

EVOLUCIÓN Y EXPRESIÓN DE GENES *MADS-BOX AGL24 (AGAMOUS LIKE 24)* Y *SVP (SHORT VEGETATIVE PHASE)* EN ORQUÍDEAS SELECTAS NEOTROPICALES

Jessica Andrea Ramírez-Ramírez

TRABAJO DE GRADO PARA OBTAR POR EL TÍTULO DE BIÓLOGA

Asesora:

Yesenia Madrigal Bedoya MSc.

Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín

Co-asesora:

Natalia Pabón-Mora PhD.

Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín



UNIVERSIDAD DE ANTIOQUIA

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

MEDELLÍN

2020

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN	2
INTRODUCCIÓN	3
MATERIALES Y MÉTODOS.....	6
Generación de transcriptomas de referencia para orquídeas neotropicales	6
Búsqueda de secuencias homologas AGL24/SVP.....	6
Análisis filogenético de genes AGL24/SVP.....	7
Análisis de secuencias proteicas.....	8
Diseño de primer y análisis de patrones de expresión (RT-PCR)	8
RESULTADOS	9
Evolución de genes AGL24/SVP.....	9
Análisis de secuencias proteicas.....	11
Análisis de expresión de genes AGL24/SVP en orquídeas selectas.....	12
DISCUSIÓN	13
CONCLUSIONES.....	18
AGRADECIMIENTOS	18
REFERENCIAS	19
TABLAS	26
FIGURAS	28
ANEXOS	37

RESUMEN

La floración marca la transición de crecimiento vegetativo a reproductivo, un cambio crucial para el éxito de las angiospermas. Este proceso requiere de factores de transcripción, entre ellos, los genes *SHORT VEGETATIVE PHASE (SVP)* y *AGAMOUS LIKE 24 (AGL24)*. *AGL24* se encarga de promover la floración a partir de su acción sinérgica con *SOC1*, mientras su parálogo *SVP*, reprime la floración regulando negativamente la expresión de *FT* y *SOC1*. Estos genes han sido caracterizados en especies modelo de eudicotiledóneas y monocotiledóneas. Sin embargo, aún no han sido estudiados en orquídeas, que son plantas no-modelo. Este estudio tiene como propósito caracterizar los genes *AGL24/SVP* de floración en orquídeas. Con este fin, realizamos un análisis comprensivo de los homólogos *AGL24/SVP* presentes en angiospermas con un especial énfasis de muestreo en la familia Orchidaceae. Adicionalmente realizamos estudios a nivel de expresión, buscando comprender la contribución de estos genes en la transición reproductiva de especies selectas de orquídeas neotropicales. Nuestros resultados sugieren que los genes *AGL24/SVP* de monocotiledóneas y eudicotiledóneas, no son ortólogos, ya que han sufrido eventos de duplicación locales de forma independiente. Adicionalmente, los estudios de expresión muestran que solo homólogos pertenecientes a los clados *MonAGL24/SVP1* (i.e. los genes *ElauSVP2* y *CatrSVP2*) y *OrchAGL24/SVP2A* (i.e los genes *ElauSVP1* y *Catr1SVP*) se expresan en meristemas vegetativos y reproductivos con una mayor expresión en yema axilar, hoja y pseudobulbo, este último solo para *CatrSVP2*. Por otra parte, los homólogos del clado *OrchAGL24/SVP2B* no se expresan en ninguno de los órganos o tejidos muestreados. Con base en la similitud proteica de las copias *AGL24/SVP* de monocotiledóneas con los homólogos *SVP* de eudicotiledóneas, y considerando la expresión encontrada en tejidos vegetativos, al igual que la función reportada en otros estudios, se hipotetiza que estos genes en monocotiledóneas conservan una función ancestral en la regulación negativa de la floración. En consecuencia, la función de los genes *AGL24* en la promoción de la floración puede ser el resultado de un proceso de neofuncionalización en las eudicotiledóneas como resultado de la duplicación en este linaje de genes.

Palabras claves: *SHORT VEGETATIVE PHASE*, *AGAMOUS LIKE 24*, transición floral, evolución de genes.

INTRODUCCIÓN.

Durante el ciclo de vida de las angiospermas la floración marca la transición del crecimiento vegetativo al reproductivo, lo que permite asegurar la esporogénesis, la gametogénesis, la fertilización y la embriogénesis en las plantas con flor (Lee et al., 2000; Yu et al., 2002; Gregis et al., 2006; Liu et al., 2009). Durante la floración el meristema apical, que forma las partes aéreas de la planta, se transforma en un meristema de inflorescencia que produce meristemas florales, que a su vez darán lugar a los órganos florales (Liu et al., 2009; Thouet., 2012). Este proceso se encuentra regulado por factores endógenos y ambientales categorizados en cuatro vías principales: fotoperiodo, vernalización, vía autónoma y señalización hormonal (Levy & Dean., 1998; Nam et al., 2003; Liu et al., 2008; Ramamoorthy et al., 2013; Koh et al., 2017). En la especie modelo *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) éstas cuatro rutas se integran en una serie de factores de transcripción que incluyen *FLOWERING LOCUS T (FT)*, *FLOWERING LOCUS C (FLC)*, *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1 (SOC1)*, *SHORT VEGETATIVE PHASE (SVP)* y *AGAMOUS LIKE 24 (AGL24)* (Mouradov et al., 2002; Simpson & Dean., 2002; Boss et al., 2004; Parcy., 2005; Liu et al., 2008; Torti & Fornara., 2012).

Los genes *SHORT VEGETATIVE PHASE (SVP)* y *AGAMOUS LIKE 24 (AGL24)* son parálogos claves en la transición floral. *AGL24* se encarga de regular el tiempo de floración y el desarrollo floral, al activar la transcripción de los genes de identidad del meristema floral *LEAFY (LFY)* y *APETALA1 (AP1)*, a través de su acción sinérgica con *SOC1* (Yu et al., 2002; Michaels et al., 2003; Moon et al., 2003; Gregis et al., 2006; Liu et al., 2009; Torti & Fornara., 2012;). Plantas mutantes de *AGL24* generadas por *RNAi* muestran un incremento en el tiempo vegetativo de la planta y demoran más en florecer conforme se reduce la dosis del gen (Yu et al., 2002). Así mismo, los mutantes *agl24-1* presentan también niveles reducidos de la expresión de *SOC1* en el meristema apical durante la transición floral (Liu et al., 2008). Así mismo, *AGL24* se expresa en tejidos vegetativos tales como, meristema vegetativo, primordios foliares, trazas vasculares de hojas maduras y durante la transición floral en meristema de inflorescencia, meristema floral y primordios de estambres, carpelos y óvulos (Yu et al., 2002).

En contraste, *SVP* es antagonista a su parálogo *AGL24* al reprimir la floración. *SVP* actúa conjuntamente con *FLC* para regular negativamente la transcripción de *SOC1* y *FT* (Hartmann et al., 2000; Yu et al., 2002; Gregis et al., 2006; Li et al., 2008; Torti & Fornara., 2012; Liu et al., 2018). Mutantes *svp* presentan mayor expresión de *SOC1* y una floración temprana (Hartmann et al., 2000;

Trevaskis et al., 2007; Li et al., 2008). *SVP* también tiene una expresión dependiente de dosis, por lo que plantas heterocigotas para el alelo mutante *svp*, florecen más tarde en comparación con las plantas homocigotas al alelo *svp*. Sin embargo, en ambos casos la floración ocurre de forma temprana en comparación con el fenotipo silvestre (i.e. *wild-type*; Hartmann et al., 2000). *SVP* se expresa en partes vegetativas tales como, hojas jóvenes, meristema vegetativo y raíz, durante la transición floral se observa en meristema floral y flores en desarrollo hasta la etapa 3, desapareciendo justo antes de la iniciación de los sépalos. A pesar de lo anterior, su expresión es apenas detectable en el meristema apical de inflorescencia (Hartmann et al., 2000)

A pesar de las funciones opuestas de los parálogos *AGL24* y *SVP* en la transición reproductiva, ambos factores regulan negativamente los genes homeóticos florales de clase B y C durante la formación de órganos florales (Gregis et al., 2006; Fornara et al., 2008). El doble mutante *agl24-2 svp-41* presenta una expresión ectópica de genes clase B y C causando una reducción en el número de órganos en el segundo y tercer verticilo y la conversión homeótica de sépalos en órganos petaloides. Así, ambos genes tienen una función indirecta y redundante en la identidad de pétalos, estambres y carpelos (Gregis et al., 2006; Fornara et al., 2008; Li et al., 2008).

Tanto *AGL24* como *SVP* pertenecen al clado *StMADS11*, dentro de los genes tipo II de la subfamilia MIKC^c de la familia de factores de transcripción MADS-box (Liu et al., 2008; Torti & Fornara., 2012; Smaczniak et al., 2012). Todos los miembros de esta subfamilia presentan cuatro dominios proteicos. El dominio MADS (M, ca. 60 aa.), el cual es el más conservado e interviene en el reconocimiento y el anclaje al ADN. El dominio intermedio (I, ca. 30 aa.) junto con el dominio *keratin-like* (K, ca. 10 aa.), son menos conservados en comparación con el dominio M, y contribuyen a la dimerización (Davis et al., 1996; Riechmann et al., 1996; Theißen et al., 2000; Parenicova et al., 2003; Smaczniak et al., 2012; Ling et al., 2018). Por último, el dominio C-terminal (C, de tamaño variable) es mucho más variable, está involucrado en la formación de tetrámeros y algunas veces en la regulación transcripcional (Parenicova et al., 2003; Vandenbussche et al., 2003; Smaczniak et al., 2012). Las proteínas MADS-box se diferencian entre sí por la presencia de distintos motivos en su dominio C-terminal (Vandenbussche et al., 2003; Smaczniak et al., 2012). En el caso de homólogos del clado *AGL24/SVP* la secuencia Ser-Asp-Thr-Ser-Leu-Lys-Leu-Gly-Leu (SDTSLKLGL) altamente conservada en el dominio C-terminal, tanto en la copia promotora (*AGL24*) como en la represora (*SVP*) (Lin et al., 2016). Sin embargo, se desconocen los aminoácidos que controlan los cambios funcionales de promotor a represor entre parálogos y las diferencias se han atribuido a las

variaciones en las interacciones proteína-proteína y a la divergencia de elementos reguladores en *cis* (Gregis et al., 2006; Liu et al., 2018).

Homólogos de los genes *AGL24* y *SVP* han sido identificados y caracterizados en varios grupos de angiospermas. Algunos poseen funciones en el control de la floración en Brassicales (Lee et al., 2008) Malpighiales (Ramamoorthy et al., 2013), Myrtales (Brill & Watson., 2004), Sapindales (Liang et al., 2012; Ming, et al., 2016) y Solanales (Thouet et al., 2012). Sin embargo, se han identificado otros homólogos con roles distintos. Por ejemplo, en Lamiales estos genes reprimen el desarrollo del perfilo (Masiero et al., 2004). En Poales, las copias *OsMADS22*, *OsMADS47* y *OsMADS55* de arroz son moduladoras de la identidad del meristema floral y regulan la expresión de brasinoesteroides, pero no están involucrados en el control del tiempo floración (Fornara et al., 2008; Lee et al., 2012). En la familia Orchidaceae, se conocen estudios de expresión de homólogos en *Dendrobium nobile*, *Erycina pusilla*, *Orchis italica* y *Phalaenopsis aphrodite* subsp. formosana. Sin embargo, la comparación entre estos estudios solo arroja de forma consistente una baja expresión en tejidos florales de los genes de *VRT2-like* en *D. nobile*, *EpMADS18* y *EpMADS19* de *E.pusilla* y *OIcomp18466_SVP* de *O. italica* (Liang et al., 2012; Lin et al., 2016; Koh et al., 2017; Valoroso et al., 2019). Análisis funcionales indirectos de homólogos de *AGL24* de *P. aphrodite* como resultado del silenciamiento del locus de floración *PaFVE*, sugieren que *PaAGL24* regula positivamente la floración, ya que cuando los niveles de este gen disminuyen, las plantas retrasan la transición reproductiva (Koh et al., 2017). Por otra parte, *VRT2-like* de *D. nobile* se sobre-expresa durante la exposición a bajas temperaturas, por lo que parece participar en la floración inducida por vernalización (Liang et al., 2012). Sin embargo, a nivel funcional no hay experimentos directos de silenciamiento para homólogos de *AGL24/SVP* en orquídeas, por lo que no se conocen sus funciones *in vivo* en estas plantas.

Este trabajo pretende comprender la contribución de los genes *AGL24/SVP* en la transición reproductiva de especies selectas de orquídeas neotropicales. Aquí se presenta el primer análisis evolutivo de los genes *AGL24/SVP* presentes en angiospermas con un muestreo amplio en monocotiledóneas y particularmente en orquídeas. Los análisis filogenéticos muestran que los genes *AGL24/SVP* han permanecido de copia única en angiospermas basales y han diversificado de forma independiente en monocotiledóneas y en eudicotiledóneas. Así mismo se estudian las secuencias proteicas de forma comparada. Estos resultados muestran que las secuencias homologas aisladas en orquídeas presentan los dominios típicos de los genes MADS-box tipo MIKC. Del mismo

modo, los homólogos de *AGL24/SVP* en los clados *MonAGL24/SVP1*, *MonAGL24/SVP2*, *OrchAGL24/SVP2A* y *OrchAGL24/SVP2B* tienen mayor similitud con la copia represora *SVP* en el motivo VLER entre las posiciones 65 a 68. Finalmente se estudian los patrones de expresión de homólogos aislados en orquídeas selectas, estos sugieren que los genes *AGL24/SVP* de orquídeas posiblemente funcionan en la regulación negativa de la floración.

MATERIALES Y MÉTODOS.

Generación de transcriptomas de referencia para orquídeas Neotropicales.

Para la identificación de homólogos de *AGL24/SVP* en orquídeas selectas con interés comercial en el oriente Antioqueño de diferentes hábitos y requerimientos fisiológicos, se usaron 12 transcriptomas mixtos generados por el grupo EvoDevo en Plantas y el Centro Nacional de Secuenciación Genómica (*Cattleya trianae*, *Elleanthus aurantiacus*, *Gomphichis scaposa*, *Masdevallia coccinea*, *Masdevallia wendlandiana*, *Maxillaria aurea*, *Miltoniopsis roezlii*, *Oncidium "Gower Ramsey"*, *Oncidium "Twinkle"*, *Stelis pusilla*, *Tolumnia "Cherry red x Ralph yagi"* y *Vanilla aphylla*) (Ospina-Zapata et al. In prep; Madrigal et al., 2017). El material vegetal fue obtenido de individuos crecidos en vivero y de los cuales se colectaron en nitrógeno líquido meristemas vegetativos y reproductivos, botones florales, hojas y bulbos (de estar presentes). La extracción de ARN total se realizó con TRIsure™ (Bioline, London, UK) siguiendo las indicaciones del fabricante. Las librerías se generaron con el kit de construcción de la biblioteca de ARNm TruSeq (Illumina, San Diego, EE. UU). Los transcriptomas se ensamblaron de novo con Trinity V2 en el centro Nacional de Secuenciación Genómica (CNSG), siguiendo la configuración predeterminada y se quitaron los adaptadores con Trimmomatic. La limpieza de *reads* se realizó con prinseq-lite v0.20.4 con un umbral de calidad de Q35 y una longitud mínima de lectura de 50 bases.

Búsqueda de secuencias homólogas *AGL24/SVP*.

Con el fin de aislar los genes homólogos *AGL24/SVP* de los transcriptomas y genomas disponibles de orquídeas, otras monocotiledóneas, eudicotiledóneas y angiospermas de divergencia temprana (grado ANITA y magnolideas), se realizó la búsqueda de secuencias homólogas mediante el algoritmo *Basic local alignment search tool*, BLAST, incorporado a los servidores (Altschul et al., 1990). Para la búsqueda se usaron como referencia los genes *AGL24/SVP* reportados para *Arabidopsis thaliana* (Hartmann et al., 2000; Yu et al., 2002) y para *Phalaenopsis aphrodite subsp. formosana* (Koh et al., 2017). Las bases de datos consultadas incluyen transcriptomas y genomas de

libre acceso para Angiospermas como: NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>), OneKP (<https://db.cngb.org/onekp/>), Phytometasyn (<https://bioinformatics.tugraz.at/phytometasyn/>), Phytozome (<https://phytozome.jgi.doe.gov/pz/portal.html>) y Sol Genomics Network (<https://solgenomics.net>). Por otra parte, para el muestreo específico dentro de la familia orchidaceae se utilizaron las bases de datos Orchidbase 3.0 (<http://orchidbase.itps.ncku.edu.tw/est/home2012.aspx>) y Orchidstra 2.0 (<http://orchidstra2.abrc.sinica.edu.tw/orchidstra2/index.php>). Además, se incluyeron secuencias de homólogos aislados de transcriptomas mixtos de orquídeas y de aquellos generados anteriormente en el grupo Evo-Devo en Plantas de las especies *Aristolochia fimbriata*, *Saruma henryi*, *Hypoxis decumbens*, *Bocconia frutescens*, *Brunfelsia australis*, *Streptosolen jamesonii* y *Borojoa patinoi* (Pabón-Mora et al., 2015; Arango-Ocampo et al., 2016; Madrigal et al., 2017; Ortiz-Ramírez et al., 2018., Perez-Mesa et al., 2020, Salazar-Duque et al. In prep). En resumen, el muestreo incluyó representantes de angiospermas de divergencia temprana, monocotiledóneas y eudicotiledóneas y otros homólogos de *AGL24/SVP* reportados en la literatura (anexo 1) (Ramamoorthy et al., 2013; Lin et al., 2016; Koh et al., 2017; Ling et al., 2018).

Análisis filogenético de genes *AGL24/SVP*.

Para la generación de hipótesis filogenéticas de los homólogos de *AGL24/SVP* y la identificación de eventos de duplicación, se generó una matriz usando Bioedit (mbio.ncsu.edu/bioedit/bioedit.html) donde se incluyeron todas las secuencias nucleotídicas aisladas. Éstas se limpiaron manualmente dejando solo la región codificante (CDS). Posteriormente fueron alineadas por medio de la versión online del software MAFFT (mafft.cbrc.jp/alignment/software/; Katoh y Standley., 2013) con “Gap opening penalty” de 3.0 y un “offset value” de 1.0, y los demás parámetros preestablecidos. Las hipótesis filogenéticas se realizaron con la matriz en formato fasta usando la estimación de Maximum Likelihood (ML) con ayuda del software IQ TREE en su versión online (<http://www.iqtree.org>; Trifinopoulos et al. 2016). El modelo de evolución molecular que mejor se ajustó a los datos se obtuvo por medio ModelFinder integrado en el software (Kalyaanamoorthy et al., 2017). Así mismo, se calculó el soporte de las ramas con Ultrafast Bootstrap (UFBoot) de 1000 pseudoreplicas también disponible en IQ TREE (Hoang et al. 2018). Los árboles obtenidos se observaron y editaron a través de FigTree v1.4.3 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>). Como grupo externo se usó el gen homólogo a *AGL24/SVP* presente en la especie *Amborella trichopoda* (*AmtrSVP1*).

Análisis de secuencias proteicas.

Con el fin de obtener predicciones de motivos proteicos nuevos, así como aquellos previamente reportados en la literatura para proteínas homologas a AGL24/SVP, se utilizó el servidor online MEME (meme-suite.org/tools/meme; Bailey et al., 2006; Bailey et al., 2015). Para esto se generó una matriz traducida en forma permanente por medio de BioEdit (mbio.ncsu.edu/bioedit/bioedit.html). La búsqueda de los motivos se realizó con los parámetros pre-establecidos por el programa. El número de motivos fue definido a partir del *P-value* ($P < 0.005$) (tabla 1). Se incluyeron las secuencias proteicas de AGL24 y SVP de *Arabidopsis thaliana*, al igual que homólogos de otras eudicotiledóneas centrales, eudicotiledóneas basales, y monocotiledóneas, algunas de las cuales fueron utilizadas en análisis de motivos previamente reportados (Lin et al., 2016). Del mismo modo, también fueron incluidos los homólogos de algunas las especies de orquídeas con transcriptomas mixtos de referencia, entre ellas las especies utilizadas para análisis de expresión por RT-PCR (ver más adelante). Finalmente, se realizaron comparaciones de aminoácidos específicos reportados en la literatura funcionalmente importantes en las proteínas AGL24 y SVP de *A. thaliana* (Hartmann et al., 2000; Wang et al., 2014; Lin et al., 2016; Liu et al., 2018). Para lo anterior, se realizó un alineamiento con MAFFT en el servidor web TranslatorX (<http://translatorx.co.uk/>; Abascal et al. 2010) incluyendo las secuencias de monocotiledóneas utilizadas en análisis funcionales, las secuencias canónicas de *A. thaliana* y las copias utilizadas en análisis de expresión en este estudio (Hartmann et al., 2000; Yu et al., 2002; Sentoku et al., 2005; Fornara et al., 2008; Lee et al., 2008). En el análisis comparativo se eligió la posición Glu-64 (E), de SVP señalado como un sitio con potencial rol de divergencia funcional (Liu et al., 2018). Se analizaron además dos motivos; el primero, Val-Leu-Glu-Arg (VLER) entre las posiciones 65 a 68 característico de las proteínas SVP (Hartmann et al., 2000; Wang et al., 2014) y el segundo, Ser-Asp-Thr-Ser-Leu-Lys-Leu-Gly-Leu (SDTSLKLGL) entre las posiciones) en las posiciones 223 a 230 en SVP y 208 a 216 en AGL24, conservado en las copias promotora y represora de *A. thaliana* (Jiménez et al., 2009).

Diseño de primers y análisis de patrones de expresión por RT-PCR.

Para examinar y comparar los patrones de expresión de los homólogos a AGL24/SVP en orquídeas y evaluar la posible contribución de estos genes en la transición floral, se realizaron disecciones del meristema vegetativo (MV), meristema de inflorescencia (MI), botón floral (BF), hoja (H), yema axilar (YA) y bulbo (B, de estar presente) para dos especies de orquídeas seleccionadas: *Cattleya trianae* y *Elleanthus aurantiacus*. Estas especies fueron seleccionadas porque presentan un bajo

número de copias *AGL24/SVP*, además crecen en ambientes marcadamente diferentes y presentan hábitos de crecimiento distintos, siendo *Cattleya trianae* una especie epifita no expuesta a luz directa y *E. aurantiacus* de hábito terrestre con requerimientos de luz directa. Cada disección se colectó separadamente en nitrógeno líquido. La extracción de RNA total de los tejidos se realizó con TRIsure™ (Bioline, London, UK), de acuerdo al protocolo del fabricante. El RNA total fue tratado con DNaseI (Invitrogen, Waltham, USA) y cuantificado utilizando OD en un NanoDrop 2000 (Thermo Scientific, Waltham, MA). Se emplearon 3.0 µg de RNA para la síntesis de cDNA utilizando SuperScript III RT (Invitrogen, Waltham, USA). Para los análisis de RT-PCR se diseñaron *primers* específicos en los dominios I y C para cada uno de los homólogos aislados para las dos especies de orquídeas seleccionadas (tabla 2). La reacción de amplificación de cada uno de los homólogos se realizó usando 9.0 µl de EconoTaq (Lucigen, Middleton, USA), 6 µl de agua libre de nucleasas, 1 µl de albumina de suero bovina BSA (5 µg / ml), 1 µl de Betaina (5 µg / ml), 1 µl de *forward primer*, 1 µl de *reverse primer* y 1 µl de CDNA para un total de 20 µl. Los genes fueron amplificados por PCR durante 30 ciclos siguiendo el siguiente perfil térmico: un paso inicial de desnaturalización del DNA (94 ° C durante 30 s), un paso de unión del *primer* (dos grados por debajo de la temperatura *melting* (*tm*) del *primer* con menor *tm*, durante 30 s), un paso de extensión (72 ° C durante 40 s) y tras el último ciclo de PCR se hizo una elongación final (72°C durante 10 min) finalizando en 4 ° C indefinidamente hasta retirar la reacción del termociclador. Se utilizó ACTINA como control positivo. Los amplicones fueron visualizados en gel de agarosa al 1% con 0.5 µl de bromuro de etidio y se fotografiaron digitalmente con un analizador Whatman Biometra® BioDoc.

RESULTADOS

Evolución de genes *AGL24/SVP*

Se aislaron en total 305 homólogos de *AGL24/SVP* pertenecientes a 144 angiospermas muestreadas en las bases de datos propias y disponibles públicamente (anexo 1). De estas 305 secuencias, 29 pertenecen a 24 especies de angiospermas de divergencia temprana, 15 son de 6 especies de eudicotiledóneas basales, 105 de 59 especies de eudicotiledóneas centrales, 27 de 17 especies de otras monocotiledóneas no orquídeas y 129 de 38 especies son específicas para la familia Orchidaceae.

Los datos se ajustan mejor al modelo de sustitución TIM3+F+R6. La topología de la hipótesis filogenética por ML (fig. 1) sugiere que los genes *AGL24/SVP* están presentes en todas las angiospermas, pero han diversificado distintamente entre eudicotiledóneas, monocotiledóneas y

angiospermas de divergencia temprana. Los genes *SVP-like* presentes en angiospermas de divergencia temprana (grado ANITA y Magnolideas) forman un grado, con una duplicación específica para el orden Laurales (UFBS:81) (fig. 2). Todas las copias de genes *SVP-like* de angiospermas de divergencia temprana son previas a la duplicación de eudicotiledóneas, que resulta en los clados de *AGL24* (UFBS:61) y *SVP* (UFBS:57) donde se anidan respectivamente las copias de *Arabidopsis thaliana AGL24* (Yu et al., 2002) y *SVP* (Hartmann et al., 2000). Así mismo, se recuperan las mismas posiciones en el clado *SVP* para algunas copias reportadas en la literatura de *Lansium domesticum* LdSVP (Ling et al., 2018), y *Eucalyptus grandis EgrSVP* (Brill y Watson., 2004). De forma similar los homólogos reportados de *AGL24* como *RcMADS1* (Ramamoorthy et al., 2013) de *Rafflesia cantleyi*, y *EpsaAGL24_1* de *Epimedium sagittatum* (Li et al., 2016), resultan anidados en el clado *AGL24* en nuestro análisis. El análisis de ML pone en evidencia que el clado *AGL24* ha sufrido varias duplicaciones adicionales en diferentes linajes de angiospermas. Se evidencia por ejemplo una duplicación previa a la diversificación de las eudicotiledóneas (UFBS: 61) (fig. 2). Sin embargo, la diversificación es asimétrica y mientras una copia se retiene en todas las eudicotiledóneas basales y centrales, la otra solo se encuentra en algunas especies de eudicotiledóneas basales y se ha perdido en las eudicotiledóneas centrales. Alternativamente, y debido a que los soportes son bajos, es probable que algunas de las copias de eudicotiledóneas basales que se anidan con bajo soporte en *AGL24*, hagan parte del clado de *SVP* y haga falta un mayor muestreo para encontrar esta homología. También en el clado *AGL24* se rescata una duplicación adicional donde una de las copias se retuvo exclusivamente en Solanales y Caryophyllales (UFBS:58). Nuestros datos soportan además una duplicación local en el género *Nicotiana* (Solanaceae) (UFBS:97) y en las familias Papaveraceae (UFBS:100) y Ranunculaceae (UFBS:93). Adicionalmente se reportan duplicaciones intra-específicas para el clado *AGL24* en: *Brunfelsia australis*, *Fragaria vesca*, *Gossypium raimondii*, *Nicotiana otophora* y *Nicotiana tabacum*. Mientras el grado *SVP-like* de angiospermas de divergencia temprana presenta duplicaciones intra-específicas en: *Canella winterana*, *Houttuynia cordata*,

Por su parte, el clado *SVP* es predominantemente de copia única en las eudicotiledóneas. Solo se registran duplicaciones locales en algunas especies de Brassicaceae (fig 2). Finalmente se reportan duplicaciones intra-específicas para: *Kalanchoe marnieriana* y *Nelumbo nucifera*,

Los genes *AGL24/SVP* presentan también duplicaciones independientes en las monocotiledóneas (fig. 3). Los análisis de ML muestran una duplicación posterior a la diversificación de *Zoostera marina* que dio lugar a los clados *MonAGL24/SVP1* (UFBS:100), que solo se conserva en la familia

Orchidaceae, y *MonAGL24/SVP2* (UFBS:56). Este último sufrió una duplicación adicional en Comelinidos (UFBS:79) y una duplicación específica en el orden poales (UFBS:100). Adicionalmente, el clado *MonAGL24/SVP2* sufrió una duplicación en la familia Orchidaceae generando los clados *OrchAGL24/SVP2A* (UFBS:100) y *OrchAGL24/SVP2B* (UFBS:100). La ausencia de genes del clado *MonAGL24/SVP1* en otras monocotiledóneas, diferentes a las orquídeas puede ser explicado por una hipótesis: los genes *MonAGL24/SVP1* han sufrido procesos de degradación molecular en otras monocotiledóneas y solo se conservan en grupos de divergencia temprana, específicamente en el ancestro común que dio lugar a la familia Orchidaceae. Finalmente, se reportan duplicaciones específicas para: *Apostasia wallichii*, *Cymbidium sinense*, *Dendrobium nobilis*, *Elleanthus aurantiacus*, *Gompichis scaposa*, *Hypoxis decumbens*, *Masdevalia coccinea*, *Masdevallia wendlandiana*, *Miltonia roezlii*, *Musa acuminata*, *Oncidium "Gower Ramsey"*, *Oncidium "twinkle"*, *Phalaenopsis schilleriana*, *Phoenix dactylifera*, *Stelis pusilla*, *Tolumnia "Cherry red x Ralph yagi"* y *Vainilla aphylla*.

Análisis de secuencias proteicas

Con el fin de establecer la similitud de las secuencias proteicas en el linaje AGL24/SVP y en particular de aquellas presentes en las monocotiledóneas se hizo un análisis de identificación de dominios y motivos proteicos conservados y divergentes. Todas las secuencias evidenciaron la presencia de los dominios típicos de los genes MADS-box tipo MIKC (fig 4 y 5) (Parenicova et al., 2003; Smaczniak et al., 2012). Se encontraron 10 motivos proteicos conservados en la mayoría de las secuencias analizadas (fig. 4. Tabla 1). Todas las secuencias homólogas de AGL24/SVP en orquídeas, sin importar el clado al que pertenecen, codifican un dominio MADS altamente conservado, con una longitud aprox. 57 aminoácidos, constituido por los motivos 1 y 8 localizados en la región N-terminal (fig 4 y 5). El dominio I, medianamente conservado varía en secuencia, presenta una longitud aprox. 30 aminoácidos comprendidos en los motivos 4 y 7 localizados inmediatos al dominio MADS. El dominio K, bien conservado, presenta una longitud entre aprox. 71 aminoácidos (a excepción de algunas secuencias con deleciones en este dominio), e incluye los motivos 2 y 3 con variaciones moderadas en la secuencia. Por último, el dominio C-terminal es el dominio más divergente en cuanto a longitud (entre 27 a 77 aminoácidos) y secuencia, e incluye los motivos 5, 6, 9 y 10. El motivo 5, a pesar de estar en la región más variable es altamente conservado y se considera como un motivo distintivo para los homólogos de AGL24/SVP dentro de los genes MIKC (Lin et al., 2016). Por otra parte, el motivo 10 no está presente en las proteínas canónicas AGL24 y SVP de *Arabidopsis*

thaliana y es exclusivo a los clados *OrchAGL24/SVP2A*, *OrchAGL24/SV2B* y de la copia *OsMADS22* de arroz que pertenece al clado *MonAGL24/SVP2*. Algunas secuencias integradas en este análisis que no presentan todos los dominios son el resultado de contigs incompletos. Sin embargo, fueron incluidas pues al ser de nuestras especies de interés también fueron evaluadas en estudios de expresión.

Trabajos anteriores han señalado que en *A. thaliana* la posición Glu-64 (E) (aquí en la posición 83; fig. 5) de *SVP* podría tener un rol en la divergencia funcional (Liu et al., 2018). Por otra parte, se ha indicado que la secuencia Ser-Asp-Thr-Ser-Leu-Lys-Leu-Gly-Leu (SDTSLKLG) en las posiciones 223 a 231 en *SVP* y 208 a 216 en *AGL24* (aquí en la posición 282 a 290; fig. 5), se encuentra bajo selección positiva, lo cual la señala como una región funcionalmente importante (Jiménez et al., 2009). Sin embargo, no hay experimentos de intercambio o reemplazo de secuencias proteicas entre parálogos que demuestre directamente la implicación funcional de estas secuencias *in vivo*. Los análisis comparativos de dichas posiciones entre las copias de *Arabidopsis* y los homólogos aislados en orquídeas no sugieren cambios significativos entre los aminoácidos, a excepción de Glu-64 (E) de *SVP* que cambia a Asp-64 (D) en la copia promotora *AGL24* y a Gln-64 (Q) en las copias pertenecientes a *OrchAGL24/SVP2B* (Fig. 5). Por otra parte, cambios en los aminoácidos Val-Leu-Glu-Arg (VLER) en las posiciones 65-68 (aquí entre las posiciones 84 a 87; fig. 5) de la copia *SVP* de *A. thaliana* generan un cambio en la función del gen resultando en plantas con una floración temprana (Hartmann et al, 2000; Wang et al, 2014). Nuestros análisis muestran que dicho motivo es bastante conservado entre los diferentes homólogos *AGL24/SVP* en los clados *MonAGL24/SVP1*, *MonAGL24/SVP2*, *OrchAGL24/SVP2A* y *OrchAGL24/SVP2B* y está ausente en la copia canónica *AGL24* de *A. thaliana* que presenta una variación a Ile-Leu-Gly-Arg (ILGR) (Fig. 5).

Análisis de expresión de genes *AGL24/SVP* en orquídeas selectas.

Para conocer los patrones de expresión de las copias *AGL24/SVP* en orquídeas neotropicales, se realizaron análisis de expresión de homólogos previamente identificados de dos especies de orquídeas: *Cattleya trianae* y *Elleanthus aurantiacus*. *C. trianae* posee tres homólogos *AGL24/SVP* de los cuales solo *CatrSVP3* no se expresa en ninguno de los tejidos evaluados (fig. 6A). La copia *CatrSVP1* se expresa en casi todos los tejidos analizados: yema axilar (YA), hojas (H), meristema de inflorescencia (MI) y botón floral (BF), con menor intensidad en meristema vegetativo (MV). Por su parte, *CatrSVP2* presenta un patrón similar de expresión a *CatrSVP1*, con expresión adicional en pseudobulbo (PS). La otra especie analizada, *Elleanthus aurantiacus*, posee 7 genes homólogos

AGL24/SVP de los cuales solo las copias *ElauSVP1* y *ElauSVP2* presentan expresión en tejidos disectados (fig. 6B). *ElauSVP1* solo se expresa en el MV, mientras que *ElauSVP2* presenta expresión en H, MV y en MI.

DISCUSIÓN.

Los genes *AGL24/SVP* han permanecido de copia única en angiospermas basales y han diversificado de forma independiente en monocotiledóneas y en eudicotiledóneas.

La historia evolutiva de los genes *AGL24/SVP* ha sido explorada a partir de los homólogos aislados de la especie modelo *Arabidopsis thaliana*, algunas eudicotiledóneas (Hartmann et al., 2000; Yu et al., 2002; Brill & Watson., 2004; Masiero et al., 2004; Yu et al., 2004; Smaczniak., 2012; Liu et al., 2018), y de algunas monocotiledóneas como arroz, maíz y cebada (Sentoku et al., 2005; Trevaski et al., 2007; Fornara et al., 2008; Lee et al., 2008; Alter et al., 2016). Pese a que se han evaluado varios escenarios en la evolución de estos genes, no se ha logrado establecer el nivel de homología entre los genes *AGL24/SVP* presentes en monocotiledóneas y eudicotiledóneas (Trevaskis et al., 2007; Ling et al., 2013; Ramamoorthy et al., 2013). Nuestros análisis filogenéticos incluyen un muestreo exhaustivo entre los principales grupos de angiospermas y señalan que los genes *AGL24/SVP* son de copia única en las angiospermas de divergencia temprana (Chen et al., 2017) y han diversificado independientemente en eudicotiledóneas y monocotiledóneas. Una de estas duplicaciones a gran escala en eudicotiledóneas forma los clados *AGL24* y *SVP* (fig 1 y 2) y es consistente con estudios previos (Hartmann et al; 2000; Yu et al; 2002; Ramamoorthy et al., 2013; Liu et al, 2018). Adicionalmente, nuestro análisis rastrea duplicaciones adicionales dentro del clado *AGL24*, lo que también coincide con la asignación de clados adicionales en eudicotiledóneas, llamados *SVP2* y *SVP3* por otros autores (fig 2; Liu et al, 2018).

Trabajos previos no poseen muestreos significativos de estos genes en monocotiledóneas. Así, este trabajo es el primero en realizar un análisis con un muestreo exhaustivo en este grupo de plantas. Nuestro análisis permite identificar una duplicación en este linaje de genes previa a la diversificación de monocotiledóneas, posterior a la diversificación de Alismatales que resulta en los linajes *MonAGL24/SVP1* y *MonAGL24/SVP2* (fig. 3). Es probable que esta duplicación corresponda con el evento de duplicación de genoma completo (*Whole Genome Duplication-WGD*) τ datado para monocotiledóneas (McKain et al., 2016; Harkess et al., 2017; Zhang et al., 2018). En el clado

MonAGL4/SVP2 se rescatan duplicaciones adicionales en Poales que resultan en tres clados de genes específicos del orden (Li et al; 2005; Sentoku et al., 2005; Alter et al., 2016; Chen et al., 2017). Adicionalmente, en este mismo clado hay otra duplicación específica para la familia Orchidaceae que genera los clados *OrchAGL24/SVP2A* y *OrchAGL24/SVP2B* (fig. 3). Ya que las copias resultantes de este evento están presentes en todas las subfamilias de orquídeas, es probable que esta duplicación corresponda a la *WGD* específica para la familia Orchidaceae (Zhang et al., 2016; Harkess et al., 2017; Peer et al., 2017; Zhang et al., 2018). Es de resaltar que, pese a las duplicaciones, las secuencias homólogas de *AGL24/SVP* en angiospermas están altamente conservadas y presentan pocas variaciones significativas en los motivos reportados como importantes (fig. 4 y 5; Hartmann et al., 2000; Jimenez et al., 2009; Wang et al., 2014; Liu et al; 2018;). Todos los motivos incluidos en los dominios MIKC presentan una alta conservatividad, incluyendo el motivo 5 en el dominio C-terminal (fig. 4) que probablemente especifica la interacción de proteínas (Jiménez et al., 2009; Smaczniak et al., 2012; Lin et al., 2016). Sin embargo, este motivo no presenta variaciones considerables entre los promotores (como *AGL24*) y represores (como *SVP*) de la floración. Es probable que este motivo intervenga en la especificidad de las interacciones proteica pero no sea responsable de la distinción funcional entre parálogos. Otros factores asociados a los cambios funcionales incluyen la divergencia de elementos reguladores *cis*, posibles cambios post-transcripcionales y cambios en residuos aminoacídicos no reportados hasta la fecha (Gregis et al., 2006; Liu et al., 2018). Por lo anterior, debido a que los genes *AGL24/SVP* de monocotiledóneas y eudicotiledóneas han diversificado de forma independiente, no es posible establecer ortología entre ellos, ni es posible postular por similitud de secuencias si promueven o reprimen la floración.

Los genes *MonAGL24/SVP1* y *OrchAGL24/SVP2A* se expresan activamente y pueden estar involucrados en la transición floral.

En *Arabidopsis*, los parálogos *AGL24* y *SVP* cumplen funciones antagónicas, siendo el primero un promotor de la floración, mientras el segundo es un represor de la misma (Hartmann et al., 2000; Yu et al., 2002). *AGL24* está presente en tejidos vegetativos como meristema apical del tallo, primordios foliares, trazas vasculares de hojas maduras, y en partes reproductivas como meristema de inflorescencia, meristema floral y primordios de estambres, carpelos y óvulos (Yu et al., 2002). Plantas mutantes *agl24* presentan una floración tardía con respecto a las silvestres o *wild type* *Wt* (Yu et al., 2002). Por su parte, *SVP* se expresa en todas las partes vegetativas de la planta, en el meristema floral y en flores en desarrollo hasta la etapa 3, con expresión apenas detectable en el

meristema de inflorescencia (Hartmann et al., 2000). Plantas mutantes *svp* presentan una floración temprana con respecto a las *wild-type* (Hartmann et al., 2000). En monocotiledóneas los estudios de expresión y función se han centrado en genes del clado *MonAGL24/SVP2* (Trevaskis et al., 2007; Fornara et al., 2008; Liu et al., 2015). Los homólogos de arroz *OsMADS422*, *OsMADS47* y *OsMADS55*, pertenecientes a *MonAGL24/SVP2*, actúan como reguladores negativos de brasinoesteroides y se encargan de la regulación de la identidad del meristema floral (Duan et al., 2006; Lee et al., 2008). *OsMADS47* y *OsMADS55* se expresan en raíces, yemas vegetales y panículas; mientras que *OsMADS22* se expresa en panículas en desarrollo, pero no en tejidos vegetativos (Sentoku et al., 2005). La expresión de estos mismos genes en orquídeas sugiere que pueden tener funciones tanto durante el desarrollo vegetativo por su expresión en raíces y hojas, así como en la regulación de la identidad floral (Lin et al., 2016). Por ejemplo, en la especie *Erycina pusilla*, el gen *EpMADS18* del subclado *OrchAGL24/SVP2A* se expresa en raíz, hoja, pedúnculo, flor y fruto; mientras que su parálogo *EpMADS19* del subclado *OrchAGL24/SVP2B* se expresa en tejidos vegetativos y en el pedúnculo floral (Lin et al., 2016). Nuestros análisis de expresión muestran que los genes *OrchALG24/SVP2A* del clado *MonAGL24/SVP2* poseen un patrón similar al reportado para *AGL24* y a *SVP* de *A. thaliana*, con una amplia expresión en tejidos vegetativos y reproductivos (fig 6). Sin embargo, los análisis de secuencias muestran que los genes *OrchALG24/SVP2A* son más parecidas a la de *SVP* en *Arabidopsis* (fig. 5). Es probable entonces que estos genes estén conservando una función importante durante la transición floral y la identidad de los primordios florales (Hartmann et al., 2000; Yu et al., 2002). Sin embargo, estudios funcionales son necesarios para determinar si están implicados en la regulación positiva o negativa de la floración. Cabe destacar en la especie *Elleanthus aurantiacus*, ninguno de los homólogos se expresa en botones florales, por lo que es probable que estos genes estén más relacionados con la transición reproductiva que con la identidad del meristema floral.

Por otra parte, las copias pertenecientes al linaje *OrchAGL24/SVP2B* no se expresaron en ninguno de los tejidos analizados (fig. 6). Es probable que estos genes se estén expresando en tejidos vegetativos no evaluados en este estudio o en estadios del desarrollo distintos a los muestreados, como sucede en otras orquídeas reportadas (Lin et al., 2016). Adicionalmente, nuestros análisis de secuencias señalan que las copias del linaje *OrchAGL24/SVP2B* presentan variaciones importantes a nivel de secuencia que podrían estar asociados a variaciones en la expresión (fig. 5). Una de estas variaciones es el cambio Glu-64 (E) a Gln-64 (Q), posición que parece ser importante en la función de los genes *AGL24/SVP* (Liu et al., 2018). Es posible que este cambio posicional esté relacionado

con los cambios en la expresión y función de este linaje de genes. También fue posible identificar que estas secuencias presentan codones de parada prematuros o son secuencias incompletas, por lo que es probable que estas copias estén siendo sujetas a eventos de pseudogenización como consecuencia, su falta de expresión.

Finalmente, los miembros del clado *MonAGL24/SVP1* no poseen reportes de expresión ni función en monocotiledóneas. Nuestros análisis resaltan que estos genes se mantienen transcripcionalmente activos en el meristema vegetativo en las dos especies analizadas y presentan expresión adicional en tejidos reproductivos en *Cattleya trianae* (fig. 6). Esta expresión concuerda con los reportes de expresión de *SVP* de *A. thaliana* (Hartmann et al., 2000). Nuestros análisis de secuencias muestran que los genes pertenecientes al linaje *MonAGL24/SVP1* presentan una alta similitud en el motivo Val-Leu-Glu-Arg (VLER) de las posiciones 65-68 de la copia represora *SVP* y no con la copia promotora *AGL24* (fig. 5). Es probable entonces que estos genes estén involucrados en la regulación negativa de la transición floral y el desarrollo de los órganos florales. Sin embargo, estudios a nivel funcional son necesarios para verificar dichas hipótesis.

Los genes *AGL24* son el resultado de una neofuncionalización en eudicotiledóneas y los genes previos a la duplicación conservan la función plesiomorfica de *SVP*.

Los genes *AGL24* y *SVP* son el resultado de una duplicación previa a la diversificación de las eudicotiledóneas (fig 2; Liu et al., 2018). Este mismo linaje de genes se ha diversificado independientemente en las monocotiledóneas, con al menos dos clados independientes y particularmente en orquídeas que cuenta con tres clados de genes *AGL24/SVP*. Estos homólogos en monocotiledóneas muestran similitud en expresión y en secuencia a las copias *SVP* de eudicotiledóneas (fig. 5 y 6; Trevaskis et al., 2007; Lee et al., 2012). Estudios a nivel de función y expresión de miembros pertenecientes al clado *AGL24* resaltan su rol promotor de la floración (Yu et al., 2002; Ramamoorthy et al., 2013; Li et al., 2016). Por otra parte, los genes pertenecientes al clado *SVP* son represores de la floración y partícipes activos en la formación adecuada de botones florales (Hartmann et al., 2000; Brill & Watson., 2004; Gregis et al., 2006; Gregis et al., 2008). Adicionalmente, estudios en otras eudicotiledóneas como *Solanum lycopersicum* destacan la función de *JOINTLESS* en la regulación el desarrollo de la hoja y la zona de abscisión, además de la regulación del tiempo de floración (Mao et al., 2000). En monocotiledóneas del orden Poales, estudios de función y expresión indican que los genes *AGL24/SVP* están involucrados en la represión

de la floración (Kane et al., 2007; Lee et al., 2012). Por ejemplo, ensayos de unión *in vitro* y análisis de expresión de *TaVRT2*, un homólogo de *AGL24/SVP* en *Triticum aestivum*, mostraron que este gen se une al motivo CArG del promotor de la floración *TaVRN1* y reprime su actividad (Kane et al., 2007). Por otra parte, la sobreexpresión de las copias *OsMADS47* y *OsMADS22* de *Oryza sativa*, en *Arabidopsis thaliana* resulta en la formación anormal del primer y segundo verticilo floral; ya que presentan caracteres vegetativos que indican que la identidad floral no está completamente establecida (Fornara et al., 2008). Incluso *OsMADS55* genera un retraso en la inducción de la floración (Lee et al., 2012). Por otra parte, la expresión de los homólogos *HvBM1* y *HvBM10* de *Hordeum vulgare* en *A. thaliana* resulta en anormalidades florales similares a las causadas por la expresión ectópica de *SVP*, tales como la conversión de pétalos y sépalos a estructuras con forma de hoja, e incluso reversiones florales (formación de inflorescencias dentro de las flores) (Trevaskis et al., 2007). Adicionalmente, nuestros análisis de proteicos resaltan mayor similitud en secuencia entre los linajes *MonAGL24/SVP1-2* con *SVP*, especialmente en los motivos y posiciones indicadas como importantes para la diferenciación funcional entre los parálogos *AGL24* y *SVP* (fig. 5). Por ejemplo, el motivo ILGR está conservado solo entre miembros del clado *AGL24* de eudicotiledóneas y nunca está presente en proteínas de monocotiledóneas. Con lo anterior, es posible hipotetizar que genes homólogos *AGL24/SVP* en plantas por fuera de eudicotiledóneas centrales pueden desempeñar funciones más similares a las de *SVP*, que incluyen la represión de la floración, el control de la identidad floral y el mantenimiento de funciones vegetativas (Mao et al., 2000; Fornara et al., 2008; Lee et al., 2012; Alter et al., 2016; Chen et al., 2017). Esto es consistente con los análisis de expresión en otras monocotiledóneas no-Poales que muestra tendencias marcadas en la formación de botones florales y en porciones vegetativas (fig. 6; Lin et al., 2016; Koh et al., 2017). De ser corroboradas estas hipótesis funcionales, es posible que los ortólogos de *SVP* en eudicotiledóneas conserven la función ancestral de mantener porciones vegetativas de la planta, así como la formación de botones florales, mientras que su parálogo *AGL24* adquiere funciones nuevas asociadas con la promoción de la floración (Hartmann et al., 2000; Yu et al., 2002). En este escenario, ambos parálogos, *AGL24* y *SVP* conservan su función de control de la identidad del meristema floral, para la cual actuarían de forma redundante (Gregis et al., 2006).

Esta hipótesis de evolución funcional del linaje de genes *AGL24/SVP* es particularmente interesante debido a que otros genes *MADS-box* cercanos filogenéticamente han sido propuestos como represores de la floración vía vernalización, como es el caso de *FLOWERING LOCUS C (FLC)* en *Arabidopsis* (Sheldon et al., 1999; Michaels & Amasino., 1999). Los genes *FLC* solo se han encontrado

en eudicotiledóneas y Poales, y no están presentes en orquídeas (Ruelens et al., 2013; Chen et al., 2017; Ling et al., 2018; Jiao et al., 2019). Por el contrario, en la familia Orchidaceae y otras angiospermas de divergencia temprana si están presentes otros homólogos de genes *MADS-box* parálogos de los genes *FLC* como *AP1/FUL* y *AGL24/SVP* (fig. 1, Valoroso et al., 2019; Litt & Irish., 2003). Por lo anterior, es posible que homólogos del linaje *AGL24/SVP* quizás en compañía de homólogos de *VERNALIZATION2*, miembros del linaje *AP1/FUL*, tengan una función ancestral en la represión floral, en plantas que como las orquídeas carecen de represores canónicos como *FLC*.

CONCLUSION.

Los genes *AGL24/SVP* han diversificado separadamente entre los linajes de eudicotiledóneas, monocotiledóneas y angiospermas de divergencia temprana, presentando duplicaciones específicas dentro de cada uno de los linajes. En eudicotiledóneas se rastrean dos clados donde se encuentran las copias canónicas *AGL24* y *SVP* de *Arabidopsis thaliana*. El clado *AGL24* posee un mayor número de duplicaciones. Por otra parte, los genes *AGL24/SVP* de monocotiledóneas están más diversificados en número de copias, con dado un mayor número de eventos de duplicación. Los análisis proteicos y de expresión en especies de orquídeas neotropicales selectas, así como los estudios funcionales previos fuera de la especie modelo *A. thaliana* sugieren que la promoción de la floración es el resultado de una neofuncionalización de los genes *AGL24* en eudicotiledóneas, mientras los genes pertenecientes al clado *SVP* como aquellos presentes por fuera de eudicotiledóneas conservan la función plesiomorfica relacionada con el mantenimiento de estructuras vegetativas y el control de la identidad del meristema floral, sin embargo esta última es una función redundante entre *SVP* y *AGL24*. Es de resaltar que todas las hipótesis funcionales postuladas aquí requieren una validación mediante estudios funcionales en especies de orquídeas neotropicales.

AGRADECIMIENTOS

A mis asesoras por su apoyo, enseñanzas y dirección en mi proceso de formación como investigadora, así al grupo de investigación Evo-Devo en plantas de la Universidad de Antioquia. A mis amigos, a mi familia y a mi pareja por su apoyo incondicional. Finalmente, gracias a las entidades financiadoras: al Comité para el Desarrollo de la Investigación -CODI- (Proyecto 2017-17146), a la Estrategia de Sostenibilidad 2018–2019 de la Universidad de Antioquia y a la Convocatoria COLCIENCIAS 808-2018 (código 110180863819 CT 192-2019)

REFERENCIAS

- Abascal, F., Zardoya, R. & Telford, M. J. (2010). TranslatorX: multiple alignment of nucleotide sequences guided by amino acid translations. *Nucleic Acids Res*, 38 (Web Server):W7-13. Doi:10.1093/nar/gkq291
- Alter, P., Bircheneder, S., Zhou, L.Z., Schlüter, U., Gahrtz, M., Sonnewald, U. & Thomas Dresselhaus. (2016). Flowering Time-Regulated Genes in Maize Include the Transcription Factor ZmMADS1. *Plant Physiol*, 172(1):389–404. Doi.org/10.1104/pp.16.00285
- Altschul, S. F., Gish, W., Miller, W., Myers, E.W. & Lipman, D.J. (1990). Basic local alignment search tool. *J. Mol. Biol*, 215 (3): 403 - 410. Doi: 10.1016/S0022-2836(05)80360.
- Arango-Ocampo, C., González, F., Alzate, J. F. & Pabón-Mora, N. (2016). The developmental and genetic bases of apetalý in *Bocconia frutescens* (Chelidoniae: Papaveraceae). *Evodevo*, 7:16. Doi:602 10.1186/s13227-016-0054-6
- Bailey, T., Williams, N., Misleh, C. & Li, W. (2006). MEME: discovering and analyzing DNA and protein sequence motifs. *Nucleic Acids Res*, 34 (Web Server): W369-373. Doi: 10.1093/nar/gkl198
- Bailey, T., Johnson, J., Grant, C. & Noble, W. (2015). The MEME Suite. *Nucleic Acids Res*, 43(Web Server): W39-49. doi: 10.1093/nar/gkv416.
- Brill, E.M. & Watson, J.M. (2004). Ectopic expression of a *Eucalyptus grandis* SVP orthologue alters the flowering time of *Arabidopsis thaliana*. *Funct Plant Biol*, 31(3):217–224.
- Boss, P. K., Bastow, R. M., Mylne, J. S. & Dean, C. (2004). Multiple pathways in the decision to flower: enabling, promoting, and resetting. *Plant Cell*, 16 (Suppl): S18-S31. Doi: 10.1105/tpc.015958
- Chen, F., Zhang, X., Liu, X. & Zhang, L. (2017). Evolutionary Analysis of MIKCC-Type MADS-Box Genes in Gymnosperms and Angiosperms. *Front. Plant Sci*, 8 (895). Doi.org/10.3389/fpls.2017.00895
- Ciannamea, S., Kaufmann, K., Frau, M., Tonaco, I.A., Petersen, K., Nielsen, K.K., Angenent, G.C. & Immink, R.G. (2006). Protein interactions of MADS box transcription factors involved in flowering in *Lolium perenne*. *J. Exp. Bot*, 57: 3419–3431. Doi: 10.1093/jxb/erl144
- Davis, B., Egea-Cortines, M., de Andrade Silva, E., Saedler, H. & Sommer, H. (1996). Multiple interactions amongst floral homeotic MADS box proteins. *EMBO J*, 15(16):4330-4343.
- Duan K., Li, L., Hu, P., Xu, S.P., Xu, Z.H. & Xue, H.W. (2006) A brassinolide-suppressed rice MADS-box transcription factor, OsMDP1, has a negative regulatory role in BR signaling. *Plant J*, 47(4):519-531. Doi: 10.1111/j.1365-313X.2006.02804.x

- Fornara, F., Gregis, V., Pelucchi, N., Colombo, L. & Kater, M. (2008). The rice StMADS11-like genes OsMADS22 and OsMADS47 cause floral reversions in Arabidopsis without complementing the *svp* and *agl24* mutants. *J. Exp. Bot.* 59(8): 2181-2190. Doi: 10.1093/jxb/ern083
- Gregis, V., Sessa, A., Colombo, L. & Kater, M. K. (2006). AGL24, SHORT VEGETATIVE PHASE, and APETALA1 Redundantly Control AGAMOUS during Early Stages of Flower Development in Arabidopsis. *Plant cell*, 18(6): 1373-1382. Doi:10.1105/tpc.106.041798.
- Gregis, V., Sessa, A., Colombo, L. & Kater, M. K. (2008). AGAMOUS-LIKE24 and SHORT VEGETATIVE PHASE determine floral meristem identity in Arabidopsis. *Plant J*,56(6):891-902. Doi:10.1111/j.1365-313X.2008.03648.x
- Harkess, A., Zhou, J., Xu, C., Bowers, J., Van der Hulst, R., Ayyampalayam, S., Mercati, F., Riccardi, P., McKain, M., Kakrana, A., Tang, H., Ray, J., Groenendijk, J., Arikiti, S., Mathioni, S., Nakano, M., Shan, H., Telgmann-Rauber, A., Kanno, A., Yue, Z., Chen, H., Li, W., Chen, Y., Xu, X., Zhang, Y., Luo, S., Chen, H., Gao, J., Mao, Z., Pires, J., Luo, M., Kudrna, D., Wing, R., Meyers, B., Yi, K., Kong, H., Lavrijsen, P., Sunseri, F., Falavigna, A., Ye, Y., Leebens-Mack, J. & Chen, G. (2017). The Asparagus Genome Sheds Light On The Origin And Evolution Of A Young Y Chromosome. *Nat. Commun*, 8 (1):1279. Doi: 10.1038/s41467-017-01064-8
- Hartmann, U., Höhmann, S., Nettesheim, K., Wisman, E., Saedler, H. & Huijser, P. (2000). Molecular cloning of *SVP*: a negative regulator of the floral transition in Arabidopsis. *Plant J*, 21(4):351-60.
- Hoang, D.T., Chernomor, O., von Haeseler, A., Minh, B.Q. & Vinh, L. S. (2018). UFBoot2: Improving the Ultrafast Bootstrap Approximation. *Mol. Biol. Evol.* 35(2):518-522. doi: 10.1093/molbev/msx281
- Jaillon, O., et al. (2007). The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla. *Nature*, 449(7161):463-467. Doi: 10.1038/nature06148
- Jiao, F., Pahwa, K., Manning, M., Dochy, N. & Geuten, K. (2019). Cold Induced Antisense Transcription of FLOWERING LOCUS C in Distant Grasses. *Front. Plant Sci*, 10:72. Doi: 10.3389/fpls.2019.00072.
- Jiménez, S., Lawton-Rauh, A., Reighard, G., Abbott, A. & Bielenberg, D. (2009). Phylogenetic analysis and molecular evolution of the dormancy associated MADS-box genes from peach. *BMC Plant Biol*, 9(81). Doi: 10.1186/1471-2229-9-81
- Kane, N.A., Agharbaoui, Z., Diallo, A.O., Adam, H., Tominaga, Y., Ouellet, F. & Sarhan, F. (2007). TaVRT2 represses transcription of the wheat vernalization gene TaVRN1. *Plant J*, 51(4):670-680. Doi:10.1111/j.1365-313X.2007.03172.x
- Katoh, K. & Standley, D.M. (2013). MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Mol Biol Evol*, 30(4):772-80. Doi: 10.1093/molbev/mst010.

- Kalyaanamoorthy, S., Minh, B., Wong, T. et al. (2017). ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nat Methods*, 14(6): 587–589. <https://doi.org/10.1038/nmeth.4285>.
- Koh, K., Lee, S., Chen, H., Chang, C. & Chan, M. (2017). Phalaenopsis flowering locus VE regulates floral organ maturation. *Plant Cell Rep*, 37(3):467-482. Doi: 10.1007/s00299-017-2243-8.
- Lee, S., Jeong D. H., & An G. (2008). A possible working mechanism for rice SVP-group MADS-box proteins as negative regulators of brassinosteroid responses. *Plant Signal Behav*, 3(7):471-474. Doi: 10.4161/psb.3.7.5677.
- Lee, J.H., Park, S.H. & Ahn, J.H. (2012). Functional conservation and diversification between rice OsMADS22/OsMADS55 and Arabidopsis SVP proteins. *Plant sci*, 185: 97-104. Doi: 10.1016/j.plantsci.2011.09.003
- Lee, H., Suh, S., Park, E., Cho, E., Ahn, J., Kim, S., Lee, J., Kwon, Y. & Lee, I. (2000). The AGAMOUS-LIKE 20 MADS domain protein integrates floral inductive pathways in Arabidopsis. *Genes Dev*, 14(18):2366-2376. Doi: 10.1101/gad.813600
- Levy, Y. & Dean, C. (1998). The Transition to Flowering. *Plant cell*, 10(12):1973-1990. Doi: 10.1105/tpc.10.12.1973.
- Li, D., Liu, C., Shen, L., Wu, Y., Chen, H., et al. (2008). A repressor complex governs the integration of flowering signals in Arabidopsis. *Dev. Cell*, 15(1):110-120. Doi: 10.1016/j.devcel.2008.05.002.
- Li, Y., Zhou, Y., Yang, W., Cheng, T., Wang, J. and Zhang, Q. (2005). Isolation and Functional Characterization Of SVP-Like Genes In Prunus Mume. *Sci. Hort*, 215:91-101.
- Liang, S., Ye, Q., Li, R., Leng, J., Li, M., Wang, X. & Li, H. (2012). Transcriptional Regulations on the Low-Temperature-Induced Floral Transition in an Orchidaceae Species, *Dendrobium nobile*: An Expressed Sequence Tags Analysis. *Comp Funct Genomics*, 2012(2012): 757801. Doi: 10.1155/2012/757801.
- Lin, C.S., Hsu, C.T., Liao, D.C., Chang, W.J., Chou, M.L., Huang, Y.T., Chen, J.J., W., Ko, S.S., Chan, M.T. & Shih, M.C. (2016). Transcriptome-wide analysis of the MADS-box gene family in the orchid *Erycina pusilla*. *Plant Biotechnol J*, 14(1):284-298. Doi: 10.1111/pbi.12383
- Ling, A.C., Rozano, L. & Abu Bakar, U.K. (2018). Isolation and phylogenetic characterisation of *LdSVP*, SHORT VEGETATIVE PHASE (SVP) homologous gene from *Lansium domesticum*. *J Trop. Agric*, 46(2):75-89.
- Litt, A. & Irish, V.F. (2003). Duplication and diversification in the APETALA1/FRUITFULL floral homeotic gene lineage: Implications for the evolution of floral development. *Genetics*, 165(2):821–33.

- Liu, C., Thong, Z. & Yu, H. (2009). Coming into bloom: the specification of floral meristems. *Development*, 136(20):3379-91. Doi: 10.1242/dev.033076.
- Liu, C., Chen, H., Er, H., Soo, H., Kumar, P., Han, J. et al. (2008). Direct interaction of AGL24 and SOC1 integrates flowering signals in Arabidopsis. *Development*, 135(8):1481-1491. Doi: 10.1242/dev.020255.
- Liu, X., Sun, Z., Dong, W., Wang, Z., & Zhang, L. (2018). Expansion and Functional Divergence of the SHORT VEGETATIVE PHASE (SVP) Genes in Eudicots. *Genome Biol. Evol*, 10(11):3026–3037. doi:10.1093/gbe/evy235
- Madrigal, Y., Alzate, J. F. & Pabón-Mora, N. (2017). Evolution and Expression Patterns of *TCP* Genes in Asparagales. *Frontiers in plant science*, 8(9). doi: 10.3389/fpls.2017.00009.
- Mao, L., Begum, D., Chuang, H.W., Budiman, M.A., Szymkowiak, E.J., Irish, E.E. & Wing, R.A. (2000). JOINTLESS is a MADS-box gene controlling tomato flower abscission zone development. *Nature*, 406(6798):910-913.
- Masiero, S., Li, M.A., Will, I., Hartmann, U., Saedler H, et al. (2004). INCOMPOSITA: MADS-box gene controlling prophyll development and floral meristem identity in *Antirrhinum*. *Dev*, 131:5981-5990.
- McKain, M., R. et al. (2016). A phylogenomic assessment of ancient polyploidy and genome evolution across the Poales. *Genome Biol Evol*, 8(4): 1150–1164. Doi: 10.1093/gbe/evw060.
- Michaels, S.D. & Amasino, R.M. (1999). FLOWERING LOCUS C encodes a novel MADS domain protein that acts as a repressor of flowering. *Plant Cell*, 11: 949–956.
- Michaels, S. D., Ditta, G., Gustafson-Brown, C., Pelaz, S., Yanofsky, M. & Amasino, R. M. (2003). AGL24 acts as a promoter of flowering in Arabidopsis and is positively regulated by vernalization. *Plant J*, 33(5):867-874. Doi: 10.1046/j.1365-313x.2003.01671.x
- Ming, L., Zhi, J. & Gen, C. (2016). Characterization and Expression Analysis of PtAGL24, a SHORT VEGETATIVE PHASE/AGAMOUS-LIKE 24 (SVP/AGL24)-Type MADS-Box Gene from Trifoliate. *Front Plant Sci*, 10 (1461). Doi: 10.3389/fpls.2016.00823
- Moon, J., Suh, S. S., 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(5):613-623. Doi: 10.1046/j.1365-313x.2003.01833.x
- Mouradov, A., Cremer, F. & Coupland, G. (2002). Control of flowering time: interacting pathways as a basis for diversity. *Plant Cell*, 14 Suppl., S111-S130. Doi: 10.1105/tpc.001362
- Nam, J., de Pamphilis, C.W., Ma, H. & Nei, M., (2003) Antiquity and evolution of the MADS-box gene family controlling flower development in plants. *Mol. Biol. Evol*, 20(9):1435-1447. Doi: 10.1093/molbev/msg152

- Ortiz-Ramírez, C. I., Plata-Arboleda, S. & Pabón-Mora, N. (2018). Evolution of genes associated with gynoecium patterning and fruit development in Solanaceae. *Ann. Bot.*, 121(6):1211-1230. doi: 10.1093/aob/mcy007
- Ospina-Zapata, D.A., Madrigal, Y., Alzate, J.F. & Pabón-Mora, N. Evolution and expression of reproductive transition regulatory genes FT/TFL1 with emphasis in selected Neotropical orchids. In prep.
- Pabón-Mora, N., Suárez-Barón, H., Ambrose, B. A. & González, F. (2015). Flower development and perianth identity candidate genes in the basal angiosperm *Aristolochia fimbriata* (Piperales: Aristolochiaceae). *Font. Plant. sci.*, 6: 1095. doi: 10.3389/fpls.2015.01095.
- Parcy, F. (2005). Flowering: a time for integration. *Int J Dev Biol.* 49(5-6):585-593. Doi: 10.1387/ijdb.041930fp
- Parenicova, L., de Folter, S., Kieffer, M., Horner, D.S., Favalli, C., Busscher, J., Cook, H.E., Ingram, R.M., Kater, M.M., Davies, B., Angenent, G.C. & Colombo, L. (2003). Molecular and phylogenetic analyses of the complete MADS-box transcription factor family in Arabidopsis: New openings to the MADS world. *Plant Cell*, 15(7):1538-1551. Doi: 10.1105/tpc.011544
- Peer, Y., Mizrahi, E. & Marchal, K. (2017). The evolutionary significance of polyploidy. *Nat. Rev. Genet.*, 18: 411–424. <https://doi.org/10.1038/nrg.2017.26>
- Peréz-Mesa, P., Ortíz-Ramírez, C.I., González, F. et al. (2020). Expression of gynoecium patterning transcription factors in *Aristolochia fimbriata* (Aristolochiaceae) and their contribution to gynostemium development. *EvoDevo*, 11(4). <https://doi.org/10.1186/s13227-020-00149-8>.
- Ramamoorthy, R., Phua, E., Lim, S., Tan, H. & Kumar, P. (2013). Identification and Characterization of *RcMADS1*, an *AGL24* Ortholog from the Holoparasitic Plant *Rafflesia cantleyi* Solms-Laubach (Rafflesiaceae). *PLOS ONE*, 8(6): e67243. Doi: 10.1371/journal.pone.0067243
- Riechmann, J.L., Wang, M. & Meyerowitz, E.M. (1996). DNA-binding properties of Arabidopsis MADS domain homeotic proteins APETALA1, APETALA3, PISTILLATA and AGAMOUS. *Nucleic Acids Res.*, 24(16):3134-3141. 10.1093/nar/24.16.3134
- Ruelens et al (2013). FLOWERING LOCUS C in monocots and the tandem origin of angiosperm-specific MADS-box genes. *Nat Commun*, 4:2280. Doi: 10.1038/ncomms3280.
- Salazar-Duque et al. Understanding the genetic bases of fleshy and dry fruits in the Rubiaceae. In prep
- Sentoku, N., Kato, H., Kitano, H. & Imai, R. (2005). OsMADS22, an STMADS11-like MADS-box gene of rice, is expressed in non-vegetative tissues and its ectopic expression induces spikelet meristem indeterminacy. *Mol Gen Genomics*, 273(1):1–9. Doi: 10.1007/s00438-004-1093-6

- Sheldon, C.C., Burn, J.E., Pérez, P.P., Metzger, J., Edwards, J.A., et al. (1999). The FLF MADS box gene: a repressor of flowering in Arabidopsis regulated by vernalization and methylation. *Plant Cell*, 11(3): 445–458. Doi: 10.1105/tpc.11.3.445
- Simpson, G.G. & Dean, C. (2002). Arabidopsis, the Rosetta stone of flowering time?. *Science*, 296(5566):285-289. Doi: 10.1126/science.296.5566.285
- Smaczniak, C., Immink, R., Angenent, G. & Kaufmann, K. (2012). Developmental and evolutionary diversity of plant MADS domain factors: insights from recent studies. *Development*, 139(17):3081-3098. Doi: 10.1242/dev.074674.
- Theißen, G., Becker, A., Di Rossa, A., Kanno, A., Kim, J.T., Münster, T., Winter, K.U. & Saedler, H. (2000). A short history of MADS-box genes in plants. *Plant Mol Biol*, 42(1):115-149.
- Thouet, J., Quinet, M., Lutts, S., Kinet, JM. & Perilleux, C. (2012) Repression of floral meristem fate is crucial in shaping tomato inflorescence. *PLoS One*, 7(2):31096. Doi:10.1371/journal.pone.0031096.
- Trevaskis, B., Tadege, M., Hemming, M.N., Peacock, W.J., Dennis, E.S., et al. (2007). Short Vegetative Phase-like MADS-box genes inhibit floral meristem identity in barley. *Plant Physiol*, 143(1):225-235. Doi: 10.1104/pp.106.090860
- Trifinopoulos, J., Nguyen L.T., von Haeseler A. & Minh B.Q. (2016). W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. *Nucleic Acids Res*, 8(44) (Web server):W232-5. Doi: 10.1093/nar/gkw256
- Torti, S. & Fornara, F. (2012). AGL24 acts in concert with SOC1 and FUL during Arabidopsis floral transition. *Plant Signal Behav*, 7(10):1251-1254. doi: 10.4161/psb.21552.
- Valoroso, M.C. Censullo, M.C. & Aceto, S. (2019). The MADS-box genes expressed in the inflorescence of *Orchis italica* (Orchidaceae). *Plos One*,14(3): e0213185. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213185>.
- Vandenbussche, M., Theissen, G., Van de Peer, Y. & Gerats, T. (2003). Structural diversification and neofunctionalization during floral MADS-box gene evolution by C-terminal frameshift mutations. *Nucleic Acids Res*, 31: 4401-4409.
- Wang, S., Xue, J., Ahmadi, N., Holloway, P., Zhu, F., Ren, X, & Zhang, X. (2014). Molecular characterization and expression patterns of PsSVP genes reveal distinct roles in flower bud abortion and flowering in tree peony (*Paeonia suffruticosa*). *Can. J. Plant Sci*, 94: 1181-1193. Doi: 10.4141/CJPS2013-360
- Yu, H., Xu, Y., Tan, E. & Kumar, P. (2002). AGAMOUS-LIKE 24, a dosage-dependent mediator of the flowering signals. *PNAS*, 99(25):16336-16341. Doi: 10.1073/pnas.212624599.

Zhang, G.Q., et al. (2016) The *Dendrobium catenatum* Lindl. genome sequence provides insights into polysaccharide synthase, floral development and adaptive evolution. *Sci. Rep.* 6(19029). <https://doi.org/10.1038/srep19029>

Zhang, G., Liu, K., Li, Z., Lohaus, R., Hsiao, Y., Niu, S., Wang, J., Lin, Y., Xu, Q., Chen, L., Yoshida, K., Fujiwara, S., Wang, Z., Zhang, Y., Mitsuda, N., Wang, M., Liu, G., Pecoraro, L., Huang, H., Xiao, X., Lin, M., Wu, X., Wu, W., Chen, Y., Chang, S., Sakamoto, S., Ohme-Takagi, M., Yagi, M., Zeng, S., Shen, C., Yeh, C., Luo, Y., Tsai, W., Van de Peer, Y. and Liu, Z. (2018). The *Apostasia* genome and the evolution of orchids. *Nature*, 549(7672): 379-383. Doi: 10.1038/nature23897.

TABLAS



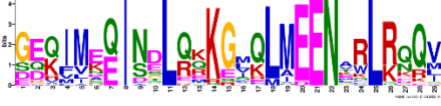
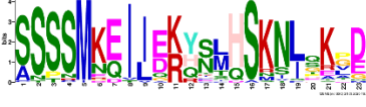


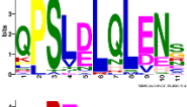
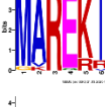

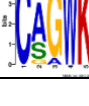
NUMERO DE MOTIVO	MOTIVO	E-VALUE
1		1.5e-1480
2		8.0e-950
3		3.7e-434
4		8.6e-329
5		4.3e-307
6		1.9e-136
7		1.5e-105
8		2.9e-096
9		1.5e-034
10		1.7e-025

Tabla 1. Motivos proteicos definidos a través de MEME para los homólogos AGL24/SPV analizados y sus respectivos *e-value*. El tamaño de letra indica el grado de conservación de cada aminoácido.

Especie	Nombre de la secuencia	Secuencia	Tm (°C)
<i>Cattleya trianae</i>	<i>Catr1SVPFwd</i>	GGTGAAGACCTCAATGGACT	58.4
<i>Cattleya trianae</i>	<i>Catr1SVPrev</i>	GCCTGAACATGAAAGCCCTA	58.4
<i>Cattleya trianae</i>	<i>Catr2SVPFwd</i>	CTGAGAGGAGAAGAAATTGA	54.3
<i>Cattleya trianae</i>	<i>Catr2SVPrev</i>	GACAACCCTAATTTTCAGAGA	54.3
<i>Cattleya trianae</i>	<i>Catr3SVPFwd</i>	GAAGCAAATCGCCAGCTGA	57.3
<i>Cattleya trianae</i>	<i>Catr3SVPrev</i>	GCACATGACAACCCTAATCT	56.4
<i>Elleanthus aurantiacus</i>	<i>Elle1SVPFwd</i>	CTACGGGCAAGCTCTTTGAC	58.4
<i>Elleanthus aurantiacus</i>	<i>Elle1SVPrev</i>	TCATTCTCGTACGGGTTTCC	58.4
<i>Elleanthus aurantiacus</i>	<i>Elle2/6/7SVPFwd</i>	TGGCGAGGGAGAAGATAAAG	58.4
<i>Elleanthus aurantiacus</i>	<i>Elle2SVPrev</i>	CCAGGTGTGAAATGTTGCTG	58.4
<i>Elleanthus aurantiacus</i>	<i>Elle3SVPFwd</i>	GAAGAGGAGGAGAGGGCTGT	62.5
<i>Elleanthus aurantiacus</i>	<i>Elle3/4/5SVP</i>	ATCTTAGAGATGTAATCTGAG	52.3
<i>Elleanthus aurantiacus</i>	<i>Elle4SVPFwd</i>	CTGTCTGATGAAAATTCT	47.0
<i>Elleanthus aurantiacus</i>	<i>Elle5SVPFwd</i>	TGGTGTCAACTTCAGTGGTAC	59.4
<i>Elleanthus aurantiacus</i>	<i>Elle6SVPrev</i>	TATTTTGCCTGGAGCTAG	51.6
<i>Elleanthus aurantiacus</i>	<i>Elle7SVPrev</i>	TGCGAATAATGCAAACAAACA	53.5

Tabla 2. *Primers* utilizados para análisis de expresión génica de homólogos *AGL24/SVP*. Fwd indica *primers* 5'-3'. Rev indica *primers* 3'-5'.

FIGURAS

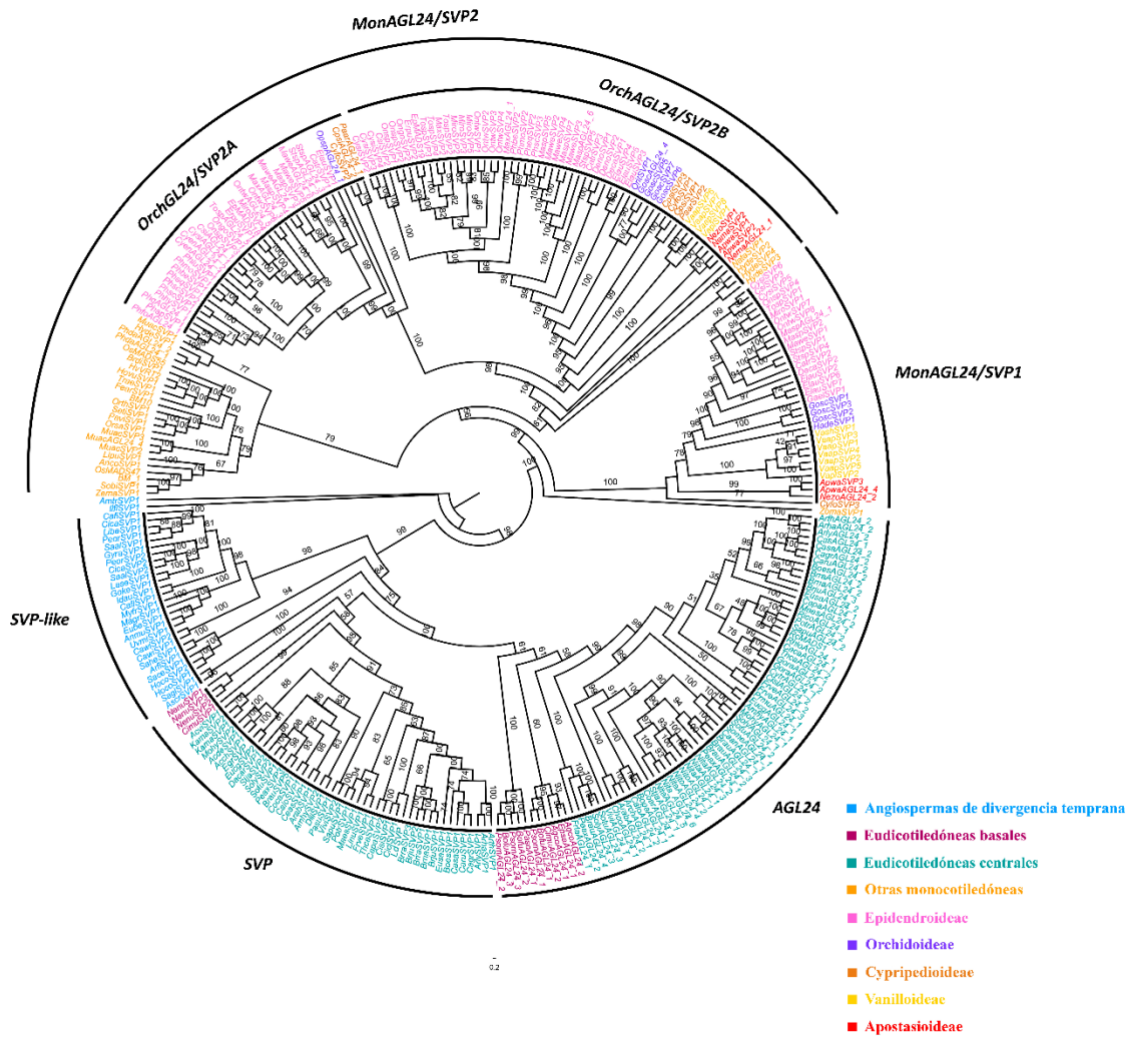


Figura 1. Hipótesis filogenética por maximum likelihood (ML) del linaje de genes *AGL24/SVP* de angiospermas. Los números en cada nodo indican los valores Ultrafast Bootstrap (UFBS). Los subclados siguen los nombres establecidos en Yu et al; 2002; Hartmann et al; 2000; Ramamoorthy et al., 2013; Sun et al., 2016. Los colores de los taxones corresponden a leyenda de la derecha. La escala del árbol es 0.2

- Angiospermas de divergencia temprana
- Eudicotiledóneas basales
- Eudicotiledóneas centrales

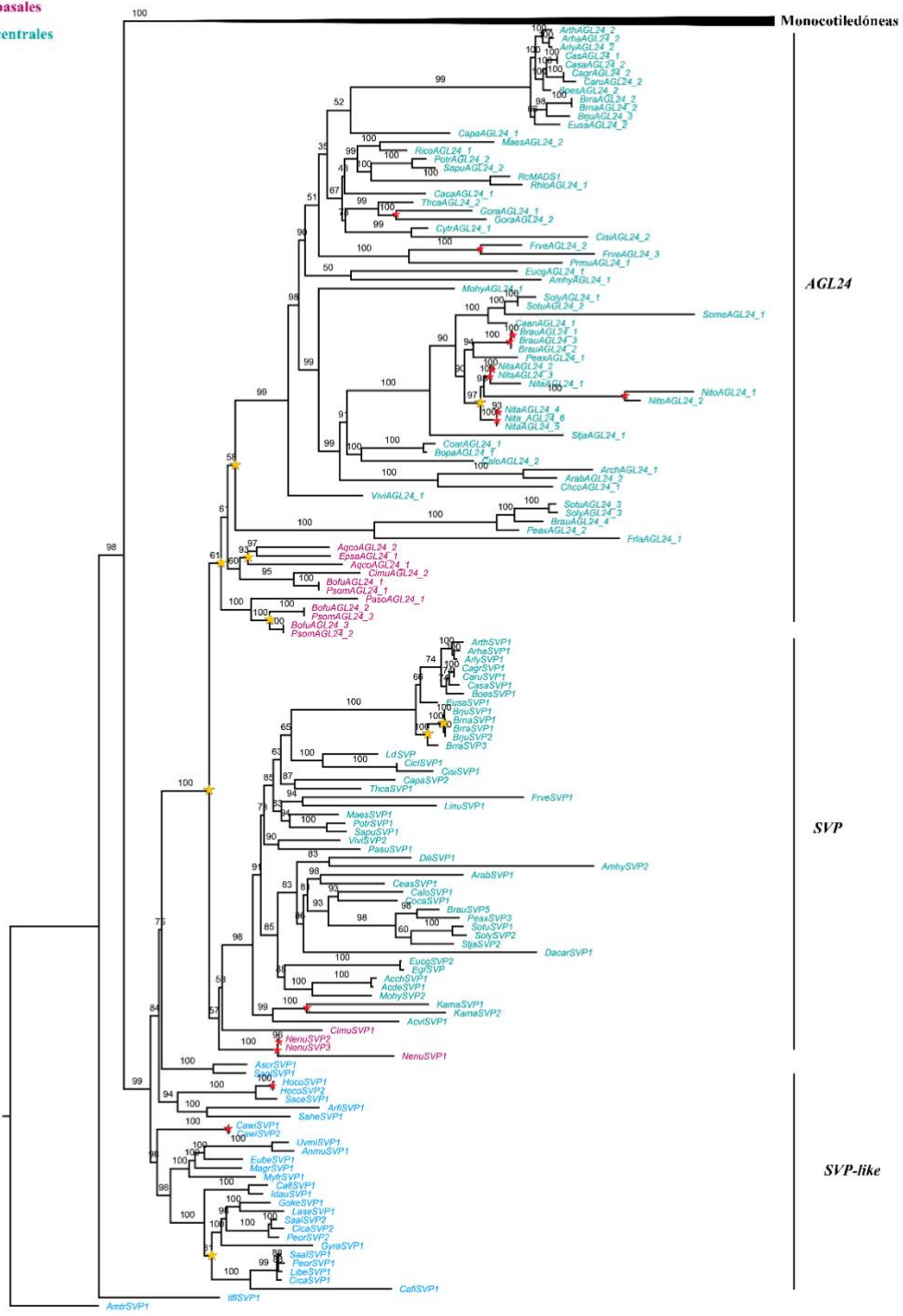


Figura 2. Hipótesis filogenética por ML de genes *AGL24/SVP* en eudicotiledóneas y angiospermas de divergencia temprana (Magnolideas + grado ANITA). Las estrellas amarillas indican eventos de duplicación a gran escala, las estrellas rojas representan duplicaciones especie-específicas. Los números en cada nodo indican los valores Ultrafast Bootstrap (UFBS). El clado colapsado corresponde a los genes *AGL24/SVP* presentes en monocotiledóneas (ver fig. 3). Los colores de los taxones corresponden a las convenciones en la leyenda de la izquierda. Escala: 0.2

- Angiospermas de divergencia temprana
- Otras monocotiledóneas
- Epidendroideae
- Orchidoideae
- Cypripedioideae
- Vanilloideae
- Apostasioideae

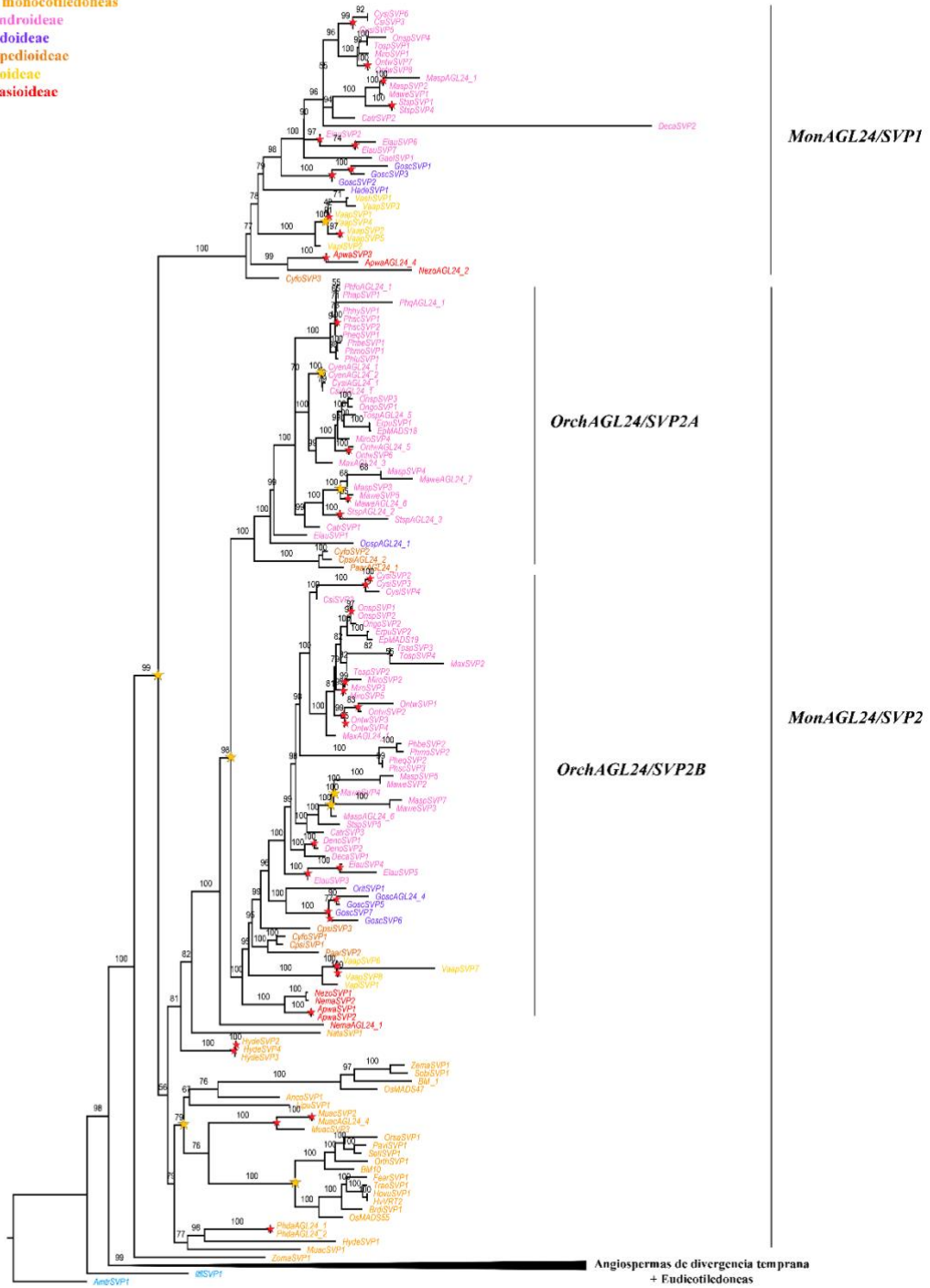
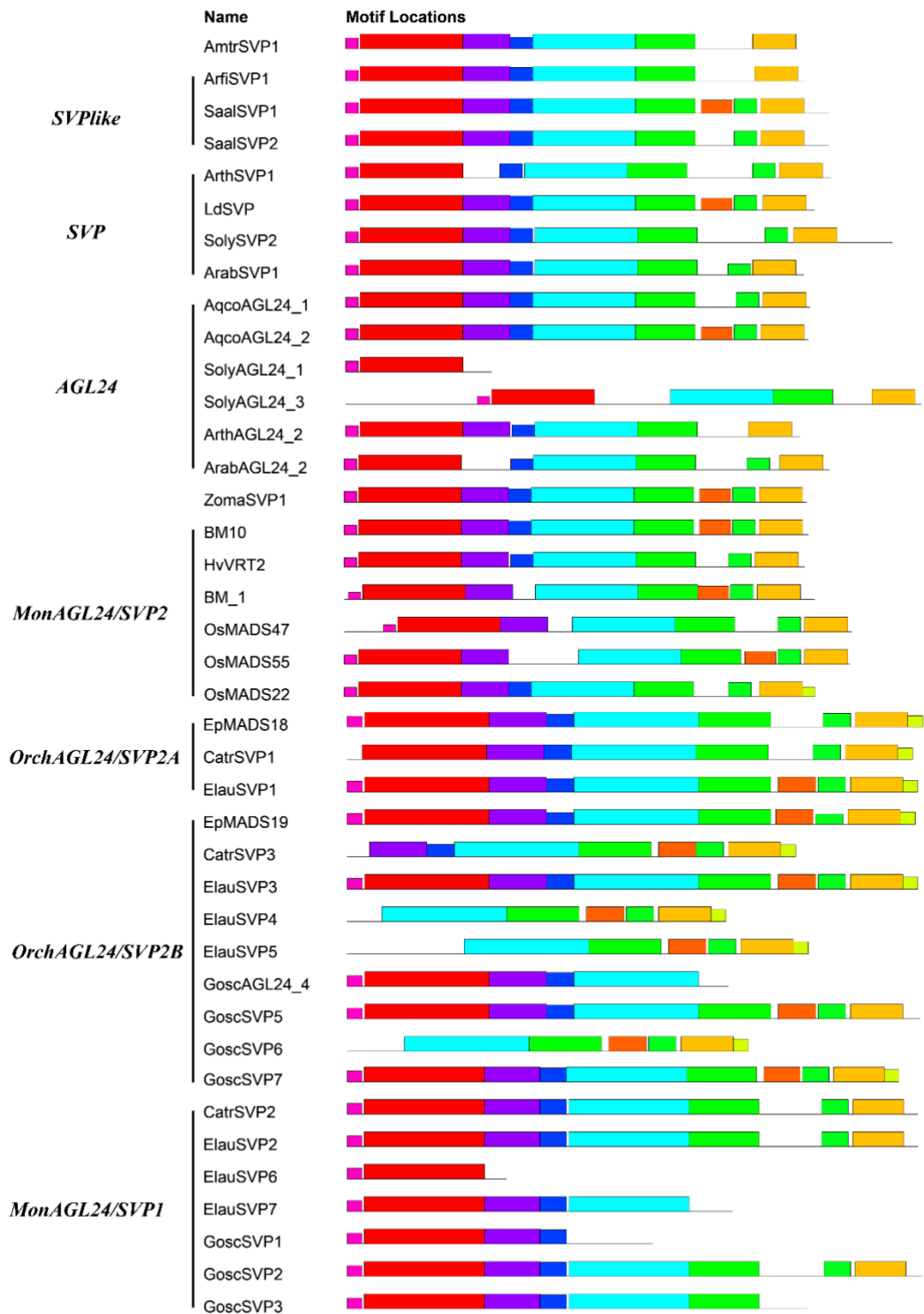


Figura 3. Hipótesis filogenética por ML de genes *AGL24/SVP* en monocotiledóneas. Las estrellas amarillas indican eventos de duplicación a gran escala, las estrellas rojas representan duplicaciones especie específicas. Los números en cada nodo indican los valores Ultrafast Bootstrap (UFBS). El clado colapsado corresponden a los genes homólogos *AGL24/SVP* presentes en eudicotiledóneas y angiospermas de divergencia temprana (Magnolideas + grado ANITA) (ver fig. 2). Los colores de los taxones corresponden a las convenciones en la leyenda. Escala: 0.2

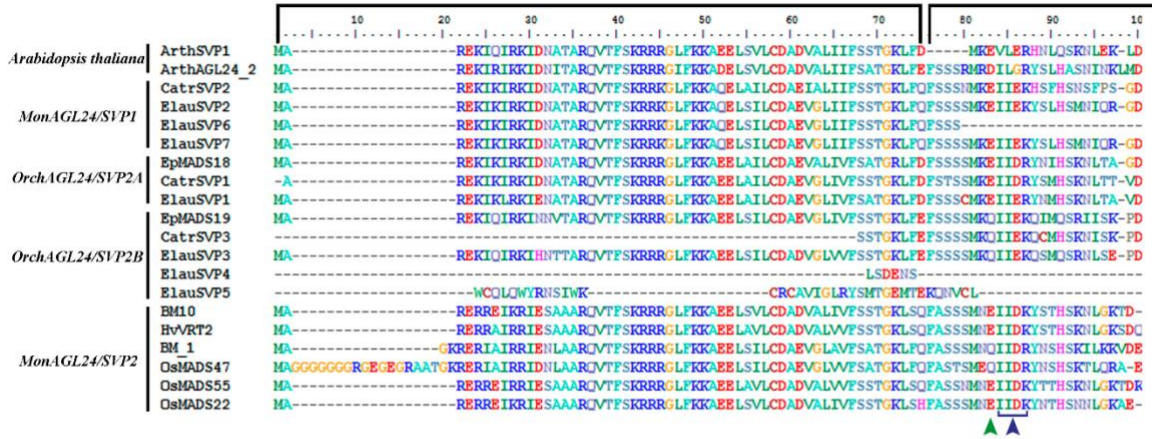


1. IKKIDNATARQVTFSKRRRGLFKKAEELSILCDAEVGLIIFSSTGKLFZF
2. BYARLSKQVAEATRQLRQMRGEELQGLTIEELQQLKLTLETGLSRVLERK
3. GEQIMEZINDLQKGMQLMEENARLRQQV
4. SSSSMKEIIEKYSLSHKNLQKGD
5. NSGNPPENDDSSTSLKLGLP
6. EDGQSSESVTN
7. QPSLDLQLENS
8. MAREKI
9. SKMGKQVVAESENVL
10. CAGWKE

Figura 4. Análisis con software MEME de motivos proteicos. El número y el color asignados a cada motivo se muestran en la parte inferior. Las secuencias correspondientes a cada motivo y su E-value están en la Tabla 1. AmtrSVP1: *Amborella trichopoda*; ArthAGL24_2 y ArathSVP1: AqcoAGL24_1 y AqcoAGL24_2: *Aquilegia coerulea*; *Arabidopsis thaliana*; ArfiSVP1: *Aristolochia fimbriata*; ArabSVP1 y ArabAGL24_2: *Artemisia absinthium*; BM10, HvVRT2 y BM_1: *Hordeum vulgare*; CatrSVP1, CatrSVP2, CatrSVP3: *Cattleya trianae*; ElauSVP1, ElauSVP2, ElauSVP3, ElauSVP4, ElauSVP5, ElauSVP6, ElauSVP7: *Eleocharis acicularis*; EpMADS18 y EpMADS19: *Erycina pusilla*; GoscSVP1, GoscSVP2, GoscSVP3, GoscAGL24_4, GoscSVP5, GoscSVP6, GoscSVP7: *Gomphichis scaposa*; LadoSVP1: *Lansium domesticum*; OsMADS47, OsMADS55 y OsMADS22: *Oryza sativa*; SaalSVP1 y SaalSVP2: *Sassafras albidum*; SolySVP2, SolyAGL24_1 y SolyAGL24_3: *Solanum lycopersicum*; ZomaSVP1: *Zostera marina*.

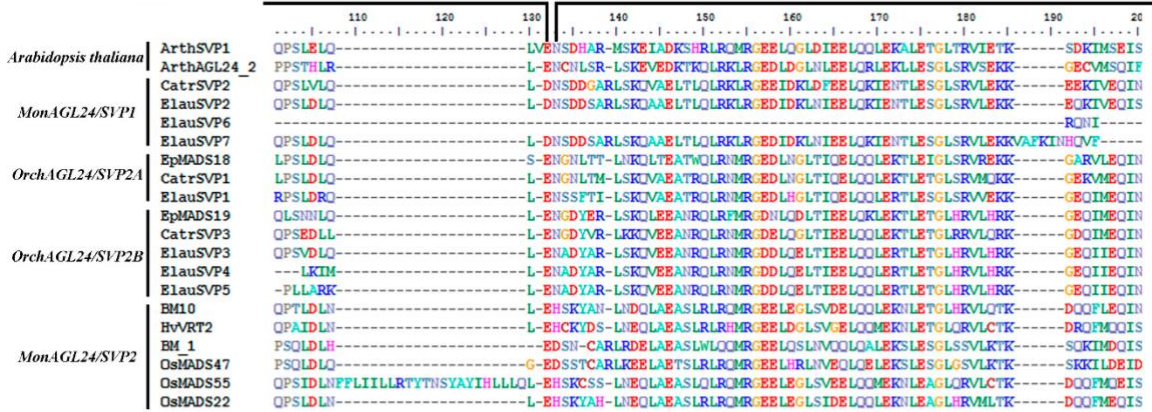
Dominio MADS-Box

Dominio I



Dominio I

Dominio K



C-Terminal

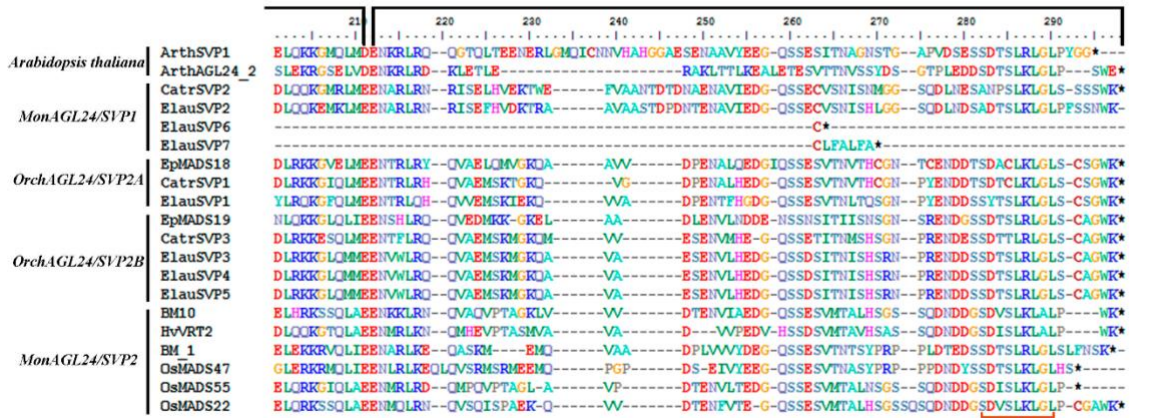


Figura 5. Comparación de secuencias *AGL24/SVP* en monocotiledóneas y los genes canónicos *AGL24* y *SVP* en *A. thaliana*. La flecha verde indica la posición Glu-64 (E) (Liu et al., 2018). La flecha azul indica las posiciones 65 a 68 del motivo Val-Leu-Glu-Arg (VLER) en *SVP* de *A. thaliana* (Wang et al., 2014; Hartmann et al., 2000). La flecha naranja indica las posiciones 223 a 2301 en *SVP* y 208 a 216 en *AGL24* con el motivo Ser-Asp-Thr-Ser-Leu-Lys-Leu-Gly-Leu (SDTSLKLG) conservados en la copia promotora (*AGL24*) y represora (*SVP*) de *A. thaliana* (Jiménez et al., 2009). En la parte superior las líneas negras señalan los dominios de las proteínas MICK. ArthAGL24_2 y ArathSVP1: *Arabidopsis thaliana*; BM10, HvVRT2 y BM_1: *Hordeum vulgare*; CatrSVP1, CatrSVP2, CatrSVP3: *Cattleya trianae*; ElauSVP1, ElauSVP2, ElauSVP3, ElauSVP4, ElauSVP5, ElauSVP6, ElauSVP7: *Eleocharis acicularis*; EpMADS18 y EpMADS19: *Erycina pusilla*; OsMADS47, OsMADS55 y OsMADS22: *Oryza sativa*.

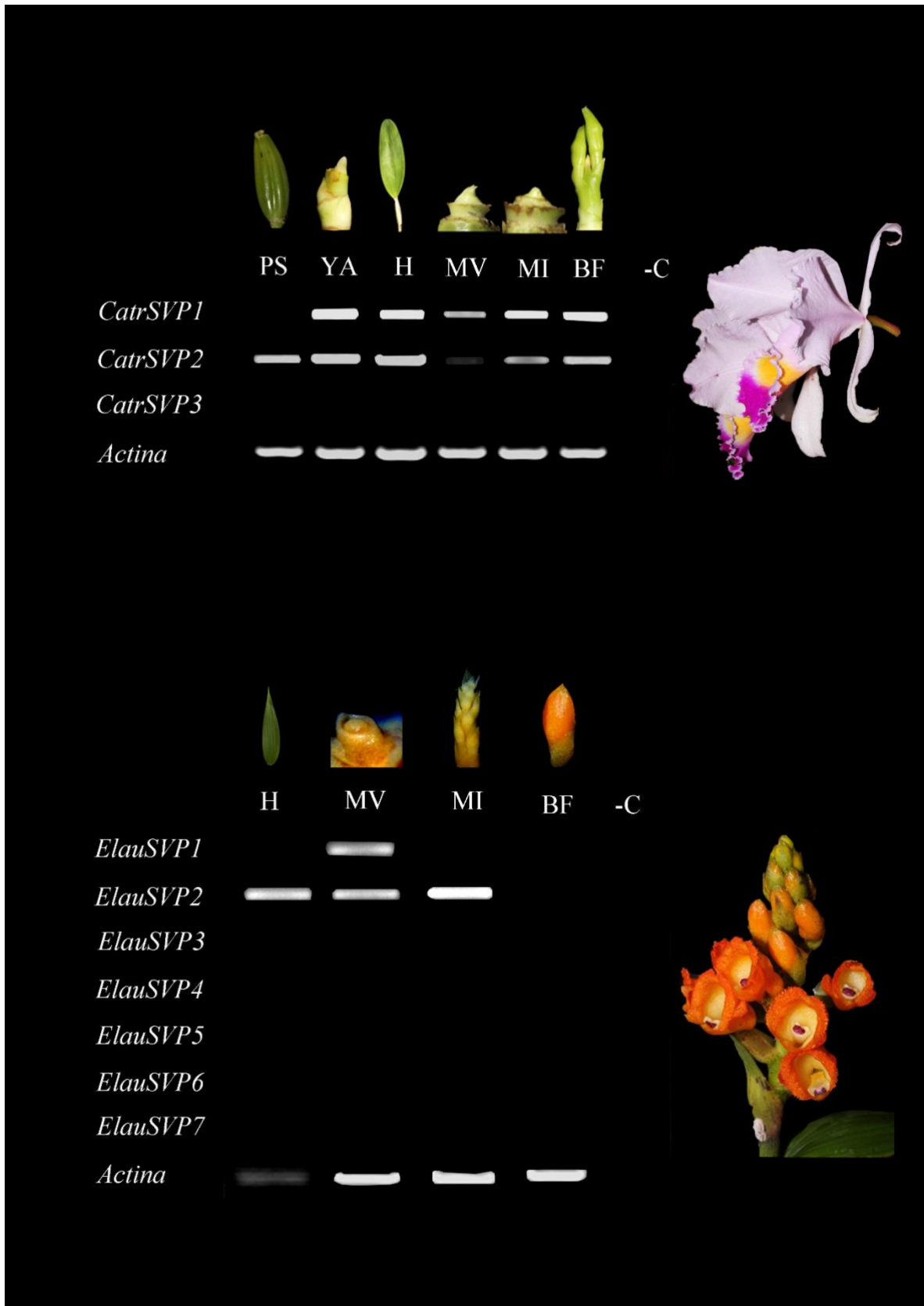


Figura 6. Análisis de expresión por RT-PCR en (A) *Cattleya trianae* y (B) *Elleanthus aurantiacus*. PS:

pseudobulbo, H: hoja; YA: yema axilar, MV: meristema vegetativo, MI: meristema de inflorescencia, BF: botón floral, –C: PCR sin cDNA agregado como control negativo. ACTINA es usado como control positivo.

ANEXOS

Anexo 1. Lista de secuencias utilizadas en este estudio.

Gene code	Locus	Data base	Especie	Familia
AcchSVP1	JF838216.1/AFA37967.1	NCBI/ENA	<i>Actinidia chinensis</i>	Actinidiaceae
AcdeSVP1	JF838212.1	NCBI	<i>Actinidia deliciosa</i>	Actinidiaceae
AcviSVP1	MAGPIE:avi_AVIRIIPC_Trinity--comp47793_c0_seq1	Phytometasyn	<i>Acacia victoriae</i>	Fabaceae
AmhyAGL24_1	AHYPO_015514	Phytozome	<i>Amaranthus hypochondriacus</i>	Amaranthaceae
AmhySVP2	AHYPO_018082	Phytozome	<i>Amaranthus hypochondriacus</i>	Amaranthaceae
AmtrSVP1	evm_27.model.AmTr_v1.0_scaffold00127.17	Phytozome	<i>Amborella trichopoda</i>	Amborellaceae
AncoSVP1	Aco027879.1	Phytozome	<i>Ananas comosus</i>	Bromeliaceae
AnmuSVP1	YZRI-2000583	OneKP	<i>Annona muricata</i>	Annonaceae
ApwaAGL24_4	AUTC025757	Orchidstra 2.0	<i>Apostasia wallichii</i>	Orchidaceae
ApwaSVP1	AUTC026121	Orchidstra 2.0	<i>Apostasia wallichii</i>	Orchidaceae
ApwaSVP2	AUTC026122	Orchidstra 2.0	<i>Apostasia wallichii</i>	Orchidaceae
ApwaSVP3	AUTC025758	Orchidstra 2.0	<i>Apostasia wallichii</i>	Orchidaceae
AqcoAGL24_1	Aqcoe6G153100.1	Phytozome	<i>Aquilegia coerulea</i>	Ranunculaceae
AqcoAGL24_2	Aqcoe5G160100.1	Phytozome	<i>Aquilegia coerulea</i>	Ranunculaceae
ArabAGL24_2	MAGPIE:aab_AABLE03RO_Trinity--comp1136_c1_seq1	Phytometasyn	<i>Artemisia absinthiumtines</i>	Asteraceae
ArabSVP1	MAGPIE:aab_AABLE03RO_Trinity--comp10698_c0_seq1	Phytometasyn	<i>Artemisia absinthiumtines</i>	Asteraceae
ArchAGL24_1	MAGPIE:ach_ACHFL1RO_Trinity--comp35737_c0_seq2	Phytometasyn	<i>Arnica chamissonis</i>	Asteraceae
ArfiSVP1	c448_g1_i1	Transcriptoma_EVO_DEVO	<i>Aristolochia fimbriata</i>	Aristolochiaceae
ArhaAGL24_2	Araha.3495s0009	Phytozome	<i>Arabidopsis halleri</i>	Brassicaceae
ArhaSVP1	Araha.14402s0004	Phytozome	<i>Arabidopsis halleri</i>	Brassicaceae

ArlyAGL24_2	AL7G28670	Phytozome	<i>Arabidopsis lyrata</i>	Brassicaceae
ArlySVP1	AL4G12080	Phytozome	<i>Arabidopsis lyrata</i>	Brassicaceae
ArthAGL24_2	AF005158.2	NCBI	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Brassicaceae
ArthSVP1	NM_001161056.1	NCBI	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Brassicaceae
AscrSVP1	WZFE-2192968	OneKP	<i>Ascarina rubricaulis</i>	Chloranthaceae
BM_1	AJ249142	NCBI	<i>Hordeum vulgare</i>	Poaceae
BM10	EF043040	NCBI	<i>Hordeum vulgare</i>	Poaceae
BoesAGL24_2	Bostr.7867s0261	Phytozome	<i>Boechera stricta</i>	Brassicaceae
BoesSVP1	Bostr.19427s0024	Phytozome	<i>Boechera stricta</i>	Brassicaceae
BofuAGL24_1	comp6294_c0_seq1	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Bocconia frutescens</i>	Papaveraceae
BofuAGL24_2	comp13869_c0_seq1	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Bocconia frutescens</i>	Papaveraceae
BofuAGL24_3	comp13869_c0_seq2	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Bocconia frutescens</i>	Papaveraceae
BopaAGL24_1	TRINITY_DN768_c0_g1_i1	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Borojoa patinoi</i>	Rubiaceae
BrauAGL24_1	TRINITY_DN30438_c0_g1_i1	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Brunfelsia australis</i>	Solanaceae
BrauAGL24_2	TRINITY_DN30438_c0_g1_i2	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Brunfelsia australis</i>	Solanaceae
BrauAGL24_3	TRINITY_DN30438_c0_g1_i3	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Brunfelsia australis</i>	Solanaceae
BrauAGL24_4	TRINITY_DN30438_c0_g1_i5	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Brunfelsia australis</i>	Solanaceae
BrauSVP5	TRINITY_DN75685_c0_g2_i1	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Brunfelsia australis</i>	Solanaceae
BrdiSVP1	HQ588326.1	NCBI	<i>Brachypodium distachyon</i>	Poaceae
BrjuAGL24_3	JQ906712.1	NCBI	<i>Brassica juncea</i>	Brassicaceae
BrjuSVP1	JQ316472.1	NCBI	<i>Brassica Juncea</i>	Brassicaceae
BrjuSVP2	KJ489427.1	NCBI	<i>Brassica juncea</i>	Brassicaceae
BrnaAGL24_2	JQ906711.1	NCBI	<i>Brassica napus</i>	Brassicaceae
BrnaSVP1	NM_001316084.1	NCBI	<i>Brassica napus</i>	Brassicaceae
BrraAGL24_2	Brara.A01460	Phytozome	<i>Brassica rapa</i>	Brassicaceae
BrraSVP1	Brara.K01613	Phytozome	<i>Brassica rapa</i>	Brassicaceae

BrraSVP3	AY356367.1	NCBI/ENA	<i>Brassica rapa cultivar Gwonsim</i>	Brassicaceae
CaanAGL24_1	CA04g16160	NCBI	<i>Capsicum annuum</i>	Solanaceae
CacaAGL24_1	KF918308.1	NCBI	<i>Carya cathayensis</i>	Juglandaceae
CafiSVP1	VYLQ-2004977	OneKP	<i>Cassytha filiformis</i>	lauraceae
CafiSVP1	FALI-2004753	OneKP	<i>Calycanthus floridus</i>	Calycanthaceae
CagrAGL24_2	Cagra.2171s0007	Phytozome	<i>Capsella grandiflora</i>	Brassicaceae
CagrSVP1	Cagra.1080s0011	Phytozome	<i>Capsella grandiflora</i>	Brassicaceae
CaloAGL24_2	MAGPIE:clo_CLOLF1VD_Trinity--comp1717_c0_seq1	Phytometasyn	<i>Catharanthus longifolius</i>	Apocynaceae
CaloSVP1	MAGPIE:clo_CLOLF1VD_Trinity--comp4231_c0_seq1	Phytometasyn	<i>Catharanthus longifolius</i>	Apocynaceae
CapaAGL24_1	evm.model.supercontig_21.11	Phytozome	<i>Carica papaya</i>	Caricaceae
CapaSVP2	evm.model.supercontig_55.31	Phytozome	<i>Carica papaya</i>	Caricaceae
CaruAGL24_2	Carubv10005653m.g	Phytozome	<i>Capsella rubella</i>	Brassicaceae
CaruSVP1	Carubv10023941m.g	Phytozome	<i>Capsella rubella</i>	Brassicaceae
CasaAGL24_2	XM_010440713.2	NCBI	<i>Camelina sativa</i>	Brassicaceae
CasAGL24_1	XM_010440712.2	Phytozome	<i>Camelina sativa</i>	Brassicaceae
CasaSVP1	XM_010430875.2	NCBI	<i>Camelina sativa</i>	Brassicaceae
CatrSVP1	c4504_g1_i1	Transcriptoma_EVO_DEVO	<i>Cattleya trianae</i>	Orchidaceae
CatrSVP2	c14951_g1_i1	Transcriptoma_EVO_DEVO	<i>Cattleya trianae</i>	Orchidaceae
CatrSVP3	c16495_g2_i1	Transcriptoma_EVO_DEVO	<i>Cattleya trianae</i>	Orchidaceae
CawiSVP1	DDEV-2020301	OneKP	<i>Canella winterana</i>	Canellaceae
CawiSVP2	SJEV-2006479	OneKP	<i>Canella winterana</i>	Canellaceae
CeasSVP1	MAGPIE:cas_CASRI1PC_Trinity--comp7248_c0_seq1	Phytometasyn	<i>Centella asiatica</i>	Apiaceae
ChcoAGL24_1	MAGPIE:cco_CCOFWIRO_Trinity--comp6430_c0_seq1	Phytometasyn	<i>Chrysanthemum coronarium</i>	Asteraceae
CicaSVP1	BCGB-2009000	OneKP	<i>Cinnamomum camphora</i>	Lauraceae
CicaSVP2	BCGB-2009885	OneKP	<i>Cinnamomum camphora</i>	Lauraceae
CiclSVP1	Ciclev10026457m.g	Phytozome	<i>Citrus Clementina</i>	Rutaceae
CimuAGL24_2	MAGPIE:cmu_CMUCC1PF_Trinity--comp29678_c0_seq1	Phytometasyn	<i>Cissampelos mucronata</i>	Menispermaceae
CimuSVP1	MAGPIE:cmu_CMUCC1PF_Trinity--comp19299_c0_seq1	Phytometasyn	<i>Cissampelos mucronata</i>	Menispermaceae

CisiAGL24_2	orange1.lg040972m.g	Phytozome	<i>Citrus siniensis</i>	Rutaceae
CisiSVP1	orange1.lg034384m.g	Phytozome	<i>Citrus siniensis</i>	Rutaceae
CoarAGL24_1	Cc10_g15850		<i>Coffea arabiga</i>	Rubiaceae
CocaSVP1	Cc07_g14150		<i>Coffea canephora</i>	Rubiaceae
CpsiAGL24_2	Unigene28373_Ch_fb	Orchidbase	<i>Cypripedium singchii</i>	Orchidaceae
CpsiSVP1	Unigene26044_Ch_fb	Orchidbase	<i>Cypripedium singchii</i>	Orchidaceae
CpsiSVP3	Unigene135377_Ch_fb	Orchidbase	<i>Cypripedium singchii</i>	Orchidaceae
CsiAGL24_1	Unigene11283_Cym_fb	Orchidbase	<i>Cymbidium sinense</i>	Orchidaceae
CsiSVP2	Unigene92434_Cym_fb	Orchidbase	<i>Cymbidium sinense</i>	Orchidaceae
CsiSVP3	Unigene16362_Cym_fb	Orchidbase	<i>Cymbidium sinense</i>	Orchidaceae
CyenAGL24_1	CETC019598	Orchidstra 2.0	<i>Cymbidium ensifolium</i>	Orchidaceae
CyenAGL24_2	CETC019599	Orchidstra 2.0	<i>Cymbidium ensifolium</i>	Orchidaceae
CyfoSVP1	CFTC023733	Orchidstra 2.0	<i>Cypripedium formosanum</i>	Orchidaceae
CyfoSVP2	CFTC003561	Orchidstra 2.0	<i>Cypripedium formosanum</i>	Orchidaceae
CyfoSVP3	CFTC006027	Orchidstra 2.0	<i>Cypripedium formosanum</i>	Orchidaceae
CysiAGL24_1	CSTC008516	Orchidstra 2.0	<i>Cymbidium sinense</i>	Orchidaceae
CysiSVP2	CSTC010824	Orchidstra 2.0	<i>Cymbidium sinense</i>	Orchidaceae
CysiSVP3	CSTC010822	Orchidstra 2.0	<i>Cymbidium sinense</i>	Orchidaceae
CysiSVP4	CSTC010823	Orchidstra 2.0	<i>Cymbidium sinense</i>	Orchidaceae
CysiSVP5	CSTC003713	Orchidstra 2.0	<i>Cymbidium sinense</i>	Orchidaceae
CysiSVP6	CSTC003712	Orchidstra 2.0	<i>Cymbidium sinense</i>	Orchidaceae
CytrAGL24_1	KX066065.1	NCBI	<i>Citrus trifoliata</i>	Rutaceae
DacarSVP1	DCAR_014188	Phytozome	<i>Daucus carota</i>	Apiaceae
DecaSVP1	Dca020215	Orchidbase	<i>Dendrobium catenatum</i>	Orchidaceae
DecaSVP2	Dca017346	Orchidbase	<i>Dendrobium catenatum</i>	Orchidaceae
DenoSVP1	DNTC002694	Orchidstra 2.0	<i>Dendrobium nobile</i>	Orchidaceae
DenoSVP2	DNTC008250	Orchidstra 2.0	<i>Dendrobium nobile</i>	Orchidaceae
DiliSVP1	Scaffold-EHNF-2002113	OneKP	<i>Dillenia indica</i>	Dilleniaceae
EgrSVP	NM_001302708.1/AY263809.1	NCBI/ENA	<i>Eucalyptus grandis</i>	Myrtaceae
ElauSVP1	TRINITY_DN15492_c0_g1_i3	Transcriptoma_EVO_DEVO	<i>Elleanthus aurantiacus</i>	Orchidaceae

ElauSVP2	TRINITY_DN16723_c0_g1_i2	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Elleanthus aurantiacus</i>	Orchidacea e
ElauSVP3	TRINITY_DN19646_c0_g1_i1/TRI NITY_DN19646_c0_g1_i4	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Elleanthus aurantiacus</i>	Orchidacea e
ElauSVP4	TRINITY_DN19646_c0_g1_i2f	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Elleanthus aurantiacus</i>	Orchidacea e
ElauSVP5	TRINITY_DN19646_c0_g1_i5	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Elleanthus aurantiacus</i>	Orchidacea e
ElauSVP6	TRINITY_DN16723_c0_g1_i1	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Elleanthus aurantiacus</i>	Orchidacea e
ElauSVP7	TRINITY_DN16723_c0_g1_i3	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Elleanthus aurantiacus</i>	Orchidacea e
EpMADS18	KJ002743.1	Genbank	<i>Erycina pusilla</i>	Orchidacea e
EpMADS19	KJ002744.1	Genbank	<i>Erycina pusilla</i>	Orchidacea e
EpsaAGL24_1	KX250266.1	NCBI	<i>Epimedium sagittatum</i>	Berberidace ae
ErpuSVP1	EPTC010434	Orchidstra 2.0	<i>Erycina pusilla</i>	Orchidacea e
ErpuSVP2	EPTC076719	Orchidstra 2.0	<i>Erycina pusilla</i>	Orchidacea e
EubeSVP1	DHPO-2076286	OneKP	<i>Eupomatia bennettii</i>	Eupomatiac eae
EucgAGL24_1	Eucgr.F02146	Phytozome	<i>Eucalyptus grandis</i>	Myrtaceae
EucgSVP2	Eucgr.I00556	Phytozome	<i>Eucalyptus grandis</i>	Myrtaceae
EusaAGL24_2	Thhalv10026757m.g	Phytozome	<i>Eutrema salsugineum</i>	Brassicacea e
EusaSVP1	Thhalv10000308m.g	Phytozome	<i>Eutrema salsugineum</i>	Brassicacea e
FearSVP1	HM439237.1	NCBI	<i>Festuca arundinacea</i>	Poaceae
FrlaAGL24_1	WPYJ-2000715	OneKP	<i>Frankena laevis</i>	Frankeniace eae
FrveAGL24_2	mrna12120.1-v1.0-hybrid	Phytozome	<i>Fragaria vesca</i>	Rosaceae
FrveAGL24_3	mrna03748.1-v1.0-hybrid	Phytozome	<i>Fragaria vesca</i>	Rosaceae
FrveSVP1	mrna20808.1-v1.0-hybrid	Phytozome	<i>Fragaria vesca</i>	Rosaceae
GaelSVP1	GETC018425	Orchidstra 2.0	<i>Gastrodia elata</i>	Orchidacea e
GokeSVP1	MAQO-2117475	OneKP	<i>Gomortega keule</i>	Gomortega ceae
GoraAGL24_1	Gorai.010G035000	Phytozome	<i>Gossypium raimondii</i>	Malvaceae
GoraAGL24_2	Gorai.002G142700	Phytozome	<i>Gossypium raimondii</i>	Malvaceae
GoscAGL24_4	TRINITY_DN23411_c0_g1_i1/TRI NITY_DN23411_c0_g1_i8	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Gompichis scaposa</i>	Orchidacea e

GoscSVP1	TRINITY_DN21549_c0_g1_i1	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Gompichis scaposa</i>	Orchidaceae
GoscSVP2	TRINITY_DN21549_c0_g1_i2	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Gompichis scaposa</i>	Orchidaceae
GoscSVP3	TRINITY_DN21549_c0_g1_i3	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Gompichis scaposa</i>	Orchidaceae
GoscSVP5	TRINITY_DN23411_c0_g1_i4/TRINITY_DN23411_c0_g1_i7/TRINITY_DN23411_c0_g1_i13	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Gompichis scaposa</i>	Orchidaceae
GoscSVP6	TRINITY_DN23411_c0_g1_i9	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Gompichis scaposa</i>	Orchidaceae
GoscSVP7	TRINITY_DN23411_c0_g1_i10/TRINITY_DN23411_c0_g1_i14	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Gompichis scaposa</i>	Orchidaceae
GyraSVP1	BSVG-2004805	OneKP	<i>Gyrocarpus americanus</i>	Hernandiaceae
HadeSVP1	Unigene98913_Ha_fb	Orchidbase	<i>Habenaria delavayi</i>	Orchidaceae
HocoSVP1	CSSK-2008260	OneKP	<i>Houttuynia cordata</i>	Saururaceae
HocoSVP2	CSSK-2008261	OneKP	<i>Houttuynia cordata</i>	Saururaceae
HovuSVP1	AK356695.1	NCBI	<i>Hordeum vulgare subsp. vulgare</i>	Poaceae
HvVRT2	DQ201168	NCBI	<i>Hordeum vulgare</i>	Poaceae
HydeSVP1	c15987_g1_i1	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Hypoxis decumbens</i>	Hipoxidaceae
HydeSVP2	c26025_g1_i2	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Hypoxis decumbens</i>	Hipoxidaceae
HydeSVP3	c26025_g1_i1	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Hypoxis decumbens</i>	Hipoxidaceae
HydeSVP4	c26025_g1_i3	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Hypoxis decumbens</i>	Hipoxidaceae
IdauSVP1	WPHN-2053869	OneKP	<i>Idiospermum australiense</i>	Calycanthaceae
IlflSVP1	Scaffold-VZCI-2010522	OneKP	<i>Illicium floridanum</i>	Schisandraceae
KamaSVP1	Kalax.0018s0044	Phytozome	<i>Kalanchoe marnieriana</i>	Crassulaceae
KamaSVP2	Kalax.0064s0069	Phytozome	<i>Kalanchoe marnieriana</i>	Crassulaceae
LaseSVP1	WAIL-2015953	OneKP	<i>Laurelia sempervirens</i>	Atherospermataceae
LdSVP	KY404063.1	NCBI	<i>Lansium domesticum</i>	Meliaceae
LibeSVP1	KAYP-2042142	OneKP	<i>Lindera benzoin</i>	Lauraceae
LinuSVP1	Lus10025719.g	Phytozome	<i>Linum usitatissimum</i>	Linaceae

LipuSVP1	MF693882.1	NCBI	<i>Lilium pumilum</i>	Liliaceae
MaesAGL24_2	Manes.02G145300	Phytozome	<i>Manihot esculenta</i>	Euphorbiaceae
MaesSVP1	Manes.12G126800	Phytozome	<i>Manihot esculenta</i>	Euphorbiaceae
MagrSVP1	WBOD-2001561	OneKP	<i>Magnolia grandiflora</i>	Magnoliaceae
MaspAGL24_1	TRINITY_DN21795_c0_g1_i1	Transcriptoma_EVO_DEV_O	<i>Masdevalia coccinea</i>	Orchidaceae
MaspAGL24_6	TRINITY_DN29224_c0_g1_i2/TRINITY_DN29224_c0_g1_i5	Transcriptoma_EVO_DEV_O	<i>Masdevalia coccinea</i>	Orchidaceae
MaspSVP2	TRINITY_DN21795_c0_g1_i2	Transcriptoma_EVO_DEV_O	<i>Masdevalia coccinea</i>	Orchidaceae
MaspSVP3	TRINITY_DN24813_c0_g1_i1/TRINITY_DN24813_c0_g1_i3	Transcriptoma_EVO_DEV_O	<i>Masdevalia coccinea</i>	Orchidaceae
MaspSVP4	TRINITY_DN24813_c0_g1_i2/(TRINITY_DN24813_c0_g1_i4	Transcriptoma_EVO_DEV_O	<i>Masdevalia coccinea</i>	Orchidaceae
MaspSVP5	TRINITY_DN29224_c0_g1_i1	Transcriptoma_EVO_DEV_O	<i>Masdevalia coccinea</i>	Orchidaceae
MaspSVP7	TRINITY_DN29224_c0_g1_i3	Transcriptoma_EVO_DEV_O	<i>Masdevalia coccinea</i>	Orchidaceae
MaweAGL24_6	TRINITY_DN17872_c2_g1_i2	Transcriptoma_EVO_DEV_O	<i>Masdevallia wendlandiana</i>	Orchidaceae
MaweAGL24_7	TRINITY_DN17872_c2_g1_i3	Transcriptoma_EVO_DEV_O	<i>Masdevallia wendlandiana</i>	Orchidaceae
MaweSVP1	TRINITY_DN16586_c0_g1_i1	Transcriptoma_EVO_DEV_O	<i>Masdevallia wendlandiana</i>	Orchidaceae
MaweSVP2	TRINITY_DN17442_c1_g3_i1	Transcriptoma_EVO_DEV_O	<i>Masdevallia wendlandiana</i>	Orchidaceae
MaweSVP3	TRINITY_DN17442_c1_g3_i2	Transcriptoma_EVO_DEV_O	<i>Masdevallia wendlandiana</i>	Orchidaceae
MaweSVP4	TRINITY_DN17442_c1_g3_i3	Transcriptoma_EVO_DEV_O	<i>Masdevallia wendlandiana</i>	Orchidaceae
MaweSVP5	TRINITY_DN17872_c2_g1_i1	Transcriptoma_EVO_DEV_O	<i>Masdevallia wendlandiana</i>	Orchidaceae
MaxAGL24_1	TRINITY_DN9644_c0_g1_i2	Transcriptoma_EVO_DEV_O	<i>Maxilaria aurea</i>	Orchidaceae
MaxAGL24_3	TRINITY_DN16422_c0_g1_i1	Transcriptoma_EVO_DEV_O	<i>Maxilaria aurea</i>	Orchidaceae
MaxSVP2	TRINITY_DN9644_c0_g2_i1	Transcriptoma_EVO_DEV_O	<i>Maxilaria aurea</i>	Orchidaceae

MiroSVP1	TRINITY_DN365_c0_g1_i1	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Miltonia roezlii</i>	Orchidaceae
MiroSVP2	TRINITY_DN11271_c0_g1_i1	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Miltonia roezlii</i>	Orchidaceae
MiroSVP3	TRINITY_DN11271_c0_g1_i3/TRINITY_DN11271_c0_g1_i5	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Miltonia roezlii</i>	Orchidaceae
MiroSVP4	TRINITY_DN17202_c2_g4_i1	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Miltonia roezlii</i>	Orchidaceae
MiroSVP5	TRINITY_DN11271_c0_g1_i2	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Miltonia roezlii</i>	Orchidaceae
MohyAGL24_1	KX885001.1	NCBI	<i>Monotropa hypopitys</i>	Ericaceae
MohySVP2	KX885003.1	NCBI	<i>Monotropa hypopitys</i>	Ericaceae
MuacAGL24_4	GSMUA_Achr9G15180_001	Phytozome	<i>Musa acuminata</i>	Musaceae
MuacSVP1	GSMUA_Achr10T19290_001	Phytozome	<i>Musa acuminata</i>	Musaceae
MuacSVP2	GSMUA_Achr9T15180_001	Phytozome	<i>Musa acuminata</i>	Musaceae
MuacSVP3	GSMUA_Achr3T06800_001	Phytozome	<i>Musa acuminata</i>	Musaceae
MyfrSVP1	OBPL-2045341	OneKP	<i>Myristica fragrans</i>	Myristicaceae
NataSVP1	KF694986.1	NCBI	<i>Narcissus tazetta</i> var. <i>chinensis</i>	Amaryllidaceae
NemaAGL24_1	Unigene129973_Ne_fb	Orchidbase	<i>Neuwiedia malipoensis</i>	Orchidaceae
NemaSVP2	Unigene132156_Ne_fb	Orchidbase	<i>Neuwiedia malipoensis</i>	Orchidaceae
NenuSVP1	NW_010729087.1	NCBI	<i>Nelumbo nucifera</i>	Nelumbonaceae
NenuSVP2	XM_010256223.2	NCBI	<i>Nelumbo nucifera</i>	Nelumbonaceae
NenuSVP3	XM_010256222.2	NCBI	<i>Nelumbo nucifera</i>	Nelumbonaceae
NezoAGL24_2	NZTC020443	Orchidstra 2.0	<i>Neuwiedia zollingeri</i>	Orchidaceae
NezoSVP1	NZTC017508	Orchidstra 2.0	<i>Neuwiedia zollingeri</i>	Orchidaceae
Nita_AGL24_6	mRNA_90278_cds	Sol genomic network	<i>Nicotiana tabacum</i>	Solanaceae
NitaAGL24_1	mRNA_79554_cds	Sol genomic network	<i>Nicotiana tabacum</i>	Solanaceae
NitaAGL24_2	mRNA_79553_cds	Sol genomic network	<i>Nicotiana tabacum</i>	Solanaceae
NitaAGL24_3	mRNA_79552_cds	Sol genomic network	<i>Nicotiana tabacum</i>	Solanaceae
NitaAGL24_4	mRNA_90277_cds	Sol genomic network	<i>Nicotiana tabacum</i>	Solanaceae
NitaAGL24_5	mRNA_90279_cds	Sol genomic network	<i>Nicotiana tabacum</i>	Solanaceae
NitoAGL24_1	Noto_AWOL01S0039415.1	Sol genomic network	<i>Nicotiana otophora</i>	Solanaceae

NitoAGL24_2	Noto_AWOL01S0013422.1	Sol genomic network	<i>Nicotiana otophora</i>	Solanaceae
OngoSVP1	OGTC009658	Orchidstra 2.0	<i>Oncidium gower ramsey</i>	Orchidaceae
OngoSVP2	OGTC035614	Orchidstra 2.0	<i>Oncidium gower ramsey</i>	Orchidaceae
OnspSVP1	TRINITY_DN13407_c0_g1_i1	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Oncidium "Gower Ramsey"</i>	Orchidaceae
OnspSVP2	TRINITY_DN13407_c0_g1_i3	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Oncidium "Gower Ramsey"</i>	Orchidaceae
OnspSVP3	TRINITY_DN17989_c0_g1_i1/TRINITY_DN17989_c0_g1_i2/TRINITY_DN17989_c0_g1_i4/TRINITY_DN17989_c0_g1_i5/TRINITY_DN17989_c0_g1_i6	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Oncidium "Gower Ramsey"</i>	Orchidaceae
OnspSVP4	TRINITY_DN8350_c0_g1_i1	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Oncidium "Gower Ramsey"</i>	Orchidaceae
OntwAGL24_5	TRINITY_DN24269_c1_g2_i1	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Oncidium twinkle</i>	Orchidaceae
OntwSVP1	TRINITY_DN20295_c0_g1_i1	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Oncidium twinkle</i>	Orchidaceae
OntwSVP2	TRINITY_DN20295_c0_g1_i2/TRINITY_DN20295_c0_g1_i8	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Oncidium twinkle</i>	Orchidaceae
OntwSVP3	TRINITY_DN20295_c0_g1_i4	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Oncidium twinkle</i>	Orchidaceae
OntwSVP4	TRINITY_DN20295_c0_g1_i6/TRINITY_DN20295_c0_g1_i7	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Oncidium twinkle</i>	Orchidaceae
OntwSVP6	TRINITY_DN24269_c1_g2_i3/TRINITY_DN24269_c1_g2_i4	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Oncidium twinkle</i>	Orchidaceae
OntwSVP7	TRINITY_DN24881_c1_g2_i1	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Oncidium twinkle</i>	Orchidaceae
OntwSVP8	TRINITY_DN24881_c1_g2_i2	Transcriptoma_EVO_DEV O	<i>Oncidium twinkle</i>	Orchidaceae
OpspAGL24_1	OSTC006815	Orchidstra 2.0	<i>Ophrys sphegodes</i>	Orchidaceae
OritSVP1	OITC022790	Orchidstra 2.0	<i>Orchis italica</i>	Orchidaceae
OrsaSVP1	LOC_Os02g52340	Phytozome	<i>Oryza sativa</i>	Poaceae
OrthSVP1	Oropetium_20150105_04290	Phytozome	<i>Oropetium thomaeum</i>	Poaceae
OsMADS47	AY345222.1	NCBI	<i>Oryza sativa</i>	Poaceae
OsMADS55	AY345223.2	NCBI	<i>Oryza sativa</i>	Poaceae
PaarAGL24_1	Unigenel16504_Pa_fb	Orchidbase	<i>Paphiopedilum armeniacum</i>	Orchidaceae

PaarSVP2	Unigene9642_Pa_fb	Orchidbase	<i>Paphiopedilum armeniacum</i>	Orchidaceae
PasoAGL24_1	Scaffold-BMRX-2005841	OneKP	<i>Papaver somniferum</i>	Papaveraceae
PasuSVP1	KC847164.1	NCBI	<i>Paeonia suffruticosa</i>	Paeoniaceae
PaviSVP1	Pavir.J13837	Phytozome	<i>Panicum virgatum</i>	Poaceae
PeaxAGL24_1	Peaxi162Scf00454g00519.1	Sol genomic network	<i>Petunia axillaris</i>	Solanaceae
PeaxAGL24_2	Peaxi162Scf00299g00717.1	Sol genomic network	<i>Petunia axillaris</i>	Solanaceae
PeaxSVP3	Peaxi162Scf00191g00114.1	Sol genomic network	<i>Petunia axillaris</i>	Solanaceae
PeorSVP1	WIGA-2002212	OneKP	<i>Persea borbonia</i>	Lauraceae
PeorSVP2	WIGA-2016825	OneKP	<i>Persea borbonia</i>	Lauraceae
PhapSVP1	PATC127095	Orchidstra 2.0	<i>Phalaenopsis aphrodite</i>	Orchidaceae
PhbeSVP1	PBTC033220	Orchidstra 2.0	<i>Phalaenopsis bellina</i>	Orchidaceae
PhbeSVP2	PBTC035599	Orchidstra 2.0	<i>Phalaenopsis bellina</i>	Orchidaceae
PhdaAGL24_1	LOC103701802	NCBI	<i>Phoenix dactylifera</i>	Arecaceae
PhdaAGL24_2	XM_017841492.2	NCBI	<i>Phoenix dactylifera</i>	Arecaceae
PheqSVP1	PETC010228	Orchidstra 2.0	<i>Phalaenopsis equestris</i>	Orchidaceae
PheqSVP2	PETC005156	Orchidstra 2.0	<i>Phalaenopsis equestris</i>	Orchidaceae
PhfoAGL24_1	KM496334.1	NCBI	<i>Phalaenopsis aphrodite</i> subsp. <i>formosana</i>	Orchidaceae
PhhySVP1	MG560826.1	NCBI	<i>phalaenopsis hybrida</i>	Orchidaceae
PhluSVP1	PLTC020638	Orchidstra 2.0	<i>Phalaenopsis lueddemanniana</i>	Orchidaceae
PhmoSVP1	PMTC018026	Orchidstra 2.0	<i>Phalaenopsis modesta</i>	Orchidaceae
PhmoSVP2	PMTC002169	Orchidstra 2.0	<i>Phalaenopsis modesta</i>	Orchidaceae
PhqAGL24_1	Peq004061	Orchidbase	<i>Phalaenopsis equestris</i>	Orchidaceae
PhscSVP1	PSTC028329	Orchidstra 2.0	<i>Phalaenopsis schilleriana</i>	Orchidaceae
PhscSVP2	PSTC028328	Orchidstra 2.0	<i>Phalaenopsis schilleriana</i>	Orchidaceae
PhscSVP3	PSTC005537	Orchidstra 2.0	<i>Phalaenopsis schilleriana</i>	Orchidaceae
PotrAGL24_2	Potri.002G105600	Phytozome	<i>Populus trichocarpa</i>	Salicaceae
PotrSVP1	Potri.007G010800	Phytozome	<i>Populus trichocarpa</i>	Salicaceae
PrmuAGL24_1	NM_001293262.1	NCBI	<i>Prunus mume</i>	Rosaceae

PsomAGL24_1	comp6294_c0_seq1	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Papaver somniaferum</i>	Papaverace ae
PsomAGL24_2	comp13869_c0_seq1	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Papaver somniaferum</i>	Papaverace ae
PsomAGL24_3	comp13869_c0_seq3	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Papaver somniaferum</i>	Papaverace ae
RcMADS1	KC894756.1	NCBI	<i>Rafflesia cantleyi</i>	Rafflesiace ae
RhloAGL24_1	KF730022.1	NCBI	<i>Rhizanthus lowii</i>	Rafflesiace ae
RicoAGL24_1	29908.t000308	Phytozome	<i>Ricinus communis</i>	Euphorbiac eae
SaalSVP1	ABSS-2001574	OneKP	<i>Sassafras_al bidum</i>	Lauraceae
SaalSVP2	ABSS-2006412	OneKP	<i>Sassafras_al bidum</i>	Lauraceae
SaceSVP1	OPDF-2037543	OneKP	<i>Saururus cernuus</i>	Saururacea e
SaglSVP1	OSHQ-2005215	OneKP	<i>Sarcandra_gl abra</i>	Chlorantha ceae
SaheSVP1	TRINITY_DN19083_c0_g2_i1	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Saruma henryi</i>	Aristolochi aceae
SapuAGL24_2	SapurV1A.0004s1140	Phytozome	<i>Salix purpurea</i>	Salicaceae
SapuSVP1	SapurV1A.1777s0020	Phytozome	<i>Salix purpurea</i>	Salicaceae
SetiSVP1	Seita.1G328500	Phytozome	<i>Setaria italica</i>	Poaceae
SobiSVP1	Sobic.001G478400	Phytozome	<i>Sorghum bicolor</i>	Poaceae
SolyAGL24_1	Solyc04g076280.2	Sol genomic network	<i>Solanum lycopersicum</i>	Solanaceae
SolyAGL24_3	Solyc01g105800.2	Sol genomic network	<i>Solanum lycopersicum</i>	Solanaceae
SolySVP2	Solyc11g010570.1	Sol genomic network	<i>Solanum lycopersicum</i>	Solanaceae
SomeAGL24_1	Sme2.5_00886.1_g00016.1	AGL24	<i>Sol genomic network</i>	Solanum melongena
SotuAGL24_2	PGSC0003DMT400024247	Phytozome	<i>Solanum tuberosum</i>	Solanaceae
SotuAGL24_3	PGSC0003DMT400083739	Phytozome	<i>Solanum tuberosum</i>	Solanaceae
SotuSVP1	PGSC0003DMT400041773	Phytozome	<i>Solanum tuberosum</i>	Solanaceae
StjaAGL24_1	TRINITY_DN2770_c0_g2_i1	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Streptosolen jamesonii</i>	Solanaceae
StjaSVP2	TRINITY_DN6791_c0_g1_i1	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Streptosolen jamesonii</i>	Solanaceae
StspAGL24_2	TRINITY_DN31153_c0_g2_i1	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Stelis pusilla</i>	Orchidacea e
StspAGL24_3	TRINITY_DN31153_c0_g2_i2	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Stelis pusilla</i>	Orchidacea e

StspSVP1	TRINITY_DN31153_c0_g1_i1	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Stelis pusilla</i>	Orchidacea e
StspSVP4	TRINITY_DN31153_c0_g1_i2	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Stelis pusilla</i>	Orchidacea e
StspSVP5	TRINITY_DN38330_c1_g2_i1	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Stelis pusilla</i>	Orchidacea e
ThcaAGL24_2	Thecc1EG034501	Phytozome	<i>Theobroma cacao</i>	Malvaceae
ThcaSVP1	Thecc1EG000992	Phytozome	<i>Theobroma cacao</i>	Malvaceae
TospAGL24_5	TRINITY_DN17883_c4_g1_i1	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Tolumnia "Cherry red x Ralph yagi"</i>	Orchidacea e
TospSVP1	TRINITY_DN6964_c0_g1_i1	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Tolumnia "Cherry red x Ralph yagi"</i>	Orchidacea e
TospSVP2	TRINITY_DN11093_c0_g1_i3	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Tolumnia "Cherry red x Ralph yagi"</i>	Orchidacea e
TospSVP3	TRINITY_DN11093_c0_g1_i1	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Tolumnia "Cherry red x Ralph yagi"</i>	Orchidacea e
TospSVP4	TRINITY_DN11093_c0_g1_i2	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Tolumnia "Cherry red x Ralph yagi"</i>	Orchidacea e
TraeSVP1	AK333686.1	NCBI	<i>Triticum aestivum</i>	Poaceae
UvmiSVP1	PSJT-2036425	OneKP	<i>Uvaria microcarpa</i>	Annonacea e
VaapSVP1	TRINITY_DN39333_c2_g3_i1	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Vainilla aphylla</i>	Orchidacea e
VaapSVP2	TRINITY_DN39333_c2_g3_i2	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Vainilla aphylla</i>	Orchidacea e
VaapSVP3	TRINITY_DN39333_c2_g3_i4	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Vainilla aphylla</i>	Orchidacea e
VaapSVP4	TRINITY_DN39333_c2_g3_i8	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Vainilla aphylla</i>	Orchidacea e
VaapSVP5	TRINITY_DN39333_c2_g3_i12	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Vainilla aphylla</i>	Orchidacea e
VaapSVP6	TRINITY_DN39500_c3_g2_i1	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Vainilla aphylla</i>	Orchidacea e
VaapSVP7	TRINITY_DN39500_c3_g2_i2	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Vainilla aphylla</i>	Orchidacea e
VaapSVP8	TRINITY_DN39500_c3_g2_i3	Transcriptom a_EVO_DEV O	<i>Vainilla aphylla</i>	Orchidacea e

VaplSVP1	VPTC000101	Orchidstra 2.0	<i>Vanilla planifolia</i>	Orchidacea e
VaplSVP2	VPTC012554	Orchidstra 2.0	<i>Vanilla planifolia</i>	Orchidacea e
VashSVP1	Unigene119253_Va_fb	Orchidbase	<i>Vanilla shenzhenica</i>	Orchidacea e
ViviAGL24_1	GSVIVT01009171001	Phytozome	<i>Vitis vinifera</i>	Vitaceae
ViviSVP2	GSVIVT0100593400	Phytozome	<i>Vitis vinifera</i>	Vitaceae
ZemaSVP1	Zm00008a000561	Phytozome	<i>Zea mays</i>	Poaceae
ZomaSVP1	Zosma68g00830	Phytozome	<i>Zostera marina</i>	Zosteraceae