

FLORACIÓN EN PLANTAS TROPICALES Y SUBTROPICALES: ¿QUÉ TAN CONSERVADOS ESTÁN LOS MECANISMOS QUE INDUCEN Y CONTROLAN LA FLORACIÓN?

FLOWERING IN TROPICAL AND SUBTROPICAL PLANTS: HOW CONSERVED ARE THE MECHANISMS THAT INDUCE AND CONTROL FLOWERING?

Sánchez-Villarreal, A.

Profesor Investigador del Colegio de Postgraduados Campus Campeche, México.

Autor de correspondencia: asanchezv@colpos.mx

RESUMEN

La transición del estado vegetativo al reproductivo de las plantas es la floración. Los mecanismos de señalización internos como la edad y el ciclo circadiano, y los externos como el fotoperiodo y temperatura, generan en las plantas un tiempo de floración determinado. La comprensión de los mecanismos moleculares que controlan ambos procesos ha avanzado con creces al emplear *Arabidopsis thaliana* como planta modelo para estudios genéticos y moleculares. El conocimiento de los genes y su función en el control e inducción de la floración ha permitido identificar genes homólogos en otras plantas debido a que los componentes moleculares están conservados, sin embargo la actividad y funcionalidad de cada gen es distinta entre familias y géneros. A pesar de los avances y conocimiento en la regulación de la floración en otras plantas, principalmente gramíneas (Poaceae), aún se desconoce el grado de conservación funcional y participación que tienen los genes que controlan el tiempo de floración en cultivos y plantas tropicales y subtropicales. En esta revisión se plantea el panorama actual así como la necesidad de estudiar estos mecanismos en especies de interés nacional y local para México.

Palabras clave: fotoperiodo, genes, árboles perennes.

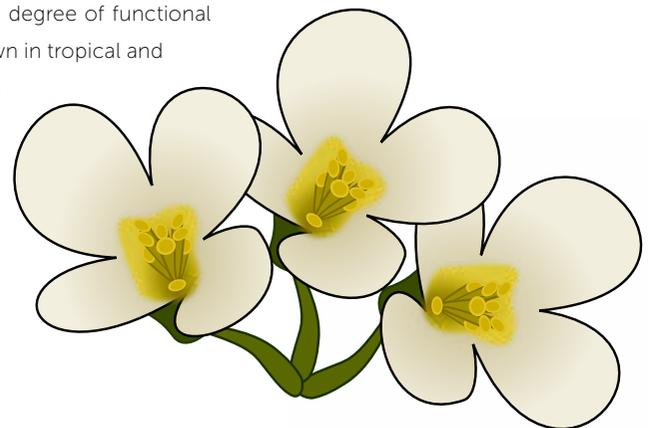
ABSTRACT

The transition from the vegetative to the reproductive stage of plants is flowering. Internal signaling mechanisms such as age and circadian cycle, and external ones, such as photoperiod and temperature, generate a specific flowering time in plants. The understanding of the molecular mechanisms that control both processes has advanced by when using *Arabidopsis thaliana* as model plant for genetic and molecular studies. The knowledge of genes and their function in the control and induction of flowering has allowed the identification of homologous genes in other plants the conservation of the molecular components however, the activity and functionality of each gene is different between families and genera. Despite the advances and understanding of the regulation of flowering in other plants, primarily grasses (Poaceae), the degree of functional conservation and participation of genes in flowering time, is still unknown in tropical and subtropical plants. In this revision, the current outlook as well as the need to study these mechanisms in species of national and local interest to México is presented.

Keywords: flowers, genes, tropics.

Agroproductividad: Vol. 9, Núm. 9, septiembre. 2016. pp: 50-55.

Recibido: enero, 2016. **Aceptado:** agosto, 2016.



INTRODUCCIÓN

La floración es el evento más importante en la vida de una planta debido a que el éxito de la misma asegura su reproducción y huella genética en las siguientes generaciones. La transición del estado vegetativo al reproductivo que conlleva a la floración ocurre en un momento determinado y variable entre especies, pero siempre ocurre en el momento en el cual se maximiza la supervivencia de la descendencia. La producción de flores en el momento incorrecto, las expone a condiciones climáticas adversas, a ausencia o disminución de polinizadores, y producción de semillas inmaduras, entre otras (Amasino *et al.* 2010a). En consecuencia no resulta sorprendente que la inducción de la floración en las plantas sea un mecanismo sumamente controlado, preciso y coordinado con el ambiente. Las plantas se dividen con base en su ciclo reproductivo en monocárpicas y policárpicas; las primeras cumplen con su ciclo de vida desde la germinación hasta la floración, tras lo cual se produce la senescencia y muerte del individuo; mientras que las segundas una vez alcanzada la madurez, presentan varios o múltiples ciclos de floración debido a que a diferencia de las monocárpicas, conservan meristemas apicales en estado vegetativo. Independientemente de esta naturaleza evolutiva, las vías de inducción de la floración están parcialmente conservadas entre las embriofitas (Bratzel *et al.*, 2015). En la presente revisión se describen brevemente los distintos procesos que conllevan a la floración con un enfoque en los mecanismos moleculares, particularmente los genes y su expresión, que subyacen en este evento fisiológico, partiendo de la información generada en *Arabidopsis thaliana*,

especie modelo en genética y biología molecular, así como, avances descritos en cultivos de gramíneas (Poaceae), para finalmente explorar y descubrir “el estado del arte” respecto a la floración en cultivos perennes y tropicales.

Vías de Inducción de la Floración

Fotoperiodo

La transición del estado vegetativo al reproductivo es inducida por la duración del fotoperiodo, la mayor o menor exposición de las plantas a la cantidad de horas de irradiación solar es una señal ambiental crucial para determinar las estaciones y época del año. Las plantas perciben la luz vía los fotorreceptores, dentro los cuales la familia de los fitocromos (phytochromes) compuesta por *PHYA*, *PHYB*, *PHYC*, *PHYD* y *PHYE* es la responsable de captar la luz roja y roja lejana; mientras que los criptocromos (cryptochromes) *CRY1* y *CRY2*, de percibir la luz azul. Aunque existen otros fotorreceptores, estos grupos y en particular *PHYA*, *PHYB*, *CRY1* y *CRY2* son los principales en percibir y transducir la señal luminosa a la planta. Sin embargo, las plantas no solamente responden al tipo y cantidad de luz y estas señales no bastan para inducir la floración por fotoperiodo ya que subyace un mecanismo molecular conocido como ritmo o reloj circadiano. Este último es un mecanismo molecular constituido por asas de regulación transcripcionales y traduccionales responsable de la coordinación de eventos fisiológicos y metabólicos de forma sincrónica y rítmica aún en ausencia de un estímulo luminoso mediante el control de la expresión genética. En consecuencia, la expresión del gen *GIGANTEA* (*GI*) es cíclica día con día con un máximo de expresión y de síntesis de dicha proteína aproximadamente 12 horas después del amanecer en *A. thaliana*. *GI* induce la expresión de *CONSTANS* (*CO*), siempre y cuando la primera forme un complejo con FLAVIN BINDING KELCH REPEAT (*FKF1*), la cual es fotosensible y estabilizada por luz azul. Bajo fotoperiodos cortos la expresión de *CO* se ve reducida y los niveles de proteína son mínimos puesto que el complejo *GI-FKF1* es degradado por otras moléculas en la obscuridad; sin embargo el aumento en las horas de exposición a la luz favorece la expresión de *CO*, por acción del complejo *GI-FKF1* (Figura 1). La coincidencia de los altos niveles de *CO* con fotoperiodos largos permite inducir a *FLOWERING LOCUS T* (*FT*), el florígeno de las plantas, ya que su RNA mensajero (mRNA) migra a través de los haces vasculares, y una vez en el meristemo promueve la floración mediante la inducción de genes de identidad floral como *APETALA1* (*AP1*), *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS1* (*SOC1*) y *FRUITFUL* (*FUL*) entre otros (Amasino *et al.*, 2010a, Song *et al.*, 2015, Bratzel *et al.*, 2015). A lo anterior se le conoce como el “modelo de coincidencia externa” propuesto en la década de los sesentas por los cronobiólogos Pittendrigh y Minis quienes a su vez siguieron la hipótesis originalmente hecha por Edward Bünning en 1936 (Song *et al.*, 2015).

Vernalización

Consiste en el proceso por el cual la exposición al frío por un periodo determinado proporciona competencia para que los meristemas de la planta florezcan. El lapso requerido de temperaturas bajas es suficientemente largo para que las plantas puedan distinguir una helada temporal del advenimiento del invierno. Las plantas que presentan vernalización, no florecen aún bajo un fotoperiodo prolongado sino hasta haber sido expuestas al frío

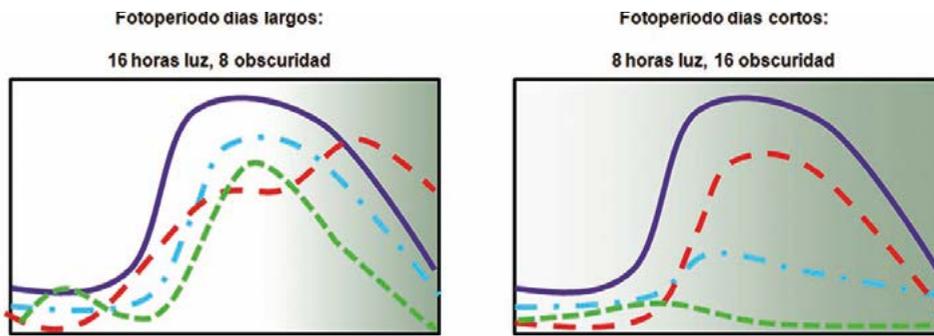


Figura 1. Regulación e Inducción de la Floración por el Fotoperiodo. Tanto la expresión del gen *GIGANTEA* (*GI*) como la acumulación de su proteína tiene un comportamiento rítmico con una periodicidad de 24 horas (línea morada). Bajo fotoperiodos con 12 o más horas de luz, *GI* forma un complejo con FKF1 el cual es estabilizado por la luz azul (línea azul segmentada), el cual coincide con el máximo de expresión de l mRNA de *CO* (línea roja punteada) y permite la expresión de *FT* (línea verde punteada) con la consecuente migración de su mRNA a través del floema a los meristemos apicales. En cambio en fotoperiodos cortos, el complejo *GI*-FKF1 es inestable y no coincide con el máximo de expresión de *CO* y por lo tanto los niveles de expresión de *FT* son mínimos.

por varios días (Amasino *et al.*, 2010a,b). Este mecanismo es común en plantas de climas templados y evita que la floración se produzca en invierno. El bloqueo de la floración es producido por la acción conjunta de *FLOWERING LOCUS C* (*FLC*) y *FRIGIDA* (*FRI*), la expresión de los cuales se ve inducida a bajas temperaturas. Los productos de estos genes reprimen la expresión de *FT*, *SOC1* y *FD* por unión a sus promotores (Amasino *et al.*, 2010a,b). Evolutivamente la vernalización surgió después de la era glacial por lo cual el mecanismo y requerimientos del mismo es variable entre las angiospermas (Bratzel *et al.*, 2015).

Vía autónoma

Se considera como la vía de floración más antigua puesto que está presente desde musgos y helechos hasta las plantas superiores. La vía autónoma se refiere a la edad de la planta, la cual en un estadio juvenil no responde a estímulos ambientales, tales como luz y temperatura, y por lo tanto no se induce la floración (Bratzel *et al.*, 2015). Una vez que la planta o sus meristemos pasan del estado juvenil al competente se vuelven responsivos y en consecuencia se presenta la floración. En esta vía participa primordialmente el microRNA 156 (*miRNA*) que actúa sobre varios genes. Esta vía no sólo regula la transición del estado vegetativo al reproductivo, sino la transición del estado juvenil al adulto de la planta (Bratzel *et al.*, 2015); por lo tanto en la vía autónoma el estado homeostático de la planta, incluyendo carbohidratos, minerales y hormonas, son determinantes en la madurez de la planta. En particular las giberelinas que se asocian con la floración al promover la expresión de genes de identidad floral como *SOC1* y *LEAFY* (*LFY*).

Floración en cultivos: gramíneas

Los mecanismos de floración están parcialmente conservados en otras plantas, el grado de conservación es tanto evolutivo como ambiental. La domesticación de cultivos y selección se realizó buscando las mejores características que los humanos determinaron como tales; sin saberlo la domesticación favoreció la conservación y dispersión de mutaciones que permitió a

diversos cultivos adaptarse a nuevas latitudes y condiciones climáticas. Así el maíz (*Zea mays* L.), sorgo (*Sorghum* spp.), papa (*Solanum tuberosum*) y arroz (*Oryza sativa*) pasaron de latitudes tropicales a subtropicales, y el trigo (*Triticum* spp.), centeno (*Secale cereale* L.), cebada (*Hordeum vulgare*) del subtropico a latitudes más polares (Nakamichi *et al.* 2015). Los estudios genómicos han permitido observar como modificaciones genéticas en la vía del fotoperiodo contribuyeron a la dispersión norte-sur de los cultivos y su diseminación a lo largo del planeta (Nakamichi *et al.*, 2015). Consecuentemente estas adaptaciones subyacen en los genes que activan o reprimen la floración por el fotoperiodo incluyendo genes del ciclo circadiano. Actualmente se han descrito genes homólogos y ortólogos en otros cultivos que incluyen: *FT*, *TERMINAL FLOWER 1* (*TFL1*), *CO*, *EARLY FLOWERING 3* (*ELF3*), *EARLY FLOWERING 4* (*ELF4*), *GI*, *FLC*, *PSEUDO RESPONSE REGULATOR* (*PRR7*), entre otros (Blümel *et al.*, 2015).

En trigo y cebada, el gen *PHOTOPERIOD 1* (*PPD1*) es el determinante en provocar que estos cultivos florezcan bajo fotoperiodos largos; sin embargo mutaciones en dicho gen, presentes en distintas variedades, hacen que el cultivo florezca en días con fotoperiodo corto (Song *et al.*, 2015). Interesantemente este gen es homólogo a *PRR7* de *A. thaliana*, el cual participa en los ritmos circadianos. En arroz, que es una planta que florece en días cortos, existen dos vías del fotoperiodo, el módulo *Hd1-Hd3a* (*HEADING DATE*) que es similar al *CO-FT* de *A. thaliana* y la vía *Ghd7-Ehd1* (*GRAIN NUMBER, PLANT HEIGHT AND BEADING DATE 7 – EARLY HEADING DATE 1*). En estos cultivos y otros cereales se ha observado que

las modificaciones en el tiempo de floración están sumamente relacionadas con la formación y número de semillas (Song *et al.*, 2015).

Floración en plantas perennes

A diferencia de las plantas anuales y bianuales, las perennes llevan a cabo repetidos ciclos de floración a lo largo de su vida. Consecuentemente los estímulos ambientales y las vías de floración antes descritas participan también en el cese de crecimiento vegetativo y dormancia. En las perennes, la fase juvenil también suele ser más prolongada, pero ésta puede ser alterada al sobreexpresar genes de inducción floral o bien suprimir a los genes represores. Como el estudio de la floración en árboles u otras plantas que tardan años en florear es prolongado, se empleó a *Arabis alpina* como modelo de estudio describiendo el gen *PERPETUAL FLOWERING 1 (PEP1)*. *PEP1* es un factor transcripcional que reprime la floración conservando así meristemas en estado vegetativo para un nuevo ciclo, la mutación de este gen (*pep1*) conlleva a una floración continua, fenómeno observado en algunas variedades de fresa y rosa (Wang *et al.*, 2009, Albani *et al.*, 2012).

La floración en cultivos y plantas no modelo: ¿Qué factores son determinantes para la floración en los trópicos?

Los mecanismos anteriormente descritos se han descrito en *A. thaliana*, así como en la mayoría de las gramíneas (Poaceae), principalmente trigo, cebada y arroz; las cuales provienen o están adaptadas a latitudes entre los círculos polares y los trópicos (entre 30° y 50° latitud norte) con fotoperiodos tan variables a lo largo del año que llegan a 20 horas luz en verano y seis horas

en invierno. A diferencia de las anteriores, las plantas subtropicales se ubican entre 25° y el ecuador, por lo cual no experimentan inviernos severos, ni heladas durante semanas o meses; así como la diferencia de horas luz entre los solsticios no es mayor a cuatro horas. ¿Para qué conservar entonces un mecanismo de floración a estos factores? ¿Qué función desempeñan entonces los genes involucrados en el control e inducción de la floración y bajo qué estímulos ambientales actúan?. Srinivasan *et al.* (2012) transformaron el ciruelo (*Prunus domestica*) con el gen *FT* de *Populus trichocarpa* con lo cual obtuvieron un árbol que no entraba en dormancia aún expuesto a frío y capaz de florecer continuamente en condiciones de invernadero. Sin embargo se observaron efectos pleiotrópicos en la arquitectura del árbol; además de que en campo, la floración se limitó a la primavera y otoño. También con respecto al florigeno, en aguacate (*Persea americana*) la disminución de la expresión del homólogo de *FT* (*PaFT*) después de la floración participa en el fenómeno conocido como floración alterna; por el contrario altos niveles de *FT* promueven la floración (Ziv *et al.*, 2014). Los autores Zhang *et al.* (2015) demostraron mediante la clonación de los homólogos en durazno (*Prunus persica*) que la función y actividad de *PpCO* y *PpFT* es probablemente idéntica a *A. thaliana* al rescatar el fenotipo de las respectivas mutantes de esta última.

En *Fragaria vesca*, se presentan variedades con floración temprana o perpetua. El gen homólogo *FvTFL* es el responsable de esta variabilidad puesto que su expresión está regulada por el fotoperiodo inhibiendo la floración en días cortos; sin em-

bargo en las mutantes se pierde la represión de *FT* (Koskela *et al.*, 2012) cuya actividad a su vez es favorecida con luz azul y roja lejana (Rantanen *et al.*, 2014). Un fenómeno semejante se produce en la rosa (*Rosa* sp.) en la cual el homólogo a *TFL1*, denominado *RoKSN* al tener un retrotransposon entre sus intrones, pierde su función y como resultado se da una floración continua en lugar de anual como en las variedades silvestres (Iwata *et al.*, 2012).

Las tecnologías de secuenciación masiva han coadyuvado a determinar los genes involucrados en los mecanismos de floración. Empleando secuenciación masiva paralela (MPSS) para determinar las diferencias entre un naranjo trifoliado (*Poncirus trifoliata*) silvestre y una variante natural precoz con floración temprana, se identificaron cambios en los niveles de expresión en más de 2700 genes; también se identificaron más de 110 genes asociados a las vías de inducción de la floración (Zhang *et al.*, 2011). Mediante una comparación transcriptómica de cultivares de peonías (*Paeonia suffruticosa*) con la capacidad de refloreecer de aquellos que no lo hacían, Zhou *et al.* (2013) lograron determinar que la expresión de los genes homólogos *PsCO*, *PsFT*, *PsVIN3* entre otros son los responsables del refloreecimiento. De forma semejante el análisis transcriptómico de un cultivar de floración anual y uno de floración continua del ojo del dragón (*Dimocarpus longan*), que es árbol tropical del sureste asiático, identificó 107 genes asociados con la floración (Jia *et al.*, 2014). Entre estos genes la expresión de los homólogos de *SHORT VEGETATIVE PHASE (SVP)*, *GI*, *FKF1*, *ELF4* está asociada a las diferencias en la

floración entre los cultivares. Por otra parte Kobayashi *et al.* (2013) analizaron el fenómeno de la floración masiva anual en los trópicos para determinar los factores que inducen esta floración global al unísono. Para ello realizaron un transcriptoma "ecológico" de *Shorea beccariana* a lo largo del año, describiendo cambios en la expresión durante la transición a la etapa reproductiva de genes homólogos como *SbFT* y *SbSVP*, pero también vastos cambios de expresión en genes de respuesta a estrés hídrico y metabolismo de la sacarosa. En resumen, todo lo anterior demuestra que las tecnologías de secuenciación son una herramienta que puede acelerar el conocimiento de procesos fisiológicos complejos y multifactoriales como la floración en organismos de interés, así como sugiere que los genes de las vías de floración también desempeñan un papel importante en controlar la misma en plantas tropicales aunque con diferencias regulatorias, funcionales o de desarrollo.

CONCLUSIONES

Aún resta mucho por conocer respecto al control e inducción de la floración en plantas subtropicales y tropicales, en particular en México, centro de origen de muchas especies domesticadas y con una amplia biodiversidad así como ecosistemas. Entender los mecanismos de floración de cultivos de importancia permitirá apreciar y aprovechar la biodiversidad existente, así como económicamente tener una producción de frutos más prolongada o controlada con menor necesidad de inductores químicos de floración. Determinar el papel de los genes involucrados en la floración, así como de la recepción de la luz y el ciclo circadiano en plantas y cultivos tropicales nos permitirá entender no solamente la genética subyacente en el control de la floración, sino los factores ambientales que la favorecen y el grado en el que participan. Mantener una visión crítica será crucial para no descartar ciertos procesos o genes y no sólo enfocarse a aquellos involucrados en las vías clásicas y efectoras como *FT*, *TFL1* entre otros. En el ojo del dragón (*D. longan*) sorpresivamente son dos genes del ciclo circadiano, *FKF1* y *ELF4*, los que potencialmente influyen en la diferencia entre los cultivares. Los niveles de expresión de los homólogos a *G1* en arroz, maíz y cebada entre otros, se asocia con distintos tiempos de floración en variedades de estos cultivos (Mishra *et al.*, 2015). Por otra parte los niveles de expresión de *LATE ELONGATED HYPOCOTYL (LHY)* y de *ZEITLUPE (ZTL)*, el primero componente del ritmo circadiano y el segundo un receptor a luz azul asociado

a unión y estabilización de proteínas, altera los ritmos de apertura de la flor y de emisión de volátiles en tabaco (*Nicotiana attenuata*) (Yon *et al.*, 2015). Por lo tanto en vez de modificar o seleccionar un solo gen que conlleva a un atributo deseado, será necesaria una visión holística del proceso de floración. Asimismo determinar los genes que particularmente afectan la floración en cada familia y/o género de plantas permitiría llevar a cabo una selección guiada de variedades o ecotipos según las características deseadas (floración temprana, tardía o intermedia) o bien que sean responsivos o no a ciertos estímulos ambientales.

LITERATURA CITADA

- Albani M.C., Castaings L., Wötzel S., Mateos J.L., Wunder J. 2012. PEP1 of *Arabidopsis* Is Encoded by Two Overlapping Genes That Contribute to Natural Genetic Variation in Perennial Flowering. *PLoS Genet* 8(12): e1003130. doi:10.1371/journal.pgen.1003130
- Amasino R., Michaels S.D. 2010. The Timing of Flowering. *Plant Physiology* 154: 516–520
- Blümel M., Dally N., Jung C. 2015 Flowering time regulation in crops – what did we learn from *Arabidopsis*? *Curr. Opin. Biotech.* 32:121–129
- Bratzel F., Turk F. 2015 Molecular memories in the regulation of seasonal flowering: from competence to cessation. *Genome Biology* 16:192 DOI 10.1186/s13059-015-0770-6
- Iwata H., Gaston A., Remay A., Thouroude T., Jeauffre J., Kawamura K., Oyant L.H.S., Araki T., Denoyes B., Foucher F. 2012 The TFL1 homologue KSN is a regulator of continuous flowering in rose and strawberry. *The Plant Journal* 69, 116–125.
- Jia T., Wei D., Meng S., Allan A.C., Zeng L. 2014 Identification of Regulatory Genes Implicated in Continuous Flowering of Longan (*Dimocarpus longan* L.) *PLoS One* 9(12)
- Kobayashi M.J., Takeuchi Y., Kenta T., Kume T., Diway B., Shimizu K.K. 2013 Mass flowering of the tropical tree *Shorea beccariana* was preceded by expression changes in flowering and drought-responsive genes. *Mol Ecol* 22: 4767–4782
- Koskela E.A., Mouhu K., Albani M.C., Kurokura T., Rantanen M., Sargent D.J., Battey N.H., Coupland G., Elomaa P., Hytönen T. 2012 Mutation in TERMINAL FLOWER1 Reverses the Photoperiodic Requirement for Flowering in the Wild Strawberry *Fragaria vesca*. *Plant Physiology* 159:1043–1054
- Mishra P., Panigrahi K.C. 2015 GIGANTEA – an emerging story. *Front Plant Sci.* 6: 8.
- Nakamichi N. 2015 Adaptation to the Local Environment by Modifications of the Photoperiod Response in Crops. *Plant Cell Physiol.* 56(4): 594–604
- Rantanen M., Kurokura T., Mouhu K., Pinho P., Tetri E., Halonen L., Palonen P., Elomaa P., Hytönen T. 2014 Light quality regulates flowering in FvFT1/FvTFL1 dependent manner in the woodland strawberry *Fragaria vesca* *Front.Plant Sci.* 5:271
- Song Y-H., Shim J-S., Kinmonth-Schultz H.A., Imaizumi T. 2015 Photoperiodic flowering: Time measurement in leaves. *Annu. Rev. Plant Biol.* 66:441-464
- Srinivasan C., Dardick C., Callahan A., Scorza R. 2012 Plum (*Prunus domestica*) Trees Transformed with Poplar FT1 Result in

- Altered Architecture, Dormancy Requirement, and Continuous Flowering. PLoS ONE 7(7): e40715. doi:10.1371/journal.pone.0040715
- Wang R., Farrona S., Vincent C., Joecker A., Schoof H., Turck F., Alonso-Blanco C., Coupland G., Albani M.C. 2009 PEP1 regulates perennial flowering in *Arabis alpina*. Nature 459(7245):423-7
- Yon F., Joo Y., Cortés-Llorca L., Rothe E., Baldwin I.T., Kim S-G. 2016 Silencing *Nicotiana attenuata* LHY and ZTL alters circadian rhythms in flowers. New Phytol 209: 1058-1066. doi:10.1111/nph.13681
- Ziv D., Zviran T., Zezak O., Samach A., Irihimovitch V. 2014 Expression Profiling of FLOWERING LOCUS T-Like Gene in Alternate Bearing 'Hass' Avocado Trees Suggests a Role for PaFT in Avocado Flower Induction. PLoS ONE 9 (10): e110613. doi:10.1371/journal.pone.0110613
- Zhang J-Z., Ai X-Y., Sun L-M., Zhang D-L., Guo W-W., Deng X-X., Hu1 C-G. 2011 Transcriptome profile analysis of flowering molecular processes of early flowering trifoliolate orange mutant and the wild-type [*Poncirus trifoliata* (L.) Raf.] by massively parallel signature sequencing. BMC Genomics. 12:63
- Zhang X., An L., Nguyen T.H., Liang H., Wang R., Liu X. 2015 The Cloning and Functional Characterization of Peach CONSTANS and FLOWERING LOCUS T Homologous Genes PpCO and PpFT. PLoS ONE 10(4): e0124108. doi:10.1371/ journal.pone.0124108
- Zhou H., Cheng F-Y., Wang R., Zhong Y., He C. 2013. Transcriptome Comparison Reveals Key Candidate Genes Responsible for the Unusual Reblooming Trait in Tree Peonies. PLoS ONE 8(11): e79996. doi:10.1371/journal.pone.0079996

