowing (evg)*, který se projevuje stálým růstem a neschopností přechodu do dormance (Bielenberg *et*

al., 2008). *DAM* geny jsou exprimovány v pupenech hlavně v období zimy a jejich hladiny jsou výrazně ovlivněny fotoperiodickými a teplotními signály (Li *et al.*, 2009). Expresí dvou z nich, *DAM5* a *DAM6*, zvláště koreluje se stavem endodormance pupenů; hladiny *DAM5* i *DAM6* jsou vysoké v dormantních pupenech a naopak nízké po dostatečně dlouhém působení chladu před ukončením endodormance (Jiménez, Reighard and Bielenberg, 2010). U topolu (Ruttink *et al.*, 2007) a japonské meruňky (Yamane *et al.*, 2008) byly identifikovány i další geny podobné *DAM*, kde expresní vzory korelují se stavem dormance. Modifikace *DAM6* chromatinu podobným způsobem jako *VRNI* chromatinu v důsledku dlouhodobé expozice nízkým teplotám (Bastow *et al.*, 2004; Oliver *et al.*, 2009) potvrzuje existenci fyziologické podobnosti mezi vernalizací a dormancí. Toto naznačuje, že epigenetická regulace analogická k vernalizaci by mohla být zodpovědná za ukončení endodormance (Horvath *et al.*, 2003, Rohde a Bhalerao, 2007). Epigenetická regulace exprese genů spojená s ukončením dormance byla popsána například u broskvoně (*Prunus persica*) (Leida *et al.*, 2012) a kaštanovníku (*Castanea sativa*) (Santamaría *et al.*, 2011).

6 Závěr

Ovocné dřeviny mírného pásu koordinují nástup kvetení s vhodnými environmentálními podmínkami především pomocí fotoperiodické dráhy, která reguluje krom jiných faktorů expresi *CETS* genů. Expres těchto genů a poměr jejich produktů v meristému pupenů se podílí na rozhodování, kolik a které pupeny zůstanou ve vegetativním stavu a kolik jich bude indukováno ke kvetení. U *A.thaliana* i u dřevin jsou za indukci kvetení odpovědné FT-like proteiny, které fungují jako florigenní signál. Proti nim působí TFL1-like proteiny, které udržují meristéum ve vegetativním stavu, a tím inhibují kvetení. Molekulární mechanismus tohoto antagonistického vztahu je založen na kompetici o FD. Je známo, že poměr FT / TFL1 ovlivňuje vzorce determinovaného a nedeterminovaného vývoje a tyto proteiny jsou zřejmě univerzální regulátory architektury bylin. Regulační mechanismus založený na poměru FT a TFL1 je také určující pro selekci a indukci jednotlivých pupenů u vytrvalých rostlin. U květních pupenů jabloně zvýšení exprese FT-like genů vede k indukci kvetení. Naopak studie na hrušni ukazuje, že regulace přeměny nedeterminovaného meristému v květní meristéum je ovlivněna hlavně snížením exprese *TFL1*. Tyto a další studie potvrzují hypotézu, ve které změna poměru FT/TFL1 ve prospěch FT buď zvýšením FT nebo snížením TFL1 v daném meristéumu vede k relativně většímu zastoupení komplexu FT-FD, který tvoří FAC a indukuje kvetení.

Dalším důležitým procesem, který ovlivňuje nástup kvetení, je ukončení endodormance. Molekulární mechanismus tohoto procesu spočívá v down-regulaci (snížení exprese) genů *DAM*, které se podílejí na udržování dormantního stavu. Je zajímavé, že tento mechanismus je nápadně podobný vernalizaci u bylin a zřejmě je i u vytrvalých rostlin z velké části regulován epigeneticky.

Genová rodina *CETS* a geny *DAM* hrají důležitou roli v regulaci nástupu kvetení u dřevin, a proto jsou dobrými subjekty pro další výzkumy a možný vývoj nových kultivarů s modifikovanou dobou kvetení.

7 Přílohy

Tabulka č.1: Příklady *FT* / *TFL1*-like genů a jejich funkcí charakterizované transgenními přístupy (upraveno a doplněno podle Wickland a Hanzawa, 2015)

Druh	Gen	Regulace kvetení	Reference
Huseník alpský (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	<i>AaTFL1</i>	Represe	Wang <i>et al.</i> , 2011
Topol (<i>Populus</i> spp.)	<i>PtFT1</i>	Indukce	Böhlenius <i>et al.</i> , 2006; Hsu <i>et al.</i> , 2011
	<i>PtFT2</i>	Indukce	Böhlenius <i>et al.</i> , 2006; Hsu <i>et al.</i> , 2011
	<i>PopCEN1</i> <i>PopCEN2</i>	Represe	Mohamed <i>et al.</i> , 2010
Fíkovník smokvoň (<i>Ficus carica</i>)	<i>FcFT1</i>	Indukce	Ikegami <i>et al.</i> , 2013
Pomerančovník čínský (<i>Citrus sinensis</i>)	<i>CsTFL</i>	Represe	Pillitteri <i>et al.</i> , 2004
Satsuma/mandarinka (<i>Citrus unshiu</i>)	<i>CiFT</i>	Indukce	Matsuda <i>et al.</i> , 2009
Jahodník lesní (<i>Fragaria vesca</i>)	<i>FvKSN</i> <i>FvTFL1</i>	Represe	Iwata <i>et al.</i> , 2012; Koskela <i>et al.</i> , 2012
	<i>FvFT1</i>	Indukce	Koskela <i>et al.</i> , 2012; Rantanen <i>et al.</i> , 2014
	<i>FvFT2</i> <i>FvFT3</i>	Indukce	Koskela <i>et al.</i> , 2012; Rantanen <i>et al.</i> , 2014
Růže (<i>Rosa</i> spp.)	<i>RoKSN</i>	Represe	Iwata <i>et al.</i> , 2012
	<i>RoFT</i>	Indukce	Randoux <i>et al.</i> , 2014

Pokračování tabulky č.1

Jabloň domácí (<i>Malus domestica</i>)	<i>MdTFL1-1</i> <i>MdTFL1-2</i>	Represe	Kotoda and Wada, 2005; Mimida <i>et al.</i> , 2009
	<i>MdFT1</i> <i>MdFT2</i>	Indukce	Kotoda <i>et al.</i> , 2010
	<i>MdCENa</i> <i>MdCENb</i>	Represe	Mimida <i>et al.</i> , 2009
Meruňka japonská (<i>Prunus mume</i>)	<i>PmFT</i>	Indukce	Esumi <i>et al.</i> , 2009
	<i>PmTFL1</i>	Represe	Esumi <i>et al.</i> , 2010
Broskvoň obecná (<i>Prunus persica</i>)	<i>PpTFL1</i>	Represe	Chen <i>et al.</i> , 2013
Hrušeň (<i>Pyrus spp.</i>)	<i>PpTFL1-1</i> <i>PpTFL1-2</i> <i>PcTFL1-1</i> <i>PcTFL1-2</i>	Represe	Esumi <i>et al.</i> , 2005; Freiman <i>et al.</i> , 2011; 2015
Hrušeň japonská (<i>Pyrus pyrifolia</i> Nakai)	<i>PpFT1a</i> <i>PpFT2a</i>	Indukce	Bai <i>et al.</i> , 2017
	<i>PpTFL1-1a</i> <i>PpTFL1-2a</i>	Represe	Bai <i>et al.</i> , 2017
Třešeň ptačí (<i>Prunus avium</i>)	<i>PavFT</i>	Indukce	Yarur <i>et al.</i> , 2016
Střemcha pozdní (<i>Prunus serotina</i>)	<i>PstTFL1</i>	Represe	Wang and Pijut, 2013

8 Seznam použité literatury

- Ahn, J. H., Miller, D., Winter, V. J., Banfield, M. J., Jeong, H. L., So, Y. Y., Henz, S. R., Brady, R. L. and Weigel, D. (2006) 'A divergent external loop confers antagonistic activity on floral regulators FT and TFL1', *EMBO Journal*, 25(3), pp. 605–614. doi: 10.1038/sj.emboj.7600950.
- Andrés, F. and Coupland, G. (2012) 'The genetic basis of flowering responses to seasonal cues', *Nature Reviews Genetics*, 13(9), pp. 627–639. doi: 10.1038/nrg3291.
- Azeez, A. and Sane, A. P. (2015) 'Photoperiodic growth control in perennial trees', *Plant Signaling and Behavior*, 10(12). doi: 10.1080/15592324.2015.1087631.
- Bai, S., Tuan, P. A., Saito, T., Ito, A., Ubi, B. E., Ban, Y. and Moriguchi, T. (2017) 'Repression of TERMINAL FLOWER1 primarily mediates floral induction in pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai) concomitant with change in gene expression of plant hormone-related genes and transcription factors', *Journal of Experimental Botany*, 68(17), pp. 4899–4914. doi: 10.1093/jxb/erx296.
- Banfield, M. J., Barker, J. J., Perry, A. C. F. and Brady, R. L. (1998) 'Function from structure? The crystal structure of human phosphatidylethanolamine-binding protein suggests a role in membrane signal transduction', *Structure*, 6(10), pp. 1245–1254. doi: 10.1016/S0969-2126(98)00125-7.
- Bastow, R., Mylne, J. S., Lister, C., Lippman, Z., Martienssen, R. A. and Dean, C. (2004) 'Vernalization requires epigenetic silencing of FLC by histone methylation', *Nature*, 427(6970), pp. 164–167. doi: 10.1038/nature02269.
- Batley, N. H. (2000) 'Aspects of seasonality.', *Journal of Experimental Botany*, 51(352), pp. 1769–1780. doi: 10.1093/jexbot/51.352.1769.
- Batley, N. H. and Tooke, F. (2002) 'Molecular control and variation in the floral transition', *Current Opinion in Plant Biology*, 5(1), pp. 62–68. doi: 10.1016/S1369-5266(01)00229-1.
- Bernier, G. and Périlleux, C. (2005) 'A physiological overview of the genetics of flowering time control', *Plant Biotechnology Journal*, 3(1), pp. 3–16. doi: 10.1111/j.1467-7652.2004.00114.x.
- Bielenberg, D. G., Wang, Y., Li, Z., Zhebentyayeva, T., Fan, S., Reighard, G. L., Scorza, R. and Abbott, A. G. (2008) 'Sequencing and annotation of the evergrowing locus in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] reveals a cluster of six MADS-box transcription factors as candidate genes for regulation of terminal bud formation', *Tree Genetics and Genomes*, 4(3), pp. 495–507. doi: 10.1007/s11295-007-0126-9.
- Böhlenius, H., Huang, T., Charbonnel-Campaa, L., Brunner, A. M., Jansson, S., Strauss, S. H. and Nilsson, O. (2006) 'CO/FT regulatory module controls timing of flowering and seasonal growth cessation in trees', *Science*, 312(5776), pp. 1040–1043. doi: 10.1126/science.1126038.

- Bradley, D., Ratcliffe, O., Vincent, C., Carpenter, R. and Coen, E. (1997) 'Inflorescence commitment and architecture in Arabidopsis.', *Science*, 275(January), pp. 80–83.
- Conti, L. and Bradley, D. (2007) 'TERMINAL FLOWER1 Is a Mobile Signal Controlling Arabidopsis Architecture', *the Plant Cell Online*, 19(3), pp. 767–778. doi: 10.1105/tpc.106.049767.
- Cooke, J. E. K., Eriksson, M. E. and Junttila, O. (2012) 'The dynamic nature of bud dormancy in trees: environmental control and molecular mechanisms', *Plant, Cell & Environment*, 35(10), pp. 1707–1728. doi: 10.1111/j.1365-3040.2012.02552.x.
- Corbesier, L., Vincent, C., Jang, S., Fornara, F., Fan, Q., Searle, I., Giakountis, A., Farrona, S., Gissot, L., Turnbull, C. and Coupland, G. (2007) 'FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of Arabidopsis', *Science*, 316(5827), pp. 1030–1033. doi: 10.1126/science.1141752.
- Couvillon, G. A. and Erez, A. (1985) 'Influence of prolonged exposure to chilling temperatures on bud break and heat requirement for bloom of several fruit species', *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 4(110), pp. 47–50. doi: 10.1016/0304-4238(90)90037-F.
- Cremer, F., Lönnig, W. E., Saedler, H. and Huijser, P. (2001) 'The delayed terminal flower phenotype is caused by a conditional mutation in the CENTRORADIALIS gene of snapdragon.', *Plant physiology*, 126(July), pp. 1031–1041. doi: 10.1104/pp.126.3.1031.
- Danilevskaya, O. N., Meng, X. and Ananiev, E. V. (2010) 'Concerted Modification of Flowering Time and Inflorescence Architecture by Ectopic Expression of TFL1-Like Genes in Maize', *Plant Physiology*, 153(1), pp. 238–251. doi: 10.1104/pp.110.154211.
- Davenport, T. L., Ying, Z., Kulkarni, V. and White, T. L. (2006) 'Evidence for a translocatable florigenic promoter in mango', *Scientia Horticulturae*, 110(2), pp. 150–159. doi: 10.1016/j.scienta.2006.06.029.
- Esumi, T., Hagihara, C., Kitamura, Y., Yamane, H. and Tao, R. (2009) 'Identification of an FT ortholog in Japanese apricot (*Prunus mume* Sieb. et Zucc.)', *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 84(2), pp. 149–154. doi: 10.1080/14620316.2009.11512496.
- Esumi, T., Kitamura, Y., Hagihara, C., Yamane, H. and Tao, R. (2010) 'Identification of a TFL1 ortholog in Japanese apricot (*Prunus mume* Sieb. et Zucc.)', *Scientia Horticulturae*. Elsevier B.V., 125(4), pp. 608–616. doi: 10.1016/j.scienta.2010.05.016.
- Esumi, T., Tao, R. and Yonemori, K. (2005) 'Isolation of LEAFY and TERMINAL FLOWER 1 homologues from six fruit tree species in the subfamily Maloideae of the Rosaceae', *Sexual Plant Reproduction*, 17(6), pp. 277–287. doi: 10.1007/s00497-004-0239-3.
- Fadón, E., Herrero, M. and Rodrigo, J. (2015) 'Flower development in sweet cherry framed in the BBCH scale', *Scientia Horticulturae*. Elsevier B.V., 192, pp. 141–147. doi: 10.1016/j.scienta.2015.05.027.

- Foster, T., Johnston, R. and Seleznyova, A. (2003) 'A morphological and quantitative characterization of early floral development in apple (*Malus x domestica* Borkh.)', *Annals of Botany*, 92(2), pp. 199–206. doi: 10.1093/aob/mcgl20.
- Freiman, A., Golobovitch, S., Yablovitz, Z., Belausov, E., Dahan, Y., Peer, R., Avraham, L., Freiman, Z., Evenor, D., Reuveni, M., Sobolev, V., Shahak, Y., Samach, A. and Flaishman, M. A. (2015) 'Expression of flowering locus T2 transgene from *Pyrus communis* L. delays dormancy and leaf senescence in *Malus x domestica* Borkh, and causes early flowering in tobacco', *Plant Science*, 241, pp. 164–176. doi: 10.1016/j.plantsci.2015.09.012.
- Freiman, A., Shlizerman, L., Golobovitch, S., Yablovitz, Z., Korchinsky, R. and Le Roux, P. M. (2011) 'Development of a transgenic early flowering pear (*Pyrus communis* L.) genotype by RNAi silencing of PcTFL1-1 and PcTFL1-2', *Planta*, 235(6), pp. 1239–1251. doi: 10.1007/s00425-011-1571-0.
- Giakountis, A. and Coupland, G. (2008) 'Phloem transport of flowering signals', *Current Opinion in Plant Biology*, 11(6), pp. 687–694. doi: 10.1016/j.pbi.2008.10.003.
- Hanzawa, Y., Money, T. and Bradley, D. (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*, 102(21), pp. 7748–7753. doi: 10.1073/pnas.0500932102.
- Hättasch, C., Flachowsky, H., Kapturska, D. and Hanke, M. V. (2008) 'Isolation of flowering genes and seasonal changes in their transcript levels related to flower induction and initiation in apple (*Malus domestica*)', *Tree Physiology*, 28(10), pp. 1459–1466. doi: 10.1093/treephys/28.10.1459.
- Heide, O. M. and Prestrud, A. K. (2005) 'Low temperature, but not photoperiod, controls growth cessation and dormancy induction and release in apple and pear', *Tree Physiology*, 25(1), pp. 109–114. doi: 10.1093/treephys/25.1.109.
- Helliwell, C. A., Wood, C. C., Robertson, M., James Peacock, W. and Dennis, E. S. (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*, 46(2), pp. 183–192. doi: 10.1111/j.1365-313X.2006.02686.x.
- Ho, W. W. H. and Weigel, D. (2014) 'Structural Features Determining Flower-Promoting Activity of Arabidopsis FLOWERING LOCUS T', *The Plant Cell*, 26(2), pp. 552–564. doi: 10.1105/tpc.113.115220.
- Horvath, D. P., Anderson, J. V., Chao, W. S. and Foley, M. E. (2003) 'Knowing when to grow: Signals regulating bud dormancy', *Trends in Plant Science*, 8(11), pp. 534–540. doi: 10.1016/j.tplants.2003.09.013.
- Hsu, C.-Y., Adams, J. P., Kim, H., No, K., Ma, C., Strauss, S. H., Drnevich, J., Vandervelde, L., Ellis, J. D., Rice, B. M., Wickett, N., Gunter, L. E., Tuskan, G. A., Brunner, A. M., Page, G. P., Barakat, A., Carlson, J. E., DePamphilis, C. W., Luthe, D. S. and Yuceer, C. (2011) 'FLOWERING LOCUS T duplication coordinates reproductive and vegetative growth in perennial poplar', *Proceedings of the National Academy of Sciences*,

108(26), pp. 10756–10761. doi: 10.1073/pnas.1104713108.

Huang, N. C., Jane, W. N., Chen, J. and Yu, T. S. (2012) ‘Arabidopsis thaliana CENTRORADIALIS homologue (ATC) acts systemically to inhibit floral initiation in Arabidopsis’, *Plant Journal*, 72(2), pp. 175–184. doi: 10.1111/j.1365-313X.2012.05076.x.

Huang, T., Bohlenius, H., Eriksson, S., Parcy, F. and Nilsson, O. (2005) ‘The mRNA of the Arabidopsis gene FT moves from leaf to shoot apex and induces flowering’, *Science*, 309, pp. 1694–1696. doi: 10.1126/science.1117768.

Chardon, F. and Damerval, C. (2005) ‘Phylogenomic analysis of the PEBP gene family in cereals’, *Journal of Molecular Evolution*, 61(5), pp. 579–590. doi: 10.1007/s00239-004-0179-4.

Chen, Y., Jiang, P., Thammannagowda, S., Liang, H. and Wilde, H. D. (2013) ‘Characterization of Peach TFL1 and Comparison with FT/TFL1 Gene Families of the Rosaceae’, *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 138(1), pp. 12–17.

Ikegami, H., Nogata, H., Inoue, Y., Himeno, S., Yakushiji, H. and Hirata, C. (2013) ‘Expression of FcFT1,a FLOWERING LOCUS T-like gene, is regulated by light and associated with inflorescence differentiation in fig (*Ficus carica* L.)’, *BMC Plant Biology*, 13(216). doi: 10.1186/1471-2229-13-216.

Iwata, H., Gaston, A., Remay, A., Thouroude, T., Jeauffre, J., Kawamura, K., Oyant, L. H. Saint, Araki, T., Denoyes, B. and Foucher, F. (2012) ‘The TFL1 homologue KSN is a regulator of continuous flowering in rose and strawberry’, *Plant Journal*, 69(1), pp. 116–125. doi: 10.1111/j.1365-313X.2011.04776.x.

Jiménez, S., Reighard, G. L. and Bielenberg, D. G. (2010) ‘Gene expression of DAM5 and DAM6 is suppressed by chilling temperatures and inversely correlated with bud break rate’, *Plant Molecular Biology*, 73(1–2), pp. 157–167. doi: 10.1007/s11103-010-9608-5.

Kang, X., Zhou, Y., Sun, X. and Ni, M. (2007) ‘Hypersensitive to red and blue 1 and its C-terminal regulatory function control FLOWERING LOCUS T expression’, *Plant Journal*, 52(5), pp. 937–948. doi: 10.1111/j.1365-313X.2007.03295.x.

Karlgren, A., Gyllenstrand, N., Kallman, T., Sundstrom, J. F., Moore, D., Lascoux, M. and Lagercrantz, U. (2011) ‘Evolution of the PEBP Gene Family in Plants: Functional Diversification in Seed Plant Evolution’, *Plant Physiology*, 156(4), pp. 1967–1977. doi: 10.1104/pp.111.176206.

Kobayashi, Y., Kaya, H., Goto, K., Iwabuchi, M. and Araki, T. (1999) ‘A pair of related genes with antagonistic roles in mediating flowering signals’, *Science*, 286(5446), pp. 1960–1962. doi: 10.1126/science.286.5446.1960.

Koskela, E. A., Mouhu, K., Albani, M. C., Kurokura, T., Rantanen, M., Sargent, D. J., Battey, N. H., Coupland, G., Elomaa, P. and Hytonen, T. (2012) ‘Mutation in TERMINAL FLOWER1 Reverses the Photoperiodic Requirement for Flowering in the Wild Strawberry *Fragaria vesca*’, *Plant Physiology*, 159(3), pp. 1043–1054. doi: 10.1104/pp.112.196659.

- Kotoda, N., Hayashi, H., Suzuki, M., Igarashi, M., Hatsuyama, Y., Kidou, S. I., Igasaki, T., Nishiguchi, M., Yano, K., Shimizu, T., Takahashi, S., Iwanami, H., Moriya, S. and Abe, K. (2010) 'Molecular characterization of flowering LOCUS t-like genes of apple (*malus × domestica* borkh.)', *Plant and Cell Physiology*, 51(4), pp. 561–575. doi: 10.1093/pcp/pcq021.
- Kotoda, N., Iwanami, H., Takahashi, S. and Abe, K. (2006) 'Antisense expression of MdTFL1, a TFL1-like gene, reduces the juvenile phase in apple', *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 131(1), pp. 74–81.
- Kotoda, N. and Wada, M. (2005) 'MdTFL1, a TFL1-like gene of apple, retards the transition from the vegetative to reproductive phase in transgenic Arabidopsis', *Plant Science*, 168(1), pp. 95–104. doi: 10.1016/j.plantsci.2004.07.024.
- Lei, H., Su, S., Ma, L., Wen, Y. and Wang, X. (2017) 'Molecular cloning and functional characterization of CoFT1, a homolog of FLOWERING LOCUS T (FT) from *Camellia oleifera*', *Gene*. Elsevier, 626(December 2016), pp. 215–226. doi: 10.1016/j.gene.2017.05.044.
- Leida, C., Conejero, A., Arbona, V., Gómez-Cadenas, A., Llácer, G., Badenes, M. L. and Ríos, G. (2012) 'Chilling-dependent release of seed and bud dormancy in peach associates to common changes in gene expression', *PLoS ONE*, 7(5), pp. 1–10. doi: 10.1371/journal.pone.0035777.
- Li, Z., Reighard, G. L., Abbott, A. G. and Bielenberg, D. G. (2009) 'Dormancy-associated MADS genes from the EVG locus of peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] have distinct seasonal and photoperiodic expression patterns', *Journal of Experimental Botany*, 60(12), pp. 3521–3530. doi: 10.1093/jxb/erp195.
- Lifschitz, E., Eviatar, T., Rozman, A., Shalit, A., Goldshmidt, A., Amsellem, Z., Alvarez, J. P. and Eshed, Y. (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*, 103(16), pp. 6398–6403. doi: 10.1073/pnas.0601620103.
- Martín Trillo, M. and Martínez Zapater, J. M. (2002) 'Growing up fast: Manipulating the generation time of trees', *Current Opinion in Biotechnology*, 13(2), pp. 151–155. doi: 10.1016/S0958-1669(02)00305-1.
- Mathieu, J., Warthmann, N., Küttner, F. and Schmid, M. (2007) 'Export of FT Protein from Phloem Companion Cells Is Sufficient for Floral Induction in Arabidopsis', *Current Biology*, 17(12), pp. 1055–1060. doi: 10.1016/j.cub.2007.05.009.
- Matsuda, N., Ikeda, K., Kurosaka, M., Takashina, T., Isuzugawa, K., Endo, T. and Omura, M. (2009) 'Early Flowering Phenotype in Transgenic Pears (*Pyrus communis* L.) Expressing the CiFT Gene', *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 78(4), pp. 410–416. doi: 10.2503/jjshs1.78.410.
- McGarry, R. C. and Ayre, B. G. (2012) 'Manipulating plant architecture with members of the CETS gene family', *Plant Science*, 188–189, pp. 71–81. doi: 10.1016/j.plantsci.2012.03.002.

- Michaels, S. D. and Amasino, R. M. (2000) 'Memories of winter: Vernalization and the competence to flower', *Plant, Cell and Environment*, 23(11), pp. 1145–1153. doi: 10.1046/j.1365-3040.2000.00643.x.
- Mimida, N., Komori, S., Suzuki, A. and Wada, M. (2013) 'Functions of the apple TFL1/FT orthologs in phase transition', *Scientia Horticulturae*. Elsevier B.V., 156, pp. 106–112. doi: 10.1016/j.scienta.2013.04.001.
- Mimida, N., Kotoda, N., Ueda, T., Igarashi, M., Hatsuyama, Y., Iwanami, H., Moriya, S. and Abe, K. (2009) 'Four TFL1/CEN-like genes on distinct linkage groups show different expression patterns to regulate vegetative and reproductive development in apple (*Malus x domestica* Borkh.)', *Plant and Cell Physiology*, 50(2), pp. 394–412. doi: 10.1093/pcp/pcp001.
- Mimida, N., Li, J., Zhang, C., Moriya, S., Moriya-Tanaka, Y., Iwanami, H., Honda, C., Oshino, H., Takagishi, K., Suzuki, A., Komori, S. and Wada, M. (2012) 'Divergence of TERMINAL FLOWER1 -like genes in Rosaceae', *Biologia Plantarum*, 56(3), pp. 465–472. doi: 10.1007/s10535-012-0113-3.
- Mimida, N., Oshino, H., Li, J., Zhang, C., Takagishi, K., Moriya-Tanaka, Y., Iwanami, H., Honda, C., Suzuki, A., Komori, S. and Wada, M. (2011) 'Effects of the plant growth regulators on expression of MdTFL1 promoter fused β -glucuronidase (GUS) reporter gene in apple (*Malus* spp.) tissues in vitro', *Plant Biotechnology*, 28(5), pp. 503–508. doi: 10.5511/plantbiotechnology.11.0909a.
- Mohamed, R., Wang, C. T., Ma, C., Shevchenko, O., Dye, S. J., Puzey, J. R., Etherington, E., Sheng, X., Meilan, R., Strauss, S. H. and Brunner, A. M. (2010) 'Populus CEN/TFL1 regulates first onset of flowering, axillary meristem identity and dormancy release in Populus', *Plant Journal*, 62(4), pp. 674–688. doi: 10.1111/j.1365-313X.2010.04185.x.
- Nakano, Y., Higuchi, Y., Yoshida, Y. and Hisamatsu, T. (2015a) 'Environmental responses of the FT/TFL1 gene family and their involvement in flower induction in *Fragaria*×*ananassa*', *Journal of Plant Physiology*. Elsevier GmbH., 177, pp. 60–66. doi: 10.1016/j.jplph.2015.01.007.
- Nakano, Y., Higuchi, Y., Yoshida, Y. and Hisamatsu, T. (2015b) 'Environmental responses of the FT/TFL1 gene family and their involvement in flower induction in *Fragaria*×*ananassa*', *Journal of Plant Physiology*, 177, pp. 60–66. doi: 10.1016/j.jplph.2015.01.007.
- Notaguchi, M., Higashiyama, T. and Suzuki, T. (2014) 'Identification of mRNAs that move over long distances using an RNA-seq analysis of *Arabidopsis*/*Nicotiana benthamiana* heterografts', *Plant and Cell Physiology*, 56(2), pp. 311–321. doi: 10.1093/pcp/pcu210.
- Oliver, S. N., Finnegan, E. J., Dennis, E. S., Peacock, W. J. and Trevaskis, B. (2009) 'Vernalization-induced flowering in cereals is associated with changes in histone methylation at the VERNALIZATION1 gene', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(20), pp. 8386–8391. doi: 10.1073/pnas.0903566106.
- Olsen, J. E. (2010) 'Light and temperature sensing and signaling in induction of bud dormancy in woody plants', *Plant Molecular Biology*, 73(1–2), pp. 37–47. doi: 10.1007/s11103-010-9620-9.

- Pillitteri, L. J., Lovatt, C. J. and Walling, L. L. (2004) 'Isolation and Characterization of a TERMINAL FLOWER Homolog and Its Correlation with Juvenility in Citrus Published by: American Society of Plant Biologists (ASPB) Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/4356512> REFERENCES Linked references are availa', 135(3), pp. 1540–1551. doi: 10.1104/pp.103.036178.inflorescence.
- Pin, P. A., Benlloch, R., Bonnet, D., Wremmerth-Weich, E., Kraft, T., Gielen, J. J. L. and Nilsson, O. (2010) 'An antagonistic pair of FT homologs mediates the control of flowering time in sugar beet.', *Science*, 330(6009), pp. 1397–1400. doi: 10.1126/science.1197004.
- Pnueli, L., Gutfinger, T., Hareven, D., Ben-Naim, O., Ron, N., Adir, N. and Lifschitz, E. (2001) 'Tomato SP-Interacting Proteins Define a Conserved Signaling System That Regulates Shoot Architecture and Flowering', *The Plant cell*, 13(12), pp. 2687–2702. doi: 10.1105/tpc.010293.
- Purwestri, Y. A., Ogaki, Y., Tamaki, S., Tsuji, H. and Shimamoto, K. (2009) 'The 14-3-3 protein GF14c acts as a negative regulator of flowering in rice by interacting with the florigen Hd3a', *Plant and Cell Physiology*, 50(3), pp. 429–438. doi: 10.1093/pcp/pcp012.
- Randoux, M., Davière, J. M., Jeauffre, J., Thouroude, T., Pierre, S., Toualbia, Y., Perrotte, J., Reynoird, J. P., Jammes, M. J., Hibrand-Saint Oyant, L. and Foucher, F. (2014) 'RoKSN, a floral repressor, forms protein complexes with RoFD and RoFT to regulate vegetative and reproductive development in rose', *New Phytologist*, 202(1), pp. 161–173. doi: 10.1111/nph.12625.
- Rinne, P. L. H., Welling, A., Vahala, J., Ripel, L., Ruonala, R., Kangasjärvi, J. and van der Schoot, C. (2011) 'Chilling of Dormant Buds Hyperinduces FLOWERING LOCUS T and Recruits GA-Inducible 1,3-β-Glucanases to Reopen Signal Conduits and Release Dormancy in Populus', *The Plant Cell*, 23(1), pp. 130–146. doi: 10.1105/tpc.110.081307.
- Rohde, A. and Bhalerao, R. P. (2007) 'Plant dormancy in the perennial context', *Trends in Plant Science*, 12(5), pp. 217–223. doi: 10.1016/j.tplants.2007.03.012.
- Romera-Branchat, M., Andrés, F. and Coupland, G. (2014) 'Flowering responses to seasonal cues: What's new?', *Current Opinion in Plant Biology*, 21, pp. 120–127. doi: 10.1016/j.pbi.2014.07.006.
- Ruttink, T., Arend, M., Morreel, K., Storme, V., Rombauts, S., Fromm, J., Bhalerao, R. P., Boerjan, W. and Rohde, A. (2007) 'A Molecular Timetable for Apical Bud Formation and Dormancy Induction in Poplar', *the Plant Cell Online*, 19(8), pp. 2370–2390. doi: 10.1105/tpc.107.052811.
- Santamaría, M. E., Rodríguez, R., Cañal, M. J. and Toorop, P. E. (2011) 'Transcriptome analysis of chestnut (*Castanea sativa*) tree buds suggests a putative role for epigenetic control of bud dormancy', *Annals of Botany*, 108(3), pp. 485–498. doi: 10.1093/aob/mcr185.
- Searle, I., He, Y., Turck, F., Vincent, C., Fornara, F., Kröber, S., Amasino, R. A. and Coupland, G. (2006) 'The transcription factor FLC confers a flowering response to vernalization by repressing meristem competence and

systemic signaling in Arabidopsis', *Genes and Development*, 20(7), pp. 898–912. doi: 10.1101/gad.373506.

Shalit, A., Rozman, A., Goldshmidt, A., Alvarez, J. P., Bowman, J. L., Eshed, Y. and Lifschitz, E. (2009) 'The flowering hormone florigen functions as a general systemic regulator of growth and termination', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(20), pp. 8392–8397. doi: 10.1073/pnas.0810810106.

Sohn, E. J., Rojas-Pierce, M., Pan, S., Carter, C., Serrano-Mislata, A., Madueño, F., Rojo, E., Surpin, M. and Raikhel, N. V (2007) 'The shoot meristem identity gene TFL1 is involved in flower development and trafficking to the protein storage vacuole.', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(35), pp. 18801–18806. doi: 10.1073/pnas.0708236104.

Song, Y. H., Ito, S. and Imaizumi, T. (2013) 'Flowering time regulation: Photoperiod- and temperature-sensing in leaves', *Trends in Plant Science*, 18(10), pp. 575–583. doi: 10.1016/j.tplants.2013.05.003.

Taoka, K. I., Ohki, I., Tsuji, H., Furuita, K., Hayashi, K., Yanase, T., Yamaguchi, M., Nakashima, C., Purwestri, Y. A., Tamaki, S., Ogaki, Y., Shimada, C., Nakagawa, A., Kojima, C. and Shimamoto, K. (2011) '14-3-3 proteins act as intracellular receptors for rice Hd3a florigen', *Nature*, 476(7360), pp. 332–335. doi: 10.1038/nature10272.

Turnbull, C. (2011) 'Long-distance regulation of flowering time', *Journal of Experimental Botany*, 62(13), pp. 4399–4413. doi: 10.1093/jxb/err191.

Valiente, J. I. and Albrigo, L. G. (2004) 'Flower Bud Induction of Sweet Orange Trees [*Citrus sinensis* (L .) Osbeck]: Effect of Low Temperatures , Crop Load , and Bud Age', *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 129(2), pp. 158–164.

Walton, E. F., Fowke, P. J., Weis, K. and McLeay, P. L. (1997) 'Shoot axillary bud morphogenesis in kiwifruit (*Actinidia deliciosa*)', *Annals of Botany*, 80(1), pp. 13–21. doi: 10.1006/anbo.1996.0381.

Wang, R., Albani, M. C., Vincent, C., Bergonzi, S., Luan, M., Bai, Y., Kiefer, C., Castillo, R. and Coupland, G. (2011) 'Aa TFL1 Confers an Age-Dependent Response to Vernalization in Perennial *Arabis alpina*', *The Plant Cell*, 23(4), pp. 1307–1321. doi: 10.1105/tpc.111.083451.

Wang, R., Farrona, S., Vincent, C., Joecker, A., Schoof, H., Turck, F., Alonso-Blanco, C., Coupland, G. and Albani, M. C. (2009) 'PEP1 regulates perennial flowering in *Arabis alpina*', *Nature*. Nature Publishing Group, 459(7245), pp. 423–427. doi: 10.1038/nature07988.

Wang, Y. and Pijut, P. M. (2013) 'Isolation and characterization of a TERMINAL FLOWER 1 homolog from *Prunus serotina* Ehrh', *Tree Physiology*, 33(8), pp. 855–865. doi: 10.1093/treephys/tpt051.

Wang, Z., Yang, R., Devisetty, U. K., Maloof, J. N., Zuo, Y., Li, J., Shen, Y., Zhao, J., Bao, M. and Ning, G. (2017) 'The Divergence of Flowering Time Modulated by FT/TFL1 Is Independent to Their Interaction and Binding Activities', *Frontiers in Plant Science*, 8(May), pp. 1–16. doi: 10.3389/fpls.2017.00697.

- Wellmer, F. and Riechmann, J. L. (2010) 'Gene networks controlling the initiation of flower development', *Trends in Genetics*, 26(12), pp. 519–527. doi: 10.1016/j.tig.2010.09.001.
- Wigge, P. a, Kim, M. C., Jaeger, K. E., Busch, W., Schmid, M., Lohmann, J. U. and Weigel, D. (2005) 'Integration of Spatial and Temporal Information During Floral Induction in Arabidopsis.', *Science*, 309(5737), pp. 1056–9. doi: 10.1126/science.1114358.
- Wood, C. C., Robertson, M., Tanner, G., Peacock, W. J., Dennis, E. S. and Helliwell, C. A. (2006) 'The Arabidopsis thaliana vernalization response requires a polycomb-like protein complex that also includes VERNALIZATION INSENSITIVE 3', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(39), pp. 14631–14636. doi: 10.1073/pnas.0606385103.
- Yamaguchi, A., Kobayashi, Y., Goto, K., Abe, M. and Araki, T. (2005) 'TWIN SISTER of FT (TSF) acts as a floral pathway integrator redundantly with FT', *Plant and Cell Physiology*, 46(8), pp. 1175–1189. doi: 10.1093/pcp/pci151.
- Yamane, H., Kashiwa, Y., Ooka, T., Tao, R. and Yonemori, K. (2008) 'Suppression Subtractive Hybridization and Differential Screening Reveals Endodormancy-associated Expression of an SVP/AGL24-type MADS-box Gene in Lateral Vegetative Buds of Japanese Apricot', *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 133(5), pp. 708–716.
- Yarur, A., Soto, E., León, G. and Almeida, A. M. (2016) 'The sweet cherry (*Prunus avium*) FLOWERING LOCUS T gene is expressed during floral bud determination and can promote flowering in a winter-annual Arabidopsis accession', *Plant Reproduction*, 29(4), pp. 311–322. doi: 10.1007/s00497-016-0296-4.
- Zeevaart, J. A. (2006) 'Florigen Coming of Age after 70 Years.', *Plant Cell*, 18(8), pp. 1783–1789. doi: 10.1105/tpc.106.043513.