

EMILIA WILMOWICZ, KAMIL FRANKOWSKI, PAULINA GLAZIŃSKA,  
MAGDALENA SIDŁOWSKA, KATARZYNA MARCINIAK, JAN KOPCEWICZ

*Uniwersytet Mikołaja Kopernika  
Wydział Biologii i Nauk o Ziemi  
Katedra Fizjologii Roślin i Biotechnologii  
Gagarina 9, 87-100 Toruń  
E-mail: emwil@umk.pl  
kfrank@o2.pl  
pnowa@umk.pl  
sidlowska@wp.pl  
kasia\_swiniarska@o2.pl  
kopcew@biol.uni.torun.pl*

## ROLA GIBERELIN W REGULACJI KWITNIENIA ROŚLIN\*

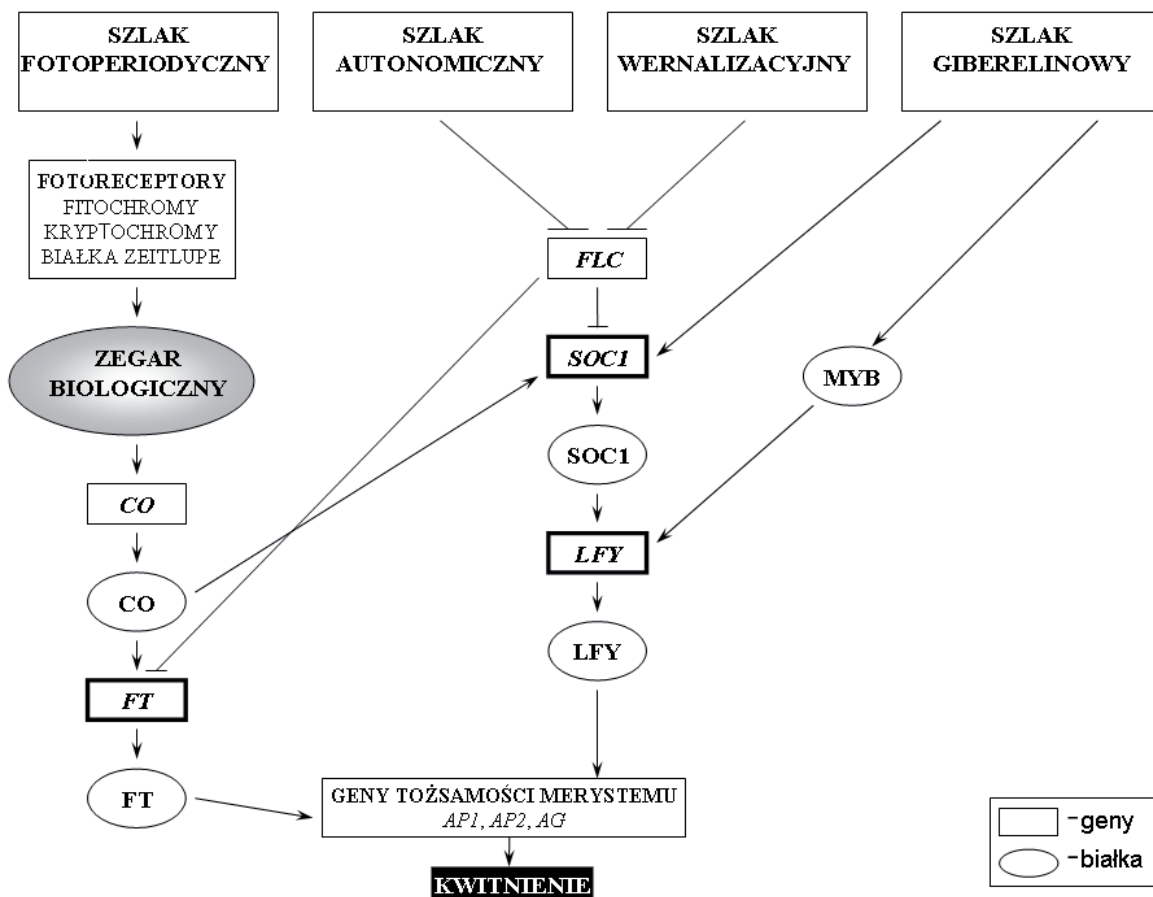
### WPROWADZENIE

W ontogenezie roślin okrytozalążkowych, obejmującej cykl przemian trwających od chwili powstania zygoty do naturalnej śmierci rośliny, można wyróżnić szereg etapów, z których najistotniejszym, ze względu na zapewnienie ciągłości gatunku, jest kwitnienie. Wśród roślin istnieje grupa organizmów tzw. neutralnych (ang. day neutral plants, DNPs), u których przejście w fazę rozwoju generatywnego regulowane jest przez osiągnięcie określonego stadium dojrzałości i zachodzi na skutek naturalnego zakończenia okresu juwenilnego (KOPCEWICZ 2009). Jednak w przypadku znaczącej większości roślin czynnikami indukującymi kwitnienie są odpowiednie warunki środowiskowe tj. światło (fotoperiodyczna indukcja kwitnienia) i temperatura (wernalizacja) (TRETYN i KOPCEWICZ 1999a). Biorąc pod uwagę wymagania świetlne roślin możemy wyróżnić rośliny dnia krótkiego (ang. short day plants, SDPs), które kwitną, gdy w dziennym fotoperiodzie przeważa faza ciemna, oraz rośliny dnia długiego (ang. long day plants, LDPs) kwitnące, gdy w cyklu dobowym przeważa faza jasna.

Wejście rośliny w fazę rozwoju generatywnego odbywa się w kilku następujących po sobie etapach, których przebieg znajduje się pod ścisłą kontrolą genetyczną (WOJCIECHOWSKI i współaut. 2007). Po osiągnięciu przez roślinę stanu kompetencji, w odpowiedzi na czynniki wewnętrzne oraz warunki środowiskowe, roślina zostaje zaindukowana do kwitnienia. Indukcja prowadzi do zapoczątkowania w obrębie wierzchołka wzrostu przemian metabolicznych niezbędnych do funkcjonalnego przekształcenia merystemu wegetatywnego w merystem generatywny. Jest to tzw. ewokacja lub inicjacja kwitnienia i stanowi ona konieczny etap do następującej po niej morfogenezy kwiatu (dyferencjacji) (KOPCEWICZ 2002).

Większość badań mająca na celu wyjaśnienie mechanizmu indukcji kwitnienia dotyczy fakultatywnej rośliny dnia długiego, rzodkiewnika pospolitego (*Arabidopsis thaliana*). Zastosowanie technik biologii molekularnej pozwoliło na identyfikację u tej rośliny czterech głównych szlaków indukcji kwitnienia: autonomicznego, wernalizacyjnego, fotoperiodycznego oraz giberelinowego

\*Artykuł powstał w trakcie realizacji grantu MNiSW N N303 333436.



Ryc. 1. Molekularne szlaki kwitnienia u *Arabidopsis thaliana* (wg KOPCEWICZA 2009, zmieniona).

(Ryc. 1) (QUESADA i współaut. 2005). Wszystkie te szlaki wpływają na ekspresję kilku tzw. genów integracyjnych, które, regulując aktywność genów tożsamości merystemu, prowadzą do zmiany wzorca rozwojowego wierzchołka wzrostu pędu, a następnie rozwoju kwiatu (AUKERMAN i SAKAI 2003).

Postęp badań nad zrozumieniem regulacji biosyntezy oraz szlaku przekazywania sygnału giberelin (GA) stał się przełomem dla pełniejszego wyjaśnienia udziału tych hormonów w regulacji kwitnienia. Molekularne me-

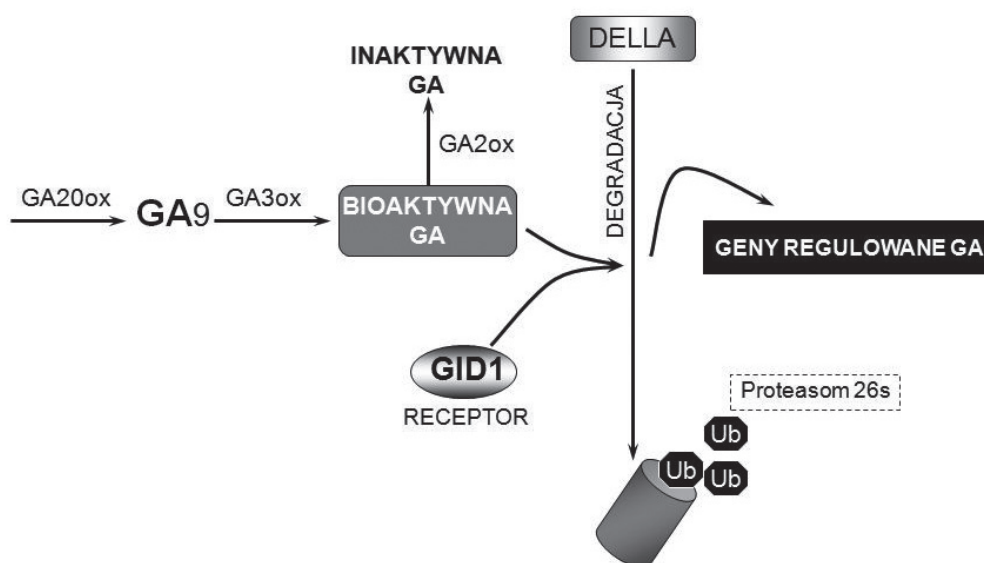
chanizmy działania pozostałych hormonów roślinnych w indukcji kwitnienia nie zostały tak dobrze poznane jak funkcjonowanie giberelin, lecz badania prowadzone zarówno na LDPs jak i SDPs wskazują, że poszczególne hormony mogą wpływać na ten proces (KOPCEWICZ 2002).

Niniejsza praca jest podsumowaniem aktualnych danych dotyczących zaangażowania giberelin w indukcję kwitnienia oraz rozwój kwiatu, ze szczególnym uwzględnieniem badań prowadzonych na *A. thaliana*.

#### SZLAK SYGNAŁOWY GIBERELIN

Spośród licznej grupy giberelin zidentyfikowanych u roślin, grzybów i bakterii tylko nieliczne, m.in.  $GA_1$ ,  $GA_3$ ,  $GA_4$ ,  $GA_5$ ,  $GA_6$  i  $GA_7$ , wykazują aktywność biologiczną, natomiast pozostałe gibereliny są prekursorami lub produktami ich katabolizmu. Wszystkie gibereliny pochodzą od aldehydu  $GA_{12}$ , a klu-

czowymi enzymami zaangażowanymi w regulację ich biosyntezy i utrzymanie homeostazy w roślinie są: 20-oksydaza giberelinowa ( $GA_{20ox}$ ), 3-oksydaza giberelinowa ( $GA_{3ox}$ ) i 2-oksydaza giberelinowa ( $GA_{2ox}$ ) (Ryc. 2). Podczas gdy  $GA_{20ox}$  i  $GA_{3ox}$ , katalizując utlenianie odpowiednio 20. i 3. atomu węgla



Ryc. 2. Szlak sygnalizacyjny giberelin u *Arabidopsis thaliana* (szczegółowy opis w tekście).

w cząsteczce giberelin, nadają im aktywność biologiczną, GA2ox odpowiada za ich inaktywację (YAMAGUCHI 2008, MUTASA-GÖTTGENS i HEDDEN 2009).

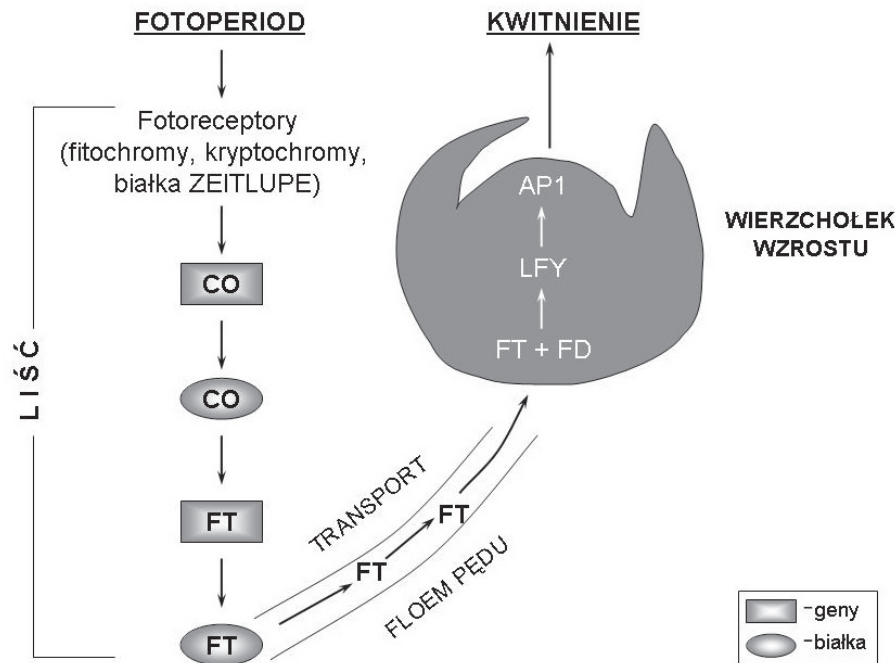
Szlak sygnałowy giberelin (Ryc. 2) reguluje procesy rozwojowe poprzez inicjację degradacji białek DELLA (FLETT i SUN 2005), które należą do nadrodziny roślinnych regulatorów transkrypcji GRAS (BOLLE 2004). Percepcja giberelin jest możliwa dzięki zlokalizowanemu na terenie jądra komórkowego białku receptorowemu GID1 (ang. GIBBERELIN INSENSITIVE DWARF1), pierwotnie zidentyfikowanemu u ryżu (UEGUCHI-TANAKA i współaut. 2005, NAKAJIMA i współaut. 2006). Z kolei u *A. thaliana* zidentyfikowano trzy geny – *AtGID1a*, *AtGID1b* i *AtGID1c*, których białkowe produkty pełnią podobną funkcję jak GID1 u ryżu (UEGUCHI-TANAKA i współaut. 2005, GRIFFITHS i współaut. 2006, NAKAJIMA i współaut. 2006). Przyłączenie giberelin do GID1 powoduje zmianę konformacyjną receptora, pozwalającą na interakcje z N-końcową domeną białek DELLA (MURASE i współaut. 2008, SHIMADA i współaut. 2008). U *A. thaliana* zidentyfikowano pięć białek

DELLA (ang. gainsensitive, GAI; repressor of GA1-3, RGA; RGA-like, RGL1, RGL2, RGL3), a spośród nich jedynie RGA, RGL1 i RGL2 są zaangażowane w hamowanie indukcji kwitnienia i rozwój kwiatu (BOLLE 2004, FLETT i SUN 2005). Kompleks GA-GID1 wiążąc białka DELLA powoduje zmiany konformacyjne pozwalające na łączenie z elementem F-box ligazy ubikwityny SCF E3, wyznaczając je do degradacji w proteasomie 26S (MURASE i współaut. 2008). W skład kompleksu ligazy ubikwityny SCF u *A. thaliana* wchodzi białka zawierające domenę F-box: SLY1 (ang. SLEEPY1) oraz jego homolog SNE (ang. SNEEZY) (DILL i współaut. 2004). Proteolityczna degradacja białek DELLA prowadzi do uwolnienia czynników transkrypcyjnych, które wpływają na ich geny docelowe. Należy również zaznaczyć, że białka DELLA, mimo braku wyraźnej domeny oddziałującej z DNA, mogą bezpośrednio wpływać na ekspresję genów, tak jak inne białka z nadrodziny GRAS i w tych przypadkach działają jako aktywatory transkrypcji. Szczegółowe omówienie tego zagadnienia zostało przedstawione w publikacji MARCINIAK i współaut. (2010).

## KOMPETENCJA ROŚLIN DO KWITNIENIA

Gdy wierzchołek wzrostu pędu jest zdolny reagować na zewnętrzne lub wewnętrzne czynniki indukujące kwitnienie, wówczas roślina uzyskuje stan kompetencji do kwit-

nienia. Osiągnięciu tego stanu towarzyszą zjawiska zachodzące w wierzchołku wzrostu pędu, obejmujące przemiany o podłożu genetycznym, subkomórkowym i komórko-



Ryc. 3. Szlak giberelinowy indukujący kwitnienie u *Arabidopsis thaliana* (wg KOPCEWICZA 2009, zmodyfikowana, szczegółowy opis w tekście).

wym. Dochodzi także do zmian hormonalnych, zwiększa się ilość giberelin, poliamin i cytokinin. Substancje te stymulują aktywność mitotyczną w strefie centralnej, regionie subapikalnym i strefie peryferycznej merystemów. Prowadzi to do przeorganizowania wierzchołka wzrostu pędu w kierunku tworzenia zawiązków kwiatów lub kwiatostanów (KOPCEWICZ 2002). U *A. thaliana* merystem wegetatywny przekształca się najpierw w merystem kwiatostanowy, z którego poprzez różnicowanie komórek w peryferycznej strefie wykształcony zostaje merystem kwiatowy. Rozróżnienia pomiędzy różnymi typami merystemów istnieją nie tylko na poziomie morfologicznym, ale również molekularnym, i dotyczą zarówno przestrzennego, jak i czasowego zróżnicowania w regulacji ekspresji genów odpowiedzialnych za tożsamość merystemu oraz genów determinujących rozwój organów kwiatowych (DOERNER 2003, SABLÓWSKI 2007). U *A. thaliana* zmiana merystemu wegetatywnego na merystem kwiatostanowy skorelowana jest z ekspresją genów *SOC1* (ang. SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS1), *SVP* (ang. SHORT VEGETATIVE PHASE) i *AGL24* (ang. AGAMOUS LIKE 24), a powstawanie merystemu kwiatowego jest promowane przez aktywność genów *LFY* (ang. LEAFY), *AP1* (ang. APETALA1) i *CAL* (ang. CAULIFLOWER).

Jednocześnie *LFY* i *AP1* hamują aktywność genów odpowiedzialnych za powstawanie merystemu kwiatostanowego (LIU i współaut. 2007) (Ryc. 3). Podczas gdy raz wykształcony merystem kwiatostanowy daje początek nowym bocznym merystemom, działalność merystemu kwiatowego kończy się wraz z wykształceniem organów kwiatowych (SOUER i współaut. 2008).

Gibereliny pełnią funkcję integratora między bodźcami środowiskowymi a indukowanymi przez nie zmianami fizjologicznymi, poprzedzającymi przechodzenie rośliny w kolejną fazę rozwoju (DAVIERE i współaut. 2008). U roślin rozetowych kwitnienie jest konsekwencją wydłużania się pędu (SILVERSTONE i SUN 2000), a proces ten jest następstwem regulowanych przez gibereliny podziałów i wzrostu elongacyjnego komórek. U *A. thaliana* istotnym czynnikiem regulującym wzrost elongacyjny pędu jest występujący w łodydze paralog 20-oksydazy giberelinowej – *AtGA-20ox1* (RIEU i współaut. 2008a). Mutanty z zaburzoną biosyntezą lub szlakiem sygnałowym giberelin, mimo zastosowania odpowiednich fotoperiodycznych warunków uprawy, charakteryzują się ograniczonym wzrostem elongacyjnym (KOORNNEEF i VAN DER VEEN 1980, GRIFFITHS i współaut. 2006). Podczas gdy u wielu gatunków roślin dwuletних stan kompetencji jest bezwzględnie uwarunkowany



wzrostem elongacyjnym pędu i zawsze kończy się kwitnieniem (MUTASA-GÖTTGENS i współaut. 2008), u niektórych roślin monokarpicznych (kwitnących raz w ontogenezie) stymulacja wydłużania międzywęźli jest jedynie oznaką gotowości rośliny do przejścia w fazę rozwoju reprodukcyjnego (MUTASA-GÖTTGENS i HEDDEN 2009).

U niektórych LDP przeniesienie z nieindukcyjnych warunków dnia krótkiego w indukcyjne warunki dnia długiego prowadzi do wzrostu poziomu bioaktywnych giberelin w wierzchołku wzrostu pędu i często jest skorelowane z ekspresją genu *GA20ox* (WU i współaut. 1996, KING i współaut. 2006). Wy-

niki badań prowadzonych u szpinaku wskazują, że poziom transkryptu *SoGA20ox1* i kodowanego przez niego białka wzrasta w liściach i wierzchołku wzrostu pędu, jednak obserwowane zmiany są zbyt powolne, by tłumaczyć nimi szybki wzrost elongacyjny. Jest więc prawdopodobne, że u tej rośliny wzrost wydłużeniowy pędu zależy raczej od szybkiego transportu aktywnej gibereliny lub jej prekursora do części subapikalnej merystemu wierzchołkowego i nie jest bezpośrednio związany z ekspresją 20-oksydazy giberelinowej w samym wierzchołku (LEE i ZEEVART 2007).

### INDUKCJA KWITNIENIA

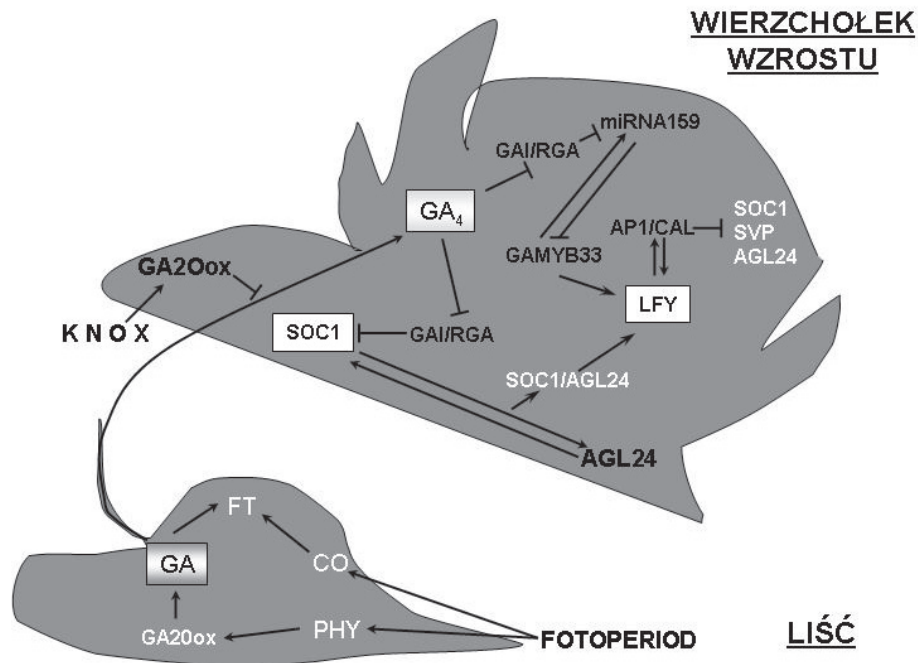
Egzogenne gibereliny indukują kwitnienie u wielu rozetowych roślin dnia długiego oraz niektórych gatunków roślin dwuletnich, rosnących w warunkach nieindukcyjnych (LANG 1956, 1957; BERNIER i współaut. 1981). Uważano zatem, że hormony te są uniwersalnym sygnałem kwitnieniowym, który po przetransportowaniu floemem do wierzchołka wzrostu pędu, uruchamia różnicowanie generatywne (LANG 1956, 1957). Ponieważ okazało się, że u wielu gatunków roślin dnia krótkiego, a także dnia długiego i neutralnych, gibereliny nie tylko nie zwiększają liczby pąków kwiatowych wytwarzanych przez rośliny, ale nawet u niektórych hamują ten proces, hipoteza ta stała się mało prawdopodobna. Wyniki badań molekularnych wykazały natomiast, że jednym z elementów fotoperiodycznego szlaku indukcji kwitnienia i jednocześnie nowym kandydatem na mobilny sygnał kwitnienia jest u *A. thaliana* białko FT (ang. flowering locus T) (CORBESIER i współaut. 2007, JAEGER i WIGGE 2007, LIN i współaut. 2007, MATHIEU i współaut. 2007), natomiast u rośliny dnia krótkiego (ryżu) jego homolog - Hd3a (TAMAKI i współaut. 2007). Białko FT powstaje w komórkach towarzyszących floemu liści i jest transportowane do wierzchołka wzrostu pędu (CORBESIER i współaut. 2007, MATHIEU i współaut. 2007), gdzie wiążąc się z czynnikiem transkrypcyjnym FD (ang. flowering locus D), powoduje aktywację genów tożsamości merystemu kwiatowego (Ryc. 4) (IMAIZUMI i KAY 2006).

Chociaż wykluczono rolę giberelin jako uniwersalnego sygnału i stymulatora kwitnienia, to jednak badania prowadzone zarówno

na roślinach dnia długiego, jak i roślinach dnia krótkiego wskazują na udział tych hormonów w mechanizmie indukcji kwitnienia.

U wielu roślin dnia krótkiego poddanych indukcji egzogenna giberelina opóźnia lub całkowicie hamuje kwitnienie (OGAWA 1981). Z drugiej strony, kwas giberelowy ( $GA_3$ ), aplikowany na liścienie siewek *Pharbitis nil* (obligatoryjnej SDP), poddanych niepełnej indukcji kwitnienia (12-godzinna noc), nie tylko zwiększa liczbę pąków generatywnych wytwarzanych przez rośliny, ale także przyspiesza czas ich formowania (VINCE-PRUE i GRESSEL 1985, KING i współaut. 1987, GALOCH i współaut. 1995, KULIKOWSKA-GULEWSKA i współaut. 2000). Zatem, obserwowany efekt wpływu giberelin na indukcję kwitnienia u SDPs nie jest jednoznaczny, zależy prawdopodobnie od gatunku rośliny oraz czasu i miejsca aplikacji hormonu.

Poziom endogennych giberelin w soku floemowym, uzyskanym z indukowanych do kwitnienia *P. nil*, jest wyższy niż w soku floemowym, pozyskanym z roślin wegetatywnych (YANG i współaut. 1995). Nie wiadomo, czy obserwowany wzrost poziomu giberelin po indukcyjnej ciemności ma istotne znaczenie dla indukcji kwitnienia *P. nil*. Faktem jest, że podanie chlorku chlorocholiny (CCC), inhibitora biosyntezy giberelin, roślinom poddanym pełnej indukcji, hamuje kwitnienie, a efekt ten jest odwracany przez zastosowanie egzogennej gibereliny (WIJAYANTI i współaut. 1996, KULIKOWSKA-GULEWSKA i współaut. 2000). Badania z użyciem znakowanych standardów giberelin wskazują, że światło jest jednym z czynników wpływających na transport tych związków z liścienia



Ryc. 4. Natura mobilnego sygnału kwitnienia w indukcji fotoperiodycznej (wg MUTASA-GÖTTGENSA i HEDDENA 2009, zmodyfikowana, szczegółowy opis w tekście).

do epikotyli (części nadliścieniowej) (YANG i współaut. 1995). W siewkach pozbawionych liścieni i traktowanych na wierzchołki wzrostu gibereliną obserwowano stymulację kwitnienia (TAKENO i współaut. 1996). Stąd postulat, że główną rolą tych hormonów jest ich udział w mechanizmie ewokacji i morfogenezy kwiatów (YANG i współaut. 1995). Potwierdzają to badania molekularne prowadzone na *A. thaliana*, których wyniki wskazują, że gibereliny są bezpośrednio odpowiedzialne za aktywację genów tożsamości kwiatowej (WOJCIECHOWSKI i współaut. 2007).

U wielu LDPs, jak np. *Samolus parviflorus* oraz *Rudbeckia bicolor*, gibereliny całkowicie zastępują w indukcji kwitnienia fotoperiod (BERNIER i współaut. 1981, KING i BEN-TAL 2001). U *Lolium temulentum* (LDP) indukcyjny fotoperiod wzmacnia ekspresję *GA-20ox* w liściach, prowadząc do akumulacji indukującej kwitnienie  $GA_5$  w tych organach oraz powoduje jej transport do wierzchołka wzrostu pędu (KING i BEN-TAL 2001, KING i współaut. 2006). Zastosowanie inhibitora biosyntezy giberelin przed indukującą kwitnienie nocą (tzw. nocą indukcyjną) prowadzi do obniżenia poziomu tych hormonów, czemu towarzyszy zmniejszenie liczby pąków kwiatowych wytwarzanych przez rośliny (KING i współaut. 2006). U rzodkiewnika pospolitego, uprawianego w nieinduk-

cyjnych warunkach dnia krótkiego, zmiana wzorca różnicowania z wegetatywnego na generatywny poprzedzona jest akumulacją  $GA_4$  w wierzchołku wzrostu pędu (ERIKSSON i współaut. 2006). Podobnie jak u *Lolium temulentum*, proces ten nie jest skorelowany ze zmianą ekspresji genów biosyntezy giberelin bezpośrednio w wierzchołku wzrostu pędu (KING i współaut. 2006).

W przeciwieństwie do rzodkiewnika pospolitego (*A. thaliana*), u którego  $GA_4$  jest aktywnym czynnikiem regulującym zarówno wzrost elongacyjny pędu, jak i tworzenie kwiatów (ERICSSON i współaut. 2006), u *Lolium temulentum* giberelinami odpowiedzialnymi za indukcję kwitnienia są  $GA_5$  i  $GA_6$ , które jednak w małym stopniu wpływają na wydłużenie pędu. Z kolei gibereliny  $GA_1$  i  $GA_4$ , które silnie stymulują wzrost, pojawiają się w liścieniach i wierzchołku wzrostu pędu *Lolium temulentum* później niż  $GA_5$ , która indukuje kwitnienie (KING i współaut. 2006). Sugeruje to, że  $GA_1$  i  $GA_4$  stymulują wydłużanie pędu i różnicowanie kwiatostanu wtedy, gdy dojdzie już do indukcji kwitnienia. To zróżnicowane działanie giberelin może wynikać z odmiennego tempa inaktywacji poszczególnych giberelin (KING i współaut. 2008). U *Lolium temulentum*  $GA_5$  jest chroniona przed szybką hydroksylacją podwójnym wiązaniem, a  $GA_1$  i  $GA_4$  są wol-

niej metabolizowane w wierzchołku pędu (KING i współaut. 2008). Dodatkowo, 2-oksydaza giberelinowa, katalizująca inaktywację giberelin, ulega ekspresji poniżej merystemu wierzchołkowego pędu i ogranicza transport bioaktywnych giberelin do wierzchołka. Taką rolę oksydazy wykazano już wcześniej dla ryżu, u którego ekspresja *GA2ox* poniżej merystemu wierzchołkowego pędu, obniża ilość bioaktywnych giberelin przedostających się do wierzchołka pędu i zmniejsza jego zdolność do zmiany wzorca różnicowania (SAKAMOTO i współaut. 2001). Kiedy okazało się, że wzór ekspresji *GA2ox* u *A. thaliana* jest porównywalny do tego, który występuje u ryżu (JASINSKI i współaut. 2005), stało się wątpliwe, czy zmianę ekspresji tego genu można łączyć z indukcją kwitnienia (ERICSSON i współaut. 2006). Jednak utrata ekspresji *AtGA2ox4* u *A. thaliana* przyspiesza czas kwitnienia, szczególnie u roślin uprawianych w nieindukcyjnych warunkach dnia krótkiego (RIEU i współaut. 2008b). Ekspresja tego paralogu jest głównie ograniczona do wierzchołka wzrostu pędu, podczas gdy większość pozostałych *AtGA2ox* ulega ekspresji także poza nim (JASINSKI i współaut. 2005, RIEU i współaut. 2008b).

U *A. thaliana* gibereliny aktywują odpowiedzialne za regulację czasu kwitnienia geny integratorowe szlaków indukcji kwitnienia *LFY* i *SOC1* (Ryc. 1). Gen *LFY* integruje sygnały pochodzące ze szlaku giberelinowego i fotoperiodycznego, podczas gdy *SOC1* integruje szlak giberelinowy, autonomiczny i wernalizacyjny (FLEET i SUN 2005). Białkowe produkty *LFY* i *SOC1* indukują ekspresję kolejnych genów zaangażowanych bezpośrednio w rozwój kwiatu (ang. *APETALA*, *API*, *AP2*, *AP3*; *PISTILLATA*, *PI*; *AGAMOUS*, *AG*) (JACK 2004, QUESADA i współaut. 2005).

U *A. thaliana* wywołane giberelinami wydłużanie pędu, poprzedza fotoperiodyczną indukcję kwitnienia, w której kluczową rolę odgrywa gen *CO* (ang. *CONSTANS*). Białko

wy produkt *CO* indukuje ekspresję genu integratorowego *FT* (KOBAYASHI i WEIGEL 2007, TURCK i współaut. 2008). Badania prowadzone na *A. thaliana* wykazały, że gibereliny mogą indukować kwitnienie przez niezależną od *CO* aktywację genu *FT* (MUTASA-GÖTTGENS i HEDDEN 2009). U roślin typu dzikiego (Col-0) oraz mutantu biosyntezy giberelin *ga1-3*, uprawianych w warunkach dnia długiego, egzogenna  $GA_4$  aktywuje ekspresję genu *FT* (HISAMATSU i KING 2008). W warunkach dnia krótkiego, kiedy aktywność *FT* jest niska, kwitnienie *A. thaliana* jest całkowicie zależne od szlaku giberelinowego, chociaż proces ten nie musi być bezpośrednio związany z ekspresją tego genu (WILSON i współaut. 1992, WIGGE i współaut. 2005). Wiadomo bowiem, że u roślin uprawianych w warunkach dnia krótkiego, gibereliny tylko w niewielkim stopniu wpływają na ekspresję *FT* (MOON i współaut. 2003). U *Lolium temulentum*, bez względu na fotoperiodyczne warunki uprawy, aplikacja egzogennej gibereliny nie zwiększa ekspresji *FT* (KING i współaut. 2006). Przyczyna wykazanych różnicowości nie jest znana.

Uważa się, że gibereliny dodatkowo regulują ekspresję genu tożsamości merystemu generatywnego *LFY*, w zależnym od białek DELLA szlaku, w którego działanie zaangażowany jest niskocząsteczkowy regulatorowy RNA miR159 (Ryc. 3) (ACHARD i współaut. 2004). Brak giberelin powoduje zmniejszenie puli miR159 regulującego ekspresję genów odpowiedzi na gibereliny (*GAMYB*), m. in. *MYB33* (MILLAR i GUBLER 2005). Analiza fenotypowa roślin *A. thaliana* z nadekspresją *MIR159* wykazała, że w warunkach dnia krótkiego rośliny te kwitną dużo później w porównaniu z roślinami typu dzikiego. Prawdopodobnie wiąże się to ze spadkiem poziomu transkryptu genu *MYB33*, który jest pozytywnym regulatorem aktywności genu *LFY*, bezpośrednio zaangażowanego w kontrolę kwitnienia.

## ROZWÓJ KWIATU

Kwiat większości roślin okrytonasiennych złożony jest z czterech rodzajów elementów ułożonych w poszczególnych okółkach. Pierwszy okółek od zewnątrz utworzony jest przez działki, drugi przez płatki, trzeci przez pręciki, a czwarty, najbardziej wewnętrzny okółek kwiatu stanowi słupkowie. W poszczególnych okółkach kwiatu

ekspresji ulegają geny odpowiedzialne za wykształcenie określonych organów kwiatowych. Do grupy pierwszej, inaczej też nazywanej klasą A, należą wykazujące aktywność w okółku pierwszym i drugim, określające tożsamość działek kielicha i płatków korony, geny *API* i 2; do grupy drugiej (B) aktywnej w okółku drugim i trzecim na-



leżą wymagane do różnicowania płatków korony i pręcików geny *AP3* i *PI*; aktywność genów klasy trzeciej (C) zachodzi w okółku trzecim i czwartym i jest niezbędna do różnicowania słupków i pręcików. Postęp badań nad molekularnymi podstawami formowania elementów kwiatowych doprowadził również do zidentyfikowania kolejnych klas genów, E i D, niezbędnych do prawidłowego rozwoju kwiatu (YANOFKY i współpracownicy. 1990, GOTO i MEYEROWITZ 1994, PELAZ i współpracownicy. 2000). Szlak sygnałowy giberelin nie jest wymagany do różnicowania poszczególnych części kwiatu, ale jest podstawą do normalnego rozwoju tych organów (GRIFFITHS i współpracownicy. 2006). Podczas gdy nawet niewielki deficyt giberelin powoduje zaburzenia w rozwoju pręcików i osłabia męską płodność (CHHUN i współpracownicy. 2007, HU i współpracownicy. 2008, RIEU i współpracownicy. 2008a), mutanty skrajnego deficytu tych hormonów są żeńsko sterylne (NESTER i ZEEVAART 1988). Potwierdzili to GOTO i PHARIS (1999) wykazując, że u *A. thaliana* do normalnego rozwoju pręcików potrzebne są wyższe stężenia giberelin, niż do rozwoju słupków, płatków i działek kielicha. Mutanty deficytu giberelin lub zaburzonego szlaku przekazywania sygnału tych hormonów charakteryzują się zahamowanym wzrostem wydłużeniowym komórek w nitce i posiadają krótkie pręciki, co uniemożliwia samozapylenie (CHENG i współpracownicy. 2004).

Odpowiedni poziom giberelin jest niezbędny również do prawidłowego rozwoju pylnika. Obecność giberelin warunkuje formowanie żywotnych ziaren pyłku i otwieranie komórek pyłkowych. U mutantu *ga1-3*, charakteryzującego się znacznym niedoborem giberelin, ziarna pyłku nie osiągają pełnej dojrzałości (SANDERS i współpracownicy. 1999), a mikrosporogeneza ustaje po mejozie tuż

przed mitozą (CHENG i współpracownicy. 2004). U mutantów pomidora *ga-2* i *gib-1* niedobór giberelin prowadzi do zahamowania mikrosporogenezy już przed mejozą (NESTER i ZEEVAART 1988, JACOBSEN i OLSZEWSKI 1991).

W rozwijającym się pylniku głównym miejscem syntezy giberelin jest tkanka odżywcza woreczka pyłkowego (tapetum) (ITOH i współpracownicy. 2001, KANEKO i współpracownicy. 2003, HU i współpracownicy. 2008), która pełni ważną rolę w rozwoju pyłku. Mutanty biosyntezy i sygnałowania giberelin charakteryzują się zaburzonym rozwojem tapetum (IZHAKI i współpracownicy. 2002). Dochodzi u nich do przedwczesnej degradacji tej tkanki i zatrzymania mikrosporogenezy. Nie jest jednak do końca jasne, czy w przypadku braku sygnałowania GA przedwczesna degradacja tapetum jest połączona z zatrzymaniem rozwoju ziaren pyłku. U *A. thaliana* ekspresja genów biosyntezy giberelin *AtGA3ox3* i *AtGA3ox4* osiąga najwyższy poziom przed poprzedzającą otwarcie komórek pyłkowych degradacją tapetum i następnie spada. Wyższa zawartość giberelin pozostaje jedynie w ziarnach pyłku, aż do ich otwarcia (HU i współpracownicy. 2008).

Ekspresja genu *AtGA3ox1* zachodzi również w nitce pręcika, co wskazuje, że może być ona kolejnym miejscem biosyntezy tych hormonów (GOMEZ-MENA i współpracownicy. 2005, MITCHUM i współpracownicy. 2006). Z kolei aktywność innych paralogów 3-oksydazy giberelinowej, *AtGA3ox3* i *AtGA3ox4*, zaobserwowano w pylniku (HU i współpracownicy. 2008). Jednakże we wczesnych etapach rozwoju kwiatów ekspresja genu *AtCPS*, którego białkowy produkt uczestniczy w początkowym etapie biosyntezy GA, zachodziła tylko w pylniku, co sugeruje, że wzrost nitki pręcikowej może wymagać pochodzącego z pylnika prekursora GA (SILVERSTONE i współpracownicy. 1997).

#### DYFERENCJACJA PŁCI

Płeć tworzących się kwiatów u roślin jedno- i dwupiennych kontrolowana jest przez interakcje hormonów. Znana jest rola endogennej równowagi auksynowo-giberelinowej w tworzeniu męskich lub żeńskich elementów kwiatów. Zastosowanie auksyn powoduje u wielu roślin niedorozwój pręcikowia oraz stymulację i rozwój słupkowia, natomiast gibereliny stymulują rozwój pręcikowia

(DE JONG i BRUINSMA 1974). PHARIS i współpracownicy. (1980) wykazali, że wpływ giberelin na dyferencjację płci tworzących się kwiatów zależy od rodzaju zastosowanej gibereliny. Traktowanie 6-letnich siewek *Pseudotsuga menziesii* mieszaniną  $GA_{4/7} + GA_9$  zwiększało tworzenie kwiatów żeńskich, natomiast dla powstawania kwiatów męskich najskuteczniejsza okazała się  $GA_{4/7}$ .



## ROLA GIBERELIN W REGULACJI KWITNIENIA ROŚLIN

## Streszczenie

Wyniki badań z zastosowaniem egzogennych giberelin wykazały, że hormony te wpływają w różny sposób na kwitnienie roślin dnia długiego i roślin dnia krótkiego. U *Arabidopsis*, jak i u innych roślin dnia długiego, gibereliny pełnią rolę stymulatorów kwitnienia. U roślin rozetowych oraz niektórych roślin dnia długiego egzogenne gibereliny są nawet w stanie zastąpić długi, indukcyjny fotoperiod. U wielu roślin dnia krótkiego, uprawianych w nieindukcyjnych warunkach krótkiej nocy, aplikacja gibereliny opóźnia bądź hamuje kwitnienie. Jednakże u *Pharbitis nil* (modelowej rośliny dnia krótkiego) uprawianej w warunkach podindukcyjnych, gibereliny stymulują tworzenie pąków kwiatowych. Zatem obserwowane efekty aplikacji giberelin w roślin krótkodniowych nie są jednoznaczne, zależą od gatunku rośliny oraz czasu i miejsca aplikacji hormonów. Ponieważ u niektórych roślin dnia długiego, jak np. u *Lolium temulentum*, indukcja fotoperiodyczna wpływając na geny 20-oksydazy giberelinowej, prowadzi do wzrostu poziomu giberelin w liściach, a następ-

nie ich transportu do wierzchołka wzrostu pędu, gdzie następuje ewokacja i morfogeneza kwiatu, w pewnym momencie historii badań nad tym procesem gibereliny były uważane za sygnał kwitnieniowy u LDP. Zasadniczy postęp w zrozumieniu roli giberelin w regulacji rozwoju generatywnego przyniosły jednak badania molekularne. U *A. thaliana* gibereliny uruchamiają jeden z czterech szlaków indukcji kwitnienia. Szlak giberelinowy aktywuje ekspresję genów związanych z tworzeniem kwiatów na drodze bezpośredniej poprzez aktywację genu *LFY* i *FT* lub pośrednio poprzez pozytywną regulację genu *SOC1*. Wydaje się, że efekty te leżą u podstaw stymulującego wpływu giberelin na kwitnienie u roślin dnia długiego, a być może także u niektórych roślin dnia krótkiego. Prawidłowo funkcjonujący szlak przekazywania sygnału giberelinowego warunkuje jednocześnie wzrost elongacyjny pędu, który poprzedza kwitnienie u roślin rozetowych. Gibereliny biorą także udział w morfogenezie i dyferencjacji płci tworzących się kwiatów.

## THE ROLE OF GIBBERELLINS IN THE REGULATION OF FLOWERING IN PLANTS

## Summary

The results of studies with exogenous gibberellins application showed that the hormones influence on flowering of long-day plants and short-day plants in different manner. In *Arabidopsis*, as well as other long-day plants, gibberellins stimulate flowering. In rose plants, and also some long-day plants, exogenous gibberellins are even able to replace long inductive photoperiod. In many short-day plants cultivated under non-inductive conditions of short night, gibberellin application delays or inhibit flowering. However, in *Pharbitis nil* (a model short-day plant) cultivated under sub-inductive conditions, gibberellins stimulate flower bud formation. Thus, the effects observed after gibberellins application in short-day plants are not unequivocal and depend on plant species as well as time and place of hormones application. Because in some long-day plants, e. g. *Lolium temulentum*, photoperiodic induction, influencing on genes encoding gibberellic 20-oxidase, leads to the increase of gibberellins level in

leaves, and next their transport to the apex where the evocation and flower morphogenesis take place, gibberellins were even historically considered as the flowering signal in LDP. Nevertheless, the most essential progress in understanding of gibberellins role in the regulation of generative development comes from molecular studies. In *A. thaliana* gibberellins trigger one of four flower induction pathways. The gibberellic pathway activates the expression of genes involved in flower formation both directly, through the activation of *LFY* and *FT* genes, and indirectly, through the positive regulation of *SOC1* gene. It seems that the effects underlie the stimulating influence of gibberellins on flowering in long-day plants, and perhaps in some short-day plants, as well. In rose plants, correctly functioning gibberellin signal transduction pathway determine simultaneously stem elongation which is followed by flowering. Gibberellins are also involved in morphogenesis and sex differentiation of emerging flowers.

## LITERATURA

- ACHARD P., HERR A., BAULCOMBE D. C., HARBERD N. P., 2004. *Modulation of floral development by a gibberellin-regulated microRNA*. *Development* 131, 3357-3365.
- AUKERMAN M. J., SAKAI H., 2003. *Regulation of flowering time and floral organ identity by a microRNA and its APETALA2-Like target genes*. *Plant Cell* 15, 2730-2741.
- BERNIER G., KINET J. M., SACHS R. M., 1981. *The physiology of flowering*. CRP Press, Boca Raton, FL, 1033-1036.
- BOLLE C., 2004. *The role of GRAS proteins in plant signal transduction and development*. *Planta* 218, 683-692.
- CHENG H., QIN L. J., LEE S. C., FU X. D., RICHARDS D. E., CAO D. N., LUO D., HARBERD N. P., PENG J. R., 2004. *Gibberellin regulates Arabidopsis floral development via suppression of DELLA protein function*. *Development* 131, 1055-1064.
- CHHUN T., AYA K., ASANO K., YAMAMOTO E., MORINAKA Y., WATANABE M., KITANO H., ASHIKARI M., MATSUOKA M., UEGUCHI-TANAKA M., 2007. *Gibber-*

- ellin regulates pollen viability and pollen tube growth in rice*. Plant Cell 19, 3876–3888.
- CORBESIER L., VINCENT C., JANG S. H., FORNARA F., FAN Q., SEARLE I., GIAKOUNTIS A., FARRANA S., GISSOT L., TURNBULL C., COUPLAND G., 2007. *FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of Arabidopsis*. Science 316, 1030–1033.
- DAVIERE J. M., DE LUCAS M., PRAT S., 2008. *Transcriptional factor interaction: a central step in DELLA function*. Curr. Opin. Genet. Dev. 18, 296–303.
- DE JONG A. W., BRUINSMA J., 1974. *Pistil development in Cleome flowers III. Effects of growth-regulating substances on flower buds of Cleome iberidella Welw. ex Oliv. grown in vitro*. ZPflanzenphysiol. 73, 142–151.
- DILL A., THOMAS S. G., HU J., STEBER C. M., SUN T. P., 2004. *The Arabidopsis F-box protein SLEEPY1 targets gibberellins signaling repressors for gibberellin-induced degradation*. Plant Cell 16, 1392–1405.
- DOERNER P., 2003. *Plant meristems: a merry-go-round of signals*. Curr. Biol. 13, 368–374.
- ERIKSSON S., BOHLENIUS H., MORITZ T., NILSSON O., 2006. *GA<sub>4</sub> is the active gibberellin in the regulation of LEAFY transcription and Arabidopsis floral initiation*. Plant Cell 18, 2172–2181.
- FLEET C. M., SUN T. P., 2005. *A DELLAcate balance: the role of gibberellin in plant morphogenesis*. Curr. Opin. Plant Biol. 8, 77–85.
- GALOCH E., CZAPLEWSKA J., KOPCEWICZ J., 1995. *Flower – promoting activity of gibberellin A3 in Pharbitis nil apex cultures exposed to various photoperiods*. Acta Physiol. Plant. 17, 71–76.
- GOMEZ-MENA C., DE FOLTER S., COSTA M. M. R., ANGENENT G. C., SABLÓWSKI R., 2005. *Transcriptional program controlled by the floral homeotic gene AGAMOUS during early organogenesis*. Development 132, 429–438.
- GOTO K., MEYEROWITZ E. M., 1994. *Function and regulation of the Arabidopsis floral homeotic gene PISTILLATA*. Genes Dev. 8, 1548–1560.
- GOTO N., PHARIS R. P., 1999. *Role of gibberellins in the development of floral organs of the gibberellin-deficient mutant, ga1-1, of Arabidopsis thaliana*. Can. J. Bot. 77, 944–954.
- GRIFFITHS J., MURASE K., RIEU I., ZENTELLA R., ZHANG Z-L., POWERS S. J., GONG F., PHILLIPS A. L., HEDDEN P., SUNAND T-P., THOMAS S. G., 2006. *Genetic characterization and functional analysis of the GID1 gibberellin receptors in Arabidopsis*. Plant Cell 18, 3399–3414.
- HISAMATSU T., KING R. W., 2008. *The nature of floral signals in Arabidopsis. II. Roles for FLOWERING LOCUS T (FT) and gibberellin*. J. Exp. Bot. 59, 3821–3829.
- HU J. H., MITCHUM M. G., BARNABY N., AYELE B. T., OGAWA M., NAM E., LAI W-CH, HANADA A., ALONSO J. M., ECKER J. R., SWAIN S. M., YAMAGUCHI S., KAMIYA Y., SUN T-P., 2008. *Potential sites of bioactive gibberellin production during reproductive growth in Arabidopsis*. Plant Cell 20, 320–336.
- IMAIZUMI T., KAY S.A., 2006. *Photoperiodic control of flowering: not only by coincidence*. Plant Sci. 11, 550–558.
- ITOH H., UEGUCHI-TANAKA M., SENTOKU N., KITANO H., MATSUOKA M., KOBAYASHI M., 2001. *Cloning and functional analysis of two gibberellin 3 $\beta$ -hydroxylase genes that are differently expressed during the growth of rice*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 98, 8909–8914.
- IZHAKI A., BOROCHOV A., ZAMSKI E., WEISS D., 2002. *Gibberellin regulates post-microsporogenesis processes in petunia anthers*. Physiol. Plant. 115, 442–447.
- JACK T., 2004. *Molecular and genetic mechanisms of floral control*. Plant Cell 16, 1–17.
- JACOBSEN S. E., OLSZEWSKI N. E., 1991. *Characterization of the arrest in anther development associated with gibberellin deficiency of the gib-1 mutant of tomato*. Plant Physiol. 97, 409–414.
- JASINSKI S., PIAZZA P., CRAFT J., HAY A., WOOLLEY L., RIEU L., PHILLIPS A., HEDDEN P., TSIANTIS M., 2005. *KNOX action in Arabidopsis is mediated by coordinate regulation of cytokinin and gibberellin activities*. Curr. Biol. 15, 1560–1565.
- JAEGER K. E., WIGGE P. A., 2007. *FT protein acts as a long-range signal in Arabidopsis*. Curr. Biol. 17, 1050–1054.
- KANEKO M., ITOH H., INUKAI Y., SAKAMOTO T., UEGUCHI-TANAKA M., ASHIKARI M., MATSUOKA M., 2003. *Where do gibberellin biosynthesis and gibberellin signaling occur in rice plants?* Plant J. 35, 104–115.
- KING R. W., BEN-TAL Y., 2001. *A florigenic effect of sucrose in Fuchsia hybrida is blocked by gibberellin-induced assimilate competition*. Plant Physiol. 125, 488–496.
- KING R. W., PHARIS R. P., MANDER L. N., 1987. *Gibberellins in relation to growth and flowering in Pharbitis nil*. Plant Physiol. 84, 1126–1131.
- KING R., MORITZ T., EVANS L. T., MARTIN J., ANDERSEN C. H., BLUNDELL C., KARDAILSKY I., CHANDLER P. M., 2006. *Regulation of flowering in the long-day grass Lolium temulentum by gibberellins and the FLOWERING LOCUS T gene*. Plant Physiol. 141, 498–507.
- KING R. W., MANDER L. N., ASP T., MACMILLAN C. P., BLUNDELL C. A., EVANS L. T., 2008. *Selective deactivation of gibberellins below the shoot apex is critical to flowering but not to stem elongation of Lolium*. Mol. Plant 1, 295–307.
- KOBAYASHI Y., WEIGEL D., 2007. *Move on up, it's time for change: mobile signals controlling photoperiod-dependent flowering*. Genes Dev. 21, 2371–2384.
- KOORNNEEF M., VAN DER VEEN J. H., 1980. *Induction and analysis of gibberellin sensitive mutants in Arabidopsis thaliana (L) Heynh*. Theor. Appl. Genet. 58, 257–263.
- KOPCEWICZ J., 2002. *Rozwój generatywny*. [W:] Fizjologia roślin. KOPCEWICZ J., LEWAK S. (red.) Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 520–556.
- KOPCEWICZ J., 2009. *Generatywny okres rozwoju*. [W:] Fizjologia roślin. Wprowadzenie. LEWAK S., KOPCEWICZ J. (red.) Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 159.
- KULIKOWSKA-GULEWSKA H., MAJEWSKA M., KOPCEWICZ J., 2000. *Gibberellins in the control of photoperiodic flower transition in Pharbitis nil*. Physiol. Plant. 108, 202–207.
- LANG A., 1956. *Induction of flower formation in biennial Hyoscyamus by treatment with gibberellin*. Naturwissenschaften 43, 284–285.
- LANG A., 1957. *The effect of gibberellin upon flower formation*. Proc. Natl. Acad. Sci., USA 43, 709–717.
- LEE D. J., ZEEVAART J. A. D., 2007. *Regulation of gibberellin 20-oxidase1 expression in spinach by photoperiod*. Planta 226, 35–44.
- LIN M. K., BELANGER H., LEE Y. J., LEE Y.-J., VARKONYI-GASIC E., TAOKA K-I, MIURA E., XOCONOSTLE-CÁZARES B., GENDLER K., JORGENSEN R. A., PHINNEY B., LOUGH T. J., LUCAS W. J., 2007. *FLOWERING LOCUS T protein may act as the long-distance florigenic signal in the cucurbits*. Plant Cell 19, 1488–1506.
- LIU C., ZHOU J., BRACHA-DRORI K., YALOVSKY S., ITO T., YU H., 2007. *Specification of Arabidopsis floral meristem identity by repression of flowering time genes*. Development 134, 1901–1910.

- MARCINIAK K., TUROWSKI T., WILMOWICZ E., FRANKOWSKI K., KĘSY J., KOPCEWICZ J., 2010. *Ligazy ubikwitynowo-białkowe w szlakach sygnałowych auksyn, jasmonianów i giberelin*. Post. Biol. Kom. 2, 409–432.
- MATHIEU J., WARTHMAN N., KUTTNER F., SCHMID M., 2007. *Export of FT protein from phloem companion cells is sufficient for floral induction in Arabidopsis*. Curr. Biol. 17, 1055–1060.
- MILLAR A. A., GUBLER F., 2005. *The Arabidopsis GAMYB-like genes, MYB33 and MYB65, are microRNA-regulated genes that redundantly facilitate anther development*. Plant Cell 17, 705–721.
- MITCHUM M. G., YAMAGUCHI S., HANADA A., KUWAHARA A., YOSHIOKA Y., KATO T., TABATA S., KAMIYA Y., SUN T. P., 2006. *Distinct and overlapping roles of two gibberellin 3-oxidases in Arabidopsis development*. Plant J. 45, 804–818.
- MOON J., SUH S. J., LEE H., CHOI K. R., HONG C. B., PAEK N. C., KIM S. G., LEE I., 2003. *The SOC1 MADS-box gene integrates vernalization and gibberellin signals for flowering in Arabidopsis*. Plant J. 35, 613–623.
- MURASE K., HIRANO Y., SUN T. P., HAKOSHIMA T., 2008. *Gibberellin-induced DELLA recognition by the gibberellin receptor GID1*. Nature 456, 459–463.
- MUTASA-GÖTTGENS E., HEDDEN P., 2009. *Gibberellin as a factor in floral regulatory networks*. J. Exp. Bot. 60, 1979–1989.
- MUTASA-GÖTTGENS E., QI A., MATHEWS A., THOMAS S., PHILLIPS A., HEDDEN P., 2008. *Modification of gibberellin signalling (metabolism and signal transduction) in sugar beet: analysis of potential targets for crop improvement*. Transgenic Res. doi: 10.1007/s11248-008-9211-6.
- NAKAJIMA M., SHIMADA A., TAKASHI Y., KIM Y. C., PARK S. H., UEGUCHI-TANAKA M., SUZUKI H., KATOH E., IUCHI S., KOBAYASHI M., MAEDA T., MATSUOKA M., YAMAGUCHI I., 2006. *Identification and characterization of Arabidopsis gibberellin receptors*. Plant J. 46, 880–889.
- NESTER J. E., ZEEVAART J. A. D., 1988. *Flower development in normal tomato and a gibberellin-deficient (ga-2) mutant*. Amer. J. Bot. 75, 45–55.
- OGAWA Y., 1981. *Stimulation of the Flowering of Pharbitis nil Chois. by Gibberellin A<sub>3</sub>: Time Dependent Action at the Apex*. Plant Cell Physiol. 4, 675–681.
- PELAZ S., DITTA G. S., BAUMANN E., WISMAN E., YANOF-SKY M. F., 2000. *B and C floral organ identity functions require SEPALLATA MADS-box genes*. Nature 405, 200–203.
- PHARIS R. P., ROSS S. D., MCMULLAN E., 1980. *Promotion of flowering in the Pinaceae by gibberellins III. Seedlings of Douglas fir*. Plant Physiol. 50:119–126.
- QUESADA V., DEAN C., SIMPSON G. G., 2005. *Regulated RNA processing in the control of Arabidopsis flowering*. Int. J. Dev. Biol. 49, 773–780.
- RIEU I., RUIZ-RIVERO O., FERNANDEZ-GARCIA N., GRIFFITHS J., POWERS S. J., GONG F., LINHARTOVA T., ERIKSSON S., NILSSON O., THOMAS S. G., PHILLIPS A. L., HEDDEN P., 2008a. *The gibberellin biosynthetic genes AtGA20ox1 and AtGA20ox2 act, partially redundantly, to promote growth and development throughout the Arabidopsis life cycle*. Plant J. 53, 488–504.
- RIEU I., ERIKSSON S., POWERS S. J., GONG F., GRIFFITHS J., WOOLLEY L., BENLLOCH R., NILSSON O., THOMAS S. G., HEDDEN P., PHILLIPS A. L., 2008b. *Genetic analysis reveals that C19-GA 2-oxidation is a major gibberellin inactivation pathway in Arabidopsis*. Plant Cell 20, 2420–2436.
- SABLOWSKI R., 2007. *Flowering and determinacy in Arabidopsis*. J. Exp. Bot. 58, 899–907.
- SAKAMOTO T., KOBAYASHI M., ITOH H., TAGIRI A., KAYANO T., TANAKA H., IWAHORI S., MATSUOKA M., 2001. *Expression of a gibberellin 2-oxidase gene around the shoot apex is related to phase transition in rice*. Plant Physiol. 125, 1508–1516.
- SANDERS P. M., BUI A. Q., WETERINGS K., MCINTIRE K. N., HSU Y. C., LEE P. Y., TRUONG M. T., BEALS T. P., GOLDBERG R. B., 1999. *Anther developmental defects in Arabidopsis thaliana male-sterile mutants*. Sex. Plant Reprod. 11, 297–322.
- 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 A. L., CHANG C. W., KROL E., SUN T. P., 1997. *Developmental regulation of the gibberellin biosynthetic gene GA1 in Arabidopsis thaliana*. Plant J. 12, 9–19.
- SILVERSTONE A. L., SUN T., 2000. *Gibberellins and the Green Revolution*. Trends Plant Sci. 5, 1–2.
- SOUER E., REBOCHO A. B., BLIEK M., KUSTERS E., DE BRUIN R. A., KOES R., 2008. *Patterning of inflorescences and flowers by the F-Box protein DOUBLE TOP and the LEAFY homolog ABERRANT LEAF AND FLOWER of Petunia*. Plant Cell 20, 2033–2048.
- TAKENO K., TSURUTA T., MAEDA T., 1996. *Gibberellins are not essential for photoperiodic flowering of Pharbitis nil*. Physiol. Plant. 97, 397–401.
- TAMAKI S., MATSUO S., WONG H. L., YOKOI S., SHIMAMOTO K., 2007. *Hd3a protein is a mobile flowering signal in rice*. Science 316, 1033–1036.
- TRETYN A., KOPCEWICZ J., 1999a. *Mechanizmy kwitnienia roślin. I. Uwarunkowania fizjologiczno-środowiskowe*. Post. Biol. Kom. 26, 231–248.
- TURCK F., FORNARA F., COUPLAND G., 2008. *Regulation and identity of florigen: FLOWERING LOCUS T moves center stage*. Ann. Rev. Plant Biol. 59, 573–594.
- UEGUCHI-TANAKA M., ASHIKARI M., NAKAJIMA M., ITOH H., KATOH E., KOBAYASHI M., CHOW T. Y., HSING Y. I., YAMAGUCHI I., 2005. *GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1 encodes a soluble receptor for gibberellins*. Nature 437, 693–8.
- VINCE-PRUE D., GRESSEL J., 1985. *Pharbitis nil*. [W:] *Handbook of flowering*. HALEVY A. H. (red.). CRC Press Inc., Boca Raton, Florida, 4, 47–81.
- WIGGE P. A., KIM M. C., JAEGER K. E., BUSCH W., SCHMID M., LOHMANN J. U., WEIGEL D., 2005. *Integration of spatial and temporal information during floral induction in Arabidopsis*. Science 309, 1056–1059.
- WIJAYANTI L., FUJIOKA S., KOBAYASHI M., SAKURAI A., 1996. *Effect of uniconazole and gibberellin on the flowering of Pharbitis nil*. Biosci. Biotech. Biochem. 60, 852–855.
- WILSON R. N., HECKMAN J. W., SOMERVILLE C. R., 1992. *Gibberellin is required for flowering in Arabidopsis thaliana under short days*. Plant Physiol. 100, 403–408.
- WOJCIECHOWSKI W., KĘSY J., KOPCEWICZ J., 2007. *Florigen – legenda czy rzeczywistość?* Post. Biol. Kom. 34, 31–47.
- WU K. Q., LI L., GAGE D. A., ZEEVAART J. A. D., 1996. *Molecular cloning and photoperiod-regulated expression of gibberellin 20-oxidase from the long-day plant spinach*. Plant Physiol. 110, 547–554.
- YANG Y.-Y., YAMAGUCHI I., TAKENO-WADA K., SUZUKI Y., MUROFUSHI N., 1995. *Metabolism and translocation of gibberellins in seedlings of Pharbitis nil. (I) Effect of photoperiod on stem elongation and endogenous gibberellins in cotyledons and their phloem exudates*. Plant Cell Physiol. 2, 221–227.



- 
- YAMAGUCHI S., 2008. *Gibberellin metabolism and its regulation*. Ann. Rev. Plant Biol. 59, 225-251.
- YANOFSKY M. F., MA H., BOWMAN J. L., DREWS G. N., FELDMANN K. A., MEYEROWITZ E. M., 1990 *The protein encoded by the Arabidopsis homeotic gene AGAMOUS resembles transcription actors*. Nature 346, 35-39.