

Identificación *in silico* de proteínas DELLA en plantas de *Coffea arabica* L. y *Ananas comosus* L. Merr

Maita Ávila Espinosa^{1*}, Andre Almeida Lima², Solange Aparecida Ságio², Carla Priscila Coelho², Elizabeth Isaac Alemán³, Justo González-Olmedo¹, Antônio Chalfun-Junior². *Autor para correspondencia

¹Centro de Bioplantas. Universidad de Ciego de Avila. Carretera a Morón, km. 9.5 Ciego de Avila, CP 69 450. Cuba. e-mail: pfa_maita@agronomia.unica.cu

²Laboratorio de Fisiología Molecular de Plantas, UFLA, Brasil.

³Centro Nacional de Electromagnetismo Aplicado (CNEA), Ave. Las Américas s/n, Santiago de Cuba 4, CP 90 400. Cuba.

RESUMEN

Las giberelinas (GAs) controlan diversos aspectos del crecimiento y desarrollo de las plantas, incluidas la germinación de semillas, elongación de tallos, expansión de hojas, desarrollo de flores y semillas, y además en algunas especies están involucradas en cambios de fase como la transición vegetativa a reproductiva. Muchos de estos aspectos parecen estar regulados por las proteínas DELLA, que son reguladores negativos del crecimiento inducido por GAs. El asincronismo en los procesos de floración de las plantas de café y piña es reconocido, y está directamente asociado con la baja calidad de las producciones de ambas especies, así estudios que permitan la mejor comprensión de este proceso son de gran importancia. Para entender el papel de proteínas DELLA en los procesos florales de café y piña, este artículo muestra una caracterización *in silico* de supuestas proteínas DELLA en las bases de datos del genoma CAFEST, banco de genes de piña y el *GenBank*. La similitud estructural y el perfil de expresión *in silico* exhibido por los probables genes DELLA en café corroboraron la clasificación de sus proteínas DELLA y sugieren la presencia de dos de ellas en esta especie. En piña a pesar de realizar una búsqueda exhaustiva, ninguna de las proteínas del banco de genes de esta especie y del *GenBank* mostró motivos DELLA en los cuatro dominios con funciones estructurales relacionadas con el control de las GAs. Sin embargo, en el futuro deben repetirse estos análisis pues esto puede deberse a que aún las secuencias correspondientes a estos genes no están presentes en las bases de datos analizadas.

Palabras clave: bioinformática, CAFEST, floración, giberelinas.

In silico identification of DELLA proteins in plants of *Coffea arabica* L. and *Ananas comosus* L. Merr

ABSTRACT

Gibberellins control various aspects of plants growing and development, including seed germination, stem elongation, leaves expansion, flower and seed development. They are also involved in phase changes in some species, as from vegetative transition to reproductive. Most of these aspects seem to be regulated by DELLA proteins, which are negative regulators of the induced growth by GAs. The asynchronism in flowering processes of coffee and pineapple plants is recognized. This is also directly associated with the low quality of productions of both species. Studies that allow understanding this process are very important. This article shows a characterization *in silico* of supposed DELLA proteins in the database of CAFEST genome, gene bank of pineapple and *GenBank* to understand the role of DELLA proteins in the coffee and pineapple flowering processes. Structural similarity and expression profile *in silico* showed by probable DELLA genes in coffee corroborated the classification of DELLA proteins and suggest the presence of two of them in this specie. In pineapple, after an exhausted search, none of the bank genes proteins from this specie and the *GenBank* showed DELLA motifs in the four domains with structural functions related to the control of GAs. Nevertheless, in the future these analyses should be repeated due to the possibility that the corresponding sequences of these genes may not be present in the analyzed database.

Keywords: bioinformatics, CAFEST, flowering process, gibberellins.

Abreviaturas: ácido desoxirribonucleico (ADN), ácido desoxirribonucleico complementario (ADNc), Banco de secuencias expresadas en café (CAFEST), giberelinas (GAs), Marco abierto de lectura (ORFs), secuencias expresadas contiguas (EST-contigs), secuencias expresadas únicas (EST-singlets).

INTRODUCCIÓN

Durante el siglo XIX se demostró que el crecimiento y desarrollo de las plantas estaba regulado por 'substancias' con capacidad de trasladarse de una parte a otra donde ejercen su acción. Cien años más tarde, la mayor parte de estas sustancias han sido identificadas como moléculas pequeñas derivadas del metabolismo secundario. En general, estos compuestos están presentes en concentraciones muy bajas y actúan ya sea localmente, cerca del sitio de síntesis, o en tejidos distantes. Dentro de estas sustancias llamadas hormonas vegetales 'clásicas' se encuentran el ácido abscísico (ABA), auxinas, ácido giberélico (GAs), brasinoesteroides (BRs), citoquininas (CK), etileno, ácido jasmónico (JA), y el ácido salicílico (SA). En conjunto, estos compuestos regulan diferentes aspectos en la vida del vegetal formando un patrón de respuesta en contra de los estreses bióticos y abióticos (Bari y Jones, 2009; Jaillais y Chory, 2010).

Las GAs actúan como reguladores del crecimiento y desarrollo en las plantas, controlan procesos como la fotomorfogénesis, la germinación de semillas, la elongación del tallo, la expansión de hojas, el crecimiento de la raíz y del tubo polínico; la formación de tricomas, el desarrollo de flores y frutos y la inducción de la floración en condiciones no inductivas de días cortos (Sponsel y Hedden, 2004; Yamauchi, 2007). Su regulación ocurre principalmente sobre la transcripción a través de las proteínas DELLA, que son proteínas nucleares sometidas a degradación proteolítica inducida por GAs. Las DELLAs no se unen al ADN directamente, pero son capaces de interactuar con factores de transcripción que se unen al ADN para regular sus dianas. Además, las DELLAs movilizan diferentes grupos de genes según el proceso que estén controlando. Por ejemplo en *Arabidopsis*, las DELLAs están codificadas por cinco genes *GAI* (Peng *et al.*, 1997), *RGA*, (Silverstone *et al.*, 1998), *RGL1*, *RGL2* y *RGL3* (Richards *et al.*, 2001) y los estudios genéticos muestran que cada DELLA realiza funciones específicas pero también se solapan con otras DELLAs en el control de determinados procesos (Yamaguchi, 2008; Gallego *et al.*, 2010).

Las proteínas DELLA promueven la represión de la señalización de las giberelinas y conducen a la restricción del crecimiento de las plantas, probablemente por la interacción con otros

factores de transcripción, después de no tener dominios de unión al ADN (Sun, 2010; Zhang *et al.*, 2011). La unión de la giberelina a su receptor GD1, promueve un cambio en su conformación para permitir la interacción con las proteínas DELLA, que posiblemente permite una rápida degradación mediada por estas y libera la señalización de las giberelinas (Murase *et al.*, 2008; Shimada *et al.*, 2008).

Uno de los procesos fisiológicos de las plantas donde las giberelinas juegan un papel importante es la floración, su éxito depende de que tenga lugar en el momento más adecuado de su desarrollo y cuando las condiciones ambientales sean favorables. Al respecto, un vínculo interesante entre la floración y las proteínas DELLA, conectadas ambas por el etileno y giberelina ha sido recientemente aportado por Achard *et al.* (2007).

La floración secuencial en plantas de caféto (*Coffea* spp.), entre otros factores, influye en el estadio de la maduración de la fruta y determina el momento de cosecha, la calidad del grano y por consiguiente la calidad en la bebida. Sin embargo, en el caso de la piña (*Ananas comosus* L.) la desuniformidad en la floración trae consigo grandes trastornos en el manejo de la cosecha y su control (Bartholomew *et al.*, 2003; Mora, 2008).

Con la creación del banco de datos de caféto de EST (del inglés: *Expressed Sequence Tags*) (CAFEST) generado por la secuenciación del transcriptoma de caféto (Vieira *et al.*, 2006) que está formado a partir de secuenciar 214 964 clones, escogidos aleatoriamente de 37 bibliotecas de ADNc, es posible realizar búsquedas de secuencias que forman genes candidatos relacionados con diversas características de interés. Esto permite, también, determinar los posibles tejidos en que estos genes son expresados, además de poder obtener un estimado de su expresión. Sumado a esto, la utilidad de la base de datos públicos *GenBank* (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) y la base de datos de piña (<http://www.pgcl.com.au>) que contiene 5 500 secuencias, posibilitarán lograr un mejor entendimiento del proceso de floración en estos cultivos. Por tales motivos este trabajo tuvo como objetivo identificar *in silico* las probables proteínas DELLA en caféto (*Coffea arabica* L.) y piña (*Ananas comosus* L. Merr) a través de una búsqueda y caracterización en las bases de datos mencionadas anteriormente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Búsqueda por secuencias

Para la identificación de las probables proteínas DELLA primeramente fue investigado el banco de datos CAFEST a través del criterio de búsqueda por palabras clave y similaridad (tblastn utilizando secuencias homólogas publicadas en el banco de datos públicos *GenBank* (www.ncbi.nlm.nih.gov). Se empleó, además, la base de datos de piña <http://www.pgel.com.au>. Las secuencias que presentaron similaridad confiable ($e\text{-value} < 10^{-4}$) fueron depositadas en el sistema de gerenciamiento y manipulación de secuencias, o *GeneProject*, y agrupadas, utilizando el programa CAP3 (Huang y Madan, 1999). Después de la agrupación, los *EST-contigs* y *EST-singlets*, fueron anotados y comparados contra los bancos de datos públicos de proteínas para obtener mayor información sobre las probables proteínas codificadas por estas secuencias y eliminar las secuencias falsas. Después de esta etapa, las secuencias seleccionadas fueron utilizadas como moldes para una nueva búsqueda en el propio banco de datos CAFEST, proceso denominado saturación, con el propósito de extender o completar estas secuencias, así como encontrar otras.

Análisis de los motivos conservados

La identificación de los motivos de agrupamiento entre las secuencias de las probables proteínas DELLA encontradas en el banco de CAFEST y proteínas DELLA de otras especies previamente descritas, fue realizada mediante el programa *MEME* (Por sus siglas, del inglés: *Multiple Expectation Minimization for Motif Elicitation*) versión 3.5.4 (Bailey y Elkan, 1994). Los parámetros utilizados fueron: cualquier número de repeticiones para un mismo motivo (máximo de repeticiones para un mismo motivo = 300); número máximo de motivos igual a 9; amplitud óptima de los motivos entre 6 y 200 aminoácidos.

Análisis de la expresión *in silico*

El análisis de la expresión *in silico* fue determinado por construcción de un *Northern* Electrónico, generado a partir de la

construcción de una tabla que contenía el número de veces que cada lectura de las que forman un *EST-contig* apareció expresada en cada biblioteca analizada. Estos datos fueron normalizados para la obtención de un grado de expresión de los probables genes en cada biblioteca. Posteriormente, fue realizada una matriz, relacionando los probables genes DELLA de las bibliotecas en que éstos fueron expresados, la cual fue sometida a un agrupamiento jerárquico por el programa *Cluster* (Eisen *et al.*, 1998). Finalmente, los resultados fueron visualizados mediante el programa *TreeView* (Bailey 1998; Eisen *et al.*, 1998). Se empleó una escala de negro a rojo, donde cuanto más próximo al color rojo mayor grado de expresión.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis del banco de datos de CAFEST generó ocho lecturas relacionadas con las proteínas DELLA, los cuales fueron agrupados en dos *EST-Contigs* y dos *EST-Singlets*. Los *Contigs* C12 y C9 presentaron un total de tres lecturas cada uno, comprendiendo una secuencia con 1 129 y 836 pares de bases (pb) respectivamente y ORFs de 812 y 819 pb, que codificaban para proteínas de 270 a 273 aminoácidos, respectivamente. Los *singlets* CA00-XX-FB1-100-D12-BF.F y CA00-XX-LV8-008-E11-QH.F presentaron ORFs de 300 y 360 pb, y codificaban para proteínas de 99 y 119 aminoácidos, respectivamente.

Las proteínas DELLA presentan una estructura caracterizada por la presencia de un dominio DELLA, en su porción N-terminal y particular solamente en las proteínas DELLA, es una región rica en serina/treonina/valina (pS/T/V) y determinante para la regulación por GAs. En su porción C-terminal presentan motivos que son comunes a otras proteínas de la familia GRAS, como los motivos LHR1, VHIID, LHR2, SH2-like y SAW (Hartweck, 2008) (Figura 1). La proteína codificada por el *contigs* C12 está relacionada a la porción N-terminal de las proteínas DELLA y de acuerdo con el análisis de los motivos, puede ser observado que C12 tiene los dos motivos presentes del dominio DELLA, 'DELLA' y 'VHYNP', representados por los números cinco y seis, respectivamente (Figura 1), además de la región pS/T/V, donde está insertado el motivo ocho. Las proteínas DELLA con sus dos regiones (DELLA) y (VHYNP) son necesarias para lograr la

interacción entre las proteínas DELLA y el receptor de las GAs, (GID1), lo que posibilita la degradación de las proteínas mismas y la consecuente liberación de las respuestas inducidas por giberelina (Murase *et al.*, 2008; Shimada *et al.*, 2008). La región pS/T/V actúa como un dominio de regulación necesario para la activación de la proteínas DELLA en presencia de giberelina (Itoh *et al.*, 2002).

dimerización de las proteínas DELLA, importante para la percepción de la giberelina y su degradación (Itoh *et al.*, 2002). Los *singlets*, CA00-XX-FB1-100-D12-BF.F y CA00-XX-LV8-008-E11-QH.F, demostraron codificar para proteínas aunque presentaron el motivo SH2-like incompleto, no representado en la figura, y el motivo SAW completo, representado por los números dos y siete. A pesar de que los dominios SH2-like y SAW son comunes a otras proteínas de la familia GRAS, todas las secuencias que presentaron similitud significativa a partir del *Blastp* de estas secuencias en el *GenBank*, mostraron relación con las proteínas DELLA. Mutaciones en los motivos SH2-like y SAW afectan la función represora de las proteínas DELLA. Sin embargo, las funciones exactas de estos motivos aún no han sido elucidadas (Hartweck, 2008).

La proteína C9 no presentó motivo DELLA, pero si mostró una región pS/T/V además de motivos relacionados a la porción C-terminal de las proteínas DELLA, como los motivos LHR1, VHIID y LHR2, representados por los motivos cuatro y uno, respectivamente (el motivo LHR2 de C9 se mostró incompleto impidiendo su representación) (Figura 1). Los motivos LHR1, LHR2 y VHIID actúan en la

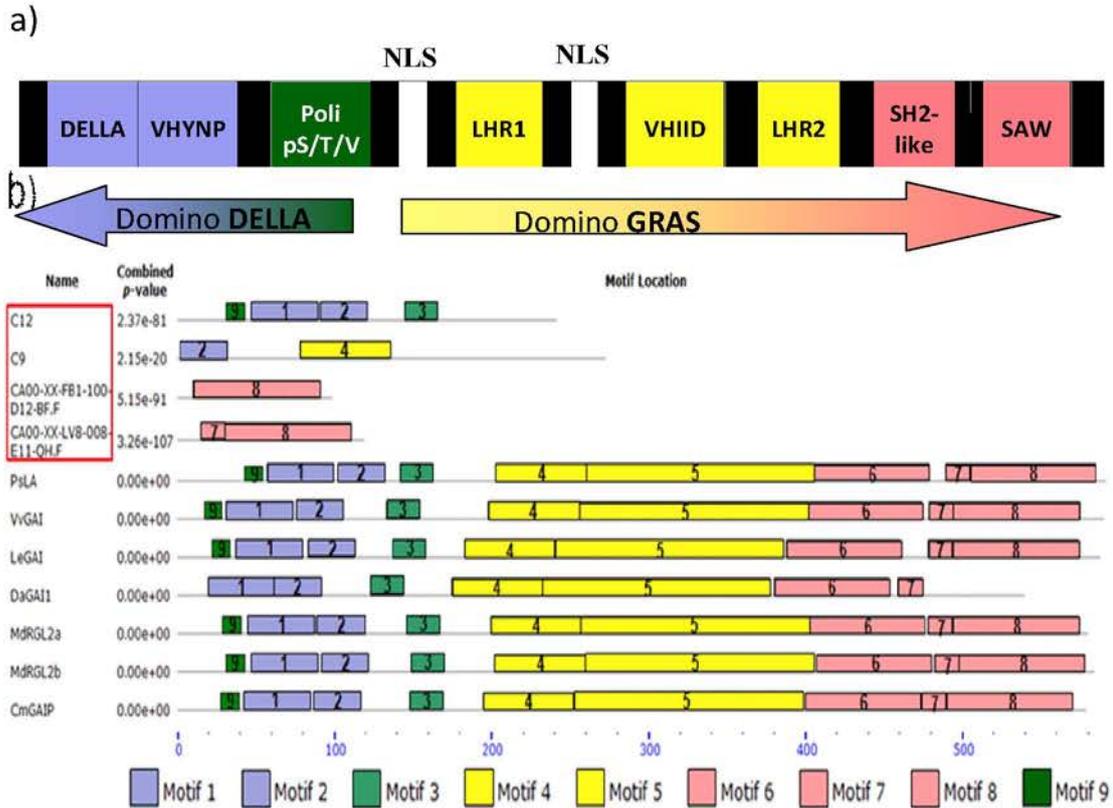


Figura 1- (a) Diseño esquemático de la estructura de los motivos que caracterizan una proteína DELLA. (b) Análisis de los motivos de agrupamientos presentes entre los *contigs* y *singlets* (Se destacan en el cuadro rojo) encontrados en el banco de datos de CAFEST y proteínas DELLA de otras especies obtenidas en la base de datos NCBI. Los motivos y sus números correspondientes son como sigue: DELLA (5), TVHYNP (6), LHR1 (4), VHIID y LHR2 (1), SH2-like (3), SAW (2 y 7); el motivo 8 está inserto en la región pS/T/V. Los números de acceso de las proteínas DELLA de otras especies son como sigue: *Pisum sativum* [PsLA(ABI30654.1)], *Vitis vinifera* [VvGAI(AAM19210.1)], *Lycopersicon esculentum* [LeGAI(AAP22369.1)], *Dubautia arborea* [DaGAI1 (AAM15880.1)], *Malus x domestica* [MdrGLA2a(AAY56749.1), MdrGL2b(AAY56750.1)], *Curcubita maxima* [CmGAIP(AAQ96164.1)].

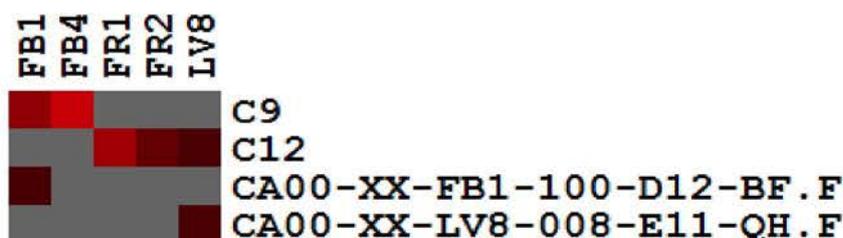


Figura 2- Northern electrónico representando los niveles de expresión de las probables proteínas DELLA encontradas en las diferentes bibliotecas del banco CAFEST, en una escala de color del negro al rojo, donde cuanto más próximo al rojo mayor es el nivel de expresión. Las bibliotecas son como sigue (Vieira *et al.*, 2006): Botones florales en diferentes estadios de desarrollo (FB1, FB4); Botones florales + 'pinhead' frutos + frutos en diferentes estadios (FR1, FR2); Hojas maduras de ramas plagiotrópicas (LV8).

En el caso de la piña a pesar de que se analizaron todas las secuencias presentes en la base de datos de piña disponible en el sitio <http://www.pgel.com.au> y las que mostraron algún grado de similitud con las DELLAs en la base de datos del Genbank, ninguna contenía motivos DELLA en los cuatro dominios con funciones estructurales relacionadas con el control por GAs, de modo que se deberá repetir este trabajo en el futuro cuando exista mayor disponibilidad de secuencias de este cultivo para comprobar si en efecto no existen proteínas relacionadas con las DELLAs o en cambio las secuencias correspondientes no están depositadas aún en las bases de datos analizadas.

El Northern electrónico mostró que las probables proteínas DELLA identificadas en el banco de datos CAFEST, son expresadas tanto en tejidos vegetativos (LV8) como en tejidos reproductivos (FB1, FB4, FR1 y FR2), en diferentes estadios de desarrollo (Figura 2).

Las proteínas DELLA presentan un papel clave en el control de la floración, principalmente en plantas de días cortos, y ejercen su papel por la acción conjunta de los miembros que componen esta subfamilia de proteínas, que no tienen los mismos niveles de expresión en diferentes tejidos de la planta (Silverstone *et al.*, 1998; Lee *et al.*, 2002; Wen y Chang, 2002; Cheng *et al.*, 2004). La floración tardía ocurre, en parte por la acción de las proteínas DELLA en la represión de la activación del gen *SOC1*, lo que unido a la expresión del gen *AGAMOUS Like 24*, promueven la activación del gen *LEAFY (LFY)*, uno de los principales activadores de la floración (Achard *et al.*, 2004; Lee *et al.*, 2008; Lingling *et al.*, 2011). Además de la represión del gen *SOC1*, las proteínas

DELLA regulan negativamente el microRNA (miR159), que en *Arabidopsis* reprime la acción del factor de transcripción específico giberelina - MYB33, necesario para el activación de *LFY* (Achard *et al.*, 2004).

Subsecuentemente las proteínas DELLA regulan el desarrollo de las flores mediante la represión transcripcional de genes homeóticos florales tales como: *APETALA3*, *PISTILATA*, y *AGAMOUS* (Yu *et al.*, 2004). La expresión de las probables proteínas DELLA de café en bibliotecas de frutos y hojas podría relacionarse con la acción de las giberelinas en el control del crecimiento de estos órganos.

CONCLUSIONES

La similitud estructural de las secuencias y la calidad de expresión de los probables genes codificadores de las proteínas DELLA encontradas en el banco CAFEST sugieren su clasificación como probables proteínas DELLA de café.

Ninguna de las proteínas del banco de piña y del *GenBank* mostró motivos DELLA para esta especie.

AGRADECIMIENTOS

Se reconoce el valor de la alianza CAPES-MES en la formación doctoral y el soporte financiero de este estudio.

REFERENCIAS

Achard, P, Baghour, M, Chapple, A, Hedden, P, Van Der Straeten D, Genschik, P, Moritz, T, Harberd NP (2007) Hormone ethylene controls floral

- transition via DELLA-dependent regulation of floral meristem-identity genes. *PNAS* 15: 6484–6489
- Achard, P, Herr, A, Baulcombe, DC, Harberd, NP (2004) Modulation of floral development by a gibberellin-regulated microRNA. *Development* 131: 3357–3365
- Bailey, TL, Elkan, C (1994) Fitting a mixture model by expectation maximization to discover motifs in biopolymers. En: International Conference on Intelligent Systems for Molecular Biology, 2. 1994, Menlo Park. Proceedings Menlo Park: AAAI, p.28-36
- Bari R, Jones JD (2009) Role of plant hormones in plant defense responses. *Plant Mol Biol* 69: 473-488
- Bartolomew, DP, Malézieux E, Sanewski, GM y Sinclair E (2003) Inflorescence and fruit development and yield. En: RE Paull, KG Rohrbach (Eds), The pineapple, Botany, production and uses. DP Bartolomew, pp. 167-202. CABI Publishing. London
- Cheng H, Qin L, Lee S, Fu X, Richards DE, Cao D, Luo D, Harberd NP, Peng J (2004) Gibberellin regulates *Arabidopsis* floral development via suppression of DELLA protein function. *Development* 131: 1055-1064
- Eisen, MB, Spellman, PT, Brown, PO, Botstein, ND (1998) Cluster analysis and display of genome-wide expression patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95: 14863-8
- Gallego-Bartolome J, Minguet EG, Marin JA, Prat S, Blazquez MA, Alabadi D (2010) Transcriptional diversification and functional conservation between DELLA proteins in *Arabidopsis*. *Mol Biol Evol* 27: 1247-1256
- Hartweck, ML (2008) Gibberellin signaling. *Planta* 229: 1-13
- Huang, X, Madan, A (1999) CAP3: A DNA assembly program. *Genome Research* 9: 868-877
- Jaillais Y, Chory J (2010) Unraveling the paradoxes of plant hormone signaling integration. *Nat Struct Mol Biol* 17: 642-645
- Itoh, H, Ueguchi-Tanaka, M, Sato, Y, Ashikari, M, Matsuoka, M (2002) The gibberellin signaling pathway is regulated by appearance and disappearance of SLENDER RICE1 in nuclei. *Plant Cell* 14: 57–70
- Lee, J, Oh, M, Park, H, Lee, I (2008). SOC1 translocated to the nucleus by interaction with AGL24 directly regulates leafy. *The Plant Journal* 55: 832–843
- Lee, SC, Cheng, H, King, KE, Wang, W, He, Y, Hussain, A, Lo, J, Harberd, NP, Peng, JR (2002) Gibberellin regulates *Arabidopsis* seed germination via *RGL2*, a GAI/RGA-like gene whose expression is up-regulated following imbibition. *Genes & Development* 16: 646 -658
- Lingling, LV, Guangming, S, Jianghui, X, Jianxia, Z, Shenghui, L, Yuge, L, Changbin, W, Songjun, Z, Jun, D (2011) Cloning and expression analysis of a partial LEAFY homologue from Pineapple (*Ananas comosus* (L.) Merr. *African Journal of Biotechnology* 10(71): 15856-15860
- Murase, K, Hirano, Y, Sun, TP, Hakoshima, T (2008) Gibberellin induced DELLA recognition by the gibberellin receptor *GID1*. *Nature* 456: 459–463
- Mora SN (2008) Agrocadena del Café. Ministerio de Agricultura y Ganadería
- Peng, JP, Carol, ED Richards, KE, King, RJ, Cowling, GP, Murphy, NP, Harberd (1997) the *Arabidopsis* GAI gene defines a signaling pathway that negatively gibberellins response. *Genes Dev.* 11: 3194-3205
- Richards DE, KE King, T Ait-Ali, NP Harberd (2001) How gibberellins regulates plant growth and development: a molecular genetic analysis of gibberellin signaling. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 52: 67–88
- Shimada, A, Ueguchi-Tanaka, M, Nakatsu, T, Nakajima, M, Naoe, Y, Ohmiya, H, Kato, H, Matsuoka, M (2008) Structural basis for gibberellin recognition by its receptor *GID1*. *Nature* 456: 520–523
- Silverstone, AL, Ciampaglio, CN, Sun, TP (1998) The *Arabidopsis* RGA gene encodes a transcriptional regulator repressing the gibberellin signal transduction pathway. *Plant Cell* 10: 155 -169
- Sponsel, VM y Hedden, P (2004) Gibberellin biosynthesis and inactivation. En: Davies, PJ (Ed) *Plant Hormones: biosynthesis, signal transduction, action*. Chap.2, pp:63-63. Kluwer Acad Pub. Dordrecht
- Sun TP (2010) Gibberellin-GID1-DELLA: a pivotal regulatory module for plant growth and development. *Plant Physiology* 154: 567–570
- Silverstone AL, Ciampaglio CN, Sun T-P (1998) The *Arabidopsis* RGA gene encodes a transcriptional regulator repressing the gibberellin signal transduction pathway. *The Plant Cell* 10:155–170

- Vieira, LG E, Andrade, AC, Monte, DC, Almeida, ER P, Sa, MFG (2006) Brazilian coffee genome project: an EST-based genomic resource. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 18: 95-108
- Wen, CK, Chang, C (2002) *Arabidopsis RGL1* encodes a negative regulator of gibberellin responses. *Plant Cell* 14: 87-100
- Yamaguchi, S (2008) Gibberellin metabolism and its regulation. *Annual Review of Plant Biology* 59: 225–251
- Yamauchi Y, Takeda-Kamiya N, Hanada A, Ogawa M, Kuwahara A, Seo M, Kamiya Y, Yamaguchi S (2007) Contribution of gibberellin deactivation by AtGA2ox2 to the suppression of germination of dark-imbibed *Arabidopsis thaliana* seeds. *Plant Cell Physiol* 48: 555-561
- Yu, H, Ito, T, Zhao, Y, Peng, J, Kumar, P, Meyerowitz, EM (2004) Floral homeotic genes are targets of gibberellin signaling in flower development. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 7827–7832
- Zhang Z.L, Ogawa M, Fleet C.M, Zentella R, Jianhong Hu, Jung-Ok Heo, Limc J, Kamiya Y, Yamaguchi S, y Sun Tai-ping (2011) SCARECROW-LIKE 3 promotes gibberellin signaling by antagonizing master growth repressor DELLA in *Arabidopsis*. *PNAS* 108 (5): 2160-2165

Recibido: 5-5-2012

Aceptado: 25-6-2012