

옥수수 유전자 기능 분석을 위한 전사인자의 이해

문준철* · 김재윤** · 백성범*** · 권영업*** · 송기태**** · 이병무****†

*강원대학교 농업생명과학연구원, **고려대학교 생명과학대학 생명공학부,
농촌진흥청 국립식량과학원, *동국대학교 생명과학과

Transcription Factor for Gene Function Analysis in Maize

Jun-Cheol Moon*, Jae Yoon Kim**, Seong-Bum Baek***, Young-Up Kwon***, Kitae Song****, and Byung-Moo Lee****†

*Agriculture and Life Sciences Research Institute, Kangwon Nat'l Univ., Chuncheon 200-701, Korea

**College of Life Science and Biotechnology, Korea Univ., Seoul 136-713, Korea

***National Institute of Crop Science, RDA, Suwon 441-837, Korea

****Plant Molecular Genetic Lab., Dep. Of Life Science, Dongguk Univ.-Seoul, Seoul 100-715, Korea

ABSTRACT Transcription factors are essential for the regulation of gene expression in plant. They are binding to either enhancer or promoter region of DNA adjacent to the gene and are related to basal transcription regulation, differential enhancement of transcription, development, response to intercellular signals or environment, and cell cycle control. The mechanism in controlling gene expression of transcription can be understood through the assessment of the complete sequence for the maize genome. It is possible that the maize genome encodes 4,000 or more transcription factors because it has undergone whole duplication in the past. Previously, several transcription factors of maize have been characterized. In this review article, the transcription factors were selected using Pfam database, including many family members in comparison with other family and listed as follows: ABI3/VP1, AP2/EREBP, ARF, ARID, AS2, AUX/IAA, BES1, bHLH, bZIP, C2C2-CO-like, C2C2-Dof, C2C2-GATA, C2C2-YABBY, C2H2, E2F/DP, FHA, GARP-ARR-B, GeBP, GRAS, HMG, HSF, MADS, MYB, MYB-related, NAC, PHD, and WRKY family. For analyzing motifs, each amino acid sequence has been aligned with ClustalW and the conserved sequence was shown by sequence logo. This review article will contribute to further study of molecular biological analysis and breeding using the transcription factor of maize as a strategy for selecting target gene.

Keywords : maize, transcription factor, domain, motif, sequence logo

생물학적 진화의 기본 원칙 중 하나는 고등 생명체는 고대로부터 진화해 오면서 불가분하게 조절 유전자가 증가해 왔다. 계놈의 염기서열 분석의 결과로 정보를 처리하는 과정에서 유전자의 증가와 유기체의 복잡성 사이에는 양의 상관관계가 있음이 증명되었다. 단세포인 효모의 계놈은 신호의 전달과 전사의 역할을 하는 유전자가 계놈상에서 단지 12%를 포함(Mewes *et al.*, 1997)하는 반면에 애기장대 계놈은 염기서열 내에서 유전자의 20% 이상이 이러한 역할을 하는 단백질을 코딩하는 것으로 보인다(Bevan *et al.*, 1998). 생물학적 복잡성의 증가는 조절 유전자들의 특정 그룹의 형태와 그들의 확장과도 일치한다. 예를 들어 nuclear-receptor-gene 패밀리는 효모에서 존재하지만 고등생물 유기체에서 높게 나타난다(Clarke & Berg, 1998). 핵 수용체의 진화는 고등생물의 다세포화를 위한 세포내의 신호전달의 발달에 중요할 것으로 생각된다(Laudet *et al.*, 1992). 또한, 복합적인 구조는 초기 homeobox 유전자들의 증폭과 다양성에 의해 형성되며, 기능적으로 상호 연관되는 전사 조절자의 복잡한 조절 체계를 생성한다(Gellon & McGinnis, 1998).

서로 다른 생물학적 요구 사항을 충족하기 위해, 식물과 동물은 고유의 조절 기작으로 진화했다. 이는 MADS-box 인자에 의해 예시되는 것과 같이 식물에서 꽃과 기관을 결정하는 중요한 역할을 하는 새로운 조절자를 구성하기 위해 기존 요소로부터 기능적 도메인을 결합함으로써 발달되었다(Riechmann & Meyerowitz, 1997). 전사인자는 cellular process의 중요 조절자이며, 유기체의 복잡성은 많은 수의 전사인자를 필요로 한다. 식물에서 전사인자의 패밀리는

†Corresponding author: (Phone) +82-2-2260-3307 (E-mail) bmlee@dongguk.edu

<Received 23 September, 2013; Revised 21 January, 2014; Accepted 13 May, 2014>

100종 이상이 존재하며(Riechmann & Ratcliffe, 2000), 전사인자는 3~8 염기쌍 길이의 DNA 염기서열로 단백질의 특정 유형과 결합한다. 이런 요소들은 유전자의 프로모터나 다른 조절 지역에 분산되어 있다. 전사인자의 조절 단백질은 다른 전사인자와 협력 또는 전사인자의 발현을 긍정적 또는 부정적으로 조절하는 단계적인 유전자 조절 네트워크를 구성하며, 조절 모듈과 결합되었을 때 유전자 조절 네트워크를 특징 짓는 조절 모티프의 다양성을 형성한다(Babu *et al.*, 2004; Yu & Gerstein, 2006,). 많은 식물 계통의 정보와 유전체학, 네트워크 구성 도구의 발달은 복잡한 식물 유전자 조절 네트워크의 이해를 돕는다. 식물의 조절 네트

워크는 단계적으로 분리되는 피라미드 구조를 가지며, 상위 전사인자가 피라미드 구조의 상단에 위치하며 중앙에 위치하는 몇몇 전사인자를 직접적으로 조절한다. 피라미드의 하부에 위치하는 전사인자는 더 많은 cellular process를 수행하기 위한 구조 단백질과 효소를 조절하는 조절 단백질이지만 다른 전사인자의 발현을 조절하지는 않는다(Grotewold & Gray, 2009).

식물 계통의 상당 부분은 유전자 발현의 조절에 관여하며, DNA 결합 도메인을 포함하는 단백질의 연구를 위한 전사인자들은 모든 식물 유전자의 7%이상을 포함한다(Riechmann *et al.*, 2000; Riechmann & Ratcliffe, 2000). Palaniswamy

Table 1. Abbreviated name of proteins, domain ID, and description mentioned in this review, and numbers of amino acid sequence related with maize (<http://pfam.sanger.ac.uk/>).

Abbreviated name	Required Domain	Description	No. of sequence
ABI3/VP1	PF02362	B3 DNA binding domain	86
AP2/EREBP	PF00847	AP2 domain	168
ARF	PF06507	Auxin response factor	53
ARID	PF01388	ARID/BRIGHT DNA binding domain	10
AS2	PF03195	Protein of unknown function DUF260	33
AUX/IAA	PF02309	AUX/IAA family	113
BES1	PF05687	Plant protein of unknown function (DUF822)	7
bHLH	PF00010	Helix-loop-helix DNA-binding domain	159
bZIP	PF00170	bZIP transcription factor	177
C2C2-CO-like	PF06203	CCT motif	51
C2C2-Dof	PF02701	Dof domain, zinc finger	53
C2C2-GATA	PF00320	GATA zinc finger	35
C2C2-YABBY	PF04690	YABBY protein	25
C2H2	PF00096	Zinc finger, C2H2 type	26
E2F/DP	PF02319	E2F/DP family winged-helix DNA-binding domain	13
FHA	PF00498	FHA domain	10
GARP-ARR-B	PF00072	Response regulator receiver domain	64
GeBP	PF04504	Protein of unknown function, DUF573	26
GRAS	PF03514	GRAS family transcription factor	56
HMG	PF00505	HMG (high mobility group) box	25
HSF	PF00447	HSF-type DNA-binding	31
MADS	PF00319	SRF-type transcription factor (DNA-binding and dimerisation domain)	116
MYB	PF00249	two or more Myb domain	382
MYB-related	PF00249	one Myb domain	382
NAC	PF02365	No apical meristem (NAM) protein	102
PHD	PF00628	PHD-finger	54
WRKY	PF03106	WRKY DNA -binding domain	84

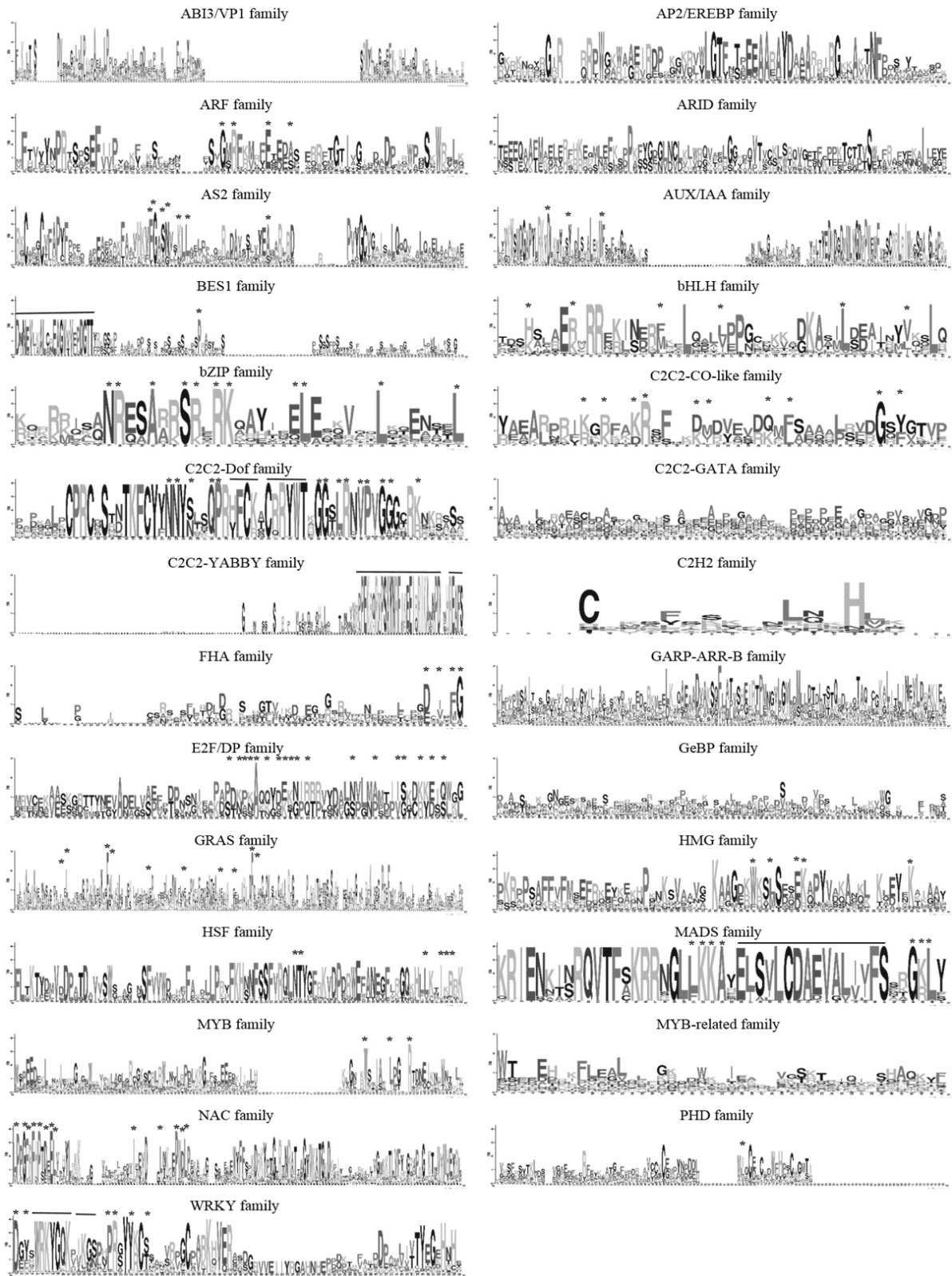


Fig. 1. Sequence logo of each domains. The profile is based on the full-length alignment of each all proteins from the Pfam database. Conserved amino acid sequences are indicated by star markers and black bars. Logos were generated using the WebLogo (<http://weblogo.berkeley.edu/logo.cgi>).

et al. (2006)에 따르면 애기장대에서 약1,770개의 전사인자가 확인되었고, 벼의 전사인자 데이터베이스(RiceTFDB)에는 전사인자에 해당하는 2,031개의 단백질을 포함하고 있다(Riano-Pachon *et al.*, 2007). 옥수수는 전체 게놈의 중복을 감안 할 때 옥수수 게놈은 4,000개 이상의 전사인자를 코딩하는 것이 가능하다(Gaut & Doebley, 1997).

옥수수에서 분자생물학적 연구 및 육종을 위한 목적 유전자 선발 및 기능을 분석하기 위한 기초 자료로의 활용을 위해 Pfam 데이터베이스(<http://pfam.sanger.ac.uk/>)를 이용하여 옥수수에서 주요 전사인자 그룹을 선발하였다(Table 1), 선발된 전사인자 그룹의 유전자 도메인 분석을 위해 아미노산 염기서열을 ClustalW (<http://www.ebi.ac.uk/Tools/msa/clustalw2/>)를 이용하여 정렬하고 MOTIF Search (<http://www.genome.jp/tools/motif/>)를 이용하여 모티프를 분석하였다. 분석한 모티프 부위는 WebLogo (<http://weblogo.berkeley.edu/logo.cgi>)를 사용하여 각각의 도메인에서 sequence logo를 통하여 보존된 염기서열의 확인하였다(Fig. 1). 본 논문에서는 옥수수에서 선발된 주요 전사인자의 특징을 간략히 알아보고자 한다.

Abscisic Acid-Insensitive 3 (ABI3) / Viviparous 1 (VP1)

옥수수의 VP1과 애기장대의 ABI3는 orthologous 전사인자로서 ABI3/VP1은 종자의 발달 동안 ABA에 반응하는 유전자 조절의 매개 역할을 하는 중요한 전사인자 중의 하나이다(Suzuki *et al.*, 2003). ABI3는 종자의 성숙 과정에서 유전자의 발현을 제어하기 위해 독립적으로 역할을 하지 않지만 LEC1, LEC2, FUS3와 같은 다양한 전사인자와 협력하여 역할을 하게 되며(Harada, 2001), 이러한 전사인자의 상호작용은 발아와 생장에 관여하는 유전자의 초기 발현을 억제한다(Nambara *et al.*, 2000). ABI3/VP1은 프로모터에 따라 활성 및 억제의 기능을 가지는 멀티도메인 전사인자로 B1, B2, B3 도메인은 다양한 식물 중에서 ABI3/VP1 전사인자에 보존되어 있다(McCarty *et al.*, 1991; Giraudat *et al.*, 1992; Hattori *et al.*, 1992; Hattori *et al.*, 1994; Bobb *et al.*, 1995; Hoecker *et al.*, 1995; Nambara *et al.*, 1995; Chandler & Bartels, 1997; Shiota *et al.*, 1998). N-terminal의 B1과 B2 도메인은 핵에 위치하고 다른 단백질과 상호작용에 관여하는 반면에 VP1의 C-terminal의 B3 도메인은 옥수수의 C1 프로모터의 Sph DNA 요소에 특이적으로 결합한다(Giraudat *et al.*, 1992; Suzuki *et al.*, 1997; Ezcurra *et al.*, 2000). C-terminal의 B3 도메인은 유전자의 기능을 활성화 하는데 필요한 반면에 N-terminal의 공동 활성 억제

도메인은 ABI3/VP1의 활성 억제와 ABA에 의한 공동 활성 기능을 위해 필요하다(Hoecker *et al.*, 1995; Carson *et al.*, 1997). 최근 *abi3* 대립 유전자의 유전적 분석은 여러 ABA 신호 전달 경로가 ABI3를 통해 인식되는 것을 제안하고, ABA 신호에서 ABI3의 복합적인 역할을 나타낸다(Nambara *et al.*, 2002). 또한, ABI3와 ortholog인 PvALF의 구조분석을 통해 ABI3/VP1이 DNA 결합 단백질을 추가할 수 있는 잠재력을 가지고 있음을 나타냈다(Li *et al.*, 1999a; Li *et al.*, 2001).

APETALA2 (AP2) / Ethylene-Responsive Element Binding Proteins (EREBPs)

AP2와 EREBPs는 AP2 DNA 결합 도메인을 포함하는 식물의 원형 전사인자이다. AP2/REBP 유전자들은 multigene 패밀리를 형성하고 식물에서 생물 및 환경 스트레스에 다양한 형태로 반응하는 기작을 형성하며, 화기 형성의 결정 및 잎 표피 세포 형성을 조절 하는 것과 같은 식물 발달 과정의 중요한 조절자로 식물 생활환 동안 다양한 역할을 한다(Riechmann & Meyerowitz, 1998). 하나의 EREBP subfamily 또는 두 개의 AP2 subfamily를 포함하는 이 단백질들은 화기 호메오틱 단백질인 AP2에서 처음으로 제안되었기 때문에 AP2 반복이라 한다(Jofuku *et al.*, 1994; Weigel, 1995; Okamoto *et al.*, 1997). 하나의 AP2 반복을 포함하는 단백질에서 이 지역은 DNA 결합 활성을 보이며, EREBPs/ethylene response factors (ERFs; Fujimoto *et al.*, 2000), C-repeat/ dehydration response element binding proteins (CBFs/DREBs; Stockinger *et al.*, 1997; Gilmour *et al.*, 1998; Liu *et al.*, 1998), ABI4 (Finkelstein *et al.*, 1998)와 TINY (Wilson *et al.*, 1996)를 포함한다. 두 개의 AP2 반복을 포함한 단백질들은 AP2 (Jofuku *et al.*, 1994; Weigel, 1995), ANT (Elliott *et al.*, 1996; Klucher *et al.*, 1996)와 옥수수의 *indeterminate spikelet1 (ids1; Chuck et al., 1998)*과 *Glossy15 (Gll5; Moose & Sisco, 1996)* 유전자들의 생산물을 포함한다.

DNA 결합의 특징은 하나의 AP2 반복을 포함하는 AP2/EREBP 단백질의 세가지 형태에 따라 결정된다. 첫 번째 형태는 ethylene-inducible pathogenesis에 관련된 유전자의 프로모터에 있는 ethylene response elements (ERE) 또는 GCC box (담배 EREBPs, 애기장대의 *AtEBP*와 *AtERF1-5*, 토마토의 *Pti4-6*)에 결합하는 단백질이다(Zhou *et al.*, 1997; Fujimoto *et al.*, 2000). 두 번째 형태는 낮은 온도 또는 수분 결핍에 대한 반응으로 발현되는 유전자(*CBF1, CBF2, CBF3/DREB1A*와 *DREB2A*)의 프로모터에 있는 C-repeat 또는 dehydration response element (DRE)에 결합하는 단백

질이 포함되어 있으며, C-repeat/DREs의 핵심 염기서열은 CCGAC이다(Baker *et al.*, 1994; Stockinger *et al.*, 1997; Gilmour *et al.*, 1998; Liu *et al.*, 1998). AP2/DREBP-like 단백질의 세 번째 형태는 애기장대의 RAV1과 RAV2와 같이 DNA에 결합한다. RAV1과 RAV2는 두 개의 DNA 결합 모티프(하나의 AP2 반복과 B3-like 도메인)와 밀접한 관련이 있는 단백질이다(Kagaya *et al.*, 1999; Nole-Wilson & Krizek, 2000).

Auxin-Response Factors (ARFs)

ARFs는 초기 옥신 반응 유전자의 프로모터에서 발견되는 TGTCTC auxin-response elements (AuxREs)에 특징적으로 결합한다. ARF1 단백질은 옥수수 전사인자인 *VP1*과 이것과 관련되는 carboxyl-terminal B3 도메인의 염기서열에서 유사성을 가지는 amino-terminal DNA-binding domain (DBD)을 포함하고 있다(McCarthy *et al.*, 1991; Giraudat *et al.*, 1992; Suzuki *et al.*, 1997; Ulmasov *et al.*, 1997a). 또한 초기 옥신에 반응하는 유전자 패밀리에 의해 코딩되는 short-lived nuclear 단백질들인 Aux/IAA 단백질들의 carboxyl-terminal domain(CTD)에서 발견되는 모티프 III과 IV에 연관되는 CTD를 포함한다(Ulmasov *et al.*, 1997a). ARF1과 Aux/IAA 단백질에서 CTDs는 ARF 및 Aux/IAA 단백질 패밀리들 사이에 아합체화를 용이하게 한다(Kim *et al.*, 1997; Ulmasov *et al.*, 1997a; Ulmasov *et al.*, 1997b).

Ulmasov *et al.* (1999)는 몇 가지 ARFs가 활성화 도메인으로 기능하는 CTD에서 DBD를 분리하는 지역을 포함하며, TGTCTC AuxREs는 세포에서 옥신의 상태와는 관계없이 위치하고 옥신이 그것의 DNA 결합 부위에 ARFs의 표적화에 직접적으로 영향을 미칠 것이라고 제안한다. 이러한 전사인자는 옥신의 수준이 증가하거나 ARF가 원형질체에서 과발현되었을 때 전사가 촉진되었으며, ARF CTDs는 DNA에 결합하지 않는 ARF 활성화제와 AuxREs가 결합된 전사인자 사이의 상호작용을 용이하게 한다고 제안하고 있다.

AT-Rich Interaction Domain (ARID)

ARID는 DNA 결합 도메인과 상동성인 전사인자이다. 초기 ARID 단백질은 AT-rich 염기서열과의 상호작용을 특징으로 할 수 있기 때문에, 모티프는 AT-rich interaction domain으로 명명되었다. ARID 도메인은 효모에서 선충, 곤충, 포유류와 식물에 이르기까지 다양한 종에서 나타나며, 특징지어진 ARID 단백질은 DNA와 결합하고 ARID 모티프는 이전에 특징지어진 DNA 결합 모티프와 염기서열의 유사성을 공유하지 않는다(Kim *et al.*, 2004).

최근에 발견된 DNA 결합 단백질의 ARID 패밀리는 곰팡이 및 무척추 동물과 척추 동물의 후생 동물에서 발견된다. ARID 인코딩 유전자는 배아 발달, 세포 계통의 유전자 조절 및 세포주기 조절 등의 생물학적 과정에 다양하게 참여하고 있다. 이 도메인 및 전사 조절에서 ARID이 포함된 단백질의 특별한 역할은 아직 밝혀지지 않았으나, 긍정적 및 부정적 전사조절과 크로마틴 구조의 변형에 역할을 할 가능성을 가지고 있다(Kortschak *et al.*, 2000).

ASYMMETRIC LEAVES2 (AS2)

애기장대의 *AS2* 유전자는 대칭적인 막의 발달뿐만 아니라 중요한 주맥을 포함하는 잎의 엽맥의 구성에 관여한다. 또한, 유전자의 산물은 잎에서 class 1 knox homeobox 유전자의 발현을 억제한다. Iwakawa *et al.* (2002)는 amino-terminal에서 C-motif를 지정하는 cysteine 반복과 leucine-zipper-like 염기서열의 새로운 단백질을 인코딩하는 *AS2* 유전자를 특징지었다. 애기장대의 계놈은 amino-terminal에서 C-motif와 leucine-zipper-like 염기서열을 포함하는 아미노산 염기서열이 보존된 42개의 잠재적인 유전자를 포함함에 따라 *AS2*를 새로운 단백질 패밀리로 정하고 ASLs (*AS2*-like 단백질) 또한 포함하였다. *AS2* 전사체는 주로 자엽 원시체의 향측 영역에서 검출되었으며, 녹색 형광 단백질이 융합된 *AS2*는 식물 세포의 핵에서 발현하였다. *AS2*가 과발현된 형질전환 애기장대에서는 잎이 위쪽을 향해 말리며 대조적으로 *AS2*의 기능이 상실된 돌연변이체에서는 아래쪽으로 잎이 말리는 결과를 보였다. 이러한 결과를 통해 *AS2*가 식물의 핵에서 유전자의 전사와 잎의 얇은 층과 주맥의 형성 및 잎의 엽맥의 패턴을 조절하는 기능을 가지고 있다고 제안했다.

Auxin (Aux)/ Indole-3-Acetic Acid (IAA)

Aux/IAA 유전자들은 옥신(IAA)에 의해 빠르게 반응하는 유전자의 패밀리에서 처음 추출되었으며, 알려진 *Aux/IAA* 유전자들과 염기서열의 유사성(Abel *et al.*, 1995) 및 *Aux/IAA* 단백질의 yeast two-hybrid 분석을 기반으로 검증되었다(Kim *et al.*, 1997). *Aux/IAA* 유전자들은 완두콩, 콩, 애기장대, 토마토, 담배, 목화, 옥수수, 벼 등에서 발견되었지만 박테리아, 동물, 곰팡이 계놈에서는 발견되지 않았기 때문에 식물 고유의 전사인자인 것으로 생각된다.

Aux/IAA 패밀리에 포함되는 몇몇 단백질에서 하나 이상의 도메인이 결여 되었을 지라도 기본 *Aux/IAA* 단백질은 도메인 I, II, III, IV로 불리는 네 개의 아미노산 염기서열 모티프를 공유하고 있으며, 핵에 위치한다(Abel *et al.*, 1994).

도메인 I~IV는 여러 Aux/IAA 단백질에 보존되어 있기 때문에 아마도 중요한 구조 또는 조절의 기능을 가지고 있을 것이다. 도메인 I는 가장 작고 강하게 보존되고 있지만 특정 생화학적 활성에 관여하지 않을 것으로 생각된다. 도메인 II는 높은 보존을 보이고 안정화에 의해 해당 단백질의 활성을 증가시킨다. 따라서 도메인 II는 Aux/IAA 단백질을 불안정하게 한다. Yeast two-hybrid 분석을 통해 도메인 III와 IV는 Aux/IAA 사이에서 동형이합체화와 이형이합체화를 매개하고 Aux/IAA 단백질과 도메인을 공유하는 ARF 단백질 사이에 이형이합체화를 매개한다. 도메인 III에 변이가 있는 *AXR3/IAA17*는 이합체화하지 않는 데 이것은 도메인 III는 이합체화를 위해 필요하다는 것을 나타낸다(Ouellet *et al.*, 2001). 도메인 III는 $\beta\alpha$ 구조로 접히는 *ArcA* 박테리오파지 억제 패밀리와 염기서열의 유사성을 가지며 기내에서 도메인 III를 포함하는 합성 펩타이드는 이합체화 할 수 있다(Morgan *et al.*, 1999; Ouellet *et al.*, 2001). 따라서, 도메인 III는 아마도 단백질의 구조적 의미에서 실제 도메인을 형성하고 이합체화를 가능하게 한다. 도메인 IV는 이합체화에 기여하며, 핵에 위치하는 신호 기능을 가지고 있다(Reed, 2001).

BRI1-EMS-SUPPRESSOR 1 (BES1)

Brassinosteroids (BRs)는 원형질막의 수용체인산화효소를 통해 식물 성장과 발달을 조절한다. BES1은 BR 조절로 발현되는 유전자의 역할에 의해 핵에서 축적이 되지만 BES1에 의해 조절되는 유전자 발현의 기작은 불명확했으나, BES1의 하부 도메인을 분석하여 기내와 생체에서 BR 목표 유전자 프로모터를 활성화하고 결합하는 전사인자임이 밝혀졌다. BES1은 BR 유도 프로모터에 존재하는 E box (CANNTG) 염기서열에 결합하는 기본 helix-loop-helix 단백질인 BIM1과 상호작용을 하며, BIM1의 기능을 상실하거나 획득한 돌연변이와 밀접한 패밀리에서 BR 반응의 표현형을 보였다. 따라서, BES1은 BR에 유도되는 유전자를 조절하는 BIM1과 같은 전사인자와 협력하는 식물 특이적 전사인자로 새롭게 규정되었다(Yin *et al.*, 2005).

basic/Helix-Loop-Helix (bHLH)

bHLH 단백질은 진핵생물 특히 포유류에서 특징되는 전사인자의 주요 패밀리에며 구조적, 기능적, 계통발생학적 분석이 상당히 진행되었고(Atchley & Fitch, 1997; Littlewood & Evan., 1998; Ledent & Vervoort, 2001), 세포의 증식에서 계통을 구성하는 과정의 다양성을 조절하는 전사 네트워크에서 중요한 조절 요소이다(Grandori *et al.*, 2000; Massari

& Murre, 2000). bHLH 패밀리는 기능적으로 구분되는 두 개의 지역과 함께 60여 개의 아미노산으로 구성되는 bHLH 표시 도메인에 의해 규정되며, 도메인의 N-terminal 말단에 위치하는 기본 영역은 DNA 결합에 관여하고 염기 잔기의 높은 숫자와 15개의 아미노산으로 구성되어 있다. C-terminal 말단의 HLH 지역은 이합체화 기능(Murre *et al.*, 1989; Ferre-D'Amare *et al.*, 1994)과 다양한 염기와 길이의 루프 지역에 의해 분리된 두 개의 양친매성 나선을 형성하는 소수성 잔기로 주로 구성되어 있다(Nair & Burley, 2000). 보존된 bHLH 도메인 외부에서 이 단백질들은 상당한 염기서열의 다양성을 나타낸다(Atchley *et al.*, 1999). 거대분자 구조 분석은 동형이합체 또는 이형이합체의 형성을 이끄는 두 개의 분리된 폴리펩타이드의 HLH 지역에서의 상호작용과 각각의 파트너의 기본 영역에서 DNA 인식 염기서열의 절반에 결합한다는 것을 보여준다(Ma *et al.*, 1994; Shimizu *et al.*, 1997). 일부 bHLH 단백질은 동형이합체를 형성하거나 패밀리에 밀접하게 연관되어 그들의 이형이합체화 활성을 제한할 수 있으며, 반면에 일부는 하나 또는 여러 개의 다른 파트너와 이형이합체를 형성할 수 있다(Littlewood & Evan., 1998).

bHLH 단백질에 의해 인식되는 핵심 DNA 염기서열 모티프는 E-box (5'-CANNTG-3')로 알려진 여섯 개의 뉴클레오티드이고, E-box의 다른 유형은 중앙 두 개의 염기에 따라 분류되며 가장 일반적인 것 중 하나는 회기성의 G-box (5'-CACGTG-3')이다. 단백질의 염기 지역에서 보존된 아미노산에 의해 핵심 공통 위치를 인식하는 반면에 도메인에서 다른 잔기는 E-box의 유형에 특이성을 나타낸다(Robinson *et al.*, 2000). 게다가 여섯 개의 뉴클레오티드의 측면 뉴클레오티드는 결합에 특이적인 역할을 하는 것으로 보여지고(Littlewood & Evan., 1998; Atchley *et al.*, 1999; Massari & Murre, 2000), Nair & Burley (2000)는 단백질의 루프 잔기가 핵심 인식 염기서열의 측면에 존재하는 요소를 통해 DNA 결합의 역할을 한다고 하였다.

basic Leucine Zipper (bZIP)

bZIP 전사인자는 basic leucine zipper 모티프에 의해 정의된다(Landschulz *et al.*, 1988). 양자 DNA 결합 구조는 일곱 개의 아미노산 간격으로 위치한 몇몇의 leucine 잔기에 의해 특징되는 leucine zipper에 인접한 염기성 아미노산이 풍부한 지역으로 구성된다(Vinson *et al.*, 1989; McKnight, 1991). 염기 지역에 직접적으로 DNA가 접촉하는 반면에 leucine zipper는 꼬인 코일 구조로 인해 두 개 나선의 소수성 이합체화 인터페이스의 병렬적 상호작용을 통해 단백질

단량체의 동형이합체화와 이형이합체화를 매개한다(O'Shea *et al.*, 1989; Hu *et al.*, 1990; O'Shea *et al.*, 1991; Rasmussen *et al.*, 1991).

여러 가지 식물의 bZIP 단백질은 TGACG와 연관된 모티프 또는 G-box와 상호작용을 한다(Katagiri *et al.*, 1989; Tabata *et al.*, 1989; Guiltinan *et al.*, 1990; Singh *et al.*, 1990; Oeda *et al.*, 1991; Tabata *et al.*, 1991; Weisshaar *et al.*, 1991; Ueda *et al.*, 1992). 이러한 bZIP 단백질은 ACGT 핵심 염기서열을 운반하는 DNA 모티프에 결합하기 때문에, ACGT 결합 단백질의 다양한 그룹을 구성한다(Tabata *et al.*, 1991; Weisshaar *et al.*, 1991; Armstrong *et al.*, 1992). 그러나 as-1 사이트에 결합하는 그룹에 속하는 단백질은 G-box와 상호작용하는 단백질의 구별을 요구하는 DNA 결합 위치를 가지고 있으며(Tabata *et al.*, 1991), 그들의 DNA 결합 특이성에 따른 bZIP 단백질의 개별적 그룹이 정의되고, 이러한 단백질은 또한 그들의 이형이화합체 특징에 따라 분류될 수 있다(Schindler *et al.*, 1992).

C2C2-CO(CONSTANS)-like

광주기에 의한 개화의 조절은 식물의 중요한 특징이다. Putterill *et al.* (1995)에 의해 쌍자엽 모델 식물인 애기장대에서 CO 유전자가 분리되었고, 개화 시기를 조절하는 네 개의 조절 경로 중 하나로 광주기 경로에서 중요한 역할을 한다(Mouradov *et al.*, 2002; Simpson & Dean, 2002). CO는 체내 시계와 분열조직을 조절하는 유전자 사이에서 역할을 하며(Samach *et al.*, 2000; Suarez-Lopez *et al.*, 2001), 애기장대에서 CO는 두 개의 보존된 도메인에 의해 정의되는 17개 전사인자의 패밀리에 속한다(Putterill *et al.*, 1995; Robson *et al.*, 2001). 첫 번째는 몇몇 동물의 전사인자에서 단백질간의 상호작용을 조절하는 B-box와 유사한 아미노 말단 근처의 zinc finger 지역이며(Borden, 1998), 두 번째는 CCT (CO, CO-like, TOC1) 도메인으로 칭하는 카르복실 말단 근처의 43개 아미노산 지역이다(Strayer *et al.*, 2000; Robson *et al.*, 2001). 애기장대에서 CO-like 유전자는 세 개의 그룹으로 나누어지는데(Robson *et al.*, 2001), 첫 번째는 CO와 COL1, 2, 3, 4, 5 (두개의 B-box 유전자) 유전자, 두 번째는 COL6, 7, 8과 COL16 (하나의 B-box 유전자) 유전자, 마지막으로 하나의 CO-like B-box와 하나 이상으로 분리된 zinc finger 도메인을 가지는 COL9에서 COL15까지의 유전자이다.

C2C2-Dof (DNA binding with one finger)

Dof 패밀리는 5'-T/AAAAG-3'의 특정 DNA 염기서열에

결합하는 C2-C2 finger 구조의 50개 아미노산이 보존된 지역에 의해 특정되는 zinc finger 도메인 전사인자의 한 클래스이다(Yanagisawa, 1995; Yanagisawa, 1996; Yanagisawa & Schmidt, 1999). Dof 단백질은 배젓의 발달에서 종자 저장 단백질 합성(Vicente-Carbajosa *et al.*, 1997; Mena *et al.*, 1998), 탄수화물 대사에 관여하는 유전자의 광 조절(Yanagisawa & Sheen, 1998), 식물 방어 기작(Chen *et al.*, 1996), 종자의 발아(Papi *et al.*, 2000; Gualberti *et al.*, 2002; Papi *et al.*, 2002), 발아 후 호분층에서의 지베렐린 반응(Washio, 2001; Mena *et al.*, 2002), 옥신 반응(Kisu *et al.*, 1997; Kisu *et al.*, 1998; Baumann *et al.*, 1999)과 공변세포의 특정 유전자 조절과 같은 과정에서 유전자 발현의 조절(Plesch *et al.*, 2001)에 참여한다.

C2C2-GATA

GATA는 척추동물의 적혈구 특정 유전자 발현에 관여하는 WGATAR(W = Tor A; R = Gor A)과 상호작용하는 단백질로 확인되었으며(Evans *et al.*, 1988), type IV zinc finger 모티프 보존에 의해서 특징지어진다(Harrison, 1991). 동물은 전형적으로 두 개의 C-x₂-C-x₁₇-C-x₂-C zinc finger 도메인을 포함하며, 곰팡이 GATA의 대부분은 동물 GATA의 C-terminal finger에서 큰 유사성을 가지는 단일 C-x₂-C-x₁₇-C-x₂-C finger를 포함한다(Fu & Marzluf, 1990; Kudla *et al.*, 1990). 식물에서 빛에 반응하는 유전자 사이의 수많은 염기서열 비교로 그들의 프로모터 내에서 보존된 GATA 모티프가 존재함이 밝혀졌다(Dean *et al.*, 1985; Grob & Stuber, 1987; Castresana *et al.*, 1988; Giuliano *et al.*, 1988; Manzara & Gruissem, 1988; Gidoni *et al.*, 1989; Gilmartin *et al.*, 1990; Arguello-Astorga & Herrera-Estrella, 1996).

C2C2-YABBY

YABBY 유전자 패밀리는 아미노 말단 쪽의 C₂C₂ zinc finger-like 도메인과 helix-loop-helix의 두 개의 보존된 도메인에 의해 특징되며, 단백질의 카르복실 말단 쪽의 HMG box의 두 나선에서 염기서열의 유사성이 있다(Bowman *et al.*, 1999). YABBY와 zinc finger 도메인 뿐만 아니라, YAB1, YAB2, YAB3, YAB5도 YABBY 도메인의 카르복실 쪽에서 염기서열의 유사성을 보여주며, YABBY와 zinc finger 도메인 사이는 패밀리 사이에서 변화하는 지역이다(Siegfried *et al.*, 1999).

C2H2

C2H2 zinc finger 도메인을 코딩하는 많은 유전자들은 식

물을 포함한 다양한 진핵생물에서 특징되었다. 기본적인 zinc finger 염기서열(CX_{2,4}CX₃FX₅LX₂HX_{3,5}H)은 아연 원자를 조직하는 두 개의 cysteine과 두 개의 histidine을 포함하고, 핵산 결합 도메인을 만든다. 주요 특징으로는 DNA 결합 전사인자이고, 식물, 동물 및 곰팡이의 발달에 중요한 역할을 한다(Coleman, 1992; Takatsuji, 1999).

E2F/Differentiation Regulated Transcription Factor Protein (DP)

E2F 전사인자는 동물 세포에서 G1 (G0)기에서 S기로 진행되는 과정에 관여하는 유전자의 전사를 조절함으로써 세포 주기를 조절하는 중요한 역할을 한다(Dyson, 1998; Lavia & Jansen-Durr, 1999). 담배의 리보뉴클레오티드 환원효소와 세포 핵의 항원 프로모토는 유전자의 세포 주기 조절을 위한 필수 cis-element 기능의 E2F 결합 위치를 포함한다. 따라서 E2F 유전자 패밀리는 식물 세포 주기 조절의 기능을 한다(Chaboute *et al.*, 2000; Egelkrout *et al.*, 2001).

식물에서 E2F 또는 DP를 코딩하는 cDNA를 추출하고 특징지어 졌다(Ramírez-Parra *et al.*, 1999; Sekine *et al.*, 1999; Albani *et al.*, 2000; Magyar *et al.*, 2000; Ramírez-Parra & Gutierrez, 2000). 식물의 E2F는 높은 염기서열의 유사성을 공유하지만 E2F-4와 E2F-5의 약간의 유사성으로 동물의 E2F 단백질과 구별할 수 있는 유사성은 없다. 동물의 E2F 패밀리와 같이 식물의 E2F 단백질은 동물의 E2F의 결합 위치에 공통적으로 결합하며(Albani *et al.*, 2000), 그들의 DNA 결합 활성은 식물 DP 단백질과 인간의 DP-1에 의해 유도될 수 있다(Ibani *et al.*, 2000; Magyar *et al.*, 2000; Ramírez-Parra & Gutierrez, 2000). 또한 식물에서 인간의 Rb 또는 Rb-like 단백질을 결합할 수 있다(Ramírez-Parra *et al.*, 1999; Sekine *et al.*, 1999). 그러나 전이활성화 세포내 위치 및 기능의 차이에 대한 식물 E2F에 역할은 많이 알려져 있지 않다.

FHA (forkhead-associated)

Forkhead DNA 결합 도메인에 더하여 몇몇 forkhead 전사인자는 FHA 도메인을 갖는다. FHA 도메인은 120개의 패밀리에 65%이상의 염기를 보존하는 일곱 개 잔기와 함께 55~75 잔기에 의해 특징되는 다양한 단백질간의 상호작용 모듈이다(Hofmann & Bucher, 1995). Forkhead 전사인자 그룹에 한정되지 않고, FHA 도메인은 원핵생물과 진핵생물 모두의 다양한 단백질에서 발견되었다(Li *et al.*, 2000). 식물에서 FHA 도메인은 애기장대 receptor-like kinase (RLK)의 상호작용을 통해 애기장대 kinase-associated protein phosphatase

(KAPP)에서 확인되었다(Stone *et al.*, 1994). KAPP와 RLK 단백질의 상호작용의 연구는 인산화에 의존하는 단백질간의 상호작용에서 FHA 도메인의 작용을 설명하였다(Li *et al.*, 1999b). KAPP는 핵에 위치하는 다른 FHA 도메인을 포함하는 단백질과 달리 원형질막의 내면에서 식물 RLK 신호전달 경로에 관여하고 있다. FHA 도메인의 입체 구조는 Rad53의 FHA2 (Liao *et al.*, 2000)와 FHA1 (Durocher *et al.*, 2000)에서 확인되었다. 이 두 FHA 도메인의 염기서열은 차이가 있지만 입체 구조는 매우 유사하며, 두 개의 나선형의 antiparallel β -sheet와 C-terminus에서 짧은 α -helix를 포함하는 β -sandwich 구조이다.

Golgi Associated Retrograde Protein-Type B Phosphoaccepting Response Regulator (GARP-ARR-B)

애기장대의 게놈은 12개의 ARRM (type B) Myb-like DNA 결합 도메인을 포함하는 22개의 반응 레귤레이터(ARRs)로 코딩되어 있다(Imamura *et al.*, 1999; D'Agostino *et al.*, 2000; Riechmann *et al.*, 2000). ARR1과 ARR2 (type B)는 특정 염기서열에 결합하며, 전사 활성의 역할을 한다(Sakai *et al.*, 2000). ARR1은 NH₂-terminal 신호 수신 도메인을 통해 cytokinin을 매개하고 ARR6를 전사활성화 하며(Sakai *et al.*, 2001), ARR2도 거의 동일한 특성을 보인다(Sakai *et al.*, 2000). ARR6뿐만 아니라 ARR4, ARR5, ARR7, ARR8, ARR9을 포함하는 typeA의 유전자들 또한 다양한 수준에서 DEX (dexamethasone)에 의해 활성화되는데 이 그룹의 cytokinin 반응 유전자들은 ARR1에 의해 직접적으로 활성화된다. 또한 ARR1를 인식하는 염기서열을 포함하는 프로모터 지역의 다른 cytokinin 반응 유전자들도 ARR1의 의해 전사 활성화 된다. ARR1은 cytokinin 신호 전달의 초기 단계에 관여하는 주된 전사인자 역할을 하는 반응 레귤레이터이다(Sakai *et al.*, 2001).

GLABROUS1 Enhancer-Binding Protein (GeBP)

BeBP와 세 개의 GeBP-like (GPL) 1,2,3 단백질의 형태는 구분되지만 기능이 알려지지 않은 C-terminal 보존 지역을 추가로 공유한다(Curaba *et al.*, 2003). GeBP는 여러 연구에 기초하여 호르몬 경로에서 역할을 할 것으로 예상된다. GeBP 단백질은 표피 세포 결정에 관여하는 GA와 cytokinin 호르몬에 의해 조절되는 myb 유전자인 *GLABROUS1* 유전자의 cis-regulatory element에 결합하며(Oppenheimer *et al.*, 1991; Perazza *et al.*, 1998; Gan *et al.*, 2007), GeBP의 전사 수준은 정단 분열조직에서 cytokinin 경로를 조절하는 KNOX 패밀리에 유전자인 *BREVIPEDICELLUS (BF)*에 의해서 조절

된다(Curaba *et al.*, 2004; Jasinski *et al.*, 2005; Yanai *et al.*, 2005).

GRAS

GRAS 단백질은 Gibberellic-acid insensitive (GAI), Repressor of GAI (RGA)와 Scarecrow (SCR)의 이름을 딴 식물 특정 단백질의 중요한 패밀리(Pysh *et al.*, 1999)로 애기장대와 벼에서 각각 33개와 60개의 GRAS 유전자가 분리되었다(Tian *et al.*, 2004; Itoh *et al.*, 2005; Lee *et al.*, 2008; Tong *et al.*, 2009). GRAS 유전자들은 고도로 보존된 VHIIID 염기서열 N-terminal의 약 110 아미노산 잔기에서 예측되는 유전자의 C-terminal 부분까지 상당한 유사성을 공유하며, 광범위한 염기서열의 유사성은 5가지의 모티프(leucine heptad repeat I (LHR I), VHIIID 모티프, leucine heptad repeat II (LHR II), PFYRE 모티프, SAW 모티프)로 세분화 할 수 있으며(Pysh *et al.*, 1999), GRAS 단백질에서 leucine heptad repeats의 존재는 다량체로서의 기능을 할 수 있다(Hurst, 1994). GRAS 유전자의 N-terminal 염기서열은 GAI/RGA/RGAL의 경우를 제외하고 유전자 사이에서 유사성을 포함하지 않는다(Peng *et al.*, 1997; Truong *et al.*, 1997; Schumacher *et al.*, 1999).

HMG (High-Mobility-Group)

HMG 염색체 단백질은 고등 진핵세포의 핵에서 발견되는 가장 풍부하고 non-histone 단백질이다. 동물의 HMG 단백질은 HMG-1/2, HMG-14/17과 HMG-I/Y 단백질로 분류된다(Bustin *et al.*, 1990). HMG-1/2는 HMG-box로 알려진 단백질 모티프를 포함하며(Bianchi *et al.*, 1989), HMG-14/17 단백질은 DNase I에 민감하게 관여하는 전사인자의 활성화에서 뉴클레오솜과 복합체를 형성한다(Weisbrod *et al.*, 1980). HMG-I/Y 단백질은 인간과 설치류의 미분화 세포에서 발견되었고(Lund *et al.*, 1983; Strauss & Varshavsky, 1984,), 보존된 DNA 결합 모티프(AT-hook)로 A/T-rich DNA의 작은 홈에 결합한다(Reeves & Nissen, 1990). Gupta *et al.* (1997)은 애기장대에서 HMG-I/Y 단백질을 코딩하는 cDNA를 분리하고 염기서열을 분석해서 특징지었다.

HSF (Heat Shock Transcription Factor)

열 스트레스의 초기 단계에서 HSF는 전사장치에 세포에 스트레스의 신호를 전달하는 주된 분자이다. 후생동물의 HSFs는 네가지 유형(HSF1, HSF2, HSF3와 HSF4)으로 구성된 비교적 작은 유전자 패밀리를 포함한다(Sistonen *et al.*, 1992; Baler *et al.*, 1993; Nakai & Morimoto, 1993; Sarge *et al.*,

1993; Sistonen *et al.*, 1994; Nagai *et al.*, 1995; Nakai *et al.*, 1997; Tanabe *et al.*, 1997).

식물에서 HSF는 토마토(Scharf *et al.*, 1990), 애기장대(Hubel & Schoffl, 1994), 콩(Czarnecka-Verner *et al.*, 1995), 옥수수(Gagliardi *et al.*, 1995) 등에서 특징되었으며, DNA 결합 도메인 분석과 올리고머화 도메인의 비교로 A와 B의 주요 클래스로 구분되었다(Czarnecka-Verner *et al.*, 1995; Nover *et al.*, 1996; Czarnecka-Verner *et al.*, 1997; Nover & Scharf, 1997). HSFs의 두 그룹은 다른 생물의 HSF 유형에서 관계가 명확하지 않아 식물에서 고유한 것으로 보인다.

MADS

MADS box 패밀리는 발달과정에 주로 관여하는 것으로 알려져 있으며, 기능이 상실된 애기장대를 통해 개화시기(suppressor of overexpression of *CONSTANS1:SOCl*, Samach *et al.*, 2000; *FLOWERING LOCUS C:FLC1*, Michaels & Amasino, 1999; *AGAMOUS-LIKE24:AGL24*, Michaels *et al.*, 2003; *MADS AFFECTING FLOWERING1/FLOWERING LOCUS M:MAF1/FLM*, Ratcliffe *et al.*, 2001; Scortecci *et al.*, 2001; *SHORT VEGETATIVE PHASE:SVP*, Hartmann *et al.*, 2000) 화기 분열조직의 결정(*APETALA1:API*, Mandel *et al.*, 1992; *FRUITFULL:FUL*, Gu *et al.*, 1998; *CAULIFLOWER:CAL*, Bowman *et al.*, 1993), 화기의 형성(*API*, *SEPALLATA:SEPI* to *SEP3*, Pelaz *et al.*, 2000; *APETALA3:AP3*, Jack *et al.*, 1992; *PISTILLATA:PI*, Goto & Meyerowitz, 1994; *AGAMOUS:AG*, Yanofsky *et al.*, 1990), 과실 형성(*SHATTERPROOF:SHP1* and *SHP2*, Liljegren *et al.*, 2000; *FUL*), 종자 색소 침착 및 내피세포 발달(*TRANSPARENT TESTA16*, Nesi *et al.*, 2002) 등의 연구가 진행되었다. 애기장대와 많은 식물 종에서 MADS-box의 넓은 다양성(Kater *et al.*, 2001; Fornara *et al.*, 2003)과 MIKC-type MADS-box 유전자의 계통발생학적 분석(Purugganan *et al.*, 1995; Theissen *et al.*, 1996; Munster *et al.*, 1997)으로 식물의 진화에 중요한 역할의 가능성이 매우 높다.

MADS-box 단백질의 상세한 분석은 특징적인 모듈러 구조를 가지는 MIKC 유형으로 제한되었다. 단백질의 N 말단에서 C 말단까지 MADS-box(M), intervening(I), keratin-like(K), C-terminal(C) 도메인의 네 가지 특징적 도메인으로 식별된다. MADS-box는 CARG box[CC(A/T)₆GG]로 알려진 공통의 인식 염기서열에서 DNA에 결합되는 약 58개 아미노산의 DNA 결합 도메인이다(Hayes *et al.*, 1988; Riechmann *et al.*, 1996). I 도메인은 덜 보존되고 이량체화에 기여하며, K 도메인은 MADS-box 단백질의 이량체화를 촉진하는 꼬

인 코일 구조에 의해 특징된다(Davies *et al.*, 1996; Fan *et al.*, 1997). C 도메인은 보존된 도메인으로 전사활성 도메인을 포함하거나 MADS-box 단백질 복합체 형성에 기여하는 것으로 보인다(Egea-Cortines *et al.*, 1999; Honma & Goto, 2001).

MYB (Myeloblastosis)

MYB 전사인자는 보존된 MYB DNA 결합 도메인을 포함하는 단백질 패밀리아다. 동물과 달리 식물은 R2R3-type MYB 도메인으로 특징되는 MYB 단백질 subfamily를 포함한다. c-MYB과 연관되는 전형적 MYB 전사인자는 동물, 식물 및 고등 진핵생물에서 세포 주기의 조절에 관여한다. 애기장대에서 표현형 분석과 주요 표현형의 knockout 돌연변이체의 분석으로 125개의 R2R3-MYB 유전자들의 기능을 해명하기 시작했다. R2R3-type MYB 유전자는 식물의 이차대사의 측면 뿐만 아니라 식물세포의 운명을 제어한다(Stracke *et al.*, 2001). MYB 단백질은 MYB 도메인의 반복수에 따라 세 개의 subfamily (MYB1R, R2R3-type MYB, MYB3R)로 분류할 수 있다(Rosinski & Atchley, 1998; Jin & Martin, 1999). 하나의 반복인 MYB-like protein은 상당히 다양하며 식물 telomeric DNA (TTTAGGG)의 공통된 염기서열에 결합하는 전사인자를 포함한다(Yu *et al.*, 2000). 애기장대의 게놈 염기서열 분석을 통해 세 개의 MYB 반복을 코딩하는 유전자를 찾았으며(Braun & Grotewold, 1999), R2R3-MYB 전사인자를 코딩하는 유전자는 동물에서의 c-MYB과 일치하지 않을 수도 있다(Stracke *et al.*, 2001).

MYB-related

새로운 MYB-like 유전자(*AtmybL2*)는 애기장대의 cDNA 라이브러리에서 분리되었으며, 염색체 I에 위치한다. 유전자의 특징적 전사는 위에서 발견되었고, DNA 결합에 관여하는 것으로 알려진 N말단에 MYB 도메인과 독특하게 proline 이 풍부한 C말단 부분으로 구성되어 있다. 이 도메인은 다른 MYB-like 단백질에서 발견되는 전형적인 두 개 또는 세 개의 tryptophan 반복 중 하나를 포함한다(Kirik & Bäumllein, 1996).

NAC

NAC 도메인은 식물에 널리 분포하지만 다른 진핵생물에서는 발견되지 않았다. NAC 도메인의 분자적 기능은 애기장대의 *ATAF1*과 *ATAF2* 유전자에 의해 처음으로 특징지어졌으며, 전사인자로의 기능이 제안되었다(Aida *et al.*, 1997; Xie *et al.*, 1999; Xie *et al.*, 2000). NAC 도메인은 잠재적

으로 helix-turn-helix 모티프에 폴딩하는 60개의 아미노산 지역안에 포함된다. 전사적으로 활성화된 단백질은 단백질의 C 말단 지역에 위치하고, NAC 유전자 사이에서 높은 다양성의 지역이다. 애기장대의 게놈은 90개의 추측되는 NAC 도메인을 포함하고 있으며, AtNAC superfamily를 형성한다. 이 superfamily에서 첫 번째 두 개의 엑손이 NAC 도메인을 코딩하고 대부분의 *AtNAC* 유전자가 활성 도메인을 코딩하는 마지막 엑손과 함께 세 개의 엑손을 포함한다(Duval *et al.*, 2002).

Plant Homeodomain Finger (PHD)

PHD는 애기장대의 HAT3.1 (Schindler *et al.*, 1993)와 옥수수 homeodomain 단백질인 ZMHOX1a(Bellmann & Werr, 1992)의 비교에 의해 확인되었다. 이 모티프는 trithorax (TRX-G) 또는 polycomb (PC-G) 그룹(Aasland *et al.*, 1995)과 백혈병관련 단백질(LAP finger, Saha *et al.*, 1995)와 같이 다양한 유전자 조절에 관여한다. PHD가 염색질에 매개되는 전사 조절에 관여하며(Aasland *et al.*, 1995), 또한 PHD 단백질은 염색질의 리모델링 복합체 또는 histone 아세틸화에 기여한다(Bochar *et al.*, 2000; Loewith *et al.*, 2000).

WRKY

WRKY 패밀리는 애기장대에서 100여개가 발견되는 전사인자의 superfamily이며, 병원체 방어, 노화, trichome 발달을 포함하는 다양한 생리적 프로그램의 조절에 관여한다. 그들의 DNA 결합 도메인의 강한 보존에도 불구하고, WRKY 단백질의 전체적 구조는 매우 다양하며 서로 다른 기능을 하는 별개의 그룹으로 분류될 수 있다(Eulgem *et al.*, 2000). WRKY cDNA는 W box[(T)(T)TGAC(C/T)] 모티프에 특징적으로 결합하는 단백질에 기초하여 고구마(*Ipomoea batatas*, SPF1), 야생귀리(*Avena fatua*, ABF1,2), 파슬리(*Petro-selinum crispum*, PcWRKY1,2,3)과 애기장대(ZAP1)에서 처음 클로닝되었다(Ishiguro & Nakamura, 1994; Rushton *et al.*, 1995; de Pater *et al.*, 1996; Rushton *et al.*, 1996). WRKY 패밀리는 보존된 60개의 아미노산을 가지는 WRKY 도메인을 가지고 있으며, W box와 결합을 위한 조절 전사인자이지만 잠재적으로 표적 유전자의 다양한 발현을 조절한다. 이것은 WRKY1과 WIZZ가 핵으로 타겟되는 것으로 보아 전사인자의 역할과 일치한다(Eulgem *et al.*, 1999; Hara *et al.*, 2000).

WRKY 도메인은 새로운 zinc-finger-like 모티프와 함께 N말단에서 보존된 아미노산 염기서열 WRKYGQK에 의해 특징된다(Rushton *et al.*, 1995). 동일한 DNA 모티프에 대

해 모든 특징되어진 WRKY 단백질은 명확하게 결합하기 때문에 WRKY 도메인은 보존된 구조적 형태로 DNA 결합 도메인을 구성하며, WRKY 도메인은 염기서열 특이 DNA 결합 활성을 갖는다(Eulgem *et al.*, 1999). 알려진 모든 WRKY 단백질은 하나 또는 두 개의 WRKY 도메인을 포함하며, WRKY 도메인의 수와 zinc-finger-like 모티프에 기초하여 분류될 수 있다. WRKY 단백질은 하나의 WRKY 도메인을 가지는 그룹II와 두 개의 WRKY 도메인을 가지는 그룹I가 있으며, 일반적으로 그룹I과 그룹II의 WRKY 도메인은 zinc-finger-like 모티프 사이에 독특한 잠재적 zinc ligand의 형태(C-X₄₋₅-C-X₂₂₋₂₃-H-X₁-H)를 가지는 같은 유형의 finger 모티프를 가진다(Berg & Shi, 1996). WRKY 단백질의 작은 하부 단위의 단일 finger 모티프는 그룹I과 II에서 분리되며, C2-H2 형태 대신에 WRKY 도메인은 C2-HC 모티프(C-X₇-C-X₂₃-H-X₁-C)를 포함한다(Eulgem *et al.*, 2000).

적 요

전사인자는 식물에서 유전자 발현을 조절하기 위해 필수적이며, 유전자의 promoter나 enhancer 부위에 결합하며, 기본 전사 조절, 전사의 향상, 발달, 세포내 신호전달, 환경에 반응, 세포 주기의 조절 등의 역할을 수행한다. 옥수수 게놈의 염기서열 분석은 전사인자의 유전자 발현 조절의 기초를 이해하는데 도움을 줄 것으로 기대된다. 과거 옥수수의 전체 게놈의 중복으로 옥수수에서 4,000개 이상의 전사인자가 코딩 될 것으로 예상된다. 본 논문에서는 옥수수의 ABI3/VP1, AP2/EREBP, ARF, ARID, AS2, AUX/IAA, BES1, bHLH, bZIP, C2C2-CO-like, C2C2-Dof, C2C2-GATA, C2C2-YABBY, C2H2, E2F/DP, FHA, GARP-ARR-B, GeBP, GRAS, HMG, HSF, MADS, MYB, MYB-related, NAC, PHD, WRKY 전사인자의 특징을 간략히 서술하고, 전사인자의 염기서열을 분석하여 sequence logo를 통하여 각각의 도메인을 표시하였다. 이러한 전사인자 및 관련된 유전자의 분자생물학적 연구는 옥수수에서 중요한 기능을 하는 유전자의 발굴 및 육종을 위한 목표 유전자의 선발에 도움을 줄 것으로 기대된다.

사 사

본 연구는 농림축산식품부 동남아시아 적응 수출용 옥수수 품종 및 수출 촉진화 기술 개발(213001-04-1-SB920), 농촌진흥청 공동연구사업(PJ009939032013)에 의해 이루어진 것임.

인용문헌(REFERENCES)

- Aasland, R., T. J. Gibson, and A. F. Stewart. 1995. The PHD finger: implications for chromatin-mediated transcriptional regulation. *Trends Biochem. Sci.* 20 : 56-59.
- Abel, S., P. W. Oeller, and A. Theologis. 1994. Early auxin-induced genes encode short-lived nuclear proteins. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 91 : 326-330.
- Abel, S., M. D. Nguyen, and A. Theologis. 1995. The PS-IAA4/5-like family of early auxin-inducible mRNAs in *Arabidopsis thaliana*. *J. Mol. Biol.* 251 : 533-549.
- Aida, M., T. Ishida, H. Fukaki, H. Fujisawa, and M. Tasaka. 1997. Genes involved in organ separation in *Arabidopsis*: an analysis of the cup-shaped cotyledon mutant. *Plant Cell* 9 : 841-857.
- Albani, D., L. Mariconti, S. Ricagno, L. Pitto, C. Moroni, K. Helin, and R. Cella. 2000. DcE2F, a functional plant E2F-like transcriptional activator from *Daucus carota*. *J. Biol. Chem.* 275 : 19258-19267.
- Arguello-Astorga, G. R. and L. R. Herrera-Estrella. 1996. Ancestral multipartite units in light-responsive plant promoters have structural features correlating with specific phototransduction pathways. *Plant Physiol.* 112 : 1151-1166.
- Armstrong, G. A., B. Weisshaar, and K. Hahlbrock. 1992. Homodimeric and heterodimeric leucine zipper proteins and nuclear factors from parsley recognize diverse promoter elements with ACGT cores. *Plant Cell* 4 : 525-537.
- Atchley, W. R. and W. M. Fitch. 1997. A natural classification of the basic helix-loop-helix class of transcription factors. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 94 : 5172-5176.
- Atchley, W. R., W. Terhalle, and A. Dress. 1999. Positional dependence, cliques, and predictive motifs in the bHLH protein domain. *J. Mol. Evol.* 48 : 501-516.
- Babu, M. M., N. M. Luscombe, L. Aravind, M. Gerstein, and S. A. Teichmann. 2004. Structure and evolution of transcriptional regulatory networks. *Curr. Opin. Struct. Biol.* 14 : 283-291.
- Baker, S. S., K. S. Wilhelm, and M. F. Thomashow. 1994. The 5'-region of *Arabidopsis thaliana* cor15a has cis-acting elements that confer cold-, drought- and ABA-regulated gene expression. *Plant Mol. Biol.* 24 : 701-713.
- Baler, R., G. Dahl, and R. Voellmy. 1993. Activation of human heat shock genes is accompanied by oligomerization, modification, and rapid translocation of heat shock transcription factor HSF1. *Mol. Cell. Biol.* 13 : 2486-2496.
- Baumann, K., A. De Paolis, P. Costantino, and G. Gualberti. 1999. The DNA binding site of the Dof protein NtBBF1 is essential for tissue-specific and auxin-regulated expression of the rolB oncogene in plants. *Plant Cell* 11 : 323-334.
- Bellmann, R. and W. Werr. 1992. Zmhox1a, the product of a novel maize homeobox gene, interacts with the Shrunken 26 bp feedback control element. *EMBO J.* 11 : 3367-3374.

- Berg, J. M. and Y. Shi. 1996. The galvanization of biology: a growing appreciation for the roles of zinc. *Science* 271 : 1081-1085.
- Bevan, M., I. Bancroft, E. Bent, K. Love, H. Goodman, C. Dean, R. Bergkamp, W. Dirkse, M. Van Staveren, W. Stiekema, *et al.* 1998. Analysis of 1.9 Mb of contiguous sequence from chromosome 4 of *Arabidopsis thaliana*. *Nature* 391 : 485-488.
- Bianchi, M. E., M. Beltrame, and G. Paonessa. 1989. Specific recognition of cruciform DNA by nuclear protein HMG1. *Science* 243 : 1056-1059.
- Bobb, A. J., H. G. Eiben, and M. M. Bustos. 1995. PvAlf, an embryo-specific acidic transcriptional activator enhances gene expression from phaseolin and phytohemagglutinin promoters. *Plant J.* 8 : 331-343.
- Bochar, D. A., J. Savard, W. Wang, D. W. Lafleur, P. Moore, J. Cote, and R. Shiekhattar. 2000. A family of chromatin remodeling factors related to Williams syndrome transcription factor. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 97 : 1038-1043.
- Borden, K. L. 1998. RING fingers and B-boxes: zinc-binding protein-protein interaction domains. *Biochem. Cell Biol.* 76 : 351-358.
- Bowman, J. L., J. Alvarez, D. Weigel, E. M. Meyerowitz, and D. R. Smyth. 1993. Control of flower development in *Arabidopsis thaliana* by APETALA1 and interacting genes. *Development* 119 : 721-743.
- Bowman, J. L., S. F. Baum, Y. Eshed, J. Putterill, and J. Alvarez. 1999. Molecular genetics of gynoecium development in *Arabidopsis*. *Curr. Top. Dev. Biol.* 45 : 155-205.
- Braun, E. L. and E. Grotewold. 1999. Newly discovered plant c-myb-like genes rewrite the evolution of the plant myb gene family. *Plant Physiol.* 121 : 21-24.
- Bustin, M., D. A. Lehn, and D. Landsman. 1990. Structural features of the HMG chromosomal proteins and their genes. *Biochim. Biophys. Acta* 1049 : 231-243.
- Carson, C. B., T. Hattori, L. Rosenkrans, V. Vasil, I. K. Vasil, P. A. Peterson, and D. R. McCarty. 1997. The quiescent/colorless alleles of viviparous1 show that the conserved B3 domain of VP1 is not essential for ABA-regulated gene expression in the seed. *Plant J.* 12 : 1231-1240.
- Castresana, C., I. Garcia-Luque, E. Alonso, V. S. Malik, and A. R. Cashmore. 1988. Both positive and negative regulatory elements mediate expression of a photoregulated CAB gene from *Nicotiana plumbaginifolia*. *EMBO J.* 7 : 1929-1936.
- Chaboute, M. E., B. Clement, M. Sekine, G. Philipps, and N. Chaubet-Gigot. 2000. Cell cycle regulation of the tobacco ribonucleotide reductase small subunit gene is mediated by E2F-like elements. *Plant Cell* 12 : 1987-2000.
- Chandler, J. W. and D. Bartels. 1997. Structure and function of the *vp1* gene homologue from the resurrection plant *Craterostigma plantagineum* Hochst. *Mol. Gen. Genet.* 256 : 539-546.
- Chen, W., G. Chao, and K. B. Singh. 1996. The promoter of a H₂O₂-inducible, *Arabidopsis* glutathione S-transferase gene contains closely linked OBF- and OBP1-binding sites. *Plant J.* 10 : 955-966.
- Chuck, G., R. B. Meeley, and S. Hake. 1998. The control of maize spikelet meristem fate by the APETALA2-like gene indeterminate spikelet1. *Genes Dev.* 12 : 1145-1154.
- Clarke, N. D. and J. M. Berg. 1998. Zinc fingers in *Caenorhabditis elegans*: finding families and probing pathways. *Science* 282 : 2018-2022.
- Coleman, J. E. 1992. Zinc proteins: enzymes, storage proteins, transcription factors, and replication proteins. *Annu. Rev. Biochem.* 61 : 897-946.
- Curaba, J., M. Herzog, and G. Vachon. 2003. GeBP, the first member of a new gene family in *Arabidopsis*, encodes a nuclear protein with DNA-binding activity and is regulated by KNAT1. *Plant J.* 33 : 305-317.
- Curaba, J., T. Moritz, R. Blervaque, F. Parcy, V. Raz, M. Herzog, and G. Vachon. 2004. AtGA3ox2, a key gene responsible for bioactive gibberellin biosynthesis, is regulated during embryogenesis by LEAFY COTYLEDON2 and FUSCA3 in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 136 : 3660-3669.
- Czarnecka-Verner, E., C. X. Yuan, P. C. Fox, and W. B. Gurley. 1995. Isolation and characterization of six heat shock transcription factor cDNA clones from soybean. *Plant Mol. Biol.* 29 : 37-51.
- Czarnecka-Verner, E., C.-X. Yuan, L. Nover, K.-D. Scharf, G. Englich, and W. Gurley. 1997. Plant heat shock transcription factors: positive and negative aspects of regulation. *Acta Physiol. Plant.* 19 : 529-537.
- D'Agostino, I. B., J. Deruere, and J. J. Kieber. 2000. Characterization of the response of the *Arabidopsis* response regulator gene family to cytokinin. *Plant Physiol.* 124 : 1706-1717.
- Davies, B., M. Egea-Cortines, E. de Andrade Silva, H. Saedler, and H. Sommer. 1996. Multiple interactions amongst floral homeotic MADS box proteins. *EMBO J.* 15 : 4330-4343.
- de Pater, S., V. Greco, K. Pham, J. Memelink, and J. Kijne. 1996. Characterization of a zinc-dependent transcriptional activator from *Arabidopsis*. *Nucleic Acids Res.* 24 : 4624-4631.
- Dean, C., P. Elzen, S. Tamaki, P. Dunsmuir, and J. Bedbrook. 1985. Differential expression of the eight genes of the petunia ribulose biphosphate carboxylase small subunit multi-gene family. *EMBO J.* 4 : 3055-3061.
- Durocher, D., I. A. Taylor, D. Sarbassova, L. F. Haire, S. L. Westcott, S. P. Jackson, S. J. Smerdon, and M. B. Yaffe. 2000. The molecular basis of FHA domain:phosphopeptide binding specificity and implications for phospho-dependent signaling mechanisms. *Mol. Cell* 6 : 1169-1182.
- Duval, M., T.-F. Hsieh, S. Kim, and T. Thomas. 2002. Molecular characterization of AtNAM: a member of the *Arabidopsis* NAC domain superfamily. *Plant Mol. Biol.* 50 : 237-248.
- Dyson, N. 1998. The regulation of E2F by pRB-family proteins. *Genes Dev.* 12 : 2245-2262.

- Egea-Cortines, M., H. Saedler, and H. Sommer. 1999. Ternary complex formation between the MADS-box proteins SQUAMOSA, DEFICIENS and GLOBOSA is involved in the control of floral architecture in *Antirrhinum majus*. *EMBO J.* 18 : 5370-5379.
- Egelkrout, E. M., D. Robertson, and L. Hanley-Bowdoin. 2001. Proliferating cell nuclear antigen transcription is repressed through an E2F consensus element and activated by geminivirus infection in mature leaves. *Plant Cell* 13 : 1437-1452.
- Elliott, R. C., A. S. Betzner, E. Huttner, M. P. Oakes, W. Q. Tucker, D. Gerentes, P. Perez, and D. R. Smyth. 1996. AINTEGUMENTA, an APETALA2-like gene of *Arabidopsis* with pleiotropic roles in ovule development and floral organ growth. *Plant Cell* 8 : 155-168.
- Eulgem, T., P. J. Rushton, S. Robatzek, and I. E. Somssich. 2000. The WRKY superfamily of plant transcription factors. *Trends Plant Sci.* 5 : 199-206.
- Eulgem, T., P. J. Rushton, E. Schmelzer, K. Hahlbrock, and I. E. Somssich. 1999. Early nuclear events in plant defence signalling: rapid gene activation by WRKY transcription factors. *EMBO J.* 18 : 4689-4699.
- Evans, T., M. Reitman, and G. Felsenfeld. 1988. An erythrocyte-specific DNA-binding factor recognizes a regulatory sequence common to all chicken globin genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 85 : 5976-5980.
- Ezcurra, I., P. Wycliffe, L. Nehlin, M. Ellerström, and L. Rask. 2000. Transactivation of the Brassica napus napin promoter by ABI3 requires interaction of the conserved B2 and B3 domains of ABI3 with different cis-elements: B2 mediates activation through an ABRE, whereas B3 interacts with an RY/G-box. *Plant J.* 24 : 57-66.
- Fan, H. Y., Y. Hu, M. Tudor, and H. Ma. 1997. Specific interactions between the K domains of AG and AGLs, members of the MADS domain family of DNA binding proteins. *Plant J.* 12 : 999-1010.
- Ferre-D'Amare, A. R., P. Pognonec, R. G. Roeder, and S. K. Burley. 1994. Structure and function of the b/HLH/Z domain of USF. *EMBO J.* 13 : 180-189.
- Finkelstein, R. R., M. L. Wang, T. J. Lynch, S. Rao, and H. M. Goodman. 1998. The *Arabidopsis* abscisic acid response locus ABI4 encodes an APETALA 2 domain protein. *Plant Cell* 10 : 1043-1054.
- Fornara, F., G. Marziani, L. Mizzi, M. Kater, and L. Colombo. 2003. MADS-Box Genes Controlling Flower Development in Rice. *Plant Biology* 5 : 16-22.
- Fu, Y. H. and G. A. Marzluf. 1990. nit-2, the major nitrogen regulatory gene of *Neurospora crassa*, encodes a protein with a putative zinc finger DNA-binding domain. *Mol. Cell. Biol.* 10 : 1056-1065.
- Fujimoto, S. Y., M. Ohta, A. Usui, H. Shinshi, and M. Ohme-Takagi. 2000. *Arabidopsis* ethylene-responsive element binding factors act as transcriptional activators or repressors of GCC box-mediated gene expression. *Plant Cell* 12 : 393-404.
- Gagliardi, D., C. Breton, A. Chaboud, P. Vergne, and C. Dumas. 1995. Expression of heat shock factor and heat shock protein 70 genes during maize pollen development. *Plant Mol. Biol.* 29 : 841-856.
- Gan, Y., C. Liu, H. Yu, and P. Broun. 2007. Integration of cytokinin and gibberellin signalling by Arabidopsis transcription factors GIS, ZFP8 and GIS2 in the regulation of epidermal cell fate. *Development* 134 : 2073-2081.
- Gaut, B. S. and J. F. Doebley. 1997. DNA sequence evidence for the segmental allotetraploid origin of maize. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 94 : 6809-6814.
- Gellon, G. and W. McGinnis. 1998. Shaping animal body plans in development and evolution by modulation of Hox expression patterns. *BioEssays* 20 : 116-125.
- Gidoni, D., P. Brosio, D. Bond-Nutter, J. Bedbrook, and P. Dunsmuir. 1989. Novel cis-acting elements in Petunia Cab gene promoters. *Mol. Gen. Genet.* 215 : 337-344.
- Gilmartin, P. M., L. Sarokin, J. Memelink, and N. H. Chua. 1990. Molecular light switches for plant genes. *Plant Cell* 2 : 369-378.
- Gilmour, S. J., D. G. Zarka, E. J. Stockinger, M. P. Salazar, J. M. Houghton, and M. F. Thomashow. 1998. Low temperature regulation of the *Arabidopsis* CBF family of AP2 transcriptional activators as an early step in cold-induced COR gene expression. *Plant J.* 16 : 433-442.
- Giraudat, J., B. M. Hauge, C. Valon, J. Smalle, F. Parcy, and H. M. Goodman. 1992. Isolation of the *Arabidopsis* ABI3 gene by positional cloning. *Plant Cell* 4 : 1251-1261.
- Giuliano, G., E. Pichersky, V. S. Malik, M. P. Timko, P. A. Scolnik, and A. R. Cashmore. 1988. An evolutionarily conserved protein binding sequence upstream of a plant light-regulated gene. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 85 : 7089-7093.
- Goto, K. and E. M. Meyerowitz. 1994. Function and regulation of the *Arabidopsis* floral homeotic gene PISTILLATA. *Genes Dev.* 8 : 1548-1560.
- Grandori, C., S. M. Cowley, L. P. James, and R. N. Eisenman. 2000. The Myc/Max/Mad network and the transcriptional control of cell behavior. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 16 : 653-699.
- Grob, U. and K. Stuber. 1987. Discrimination of phytochrome dependent light inducible from non-light inducible plant genes. Prediction of a common light-responsive element (LRE) in phytochrome dependent light inducible plant genes. *Nucleic Acids Res.* 15 : 9957-9973.
- Grotewold, E. and J. Gray. 2009. Maize Transcription Factors. In: J. Bennetzen and S. Hake, editors, *Handbook of Maize*. Springer New York. p. 693-713.
- Gu, Q., C. Ferrandiz, M. F. Yanofsky, and R. Martienssen. 1998. The FRUITFULL MADS-box gene mediates cell differentiation during *Arabidopsis* fruit development. *Development* 125 : 1509-1517.

- Gualberti, G., M. Papi, L. Bellucci, I. Ricci, D. Bouchez, C. Camilleri, P. Costantino, and P. Vittorioso. 2002. Mutations in the Dof zinc finger genes DAG2 and DAG1 influence with opposite effects the germination of *Arabidopsis* seeds. *Plant Cell* 14 : 1253-1263.
- Guiltingan, M. J., W. R. Marcotte, Jr., and R. S. Quatrano. 1990. A plant leucine zipper protein that recognizes an abscisic acid response element. *Science* 250 : 267-271.
- Gupta, R., C. Webster, A. Walker, and J. Gray. 1997. Chromosomal location and expression of the single-copy gene encoding high-mobility-group protein HMG-I/Y in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol. Biol.* 34 : 529-536.
- Hara, K., M. Yagi, T. Kusano, and H. Sano. 2000. Rapid systemic accumulation of transcripts encoding a tobacco WRKY transcription factor upon wounding. *Mol. Gen. Genet.* 263 : 30-37.
- Harada, J. J. 2001. Role of *Arabidopsis* LEAFY COTYLEDON genes in seed development. *J. Plant Physiol.* 158 : 405-409.
- Harrison, S. C. 1991. A structural taxonomy of DNA-binding domains. *Nature* 353 : 715-719.
- Hartmann, U., S. Hohmann, K. Nettekheim, E. Wisman, H. Saedler, and P. Huijser. 2000. Molecular cloning of SVP: a negative regulator of the floral transition in *Arabidopsis*. *Plant J.* 21 : 351-360.
- Hattori, T., T. Terada, and S. T. Hamasuna. 1994. Sequence and functional analyses of the rice gene homologous to the maize Vp1. *Plant Mol. Biol.* 24 : 805-810.
- Hattori, T., V. Vasil, L. Rosenkrans, L. C. Hannah, D. R. McCarty, and I. K. Vasil. 1992. The Viviparous-1 gene and abscisic acid activate the C1 regulatory gene for anthocyanin biosynthesis during seed maturation in maize. *Genes Dev.* 6 : 609-618.
- Hayes, T. E., P. Sengupta, and B. H. Cochran. 1988. The human c-fos serum response factor and the yeast factors GRM/PRTF have related DNA-binding specificities. *Genes Dev.* 2 : 1713-1722.
- Hoecker, U., I. K. Vasil, and D. R. McCarty. 1995. Integrated control of seed maturation and germination programs by activator and repressor functions of Viviparous-1 of maize. *Genes Dev.* 9 : 2459-2469.
- Hofmann, K. and P. Bucher. 1995. The FHA domain: a putative nuclear signalling domain found in protein kinases and transcription factors. *Trends Biochem. Sci.* 20 : 347-349.
- Honma, T. and K. Goto. 2001. Complexes of MADS-box proteins are sufficient to convert leaves into floral organs. *Nature* 409 : 525-529.
- Hu, J. C., E. K. O'Shea, P. S. Kim, and R. T. Sauer. 1990. Sequence requirements for coiled-coils: analysis with lambda repressor-GCN4 leucine zipper fusions. *Science* 250 : 1400-1403.
- Hubel, A. and F. Schoffl. 1994. *Arabidopsis* heat shock factor: isolation and characterization of the gene and the recombinant protein. *Plant Mol. Biol.* 26 : 353-362.
- Hurst, H. C. 1994. Transcription factors. 1: bZIP proteins. *Protein Profile* 1 : 123-168.
- Imamura, A., N. Hanaki, A. Nakamura, T. Suzuki, M. Taniguchi, T. Kiba, C. Ueguchi, T. Sugiyama, and T. Mizuno. 1999. Compilation and characterization of *Arabidopsis thaliana* response regulators implicated in His-Asp phosphorelay signal transduction. *Plant Cell Physiol.* 40 : 733-742.
- Ishiguro, S. and K. Nakamura. 1994. Characterization of a cDNA encoding a novel DNA-binding protein, SPF1, that recognizes SP8 sequences in the 5' upstream regions of genes coding for sporamin and beta-amylase from sweet potato. *Mol. Gen. Genet.* 244 : 563-571.
- Itoh, H., A. Shimada, M. Ueguchi-Tanaka, N. Kamiya, Y. Hasegawa, M. Ashikari, and M. Matsuoka. 2005. Overexpression of a GRAS protein lacking the DELLA domain confers altered gibberellin responses in rice. *Plant J.* 44 : 669-679.
- Iwakawa, H., Y. Ueno, E. Semiarti, H. Onouchi, S. Kojima, H. Tsukaya, M. Hasebe, T. Soma, M. Ikezaki, C. Machida, et al. 2002. The ASYMMETRIC LEAVES2 Gene of *Arabidopsis thaliana*, Required for Formation of a Symmetric Flat Leaf Lamina, Encodes a Member of a Novel Family of Proteins Characterized by Cysteine Repeats and a Leucine Zipper. *Plant Cell Physiol.* 43 : 467-478.
- Jack, T., L. L. Brockman, and E. M. Meyerowitz. 1992. The homeotic gene APETALA3 of *Arabidopsis thaliana* encodes a MADS box and is expressed in petals and stamens. *Cell* 68 : 683-697.
- Jasinski, S., P. Piazza, J. Craft, A. Hay, L. Woolley, I. Rieu, A. Phillips, P. Hedden, and M. Tsiantis. 2005. KNOX action in *Arabidopsis* is mediated by coordinate regulation of cytokinin and gibberellin activities. *Curr. Biol.* 15 : 1560-1565.
- Jin, H. and C. Martin. 1999. Multifunctionality and diversity within the plant MYB-gene family. *Plant Mol. Biol.* 41 : 577-585.
- Jofuku, K. D., B. G. den Boer, M. Van Montagu, and J. K. Okamoto. 1994. Control of *Arabidopsis* flower and seed development by the homeotic gene APETALA2. *Plant Cell* 6 : 1211-1225.
- Kagaya, Y., K. Ohmiya, and T. Hattori. 1999. RAV1, a novel DNA-binding protein, binds to bipartite recognition sequence through two distinct DNA-binding domains uniquely found in higher plants. *Nucleic Acids Res.* 27 : 470-478.
- Katagiri, F., E. Lam, and N. H. Chua. 1989. Two tobacco DNA-binding proteins with homology to the nuclear factor CREB. *Nature* 340 : 727-730.
- Kater, M. M., J. Franken, K. J. Carney, L. Colombo, and G. C. Angenent. 2001. Sex determination in the monoecious species cucumber is confined to specific floral whorls. *Plant Cell* 13 : 481-493.
- Kim, J., K. Harter, and A. Theologis. 1997. Protein-protein interactions among the Aux/IAA proteins. *Proc. Natl. Acad.*

- Sci. U. S. A. 94 : 11786-11791.
- Kim, S., Z. Zhang, S. Upchurch, N. Isern, and Y. Chen. 2004. Structure and DNA-binding Sites of the SWII AT-rich Interaction Domain (ARID) Suggest Determinants for Sequence-specific DNA Recognition. *J. Biol. Chem.* 279 : 16670-16676.
- Kirik, V. and H. Bäumlein. 1996. A novel leaf-specific myb-related protein with a single binding repeat. *Gene* 183 : 109-113.
- Kisu, Y., Y. Harada, M. Goto, and M. Esaka. 1997. Cloning of the pumpkin ascorbate oxidase gene and analysis of a cis-acting region involved in induction by auxin. *Plant Cell Physiol.* 38 : 631-637.
- Kisu, Y., T. Ono, N. Shimofurutani, M. Suzuki, and M. Esaka. 1998. Characterization and expression of a new class of zinc finger protein that binds to silencer region of ascorbate oxidase gene. *Plant Cell Physiol.* 39 : 1054-1064.
- Klucher, K. M., H. Chow, L. Reiser, and R. L. Fischer. 1996. The AINTEGUMENTA gene of *Arabidopsis* required for ovule and female gametophyte development is related to the floral homeotic gene APETALA2. *Plant Cell* 8 : 137-153.
- Kortschak, R. D., P. W. Tucker, and R. Saint. 2000. ARID proteins come in from the desert. *Trends Biochem. Sci.* 25 : 294-299.
- Kudla, B., M. X. Caddick, T. Langdon, N. M. Martinez-Rossi, C. F. Bennett, S. Sibley, R. W. Davies, and H. N. Arst, Jr. 1990. The regulatory gene areA mediating nitrogen metabolite repression in *Aspergillus nidulans*. Mutations affecting specificity of gene activation alter a loop residue of a putative zinc finger. *EMBO J.* 9 : 1355-1364.
- Landschulz, W. H., P. F. Johnson, and S. L. McKnight. 1988. The leucine zipper: a hypothetical structure common to a new class of DNA binding proteins. *Science* 240 : 1759-1764.
- Laudet, V., C. Hanni, J. Coll, F. Catzeflis, and D. Stehelin. 1992. Evolution of the nuclear receptor gene superfamily. *EMBO J.* 11 : 1003-1013.
- Lavia, P. and P. Jansen-Durr. 1999. E2F target genes and cell-cycle checkpoint control. *BioEssays* 21 : 221-230.
- Ledent, V. and M. Vervoort. 2001. The basic helix-loop-helix protein family: comparative genomics and phylogenetic analysis. *Genome Res.* 11 : 754-770.
- Lee, M.-H., B. Kim, S.-K. Song, J.-O. Heo, N.-I. Yu, S. Lee, M. Kim, D. Kim, S. Sohn, C. Lim, *et al.* 2008. Large-scale analysis of the GRAS gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol. Biol.* 67 : 659-670.
- Li, G., K. J. Bishop, M. B. Chandrasekharan, and T. C. Hall. 1999a. β -Phaseolin gene activation is a two-step process: PvALF-facilitated chromatin modification followed by abscisic acid-mediated gene activation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 96 : 7104-7109.
- Li, G., M. B. Chandrasekharan, A. P. Wolffe, and T. C. Hall. 2001. Chromatin structure and phaseolin gene regulation. *Plant Mol. Biol.* 46 : 121-129.
- Li, J., G. P. Smith, and J. C. Walker. 1999b. Kinase interaction domain of kinase-associated protein phosphatase, a phosphoprotein-binding domain. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 96 : 7821-7826.
- Li, J., G. I. Lee, S. R. Van Doren, and J. C. Walker. 2000. The FHA domain mediates phosphoprotein interactions. *J. Cell Sci.* 113 Pt 23 : 4143-4149.
- Liao, H., C. Yuan, M. I. Su, S. Yongkiettrakul, D. Qin, H. Li, I. J. Byeon, D. Pei, and M. D. Tsai. 2000. Structure of the FHA1 domain of yeast Rad53 and identification of binding sites for both FHA1 and its target protein Rad9. *J. Mol. Biol.* 304 : 941-951.
- Liljegren, S. J., G. S. Ditta, Y. Eshed, B. Savidge, J. L. Bowman, and M. F. Yanofsky. 2000. SHATTERPROOF MADS-box genes control seed dispersal in *Arabidopsis*. *Nature* 404 : 766-770.
- Littlewood, T. D. and G. I. Evan. 1998. Helix-loop-helix transcription factors 3rd ed. Oxford University Press, Oxford [England].
- Liu, Q., M. Kasuga, Y. Sakuma, H. Abe, S. Miura, K. Yamaguchi-Shinozaki, and K. Shinozaki. 1998. Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low-temperature-responsive gene expression, respectively, in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 10 : 1391-1406.
- Loewith, R., M. Meijer, S. P. Lees-Miller, K. Riabowol, and D. Young. 2000. Three yeast proteins related to the human candidate tumor suppressor p33(ING1) are associated with histone acetyltransferase activities. *Mol. Cell. Biol.* 20 : 3807-3816.
- Lund, T., J. Holmlund, M. Fredriksen, and S. G. Laland. 1983. On the presence of two new high mobility group-like proteins in HeLa S3 cells. *FEBS Lett.* 152 : 163-167.
- Ma, P. C., M. A. Rould, H. Weintraub, and C. O. Pabo. 1994. Crystal structure of MyoD bHLH domain-DNA complex: perspectives on DNA recognition and implications for transcriptional activation. *Cell* 77 : 451-459.
- Magyar, Z., A. Atanassova, L. De Veylder, S. Rombauts, and D. Inze. 2000. Characterization of two distinct DP-related genes from *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Lett.* 486 : 79-87.
- Mandel, M. A., C. Gustafson-Brown, B. Savidge, and M. F. Yanofsky. 1992. Molecular characterization of the *Arabidopsis* floral homeotic gene APETALA1. *Nature* 360 : 273-277.
- Manzara, T. and W. Gruissem. 1988. Organization and expression of the genes encoding ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in higher plants. *Photosynth. Res.* 16 : 117-139.
- Massari, M. E. and C. Murre. 2000. Helix-loop-helix proteins: regulators of transcription in eucaryotic organisms. *Mol. Cell. Biol.* 20 : 429-440.
- McCarty, D. R., T. Hattori, C. B. Carson, V. Vasil, M. Lazar, and I. K. Vasil. 1991. The Viviparous-1 developmental gene of maize encodes a novel transcriptional activator. *Cell* 66 : 895-905.

- McKnight, S. L. 1991. Molecular zippers in gene regulation. *Sci. Am.* 264 : 54-64.
- Mena, M., J. Vicente-Carbajosa, R. J. Schmidt, and P. Carbonero. 1998. An endosperm-specific DOF protein from barley, highly conserved in wheat, binds to and activates transcription from the prolamin-box of a native B-hordein promoter in barley endosperm. *Plant J.* 16 : 53-62.
- Mena, M., F. J. Cejudo, I. Isabel-Lamonedá, and P. Carbonero. 2002. A role for the DOF transcription factor BPBF in the regulation of gibberellin-responsive genes in barley aleurone. *Plant Physiol.* 130 : 111-119.
- Mewes, H. W., K. Albermann, M. Bahr, D. Frishman, A. Gleissner, J. Hani, K. Heumann, K. Kleine, A. Maierl, S. G. Oliver, *et al.* 1997. Overview of the yeast genome. *Nature* 387 : 7-65.
- Michaels, S. D. and R. M. Amasino. 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., G. Ditta, C. Gustafson-Brown, S. Pelaz, M. Yanofsky, and R. M. Amasino. 2003. AGL24 acts as a promoter of flowering in *Arabidopsis* and is positively regulated by vernalization. *Plant J.* 33 : 867-874.
- Moose, S. P. and P. H. Sisco. 1996. Glossy15, an APETALA2-like gene from maize that regulates leaf epidermal cell identity. *Genes Dev.* 10 : 3018-3027.
- Morgan, K. E., T. I. Zarembinski, A. Theologis, and S. Abel. 1999. Biochemical characterization of recombinant polypeptides corresponding to the predicted β aa fold in Aux/IAA proteins. *FEBS Lett.* 454 : 283-287.
- Mouradov, A., F. Cremer, and G. Coupland. 2002. Control of flowering time: interacting pathways as a basis for diversity. *Plant Cell* 14 Suppl : S111-130.
- Munster, T., J. Pahnke, A. Di Rosa, J. T. Kim, W. Martin, H. Saedler, and G. Theissen. 1997. Floral homeotic genes were recruited from homologous MADS-box genes preexisting in the common ancestor of ferns and seed plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 94 : 2415-2420.
- Murre, C., P. S. McCaw, and D. Baltimore. 1989. A new DNA binding and dimerization motif in immunoglobulin enhancer binding, daughterless, MyoD, and myc proteins. *Cell* 56 : 777-783.
- Nagai, N., A. Nakai, and K. Nagata. 1995. Quercetin suppresses heat shock response by down regulation of HSF1. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 208 : 1099-1105.
- Nair, S. K. and S. K. Burley. 2000. Recognizing DNA in the library. *Nature* 404 : 715, 717-718.
- Nakai, A. and R. I. Morimoto. 1993. Characterization of a novel chicken heat shock transcription factor, heat shock factor 3, suggests a new regulatory pathway. *Mol. Cell. Biol.* 13 : 1983-1997.
- Nakai, A., M. Tanabe, Y. Kawazoe, J. Inazawa, R. I. Morimoto, and K. Nagata. 1997. HSF4, a new member of the human heat shock factor family which lacks properties of a transcriptional activator. *Mol. Cell. Biol.* 17 : 469-481.
- Nambara, E., P. McCourt, and S. Naito. 1995. A regulatory role for the ABI3 gene in the establishment of embryo maturation in *Arabidopsis thaliana*. *Development* 121 : 629-636.
- Nambara, E., M. Suzuki, S. Abrams, D. R. McCarty, Y. Kamiya, and P. McCourt. 2002. A Screen for Genes That Function in Abscisic Acid Signaling in *Arabidopsis thaliana*. *Genetics* 161 : 1247-1255.
- Nambara, E., R. Hayama, Y. Tsuchiya, M. Nishimura, H. Kawaide, Y. Kamiya, and S. Naito. 2000. The Role of ABI3 and FUS3 Loci in *Arabidopsis thaliana* on Phase Transition from Late Embryo Development to Germination. *Dev. Biol.* 220 : 412-423.
- Nesi, N., I. Debeaujon, C. Jond, A. J. Stewart, G. I. Jenkins, M. Caboche, and L. Lepiniec. 2002. The TRANSPARENT TESTA16 locus encodes the ARABIDOPSIS BSISTER MADS domain protein and is required for proper development and pigmentation of the seed coat. *Plant Cell* 14 : 2463-2479.
- Nole-Wilson, S. and B. A. Krizek. 2000. DNA binding properties of the *Arabidopsis* floral development protein AINTEGUMENTA. *Nucleic Acids Res.* 28 : 4076-4082.
- Nover, L. and K. D. Scharf. 1997. Heat stress proteins and transcription factors. *Cell. Mol. Life Sci.* 53 : 80-103.
- Nover, L., K. D. Scharf, D. Gagliardi, P. Vergne, E. Czarnecka-Verner, and W. B. Gurley. 1996. The Hsf world: classification and properties of plant heat stress transcription factors. *Cell Stress Chaperones* 1 : 215-223.
- O'Shea, E. K., R. Rutkowski, and P. S. Kim. 1989. Evidence that the leucine zipper is a coiled coil. *Science* 243 : 538-542.
- O'Shea, E. K., J. D. Klemm, P. S. Kim, and T. Alber. 1991. X-ray structure of the GCN4 leucine zipper, a two-stranded, parallel coiled coil. *Science* 254 : 539-544.
- Oeda, K., J. Salinas, and N. H. Chua. 1991. A tobacco bZip transcription activator (TAF-1) binds to a G-box-like motif conserved in plant genes. *EMBO J.* 10 : 1793-1802.
- Okamoto, J. K., B. Caster, R. Villarreal, M. Van Montagu, and K. D. Jofuku. 1997. The AP2 domain of APETALA2 defines a large new family of DNA binding proteins in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 94 : 7076-7081.
- Oppenheimer, D. G., P. L. Herman, S. Sivakumaran, J. Esch, and M. D. Marks. 1991. A myb gene required for leaf trichome differentiation in *Arabidopsis* is expressed in stipules. *Cell* 67 : 483-493.
- Ouellet, F., P. J. Overvoorde, and A. Theologis. 2001. IAA17/AXR3: Biochemical Insight into an Auxin Mutant Phenotype. *Plant Cell* 13 : 829-841.
- Palaniswamy, S. K., S. James, H. Sun, R. S. Lamb, R. V. Davuluri, and E. Grotewold. 2006. AGRIS and AtRegNet. A Platform to Link cis-Regulatory Elements and Transcription Factors into Regulatory Networks. *Plant Physiol.* 140 : 818-829.

- Papi, M., S. Sabatini, D. Bouchez, C. Camilleri, P. Costantino, and P. Vittorioso. 2000. Identification and disruption of an *Arabidopsis* zinc finger gene controlling seed germination. *Genes Dev.* 14 : 28-33.
- Papi, M., S. Sabatini, M. M. Altamura, L. Hennig, E. Schafer, P. Costantino, and P. Vittorioso. 2002. Inactivation of the phloem-specific Dof zinc finger gene DAG1 affects response to light and integrity of the testa of *Arabidopsis* seeds. *Plant Physiol.* 128 : 411-417.
- Pelaz, S., G. S. Ditta, E. Baumann, E. Wisman, and M. F. Yanofsky. 2000. B and C floral organ identity functions require SEPALLATA MADS-box genes. *Nature* 405 : 200-203.
- Peng, J., P. Carol, D. E. Richards, K. E. King, R. J. Cowling, G. P. Murphy, and N. P. Harberd. 1997. The *Arabidopsis* GAI gene defines a signaling pathway that negatively regulates gibberellin responses. *Genes Dev.* 11 : 3194-3205.
- Perazza, D., G. Vachon, and M. Herzog. 1998. Gibberellins promote trichome formation by Up-regulating GLABROUS1 in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 117 : 375-383.
- Plesch, G., T. Ehrhardt, and B. Mueller-Roeber. 2001. Involvement of TAAAG elements suggests a role for Dof transcription factors in guard cell-specific gene expression. *Plant J.* 28 : 455-464.
- Purugganan, M. D., S. D. Rounsley, R. J. Schmidt, and M. F. Yanofsky. 1995. Molecular evolution of flower development: diversification of the plant MADS-box regulatory gene family. *Genetics* 140 : 345-356.
- Putterill, J., F. Robson, K. Lee, R. Simon, and G. Coupland. 1995. The CONSTANS gene of *Arabidopsis* promotes flowering and encodes a protein showing similarities to zinc finger transcription factors. *Cell* 80 : 847-857.
- Pysh, L. D., J. W. Wysocka-Diller, C. Camilleri, D. Bouchez, and P. N. Benfey. 1999. The GRAS gene family in *Arabidopsis*: sequence characterization and basic expression analysis of the SCARECROW-LIKE genes. *Plant J.* 18 : 111-119.
- Ramírez-Parra, E., Q. Xie, M. B. Boniotti, and C. Gutierrez. 1999. The cloning of plant E2F, a retinoblastoma-binding protein, reveals unique and conserved features with animal G1/S regulators. *Nucleic Acids Res.* 27 : 3527-3533.
- Ramírez-Parra, E. and C. Gutierrez. 2000. Characterization of wheat DP, a heterodimerization partner of the plant E2F transcription factor which stimulates E2F-DNA binding. *FEBS Lett.* 486 : 73-78.
- Rasmussen, R., D. Benvegnu, E. K. O'Shea, P. S. Kim, and T. Alber. 1991. X-ray scattering indicates that the leucine zipper is a coiled coil. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 88 : 561-564.
- Ratcliffe, O. J., G. C. Nadzan, T. L. Reuber, and J. L. Riechmann. 2001. Regulation of flowering in *Arabidopsis* by an FLC homologue. *Plant Physiol.* 126 : 122-132.
- Reed, J. W. 2001. Roles and activities of Aux/IAA proteins in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci.* 6 : 420-425.
- Reeves, R. and M. S. Nissen. 1990. The A.T-DNA-binding domain of mammalian high mobility group I chromosomal proteins. A novel peptide motif for recognizing DNA structure. *J. Biol. Chem.* 265 : 8573-8582.
- Riano-Pachon, D. M., S. Ruzicic, I. Dreyer, and B. Mueller-Roeber. 2007. PlnTFDB: an integrative plant transcription factor database. *BMC Bioinformatics* 8 : 42.
- Riechmann, J. L. and E. M. Meyerowitz. 1997. MADS domain proteins in plant development. *Biol. Chem.* 378 : 1079-1101.
- Riechmann, J. L. and E. M. Meyerowitz. 1998. The AP2/EREBP family of plant transcription factors. *Biol. Chem.* 379 : 633-654.
- Riechmann, J. L. and O. J. Ratcliffe. 2000. A genomic perspective on plant transcription factors. *Curr. Opin. Plant Biol.* 3 : 423-434.
- Riechmann, J. L., M. Wang, and E. M. Meyerowitz. 1996. DNA-binding properties of *Arabidopsis* MADS domain homeotic proteins APETALA1, APETALA3, PISTILLATA and AGAMOUS. *Nucleic Acids Res.* 24 : 3134-3141.
- Riechmann, J. L., J. Heard, G. Martin, L. Reuber, C. Jiang, J. Keddie, L. Adam, O. Pineda, O. J. Ratcliffe, R. R. Samaha, *et al.* 2000. *Arabidopsis* transcription factors: genome-wide comparative analysis among eukaryotes. *Science* 290 : 2105-2110.
- Robinson, K. A., J. I. Koepke, M. Kharodawala, and J. M. Lopes. 2000. A network of yeast basic helix-loop-helix interactions. *Nucleic Acids Res.* 28 : 4460-4466.
- Robson, F., M. M. Costa, S. R. Hepworth, I. Vizir, M. Pineiro, P. H. Reeves, J. Putterill, and G. Coupland. 2001. Functional importance of conserved domains in the flowering-time gene CONSTANS demonstrated by analysis of mutant alleles and transgenic plants. *Plant J.* 28 : 619-631.
- Rosinski, J. A. and W. R. Atchley. 1998. Molecular evolution of the Myb family of transcription factors: evidence for polyphyletic origin. *J. Mol. Evol.* 46 : 74-83.
- Rushton, P., H. Macdonald, A. Huttly, C. Lazarus, and R. Hooley. 1995. Members of a new family of DNA-binding proteins bind to a conserved cis-element in the promoters of α -Amy2 genes. *Plant Mol. Biol.* 29 : 691-702.
- Rushton, P. J., J. T. Torres, M. Parniske, P. Wernert, K. Hahlbrock, and I. E. Somssich. 1996. Interaction of elicitor-induced DNA-binding proteins with elicitor response elements in the promoters of parsley PR1 genes. *EMBO J.* 15 : 5690-5700.
- Saha, V., T. Chaplin, A. Gregorini, P. Ayton, and B. D. Young. 1995. The leukemia-associated-protein (LAP) domain, a cysteine-rich motif, is present in a wide range of proteins, including MLL, AF10, and MLLT6 proteins. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 92 : 9737-9741.
- Sakai, H., T. Aoyama, and A. Oka. 2000. *Arabidopsis* ARR1 and ARR2 response regulators operate as transcriptional activators. *Plant J.* 24 : 703-711.

- Sakai, H., T. Honma, T. Aoyama, S. Sato, T. Kato, S. Tabata, and A. Oka. 2001. ARR1, a Transcription Factor for Genes Immediately Responsive to Cytokinins. *Science* 294 : 1519-1521.
- Samach, A., H. Onouchi, S. E. Gold, G. S. Ditta, Z. Schwarz-Sommer, M. F. Yanofsky, and G. Coupland. 2000. Distinct roles of CONSTANS target genes in reproductive development of *Arabidopsis*. *Science* 288 : 1613-1616.
- Sarge, K. D., S. P. Murphy, and R. I. Morimoto. 1993. Activation of heat shock gene transcription by heat shock factor 1 involves oligomerization, acquisition of DNA-binding activity, and nuclear localization and can occur in the absence of stress. *Mol. Cell. Biol.* 13 : 1392-1407.
- Scharf, K. D., S. Rose, W. Zott, F. Schoffl, and L. Nover. 1990. Three tomato genes code for heat stress transcription factors with a region of remarkable homology to the DNA-binding domain of the yeast HSF. *EMBO J.* 9 : 4495-4501.
- Schindler, U., H. Beckmann, and A. R. Cashmore. 1992. TGA1 and G-box binding factors: two distinct classes of *Arabidopsis* leucine zipper proteins compete for the G-box-like element TGACGTGG. *Plant Cell* 4 : 1309-1319.
- Schindler, U., H. Beckmann, and A. R. Cashmore. 1993. HAT3.1, a novel *Arabidopsis* homeodomain protein containing a conserved cysteine-rich region. *Plant J.* 4 : 137-150.
- Schumacher, K., T. Schmitt, M. Rossberg, G. Schmitz, and K. Theres. 1999. The Lateral suppressor (Ls) gene of tomato encodes a new member of the VHIID protein family. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 96 : 290-295.
- Scortecci, K. C., S. D. Michaels, and R. M. Amasino. 2001. Identification of a MADS-box gene, FLOWERING LOCUS M, that represses flowering. *Plant J.* 26 : 229-236.
- Sekine, M., M. Ito, K. Uemukai, Y. Maeda, H. Nakagami, and A. Shinmyo. 1999. Isolation and characterization of the E2F-like gene in plants. *FEBS Lett.* 460 : 117-122.
- Shimizu, T., A. Toumoto, K. Ihara, M. Shimizu, Y. Kyogoku, N. Ogawa, Y. Oshima, and T. Hakoshima. 1997. Crystal structure of PHO4 bHLH domain-DNA complex: flanking base recognition. *EMBO J.* 16 : 4689-4697.
- Shiota, H., R. Satoh, K.-i. Watabe, H. Harada, and H. Kamada. 1998. C-ABI3, the Carrot Homologue of the Arabidopsis ABI3, is Expressed during Both Zygotic and Somatic Embryogenesis and Functions in the Regulation of Embryo-Specific ABA-Inducible Genes. *Plant Cell Physiol.* 39 : 1184-1193.
- Siegfried, K. R., Y. Eshed, S. F. Baum, D. Otsuga, G. N. Drews, and J. L. Bowman. 1999. Members of the YABBY gene family specify abaxial cell fate in *Arabidopsis*. *Development* 126 : 4117-4128.
- Simpson, G. G. and C. Dean. 2002. *Arabidopsis*, the Rosetta stone of flowering time? *Science* 296 : 285-289.
- Singh, K., E. S. Dennis, J. G. Ellis, D. J. Llewellyn, J. G. Tokuhisa, J. A. Wahleithner, and W. J. Peacock. 1990. OCSBF-1, a maize ocs enhancer binding factor: isolation and expression during development. *Plant Cell* 2 : 891-903.
- Sistonen, L., K. D. Sarge, and R. I. Morimoto. 1994. Human heat shock factors 1 and 2 are differentially activated and can synergistically induce hsp70 gene transcription. *Mol. Cell. Biol.* 14 : 2087-2099.
- Sistonen, L., K. D. Sarge, B. Phillips, K. Abravaya, and R. I. Morimoto. 1992. Activation of heat shock factor 2 during hemin-induced differentiation of human erythroleukemia cells. *Mol. Cell. Biol.* 12 : 4104-4111.
- Stockinger, E. J., S. J. Gilmour, and M. F. Thomashow. 1997. *Arabidopsis thaliana* CBF1 encodes an AP2 domain-containing transcriptional activator that binds to the C-repeat/DRE, a cis-acting DNA regulatory element that stimulates transcription in response to low temperature and water deficit. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 94 : 1035-1040.
- Stone, J. M., M. A. Collinge, R. D. Smith, M. A. Horn, and J. C. Walker. 1994. Interaction of a protein phosphatase with an *Arabidopsis* serine-threonine receptor kinase. *Science* 266 : 793-795.
- Stracke, R., M. Werber, and B. Weisshaar. 2001. The R2R3-MYB gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Curr. Opin. Plant Biol.* 4 : 447-456.
- Strauss, F. and A. Varshavsky. 1984. A protein binds to a satellite DNA repeat at three specific sites that would be brought into mutual proximity by DNA folding in the nucleosome. *Cell* 37 : 889-901.
- Strayer, C., T. Oyama, T. F. Schultz, R. Raman, D. E. Somers, P. Mas, S. Panda, J. A. Kreps, and S. A. Kay. 2000. Cloning of the Arabidopsis clock gene TOC1, an autoregulatory response regulator homolog. *Science* 289 : 768-771.
- Suarez-Lopez, P., K. Wheatley, F. Robson, H. Onouchi, F. Valverde, and G. Coupland. 2001. CONSTANS mediates between the circadian clock and the control of flowering in *Arabidopsis*. *Nature* 410 : 1116-1120.
- Suzuki, M., C. Y. Kao, and D. R. McCarty. 1997. The conserved B3 domain of VIVIPAROUS1 has a cooperative DNA binding activity. *Plant Cell* 9 : 799-807.
- Suzuki, M., M. G. Ketterling, Q.-B. Li, and D. R. McCarty. 2003. Viviparous1 Alters Global Gene Expression Patterns through Regulation of Abscisic Acid Signaling. *Plant Physiol.* 132 : 1664-1677.
- Tabata, T., T. Nakayama, K. Mikami, and M. Iwabuchi. 1991. HBP-1a and HBP-1b: leucine zipper-type transcription factors of wheat. *EMBO J.* 10 : 1459-1467.
- Tabata, T., H. Takase, S. Takayama, K. Mikami, A. Nakatsuka, T. Kawata, T. Nakayama, and M. Iwabuchi. 1989. A protein that binds to a cis-acting element of wheat histone genes has a leucine zipper motif. *Science* 245 : 965-967.
- Takatsujii, H. 1999. Zinc-finger proteins: the classical zinc finger emerges in contemporary plant science. *Plant Mol. Biol.* 39 : 1073-1078.
- Tanabe, M., A. Nakai, Y. Kawazoe, and K. Nagata. 1997.

- Different thresholds in the responses of two heat shock transcription factors, HSF1 and HSF3. *J. Biol. Chem.* 272 : 15389-15395.
- Theissen, G., J. T. Kim, and H. Saedler. 1996. Classification and phylogeny of the MADS-box multigene family suggest defined roles of MADS-box gene subfamilies in the morphological evolution of eukaryotes. *J. Mol. Evol.* 43 : 484-516.
- Tian, C., P. Wan, S. Sun, J. Li, and M. Chen. 2004. Genome-Wide Analysis of the GRAS Gene Family in Rice and *Arabidopsis*. *Plant Mol. Biol.* 54 : 519-532.
- Tong, H., Y. Jin, W. Liu, F. Li, J. Fang, Y. Yin, Q. Qian, L. Zhu, and C. Chu. 2009. DWARF AND LOW-TILLERING, a new member of the GRAS family, plays positive roles in brassinosteroid signaling in rice. *Plant J.* 58 : 803-816.
- Truong, H. N., M. Caboche, and F. Daniel-Vedele. 1997. Sequence and characterization of two *Arabidopsis thaliana* cDNAs isolated by functional complementation of a yeast *gln3 gdh1* mutant. *FEBS Lett.* 410 : 213-218.
- Ueda, T., W. Wawerczak, K. Ward, N. Sher, M. Ketudat, R. J. Schmidt, and J. Messing. 1992. Mutations of the 22- and 27-kD zein promoters affect transactivation by the Opaque-2 protein. *Plant Cell* 4 : 701-709.
- Ulmasov, T., G. Hagen, and T. J. Guilfoyle. 1997a. ARF1, a transcription factor that binds to auxin response elements. *Science* 276 : 1865-1868.
- Ulmasov, T., G. Hagen, and T. J. Guilfoyle. 1999. Activation and repression of transcription by auxin-response factors. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 96 : 5844-5849.
- Ulmasov, T., J. Murfett, G. Hagen, and T. J. Guilfoyle. 1997b. Aux/IAA proteins repress expression of reporter genes containing natural and highly active synthetic auxin response elements. *Plant Cell* 9 : 1963-1971.
- Vicente-Carbajosa, J., S. P. Moose, R. L. Parsons, and R. J. Schmidt. 1997. A maize zinc-finger protein binds the prolamin box in zein gene promoters and interacts with the basic leucine zipper transcriptional activator Opaque2. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 94 : 7685-7690.
- Vinson, C. R., P. B. Sigler, and S. L. McKnight. 1989. Scissors-grip model for DNA recognition by a family of leucine zipper proteins. *Science* 246 : 911-916.
- Washio, K. 2001. Identification of Dof proteins with implication in the gibberellin-regulated expression of a peptidase gene following the germination of rice grains. *Biochim. Biophys. Acta* 1520 : 54-62.
- Weigel, D. 1995. The APETALA2 domain is related to a novel type of DNA binding domain. *Plant Cell* 7 : 388-389.
- Weisbrod, S., M. Groudine, and H. Weintraub. 1980. Interaction of HMG 14 and 17 with actively transcribed genes. *Cell* 19 : 289-301.
- Weisshaar, B., G. A. Armstrong, A. Block, O. da Costa e Silva, and K. Hahlbrock. 1991. Light-inducible and constitutively expressed DNA-binding proteins recognizing a plant promoter element with functional relevance in light responsiveness. *EMBO J.* 10 : 1777-1786.
- Wilson, K., D. Long, J. Swinburne, and G. Coupland. 1996. A Dissociation insertion causes a semidominant mutation that increases expression of TINY, an *Arabidopsis* gene related to APETALA2. *Plant Cell* 8 : 659-671.
- Xie, Q., G. Frugis, D. Colgan, and N. H. Chua. 2000. *Arabidopsis* NAC1 transduces auxin signal downstream of TIR1 to promote lateral root development. *Genes Dev.* 14 : 3024-3036.
- Xie, Q., A. P. Sanz-Burgos, H. Guo, J. A. Garcia, and C. Gutierrez. 1999. GRAB proteins, novel members of the NAC domain family, isolated by their interaction with a geminivirus protein. *Plant Mol. Biol.* 39 : 647-656.
- Yanagisawa, S. 1995. A novel DNA-binding domain that may form a single zinc finger motif. *Nucleic Acids Res.* 23 : 3403-3410.
- Yanagisawa, S. 1996. A novel multigene family that the gene for a maize DNA-binding protein, MNB1a belongs to: isolation of genomic clones from this family and some aspects of its molecular evolution. *Biochem. Mol. Biol. Int.* 38 : 665-673.
- Yanagisawa, S. and J. Sheen. 1998. Involvement of maize Dof zinc finger proteins in tissue-specific and light-regulated gene expression. *Plant Cell* 10 : 75-89.
- Yanagisawa, S. and R. J. Schmidt. 1999. Diversity and similarity among recognition sequences of Dof transcription factors. *Plant J.* 17 : 209-214.
- Yanai, O., E. Shani, K. Dolezal, P. Tarkowski, R. Sablowski, G. Sandberg, A. Samach, and N. Ori. 2005. *Arabidopsis* KNOXI proteins activate cytokinin biosynthesis. *Curr. Biol.* 15 : 1566-1571.
- Yanofsky, M. F., H. Ma, J. L. Bowman, G. N. Drews, K. A. Feldmann, and E. M. Meyerowitz. 1990. The protein encoded by the *Arabidopsis* homeotic gene *agamous* resembles transcription factors. *Nature* 346 : 35-39.
- Yin, Y., D. Vafeados, Y. Tao, S. Yoshida, T. Asami, and J. Chory. 2005. A New Class of Transcription Factors Mediates Brassinosteroid-Regulated Gene Expression in *Arabidopsis*. *Cell* 120 : 249-259.
- Yu, E. Y., S. E. Kim, J. H. Kim, J. H. Ko, M. H. Cho, and I. K. Chung. 2000. Sequence-specific DNA recognition by the Myb-like domain of plant telomeric protein RTBP1. *J. Biol. Chem.* 275 : 24208-24214.
- Yu, H. and M. Gerstein. 2006. Genomic analysis of the hierarchical structure of regulatory networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103 : 14724-14731.
- Zhou, J., X. Tang, and G. B. Martin. 1997. The Pto kinase conferring resistance to tomato bacterial speck disease interacts with proteins that bind a cis-element of pathogenesis-related genes. *EMBO J.* 16 : 3207-3218.