

## Artículo Científico

**Autores:** Adriana Tofiño, Hernán Mauricio Romero, Diana Cabal

### Aspectos Moleculares De La Inducción Y El Desarrollo Floral

#### Resumen

La floración es uno de los ejemplos más notables de los cambios que suceden durante el desarrollo programado en las plantas superiores. Antes de la diferenciación de los órganos florales, la planta requiere ciertos ajustes, algunos de los cuales se disparan por señales ambientales y otros se asocian con cambios estructurales y fisiológicos de la planta. La sincronización entre procesos convergentes como tiempo de floración y señales ambientales como el fotoperíodo y, entre el reloj circadiano y el desarrollo de los primordios florales es un proceso complejo en la flor de una Angiosperma típica. Los cuatro verticilos (sépalos, pétalos, estambres y carpelos) se forman sucesivamente gracias a la actividad de los meristemas, proceso que involucra el desarrollo (crecimiento y diferenciación) de los órganos florales a partir de los meristemas reproductivos, como resultado de la expresión e interacción de muchas rutas genéticas y bioquímicas relacionadas con la percepción y transducción de señales. Además, está involucrado en el proceso un grupo de genes que codifican factores de transcripción, encargados del control de la expresión de otros genes cuyos productos tienen funciones únicas en los órganos florales. El conocimiento de las bases moleculares y fisiológicas del proceso es fundamental para optimizar la inducción en especies con floración recalcitrante, asociada principalmente con la complejidad de la interacción entre los factores genéticos y ambientales.

**Palabras Clave:** regulación de la expresión genética, diferenciación celular, fitocromo, ciclo circadiano, hormonas, verticilos florales.

#### Summary

Flowering is the most remarkable example of programmed developmental changes in higher plants. Before the floral meristems are able to differentiate floral organs, the nature of the plant must change from vegetative to reproductive development. Such process is triggered by developmental and environmental signals. Not only does it involve the formation of floral meristems, but often many other changes take place in the structure and physiology of the plant as well. The synchronization of flowering time with an environmental cue such as photoperiod, circadian clock, and development of the floral primordia is not a simple event. It is possible only through the interactions of many genetic and biochemical pathways involved in signal perception and transduction. Inner of a typical angiosperm flower four whorls of organs (sepals, petals, stamens, and carpels) are produced in successive order by the activity of the floral meristem. This activity involves the differentiation and growth of the floral organs from the reproductive meristem as a result of the expression and interaction of genes encoding transcription factors, which control other genes whose products are used for the unique functions of these organs. The knowledge of the molecular and physiological bases of this process is fundamental to optimize the induction in species with recalcitrant flowering, probably due to the complexity of the interaction between genetic and environmental factors, as in the case of cassava (*Manihot esculenta* Crantz).

**Key Words:** control of gene expression, cell differentiation, phytochrome, circadian clock, hormones, floral whorls.

#### Introducción

Uno de los aspectos más importantes del desarrollo de las plantas de reproducción sexual es la transición entre el crecimiento vegetativo y la floración, proceso controlado por señales ambientales múltiples como el fotoperíodo, el reloj circadiano, aporte hídrico, temperatura, contenido celular de almidón y azúcares, y la concentración de algunas hormonas, RNAs, micro RNAs, proteínas y péptidos en el floema. El proceso reproductivo encaja en el desarrollo programado de la planta, gracias al control del ciclo celular ejercido por la coordinación entre proliferación y diferenciación celular. A nivel genómico, depende de la regulación de la expresión de los genes responsables de la identidad floral. Esta regulación se logra entre otros aspectos mediante la modificación en la cromatina y la expresión de otros genes que codifican factores de

transcripción, necesarios para el control de la expresión de genes efectores y homeóticos involucrados en el proceso reproductivo (Hopkins y Hüner, 2004).

Los factores de transcripción presentan múltiples blancos y escenarios celulares, ya que actúan a nivel post transcripcional simultáneamente con otras moléculas para generar el ambiente bioquímico que promueve la floración. Mientras que a nivel genómico pueden intensificar o restringir la actividad de la polimerasa II, lo cual afecta el programa de desarrollo floral. En este sentido, es de especial relevancia la actividad de la caja de genes MADS (A, B, C, D y E) en la formación de los cuatro verticilos florales (Bewley *et al.*, 2000; Nam *et al.*, 2003; Albert *et al.*, 2005; Bommert *et al.*, 2005).

A pesar de las enormes divergencias en morfología floral, efectos de las fluctuaciones del ambiente externo e interno en la evocación floral y la transmisión de señales de floración al meristemo apical caulinar entre taxas de plantas superiores, el modelo general del ABC presenta nivel elevado de conservación que sugiere antigüedad evolutiva de la red regulatoria de la floración. Sin embargo, se ha identificado nivel bajo de conservación del gen clase B PISTILLATA entre plantas con flores. Existen además diferencias en el desarrollo floral asociado con el tiempo de divergencia entre taxas, de tal modo que las gimnospermas, angiospermas basales (*Nymphaeaceae*, *Amborella*, *Magnoliaceae*, *Lauraceae* y *Piperaceae*), y monocotiledóneas presentan mayores variaciones en el arreglo y número de partes florales con respecto a la planta modelo *Arabidopsis*, que las dicotiledóneas anuales (Soltis *et al.*, 2002).

Algunos ejemplos del proceso de divergencia lo constituyen los genes clase A, ausentes en gimnospermas y de identificación confusa en monocotiledóneas, debido a la morfología floral distinta entre ambos grupos. La ausencia de sépalos en las flores de monocotiledóneas dificulta la extrapolación de la función homeótica de los genes asociados con desarrollo de los sépalos en dicotiledóneas hacia estructuras como lema o palea. Sin embargo, se ha asociado el gen OsMADS14 de arroz con los genes tipo A (Bommert *et al.*, 2005). Tampoco se han identificado genes tipo E en gimnospermas y genes homólogos de *FRÍGIDA*, *VERNALIZACIÓN 1* y *VERNALIZACIÓN 2* en arroz. A nivel bioquímico, la divergencia genética se evidencia en la respuesta diferencial de la floración a la aplicación de giberelinas (Nam *et al.*; 2003; Dornelas y Rodríguez, 2005).

A la fecha se conocen los principales aspectos de la expresión y las interacciones de los genes hacia arriba de la cascada del modelo ABC, pero muy poco se sabe de los genes hacia abajo de la cascada. El análisis de mutantes individuales es determinante para avanzar en este aspecto, mientras que el conocimiento de las variaciones en las características de los genes efectores hacia abajo de la cascada que controlan rasgos específicos de los diferentes órganos y determinan las funciones biológicas de la flor, facilitarían la manipulación genética de la reproducción de las plantas por ingeniería genética (Soltis *et al.*, 2002).

En consecuencia, a excepción de las principales plantas modelo como *Arabidopsis*, *Antirrhinum*, *Sinapis alba* y arroz, se desconocen muchos aspectos de la regulación del proceso de floración. Por ejemplo, en algunas especies de importancia económica, la floración es recalcitrante y variable, lo cual limita la obtención de cruces entre genotipos élite en los programas de mejoramiento genético. Por ejemplo, en yuca (*Manihot esculenta* Crantz) existen limitaciones en la producción de semilla botánica y el cruce entre genotipos debido a la heterogeneidad en el tiempo de floración o a la ausencia de diferenciación reproductiva. La selección de parentales depende, en mayor medida, de la capacidad de floración o de la sincronización del tiempo de floración entre genotipos que de las características agronómicas superiores. En este cultivo se ha utilizado la tecnología del ADN recombinante, con el objetivo de incrementar el número de flores y flexibilizar el tiempo de floración. Actualmente están bajo evaluación líneas transgénicas de yuca que portan un constructo etanol inducible o esteroide inducible y los genes de identidad floral *CONSTANS* y *APÉTALA* procedentes de *Arabidopsis* (Ceballos *et al.*, 2002; CIAT, 2005).

Este artículo revisa el estado del arte de los puntos claves del armazón del proceso reproductivo (desarrollo vegetal, control de la expresión genética y rutas de transducción de señales de la floración). Adicionalmente se profundiza en los aspectos concernientes a la inducción floral, pues se requiere el avance en la manipulación de la floración mediante estrategias individuales o combinadas como aplicación de fitoreguladores, análisis de mutantes o plantas transgénicas, para mejorar el control sobre la floración. De este modo se abre la posibilidad de incrementar el alcance de los programas de mejoramiento de plantas cuyo potencial genético no se ha explotado intensivamente. De acuerdo con lo anterior, el texto se consolida como una guía al entendimiento del balance entre las cascadas bioquímicas y moleculares producidas desde la evocación del estímulo floral en las hojas hasta la producción de órganos florales. Adicionalmente se identifican diferentes esquemas de análisis y evaluación para abordar apropiadamente la investigación de la inducción floral.

### **El Desarrollo Vegetal**

El desarrollo vegetal (crecimiento y diferenciación) es un proceso durante el cual un organismo cambia para adquirir nuevas estructuras y habilidades en respuesta a instrucciones codificadas en el genoma nuclear. En una angiosperma típica, los dos sistemas orgánicos principales, raíz y brote, se forman a partir de la actividad de los meristemos. Los meristemos se conforman por pequeños grupos de células embriogénicas que generan los sistemas de tejidos vascular, de sostenimiento y epidérmico. Adicionalmente existen meristemos que producen tejidos secundarios vasculares (xilema y floema secundarios) y tejidos secundarios de protección como la peridermis (Ma *et al.*, 2005; Kwiatkowska, 2006).

En el caso del brote, la mitosis del meristemo apical caulinar produce primordios foliares y meristemos laterales (Bewley *et al.*, 2000; Hopkins y Hüner, 2004). Los meristemos vegetativos se autoperepetúan, ya que algunas células meristemáticas retienen la capacidad de dividirse indefinidamente o hasta cuando el meristemo se transforma en meristemo floral. En las angiospermas es improbable que se conserven permanentemente algunas de las células apicales iniciales (células no diferenciadas del meristemo floral) (Bewley *et al.*, 2000; Kwiatkowska, 2006).

El proceso complejo de la floración requiere la coordinación fina entre proliferación y diferenciación celular y de la conexión entre los procesos de proliferación celular y morfogénesis (Risso *et al.*, 2005). La expresión genética influye en la división celular y ésta puede influir en la expresión genética, puesto que el patrón de división celular dentro del meristemo puede influir sobre el patrón de acumulación de transcritos de algunos genes. El mecanismo no es claro, pero la hipótesis incluye los movimientos de transcritos y proteínas a través de los plasmodesmos hacia el núcleo celular (Bewley *et al.*, 2000).

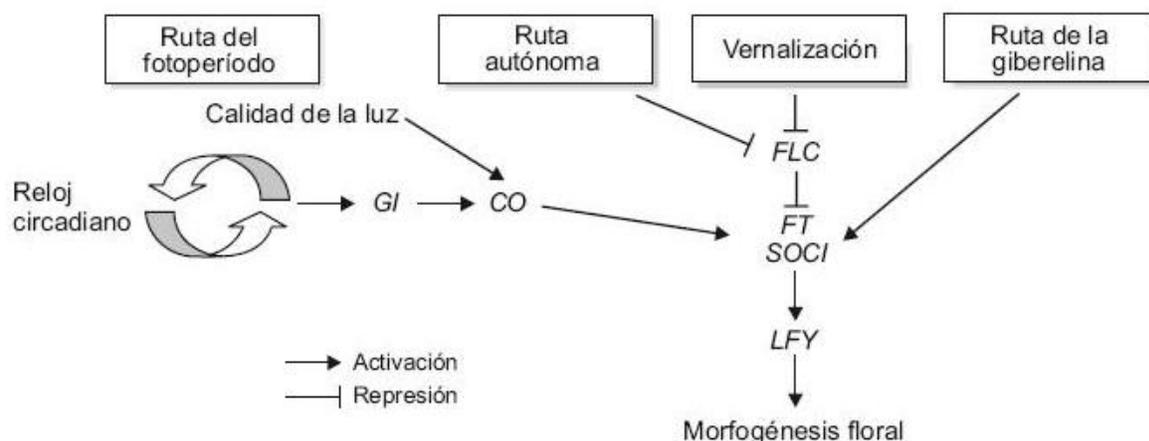
Adicionalmente, la disposición de los microtúbulos corticales (MTs) y los factores epigenéticos influyen en la morfogénesis y la diferenciación celular. En este sentido, la orientación transversa de los MTs a lo largo del eje de alargamiento, es esencial para la morfogénesis celular normal, ya que para la síntesis de la pared celular se requiere una organización específica del microtúbulo cortical. También el crecimiento y la proliferación celular están íntimamente relacionados con el proceso de diferenciación, una vez que las células salen del meristemo (Burk *et al.*, 2006). Adicionalmente se han identificado en *Arabidopsis* genes específicos asociados con la regulación del desarrollo de los meristemos como ROR1/RPA2A (Xiaa *et al.*, 2006).

### **El Control De La Expresión Genética En El Desarrollo Reproductivo**

Existe una variabilidad amplia en los patrones florales de las plantas eucotiledóneas. En *Lotus japonicus*, por ejemplo, la duplicación genética, el cambio en los patrones de expresión, la ganancia o pérdida de dominios funcionales y la alteración de las funciones de los genes claves contribuyen a la formación de los patrones de divergencia floral (Dong *et al.*, 2005; Hecht *et al.*, 2006). Por el contrario, en Brassicaceae y Euphorbiaceae se presenta una elevada conservación de los genes florales (Carrier y Pinheiro, 2005).

También se han identificado en plantas y vertebrados algunos protooncogenes que codifican factores de transcripción (genes MADS box) y controlan el patrón de identidad orgánica y otra variedad de procesos en el desarrollo floral (Irish y Litt, 2005; Engel *et al.*, 2005). La expresión de los genes homeóticos MADS box afecta la identidad de los órganos florales: los genes tipo A, *APÉTALA*, afectan por sí solos la identidad del verticilo 1 (sépalos); la interacción de los MADS A y el tipo B, *PISTILLATA*, afecta la identidad del verticilo dos (pétalos); la interacción de los MADS B y el tipo C, *AGAMOUS*, afecta el verticilo 3 (anteras), y finalmente la expresión individual del tipo C afecta el verticilo 4 (carpelos) (Nakayama *et al.*, 2005). El modelo ampliamente aceptado del cuarteto floral incluye una nueva función del MADS E *SEPALLATA*, que interactúa en un perfil de expresión más amplio en la determinancia de la identidad de pétalos, estambres y carpelos. Se han identificado recientemente los genes E *Ag19* en *Arabidopsis* y *OsMADS8* en arroz (Sentoku *et al.*, 2005). Adicionalmente se ha identificado la clase de genes D relacionados estrechamente con los genes C en el control del desarrollo del óvulo. De igual forma se han identificado genes con expresión tisular específica que actúan en el desarrollo de los gametos, como es el caso de *VANGUARD1*, que promueve el desarrollo del tubo polínico y la histona gameto específica *gH2A* que se expresa exclusivamente en el gameto masculino (Figura 1) (Nam *et al.*, 2003; Jiang *et al.*, 2005; Kenji *et al.*, 2005).

En las plantas superiores existen muchas familias conservadas de genes como los MADS-box, *LEAFY*, *UFO/FIM* y *APÉTALA3/DEFICIENS*, entre otros. Las familias MADS box *CONSTANS*, y Locus de la floración (*FLC*), floración terminal (*TF1*) específicamente, presentan expansión diferencial entre especies (Aagard *et al.*, 2005). Por ejemplo, *PeMADS6*, un homólogo de *GLOBOSA*, en *Phaellenopsis* inhibe el óvulo y el ovario, mientras que en orquídeas promueve tanto su desarrollo como la longevidad floral. Así, la duplicación genética podría contribuir a la diversidad morfológica de las plantas. En monocotiledóneas, por ejemplo, los genes clase C, *OSMADS3* y *OSMADS58*, se han subfuncionalizado parcialmente y son producto de la duplicación genética durante la evolución del arroz (Yamaguchi *et al.*, 2006).



**Figura 1.** Modelo simple de las principales rutas de control del tiempo de floración en *Arabidopsis* (modificado de Corbesier y Coupland, 2005).

De manera similar, genes con función B que pertenecen a la familia MADS-box, pueden pertenecer a uno de dos linajes alternativos: *DEFICIENTE (DEF)/APETALA3 (AP3)* o *GLOBOSA (GLO)/PISTILLATA (PI)*. La similitud entre los mutantes *GLO* y *DEF* sugiere que los dos genes tienen funciones comparables en la morfogénesis floral. La expresión espacial y temporal indica la inducción independiente de la transcripción de *DEFA* y *GLO*. Sin embargo, se observa un efecto contrario en la regulación órgano, específica de los dos genes en pétalos y estambres que depende de la expresión concertada. Adicionalmente, estudios de ligamiento *in vitro* sugieren que las proteínas *DEFA* y *GLO* se ligan específicamente, como heterodímeros, a motivos específicos en los promotores de ambos genes (Trobner *et al.*, 1992).

El proceso de floración involucra una red intrincada y altamente específica en la que confluyen grupos de genes asociados con rutas específicas (inducción, identidad floral, formación de estructuras reproductivas); relaciones antagónicas y sinérgicas entre las actividades de los productos génicos implicados y efecto de la expresión de algunos genes sobre la transcripción de otros. Se han identificado los genes *FLORACIÓN TERMINAL*, “*ENCLAVIJADO TEMPRANO EN DÍAS CORTOS*” (*EBS*), *FLORACIÓN TARDÍA*, *CLAVATA*, *TAVRT1*, *LOCUS FT*, *B-ZIP-FD*, Y *LEUNIG* cuyos productos génicos se asocian en complejos multiproteínicos o interfieren sobre la expresión de otros genes. Otro gran grupo de genes modifica y regula específicamente la expresión de otros, en respuesta a la interacción con el ambiente celular y externo (*SaMADS A* homólogo de *Soc1* en *S. alba*). Algunos de los genes implicados en el proceso de floración se relacionan con la inducción floral (*CONSTANS*, *INDETERMINADO 1*, *FLC*, *FRÍGIDA*, *MADS* de efecto en la floración, fotomorfogénico y constitutivo, entre otros). Otros genes se relacionan con la identidad floral y con la formación de estructuras reproductivas específicas (*GLOBOSA/PISTILATA*, *DEFICIENTE/APÉTALA*, *AGAMOUS*, *FLORICAULA*, *FRONDOSO (LFY)*, y “*HOJA SOBRE EL PECÍOLO 1*”, entre otros) (Cuadro 1) (Abe *et al.*, 2005; Carnier y Pinheiro, 2005; Cheng *et al.*, 2005; Green *et al.*, 2005; Martynov y Khavkin, 2005; Shindo *et al.*, 2005; Yun-Yuan Xu *et al.*, 2005; Trobner *et al.*, 1992; Wigge *et al.*, 2005).

A pesar del efecto aditivo de un gran grupo de genes para condicionar el proceso de floración se han identificado genes que controlan el inicio de cada ruta del proceso. Por ejemplo, se ha demostrado que el 70% de la variación en el tiempo de floración se debe a la variación alélica de *FRÍGIDA (FRI)*. Por lo tanto, la variación en el tiempo de floración en haplotipos comunes *FRI* se debe a variaciones en el nivel del locus de floración (*FLC*) o en los genes que lo regulan (Green *et al.*, 2005; Shindo *et al.*, 2005; Yun-Yuan Xu *et al.*, 2005), mientras que el gen de la *SOBRE EXPRESIÓN DE CONSTANS 1 (SOC 1)* y *FT* se conocen como integradores del tiempo de floración (Silva *et al.*, 2005). Sin embargo, se ha determinado recientemente que el tiempo de la floración también puede modificarse por efectos simultáneos sobre la expresión de *CO* y *FT*, como es el caso de la sobre expresión del gen *COL9*, similar a *CONSTANS*, que retarda la floración por el efecto inhibitorio simultáneo sobre la expresión de *CO* y *FT* (Cheng *et al.*, 2005; Ishiyaku *et al.*, 2005). Por otro lado, se ha definido que *SOC1* Y *FLC* también están asociados con la inducción de la diferenciación celular requerida para el inicio de la floración, específicamente a través de la activación de los genes de la identidad de meristemos florales, *Lfy* y *Apétala 1*, cuya expresión promueve la producción de meristemos florales (Carnier y Pinheiro, 2005).

Se ha evidenciado complejidad elevada en la interacción entre las posibles rutas que determinan la aparición de la floración en las plantas superiores, de tal forma que el conocimiento del proceso en cada especie requiere estudios fisiológicos y genómicos exhaustivos. Es el caso de las plantas que florecen precozmente debido a la sobre expresión de *FT*, independientemente del fotoperíodo y de la función de *CONSTANS*. La actividad de estos genes se controla en condiciones de luz por el reloj circadiano y a esta ruta también están asociados los genes floración temprana 3 (*EARLY FLOWERING 3*) y *ZEITLUPE* (Kim *et al.*, 2005). La represión floral del locus de floración es el punto de convergencia de las rutas autónomas y de vernalización y funciona en parte mediante la represión de la transcripción de *FT*. En otra de estas rutas, dos factores relacionados con la cromatina, *FLORACIÓN TERMINAL 2 (TFL2)* y (*EBS*), están involucrados en la represión de la transcripción de *FT*, principalmente en condiciones de día corto (Yamaguchi *et al.*, 2005).

En *Arabidopsis* se han identificado 42 genes de la familia *SWI2/SNF2* que codifican proteínas de remodelación de la cromatina, algunos de los cuales actúan durante la transición floral. Por ejemplo, el gen *CHR11* codifica una especie de interruptor (*ISWI*) de la remodelación de la cromatina que se expresa abundantemente durante la gametogénesis y la embriogénesis femenina. *CHR11* es esencial para la proliferación de núcleos haploides durante la mega gametogénesis y para la expansión celular durante la fase esporofítica. Por otro lado, el gen *ATMGH3* codifica una histona gameto específica masculina, *H3* que también actúa durante la remodelación de la cromatina (Hsieh y Fischer, 2005; Huanca *et al.*, 2005; Okada *et al.*, 2005).

Adicionalmente se han registrado otras proteínas componentes del complejo de modificación de la cromatina, como por ejemplo las proteínas relacionadas con la actina (ARPs), localizadas en el núcleo. En *Arabidopsis* se ha demostrado el papel principal de la proteína ARP7 en la embriogénesis y el desarrollo normal de la floración y la planta. Se ha sugerido también que se requiere ARP6 para la activación de la expresión de *FLC* a niveles que inhiben la floración (Deal *et al.*, 2005; Kandasamy *et al.*, 2005).

Tanto las modificaciones en la cromatina como la actividad de los factores de transcripción influyen sobre la actividad de la RNA polimerasa en los genes objetivo; por tanto, se constituyen en reguladores de la transcripción génica. La regulación del locus *FLC* proporciona un modelo que describe la modificación de los sistemas de la cromatina en plantas y la actuación como interruptor de la transición a la floración, en la cual la mutación o desacetilación de aminoácidos en algunas histonas específicas determina la actividad o la represión del gen (Finnegan *et al.*, 2005; He y Amasino, 2006).

Por otro lado, no puede desconocerse el papel de los microARN en diferentes aspectos del proceso de floración. Recientemente se ha demostrado que los microARN son muy activos en la regulación de la expresión genética. Estudios con mutantes florales en *Arabidopsis* Aspectos moleculares de la inducción y el desarrollo floral y otras plantas sugieren que los microARN se requieren para la función meristemática, polaridad orgánica, desarrollo vascular, patrón floral, respuesta hormonal y el control de la duplicación de factores de transcripción (Gamalei, 2005; Huang *et al.*, 2005; Kidner y Martienssen, 2005; Suárez, 2005; ). De otro lado se sabe que los genes homeóticos determinan el destino celular y tisular en los meristemas, así de su expresión depende la formación adecuada de los órganos florales (Bewley *et al.*, 2000; Hopkins y Hüner, 2004).

Otra parte esencial de la organogénesis floral es la transducción de señales. Los componentes de la transducción de señales involucran receptores de membrana, proteínas de ligamiento GTP-dependientes, efectores de proteína-G y proteínas quinasas. Los receptores de los productos génicos hacen parte de la ruta de transducción asociada con la floración, como en el caso del receptor-quinasa *CLV1*, producto del gen *CLAVATA (CLV)* de *Arabidopsis* que regula la diferenciación de las células del tallo en los flancos de los meristemas. También los receptores asociados a quinasas *BAM1*, *BAM2*, *BAM3* se requieren para el desarrollo gametofítico masculino y femenino. Las diferentes funciones de los receptores de *CLV1* y *BAM* en el desarrollo de meristemas y órganos están dirigidas ampliamente por diferencias en los patrones de expresión (De-Young *et al.*, 2006). De igual modo, la subunidad  $\beta$  de la proteína heterotetramérica-G es indispensable en la transducción de señales durante la floración, específicamente para el desarrollo de la antera y la maduración del polen, mientras que una isoforma específica de la peroxidasa III se ha asociado con el desarrollo del estigma (McCinnis *et al.*, 2005; Peskan-Berghofer *et al.*, 2005). Por último, no puede desconocerse la importancia de las proteínas de ligamiento al ARN en la regulación del proceso de floración, como es el caso de la proteína *FCA*, de gran importancia como receptor del ácido abscísico (*ABA*) (Razem *et al.*, 2006). El papel de los fitorreguladores en la floración se tratará en detalle en otro aparte de este documento.

### La Transducción De Señales Asociadas Con La Floración

Las interacciones entre proteínas también son esenciales para el control de la transducción. Las proteínas F-box, componentes del complejo de SCF-ubiquitina ligasa, actúan sobre las proteínas de la degradación en el proteosoma, en la regulación de la foto morfogénesis de la semilla, en el desarrollo de la hoja de roseta y en la floración en *Arabidopsis*. De otro lado, la proteína F box *EMPFINDLICHER IM DUNKELROTEN LICHT 1 (EID1)* funciona como regulador negativo específico de la señalización por luz del fitocromo A (*phyA*) (Nougalli *et al.*, 2006). Recientemente se ha propuesto un modelo en el que se integran en redes la inducción floral y la formación orgánica mediante la formación de heterodímeros entre proteínas de inducción floral y proteínas de la identidad de órganos florales. Los heterodímeros conforman un mecanismo regulador que previene la actividad de proteínas de la inducción floral en las plantas de *Arabidopsis* que ya están en floración (De Foltera *et al.*, 2005; Kane *et al.*, 2005; Marrocco *et al.*, 2006).

## La Inducción Floral

La floración representa un cambio fundamental en el desarrollo de la planta que requiere la interacción coordinada de cambios moleculares y bioquímicos iniciados en las hojas y transmitidos al meristemo apical caulinar; la manera como estas cascadas se integran *in vivo* es incierta (Figura 1) (Corbesier y Coupland, 2005), de tal forma que los blancos moleculares de citoquininas, sacarosa, glutaminas, miRNAs y siRNAs durante el proceso de la floración no están definidos en su totalidad y son una meta de las investigaciones futuras con el fin de integrarlos al esquema del modelo de la floración, en la que solamente aparecen los genes blanco de la giberelina (Figura 3).

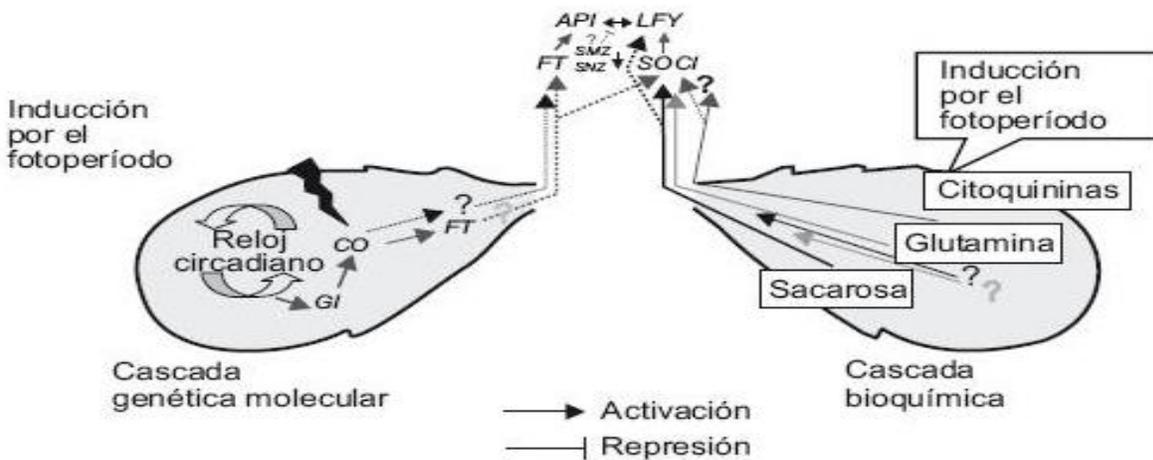
La evocación floral se produce por factores ambientales y propios del desarrollo. La luz es uno de los factores ambientales más importantes que determinan el tiempo de transición entre la fase del desarrollo vegetativo y el reproductivo. Además de la duración del día (fotoperíodo) y el espectro de la luz, la temperatura también afecta sustancialmente la floración. Por ejemplo, la exposición de la inflorescencia de *Arabidopsis* a altas temperaturas es suficiente para inducir el aborto del meristemo floral, independientemente de los efectos sobre la fotosíntesis. El fotoperíodo también ejerce función importante sobre el control de la evocación floral en plantas adultas. Muchas plantas poseen un mecanismo para medir la duración del día y no florecen, a menos que reciban días cortos o largos. Las bases genéticas de la inducción floral se han estudiado tomando como modelo *Arabidopsis*, una planta facultativa de día largo y que requiere frío para la inducción floral. Por ejemplo, el gen *FUL* de *Arabidopsis*, homólogo del gen *MADSB* de *S. alba*, tiene efecto sobre el tiempo de iniciación floral y el límite de la vernalización inductiva. El gen *FUL* se sobre expresa tempranamente durante la transición floral en los meristemos apicales (De Foltera *et al.*, 2005).

Uno de los ejemplos que demuestran la complejidad de la transducción de señales disparadas por la luz es la relación entre la respuesta al estímulo luminoso y las citoquininas en la inducción floral. Las citoquininas interactúan con las señales luminosas mediante la síntesis de ARR4, un miembro de la familia de reguladores de respuesta en el núcleo (ARRs). Esta proteína ocasiona la estabilización de la forma activa del fitocromo B y, por tanto, se incrementan los efectos de la luz roja. En consecuencia, ARR4 actúa como regulador negativo de la señalización de la citoquinina. Un fenómeno atípico en la floración de plantas superiores ocurre en *Chenopodium rubrum* y *Pharbitis nil* que producen flores con sólo las hojas cotiledonares expandidas. Por tanto, la floración puede inducirse casi inmediatamente después de la germinación. De modo contrario, muchas plantas perennes requieren un estado mínimo de desarrollo antes de adquirir la capacidad para florecer (Han *et al.*, 2005; Rashotte *et al.*, 2005).

La comprensión del control genético de la inducción floral en angiospermas se ha logrado a partir del trabajo en *Arabidopsis*, arroz y pastos, en las cuales se han identificado 11 genes de floración tardía. La mayoría de los pastos de zona templada requieren señales de inducción primaria por días cortos y bajas temperaturas (vernalización) para florecer, seguidas por una inducción secundaria de días largos y altas temperaturas. Existe amplia variación en la distribución de estos requerimientos, particularmente relacionados con la latitud y el origen de los genotipos. En *Arabidopsis*, la regulación de la floración está controlada por cuatro rutas que interactúan en el control de la expresión de los genes *FT* y *SOC 1*, integradores del tiempo de la floración (Figura 2) (Endo *et al.*, 2005).

Se desconocen algunos aspectos de la inducción floral, pues a pesar de que está claro que la señal de la duración del día se percibe en las hojas, no lo está el mecanismo de transducción hacia los ápices. En *Arabidopsis*, la respuesta a la duración del día depende de la inducción del locus T de floración (*FT*). Algunos estudios sugieren que la inducción de este locus en una sola hoja es suficiente para que el ARNm de *FT* se transporte por el sistema vascular hacia el ápice del tallo en donde se activan los genes hacia debajo de la cascada de transducción de señales y se produzca la floración. El ARNm *FT*, los microARN, miR171, miR156, miR159 y miR167 además de otras moléculas señal reguladoras negativas y positivas están involucradas en la señalización de la floración. Por ejemplo, miR171 interactúa con *APÉTALA 2*

(AP2), y al romperse esta unión se produce un bloqueo transcripción al del gen miR156, regulador de la expresión de la familia de promotores *SPL* que suprimen la floración en *Arabidopsis*; miR159 regula el tiempo de floración y el desarrollo de las anteras mediante la escisión del mRNA de Gamyb, un regulador positivo del gen *LEAFY* (Huang *et al.*, 2005; Kidner y Martienssen, 2005; Suárez, 2005).



Cascada de señalización que regula el tiempo de floración por influencia del fotoperíodo en *Arabidopsis*. En la izquierda la cascada molecular que involucra la activación transcripcional en las hojas de genes como CO y FT a partir de la respuesta del reloj circadiano a los días largos. El resultado de esta activación genética se transmite entonces al meristemo apical caulinar donde se realiza la morfogénesis. A la fecha no se conoce plenamente el proceso de transmisión de la señal; sin embargo se ha determinado que está involucrado el movimiento de la proteína FT. A la derecha, la cascada bioquímica en la cual la inducción por días largos ocasiona el incremento en la exportación de moléculas como sacarosa, glutamina y citoquininas a partir de las hojas hacia el meristemo. Los cambios en las cascadas moleculares y bioquímicas ocurren en las hojas en respuesta a los días largos y ocasionan una segunda cascada molecular en el meristemo apical caulinar. Este proceso ocasiona la reducción de la expresión de SMZ y SNZ contrariamente a lo observado en la expresión de SOC1. La sobre expresión de SOC1 induce la activación de LFY y AP1, asociados con la inducción de la morfogénesis floral en el meristemo. La pregunta más importante que queda aún por resolver es acerca del modo de interacción entre los cambios observados en la cascada bioquímica y molecular tanto en las hojas como en el meristemo.

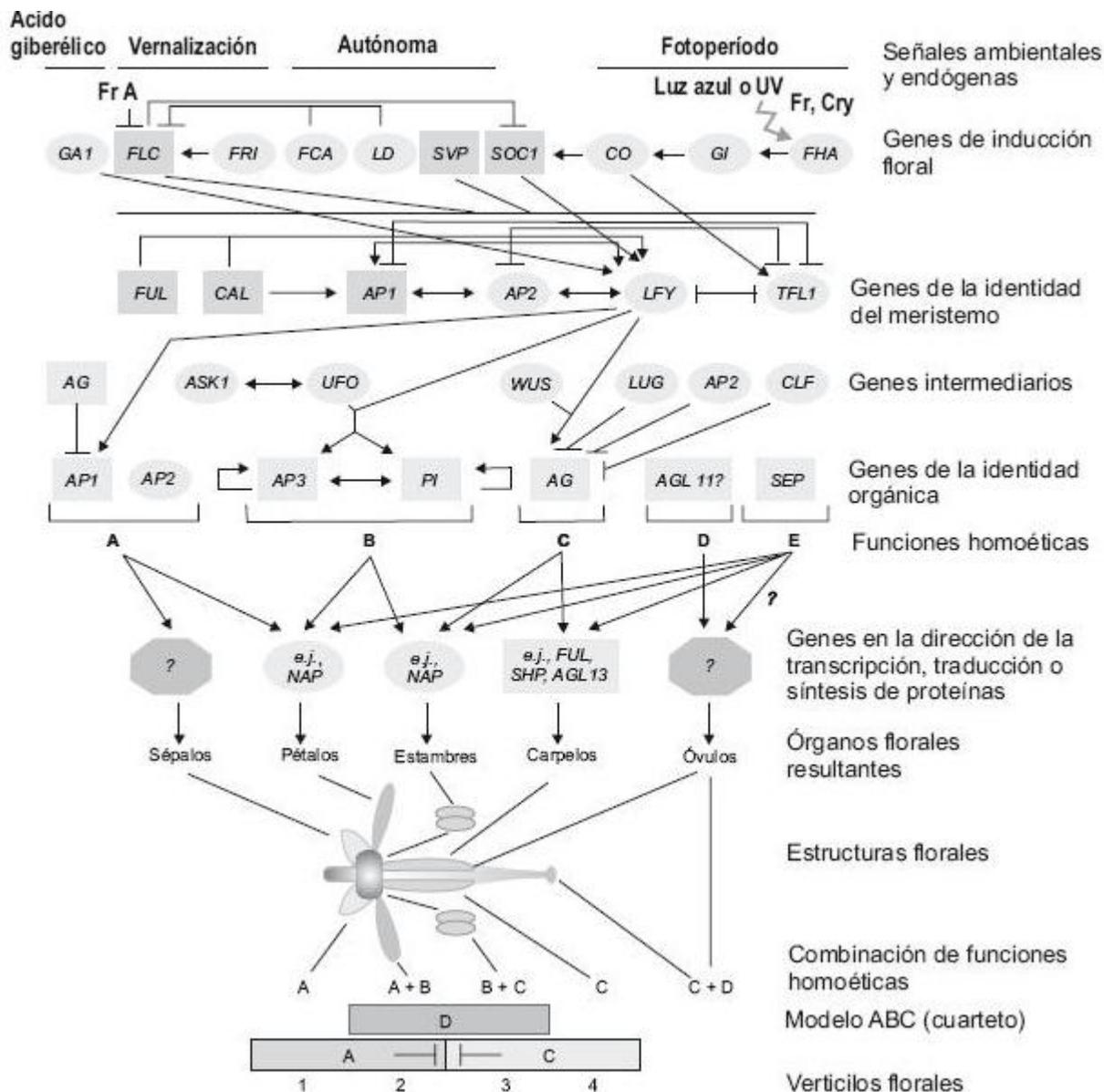
**Figura 2.** Esquema general de la cascada de señalización que regula el tiempo de la floración en *Arabidopsis* (modificado de Corbesier y Coupland, 2005).

El reloj circadiano también regula muchos aspectos del desarrollo de las plantas como el alargamiento del hipocotilo y la inducción de la floración por el fotoperíodo. Las proteínas F-box ZEITLUPE (ZTL) y floración temprana 3 (ELF3), relacionadas con el reloj circadiano, tienen efectos aditivos sobre la morfogénesis temprana pero en rutas independientes. La evidencia sugiere que *elf3-1* puede anular la represión de la floración tardía mediante un mecanismo independiente de *CONSTANS*, posiblemente a nivel post transcripcional (Kim *et al.*, 2005) (Figura 3, Cuadro 1).

Los mecanismos de medición de la duración de los días en las plantas están mediados por la actividad de los fitocromos. Los fitocromos son cromoproteínas solubles que ocurren en dos formas: una que absorbe luz roja (Pr) y otra luz roja lejana (Pfr). Las dos formas pueden interconvertirse reversiblemente según la exposición, sea a la luz roja o roja lejana. En el dominio fotosensible de la apoproteína bilina liasa (BLD), el N Terminal (ATS) exhibe un plegamiento en forma de hélice durante la transformación de Pr a Pfr que estabiliza la conformación Pfr y la capacita para la realización de funciones fisiológicas (Nakasako *et al.*, 2005) (Figura 3). Por ejemplo, el sombreado reduce la relación entre la luz roja y la roja lejana y puede disparar abundantes respuestas fisiológicas, que incluyen el alargamiento del tallo y la aceleración de la

floración, debido probablemente a la asociación fitocromo B-GFP en el mesófilo, que suprime la expresión del locus T regulador de la floración (Endo *et al.*, 2005).

Existen evidencias de actividad autocatalítica de los fitocromos, que consiste en la fosforilación dependiente de la luz de una proteína a la que están acoplados, con la cual se inicia la ruta de señales de transducción que ocasiona el alineamiento de un factor de transcripción a la secuencia promotora de los genes sensibles a la luz. Existe otra alternativa a la actividad fisiológica del fitocromo, relacionada con la estructura tridimensional de la molécula. Cuando el fitocromo adquiere la conformación metabólicamente activa por el estímulo de la luz roja, cambia su conformación aleatoria a una conformación de  $\alpha$ -hélice anfipática, con un centro activo que puede acoplarse a una enzima y activarla, iniciando de esta manera la transducción de señales. Los estudios de mutantes pleiotrópicos y epistáticos de la *cla* se *det/cop/fus* sugieren que estos loci actúan hacia debajo de la cascada sobre los tres principales fotorreceptores (PHYA, PHYB, y CRY1) (Hopkins y Hüner, 2004; Bewley *et al.*, 2000).



Descripción simplificada preliminar de la jerarquía genética que controla el desarrollo floral en la planta modelo eucotiledónea *Arabidopsis*. Se muestran ejemplos de genes en cada nivel de la jerarquía. Se indican las diferentes rutas de inducción floral como

ácido giberélico, vernalización, autónoma y fotoperiodo. Los genes intermediarios resumen una clase de genes con funcionalidad diversa que incluyen genes cadastrales MADS box que se muestran delineados en cuadro, los genes que no son MADS box se muestran bordeados en círculos y los genes cuyas secuencias no han sido registradas se delinean en octógonos. Las interacciones entre genes se simbolizan con flechas. La activación con flechas simples; interacción sinérgica con flechas dobles; interacción antagónica o inhibición con líneas resaltadas. Sin embargo, no todos los genes se conocen al igual que sus interacciones. En el caso de los genes cascada abajo sólo se muestra un símbolo para cada tipo de órgano floral, aunque la cascada entera de muchos genes blanco al igual que los genes mayores de la cascada molecular se activan probablemente en cada órgano floral. En la parte inferior de la figura se muestra el "modelo clásico ABC" de la identidad orgánica floral. Abreviaciones: AG, AGAMOUS; AGL, gen similar a AGAMOUS; AP, APETALA; ASK1, similar a ARABIDOPSIS SKP1; CAL, CAULIFLORA; CO, CONSTANS; FLC, LOCUS C de la floración; FRI, FRIGIDA; FUL, FRUCTÍFERO; GI, GIGANTEA; LD, LUMINODEPENDIENTE; LFY, LEAFY; LUG, LEUNIG; NAP, NAC-like, activated by AP3/PI; PI, PISTILLATA; SEP, SEPALLATA; SHP, SHATTERPROOF; SOC1, Supresor de la sobre expresión de CO1; SVP, fase vegetativa corta; UFO, órganos florales inusuales; TFL1, floración terminal1 (modificado de Soltis *et al.*, 2002).

**Figura 3.** Esquema general del control genético de la floración en *Arabidopsis*. La floración en *Arabidopsis* puede explicarse según el modelo del cuarteto por la interacción entre genes en diferentes niveles. Algunos de ellos se expresan en las hojas para señalar el estímulo floral; otros en el meristemo del tallo para establecer la transición a yema floral; otros determinan la identidad de los órganos florales y los genes efectores determinan las características específicas de los verticilos (modificado de Soltis *et al.*, 2002; Aagaard *et al.*, 2005; Albert *et al.*, 2005).

**Cuadro 1.** Descripción de algunos de los principales genes implicados en el desarrollo reproductivo de las plantas superiores.

Gen		Función		Especie	Referencia
Nombre	Sigla	Inducción floral			
Floración terminal	TFL1	Antagónico de FLC, evita la identidad floral del meristemo		Arabidopsis	Yamaguchi <i>et al.</i> , 2005
Indeterminado 1	ID 1	Transición al estado reproductivo		Maíz	Bernier y Périlleux, 2005
Locus de floración	FLC	Restricción de la expresión de FT		Arabidopsis	Edwards <i>et al.</i> , 2006
Similar a Constans	SOC 1	Integradores de la ruta floral	Previene la sobreexpresión de CO y activa LFY, AP1	B. napus	Yoo <i>et al.</i> , 2005
Fronzoso	LFY	Promueve la identidad del meristemo floral y la expresión de AG		Eucalyptus	Dornelas y Rodríguez, 2005
Locus T de la floración	FT	Ruta de la floración	Activador de Apétala 1, promueve la identidad del meristemo	Arabidopsis Eucalyptus	Dornelas y Rodríguez, 2005
Constans	CO	Inducción floral por el fotoperíodo, mediador reloj circadiano			Carnier y Pinheiro, 2005
MADS de efecto en la floración	MAF 4	inhibición de la floración			Abe <i>et al.</i> , 2005
Enclavijado temprano		Represión de la transcripción de FLC		Arabidopsis	Hanzawa <i>et al.</i> , 2005
Elongación tardía del hipocótilo	ELF 3	Evita la represión floral			Kevei <i>et al.</i> , 2006
Asociado al reloj circadiano 1	CCA1				Dornelas y Rodríguez, 2005
Elongación tardía del hipocótilo	LHY	Regulación de la floración por reloj circadiano		Eucalyptus	Dornelas y Rodríguez, 2005
Expresión en el tiempo de CAB1	TOC1			Teobroma cacao	Swanson, 2005
Zeit lupe	ZTL				Kevei <i>et al.</i> , 2006

Gigantea			Arabidopsis	Mizoguchi <i>et al.</i> , 2005
Reguladores de respuesta en el núcleo	ARR4 ARR3 saMADS	Ruta independiente de la citoquinina en el control del ciclo circadiano  Homólogo de SOC 1, activado por giberelinas	S. alba	Salomé <i>et al.</i> , 2006  Reinders <i>et al.</i> , 2005
Frigida	FRI		Arabidopsis	Hecht <i>et al.</i> , 2005
	TavRT-1 TavRT-2	Regulación del tiempo de floración		
	DCL 1		Triticum	Kane <i>et al.</i> , 2005
		Homólogo de la Ribonucleasa, acumula SiRNA		Tooke <i>et al.</i> , 2005
GAMYB		Regulador positivo de LEAFY		
Fotomorfogénico constitutivo 1	COP 1	En oscuridad reprisa la fotomorfogénesis; interactúa con homólogo de CO, COL 3 en la floración temprana por días cortos	Arabidopsis	Dattaa <i>et al.</i> , 2006
ABA 2/GIN 1		Control del crecimiento reproductivo, tamaño de órganos		McCourt <i>et al.</i> , 2005
Fitocromo B	PHYB	Fotoreceptor, Regulación negativa de FLC		Endo <i>et al.</i> , 2005
<b>Formación de estructuras necesarias para la floración</b>				
	OsMADS 22	Formación del primordio floral	Arroz	Rozema <i>et al.</i> , 2005
	Swa 1	Biogénesis de rRNA en gameto femenino		Shi <i>et al.</i> , 2005
	DUO 1	(R2 R3 MYB) formación y fertilidad del gameto femenino		Rotman <i>et al.</i> , 2005
	CHR 11	Remodelación de la cromatina para la regulación de la gametogénesis femenina	<i>Phalaenopsis</i>	Okada <i>et al.</i> , 2005
Globosa/pistilata	GLO/PIS	Desarrollo de pétalos-sépalos, ovario	<i>equestris</i>	Wen-Chieh <i>et al.</i> , 2005
Deficiente/apétala	DEF/AP 3		<i>Lamiales</i>	Aagaard <i>et al.</i> , 2005
Agamous		Identidad orgánica de estambres y carpelos	Arabidopsis	Yamaguchi <i>et al.</i> , 2006
Floricaula/frondoso	FLO/LFY	Homólogo C <sub>1</sub> LFY regulación transcripción genes florales homeóticos del ABC	<i>Cedrella fissalis</i>	Carnier y Pinheiro, 2005
<b>Reguladores de la expresión de genes de estructuras florales</b>				
Clavata	CLV	Restringe la expresión de wuschel (wus) promotor de las células del tallo		Shindo <i>et al.</i> , 2005
Wuschel	WUS	Control del desarrollo y mantenimiento de las células del meristemo apical caulinar (SAM)	<i>Petunia hibrida</i>	Ferrario <i>et al.</i> , 2006
Floración embrionaria 2	EMF2			
Fertilización independiente del endospermo	FIE	Modificadores de la cromatina	<i>Eucalyptus</i>	Dornelas y Rodríguez, 2005
Proteína similar a la cromatina 1	LHP1			
LEUNIG	LUG	Regulador de AGAMOUS	Arabidopsis	Conner y Liu, 2005
<b>Factores de transcripción</b>				
SCHLAFMUTZE	SMZ	Represores florales, similares a AP2		Corbesier y Coupland, 2005
Inastillable 1 y 2	SHP	MADS box		Chandler <i>et al.</i> , 2005
Sepallata	SEP	MADS box		Battaglia <i>et al.</i> , 2006

Fructífero	FUL	(MADSB) transición floral de los meristemas, regulador de la expresión génica		Chandler <i>et al.</i> , 2005
	FD	b-zip asociado a FLC en la activación de AP 3	Arabidopsis	Wigge <i>et al.</i> , 2005
	FLCisa	MADS box bloqueo cuantitativo de la transición floral o represión de SOC 1 y FLC		He y Amasino, 2005
	NPR 1	Homólogo de blade on petiole 1-2 (BOP 1-2) control de la simetría del crecimiento de flores		Hepworth <i>et al.</i> , 2005
	ARP 6	Control de la expresión de FLC		Martynov y Khavkin, 2005
	ETTIN/ARF3	Sensible a la auxina, afecta el número de órganos del perianto	<i>Phalaenopsis</i>	Symons <i>et al.</i> , 2006
	AP 2	Se liga al elemento de respuesta al etileno, identidad floral del meristemo, desarrollo de óvulos	Arabidopsis	Symons <i>et al.</i> , 2006

### La Señalización Del Estímulo Floral A Larga Distancia

La señalización a larga distancia tiene mecanismos reguladores en muchos niveles: síntesis de señales, transporte hacia los haces vasculares, cargue en el floema, translocación en la savia del floema, descarga del floema, entrada en los tejidos blanco y sensibilidad de las células blanco a la señal. En muchas especies, para que ocurra la floración, el estímulo floral debe transportarse al menos acropétalmente desde el meristemo apical siguiendo un gradiente de potencial hacia la yema floral. No está claro si el gradiente lo causan movimientos diferenciales, acumulación del estímulo floral o sensibilidad diferencial de los meristemas axilares a las señales móviles. (Hopkins y Hüner, 2004; Suárez, 2005).

Desde hace mucho tiempo atrás se ha asociado la floración con una molécula aún no definida plenamente, conocida como florígeno y cuya existencia aún es motivo de debate. Se considera que el florígeno es una molécula que se sintetiza en respuesta al fotoperíodo apropiado y se transmite a partir de las hojas a los meristemas vegetativos para promover la floración. Se ha descubierto recientemente en *Arabidopsis* que el gen FT es un candidato de la codificación del florígeno. El mRNA del gen FT actúa de manera similar a la referenciada como efecto del florígeno. El proceso identificado en *Arabidopsis* implica el estímulo inicial de fitocromos y criptocromos por días largos, la consecuente expresión del gen CO cuyo producto activa finalmente la expresión del mRNA de FT. El mRNA de FT se transmite de las hojas al ápice, en el cual actúa sinérgicamente con FD en la activación de la transcripción de los genes asociados con la identidad del meristemo floral lo cual ocasiona finalmente el inicio de la floración (Huang *et al.*, 2005; Aksenova *et al.*, 2006; Yu *et al.*, 2006). En otras especies, como arroz, se han identificado genes ortólogos de FT, cuyos productos se han asociado con el florígeno, como es el caso de la actividad de la proteína *Hd3a* (Tamaki *et al.*, 2007).

También se ha evidenciado que entre los componentes de la señal de larga distancia de la floración están las giberelinas, citoquininas, sacarosa, ácido salicílico, proteínas y péptidos, ARN y micro ARN (Bewley *et al.*, 2000). Experimentos realizados con defoliación indican que una línea en particular de *Impatiens balsamina* se evoca irreversiblemente a la floración porque las hojas expuestas a fotoperíodos inductivos producen señales transmitidas incesantemente. En *Chenopodium rubrum*, *Sinapis alba* y *Arabidopsis thaliana*, la remoción de las hojas en diferentes épocas indica que la evocación floral ocurre en el ápice del tallo y después las hojas exportan la señal. La pérdida de las condiciones inductivas puede llevar a una reversión parcial o total del proceso de floración en soya, y en algunas líneas de *I. balsamina*, lo cual sugiere que en estas plantas no ocurre una evocación real o que ocurre posteriormente al inicio del desarrollo floral (Bewley *et al.*, 2000).

Existe evidencia de reguladores negativos y positivos transmisibles. La floración ocurre únicamente cuando la relación entre las señales inhibitoras y estimulantes excede cierta proporción. Adicionalmente, en la inducción floral del meristemo por el fotoperíodo se conocen señales de larga distancia entre las hojas y el meristemo apical vía floema.

Éste es el caso del mutante *gigas* en arveja, deficiente para la producción de un estímulo floral constitutivo y, por tanto, presenta floración tardía e incremento en la sensibilidad al fotoperíodo y a la vernalización. El estudio de mutantes *gigas*, *sn*, *dne* y *ppd* indica que *CONSTANS* regula la producción o entrada al floema de la señal de floración a larga distancia, mientras que en maíz se requiere el gen *INDETERMINATE (ID1)* para promover la transición al crecimiento reproductivo, por lo cual los mutantes *id1* muestran floración tardía con respecto a los tipos silvestres (Bernier y Périlleux, 2005).

El análisis de mutantes de *Arabidopsis* deficientes para la síntesis o movilización de almidón sugiere que la sacarosa es necesaria para la floración de las plantas de día corto. La sacarosa requiere el acompañamiento de giberelinas y la expresión de *FT* y *FWA* para promover la inducción floral por días largos en *Arabidopsis*. Adicionalmente se han identificado los transportadores homólogos de azúcar y alcohol permeasa, *AtPLT5* y *At3g18830* responsables del intercambio de azúcar dentro de tejidos de raíces y flores (Reinders *et al.*, 2005).

Los cambios en la concentración y esterificación de las pectinas en el meristemo apical durante el inicio de la floración sugieren la acción de las pectinas durante la transición floral. El contenido de pectinas baja drásticamente en las primeras horas de la transición hacia la floración. El polimorfismo y la abundancia de la enzima pectina metil esterasa (PMEs) en diferentes estados de desarrollo de las plantas, sugiere su función en el crecimiento y diferenciación; por ejemplo, la maduración, microsporogénesis y crecimiento del tubo polínico, germinación de la semilla, rendimiento del tubérculo y desarrollo de la raíz de achicoria (Sobry *et al.*, 2005; Thonar *et al.*, 2006).

El movimiento sistémico de mRNA también puede ser un mecanismo de señalización larga distancia en las plantas. Se han detectado en el exudado floemático de muchas plantas microARN (miRNAs) y RNAs de corta interferencia (siRNAs). Se ha sugerido que los siRNAs podrían participar en la propagación del silenciamiento sistémico de RNA, aunque para la acumulación de estas moléculas de silenciamiento de ARN se requiere en el gen de *Arabidopsis* "SIMILAR A JUGADOR 1" (*DCL 1*), un homólogo de la ribonucleasa (Corbesier y Coupland, 2004; Suárez, 2005; Tooke *et al.*, 2005) (Cuadro 1).

### **El Papel De Las Hormonas Durante El Desarrollo Floral**

Las fitohormonas cumplen papel de importancia en la regulación de muchos aspectos del desarrollo de la planta. A pesar de que se conoce el papel individual de las hormonas, aún no se conoce plenamente la interferencia entre ellas y la integración de las diferentes señales hormonales. Recientemente se ha identificado en *Arabidopsis* una mini proteína tipo dedos de zinc 1 (MIF1), involucrada putativamente en la integración de señales múltiples de hormonas. MIF1 o las proteínas con las que interactúa estarían involucradas en la mediación del control del desarrollo de la planta (Del Pozo *et al.*, 2005; Stepanova y Alonso, 2005; Hu y Ma, 2006;).

Las hormonas son un componente importante de la señalización del estímulo floral a larga distancia. Se ha comprobado la presencia de giberelinas en la savia del floema y el xilema y se sabe que están involucradas en el proceso de floración, pues estimulan el alargamiento del tallo. Adicionalmente, la aplicación de citoquininas incrementa el índice mitótico en el meristemo. Las poliaminas también están relacionadas con la regulación de la floración, pues ensayos realizados con plantas transgénicas muestran que su sobreexpresión conlleva un efecto retardante del proceso (Alcázar *et al.*, 2005).

Existen en las plantas superiores respuestas variadas a la aplicación exógena de giberelinas (GAs). En muchas especies de día largo y día corto, las GAs no inducen la floración, a menos que estén acompañadas por otros tratamientos, mientras que en otras estos mismos tratamientos inhiben la floración. De esta manera, la aplicación exógena de giberelinas en coníferas ocasiona floración precoz, y en *Zantedeschia* incrementa el número de inflorescencias por retoño (Naor *et al.*, 2005). Por otro lado, en *Lolium temulentum*, las Gas promueven la floración y se ha encontrado que un solo día largo es suficiente para promover la floración en esta planta y simultáneamente induce el incremento foliar rápido de GA20, precursor bioactivo de las giberelinas GA1, GA5 y GA6 (Hopkins y Hüner, 2004).

El sexo de las flores imperfectas se determina genéticamente, pero también está sujeto a modificaciones debidas a la nutrición y a la de auxinas en *Cucurbita* incrementa las flores femeninas. Contrariamente, la aplicación de giberelinas en *Cannabis sativa* y *Cucumis* promueve la formación de flores masculinas. Estos resultados sugieren que la expresión sexual está mediada por el balance interno de auxina/etileno y giberelinas. Adicionalmente, las auxinas inducen partenocarpia en algunas especies, particularmente en solanáceas, *Citrus* y cucurbitáceas (Pfluger y Zambryski, 2004).

También se ha demostrado que las auxinas ejercen efectos pleiotrópicos sobre el crecimiento y desarrollo de las plantas mediante la regulación de la expresión de los genes de respuesta temprana a la auxina, auxina/IAA y los genes clase *GH3*. Consecuentemente se han identificado en arroz 31 genes *AUX/IAA* que muestran expresión traslapada y organoespecífica, y en *Arabidopsis* se determinó que los estambres son los órganos de mayor concentración de auxinas durante el desarrollo floral. Probablemente, la concentración diferencial de la hormona inhibe el desarrollo de los órganos vecinos al estambre hasta la proximidad de la época de anthesis y promueve el desarrollo del tubo polínico (Warda *et al.*, 2006).

Adicionalmente al efecto fisiológico de la concentración de las auxinas, se ha registrado la regulación sobre la expresión génica de *PeMADS6*, en el desarrollo de sépalos, pétalos, labelum y columna de *Phalaenopsis*. De modo similar, en *Arabidopsis*, el factor de transcripción, *ETTIN/ARF3* responde a la auxina y afecta el número de órganos en el perianto y la diferenciación de los órganos reproductivos. También se ha identificado en esta planta el alelo *SEU*, sensible a la auxina, que codifica una proteína asociada con la represión transcripcional del gen *Agamous* (Wen-Chieh Tsai *et al.*, 2005; Aloni *et al.*, 2006; Mukesh *et al.*, 2006).

El ácido abscísico (ABA) regula un amplio y variado grupo de procesos fisiológicos en las plantas. Recientemente se ha sugerido que la proteína de ligamiento al ARN, *FCA*, se une al ABA y la interacción tiene efectos moleculares en la ruta autónoma floral y, por tanto, en la capacidad de la planta de realizar la transición hacia la floración (Stepanova y Alonso, 2005) (Figura 3).

Existen otros fitorreguladores implicados en la regulación del proceso de floración como el óxido nítrico (NO), que es un efector versátil de la señalización celular. Recientemente se ha identificado la proteína "AtNOS1" de *Arabidopsis* que contiene un dominio de ligamiento a GTP, con actividad GTPasa. La función de AtNOS1 es proveer una fuente de NO en la represión de la floración y en la respuesta a la defensa inducida por lipopolisacáridos (Lamotte *et al.*, 2005).

Otro ejemplo de proteínas de ligamiento GTP, con actividades ligadas a la fertilidad y a la fluctuación en la época de floración son los factores de ADP-ribosilación, una subfamilia del grupo RAS-GTP de *Arabidopsis* que participa en las rutas de transducción hormonales, entre otros procesos (Gebbie *et al.*, 2005). También se han determinado efectos variados del etileno sobre la floración como el estímulo del alargamiento de las estructuras florales, posiblemente por la mediación de las giberelinas con el etileno. Adicionalmente se ha asociado con la actividad del factor de transcripción AP2, que se liga al elemento de respuesta al etileno, algunos aspectos de la especificación de la identidad floral y del meristemo y desarrollo del óvulo (Symons *et al.*, 2006).

En muchas especies puede inducirse la floración mediante aplicación exógena de citoquininas, pero en la mayoría de los casos, sólo cuando los tratamientos se combinan con otros factores ligeramente inductivos de la floración, se incrementan en el floema, los niveles de esta hormona. Aunque la aplicación de citoquininas en el brote apical no induce floración, produce efectos relacionados con la inducción de la floración, como el estímulo de la división celular (Stepanova y Alonso, 2005).

## Conclusiones

La inducción floral es un proceso complejo en el que interactúan aspectos genéticos y ambientales. El estímulo floral se percibe en las hojas y para que se desencadene el proceso de floración se requiere la participación de gran cantidad de moléculas como pectinas, microARN, péptidos, hormonas, azúcares y la integración de diferentes rutas de transducción que afectan la expresión genética de los loci implicados en el desarrollo reproductivo. Se requiere además un umbral de persistencia de la señal de la floración que depende de la especie vegetal.

Mediante la utilización de las herramientas genéticas ha sido posible establecer algunas reglas generales acerca de cómo los meristemas se diferencian en primordios florales. Los principales reguladores del desarrollo de la floración en las plantas son los factores de transcripción MADS-box que actúan de manera combinada como homo o heterodímeros sobre el control de la identidad, formación de los órganos florales y muchos otros procesos del desarrollo mediante una red compleja de interacciones proteína-proteína y proteína-ADN. Las investigaciones futuras deben encaminarse hacia la identificación de los mecanismos genéticos en los procesos celulares y tisulares mediante los cuales ocurre la morfogénesis, para comprender cómo estos procesos se integran con la red transcripcional que los controla y cómo los procesos resultantes se retroalimentan con las mismas redes. Otras líneas de investigación en floración están relacionadas con la identificación de linajes evolutivos, diferencias en las rutas de regulación, genes objetivo de fitorreguladores y demás moléculas implicadas en la cascada bioquímica. La estrategia para abordar estos interrogantes requiere la integración de estudios comparativos a partir de secuencias expresadas TAG (EST), análisis de expresión *In Situ*, análisis de microarreglos en diferentes estados de desarrollo y la información obtenida a partir de mutantes y transgenes. La integración de estas estrategias aumentará el impacto de la ingeniería genética para beneficio de aquellos programas de mejoramiento de plantas, cuya principal restricción es la irregularidad o carencia de diferenciación reproductiva.

## Agradecimientos

Los autores agradecen al Programa “Apoyo a los doctorados Nacionales” de COLCIENCIAS/ ICETEX por la financiación durante el desarrollo del documento.

## Referencias

- Aagaard, J.; Olmstead, R.; Willis, J.; Phillips, P. 2005. Duplication of floral regulatory genes in the lamiales. *Am.J. Bot.* 92(8):1284- 1293.
- Abe, M.; Kobayashi, Y.; Yamamoto, S.; Daimon, Y.; Yamaguchi, A.; Ikeda, Y.; Ichinoki, H.; Notaguchi, M.; Goto, K.; Araki, T. 2005. FD, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator FT at the shoot apex. *Science* 309(5737):1052-1056.
- Albert, V.; Soltis, D.; Carlson, J.; Farmerie, W.; Kerrwall, V.; Ilut, D.; Solow, T.; Mueller, L.; Landherr, L.; Hu, Y.; Buzgo, M.; Kim, S.; Yoo, M.; Frohlich, M.; Perl, R.; Schlarbaum, S.; Bliss, B.; Zhang, X.; Tanksley, S.; Oppenheimer, D.; Soltis, P.; Ma, H.; Depamphilis, C.; Leebens-Mack, J. 2005. Floral gene resources from basal angiosperms for comparative genomics research. *BMC Plant Biol.* 5(5):1-15.
- Aksenova, N.; Milyaeva, E.; Romanov, G. 2006. Florigen goes molecular: Seventy years of the hormonal theory of flowering regulation. *Russ. J. Plant Phys.* 53(3):401-406.
- Alcázar, R.; García, J.; Cuevas, J.; Tiburcio, A; Altabella, T. 2005. Overexpression of *ADC2* in *Arabidopsis* induces dwarfism and lateflowering through GA deficiency. *Plant J.* 43:425-432.
- Alóni, R.; Alóni, E.; Langhans, M.; Ullrich, C. 2006. Role of auxin in regulating *Arabidopsis* flower development. *Planta* 223:315-328.

Ayako Yamaguchi; Yasushi Kobayashi; Koji Goto; Mitsutomo Abe; Takashi Araki. 2005. TWIN SISTER OF FT (TSF) acts as a floral pathway integrator redundantly with FT. *Plant Cell Physiol.* 46(8):1175-1189.

Battaglia, R.; Brambilla, M.; Colombo, L.; Stuitje, A.; Kater, M. 2006. Control of floral meristem determinacy in *Petunia* by MADS-box transcription factors mechanisms of development. *Elsevier* 123(4):265-334.

Bernier, G.; Périlleux, C. 2005. A physiological overview of the genetics of flowering time control. *Plant Biotechnology Journal* 3(1): 3-16.

Bewley, D.; Hempel, F.; McCormick, S.; Zambryski, P. 2000. Reproductive development In: Buchanan, B.; Gruissem, W.; Jones, R. (eds.). *Biochemistry and molecular biology of plants*, 988-1043. Rockville, MD, USA.

Bommert, P.; Satoh-Nagasawa, N.; Jackson, D.; Hirano, H. 2005. Genetics and evolution of inflorescence and flower development in grasses. *Plant Cell Physiol.* 46(1): 69-78.

Burk, D; Zhong, R; Morrison III, W; Ye, Z. 2006. Disruption of Cortical Microtubules by Overexpression of Green Fluorescent Protein- Tagged  $\alpha$ -Tubulin 6 Causes a Marked Reduction in Cell Wall Synthesis. *J Integr Plant Biol.* 48:85-92.

Carnier, M.; Pinheiro, A. 2005. The rubber tree (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) homologue of the *LEAFY/FLORICAULA* gene is preferentially expressed in both male and female floral meristems. *J. Exp Bot.* 56(417):1965- 1974.

Ceballos, H.; Morante, N.; Calle, F.; Lenis, J.; Jaramillo, G.; Pérez, J. 2002. Mejoramiento genético de la yuca. In: Ospina, B. y Ceballos H. (eds.). *La yuca en el tercer milenio: Sistemas modernos de producción, procesamiento, utilización y comercialización*. pp.295-325. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia.

Corbesier, L.; Coupland, G. 2005. Photoperiodic flowering of *Arabidopsis*: Integrating genetic and physiological approaches to characterization of the floral stimulus. *Plant, Cell Environ* 28:54-66.

Corbesier, L.; Spielmann, P.; Dettendorfer, J.; Stahl, D.; Apel, K.; Melzer, S. 2005. Modulating flowering time and prevention of pod shatter in oilseed rape. *Mol. Breeding* 15(1):87-94.

Chandler, J.; Corbesier, L.; Spielmann, P.; Dettendorfer, J.; Stahl, D.; Apel, K.; Melzer, S. 2005. Modulating flowering time and prevention of pod shatter in oilseed rape. *Mol. Breeding* 15(1):87-94.

Cheng, X.; Wang, Z. 2005. Overexpression of *COL9*, a *CONSTANS-LIKE* gene, delays flowering by reducing expression of *CO* and *FT* in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* 43(5):758-766.

CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 2005. Modification of flowering in cassava by genetic transformation. In: Annual report. Project IP3: Improving cassava for the developing world. Cali, Colombia. pp.12: 72-76.

Conner, J.; Zhongchi Liu. 2005. LEUNIG, a putative transcriptional corepressor that regulates AGAMOUS expression during flower development. *PNAS* 97(23):12902-12907.

Dattaa, S.; Hettiarachchia, G.; Dengb, X.; Ho, M. 2006. *Arabidopsis* *CONSTANS-LIKE3* is a positive regulator of red light signaling and root growth. *Plant Cell* 18:70-84.

Deal, R.; Kandasamy, M.; Mckinney, E.; Meagher, R. 2005. The Nuclear Actin-Related Protein ARP6 Is a pleiotropic developmental regulator required for the maintenance of *FLOWERING LOCUS C* expression and repression of Flowering in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 17:2633-2646.

De Foltera, S; Imminka, R.; Kiefferb, M.; Paenicovác, L.; Henzd, S.; Weigeld, D.; Busschera, M.; Kooikere, M.; Colomboc, L.; Katere, M.; Daviesb, B.; Angenenta, G. 2005. Comprehensive interaction map of the *Arabidopsis* MADS Box transcription factors. *Plant Cell* 17:1424-1433.

Del Pozo, J.; López, M.; Ramírez, E.; Gutiérrez, C. 2005. Hormonal control of the plant cell cycle. *Physiol. Plantarum* 123(2):173-183.

Deyoung, B.; Bickle, K.; Schrage, K.; Muskett, P.; Patel, K.; Clark, S. 2006. The *CLAVATA1*- related *BAM1* *BAM2* and *BAM3* receptor kinase- like proteins are required for meristem function in *Arabidopsis*. *Plant J.* 45:1-9.

Dong, Z.; Zhao, Z.; Liu, CH; Luo, J.; Yang, J.; Huang, W.; Hu, X.; Wang, T.; Luo, D. 2005. Floral Patterning in *Lotus japonicus*. *Plant Physiol.* 137:1272-1282.

Dornelas, M.; Rodríguez, A. 2005. Identifying *Eucalyptus* expressed sequence tags related to *Arabidopsis* flowering –time pathways genes. *Braz. J. Plant Physiol.* 17(2):255-266.

Edwards, K.; Anderson, P.; Hal, A.; Salathia, N.; Locke, J.; Lynn, J.; Straume, M.; Smith, J.; Millar, A. 2006. *FLOWERING LOCUS C* mediates natural variation in the high-temperature response of the *Arabidopsis* circadian clock. *Plant Cell* 18:639-650.

Endo, M.; Nakamura, S.; Araki, T.; Mochizuki, N.; Nagatani, A. 2005. Phytochrome B in the mesophyll delays flowering by suppressing *FLOWERING LOCUS T* expression in *Arabidopsis* vascular bundles. *Plant Cell* 17:1941-1952.

Engel, M.; Holmes, R.; McCormick, S. 2005. Green sperm. identification of male gamete promoters in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 138:2124-2133.

Ferrario, S.; Shchennikova, V.; Franken, J.; Immink, R., Angenent, G. 2006. Control of floral meristem determinacy in petunia by MADSBox transcription factors. *Plant Physiol.* 140:890-898.

Finnegan, E.; Kovac, K.; Jaligot, E.; Sheldon, C.; Peacock, J.; Dennis, E. 2005. The downregulation of *FLOWERING LOCUS C (FLC)* expression in plants with low levels of DNA methylation and by vernalization occurs by distinct mechanisms. *Plant J.* 44:420-428.

Gamalei, Y. 2005. The role of plastids and assimilate transport system in the control of plant development. *Rus. J. Develop. Biol.* 36(3): 129-144.

Gebbie, L.; Burn, J.; Hocart, C.; Williamson, R. 2005. Genes encoding ADP-ribosylation factors in *Arabidopsis thaliana* L. Heyn; genome analysis and antisense supresión. *J. Exp. Bot.* 56(414):1079-1091.

Green, K.; Prigge, M.; Katzman, R.; Clark, S. 2005. *CORONA*, a member of the class III homeodomain leucine zipper gene family in *Arabidopsis*, regulates stem cell specification and organogenesis. *Plant Cell* 17:691- 704.

Han, T.; Wu, C.; Mentreddy, R.; Zhao, J.; Xu, X; Gai, J. 2005. Post-flowering photoperiod effects on reproductive development and agronomic traits of long-day and short-day crops. *J. Agron. Crop Sci.* 191:255-262.

- Hanzawa, Y.; Money, T.; Bradley, D. 2005. A single amino acid converts a repressor to an activator of flowering. *PNAS* 102(21):7748-7753.
- He, Y.; Amasino, R. 2006. Role of chromatin modification in flowering-time control. *TRENDS Plant Sci.* 10(1):30-35.
- Hecht, V.; Foucher, F.; Ferrándiz, C.; Macknight, R.; Navarro, C.; Morin, J.; Vardy, M.; Ellis, N.; Beltrán, J.; Rameau, C.; Weller, J. 2006 Conservation of *Arabidopsis* flowering genes in model legumes. *Planta* (1):37-46.
- Hepworth S.; Zhang, Y.; McKim, S.; Xin Li; Haughn, G. 2005. BLADE-ON-PETIOLE–dependent signaling controls leaf and floral patterning in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 17:1434-1448 .
- Hopkins, W.; Hüner, N. 2004. Introduction to plant physiology. John Wiley ed., Inc, MA, USA. 560 p.
- Hsieh, T.; Fischer, R. 2005. Biology of chromatin dynamics. *Ann. Rev. Plant Biol.* 56:327-351.
- Hu, W.; Ma, H. 2006. Characterization of a novel putative zinc finger gene *MIF1*: Involvement in multiple hormonal regulation of *Arabidopsis*. development. *Plant J.* 45(3):399-422.
- Huanca, W.; García, M.; León, G.; Grossniklaus, U.; Vielle, J. 2005. CHR11, a chromatin-remodeling factor essential for nuclear proliferation during female gametogenesis in *Arabidopsis thaliana*. *PNAS* 102(47):17231-17236.
- Huang, T.; Böhlenius, H.; Eriksson, S.; Parcy, F.; Nilsson, O. 2005. The mRNA of the *Arabidopsis* gene *FT* moves from leaf to shoot apex and induces flowering. *Science* 309(5741): 1694-1696.
- Irish, V.; Litt, A. 2005. Flower development and evolution: Gene duplication, diversification and redeployment. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 15(4):454-460.
- Ishiyaku, M.; Singh, B.; Craufurd, P. 2005. Inheritance of time to flowering in cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.). *Euphytica* 142: 291-300.
- Jiang, L.; Yang, S.; Xie, L.; Pua, CH.; Zhang, X.; Yang, W.; Sundaresan, V.; Ye, D. 2005. *VANGUARD1* encodes a pectin methylesterase that enhances pollen tube growth in the *Arabidopsis* style and transmitting tract. *Plant Cell* 17:584-596.
- Kandasamy, M.; McKinney, E.; Deal, R.; Meagher, R. 2005. *Arabidopsis* ARP7 is an essential actin-related protein required for normal embryogenesis, plant architecture, and floral organ abscission. *Plant Physiol.* 138: 2019-2032.
- Kane, N.; Danyluk, J.; Tardif, G.; Ouellet, F.; Laliberté, J.; Limin, A.; Fowler, B.; Sarhan, F. 2005. *TaVRT-2*, a member of the *StMADS-11* clade of flowering repressors, is regulated by vernalization and photoperiod in wheat. *Plant Physiol.* 138:2354-2363.
- Kenji, U.; Masako, S.; Michiyuki, O.; Noriko, I.; Ichiro, T.; Masayasu, I. 2005. Male gametic cell-specific histone *gH2A* gene of *Lilium longiflorum*: Genomic structure and promoter activity in the generative cell. *Plant Mol. Biol.* 59(2):229-238.
- Kevei, E.; Gyula, P.; Hall, A.; Kozma, L.; Kim, W.; Eriksson, M.; Toth, R.; Hanano, S.; Feher, B.; Southern, M.; Bastow, R.; Viczian, A.; Hibberd, V.; Davis, S.; Somers, D.; Nagy, F.; Millar, A. 2006. Forward genetic analysis of the circadian clock separates the multiple functions of *ZEITLUPE*. *Plant Physiol.* 140:933-945.

Kidner, C.; Martienssen, R. 2005. The developmental role of microRNA in plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 8:38-46.

Kim, W.; Hicks, K.; Somers, D. 2005. Independent roles for *EARLY FLOWERING 3* and *ZEITLUPE* in the control of circadian timing, hypocotyl length, and flowering time. *Plant Physiol.* 139:1557-1569.

Kim, J.; Jung, J.; Reyes, J.; Kim, Y.; Kim, S.; Chung, K.; Kim, J.; Lee, M.; Lee, Y.; Kim, N.; I Chua, N.; Park, C. 2005. microRNA-directed cleavage of *ATHB15* mRNA regulates vascular development in *Arabidopsis* inflorescence stems. *Plant J.* 42:84-92.

Kwiatkowska, D. 2006. Flower primordium formation at the *Arabidopsis* shoot apex: quantitative analysis of surface geometry and growth. *J. Exp. Bot.* 57(3):571-580.

Lamotte, O.; Courtois, C.; Barnavon, L.; Pugin, A.; Wendehenne, D. 2005. Nitric oxide in plants: The biosynthesis and cell signaling properties of a fascinating molecule. *Planta* 221:1-4.

Ma, L.; Sun, N.; Liu, X.; Jiao, Y.; Zhao, H.; Deng, X. 2005. Organ-specific expression of *Arabidopsis* genome during development. *Plant Physiol.* 138:80-91.

Marrocco, K.; Zhou, Y.; Bury, E.; Dieterle, M.; Funk, M.; Genschik, P.; Krenz, M.; Stolpe, T.; Kretsch, T. 2006. Functional analysis of EID1, an F-box protein involved in phytochrome A-dependent light signal transduction. *Plant J.* 45(34):23-30.

Martynov, V.; Khavkin, E. 2005. Polymorphism of the *CONSTANS* gene in *Brassica* plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 52(2):242-248.

MC Court, P.; Lumba, S.; Tsuchiya, Y.; Gazzarini, S. 2005. Crosstalk and abscisic acid: The roles of terpenoid hormones in coordinating development. *Physiol. Plantarum* 123(2):147- 152.

Mcinnis, S.; Costa, L.; Gutiérrez, J.; Henderson, C.; Hiscock, S. 2005. Isolation and characterization of a polymorphic stigma-specific class III peroxidase gene from *Senecio squalidus* L.(*Asteraceae*). *Plant Mol. Biol.* 57:659- 677.

Mizoguchi, T.; Wright, L.; Fujiwara, S.; Cremer, F.; Lee, K.; Onouchi, H.; Mouradov, A.; Foulter, S.; Kamada, H.; Putterill, J.; Coupland, G. 2005. Distinct roles of *GIGANTEA* in promoting flowering and regulating circadian rhythms in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 17:2255-2270.

Mukesh, J.; Kaur, N.; Garg, R.; Thakur, J.; Tyagi, A.; Khurana, J. 2006. Structure and expression analysis of early auxin-responsive Aux/IAA gene family in rice (*Oryza sativa*). *Funct. Integr. Genomics.* 6(1):47-59.

Nakasako, M.; Iwata, T.; Inoue, K.; Tokutomi, S. 2005. Light-induced global structural changes in phytochrome A regulating photomorphogenesis in plants. *FEBS J.* 272:603-612.

Nakayama, N.; Arroyo, J.; Simorowski, J.; May, B.; Martienssen, R.; Irish, V. 2005. Gene trap lines define domains of gene regulation in *Arabidopsis* petals and stamens. *Plant Cell* 17:2486-2506.

Nam, J.; Depamphilis, C.; Ma, H.; Nei, M. 2003. Antiquity and evolution of the MADS-box gene family controlling flower development in plants. *Mol. Biol. Evol.* 20(9):1435- 1447.

Naor, V.; Kigel, J.; Ziv, M.; Flaishman, M. 2005. A developmental pattern of flowering in colored *Zantedeschia* spp.: Effects of bud position and gibberellin. *J. Plant Growth Regul.* 23:269-279.

Nougalli, I.; Borst, I.; De Vries, S.; Angenent, G.; Immink, R. 2006. In vivo imaging of MADSbox transcription factor interactions. *J. Exp. Bot.* 57(1):33-42.

Okada, T.; Endo, M.; Singh, M.; Bhalla, P. 2005. Analysis of the histone H3 gene family in *Arabidopsis* and identification of the malegamete-specific variant AtMGH3. *Plant J.* 44(4):557-568.

Peskan-Berghofer, T.; Neuwirth, J.; Kusnetsov, V.; Oelmuller, R. 2005. Suppression of heterotrimeric G-protein  $\beta$ -subunit affects anther shape, pollen development and inflorescence architecture in tobacco. *Planta* 220:737-746.

Pfluger, J.; Zambryski, P. 2004. The role of SEUSS in auxin response and floral organ patterning. *Development* 131:4697-4707.

Rashotte, A.; Chae, H.; Maxwell, B.; Kieber, J. 2005. The interaction of cytokinin with other signals. *Physiol. Plantarum* 123: 184-194.

Razem, F.; El-Kereamy, A.; Abrams, S.; Hill, R. 2006. The RNA-binding protein FCA is an abscisic acid receptor. *Nature* 439:290- 294.

Reinders, A.; Panshyshyn, J.; Ward, J. 2005. Analysis of transport activity of *Arabidopsis* sugar alcohol permease homolog AtPLT5. *J. Biol. Chem.* 280(2):1594-1602.

Risso, C.; Pagliarini, M.; Valle, C.; Jank, L. 2005. Symmetric pollen mitosis I and suppression of pollen mitosis II prevent pollen development in *Brachiaria jubata* (*Gramineae*). *Braz. J. Med. Biol. Res.* 38(11):1603- 1608.

Rotman, N.; Durbarry, A.; Wardle, A.; Yang, W.; Chaboud, A.; Faure, J.; Berger, F. 2005. A novel class of MYB factors controls sperm-cell formation in plants. *Curr. Biol.* 15(3):244-248.

Rozema, J.; Broekman, R.; Blokker, P.; Meijkamp, B.; De Bakker, N.; Van De Staaij J.; Van Beem, A.; Ariese, F.; Kars, S. 2005. UV-B absorbance and UV-B absorbing compounds (para-coumaric acid) in pollen and sporopollenin: the perspective to track historic UV-B levels. *J. Photochem. Photobiol. B.* 62(1): 108-117.

Salomé, P.; To, J.; Kieber, J.; Robertson, C. 2006. *Arabidopsis* response regulators ARR3 and ARR4 play cytokinin-independent roles in the control of circadian period. *Plant Cell* 18:55-69.

Sentoku, N.; Kato, H.; Kitano, H.; Imai, R. 2005. OsMADS22, an STMADS11-like MADS-box gene of rice, is expressed in non-vegetative tissues and its ectopic expression induces spikelet meristem indeterminacy. *Mol Gen.* 273:1-9.

Shi, D.; Liu, J.; Xiang, Y.; Ye, D.; Sundaresan, V.; Yang, W. 2005. *SLOW WALKER1*, essential for gametogenesis in *Arabidopsis*, encodes a WD40 protein involved in 18S ribosomal RNA biogenesis. *Plant Cell* 17:2340-2354.

Shindo, C.; Aranzana, M.; Lister, C.; Baxter, C.; Nicholls, C.; Nordborg, M.; Dean, C. 2005. Role of *FRIGIDA* and *FLOWERING LOCUS C* in determining variation in flowering time of *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 138: 1163- 1173.

Silva, C.; García, J.; Sánchez, A.; Arús, P.; Oliveira, M. 2005. Looking into flowering time in almond (*Prunus dulcis* (Mill) D. A. Webb): The candidate gene approach. *Theor. Appl. Genet.* 110:959-968.

- Sobry, S.; Havelange, A.; Liners, F.; Van Cutsem, P. 2005. Immunolocalization of homogalacturonans in the apex of the long-day plant *Sinapis alba* at floral transition. *Physiol. Plantarum* 123(3):339-346.
- Soltis, D.; Soltis, P.; Albert, V.; Oppenheimer, D.; De Pamphilis, C.; Ma, H.; Frohlich, M.; Thelben, G. 2002. Missinks links: The genetic architecture of flower and floral diversification. *Trends Plant Sci.* 7(1):22-31.
- Stepanova, A.; Alonso, J. 2005. Ethylene signaling and response pathway: A unique signaling cascade with a multitude of inputs and outputs. *Physiol. Plantarum* 123:195-206.
- Suárez, P. 2005. Long-range signalling in plant reproductive development. *Int. J. Dev. Biol.* 49:761-771.
- Swanson, J. 2005. Flower development in *Theobroma cacao* L.: An assessment of morphological and molecular conservation of floral development between *Arabidopsis thaliana* and *Theobroma cacao*. Doctoral Thesis in Integrative Biosciences. Pennsylvania State University, USA.
- Symons, G.; Davies, C.H.; Shavrukov, Y.; Dry, I.; Reid, J.; Thomas, M. 2006. Brassinosteroids are involved in grape berry ripening. *Plant Physiol.* 140:150-158.
- Tamaki, S.; Matsuo, S.; Wong, H.; Yokoi, S.; Shimamoto, K. 2007. Hd3a protein is a mobile flowering signal in rice. *Science* 309(5741):1694-1696.
- Thonar, C.; Liners, F.; Van Cutsem, P. 2006. Polymorphism and modulation of cell wall esterase enzyme activities in the chicory root during the growing season. *J. of Exp. Bot.* 57(1):81-89.
- Tooke, F.; Ordidge, M.; Chiurugwi, T.; Battey, N. 2005. Mechanisms and function of flower and in florescence reversion. *J. Exp. Bot.* 56(420):2587-2599.
- Trobner, W.; Ramírez, L.; Motte, P.; Hue, I.; Huijser, P.; Lonngig, W.; Saedler, H.; Sommer, H.; Schwarz-Sommer, Z. 1992. GLOBOSA: A homeotic gene which interacts with DEFICIENS in the control of *Antirrhinum* floral organogenesis. *EMBO J.* (11):4693-4704.
- Warda, J.; Smith A., Shaha, P.; Galantia, S.; Yia, H.; Demianskia, A.; Van Der Graaffb, E.; Kellerb, B.; Neffa, M. 2006. A new role for the *Arabidopsis* AP2 transcription factor, LEAFY PETIOLE, in gibberellin-induced germination is revealed by the misexpression of a homologous gene, SOB2/DRNLIKE. *Plant Cell* 18:29-39.
- Wen-Chieh Tsai; Pei-Fang Lee; Hong-le Chen; Yu-Yun Hsiao; Wan-Ju wei; Zhao-Jun Pan; Ming-Hsiang Chuang; Chang- Sheng Kuoh; Wen-Huei Chen; Hong-Hwa Chen. 2005. PeMADS6, a GLOBOSA/PISTILLATA- like gene in *Phalaenopsis equestris* involved in petaloid formation, and correlated with flower longevity and ovary development. *Plant Cell Physiol.* 46(7):1125-1139.
- Wigge, P.; Kim, M.; Jaeger, K.; Busch, W.; Schmid, M.; Lohmann, J.; Weigel, D. 2005. Integration of spatial and temporal information during floral induction in *Arabidopsis*. *Science* 309(5737):1056-1059.
- Xiaa, R.; Wanga, J.; Liub, C.H.; Wanga, Y.; Wanga Y.; Zhaib, J.; Liua, J.; Honga, X.; Caob, X.; Zhuc, J.; Gongga, Z. 2006. ROR1/RPA2A, a putative replication protein A2, functions in epigenetic gene silencing and in regulation of meristem development in *Arabidopsis*. *Funct. Plant.Biol.* 33(1):31-41.
- Yamaguchi, A.; Kobayashi, Y.; Goto, K.; Abe, M.; Araki, T. 2005. TWIN SISTER OF FT (TSF) acts as a floral pathway integrator redundantly with FT. *Plant Cell Physiol.* 46(8):1175-1189.

Yamaguchi, T.; Lee, D.; Miyao, A.; Hirochika, H.; An, G.; Hirano, H. 2006. Functional diversification of the two C-class MADS box genes OSMADS3 and OSMADS58 in *Oryza sativa*. *Plant Cell*, 18:15–28.

Yoo, S.; Chung, K.S.; Kim, J.; Lee, J.; Hong, S.; Yoo, S.; Yoo, S.; Lee, J.; Ahn, J. 2005. *CONSTANS* Activates *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1* through *FLOWERING LOCUS T* to remote flowering in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 139:770-778.

Yu, X.; Klejnot, J.; Lin, C. 2006. Florigen: One found, more to follow? *J. Int. Plant Biol.* 48(6):617-621.

Yun-Yuan Xu; Xiao-Min Wang; Jia Li; Jun-Hua Li; Jin-Song Wu; Walker, J; Zhi-Hong Xu; Kang Chong. 2005. Activation of the *WUS* gene induces ectopic initiation of floral meristems on mature stem surface in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol. Biol.* 57:773-784.