

EMIL STEFAŃCZYK**JADWIGA ŚLIWKA**

Pracownia Badania Odporności na Grzyby i Bakterie

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin — Państwowy Instytut Badawczy, Młochów

Wpływ fotoperiodu na biologię ziemniaka*

Effect of photoperiod on potato biology

Cykl życiowy wielu roślin powiązany jest z porami roku, których zmiana sygnalizowana jest przez zmieniającą się długość dnia. Roślinne fotoreceptory, reagujące na światło fotomorfogenetycznie aktywne lub jego brak, umożliwiają roślinom odbiór sygnału o zmieniających się warunkach. Długość fotoperiodu jest istotnym czynnikiem regulującym procesy rozwojowe również w przypadku ziemniaka. W przeglądzie podsumowano wiedzę z dotychczasowych badań nad wpływem fotoperiodu na biologię rodzaju *Solanum*. Począwszy od udomowiania ziemniaka w odmiennych od miejsca pochodzenia szerokościach geograficznych, omówiono wpływ długości dnia na kwitnienie, tuberyzację oraz odporność na *Phytophthora infestans*, organizm powodujący najważniejszą pod względem ekonomicznym chorobę ziemniaka. Wybrane procesy życiowe stanowią najistotniejsze elementy biologii ziemniaka, ponieważ dotyczą jego zdolności do przetrwania i dalszego rozmnażania w zróżnicowanym środowisku.

Słowa kluczowe: CONSTANS, FLOWERING LOCUS T, fotoperiod, kwitnienie, *Phytophthora infestans*, *Solanum*, tuberyzacja

The life cycle of many plants is connected with seasons and their change is perceived by a day-length change. Plant photoreceptors responding to the presence of photomorphogenetically active light, mainly phytochromes, let plants perceive changing conditions. The length of photoperiod is also an essential factor in case of potato. In this review the knowledge obtained from previous studies on the influence of photoperiod on *Solanum* species was summarized. Beginning with domestication of a potato in latitudes different than the place of origin, an influence of a day-length on flowering, tuberization and resistance to *Phytophthora infestans* was described. The life processes chosen in this review are among the most important ones, because they allow surviving and further reproducing of potato in diverse environments.

Key words: CONSTANS, flowering, FLOWERING LOCUS T, photoperiod, *Phytophthora infestans*, *Solanum*, tuberization

* Praca sfinansowana przez NCBiR grant LIDER/06/82/L-1/09/NCBiR/2010

WSTĘP

Ziemniak wywodzi się z górzystych terenów Ameryki Południowej, gdzie udomowiony został około 7000 lat temu (Hawkes, 1990). Przodkami obecnie uprawianego *Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum* są dzikie gatunki ziemniaka występujące w pasmie Andów — od zachodniej Wenezueli po północną Argentynę oraz południową część Chile. Gatunki te różnicowane są pod względem morfologii i poziomu ploidalności — od diploidalnych po heksaploidalne. Badania polimorfizmu długości powielonych fragmentów DNA (AFLP) opublikowane w 2005 roku przez Spoonera i współpracowników wykazały, że wszystkie gatunki ziemniaka mają wspólnego przodka w kompleksie *Solanum brevicaule*, na który składa się około dwudziestu, morfologicznie podobnych, dzikich taksonów. Z kolei Hawkes (1990), na podstawie badań molekularnych i morfologicznych, przytacza cztery dzikie gatunki (*S. acaule*, *S. sparsipilum*, *S. leptophyes* oraz *S. megistacrolobum*) jako przodków uprawianych dziś gatunków.

Ze względu na wysoką wartość odżywczą bulw, a także wysokie plony i możliwość uprawy w większości rejonów świata, ziemniak stał się jedną z najważniejszych roślin uprawnych na świecie. Ponieważ bulwy ziemniaka są częścią użytkową tej rośliny oraz są stosowane jako materiał siewny, procesy związane z ich zawiązywaniem, przechowywaniem oraz kiełkowaniem były dokładnie studiowane. Szczególnie tworzenie bulw, czyli tuberyzacja, podlega silnemu wpływowi fotoperiodu, co zostanie omówione w dalszej części artykułu. Ponadto zostanie omówiony mechanizm odbierania sygnału długości dnia, jego dalsze przesyłanie w postaci sygnału indukcji kwitnienia i tuberyzacji, a także wpływ fotoperiodu na odporność na *Phytophthora infestans*. Związek pomiędzy odpornością na tego patogena, a przystosowaniem do tworzenia bulw w warunkach dnia długiego, choć intensywnie badany, pozostaje wciąż niewyjaśniony i utrudnia hodowcom uzyskanie wczesnych i odpornych odmian ziemniaka. Celem artykułu było zestawienie najnowszych wyników badań w tej dziedzinie, uzyskanych w różnych ośrodkach badawczych.

RÓWNIKOWE POCHODZENIE ZIEMNIAKA

Pierwotnie ziemniak został wprowadzony do uprawy w pobliżu równika na dużych wysokościach, gdzie długość dnia wynosi 12 godzin, a temperatury w nocy są niskie. Andyjskie formy ziemniaka (*S. tuberosum* subsp. *andigena*), przystosowane do tych warunków, w wyższych temperaturach na terenach nizinnych, czy też w czasie długich, letnich dni klimatu umiarkowanego, tuberyzują słabo lub wcale. Trwająca kilka stuleci selekcja osobników podgatunku *andigena* przystosowanych do warunków panujących na nizinach południowego Chile i, później, w północnej Europie, zakończyła się pod koniec XVIII wieku i umożliwiła dalszą propagację nowego podgatunku ziemniaka (*S. tuberosum* subsp. *tuberosum*) we wschodniej i centralnej Europie (Hawkes, 1990).

Warunki dnia krótkiego (SD — short day; 8–10 h światła) indukują formowanie bulw we wszystkich genotypach ziemniaka, choć istnieją znaczne różnice w stopniu, w jakim sygnał ten wymagany jest do indukcji (Snyder i Ewing, 1989). Niektóre gatunki ziemniaka (*S. tuberosum* subsp. *andigena*, czy *S. demissum*) wytwarzają bulwy wyłącznie w czasie

dnia krótkiego, podczas gdy w warunkach dnia długiego (LD — long day; 16 h światła) oraz dnia krótkiego z impulsem światła w okresie nocnym (NB — night break), nie tuberyzują. Brak tuberyzacji w warunkach dnia krótkiego z impulsem światła w okresie nocnym to dowód na to, że to nieprzerwany okres ciemności podczas długiej nocy jest czynnikiem indukującym tuberyzację (Rodríguez-Falcón i in., 2006). Sygnał indukujący tuberyzację wymagany jest w odpowiedniej liczbie cykli dobowych o długim okresie nocy. Struik i Ewing (1995) opisują, iż liczba tuberyzujących roślin ziemniaka wzrasta wraz z liczbą cykli fotoperiodu indukującego.

ODBIERANIE SYGNAŁU DŁUGOŚCI DNIA

Fotoperiodyzm, jako fizjologiczna reakcja organizmu na długość trwania następujących po sobie w cyklu dobowym okresów ciemności i światła, opisany został szczegółowo w latach 20. XX wieku (Garner i Allard, 1920 i 1923). Kolejne badania z lat 50. XX wieku (Gregory, 1956; Chapman, 1958 za: Rodríguez-Falcón i in., 2006) wskazały liście jako miejsce odbioru bodźców fotoperiodycznych: przeprowadzono eksperyment, w którym pędy ziemniaka podgatunku *andigena* rosnącego w warunkach krótkiego dnia przeszczepiono na podkładki rosnące w warunkach długiego dnia w wyniku czego doszło do zawiązywania bulw. W odwrotnym układzie doświadczenia, gdy użyto pędów roślin rosnących w warunkach dnia długiego i podkładek uprawianych przy dniu krótkim, nie dochodziło do indukcji tuberyzacji. Wynik eksperymentu świadczy o tym, że warunki indukujące tworzenie bulw rejestrowane są w liściach, gdzie następnie odbywa się wytworzenie stymulanta, przesłanie go do podkładki i ostatecznie dochodzi do indukcji tuberyzacji.

Receptorami światła morfogenetycznie aktywnego u roślin są fitochromy i kryptochromy. W ziemniaku scharakteryzowano dwa geny kodujące fitochromy: PHYA oraz PHYB (Heyer i Gatz, 1992 a i 1992 b). W doświadczeniach nad de-etiolacją wykazano, że PHYA jest receptorem dalekiej czerwieni, zaś PHYB światła czerwonego (Cantón i Quail, 1999). Kryptochrom, receptor światła niebieskiego, jest u ziemniaka kodowany przez gen CRY (Somers i in., 1998). Fotoreceptory, pochłaniając kwanty światła odpowiedniej długości, zmieniają się w formę aktywną i przemieszczają z cytozolu do jądra komórkowego, gdzie prawdopodobnie biorą udział w regulacji ekspresji genów poprzez swą aktywność kinazową (Reed, 1999). PHYB pełni funkcję w percepcji zmian w długości dnia, co zostało dowiedzione w eksperymencie, w którym roślinie podgatunku *andigena* wyciszono gen kodujący fitochrom B. Rośliny te były praktycznie niewrażliwe na długość dnia i zawiązywały bulwy bardzo wcześnie niezależnie od fotoperiodu (Jackson i in., 1996 za: Rodríguez-Falcón i in., 2006). Obserwacje te są zgodne z modelem, w którym PHYB w warunkach nieindukujących (SD+NB, LD) działa jako represor ścieżki promującej tuberyzację. Ponadto przeszczepienie zrazu rośliny z wyciszonym genem PHYB na podkładkę rośliny odmiany dzikiej indukowało tuberyzację w warunkach SD+NB i LD. Nie zaobserwowano zaś formowania bulw po przeszczepieniu zrazu z rośliny z aktywnym genem PHYB na podkładkę rośliny dzikiej (Jackson i in., 1998 za: Rodríguez-Falcón i in., 2006). Podsumowując, bodziec indukujący tuberyzację wytwarzany jest w liściach w

sposób ciągły, a PHYB w warunkach LD działa jako inhibitor syntezy induktora, jednak mechanizm tej negatywnej regulacji ciągle pozostaje nieznan.

Funkcję fitochromu A w kontekście długości dnia zbadano wykorzystując linie ziemniaka o obniżonej ekspresji PHYA. Wydłużenie dnia o 6 h przy użyciu światła czerwonego (R) oraz dalekiej czerwieni (FR) przyczyniło się do opóźnienia formowania bulw w niezmodyfikowanych roślinach kontrolnych, nie miało zaś wpływu na linie z obniżoną ekspresją PHYA, co potwierdza udział tego fitochromu w odbiorze sygnału o długości dnia. Pięciogodzinna ekspozycja na FR lub FR+R pod koniec okresu nocy przesunęła fazę rytmu okołodobowego (zaobserwowaną jako ruch liści w rytmie okołodobowym) u roślin kontrolnych oraz antysensownych linii PHYB, ale nie u roślin o obniżonej ekspresji PHYA (Yanovsky i in., 2000 za: Rodríguez-Falcón i in., 2006). Dodatkowo wykazano, że wpływ na przesunięcie fazy rytmu okołodobowego u linii o obniżonej ekspresji PHYA ma również niebieskie światło, z czego wynika, iż PHYA nie jest jedynym czynnikiem regulującym cykl okołodobowy. Dopiero połączone działanie PHYA, PHYB oraz CRY zapewnia kontrolę tuberyzacji w zależności od długości dnia: PHYA i CRY biorą udział w określaniu fazy cyklu okołodobowego, podczas gdy funkcją PHYB jest indukcja tuberyzacji poprzez rejestrację obecności, bądź braku światła we wrażliwej fazie cyklu okołodobowego (Rodríguez-Falcón i in., 2006).

GENY REGULACJI ZAKWITANIA I TUBERYZACJI

Już w pierwszej połowie XX wieku zasugerowano istnienie roślinnego induktora — florigenu, generowanego w liściach, który przesyłany do wierzchołka pędu, miał indukować kwitnienie (Chailakhyan, 1936). W eksperymencie dotyczącym florigenu przeprowadzonym przez Chailakhyana w 1981 roku wykazano powiązanie między kwitnieniem, a tuberyzacją ziemniaka. Pędy roślin tytoniu kwitnących w różnych warunkach przeszczepiono na podkładkę ziemniaka podgatunku *andigena* i przeprowadzono analizę formowania bulw. Okazało się, że gdy zrazy pozyskano od rośliny, w której indukowano kwitnienie, dochodziło wówczas do tuberyzacji. Zrazy roślin niekwitnących nie powodowały zawiązywania bulw przez podkładkę ziemniaka. Wyniki tego eksperymentu sugerują, że bodziec odpowiedzialny za indukcję kwitnienia u tytoniu może być podobny, bądź nawet identyczny, z sygnałem indukcji tuberyzacji u ziemniaka i ma uniwersalny charakter (Chailakhyan i in., 1981 za: Rodríguez-Falcón i in., 2006).

Mechanizmy odpowiedzi na fotoperiod były badane także w roślinie modelowej *Arabidopsis thaliana*, gdzie m.in. odkryto moduł CONSTANS i FLOWERING LOCUS T (CO i FT) (Turck i in., 2008). CO to rodzina białek będących czynnikami transkrypcyjnymi, które zawierają dwa konserwatywne regiony: domeny B-box na N-końcu oraz CONSTANS, CONSTANS-like, TOC1 (CCT) na C-końcu (Robson i in., 2001). U *Arabidopsis* CO wpływa na FT i indukuje kwitnienie w warunkach dnia długiego (Putterill i in., 1995), podczas gdy jego ortolog Heading date 1 (Hd1) występujący w ryżu przyspiesza kwitnienie w dni krótkie, spowalnia zaś w dni długie (Yano i in., 2000). Kontrolowanie procesów regulowanych fotoperiodycznie poprzez geny z rodziny CO stwierdzono również u topoli (*Populus* spp.) (Böhlenius i in., 2006), jednokomórkowych

glonów *Chlamydomonas reinhardtii* (Serrano i in., 2009) oraz mchu *Physcomitrella patens* (Shimizu i in., 2004), wskazując na ewolucyjne zachowanie funkcji CO. Z kolei produkt genu FLOWERING LOCUS T należący do rodziny białek zawierających domenę wiążącą fosfatydyloetanolaminy (Kobayashi i in., 1999) stanowi cząsteczkę sygnałową — florigen, białko biorące udział w regulacji kwitnienia. Wywołana eksperymentalnie nadekspresja genów należących do rodziny FT prowadzi do bardzo wczesnego kwitnienia wielu roślin, takich jak pomidor (Lifschitz i in., 2006), topola (Böhlenius i in., 2006), jabłoni (Tränkner i in., 2010), ryż (Kojima i in., 2002), czy pszenica (Yan i in., 2006), co świadczy o uniwersalnym charakterze tego genu. Analogicznie, mutacje *ft* (obniżona ekspresja florigenu) w *Arabidopsis* powodują późniejsze kwitnienie w warunkach dnia długiego, nie mają zaś wpływu na kwitnienie w dniu krótkim — FT pełni więc swoją funkcję wyłącznie w czasie długiego dnia (Koornneef i in., 1991).

FOTOPERIOD A KWITNIENIE

Mechanizm indukcji kwitnienia opisany został najdokładniej u *Arabidopsis*, rośliny dnia długiego. Regulowane przez PHYB i fotoperiod białko jądrowe GIGANTEA (GI) (Rutitzky i in., 2009 za: Sarkar, 2010) funkcjonuje prawdopodobnie jako pośrednik w ścieżce sygnałowej PHYB (Huq i in., 2000 za: Sarkar, 2010) i odpowiada za aktywację transkrypcji CO. Kompleks białek FLAVIN-BINDING, KELCH REPEAT, F-BOX PROTEIN 1 (FKF1) i GI jest stabilizowany w świetle (Sawa i in., 2007) i degraduje negatywne regulatory transkrypcji CO dzięki czemu maksimum ekspresji CO przypada na okres światła LD (Turck i in., 2008). Białko CO aktywuje transkrypcję FT w komórkach łyka liści. Tam również zachodzi translacja białka FT, które następnie dyfunduje poprzez plasmodesmy, bądź niepoznany jeszcze mechanizm aktywnego transportu, do rurek sitowych. Przez rurki sitowe białko FT przesyłane jest do merystemu wierzchołkowego pędu, gdzie ostatecznie indukuje kwitnienie (Valverde i in., 2004). Podczas dni krótkich ekspresja CO osiąga wartość maksymalną w nocy, ekspresja FT wówczas nie zachodzi, a kwitnienie jest opóźnione. Białko CO jest ponadto ubikwitynowane i degradowane przez kompleks proteaz w SD (Rodríguez-Falcón i in., 2006).

Chociaż kwitnienie ziemniaka jest niezależne od długości dnia, proces ten podlega jednak działaniu białka *Solanum tuberosum* CONSTANS (StCO), którego ekspresja jest regulowana fotoperiodycznie. Zarówno wyciszenie, jak i nadekspresja StCO powoduje wcześniejsze zakwitanie ziemniaka (González-Schain i in., 2012). Wynika to z faktu, iż *StSP3D*, promujący kwitnienie homolog FT ziemniaka, podlega pozytywnej regulacji w roślinach z wyciszonym, jak i ulegającym nadekspresji genem *StCO* (Navarro i in., 2011). Moduł CO/FT ma więc prawdopodobny udział w regulacji kwitnienia w roślinach z grupy fotoperiodycznie neutralnych (Kopcewicz, 2007). Efekt StCO na indukcję tuberyzacji jest jednak większy niż na kwitnienie. Prawdopodobnie w ziemniaku rola StCO w regulacji kwitnienia zmniejszyła się w toku ewolucji na rzecz kontroli tuberyzacji (González-Schain i in., 2012).

FOTOPERIOD A TUBERYZACJA

Bulwa ziemniaka jest zmodyfikowaną łodygą. Podziemne pąki, rozwijające się u podstawy głównej łodygi, przekształcają się w stolony. W warunkach nieindukcyjnych stolony rosną w kierunku poziomym, a wystawione na działanie światła, zielenieją i formują nowe pędy. Jeśli tuberyzacja zostanie zainicjowana, następuje zahamowanie rozwoju stolonów, a zlokalizowane w ich wierzchołkowej części komórki miększu i kory pierwotnej najpierw powiększają się, a potem dzielą promieniście, rozpoczynając tworzenie się bulw. Wzrost objętościowy zostaje zahamowany, gdy średnica komórek znajdujących się tuż pod wierzchołkami stolonów osiągnie od 2 do 4 mm. Dochodzi wówczas do losowych podziałów oraz wzrostu komórek, aż do uzyskania końcowej masy (Xu i in., 1998a za: Fernie i Willmitzer, 2001). Jednocześnie z tuberyzacją występuje zwiększona aktywność fotosyntetyczna, synteza skrobi oraz eksport sacharozy z liści (Quail i in., 1995), a w bulwie następuje intensywne gromadzenie skrobi i białek (Prat i in., 1990). Tuberyzacji sprzyjają długie noce, niskie temperatury, niska dawka nawozów azotowych oraz zaawansowany wiek fizjologiczny materiału sadzeniowego (Jackson, 1999).

Informacje o roli białka CO w fotoperiodycznej kontroli tuberyzacji uzyskano w eksperymencie z transgenicznymi liniami *andigena*, w których przeprowadzono nadekspresję genu *CO* pochodzącego z *Arabidopsis* (linie pACO). Transgeniczne rośliny były mniejsze i w dniu krótkim zawiązywały bulwy później niż rośliny kontrolne (Martínez-García i in., 2002). Przeszczepienie zrazów z linii pACO na podkładkę rośliny dzikiej również opóźniało tuberyzację, podczas gdy w odwrotnym układzie rośliny wykształcały bulwy normalnie. Eksperyment wskazywał na transport sygnału indukcji tuberyzacji z liści do stolonów oraz na funkcję *CO* w jego negatywnej regulacji (Rodríguez-Falcón i in., 2006).

W oparciu o konserwatywne domeny genów należących do rodziny *CO* z *S. tuberosum* wyizolowano gen *CONSTANS* (*StCO*). Białko StCO wykazuje duży stopień podobieństwa do białek z rodziny CO zaangażowanych w fotoperiodyczną kontrolę kwitnienia, m.in. CO z *Arabidopsis*, Hd1 z ryżu, TCOL3 z pomidora, czy PtCO2 z topoli (González-Schain i in., 2012). Udział StCO w fotoperiodycznej regulacji tuberyzacji potwierdzono stosując rośliny z wyciszonym (*StCO*-RNAi) oraz ulegającym nadekspresji (*35S::StCO*) genem *StCO*. W nieindukcyjnych warunkach LD dochodzi do zawiązywania bulw roślin *StCO*-RNAi. Natomiast w warunkach SD+NB rośliny *StCO*-RNAi tuberyzują wcześniej a rośliny *35S::StCO* później niż rośliny kontrolne. Nie stwierdzono wpływu wyciszenia lub nadekspresji StCO na tuberyzację w warunkach silnie indukcyjnego SD (González-Schain i in., 2012).

Dla dokładniejszego poznania mechanizmu negatywnej regulacji tuberyzacji przez *StCO*, zbadano jego wpływ na geny powiązane z tuberyzacją: należący do rodziny BELL1, czynnik transkrypcyjny StBEL5 oraz *StFT/StSP6A* — homolog *FT* należący do rodziny genów SELF-PRUNING (SP) (rys. 1). Transkrypt *StBEL5* akumulowany jest w liściach w warunkach LD, a w SD transportowany jest do wierzchołków stolonów (Chatterjee i in., 2007). Jego nadekspresja indukuje tuberyzację, a przemieszczanie mRNA *StBEL5* do

stolonów koreluje z formowaniem bulw (Banerjee i in., 2006). Również poziom mRNA *StSP6A*, induktora tuberyzacji (Fan i in., 2010), w podgatunku *andigena* wzrasta wraz z zawiązywaniem bulw i jest wyższy w liściach niż w stolonach (González-Schain i in., 2012). Dowiedziono, iż StCO zaangażowany jest w regulację zarówno *StBEL5*, jak i *StSP6A*, sugerując rolę StCO w fotoperiodycznej kontroli tuberyzacji za pośrednictwem tych dwóch czynników transkrypcyjnych. Maksymalny poziom mRNA *StCO* osiągany jest w godzinach porannych LD i w okresie nocnym SD. Światło wymagane jest do stabilizacji białka StCO i jest ono aktywne wyłącznie w LD, wówczas też dochodzi do obniżenia transkrypcji *StBEL5* oraz *StSP6A*. W SD StCO pozostaje nieaktywne, zachodzi ekspresja *StBEL5* i *StSP6A*, prowadząc do tuberyzacji (González-Schain i in., 2012).

Kolejnym czynnikiem zaangażowanym w proces zawiązywania bulw jest microRNA 172 (*miRNA172*), który zwiększa ekspresję *StBEL5* w liściach i stolonach, natomiast hamuje ekspresję RELATED TO APETALA2 1 (*RAP1*), negatywnego regulatora *StBEL5* (Martin i in., 2009). Cytowani autorzy sugerują, że PHYB kontroluje tuberyzację w LD poprzez promowanie *RAP1*, który hamuje transport mRNA *StBEL5* i *miRNA172* z liści do stolonów.

Inna, niezależna ścieżka kontroli tuberyzacji związana jest z kwasem giberelinowym (GA), roślinnym hormonem hamującym proces tuberyzacji (Rodríguez-Falcón i in., 2006). Poziom GA obniża się w trakcie zawiązywania bulw (Xu i in., 1998b za: Rodríguez-Falcón i in., 2006), co prawdopodobnie wynika z hamowania transkrypcji genu *StGA20ox1* odpowiedzialnego za biosyntezę GA, gdy jego promotor wiązany jest z heterodimerskim kompleksem białek *StBEL5* i *POTH1* (Chen i in., 2004 za: Rodríguez-Falcón i in., 2006). Dodatkowo, modyfikacja endogennej poziomu GA poprzez nadekspresję i wyciszenie genu *StGA20ox1* prowadzi, odpowiednio, do opóźnienia i przyspieszenia tuberyzacji w SD (Carrera i in., 2000 za: Rodríguez-Falcón i in., 2006).

WPLYW INNYCH CZYNNIKÓW ŚRODOWISKOWYCH NA TUBERYZACJĘ

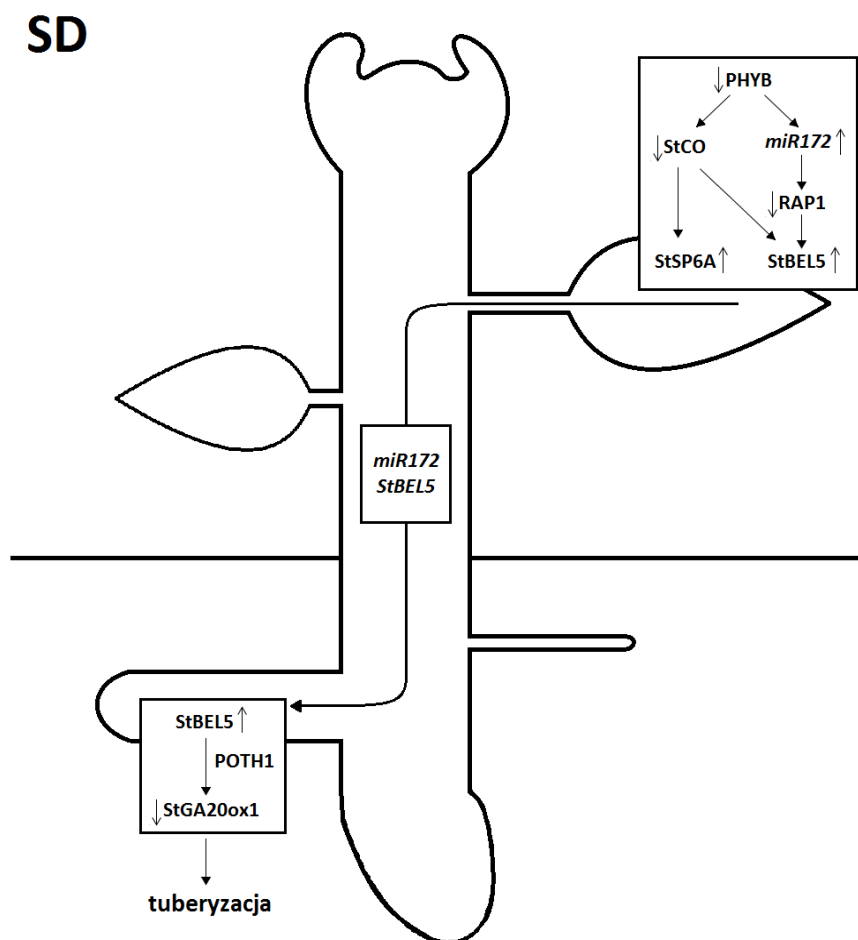
Wyniki wielu eksperymentów wykazują, że warunki SD inicjują tuberyzację ziemniaka, to istnieją również badania sugerujące, iż fotoperiodyczne wymogi mogą zostać przesłonięte przez inne, środowiskowe czynniki, np. temperaturę. Wheeler i in. w badaniach opublikowanych w 1986 roku wykazuje, że ziemniak jest w stanie zawiązywać bulwy nawet w warunkach 24-godzinnego naświetlania, jeżeli wzrost rośliny ma miejsce w temperaturze niższej niż 20°C. W temperaturze 28°C nie dochodzi zaś do tuberyzacji niezależnie od długości fotoperiodu. Wykazano także, iż wyższe temperatury promują wydłużanie łodyg (zwiększona liczba węzłów oraz długości międzywęzli) i rozgałęzianie, ale negatywnie wpływają na rozmiar liści (Demagante i Vander Zaag, 1988). Z kolei wysoki poziom promieniowania aktywnego fotosyntetycznie faworyzuje rozwój bulw, hamując jednocześnie wzrost pędów (Wheeler i Tibbits, 1986).

FOTOPERIOD A ODPORNOŚĆ NA *PHYTOPHTHORA INFESTANS*

Jednym z najważniejszych patogenów ziemniaka jest *Phytophthora infestans*. Zaraza ziemniaka, powodowana jest przez ten należący do gromady Oomycota grzybopodobny organizm, jest przyczyną ogromnych strat w plonach. Wiele badań poświęconych wpływowi długości dnia na odporność na *P. infestans* doprowadziło do uzyskania niespójnych rezultatów. Wyniki niektórych eksperymentów wskazują bowiem na obniżenie odporności odmian przystosowanych do klimatu umiarkowanego, a uprawianych w tropikach (Colon, 1994; Trognitz i in., 1996), z drugiej jednak strony inne publikacje donoszą o stabilności odporności roślin ziemniaka w różnych środowiskach (Forbes i in., 2005). Powiązanie wczesnej tuberyzacji i dojrzewania roślin z obniżeniem odporności na zarazę ziemniaka (Oberhagemann i in., 1999) doprowadziło do zlokalizowania czynników kontrolujących długość okresu wegetacji w okolicy QTL (Quantitative Trait Locus) odporności na *P. infestans* (Collins i in., 1999; Visker i in., 2004). Było to podstawą badań dotyczących wpływu długości dnia na odporność horyzontalną na zarazę ziemniaka ocenianą w teście listkowym i na całych roślinach, zarówno w warunkach SD jak i w warunkach LD. Wykazano, że odporność, wyrażona jako wskaźnik wzrostu plam chorobowych zależy od użytego izolatu i obniża się w warunkach SD. Przeprowadzony w SD i LD test listkowy wykazał znaczący wpływ interakcji izolat x długość dnia na rozwój zarazy ziemniaka (Mihovilovich i in., 2010). Wpływ długości dnia na odporność na *P. infestans* został również stwierdzony przez Trognitza i współpracowników (2009), którzy wykazali zwiększoną odporność wybranych genotypów w LD. W innym eksperymencie, Lebecka i Sobkowiak (2012), nie wykazali jednak wpływu tej interakcji na odporność na *P. infestans*. Wynikać to może z faktu, iż przed testem wyłącznie rośliny wzrastały w różnych warunkach fotoperiodycznych (SD i LD), co świadczyć może o wpływie fotoperiodu na agresywność izolatów *P. infestans*. Dodatkowo wykazano, że część izolatów, które były awirulentne na roślinach przetrzymywanych w warunkach szklarniowych, nabywają cech wirulencji w teście listkowym przeprowadzonym na roślinach wzrastających w warunkach SD. Jednocześnie izolaty te pozostawały najczęściej awirulentne na roślinach rosnących w LD (Lebecka i Sobkowiak, 2012). Przy wprowadzaniu nowych odmian bardzo często ważny jest zasięg uprawy. Ponieważ odporność wprowadzana jest z różnych źródeł, konieczne jest przeprowadzenie dalszych badań nad ekspresją odporności w zmieniających się warunkach fotoperiodu.

PODSUMOWANIE

Znaczenie wrażliwości na fotoperiod roślin ziemniaka było i pozostaje kluczowe dla jego uprawy w warunkach długiego dnia. Rozpowszechnienie ziemniaka powiązane było ze żmudnym procesem przystosowania do wzrostu i rozwoju w odmiennych warunkach od miejsca jego pochodzenia, gdzie właśnie długość dnia wpływała w dużej mierze na pomyślność uprawy.



Rys. 1. Model molekularnego mechanizmu indukcji tuberyzacji zachodzący w dniu krótkim (SD) w ziemniaku (na podst. Martínez-García i in., 2002)

▲ — symbolizuje zależności pomiędzy czynnikami — ↑ ↓ odpowiednio, wzrost i spadek ekspresji genu. *miR172*, mikroRNA 172; PHYB, fitochrom B; POTH1, potato homeobox 1; RAP1, RELATED TO APETALA2 1; StBEL5, *S. tuberosum* BEL5; StCO, *S. tuberosum* CONSTANS; StGA20ox1, oksydaza kwasu giberelinowego (GA)-20 *S. tuberosum*; StSP6A, *S. tuberosum* SELF-PRUNING 6A

Fig. 1. Molecular mechanism model of tuberization induction in potato in short day (SD) condition (based on Martínez-García i in., 2002)

Relationship between different factors is shown by ▲. ↑ ↓ indicate the up- and down regulation, respectively. *miR172*, microRNA 172; PHYB, phytochrome B; POTH1, potato homeobox 1; RAP1, RELATED TO APETALA2 1; StBEL5, *S. tuberosum* BEL5; StCO, *S. tuberosum* CONSTANS; StGA20ox1, *S. tuberosum* GA 20-oxidase; StSP6A, *S. tuberosum* SELF-PRUNING 6A

Jak wynika z przedstawionych wyników badań, fotoperiod ma ogromny wpływ na tuberyzację oraz prawdopodobnie również na odporność na jednego z najistotniejszych patogenów ziemniaka — *P. infestans*. Badania nad reakcjami roślin na obecność, bądź brak światła, doprowadziły do poznania i wytłumaczenia wielu mechanizmów związanych z

fotoperiodyzmem jak również z procesami tuberyzacji. Wiadomo, że w dniu krótkim PHYB przestaje funkcjonować jako represor ścieżki promującej tuberyzację (rys. 1).

Niepозnany dotychczas czynnik działa wówczas na StCO, prowadząc do jego dezaktywacji i umożliwiając transkrypcję *StBEL5* oraz *StSP6A*. Równocześnie dochodzi do wzrostu ekspresji *miR172*, który odpowiedzialny jest za zahamowanie ekspresji RAP1 — negatywnego regulatora *StBEL5*. mRNA *StBEL5* i *miR172* transportowane są następnie z liści do wierzchołków stolonów, gdzie indukują tuberyzację. Ponadto, StBEL5 tworzy w stolonach z białkiem POTH1 kompleks wpływający na zahamowanie transkrypcji *StGA20ox1*, genu odpowiedzialnego za syntezę giberelin, które hamują proces tuberyzacji.

Choć przybywa danych na temat fotoperiodyzmu roślin, ciągle pozostaje kilka niejasnych kwestii. Poznanie mechanizmu negatywnej regulacji tuberyzacji w dniu długim przez PHYB, wyjaśnienie roli modułu CO/FT w regulacji kwitnienia roślin ziemniaka, czy zidentyfikowanie wszystkich genów modułu wraz z poznaniem ich funkcji powinny ostatecznie usystematyzować wiedzę w temacie wpływu światła na biologię ziemniaka.

LITERATURA

- Banerjee A. K., Chatterjee M., Yu Y., Suh S. G., Miller W. A., Hannapel D. J. 2006. Dynamics of a mobile RNA of potato involved in a long-distance signaling pathway. *Plant Cell*. 18: 3443 — 3457.
- Böhlenius H., Huang T., Charbonnel-Campaa L., Brunner A. M., Jansson S., Strauss S. H., Nilsson O. 2006. CO/FT regulatory module controls timing of flowering and seasonal growth cessation in trees. *Science*. 312: 1040 — 1043.
- Cantón F. R., Quail P. H. 1999. Both phyA and phyB mediate light-imposed repression of *PHYA* gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*. 121: 1207 — 1215.
- Carrera E., Bou J., García-Martínez J. L., Prat S. 2000. Changes in GA 20-oxidase gene expression strongly affect stem length, tuber induction and tuber yield of potato plants. *Plant J*. 22: 247 — 256.
- Chailakhyan M. Kh. 1936. New facts in support of the hormonal theory of plant development. *C. R. Acad. Sci. URSS* 13: 79 — 83.
- Chailakhyan M. Kh., Yanina L. I., Davedzhiyan A. G., Lotova G. N. 1981. Photoperiodism and tuber formation in grafting of tobacco onto potato. *Dokl. Akad. Nauk SSSR*. 257: 1276 — 1280.
- Chapman H. W. 1958. Tuberization in the potato plant. *Physiol. Plant*. 11: 215 — 224.
- Chatterjee M., Banerjee A. K., Hannapel D. J. 2007. A *BEL1*-Like gene of potato is light activated and wound inducible. *Plant Physiol*. 145: 1435 — 1443.
- Chen H., Banerjee A. K., Hannapel D. J. 2004. The tandem complex of BEL and KNOX partners is required for transcriptional repression of *ga20ox1*. *Plant J*. 38: 276 — 284.
- Collins A., Milbourne D., Ramsay L., Meyer R., Chatot-Balandras C., Oberhagemann P., de Jong W., Gerhardt C., Bonnel E., Waugh R. 1999. QTL for field resistance to late blight in potato are strongly correlated with maturity and vigour. *Mol. Breed*. 5: 387 — 398.
- Colon L. 1994. Resistance to *Phytophthora infestans* in *Solanum tuberosum* and wild *Solanum* species. PhD thesis. ISBN 90_5485_226_7.
- Demagante A. L., Vander Zaag P. 1988. The response of potato (*Solanum* ssp.) to photoperiod and light intensity under high temperatures. *Potato Research* 31: 73 — 83.
- Fan C.-Y., Yin J.-M., Wang B., Zhang Y.-F., Yang Q. 2010. Molecular cloning and expression analysis of a FT homologous gene from *Solanum tuberosum*. *Agr. Sci. China* 9: 1133 — 1139.
- Fernie A. R., Willmitzer L. 2001. Molecular and biochemical triggers of potato tuber development. *Plant Physiol*. 127: 1459 — 65.
- Forbes G. A., Chacón G., Kirk H. G., Huarte M., Damme M. V., Distel S., Capezio S., Mackay G., Stewart H., Lowe R., Duncan J., Mayton H., Fry W. E., Andrivon D., Ellisèche D., Pellé R., Platt H., MacKenzie G.,

- Tarn R., Colon L. T., Budding D. J., Lozoya-Saldaña H., Hernandez-Vilchis A. 2005. Stability of resistance to *Phytophthora infestans* in potato: an international evaluation. *Plant Pathol.* 54: 364 — 372.
- Garner W. W., Allard H. A. 1920. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *J. Agric. Res.* 18: 553 — 606.
- Garner W. W., Allard H. A. 1923. Further studies on photoperiodism, the response of plants to relative length of day and night. *J. Agric. Res.* 23: 871 — 920.
- Gregory L. E. 1956. Some factors for tuberization in the potato. *Ann. Bot.* 41: 281 — 88.
- González-Schain N. D., Díaz-Mendoza M., Żurczak M., Suárez-López P. 2012. Potato CONSTANS is involved in photoperiodic tuberization in a graft-transmissible manner. *Plant J.* 70: 678 — 690.
- Hawkes J. G. 1990. The potato: evolution, biodiversity and genetic resources. Belhaven Press.
- Heyer A., Gatz C. 1992 a. Isolation and characterization of a cDNA clone coding for potato type A phytochrome. *Plant Mol. Biol.* 18: 535 — 543.
- Heyer A., Gatz C. 1992 b. Isolation and characterization of a cDNA clone coding for potato type B phytochrome. *Plant Mol. Biol.* 20: 589 — 600.
- Huq E., Tepperman J. M., Quail P. H. 2000. GIGANTEA is a nuclear protein involved in phytochrome signaling in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97: 9789 — 9794.
- Jackson S. D., Heyer A., Dietze J., Prat S. 1996. Phytochrome B mediates the photoperiodic control of tuber formation in potato. *Plant J.* 9: 159 — 166.
- Jackson S. D., James P., Prat S., Thomas B. 1998. Phytochrome B affects the levels of a graft-transmissible signal involved in tuberization. *Plant Physiol.* 117: 29 — 32.
- Jackson S. D. 1999. Multiple signaling pathways control tuber induction in potato. *Plant Physiol.* 119: 1 — 8.
- Kobayashi Y., Kaya H., Goto K., Iwabuchi M., Araki T. 1999. A pair of related genes with antagonistic roles in mediating flowering signals. *Science* 286: 1960 — 1962.
- Kojima S., Takahashi Y., Kobayashi Y., Monna L., Sasaki T., Araki T., Yano M. 2002. *Hd3a*, a rice ortholog of the *Arabidopsis* FT gene, promotes transition to flowering downstream of *Hdl* under short-day conditions. *Plant Cell Physiol.* 43: 1096 — 1105.
- Koornneef M., Hanhart C. J., van Der Veen J. H. 1991. A genetic and physiological analysis of late flowering mutants in *Arabidopsis thaliana*. *Mol. Gen. Genet.* 229: 57 — 66.
- Kopcewicz J. 2007. Fotoperiodyczna indukcja kwitnienia. W: J. Kopcewicz i S. Lewak (red.), *Fizjologia roślin*. Warszawa, PWN.
- Lebecka R., Sobkowiak S. 2012. Host-pathogen interaction between *Phytophthora infestans* and *Solanum tuberosum* following exposure to short and long daylight hours. *Acta Physiol. Plant.* 35: 1131 — 1139.
- Lifschitz E., Eviatar T., Rozman A., Shalit A., Goldshmidt A., Amsellem Z., Alvarez J. P., Eshed Y. 2006. The tomato FT ortholog triggers systemic signals that regulate growth and flowering and substitute for diverse environmental stimuli. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103: 6398 — 6403.
- Martin A., Adam H., Díaz-Mendoza M., Żurczak M., González-Schain N. D., Suárez-López P. 2009. Graft-transmissible induction of potato tuberization by the microRNA *miR172*. *Development.* 136: 2873 — 2881.
- Martínez-García J. F., Virgós-Soler A., Prat S. 2002. Control of photoperiod-regulated tuberization in potato by the *Arabidopsis* flowering-time gene *CONSTANS*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99: 15211 — 15216.
- Mihovilovich E., Munive S., Bonierbale M. 2010. Influence of day-length and isolates of *Phytophthora infestans* on field resistance to late blight of potato. *Theor. Appl. Genet.* 120: 1265 — 1278.
- Navarro C., Abelenda J. A., Cruz-Oró E., Cuéllar C. A., Tamaki S., Silva J., Shimamoto K., Prat S. 2011. Control of flowering and storage organ formation in potato by FLOWERING LOCUS T. *Nature* 478: 119 — 122.
- Oberhagemann P., Chatot-Balandras C., Schäffer-Pregl R., Wegener D., Palomino C., Salamini F., Bonnel E., Gebhardt C. 1999. A genetic analysis of quantitative resistance to late blight in potato. *Mol. Breed.* 5: 399 — 415.
- Prat S., Frommer W. B., Höfgen R., Keil M., Kossman J., Köster-Töpfer M., Liu X.-J., Müller B., Peña-Cortés H., Rocha-Sosa M., Sánchez-Serrano J. J., Sonnwald U., Willmitzer L. 1990. Gene expression during tuber development in potato plants. *FEBS Lett.* 268: 334 — 338.

- Putterill J., Robson F., Lee K., Simon R., Coupland G. 1995. The *CONSTANS* gene of *Arabidopsis* promotes flowering and encodes a protein showing similarities to zinc finger transcription factors. *Cell* 80: 847 — 857.
- Quail P. H., Boylan M. T., Parks B. M., Short T. W., Xu Y., Wagner D. 1995. Phytochromes: photosensory perception and signal transduction. *Science* 268: 675 — 680.
- Reed J. W. 1999. Phytochromes are Pr-iptetic kinases. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2: 393 — 397.
- Robson F., Costa M. M. R., Hepworth S. R., Vizir I., Piñeiro M., Reeves P. H., Putterill J., Coupland G. 2001. Functional importance of conserved domains in the flowering-time gene *CONSTANS* demonstrated by analysis of mutant alleles and transgenic plants. *Plant J.* 28: 619 — 631.
- Rodríguez-Falcón M., Bou J., Prat S. 2006. Seasonal control of tuberization in potato: conserved elements with the flowering response. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57: 151 — 180.
- Rutitzky M., Ghiglione H. O., Curá J. A., Casal J. J., Yanovsky M. J. 2009. Comparative genomic analysis of light-regulated transcripts in the Solanaceae. *BMC Genomics* 10: 60.
- Sarkar D. 2010. Photoperiodic inhibition of potato tuberization: an update. *Plant Growth Regul.* 62:117-25
- Sawa M., Nusinow D. A., Kay S. A., Imaizumi T. 2007. FKF1 and GIGANTEA complex formation is required for day-length measurement in *Arabidopsis*. *Science* 318: 261 — 265.
- Serrano G., Herrera-Palau R., Romero J. M., Serrano A., Coupland G., Valverde F. 2009. Chlamydomonas *CONSTANS* and the evolution of plant photoperiodic signaling. *Curr. Biol.* 19: 359 — 368.
- Shimizu M., Ichikawa K., Aoki S. 2004. Photoperiod-regulated expression of the *PpCOL1* gene encoding a homolog of CO/COL proteins in the moss *Physcomitrella patens*. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 324: 1296 — 1301.
- Snyder E., Ewing E. E. 1989. Interactive effects of temperature, photoperiod and cultivar on tuberization of potato cuttings. *Hortic. Sci.* 24: 336 — 338.
- Somers D. E., Devlin P., Kay S. A. 1998. Phytochromes and cryptochromes in the entrainment of the *Arabidopsis* circadian clock. *Science* 282: 1488 — 1490.
- Spooner D. M., Mclean K., Ramsay G., Waugh R., Bryan G. J. 2005. A single domestication for potato based on multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102: 14694 — 14699.
- Struik P. C., Ewing E. E. 1995. Crop physiology of potato (*Solanum tuberosum*): responses to photoperiod and temperature relevant to crop modeling. In: A. J. Haverkort & DKL MacKerron (ed.), *Ecology and modeling of potato crops under conditions limiting growth*. Dordrecht, Holland: Kluwer Academic Publishers. 19 — 40.
- Tränkner C., Lehmann S., Hoenicka H., Hanke M.-V., Fladung M., Lenhardt D., Dunemann F., Gau A., Schlangen K., Malnoy M., Flachovsky H. 2010. Over-expression of an FT-homologous gene of apple induces early flowering in annual and perennial plants. *Planta* 232: 1309 — 1324.
- Trognitz B., Ghislain M., Crissman C., Hardy B. 1996. Breeding potatoes with durable resistance to late blight. In: CIP circular. 22: 6 — 9
- Trognitz B., Trognitz F., Rodewald J., Weilharter A. 2009. Polygenic response of potato to late blight following exposure to long-day or short-day by monitoring of gene expression with a cDNA microarray. 59. Tagung der Vereinigung der Pflanzzüchter und Saatgutkaufleute Österreichs 2008. ISBN:978-3-902559-28-9: 71 — 74.
- Turck F., Fornara F., Coupland G. 2008. Regulation and Identity of Florigen: FLOWERING LOCUS T Moves Center Stage. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59: 573 — 594.
- Valverde F., Mouradov A., Soppe W., Ravenscroft D., Samach A., Coupland G. 2004. Photoreceptor regulation of *CONSTANS* protein in photoperiodic flowering. *Science* 303: 1003 — 1006.
- Visker M. H. P. W., van Raaij H. M. G., Keizer L. C. P., Struik P. C., Colon L. T. 2004. Correlation between late blight resistance and foliage maturity in potato. *Euphytica* 137: 311 — 323.
- Wheeler R. M., Steffen K. L., Tibbitts T. W., Palta J. P. 1986. Utilization of potatoes for life support systems II. The effects of temperature under 24-h and 12-h photoperiods. *Am. Potato J.* 63: 639 — 647.
- Wheeler R. M., Tibbitts T. W. 1986. Growth and tuberization of potato (*Solanum tuberosum* L.) under continuous light. *Plant Physiol.* 80: 801 — 804.

- Xu X., Vreugdenhil D., van Lammeren A. A. M. 1998 a. Cell division and cell enlargement during potato tuber formation. *J. Exp. Bot.* 49: 573 — 582.
- Xu X., van Lammeren A. A. M., Vermeer E., Vreugdenhil D. 1998 b. The role of gibberellin, abscisic acid, and sucrose in the regulation of potato tuber formation *in vitro*. *Plant Physiol.* 117: 575 — 584.
- Yan L., Fu D., Li C., Blechl A., Tranquilli G., Bonafede M., Sanchez A., Valarik M., Yasuda S., Dubcovsky J. 2006. The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103: 19581 — 19586.
- Yano M., Katayose Y., Ashikari M., Yamanouchi U., Monna L., Fuse T., Baba T., Yamamoto K., Umehara Y., Nagamura Y., Sasaki T. 2000. *Hdl1*, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the Arabidopsis flowering time gene *CONSTANS*. *Plant Cell.* 12: 2473 — 2483.
- Yanovsky M. J., Izaguirre M., Wagmaister J. A., Gatz C., Jackson S. D., Thomas B., Casal J. J. 2000. Phytochrome A resets the circadian clock and delays tuber formation under long days in potato. *Plant J.* 23: 223 — 232.