

Bases moleculares de la floración

Paula Mendoza González^{1,2} y Antonio E. Encina García³

1. Facultad de CC. Biológicas y Ambientales. Universidad de León. Alumna de 4^o curso de Biología (curso 2015-2016).
 2. Facultad de Ciencias. Universidad de Copenhague. Alumna de 2^o curso de Máster de Biología Marina (curso 2017-2018).
 3. Área de Fisiología Vegetal. Facultad de CC. Biológicas y Ambientales. Universidad de León.
1. pgmendg00@estudiantes.unileon.es; 2. gkr641@alumni.ku.dk; 3. a.encina@unileon.es

La floración es uno de los procesos clave en el ciclo vital de una planta debido a que inaugura su fase adulta o reproductiva. El estudio de los mecanismos reguladores de la floración ha sido crucial para entender este proceso y poder desarrollar aplicaciones biotecnológicas con beneficios para la agricultura. Este estudio se ha centrado en las especies *Arabidopsis thaliana* y *Anthirrinum majus*, modelos para flores con simetría de tipo radial y bilateral respectivamente. Los genes de identidad del meristemo integran señales endógenas y exógenas que regulan el proceso de floración para que tenga lugar en las condiciones ambientales más favorables. Una vez integradas por parte de la planta, desencadenan la evocación floral y regulan la actividad de los genes homeóticos de identidad floral que controlan la formación de los órganos florales. En conclusión, los procesos que regulan la floración a nivel molecular son múltiples y complejos. En base a estos conocimientos se abre la posibilidad de modificar el comportamiento de la floración de especies cultivables, lo que podría tener aplicaciones en agricultura.

Palabras clave: *Anthirrinum majus*, *Arabidopsis thaliana*, fotoperiodo, genes de identidad de meristemo, genes de identidad floral, vernalización.

Introducción

Si tuviéramos que destacar un aspecto del desarrollo de las plantas capaz de atraer la atención del público en general, científico o no, amante de las plantas o no, ese sería sin duda la floración. La flor representa el órgano especializado por excelencia de las plantas. Es un órgano radicalmente diferente a cualquier otro órgano vegetativo y su desarrollo implica un programa de desarrollo muy complejo, cuya base genética y control endógeno y exógeno suscita un enorme interés entre los estudiosos de las plantas. Existen pocos procesos tan pertinentes para el ser humano como el conocimiento de los mecanismos moleculares que subyacen a la floración y el control de la floración de las plantas que nos sirven de alimento. En el artículo que presentamos nos centraremos en el primero de estos aspectos intentado aclarar las bases genéticas del complejo proceso de floración.

Forma de mencionar este artículo: Mendoza, P., Encina, A.E. 2017, Bases moleculares de la floración. AmbioCiencias, 15, 31-42. ISBN: 1998-3021 (edición digital), 2147-8942 (edición impresa). Depósito legal: LE-903-07.

La floración: un proceso complejo que inicia la fase adulta en las plantas

Las plantas pasan por tres fases de desarrollo a lo largo de su ciclo vital: embrionaria, juvenil y adulta (**Fig. 1**). La fase embrionaria comprende todos los eventos que se producen entre la fecundación del óvulo y el desarrollo de la semilla. La transición entre fase embrionaria y fase juvenil se produce en el momento de la germinación de la semilla. Más tarde, la fase juvenil dará lugar a la fase adulta cuando la planta adquiere la capacidad para florecer (Taiz *et al.*, 2015). Por tanto, la floración es un proceso clave en el ciclo vital de una planta ya que implica el cambio de fase de un programa de desarrollo juvenil vegetativo a uno reproductor, permitiendo a la planta iniciar su fase adulta o reproductiva (Blázquez *et al.*, 2011).

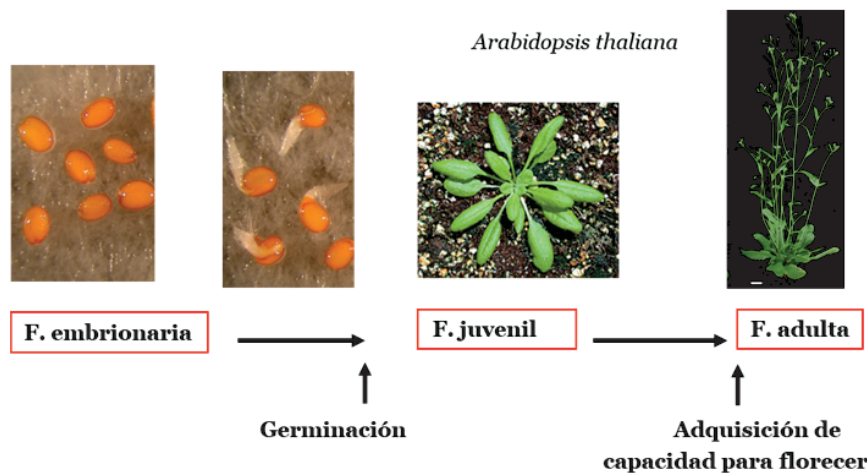


Figura 1. Esquema de las fases de desarrollo de las plantas. La germinación y la adquisición de la capacidad para florecer marcan el inicio respectivo de la fase juvenil y adulta.

El proceso de evocación y desarrollo floral

Hasta el momento en el que se inicia la floración la planta únicamente posee capacidad de crecimiento vegetativo. La iniciación floral es un evento que incluye un cambio sustancial en las características y el patrón de desarrollo del meristemo. Al entrar en fase adulta los meristemos vegetativos (agrupaciones de células no diferenciadas que se dividen activamente y dan lugar a hojas, ramificaciones, etc.) adquieren competencia para percibir e interpretar señales inductivas. Si estas se producen, los meristemos vegetativos alteran su programa de desarrollo convirtiéndose en un meristemo reproductivo. A este complejo proceso de transformación de un meristemo vegetativo en otro reproductivo se le denomina evocación floral (Taiz *et al.*, 2015).

Las señales inductivas que desencadenan la evocación floral pueden ser endógenas (fitohormonas, estado nutricional, cambios de fase o ritmos circadianos) o exógenas (fotoperiodo, vernalización, radiación solar, disponibilidad de agua). Las especies en las que la evocación floral depende únicamente de señales endógenas se dice que muestran una regulación autónoma de la floración. También existen especies en las que la floración está controlada por señales ambientales o por una combinación de factores ambientales y endógenos (Song *et al.*, 2015; Taiz *et al.*, 2015). Finalmente, el eventual desarrollo de flores a partir de los meristemos reproductivos es un acontecimiento que depende de la actividad de los genes de identidad floral que controlan la formación de los órganos florales (Taiz *et al.*, 2015).

Genes de identidad floral

Tal como se ha indicado, los órganos florales se generan a partir del meristemo floral o reproductivo, y se organizan en verticilos concéntricos sobre los cuales se desarrollan (de afuera hacia adentro) los sépalos, pétalos, estambres y carpelos (Theißen y Saedler, 2001). El modelo actualmente más aceptado para la formación de los órganos florales es el denominado modelo ABC y postula que la acción combinada de tres genes reguladores determina la diferenciación de los verticilos florales y establece las bases moleculares para la formación de los órganos florales en las plantas (Bowman *et al.*, 1991; Coen y Meyerowitz, 1991). Este modelo ha sido desarrollado a partir del estudio de mutantes florales de *A. thaliana* (Fig. 2), especie que presenta flores con simetría radial o actinomorfas (Endress, 1999).

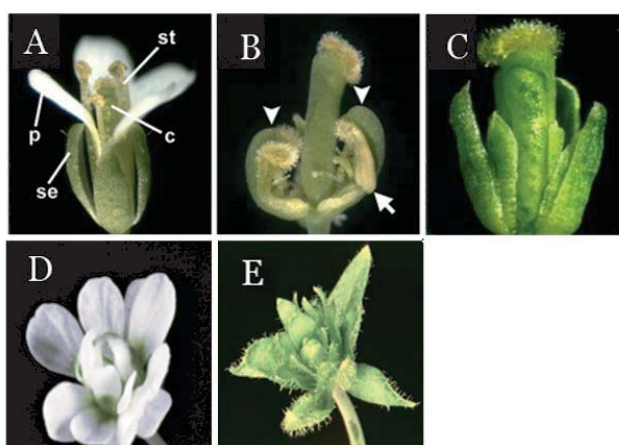


Figura 2. Mutantes homeóticos para el desarrollo floral en *A. thaliana* (modificado de Meyerowitz, 2002). Los genes de identidad floral determinan el desarrollo de los órganos florales en flores wild type (A; p: pétalos, se: sépalos; st: estambres; c: carpelos). En la identificación de dichos genes ha sido relevante el estudio de mutantes como *apetala 2* (B),

pistillata (C) o *agamous* (D). Los mutantes de *A. thaliana* que tienen afectados todos los genes de identidad floral (E) producen flores con estructuras similares a hojas. En B) las flechas señalan órganos en forma de carpelos, que presentan tejido estigmático en sus bordes.

El modelo ABC para flores con simetría radial

Según el modelo ABC (Bowman *et al.*, 1991; Weigel y Meyerowitz, 1994) la identidad de los órganos florales está controlada por tres clases de genes homeóticos, genes ABC o genes de identidad floral. Estos genes son factores de transcripción pertenecientes a la familia de los MADS-box, propios de eucariotas y claves en el control de numerosos procesos de desarrollo en las plantas (Riechmann y Meyerowitz, 1997; Theißen y Saedler, 2001). A través de estudios filogenéticos se ha observado que estos genes se establecieron antes del origen de las plantas con flor, en un corto periodo de tiempo, pero una vez establecidos estos genes han cambiado muy poco (Theißen *et al.*, 2001).

La expresión combinada de los genes ABC produce el desarrollo de los órganos florales necesarios para la reproducción (**Fig. 3**). Los genes de clase A determinan la formación de sépalos en el primer verticilo, mientras que al coexpresarse junto con los de clase B promueven el desarrollo de pétalos. Al combinar la expresión de los genes de clase B y C se desarrollan los estambres, y los genes de clase C por sí solos controlan la diferenciación de los carpelos en la región central de la flor (Bowman *et al.*, 1991; Weigel y Meyerowitz, 1994).

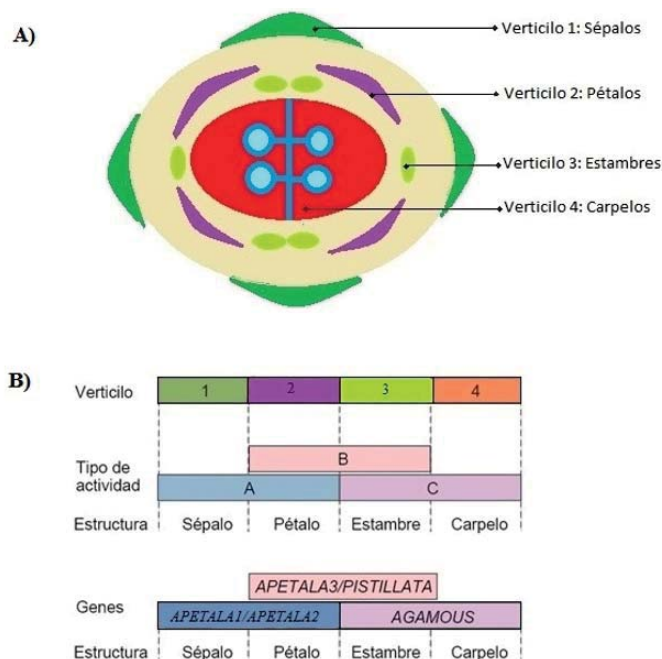


Figura 3. Modelo ABC de desarrollo floral en *A. thaliana* (modificado de Taiz *et al.*, 2015). En A) se observan los verticilos florales dispuestos alrededor del meristemo floral y los órganos que dichos verticilos van a originar. En B) se observan las distintas clases de genes (A, B y C), en los verticilos en los que actúan y qué estructura van a generar.

Asimismo, el modelo propone que los genes de la clase A y los de la clase C se reprimen mutuamente. De esta manera los genes de tipo A reprimen la actividad de los genes C en la parte externa de la flor (verticilos correspondientes a pétalos y sépalos) y los genes de clase C reprimen la actividad de los de clase A en la parte interna de la flor (verticilos estaminales y carpelares) (Bowman *et al.*, 1991; Weigel y Meyerowitz, 1994).

En *A. thaliana* los genes de clase A son *APETALA1* (*AP1*) y *APETALA2* (*AP2*), los de la clase B son *APETALA3* (*AP3*) y *PISTILLATA* (*PI*), y el único gen de la clase C se llama *AGAMOUS* (*AG*) (Bowman *et al.*, 1991; Weigel y Meyerowitz, 1994). El gen *AP1*, además de participar en la formación de los sépalos, también participa en la formación del primordio floral, ya que regula enzimas que participan en el metabolismo de las giberelinas y ajusta factores de transcripción como *LEAFY* (*LFY*), que es codificado por un gen de identidad de meristemo (Abelenda *et al.*, 2014), del cual se hablará más adelante.

La ampliación del modelo ABC: “The quartet model”

Además de los genes de identidad floral ABC se han descubierto otros genes que también participan en la formación de los órganos florales (**Fig. 4**). Los genes de la clase E son necesarios para que se desarrollen todos los órganos florales y también pertenecen a la familia de los MADS-box (Theißen y Saedler, 2001). Dentro de la clase E se han descrito los genes: *SEPALLATA1* (*SEP1*), *SEP2* y *SEP3*. Estos genes se requieren junto con los genes B y C para la formación de los pétalos (A+B+E), los estambres (B+C+E) y los carpelos (C+E) (Theißen, 2001). Cuando los genes ABCE no funcionan los órganos florales se transforman en hojas.

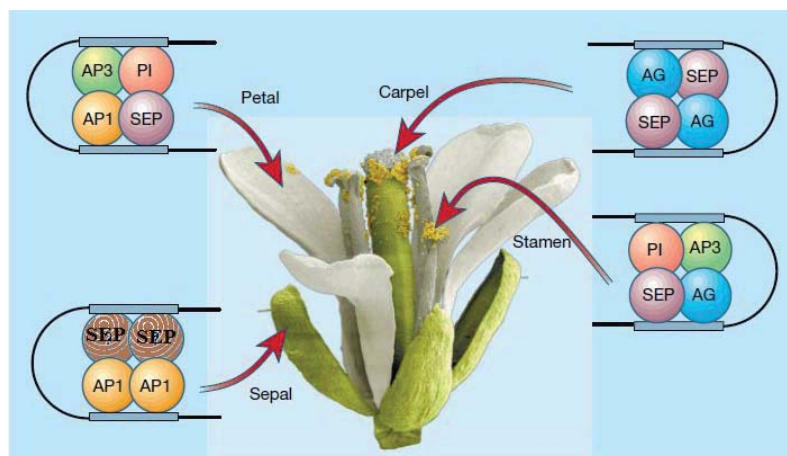


Figura 4. “Quartet model” en *Arabidopsis thaliana* (modificado de Theißen y Saedler, 2001). Según este modelo los diferentes órganos florales se forman por la acción combinada de las proteínas formadas por los genes ABCE.

¿Qué sucede en flores con simetría bilateral o zigomorfas?

Las flores zigomorfas poseen un solo plano de simetría o simetría bilateral. Se trata de un carácter derivado a partir de la simetría radial que probablemente haya evolucionado como respuesta a la polinización por parte de insectos (Endress, 1999). La planta modelo que ha servido para sentar las bases del control genético en el desarrollo de flores zigomorfas ha sido la boca de dragón (*Antirrhinum majus* L.).

Las flores de la boca de dragón tienen cinco pétalos: dos dorsales, dos laterales y uno ventral, originando una morfología típicamente bilabiada (**Fig. 5**). En el caso particular de la boca de dragón, estambres y carpelos se desarrollan en la parte dorsal de la flor de tal manera que la transferencia de polen se produce sobre el dorso de los polinizadores. A este respecto cabe indicar que esta particular disposición de la parte reproductiva de la flor en la zona dorsal es típica de familias como Labiadas, Escrofulariáceas y Orquidáceas. Sin embargo, entre las flores con simetría bilateral también existe la posibilidad de que estambres y carpelos se asocien a la parte ventral de la flor como sucede en Leguminosas (Hudson *et al.*, 2008).

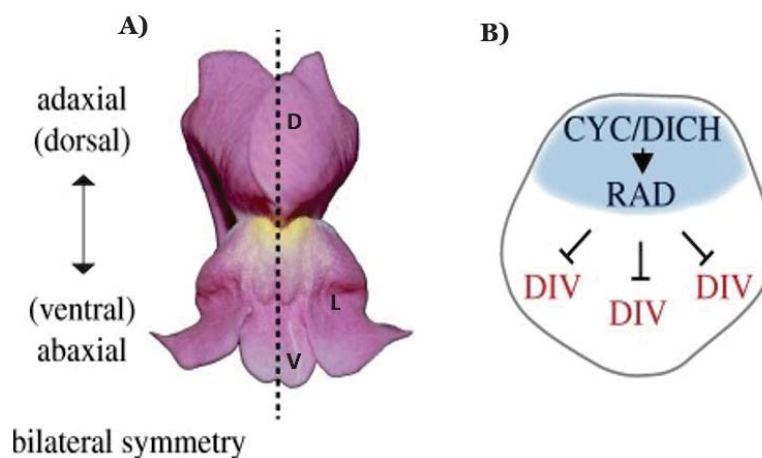


Figura 5. Simetría bilateral y control genético del desarrollo floral en *Antirrhinum majus* (modificado de Hileman, 2014). En A) se observa la forma de la corola en la flor de boca de dragón, con dos pétalos dorsales –D–, dos laterales –L– y uno ventral –V–. En B) se esquematiza el modelo actualmente aceptado para el control genético del patrón de desarrollo dorso-ventral en flores zigomorfas.

El mecanismo de control genético para la identidad floral de la boca de dragón no varía sustancialmente del descrito para *A. thaliana* y sigue el modelo ABC descrito anteriormente. Se han apuntado diferencias sutiles como el uso de genes de la clase C diferentes a los de *A. thaliana* (Causier *et al.*, 2005) o la represión de la expresión de los genes C por genes que no pertenecen a la clase A como sucede en *A. thaliana* (Davies *et al.*, 2006).

Sin embargo, un aspecto en el que el desarrollo floral de la boca de dragón difiere sustancialmente de *A. thaliana* es aquel que explica cómo se determina el patrón zigomórfico de sus flores (**Fig. 5**). El modelo más aceptado indica que la forma asimétrica de la flor de la boca del dragón es determinada por la actividad de cuatro genes, *CYCLOIDEA* (*CYC*), *DICHOTOMA* (*DICH*), *RADIALIS* (*RAD*) y *DIVARICATA* (*DIV*) que actúan de forma diferente a través del eje dorso-ventral de la flor (Luo *et al.*, 1996; Almeida *et al.*, 1997; Corley *et al.*, 2005).

Los genes *CYC* y *DICH* son expresados en el dominio dorsal del meristemo floral y promueven la identidad dorsal (Luo *et al.*, 1996). Estos genes codifican factores de transcripción pertenecientes a la familia TCP (Teosinte branched 1/Cycloidea/proliferating cell factors) y activan a su vez al gen *RAD* (codifica factores de transcripción de la familia MYB) sólo y exclusivamente en la zona dorsal de la flor. Así pues, los genes responsables del desarrollo dorsal de la flor son: *RAD*, *CYC* y *DICH*.

El cuarto gen a tener en cuenta es el gen *DIV* que codifica para factores de transcripción de la familia MYB (Almeida *et al.*, 1997; Galego y Almeida, 2002) y es responsable del desarrollo de la zona ventral de la flor. El gen *DIV* se expresa en un principio en toda la flor, pero pasado el tiempo su actividad es restringida post-traduccionalmente a los dominios ventrales y laterales en un efecto controlado por la acción combinada de *RAD*, *CYC* y *DICH* (Luo *et al.*, 1996; Corley *et al.*, 2005).

Genes de identidad de meristemo

El momento oportuno para florecer está controlado por una red compleja de genes de identidad del meristemo o integradores florales que al activarse ponen en marcha el programa ABCE. Los integradores florales se acumulan progresivamente al recibir ciertas señales inductoras de la floración, y al superar cierto nivel desencadenan el programa de desarrollo floral (Blázquez *et al.*, 2011).

Como se indicó anteriormente, para que la floración tenga lugar es necesario un estímulo, exógeno o endógeno (Song *et al.*, 2015). Estas señales inductoras son percibidas en las hojas, y dado que el desarrollo floral sucede en el meristemo apical, se requiere una señal de larga distancia para iniciar la floración, esta señal es conocida como el florígeno (Chailakhyan, 1985).

El florígeno: la señal inductiva móvil que inicia la evocación floral

Desde la identificación de la señal conocida como florígeno, se ha intentado conocer su naturaleza molecular, y ahora se cree que la proteína FLOWERING LOCUS T (FT) podría ser su componente fundamental (Corbesier

et al., 2007). Esta teoría se ha dado por válida debido a que la proteína FT se localiza y transporta por el floema, se ha identificado en el exudado floemático en plantas en floración y se ha observado que esta proteína se requiere para la inducción de la floración a través de la proteína CONSTANTS (CO) (Samach *et al.*, 2000; Valverde *et al.*, 2004) en las rutas de inducción a través del fotoperiodo y la vernalización; actividades que son realizadas por el florigeno (Blázquez *et al.*, 2011).

La proteína FT de *Arabidopsis* (**Fig. 6**) es una pequeña proteína globular de unión a fosfolípido con una fuerte actividad inductora de la floración (Abelenda *et al.*, 2014). Esta proteína es codificada por el gen *FLOWERING LOCUS T* (FT), dependiendo la floración de los cambios estacionales en su expresión (Song *et al.*, 2015). El RNA mensajero (mRNA) de FT, se expresa específicamente en las células acompañantes del floema de las hojas (Abelenda *et al.*, 2014); mientras que la proteína FT es la que se transporta al meristemo apical, donde se activa el crecimiento reproductivo (Song *et al.*, 2015).

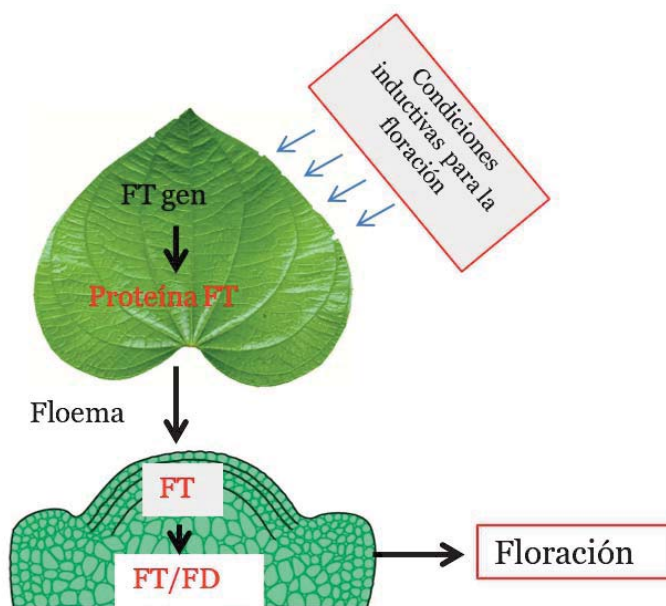


Figura 6. Esquema del mecanismo de acción del florigeno o proteína FT. El gen *FT* se expresa en las hojas bajo condiciones inductivas. La proteína codificada (FT) viaja por el floema hasta el meristemo donde interacciona con FD. Finalmente el complejo FT/FD activa el proceso de floración.

La evocación floral está controlada por una red de genes de identidad floral

En *Arabidopsis*, la proteína FT forma un complejo con *FLOWERING LOCUS D* (FD) (**Fig. 6**), un factor transcripcional (con un motivo estructural de cremallera de leucina básica (bZIP) localizado exclusivamente en el ápice meristemático (Abelenda *et al.*, 2014). Esto es también un indicador del movimiento de FT de las hojas al ápice meristemático (Blázquez *et al.*, 2011).

El complejo FT-FD provoca la activación de los genes de identidad floral *AP1* y *SUPRESSOR OF CONSTANS1* (*SOC1*) (Abelenda *et al.*, 2014). El gen

SOC1, codifica una proteína (*SOC1*) que actúa, junto a FT-FD, como integrador de las señales ambientales de la floración como el fotoperiodo o la vernalización (**Fig. 7**). La razón es que tanto la actividad de FT-FD como la transcripción de *SOC1* es regulada por CO, el regulador floral que integra la ruta del fotoperiodo y la vernalización.

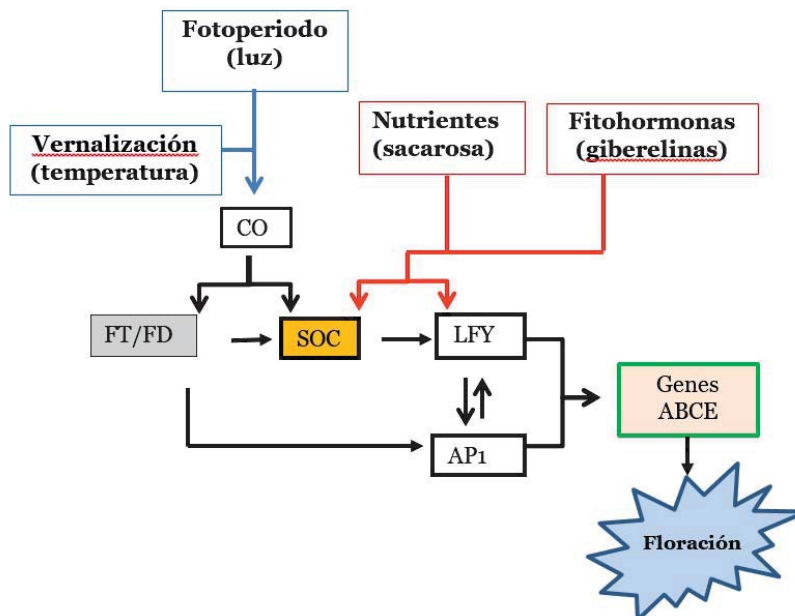


Figura 7. Resumen de las vías de integración de las señales inductoras de la floración a través de los genes de identidad del meristemo (modificado de Blázquez *et al.*, 2011). Señales como el fotoperiodo y la vernalización se integran a través de la proteína CO. Las señales endógenas (fitohormonas y nutrientes) se integran al activar *SOC1* y *LFY*.

SOC1 activa *LEAFY* (*LFY*), mientras que FT-FD activa *AP1*, los cuales confieren identidad floral en primordios florales en desarrollo (Simon *et al.*, 1996) y son necesarios para establecer y mantener la identidad del meristemo floral. Las proteínas FT, *SOC1* y *LFY* son integradores de las rutas florales; sus niveles de expresión por parte de las vías de inducción floral determinan el momento exacto de la floración (Blázquez y Weigel, 2000). Cuando todos estos genes se establecen ocurre la floración a través de la activación de los genes ABCE (Lee y Lee, 2010) (**Tabla 1**).

Tabla 1. Resumen de los genes de identidad floral y de identidad del meristemo y sus funciones (Bowman *et al.*, 1991; Coen y Meyerowitz, 1991; Luo *et al.*, 1996; Simon *et al.*, 1996; Almeida *et al.*, 1997; Luo *et al.*, 1999; Blázquez y Weigel, 2000; Theissen, 2001; Theissen y Saedler, 2001; Galego y Almeida, 2002; Corley *et al.*, 2005; Corbesier *et al.*, 2007; Blázquez *et al.*, 2011; Abelenda *et al.*, 2014; Song *et al.*, 2015).

NOMBRE DEL GEN	TIPO DE GEN	FUNCIÓN
APETALA 1 (AP1)	Identidad floral en <i>Arabidopsis thaliana</i> , gen de clase A. Identidad del meristemo.	Formación de sépalos, de pétalos junto a los genes de la clase B y formación del primordio floral.
APETALA 2 (AP2)	Identidad floral en <i>Arabidopsis thaliana</i> , gen de clase A.	Formación de sépalos, de pétalos junto a los genes de la clase B.
APETALA 3 (AP3)	Identidad floral en <i>Arabidopsis thaliana</i> , gen de clase B.	Formación de pétalos junto a los genes de la clase B y de estambres junto a los genes de la clase C.
PISTILLATA (PI)	Identidad floral en <i>Arabidopsis thaliana</i> , gen de clase B	Formación de pétalos junto a los genes de la clase B y de estambres junto a los genes de la clase C.
AGAMOUS (AG)	Identidad floral en <i>Arabidopsis thaliana</i> , gen de clase C	Formación de estambres junto a los genes de la clase C y formación de carpelos.
SEPALLATA (SEP)	Identidad floral en <i>Arabidopsis thaliana</i> , gen de clase E	Necesarios para que se formen todos los órganos florales.
CYDLOIDEA (CYC)	Identidad floral en <i>Antirrhinum majus</i>	Promueve la identidad dorsal, activa <i>RAD</i> y reprime <i>DIV</i> en el dominio dorsal.
DICHOTOMA (DICH)	Identidad floral en <i>Antirrhinum majus</i>	Promueve la identidad dorsal, activa <i>RAD</i> y reprime <i>DIV</i> en el dominio dorsal.
DIVARICATA (DIV)	Identidad floral en <i>Antirrhinum majus</i> .	Promueve la identidad ventral.
RADIALIS (RAD)	Identidad floral en <i>Antirrhinum majus</i> .	Promueve la identidad dorsal y reprime <i>DIV</i> en el dominio dorsal.
FLOWERING LOCUS T (FT)	Identidad del meristemo en <i>Arabidopsis thaliana</i> .	Induce la floración induciendo los genes <i>AP1</i> y <i>SOC1</i> .
SYMPRESSOR OF CONSTANS1 (SOC1)	Identidad del meristemo en <i>Arabidopsis thaliana</i> .	Integrador de múltiples señales de la floración y activa <i>LFY</i> .
LEAFY (LFY)	Identidad del meristemo en <i>Arabidopsis thaliana</i> .	Integrador floral.

Bibliografía

- Abelenda, J.A., Navarro, C. y Prat, S. (2014) Flowering and tuberization: a tale of two nightshades. *Trends in Plant Science* 19:115-122.
- Almeida, J., Rocheta, M. y Galego, L. (1997) Genetic control of flower shape in *Antirrhinum majus*. *Development* 124:1387-1392.
- Blázquez, M.A., Green, R., Nilsson O., Sussman, M.R. y Weigel, D. (1998) Gibberellins promote flowering of *Arabidopsis* by activating the *LEAFY* promoter. *The Plant Cell* 10:791-800.
- Blázquez, M.A., Piñeiro, M. y Valverde, F. (2011) Bases moleculares de la floración. *Investigación y ciencia* 416:28-36.
- Blázquez, M.A. y Weigel, D. (2000) Integration of floral inductive signals in *Arabidopsis*. *Nature* 404:889-892.
- Bowman, J.L., Smyth, D.R. y Meyerowitz, E.M. (1991) Genetic interactions among floral homeotic genes of *Arabidopsis*. *Development* 112:1-20.
- Causier, B., Castillo, R., Zhou, J., Ingram, R., Xue, Y., Scharz-Sommer, Z. y Davies, B. (2005) Evolution in action: following function in duplicated floral homeotic genes. *Current Biology* 15:1508-1512.
- Chailakhyan, M.K. (1985) Hormonal regulation of reproductive development in higher plants. *Biologia Plantarum* 27:292-302.
- Coen, E.S. y Meyerowitz, E.M. (1991) The war of the whorls: genetic interactions controlling flowering development. *Nature* 353:31-37.
- Corbesier, L., Vincent, C., Jang, S., Fornara, F., Fan, Q., Searle, I., Giakountis, A., Farrona, S., Gissot, L., Turnbull, C. y Coupland, G. (2007) FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis*. *Science* 316:1030-1033.
- Corley, S.B., Carpenter, R., Copsey, L. y Coen, E. (2005) Floral asymmetry involves an interplay between TCP and MYB transcription factors in *Antirrhinum*. *Proceedings of the Natural Academy of Science USA* 102:5068-5073.
- Davies, B., Cartolano, M. y Scharz-Sommer, Z. (2006) Flower development: the *Antirrhinum* perspective. *Advances of Botanical Research* 44:279-321.
- Endress, P.K. (1999) Symmetry in flowers: diversity and evolution. *International Journal of Plant Science* 160:3-23.
- Galego, L. y Almeida, J. (2002) Role of *DIVARICATA* in the control of dorsoventral asymmetry in *Antirrhinum* flowers. *Genes and Development* 16:880-891.
- Hileman, L.C. (2014) Trends in flower symmetry evolution revealed through phylogenetic and developmental genetic advances. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 369:2013.0348.
- Hudson, A., Critchley J. y Erasmus, Y. (2008) The genus *Antirrhinum* (Snapdragon): a flowering plant model for evolution and development. *Cold Spring Harbour Protocols* 3:1-7.

- Luo, D., Carpenter, R., Vincent, C., Copsey, L. y Coen, E. (1996) Origin of floral asymmetry in *Antirrhinum*. *Nature* 383:794-799.
- Meyerowitz, E. M. (2002) Plants compared to animals: the broadest comparative study of development. *Science* 295:1482-1485.
- Riechmann, J.L. y Meyerowitz, E.M. (1997) MADS domain proteins in plant development. *Biological Chemistry* 378:1079-1101.
- Samach, A., Onouchi, H., Gold, S.E., Ditta, G.S., Schwarz-Sommer, Z., Yanofsky, M.F. y Coupland, G. (2000) Distinct roles of CONSTANS target genes in reproductive development of *Arabidopsis*. *Science* 288:1613-1616.
- Simon, R., Igeño, M.I. y Coupland, G. (1996) Activation of floral meristem identity genes in *Arabidopsis*. *Nature* 384:59-62.
- Song, Y.H., Shim, J.S., Kinmonth-Schultz, H.A. y Imaizumi, T. (2015) Photoperiodic flowering: time measurement mechanisms in leaves. *Annual Review of Plant Biology* 66:441-464.
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I.M. y Murphy, A. (2015) *Plant Physiology and Development*, 6^a edn. Sinauer Associates, Sunderland (Massachusetts).
- Theißen, G. (2001) Development of floral organ identity: stories from MADS house. *Current Opinion in Plant Biology* 4:75-85.
- Theißen, G. y Saedler, H. (2001) Floral quartets. *Nature* 409:469-471.
- Valverde, F., Mouradov, A., Soppe, W., Ravenscroft, D., Samach, A. y Coupland, G. (2004) Photoreceptor regulation of CONSTANS protein in photoperiodic flowering. *Science* 303:1003-1006.
- Weigel, D. y Meyerowitz, E.M. (1994) The ABCs of floral homeotic genes. *Cell*, 78:203-209.