

Univerzita Karlova v Praze  
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Eliška Škrabálková

Funkce a vliv genů rodiny AHL ve vývoji rostlin  
AHL genes in plant development

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce: Mgr. Marek Širl

Konzultant: RNDr. Aleš Soukup, Ph.D

Praha, 2018

## Poděkování:

Chtěla bych poděkovat svému školiteli Mgr. Marku Širlovi a konzultantovi RNDr. Aleši Soukupovi, Ph.D. za vedení této bakalářské práce. Dále také všem blízkým, kteří se na vzniku podíleli. Děkuji.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 10. 5. 2018

Podpis

## Abstrakt

Rostlinný vývoj je komplexní proces pod kontrolou mnoha faktorů. Klíčovou je i exprese specifických genů, které určují základní stavební plán rostliny a jejich signálních drah. Rodina genů AHL, u *Arabidopsis thaliana* zahrnující 29 členů, patří mezi tyto regulátory a ovlivňuje vývoj rostliny hned na několika úrovních. Z hlediska struktury jsou výsledné AHL proteiny složeny ze dvou typických částí, a to DNA vazebného AT-hook motivu a z jadernou lokalizací definující PPC domény, která ve výsledku umožňuje i oligomeraci. Fylogeneticky jsou AHL proteiny rozděleny právě na základě počtu a typu těchto domén do tříd A a B. Co se týče způsobu ovlivňování rostlinného vývoje, tak jsou tyto jaderné proteiny schopné navázání na cílovou DNA a společnou kooperací s dalšími faktory ovlivňují genovou expresi. Pokud jde o funkci AHL proteinů v rámci rostlinného těla, tak jsou zapojeny v organogenezi kořenů a květů, spolupracují s množstvím signálních drah fytohormonů, jako jsou auxiny, gibereliny, brassinosteroidy či senescenční hormony. Dále se účastní fotomorfogeneze nebo kontrolují systémovou imunitní odpověď rostliny.

Klíčová slova: AHL, AT-hook, PPC doména, jaderný protein, *Arabidopsis thaliana*

## Abstract

Plant development is a complex process where different factors come into play. The expression of certain genes, which determine basic plant structure and its signaling pathways, is also of great importance. The AHL gene family, which in case of *Arabidopsis thaliana* includes 29 members, is one of those determinators that have an impact on plant development on several levels. As far as structure is concerned, the AHL proteins are typically composed of two parts – the DNA-bonding AT-hook motif and PPC domain, which defines nuclear localisation and eventually enables oligomerisation. In terms of phylogenetics, the AHL proteins are divided into clades A and B on the basis of number and type of these domains. When it comes to affecting plant development, these nuclear proteins are capable of bonding with the corresponding DNA, and in cooperation with other factors influencing gene expression. In the plant body the AHL proteins are involved in root and floral organogenesis and also cooperate with a number of signaling pathways of phytohormones, such as auxins, gibberellins, brassinosteroids or senescence hormones. Moreover, they take part in photomorphogenesis or control systematic immune responses of the plant.

Keywords: AHL, AT-hook, PPC domain, nuclear protein, *Arabidopsis thaliana*

## Obsah

1	Seznam zkratk	
2	Úvod.....	1
3	Cíle práce.....	2
4	Rodina AHL genů .....	3
4.1	Strukturní části AHL .....	4
4.1.1	AT hook motiv .....	4
4.1.2	PPC doména .....	4
4.2	Fylogenetické rozdělení AHL .....	5
4.2.1	Třída A .....	6
4.2.2	Třída B.....	7
4.3	Mechanismy ovlivnění genové exprese geny AHL .....	7
4.4	Vzájemné interakce proteinů AHL.....	10
5	Geny AHL a jejich vliv na strukturu a mechanismy rostliny .....	12
5.1	Vliv AHL na vývoj kořenů rostlin.....	12
5.2	Vliv AHL na velikost a tvar rostlinných orgánů .....	13
5.3	Vliv AHL na vývoj květu .....	14
5.4	Vliv AHL na fotomorfogenezi .....	16
5.5	Vliv AHL na rostlinné fytohormony .....	17
5.6	Vliv AHL na vrozenou imunitní odpověď .....	18
5.7	Vliv AHL na senescenci .....	19
6	Závěr.....	22
7	Seznam Literatury .....	26

## 1 Seznam zkratek

AHL.....	AT-hook motif containing nuclear localised
PPC/ DUF296....	Plant and Procaryote conserved domain, Domain of unknown function #296
HMG.....	high mobility group protein
GRP.....	sekvence aminokyseliny glycin-arginin-prolin
AT oblast .....	oblast bohatá na adenin a thymidin
MAR .....	Matrix attachment region
H2B .....	histon 2B
FT .....	FLOWERING LOCUS T
HDA .....	histon deacetyláza
YUC .....	YUCCA
ARP4.....	ACTIN-RELATED PROTEIN 4
SWR1 .....	SWI2/SNF2-RELATED 1
ETT.....	ETTIN
TEs .....	transpozomální elementy
siRNA.....	small interfering RNA
TEK.....	TRANSPOSABLE ELEMENT SILENCING VIA AT-HOOK, AHL16
FLC.....	FLOWERING LOCUS C
FWA.....	FLOWERING WAGENINGEN
MSI5.....	WD-40 repeat-containing protein MSI5
H3K9.....	histon H3 lysin 9
AP1.....	APETALA1
AP2.....	APETALA2
AP3.....	APETALA3
PI.....	PISTILLATA
AG.....	AGAMOUS
GIK.....	GIANT KILLER, AHL21
CRC.....	CRAB CLAW
JAG.....	JAGGED
KNU.....	KNUCKLES

LFY .....	LEAFY
MAF .....	MADS AFFECTING FLOWERING
MS188 .....	MALE STERILE 188
AMS .....	ABORTED MICROSPORES
AGP .....	arabinogalaktanové proteiny
HRGP .....	hydroxyproline-rich glykoprotein
SOB3 .....	SUPPRESSOR OF PHYTOCHROME B-4 #3, AHL29
ESC/ ORE7 .....	ESCAROLA, ORESARA7, AHL27
SAUR19 .....	SMALL AUXIN UP RNA19
BZR1 .....	BRASSINAZOLE-RESISTANT 1
BAP .....	komplex transkripčních faktorů BZR1/ARF6/PIF4
RGA1 .....	REPRESSOR OF GA1-3 1
GA .....	gibereliny
GA3ox .....	GA 3-oxidáza
AGF1 .....	AT-HOOK PROTEIN OF GA FEEDBACK 1, AHL25
GNFEI .....	GA- negative feedback element I
AGF2 .....	AT-HOOK PROTEIN OF GA FEEDBACK 2, AHL15
PAMPs .....	Pathogen- associated molecular patterns
PTI .....	PAMP-triggered immunity
PRRs .....	Pattern recognition receptors
NHO1 .....	NONHOST1
FRK1 .....	FLG22-INDUCED RECEPTOR-LIKE KINASE 1
SEN4 .....	SENESCENCE 4
SAG12 .....	SENESCENCE-ASSOCIATED GENE 12



## 2 Úvod

Vývoj rostlinného těla je velice komplexní proces zahrnující množství složitých a navzájem úzce provázaných pochodů. Každá část této komplikované kaskády dějů přispívá ke správnému vytvoření tělesného plánu rostliny a je pod kontrolou velkého počtu vnějších i vnitřních faktorů. Obecně se mezi vnější faktory řadí biotické a abiotické faktory, jako jsou klimatické podmínky, umístění rostliny, dostupnost živin, vody a světla. Mezi vnitřní patří hlavně hormonální stimuly, modulace v rámci transkripčních a translačních dějů a také změny v oblasti genů.

V průběhu přechodu rostlin z vodního prostředí na souš došlo během evoluce k výrazné změně v rostlinném genomu. Genom se stal komplexnější a čítá mnoho genů a genových rodin. Jednou z těchto rodin je i poměrně nedávno objevená skupina genů AHL (AT-hook motif containing nuclear localised), u které bylo prokázáno, že se účastní regulace rostlinného vývoje. Přestože jsou geny AHL evolučně velmi konzervované a vyskytují se pravděpodobně u všech suchozemských rostlin, pro potřeby této bakalářské práce je budu povětšinou popisovat na modelové rostlině *Arabidopsis thaliana*.

Genová rodina AHL u *Arabidopsis thaliana* je tvořena 29 paralogy a podle dosavadních zjištění ovlivňuje tato rodina genů různé oblasti rostlinného vývoje již od raných stádií. Bylo prokázáno, že kontrolují širokou škálu procesů od vývoje hypokotylu až po kontrolu senescence a kvetení a jsou členy řady signálních drah.

### 3 Cíle práce

Hlavním cílem mé rešerše bylo nashromáždit a utřídit dostupné informace a materiály týkajících se AHL genů a následným vypracováním tohoto textu sumarizovat jejich strukturní podstatu a funkční úlohu. Dále na základě dosud známých faktů zauvažovat o vzájemné funkční propojenosti jednotlivých členů této rodiny a také o jejich prostorové distribuci a expresi v rámci rostlinného těla.

## 4 Rodina AHL genů

Vývoj suchozemských rostlin a následná evoluční radiace spojována s významnou modifikací vývojového programu, což dovolilo rostlinám zvýšit svoji komplexitu a přizpůsobit se tomuto prostředí (Journal et al., 2011). Se zvyšující se strukturální komplexitou docházelo také k expanzi počtu genů ovlivňujících důležité růstové a vývojové procesy, které vyústily v postupnou tvorbu vícečlenných skupin genů neboli genových rodin (Bowman et al., 2007; Dreze et al., 2011; Lynch and Conery, 2003).

Jednou z těchto rodin je i rodina jaderných proteinů obsahující AT-hook doménu (AT-hook motif containing nuclear localised, AHL), která byla nalezena v genomu všech doposud osekvenovaných suchozemských rostlin počínaje *Physcomitrella patens* (Rensing et al., 2008) a různými jednoděložnými a dvouděložnými rostlinami, jako *Arabidopsis thaliana* (The Arabidopsis Genome Initiative, 2000), *Oryza sativa* (Goff et al., 2014; Yu et al., 2002) nebo *Populus trichocarpa* (Tuskan et al., 2006). Za účelem zmapování evolučního vývoje AHL proteinů byly zkoumány i genomy zelených řas. U některých řas, jako jsou například *Chlamydomonas reinhardtii* nebo *Volvox carteri*, nebyly nalezeny žádné geny kódující AHL nebo PPC doménu, ale zato u *Micromonas pusilla* a *Ostreococcus lucimarinus* se objevil gen pouze pro samostatnou PPC doménu (Merchant et al., 2010; Palenik et al., 2007; Prochnik et al., 2010; Worden et al., 2009).

AHL proteiny obsahují dvě konzervované strukturální domény. Takzvaný AT-hook motiv, který slouží k navázání dvouvláknové DNA v AT-bohatých oblastech. Dále pak proteinovou doménu konzervovanou u rostlin a prokaryot (plant and procaryote conserved domain, PPC), která slouží AHL proteinů k jaderné lokalizaci nebo umožňuje spojování jednotlivých AHL proteinů do homo/hetero komplexů nejpravděpodobněji do trimerů (Zhao et al., 2013).

Genom rostliny *Arabidopsis thaliana* kóduje 29 AHL genů, které byly po fylogenetické analýze rozděleny do dvou skupin (Obr. č. 1). Členové AHL rodiny jsou zapojeni do různorodých biologických procesů v rostlině. AHL geny upravují různé aspekty rostlinného růstu a vývoje zahrnující elongaci hypocotylu na světle, vývoj květu, růst kořene nebo udržování homeostázy fytohormonů. Také bylo u některých AHL genů rostliny *Arabidopsis thaliana* zjištěno, že dochází určité funkční redundanci a že se dokáží v určitých funkcích zastupovat (Zhao et al., 2013).

## 4.1 Strukturní části AHL

### 4.1.1 AT hook motiv

AT-hook motiv je jednou ze dvou hlavních typických domén AHL genů. Je to malá DNA vazebná doména, která byla historicky poprvé pojmenována u takzvaných high mobility group (HMG) proteinů (Reeves and Nissen, 1990). Následně byl tento motiv nalezen v široké škále bílkovin u prokaryot a eukaryot (Aravind and Landsman, 1998). U rostlin se tento motiv objevuje právě v AHL proteinech, které jsou strukturně blíže příbuzné se savčími proteiny HMG-I/Y (Gupta et al., 1998).

AT-hook doména obsahuje v centrální části konzervovanou sekvenci tří aminokyselin glycin-arginin-prolin (GRP), která je významná pro navázání motivu na dvouvláknovou DNA (Aravind and Landsman, 1998; Reeves and Nissen, 1990). Další důležitou složkou je konzervovaná palindromická sekvence Arg-Gly-Arg, která se váže do malého žlábků pravotočivé B-DNA, do míst bohatých na adenin a thymidin (Huth et al., 1997).

Proteiny obsahující AT-hook motiv se řadí mezi DNA vazebné proteiny, které se právě pomocí této struktury naváží do AT bohatých oblastí a tím dokáží ovlivnit strukturu chromatinu (Aravind and Landsman, 1998).

AT-hook motivy u AHL proteinů dělíme podle sekvenční podobnosti na typ I a typ II, které se navzájem liší v aminokyselinové sekvenci na karboxylovém konci již zmíněné palindromické sekvence (Arg-Gly-Arg). U typu I se nachází sekvence Gly-Ser-Lys-Ans-Lys, kdežto u typu II se zde vyskytuje Arg-Lys-Tyr-X. Na základě tohoto rozdělení a také počtu jednotlivých AT-hook motivů dělíme i samotné AHL proteiny (Zhao et al., 2013).

### 4.1.2 PPC doména

Plants and Prokaryot Conserved (PPC) je proteinová doména konzervovaná u rostlin a prokaryot, označovaná také jako Domain of unknown function #296 (DUF296), je přibližně 120 aminokyselin dlouhá sekvence, vyskytující se jako samostatný protein u rostlin, bakterií a Archea. U živočichů nebo hub zatím nebyly nalezeny žádné proteiny obsahující tuto PPC doménu (Fujimoto et al., 2004).

Všechny doposud známé prokaryotické PPC proteiny sdílejí stejnou terciální strukturu v podobě pěti  $\beta$ -řetězců formujících antiparalelní  $\beta$ -skládané listy, které částečně obklopují samostatný  $\alpha$ -helix, a také na základě těchto informací se předpokládá, že tvoří trimer (Obr. č. 3) (Rezácová et al., 2008).

Také bylo zjištěno, že PPC domény některých AHL proteinů obsahují konzervovanou sekvenci šesti aminokyselin Gly-Arg-Phe-Glu-Ile-Leu, která pravděpodobně tvoří jeden  $\beta$ -řetězec. Tato aminokyselinová sekvence je klíčová při modulaci transkripce, a zároveň bylo prokázáno, že zprostředkovává kontakt s jinými transkripčními faktory (Zhao et al., 2013). Další důležitá oblast PPC domény je hydrofobní oblast, která je významná pro lokalizaci AHL proteinu v jaderném matrix (Fujimoto et al., 2004)

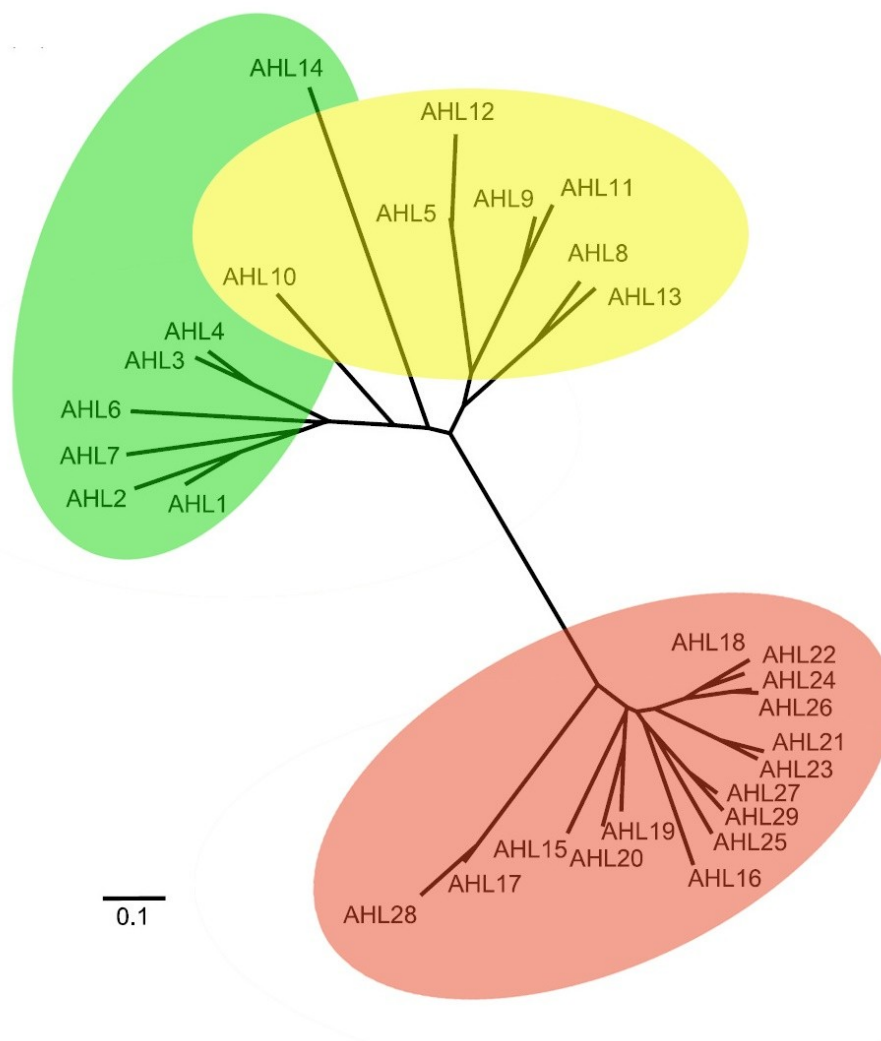
V suchozemských rostlinách je PPC obsažena v AHL proteinech, kde je lokalizována na karboxylovém konci společně s jedním nebo dvěma AT-hook motivy (Fujimoto et al., 2004). Pouze u některých starších zástupců říše Viridiplantae zůstává stále PPC doména přítomna jako samostatný protein. Pomocí této domény se také navzájem propojují jednotlivé AHL proteiny a tvoří oligomery (Zhao et al., 2014).

PPC domény dělíme na dva typy A a B. Typ A začíná aminokyselinovou sekvencí Leu-Arg-Ser-His, kdežto typ B sekvencí Phe-Thr-Pro-His. Druhým rozdílem je upstreamová oblast v blízkosti konzervované šestiaminokyselinové sekvence, která je pro typ A Thr-Lys-His a pro typ B Thr-Tyr-Glu. Downstreamovou oblast mají oba typy shodnou (Zhao et al., 2014).

#### 4.2 Fylogenetické rozdělení AHL

Na základě počtu a typu konzervovaných podjednotek AHL proteinů je dělíme do dvou základních tříd A a B, kde třída A obsahuje pouze jeden AT-hook motiv a jednu PPC doménu na rozdíl od třídy B, která se skládá z intron obsahujících genů s jedním nebo dvěma AT-hook motivy a jednou PPC doménou (Obr. č. 1) (Zhao et al., 2013).

Při fylogenetické analýze bylo zjištěno, že nejprve došlo ke vzniku určitých prvotních AHL proteinů obsahujících AT-hook motiv typu-I spojený s PPC doménou, což by strukturně odpovídalo třídě A. Poté rostliny získaly AT-hook motiv II typu a z tohoto prapůvodního AHL proteinu se vyvinul protein třídy B, do jehož sekvence byly začleněny introny. Tyto dvě třídy se pak nezávisle na sobě diverzifikovaly pomocí duplikačních a delečních událostí (Zhao et al., 2014).



Obrázek č. 1: Fylogenetický strom AHL genů. Červeně jsou označeny AHL typu-I, žlutě AHL typu-II a zelená značí AHL typu-III. Upraveno dle (Fujimoto et al., 2004)

#### 4.2.1 Třída A

Monofyletická třída A obsahuje takzvané AHL typu-I, což jsou geny, které neobsahují introny a jejich strukturální části jsou jeden AT-hook motiv typu-I a PPC doména typu A. Tyto skutečnosti vypovídají o tom, že třída A je ancestrální a její následnou diverzifikací se vyvinula třída B se svými dvěma typy AHL genů.

U suchozemských rostlin tuto třídu dále rozdělujeme do pěti podrodin (A1, A2, A3, A4 a A5), kde byl vývoj podrodin A1, A3 a A5 odstartován genovou duplikací na rozdíl od podrodin A2 a A4, které vznikly vlivem jiných genových modifikací. U rostlin z čeledí Euphorbiaceae, Salicaceae, Fabaceae, Rosaceae, Brassicaceae a Poaceae bylo pozorováno, že došlo k vývoji těchto podrodin z jednoho nejvíce se vyskytujícího genu, který následně (Zhao et al., 2014).

#### 4.2.2 Třída B

Monofyletická třída B zahrnuje AHL geny typu-II a typu-III. Hlavním rozdílem je, že typ-II obsahuje jak původní AT-hook motiv typu I, tak zároveň na svém N terminálním konci má AT-hook typu II, neboli obsahuje dva AT-hook motivy a jednu PPC doménu typu B. Kdežto AHL typu-III se skládá pouze z AT-hook motivu typu II a jedné PPC domény typu B.

Další rozdíl se třídou A je, že obsahují introny, o kterých se předpokládá, že hrají významnou roli při rostlinné transkripci, na kterou působí pravděpodobně jako enhancery (Zhao et al., 2014)

Následně můžeme tuto třídu rozdělit na základě duplikačních, delečních a diverzifikačních událostí na čtyři podrodiny (B1, B2, B3 a B4). Bylo zjištěno, že geny AHL typu-II a typu-III nemají nijak striktně rozděleny tyto podrodiny, ale že se v jejich rámci prolínají například v B1 a B4. Z toho vyplývá, že ne všechny AT-hook motivy typu I jsou homologní a že v průběhu vývoje docházelo k jejich ztrátě a znovunabytí, což značí blízký evoluční vztah mezi těmito AHL proteiny. Také se prokázalo, že v rámci evoluce se AHL geny typu-III objevily až poté, co se plavuně oddělily od zbytku cévnatých rostlin (Zhao et al., 2014).

#### 4.3 Mechanizmy ovlivnění genové exprese geny AHL

Předpokládá se, že AHL proteiny ovlivňují regulaci translace několika způsoby. Dokáží pomocí svých strukturních jednotek modelovat konformaci DNA a tím ovlivňovat genovou expresi (Aravind and Landsman, 1998). Mechanizmy změny exprese se liší, ale hlavní podstatou u většiny bývá vazba zprostředkovaná AT-hook do takzvaných MAR, neboli Matrix attachment region, oblastí na DNA (Obr. č. 2).

MAR je struktura AT bohatých sekvencí, která řídí propojení genomové DNA s jadernou matrix a tím také determinuje chromatinovou organizaci. Zároveň na sebe pojí proteiny, které modifikují chromatin a regulují genovou expresi (Paul and Ferl, 1998; Rudd, 2004; Tetko et al., 2006; Wang et al., 2010). Mezi tyto proteiny se řadí i AHL, jež s MAR interagují pomocí AT hook sekvence glycin-arginine-prolin (Fujimoto et al., 2004). Pokud dojde k záměně těchto aminokyselin, je výrazně snížena schopnost navázání proteinu AHL na DNA (Fujimoto et al., 2004; Street et al., 2008; Xiao et al., 2009; Zhao et al., 2013).

Fyzická remodelace chromatinu byla dokázána u AHL27, pomocí GFP označeného histonu 2B (H2B). Podle výsledné lokalizace signálu převážně v retikulárním chromatinu u listových buněk mutantních rostlin se zvýšenou produkcí AHL27 se vyvozuje, že zde dochází ke kontrole architektury chromatinu (Lim et al., 2007).

Dalším příkladem fungování AHL genů je gen *AHL22*, který se váže do intragenové MAR u FLOWERING LOCUS T (FT) a reguluje jeho transkripci tak, že k sobě přitáhne uskupení histonových deacetyláz (HDA1/HDA19, HDA6 a HDA9), což je skupina enzymů, které odstraňují acetylové skupiny z acetylovaných lysinů 9 na histonech 3, čímž se DNA stane transkripčně neaktivní. *AHL22* zároveň reguluje H3 dimetylaci Lys-9, což by mohlo znamenat, že na sebe kromě deacetyláz váže i metyltransferázy (Hollender and Liu, 2008; Yun et al., 2012)

Na podobném principu funguje i gen *AHL29*, který se pomocí své AT-hook domény váže do MAR regionu na promotoru genu *YUC9*. *AHL29* také ochotně interaguje s ACTIN-RELATED PROTEIN 4 (ARP4), což je komponent komplexu SWI2/SNF2-RELATED 1 (SWR1), který katalyzuje ATP dependentní výměnu histonu H2A za variantu H2A.Z. Právě pomocí této modifikace na úrovni histonů dochází k regulaci genu *YUC9*, což se následně projeví ve změně syntézy auxinu v rostlině (Lee and Seo, 2017; March-Díaz and Reyes, 2009; Won et al., 2011).

Také gen *AHL21* vykazuje podobné tendence jako předchozí geny. Váže se do promotorové oblasti genu *ETTIN* (ETT) a zde umožní vazbu metyltransferázám, které následně dimetylují histony H3 na Lys-9 a tím dojde k represii tohoto genu. Předpokládá se, že se *AHL21* váže do MAR oblasti promotoru a podobně jako *AHL22* k sobě přitahuje chromatin modifikující enzymy, jako jsou HDAC nebo metyltransferázy, nebo že inhibuje navázání transkripčních faktorů, což by mohlo vést k umlčení aktivity genu (Ng et al., 2009).

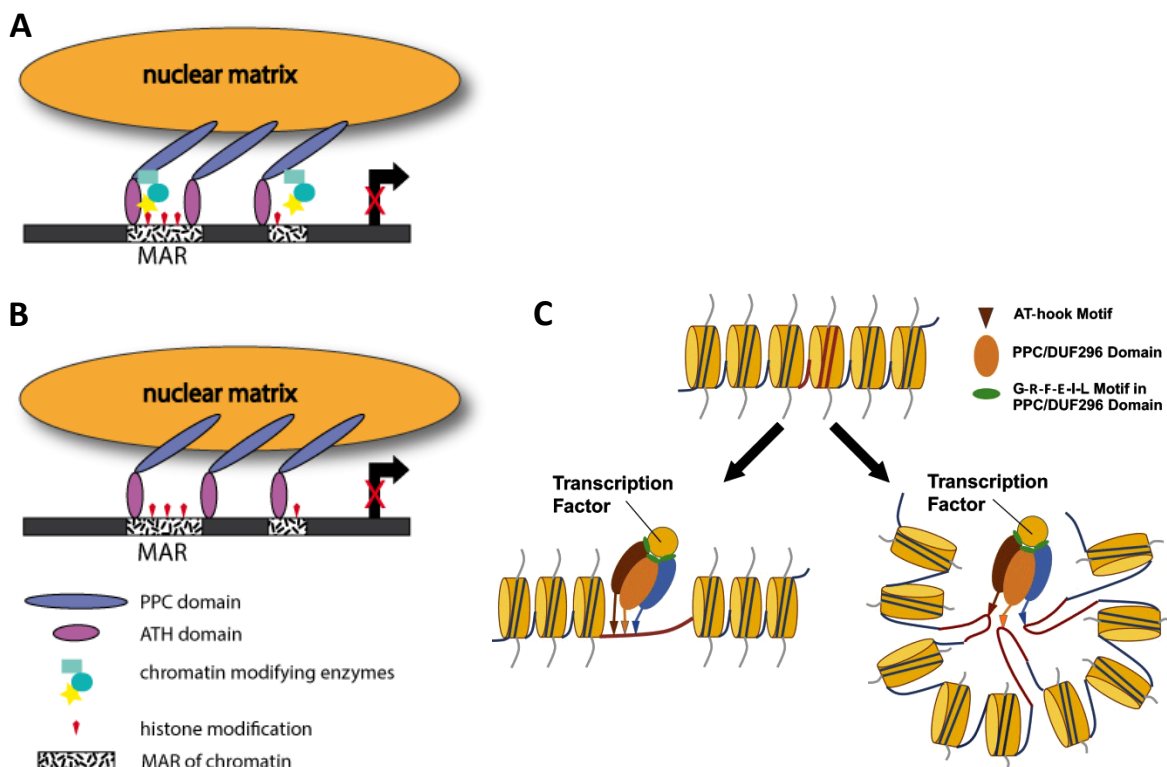
Na změně transkripce se také výrazně podílí PPC doména, neboť interaguje s různými transkripčními faktory. Předpokládá se, že šestiaminokyselinová sekvence (Gly-Arg-Phe-Glu-Ile-Leu) se při nabytí terciální struktury PPC domény přetvoří na určitou kvartérní doménu, která se podílí na fyzickém kontaktu s transkripčními faktory. Prozatím bylo u *AHL29* potvrzeno, že transkripční faktory TCP4 a TCP13 vyžadují pro správné navázání kromě AT-hook motivu i PPC doménu (Zhao et al., 2013).

Zajímavou skutečností je i to, že *AHL1* nejenom interaguje s MAR, ale také byl tento protein lokalizován během M fáze buněčného cyklu na povrchu chromozomů. Vzhledem k tomuto faktu je možné předpokládat, že AHL proteiny mají i určité uplatnění během mitózy buněk (Fujimoto et al., 2004).

Další funkcí AHL proteinu je pomocí epigenetické regulace udržovat integritu genomu tím, že potlačuje aktivitu takzvaných transpozomálních elementů (TEs). To jsou sekvence, někdy repetitivní DNA, které svým působením mohou zeslabit expresi některých genů, způsobit mutaci nebo tvořit přesmyky na DNA. Proto jsou povětšinou tyto oblasti metylované, zde



přítomné histony hypoacetylované a také metylované. Dalším způsobem jejich inhibice je posttranskripční úprava pomocí 24 nukleotidové sekvence small interfering RNA (siRNA) (Lippman et al., 2004; Saze and Kakutani, 2011). V rostlině, ve které byla cíleně umlčena translace proteinu AHL16 ( TRANSPOSABLE ELEMENT SILENCING VIA AT-HOOK,TEK), docházelo k značné aktivaci TE, FLC (FLOWERING LOCUS C) a FWA (FLOWERING WAGENINGEN), což se projevovalo opožděným nástupem kvetení, který tyto faktory kontrolují. Následně bylo zjištěno, že se AHL16 přímo váže do místa represivní regulace ve FLC a tím umlčuje tento gen. Podobně se váže i do repetitivní sekvence FWA a tento gen také umlčí. Při těchto regulacích bylo prokázáno, že AHL16 spolupracuje s proteiny FVE a MSI5, což jsou rostlinné homology k živočišným Retinoblastoma-associated protein 46/48, a společně deacetylují histony, metylují DNA a dimetylují H3K9 již zmíněných TE, FLC a FWA (Gu et al., 2011; Xu et al., 2013b)



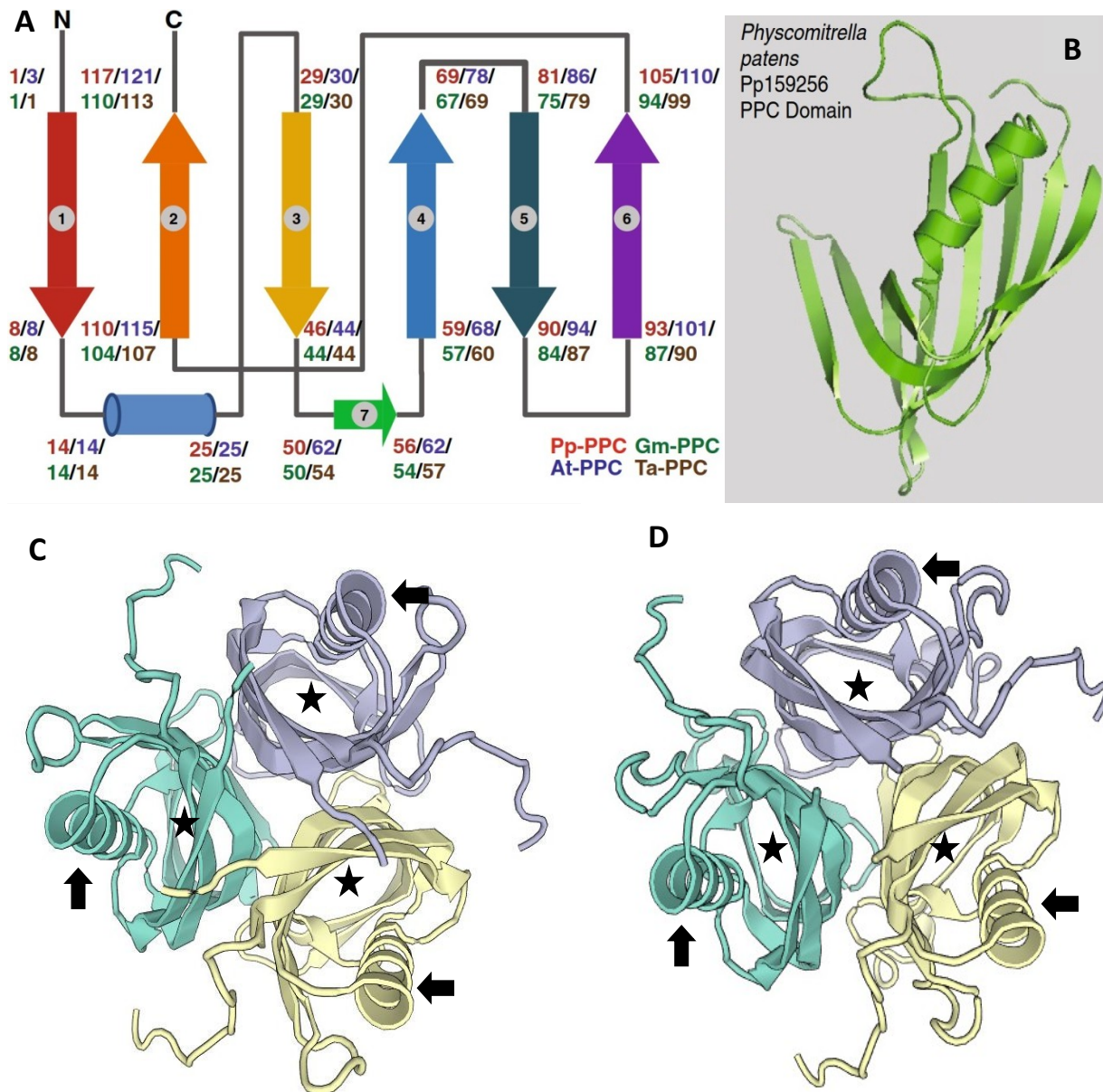
Obrázek č. 2: Modely interakcí proteinů AHL **A**, interakce PPC domény pomocí chromatin modifikujících enzymů v oblasti MAR. **B**, Tvorba pevné vazby mezi AHL a sekvencí DNA v oblasti MAR, což zapříčiní umlčení transkripce cílového genu. **C**, Schéma vzniku komplexu DNA-AHL-TF. (Zhao et al., 2013; Ng et al., 2009)

#### 4.4 Vzájemné interakce proteinů AHL

Jak již bylo řečeno v úvodní kapitole, proteiny AHL mají schopnost tvořit homooligomery nebo dokonce i heterooligomery. K jejich složení je hlavně důležitá funkční doména PPC tohoto proteinu, přes kterou dochází ke klíčové interakci.

Na základě tvorby trimerních struktur pomocí PPC domén u prokaryotních organismů se po několika experimentech došlo k závěru, že i některé z proteinů AHL, jako je například AHL29 a AHL27, jsou schopny tvořit homodimery nebo heterodimery (Rezáčová et al., 2008; Zhao et al., 2013). U AHL29 byla dokonce prokázána tvorba trimeru, který je považován za cílovou strukturu AHL. Oba tyto proteiny patří do třídy A, která se vyznačuje pouze jedním AT-hook motivem, proto bylo dále testováno, jestli k této interakci dochází i u třídy B, která pojímá dva různé typy AT-hook. Proteiny AHL5 a AHL12 byly použity jako modely a i u nich docházelo k jasné polymeraci, čímž se prokázalo, že toto propojování není závislé na počtu nebo typu AT-hook domén. Dokonce se prokázalo, že je i pravděpodobná interakce mezi členy jednotlivých tříd, což bylo demonstrováno vzájemným působením PPC domén AHL29 a AHL3 (Zhao et al., 2013).

Těmito vazbami přes PPC je potom vytvořen homo/hetero-komplex, obsahující četné AT-hook motivy, které se váží na DNA stejných nebo rozdílných chromozomů. Následně tento navázaný komplex pomocí regionu Gly-Arg-Phe-Glu-Ile-Leu na PPC doméně rekrutuje ostatní jaderné proteiny jako například chromatin modifikující enzymy nebo transkripční faktory (Obr. č. 3) (Zhao et al., 2013).



Obrázek č. 3: Struktura PPC domény a trimerů AHL. **A**, topologie sekundární struktury PPC domény u AHL. Modrý válec značí  $\alpha$  helix a šipky znázorňují  $\beta$  skládané listy. **B**, predikovaná terciální struktura PPC domény u *Physcomitrella patens*. (Zhao et al., 2014) **C**, trimer AHL18. **D**, trimer AHL22. Šipky značí pozice AT-hook motivu a hvězdičky označují přítomnost PPC domén v podobě beta-barelů. Vizualizace pomocí SWISS-MODEL (Biasini et al., 2014; Bienert et al., 2017)

## 5 Geny AHL a jejich vliv na strukturu a mechanismy rostliny

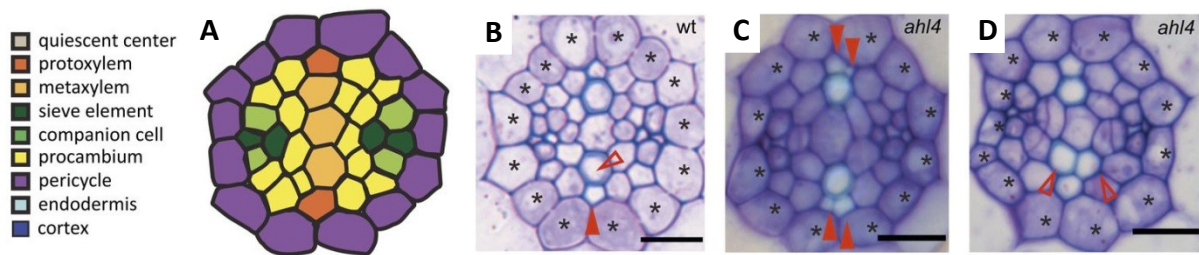
### 5.1 Vliv AHL na vývoj kořenů rostlin

Vodivá pletiva slouží jako hlavní transportní a mechanický systém cévnatých rostlin. Hlavními složkami jsou xylém a floém, které jsou generovány z meristému prokambia a kambia (sekundární vodivá pletiva). Organizace vodivých pletiv v kořenech se u rostlin různí, například u kořenů *Arabidopsis thaliana* je tvořená diarchním svazkem. Xylém diferencuje na periferii protoxylém a metaxylém v centru. Dva floémové póly jsou lokalizovány kolmo k rovině xylému (Obr. č. 4). Uspořádání diferencujících vodivých pletiv je poměrně stabilní a vyžaduje regulační systém, který definuje rozhraní mezi doménou xylému a floému (Zhou et al., 2013).

Definice tohoto rozhraní se účastní i některé AHL proteiny. Při studiu proteinů AHL3 a AHL4 bylo zjištěno, že hrají regulační roli při zakládání hranic mezi xylémem a prokambiem. Pokud došlo ke zvýšení exprese jednoho z těchto genů, v rostlině vznikly navíc elementy protoxylému nebo metaxylému v kořeni (Obr. č. 4). Výsledný fenotyp byl nejspíše způsoben narušením specifikace xylémové a floémové domény cévního svazku. Dále bylo prokázáno, že *AHL3* je exprimován v elongační až diferenciační zóně kořene, odkud se poté transportuje do kořenové špičky, kde se naváže a vytvoří heterodimer s AHL4. AHL4, který přechází mezi buňkami přes plazmodezmy, ale zároveň ke svému pohybu vyžaduje přítomnost AHL3 nebo jiného proteinu z rodiny AHL (pravděpodobně AHL1 nebo AHL6). Tento pohyb z prokambia do prekurzorů xylému je klíčový pro regulaci buněčných vymezení právě mezi xylémem a prokambiem (Zhou et al., 2013).

Uspořádání cévního svazku je předdefinován ještě před samotným utvořením morfologických jednotek, a to především vlivem dvou fytohormonů auxinu a cytokininu, které se navzájem ovlivňují (Bishopp et al., 2011). Předpokládá se, že pokud fytohormony jako cytokinin ovlivňují vývoj prokambia a hranic domén xylému a floému. Je tedy možné, že AHL3/4 tvoří součást jejich signální dráhy. Tato teorie však nebyla zcela potvrzena (Zhou et al., 2013).

Dalším členem rodiny AHL genů, který ovlivňuje růst kořenů, je i *AHL21*. U tohoto genu byla hlavně popsána jeho funkce při vývoji květu, ale hlavní místo jeho exprese je v kořeni (Obr. č. 6). Pomocí experimentů s rostlinami s cíleně zvýšenou expresí bylo zjištěno, že u takto mutovaných rostlin dochází k inhibici růstu kořene. Přesné mechanismy působení tohoto genu v kořenech však nebyly dosud popsány a jsou předmětem dalšího výzkumu (Ng et al., 2009).



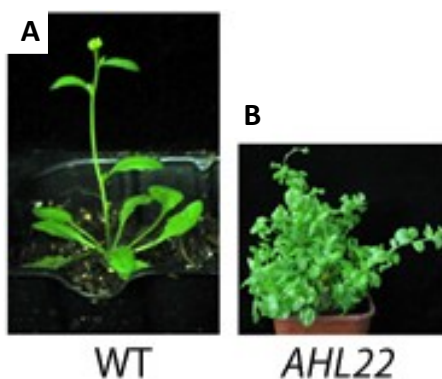
Obrázek 4: Fenotyp mutantních rostlin *AHL4*. **A**, schéma kořenového řezu *Arabidopsis*. **B**, příčný řez kořenem *WT*. **C** a **D**, příčný řez kořenem mutantu se zvýšenou produkcí *AHL4*. Hvězdičky znázorňují pozici pericyklu, plné šipky ukazují protoxylém a prázdné metaxylém (Zhou et al., 2013).

## 5.2 Vliv AHL na velikost a tvar rostlinných orgánů

U velkého počtu rostlin má vyřazení nebo naopak zvýšená produkce určitého genu za následek změnu přirozeného fenotypu. Není tomu jinak ani u genů *AHL*, kde takovým příkladem je třeba *AHL27* a *AHL29*. Mutantní rostliny, které vytvářejí větší množství těchto proteinů (konstitutivní 35S promotor), jsou v porovnání s přirozeným fenotypem v dospělosti vzrůstově větší, mají zkrabatělé listy a jejich tvar je místo oválného spíše zubatý. Těmto rostlinám trvá déle, než dospějí, ale je možné, že právě toto zpoždění je způsobeno intenzivnější buněčnou proliferací, která je upřednostněná před diferenciací a expanzí, což má pravděpodobně za následek zvětšení rostlinných orgánů. (Street et al., 2008).

Také blízce příbuzný *AHL25* vykazuje při navýšení exprese tendence zvětšovat u dospělých rostlin listy a stonky. Na jakém principu se tyto události dějí, však nebylo stále prokázáno (Kong et al., 2011; Street et al., 2008).

Jeden z nejvýraznějších fenotypů má mutantní rostlina nadprodukcující *AHL22*. Ten způsobuje posun doby kvetení a zároveň způsobuje nárůst rostlinné biomasy (Obr. č. 5). Takto upravená rostlina se bohatě větví a dochází u ní ke kroucení stonků (Xiao et al., 2009)



Obrázek č. 5: Fenotyp mutantní rostliny *AHL22*. **A**, kontrolní rostlina. **B**, 135 dní stará mutantní rostlina s nadprodukcí *AHL22*. (Xiao et al., 2009)

### 5.3 Vliv AHL na vývoj květu

Při procesu vývoje květu se uplatňuje takzvaný ABC model kvetení, kde jednotlivá písmena reprezentují geny, které jsou klíčové pro správné utvoření květu. Třída A je tvořena geny APETALA1 (AP1) a APETALA2 (AP2), které pokud jsou exprimovány samostatně, tak stimulují tvorbu kališních lístků, dále potom třída B, která obsahuje geny APETALA3 (AP3) a PISTILLATA (PI), jež jsou exprimovány dohromady s třídou A a spoluvytvářejí korunní lístky nebo kooperují s genem třídy C a definují tyčinky. Poslední skupinou je třída C, která obsahuje gen AGAMOUS (AG), který se podílí na tvorbě pestíku (Bowman, 1989; Coen and Meyerowitz, 1991; Yanofsky et al., 1990).

Právě tento poslední zmíněný gen AG byl identifikován jako regulátor genu zvaného GIANT KILLER (GIK), který byl posléze identifikován jako *AHL21*. Tento gen působí v rostlinách pravděpodobně jako modulátor exprese několika dalších genů a faktorů, které jsou potřebné pro správný vývoj květu. Bylo zjištěno, že modifikací promotoru genu ETTIN (ETT), který slouží jako faktor ovlivňující odpověď na auxin a také kontroluje ustanovení abaxiální-adaxiální a apikální-bazální osy, moduluje právě funkce tohoto genu. Uvažuje se, že k modifikaci dochází pomocí represivní dimetylace histonu H3K9, která způsobuje umlčení ETT.

Dalšími geny, na které působí *AHL21* je CRABS CLAW (CRC), jenž je jeden z dalších abaxiální-adaxiální polaritu kontrolujících genů, JAGGED (JAG), který je zapojený v proliferaci a diferenciaci pestíku a jako poslední ovlivňuje gen KNUCKLES (KNU). Ten determinuje květní meristém a spouští vývoj gametofytu. Pokud vytvoříme rostlinu, která bude mít zvýšenou tvorbu *AHL21*, dojde u ní k tvorbě ektopické blizny, krátkých plodolistů a k nadměrné proliferaci laterální strany pestíku s odhalenými vajíčky (Alvarez and Smyth, 1999; Dinneny, 2006; Nemhauser et al., 2000; Ng et al., 2009; Payne, 2004; Sessions et al., 1997).

Přechod z vegetativní fáze rostliny do generativní je způsoben kooperací několika interagujících signálních drah, které jsou ovlivňovány jak endogenními faktory, tak i podmínkami prostředí. Jednu z těchto drah zaštiťují i takzvané florigeny, mezi které se řadí i FLOWERING LOCUS T (FT) a ten společně s LEAFY (LFY) indukuje kvetení pomocí regulace genu APETALA1 (AP1) (Kobayashi, 1999; Wigge et al., 2005).

Bylo zjištěno, že gen *AHL22* je schopen se navázat na genomickou sekvenci florigenu FT a pomocí modulace acetylace a metylace histonů jeho DNA měnit načasování kvetení. Pokud je přepis *AHL22* navýšen, dochází u rostlin k prodloužení vegetativního růstu a pozdnímu nástupu kvetení. V tomto procesu dochází k určité redundanci mezi jednotlivými geny AHL.

Bylo totiž prokázáno, že i AHL18, AHL27 a AHL29 mají vliv na výsledné prodloužení doby nástupu kvetení (Xiao et al., 2009; Yun et al., 2012).

Dalším genem z této rodiny, u kterého byl popsán vliv na dobu kvetení, je *AHL16*, který modifikací histonů na genech *FLC* a *FWA* umlčuje jejich funkci. Stejně tak jako *FLC*, tak i blízké příbuzné MAFs (MADS AFFECTING FLOWERING) způsobují fenotyp pozdního kvetení a i u této skupiny jmenovitě u MAF4 a MAF5 bylo prokázáno, že jejich negativní regulace je také spojena s *AHL16* (Ratcliffe, 2001; Xu et al., 2013a).

Součástí generativního vývoje je i tvorba pylu. Buněčná stěna samotného pylového zrna je složena ze dvou hlavních vrstev, vnější sporopoleninové exiny a vnitřní celulózové intiny. Základní složkou exiny je vysoce chemicky i mechanicky odolná sloučenina sporopolenin, který je syntetizován v buňkách tapeta. Exina se následně ještě dělí na další dvě vrstvy, a to vnější strukturovanou sexinu, jejíž vývoj je regulován genem *MS188*, a vnitřní homogennější nexinu, jejíž vývoj podléhá genu *AHL16*, který je produkován tapetem (Guilford et al., 1988; Lou et al., 2014; Zhang et al., 2007; Zinkl et al., 1999). V rostlině, která neprodukuje protein *AHL16*, nedochází k vytvoření exinové vrstvy nextiny a to má za následek i ztrátu vnitřní vrstvy intiny, jelikož bylo prokázáno, že vývoj intiny je nějakým způsobem závislý na přítomnosti nextiny. Právě u těchto rostlin také docházelo ke sterilizaci květů, jelikož nebyl přítomen pyl, a tvorbě krátkých šesulí bez semen u *Arabidopsis*, což značí, že tento gen je i klíčový nejen pro správný vývoj prašníků, ale i dalších částí květů. Dále bylo zjištěno, že pro expresi jak *AHL16* tak i *MS188* je nutná vazba transkripčního faktoru AMS (ABORTED MICROSPORES), který tyto geny pozitivně reguluje (Lou et al., 2014).

Posledním dosud objeveným článkem této složité kaskády vývoje pylu jsou Arabinogalaktanové proteiny (AGP), které slouží jako proteoglykanový prostředník mezi polysacharidy matrix a glykoproteiny buněčné stěny. Část těchto proteinů podléhá regulaci proteinem *AHL16* a to *AGP6*, *AGP11*, *AGP23* a *AGP40*. Všechny tyto jednotlivé kroky, které buď ovlivňují, nebo jsou ovlivňovány genem *AHL16*, jsou důležité pro správný vývoj struktury a funkce rostlinného pylu (Jia et al., 2015; Lou et al., 2014; Showalter, 2001; Tan et al., 2013).

#### 5.4 Vliv AHL na fotomorfogenezi

Rostlinné fotoreceptory hrají významnou roli v morfogenezi orgánů při přechodu z vegetativní do generativní fáze, ale i při vývoji semenáčku při klíčení. V tomto případě nás bude zajímat vliv světla na dloužení hypokotylu. Po začátku klíčení je růst hypokotylu světlem inhibován, jelikož potlačuje mechanismy elongace, které probíhají ve tmě. Princip této odpovědi je pravděpodobně založen na pozměněné genové expresi, protože fytochromy mají tu schopnost, že se přesouvají do jádra, kde regulují řadu transkripčních faktorů (Casal and Yanovsky, 2005; Franklin et al., 2005; Neff et al., 2000; Serino and Deng, 2003).

Vliv na délku hypokotylu při vývoji na světle byl pozorován u rostlin, které měly zvýšenou expresi dvou genů rodiny AHL. Jak u mutantních rostlin *ahl29* (SUPPRESSOR OF PHYTOCHROME B-4 #3, SOB3), tak i *ahl27* (ESCAROLA,ESC, ORESARA7, ORE7) docházelo ke zkrácení hypokotylu, pokud rostly na světle, z čehož by mohlo vyplývat, že nějakým způsobem interagují s fytochromy. Tato teorie se ovšem nepotvrdila, jelikož po vytvoření vícenásobných mutantů, kterým chyběly tyto fotoreceptory, nebyla pozorována žádná signifikantní změna. Jisté ale je, že jak geny *AHL29*, tak *AHL27* fungují jako negativní modulátory hypokotylového růstu na světle (Street et al., 2008).

Podle závěrů z několika posledních studií o těchto proteinech můžeme vyvodit, že jejich schopnost modulace růstu hypokotylu je spojená s regulací biosyntézy auxinu a jeho následné signální kaskády. *AHL29* a *AHL27* umlčují expresi *YUC9* a částečně i *YUC8* z rodiny genů *YUCCA*, které se podílejí na syntéze auxinu (Lee and Seo, 2017; Won et al., 2011).

Dalším členem této signální dráhy, která ve svém výsledku určí délku hypokotylu, jsou brassinosteroidy. Tyto fytohormony dohromady s *AHL29* spolupracují na modulaci délky hypokotylu pomocí podpory exprese genů podrodiny *SAUR19* (*SMALL AUXIN UP RNA19*), což probíhá přes transkripční faktor *BZR1*. Některé geny *SAUR19*, které především podporují buněčnou expanzi a jejich exprese je povětšinou indukována auxinem, jsou cíleně potlačovány genem *AHL29* a jiné jsou zase nepřímo ovlivněny tak, že *AHL29* vyřadí z funkce gen *YUC8*, čímž dojde k přerušení auxinové syntézy a následné inhibici auxinem aktivovaných genů *SAUR19*. Zajímavým faktem je také to, že členové podrodiny *SAUR19* obsahují ve svých promotorech vazebná místa pro velké množství transkripčních faktorů v relativně malé vzdálenosti od vazebných sekvencí pro geny AHL. Geny *SAUR19* jsou aktivovány interakcí s komplexem tří transkripčních faktorů *BZR1/ARF6/PIF4* (*BAP*) a je tedy možné, že inhibice těchto genů může být zapříčiněna potlačením vazby právě tohoto komplexu *BAP* pomocí *AHL29*. Budoucí studie by měly prověřit možnost působení *AHL29* na *DELLA* represor, který právě fyzicky narušuje vazbu jednotlivých komponentů *BAP*



komplexu. Zajímavým faktem je také skutečnost, že i jiný, délku hypokotylu ovlivňující protein AHL6, blízce interaguje s DELLA proteinem RGA1. Z toho vyplývá, že by mohlo docházet k tvorbě represoru obsahující DELLA a AHL komplexy, který by potlačoval aktivaci genů indukovaných BAP (Favero et al., 2017, 2016; Oh et al., 2014; Spartz et al., 2012; Zhao et al., 2013).

Potvrdilo se též, že existuje jistá provázanost mezi jednotlivými AHL proteiny pokud se jedná o vývoj hypokotylu. Rostliny, které měly jednotlivě odstraněny geny pro AHL5, AHL6, AHL15 a AHL22, prokazovaly rozmanité délky hypokotylů. Prakticky žádný vliv na délku neměl chybějící gen pro AHL5 na rozdíl od genu pro AHL6, kde docházelo k velice markantnímu prodloužení hypokotylu. Tento výsledek prokazuje, že ne všechny AHL se podílejí na jednotlivých vývojových procesech semenáčku stejnou měrou (Zhao et al., 2013).

## 5.5 Vliv AHL na rostlinné fytohormony

Homeostáza fytohormonů v rostlině je klíčový faktor pro udržování správného chodu rostlinného organismu. Gibereliny (GA) ovlivňují širokou škálu mechanismů v těle rostliny. Mezi jejich hlavní funkce patří klíčení semen, dlouhivý růst stonku nebo třeba indukce kvetení (Hedden and Phillips, 2000; Cheng, 2004; Koornneef and van der Veen, 1980; Wilson et al., 1992).

Regulační dráhu giberelinů ovlivňují jak endogenní, tak i exogenní stimuly. Je důležité definovat transkripční regulaci syntézy GA, abychom pochopili molekulární mechanismy spojené s vývojem rostliny a také jak jsou uplatňovány v procesech, které pomáhají rostlinám v adaptaci na okolní prostředí. Samotné GA regulují svoji tvorbu, a to v některých případech pomocí negativní zpětné vazby. GA 3-oxidáza (GA3ox) se účastní finálních kroků syntézy GA a konvertuje inaktivní formu enzymu na bioaktivní GA (Hedden and Phillips, 2000; Mitchum et al., 2006; Williams et al., 1998; Xu et al., 1999; Yamaguchi et al., 1998). Rodina GA 3-oxidáz se skládá za 4 členů, z nichž pouze jeden, a to AtGA3ox1, je ovlivněn takzvanou negativní zpětnou vazbou. Pro tuto negativní zpětnou reakci je třeba navázání AHL25, v některých publikacích uvedený také jako AGF1, do takzvaného GNFEI (GA- negative feedback element I), což je místo v promotoru AtGA3ox1.

Další pravděpodobně obdobně působící AHL gen je i *AHL15* (AGF2), který se také váže do stejného místa promotoru a tím zřejmě také ovlivňuje homeostázu GA (Matsushita et al., 2007).

## 5.6 Vliv AHL na vrozenou imunitní odpověď

Během svého života musí rostlina čelit mnohým hrozbám v podobě patogenních mikroobů, jako jsou viry, bakterie nebo houby. Jen malý zlomek těchto mikroobů dokáže překonat obranný systém rostlin skládající se z Pathogen-associated molecular patterns (PAMPs) a z nich vycházejícího imunitního systému PAMP-triggered immunity (PTI). Pokud patogen vstoupí do rostliny, je hned rozpoznán pomocí Pattern recognition receptors (PRRs), které iniciují funkci PTI a ta zamezí následnému šíření patogenu dále do organismu (Chisholm et al., 2006).

Mechanismy rostlinné imunity zahrnují velké množství genů. Jedním z nich je NONHOST1 (NHO1), který kóduje glycerol kinázu a je využíván v boji proti bakteriálním patogenům, což bylo zjištěno jeho zvýšenou expresí v přítomnosti bakteriálního proteinu flagellinu (Li et al., 2005; Lu et al., 2001). S tímto genem je i spojen gen *AHL20*, jelikož při jeho nadměrné produkci dochází k inhibici funkce NHO1, tím pádem i ke snížení imunitní odpovědi na bakteriální patogeny, jako je například virulentní bakterie *P. syringae* pv. *tomato* DC3000 (Kang et al., 2003; Lu et al., 2010).

*AHL20* dále blokuje expresi genu *FRK1*, který je indukovaný genem *FLG22* a tím se staví do pozice negativního regulátoru rostlinné imunity. Obdobný mechanismus jako *AHL20* byl popsán i u nejbližších homologů ze skupiny genů AHL, a to u *AHL15*, *AHL19* a *AHL27*. Všechny tyto geny se také projevíly inhibicí exprese genu *FRK1* indukovaného *FLG22*, což zase poukazuje na značné překrývání funkcí v této genové rodině (Lu et al., 2010).

Příkladem vysoce destruktivního půdního patogenu je houba *Verticillium* spp, která napadá široké spektrum rostlinných druhů a způsobuje u nich takzvanou „vascular wilt disease“, která je spojená s ucpáním tracheálních elementů xylému a následným vadnutím. Tato houba proniká do rostliny skrz kořeny, penetruje primární kůru a kolonizuje xylémový systém, což způsobí vadnutí, blednutí a nekrózu listů. Tato choroba je velice špatně kontrolovatelná a obtížně se odstraňuje kvůli tomu, že dokáže v půdě přežít po několik let bez hostitele, napadá velké množství rostlin a prakticky na ni nefungují žádné fungicidy, pokud se jednou dostane do cévního systému (Fradin and Thomma, 2006; Klosterman et al., 2009; Yadeta et al., 2011)

Jednou z možných cest, jak rostlinu ubránit před touto infekcí, by mohla být úprava genové exprese *AHL19*, u kterého bylo zjištěno, že pozitivně ovlivňuje imunitní rezistenci vůči patogenu *Verticillium* spp. K největšímu nárůstu koncentrace transkriptu *AHL19* dochází po napadení patogenem ve stonkové části rostliny, kde pravděpodobně dochází k nejmarkantnější obraně. Přestože *AHL19* je primárně exprimován hlavně v kořenech, tam k imunitní reakci

zřejmě nedochází (Obr. č. 6). Na jakém principu tato obrana funguje, nebylo prozatím zjištěno, jelikož exprese genů pro jasmonátovou signální dráhu, kterou AHL19 podněcuje, je příliš slabá na to, aby byla schopná účinně bojovat proti houbové infekci (Yadeta et al., 2011). Další překážkou, se kterou se musí rostlina vypořádat, je abiotický stres. U *Arabidopsis thaliana* byla prozatím objevena pouze mírně zvýšená exprese *AHL19* při vystavení suchu a oxidačnímu stresu (Yadeta et al., 2011). Více informací o AHL a jejich funkci při různých stresových situacích bylo popsáno u *Oryza sativa*, jejíž OsAHL1 se účastní signálních drah na rezistenci vůči suchu, zasolení a chladu. Pokud dojde u mutantní rostliny se zvýšenou produkcí OsAHL1 k vystavení těmto stresorům, její šance na přežití je v porovnání s přirozeným fenotypem výrazně větší, hlavně co se týká sucha. OsAHL1 reguluje vývoj mohutnosti kořenového systému, tak aby se rostlina vyhnula vyschnutí. Tento protein se specificky váže do promotorů nebo intronů genů, které reagují na stres, a takto reguluje jejich expresi a zvyšuje odolnost rostliny (Zhou et al., 2016).

## 5.7 Vliv AHL na senescenci

Senescence je proces, při kterém dochází v listech k rapidnímu úbytku fotosyntetické aktivity spojenou s následnou degradací chloroplastů a jinými metabolickými změnami, jako je hydrolýza makromolekul nashromážděných během aktivní fáze růstu a jejich následný přesun do stále rostoucích částí rostlinného těla. Právě kvůli relokizaci a recyklaci živin z listů je senescence jedním z klíčových procesů, který ovlivňuje fitness rostliny (Bleecker, 1997; Nam, 1997). Senescence je provázána velkým množstvím katabolických dějů a vyžaduje striktní regulaci fyziologie, genové exprese a chemického složení buňky (Buchanan-Wollaston et al., 2003; Quirino et al., 2000).

Vlivy, které stimulují senescenci, se dají rozdělit na vnitřní a vnější. Mezi vnitřní řadíme zejména fytohormony, jako jsou kyselina abscisová, kyselina salicylová nebo etylen, které vyvolávají procesy stárnutí rostliny (He et al., 2001; Jing et al., 2002; Morris et al., 2000). K vnějším faktorům řadíme zejména abiotické vlivy, jako je teplota, sucho, přísun živin a tak dále, na které musí reagovat kvůli prakticky nulové pohyblivosti (Buchanan-Wollaston et al., 2003; Quirino et al., 1999; Smart, 1994; Weaver et al., 1998).

Jedním z vnitřních faktorů ovlivňujících stárnutí listů je i modelace chromozomální DNA, což má za následek změnu exprese některých genů. Mezi tyto modulátory se řadí i protein AHL27. Pokud je *AHL27* přepisován ve vyšší míře, dochází až k dvojnásobnému prodloužení životnosti listů u *Arabidopsis thaliana*. Při bližším zkoumání bylo objeveno, že u rostlin

s touto mutací jsou udržovány dvě složky fotosystému II (variabilní a maximální fluorescence,  $F_v/F_m$ ) na vysoké úrovni. Zároveň fotosyntetické geny kódující chlorofyl a/b vázající proteiny (CAB) byly více exprimované na rozdíl od senescenčních genů *SEN4* a *SAG12*, jejichž indukce byla opožděná. Zaznamenaná data potvrzují, že tato mutace umožňuje květině oddálit senescenci. Dalším zajímavým následkem větší exprese genu *AHL27* je i redukce některých fytohormonálních drah, které se účastní senescence, jako je kyselina abscisová, salicylová, jasmonová a etylen. Všechny tyto skutečnosti se následně projeví i na prodloužené trvanlivosti plodin těchto rostlin, což by se v následujících letech dalo zužitkovat v potravinářském průmyslu (Lim et al., 2007).



## 6 Závěr

Ze všech dostupných informací, které jsou shrnuty v tomto textu, vyplývá, že místa exprese genu a jeho výsledného pole působnosti se v mnoha případech značně liší. Příkladem buněčně neautonomního působení je AHL21, a naopak gen *AHL16* má stejnou lokaci přepisu i funkce. Předpokládá se, že geny budou mít nějaký vliv i přímo v místě své exprese, pouze onen vliv nebyl nijak zdokumentován nebo nebyl doposud objektem vědeckého zájmu. Dalším faktorem, který by mohl objasnit rozdíl mezi predikovaným místem exprese a popsáním místem působení proteinu AHL je míra posttranskripční regulace, jejíž mechanismus také nebyl doposud popsán. U mutantních rostlin *Arabidopsis* se znemožněnou funkcí umlčování RNA a zároveň cíleně zvýšenou produkcí AHL, dochází k tvorbě výrazného výsledného fenotypu. Z toho vyplývá, že je posttranskripční regulace klíčovým prvkem správného fungování AHL.

Následné zjištění přímo navazuje na to předcházející, a to jakým způsobem se AHL proteiny pohybují v rámci rostlinného těla. Bylo prokázáno, že například buněčně neautonomní působení AHL4 vyžaduje k pohybu kooperaci více AHL proteinů. Takže je možné, že se tento jev vyskytuje i jiných členů AHL rodiny. Další způsoby transportu jak proteinů, tak transkriptů u AHL však zatím nebyly popsány.

U velkého počtu členů rodiny genů AHL je předpokládána výrazná funkční redundance. Právě tento fakt je do značné míry limitujícím a komplikuje práci s těmito geny. Je dost pravděpodobné, že kvůli funkční zastupitelnosti zůstávají mnohé klíčové procesy vývoje rostlin spojené s AHL proteiny stále nepopsané.

Genová rodina AHL čítá 29 paralogních členů a její přítomnost byla potvrzena u všech doposud osekvenovaných suchozemských rostlin. Samotný jaderný AHL protein se skládá ze dvou domén, a to AT-hook motivu a PPC domény. Obě tyto části jsou klíčové pro správné fungování genu. AT-hook se pomocí konzervovaných sekvencí aminokyselin váže do AT bohatých oblastí na DNA, což mu umožňuje remodelovat buněčný chromatin. PPC doména je nutná pro správnou lokalizaci proteinu v jádře a umožňuje tvorbu proteinových homo/hetero oligomerů.

Na základě typu a počtu těchto domén rozdělujeme fylogeneticky rodinu AHL na dvě třídy A a B. Třída A, evolučně původnější, obsahuje jeden AT-hook typu I a také příslušnou PPC doménu A, proto se také říká, že je tvořena proteiny AHL typu-I. Tato třída se následně ještě dále dělí do pěti podrodin. Naopak třída B obsahuje AHL typu-II a typu-III, což je podloženo

faktem, že obsahují buďto jeden AT-hook motiv typu II nebo má oba typy tohoto motivu. Další odlišností je PPC, která je v tomto případě doménou typu B. Shodně s třídou A se třída B dělí do čtyř podrodin.

Obecným mechanismem modulace chromatinu pomocí AHL proteinů je jejich schopnost vázat se pomocí AT-hook motivu do MAR oblastí převážně promotorů určitých genů. Následným rekrutováním jiných modifikátorů, jako jsou metyltransferázy nebo deacetylázy, způsobí modifikace histonů, což má za následek umlčení nebo naopak zvýšení aktivity daného genu. Dalším způsobem ovlivňování je spolupráce PPC domény a transkripčních faktorů. AHL proteiny jsou též důležité pro udržení jisté integrity genomu a to tím způsobem, že metylací blokují transkripci transpozonů.

Z hlediska struktury tvoří AHL proteiny většinou homo/hetero trimery, které jsou navzájem propojeny pomocí PPC domén. V tomto uskupení je pak tento komplex schopen vázat právě potřebné transkripční faktory a jiné proteiny.

AHL proteiny ovlivňují vývoj rostliny v širokém spektru funkcí. Většina z nich je aspoň nepatrně exprimována v rámci celého těla rostliny. Jediným problémem je, že dosud nebyly popsány děje, kterých se právě v daných místech účastní.

Příkladem dobře identifikovaných funkcí je přítomnost AHL3/4 v kořenech, kde plní úlohu regulátorů tvorby buněčného rozhraní mezi xylémem a prokambiem. Při nadměrné produkci těchto proteinů dochází k formaci extra tracheálních elementů protoxylému a metaxylému v kořeni. Tyto proteiny tvoří heterooligomery, jelikož AHL4 není schopen volného pohybu skrz plazmodesmy bez přítomnosti jiného AHL proteinu. Dalším AHL lokalizovaným v kořeni je AHL21, jehož přesná funkce v této oblasti ještě nebyla přesně definována, ale mutantní rostliny s nadměrnou produkcí tohoto genu vykazují inhibici růstu kořene, takže se předpokládá, že zde nějaký vliv bude.

Dalším polem působnosti AHL genů je generativní vývoj rostliny. Důležitým genem ovlivňujícím načasování kvetení je *AHL21*, který svojí přítomností stimuluje hned několik květních genů, a to *ETT*, *CRC*, *JAG* a *KNU*. Společně tyto geny kontrolují správný vývoj osového systému květu a také přechod z vegetativní fáze do generativní fáze rostliny. Jejich závislost na AHL21 byla prokázána na mutantní rostlině s nadměrnou produkcí AHL21, což u ní způsobilo tvorbu ektopické blizny s krátkými plodolisty a odhalenými vajíčky. Také blízký homolog AHL22 se podílí na tvorbě květu. Kooperuje s florigenem FT a tím reguluje dobu nástupu kvetení. V této části vývoje bylo také zjištěno, že dochází k určité překryvnosti

funkcí genů *AHL16/18/22/27/29*, jelikož mají všechny vliv na dobu kvetení. Podstatnou částí kvetení je i správná tvorba pylu. Gen *AHL16* má prokazatelný vliv na vývoj pylové vrstvy nextiny, která je součástí vnějšího obalu pylového zrna. Pokud nedojde ke korektnímu utvoření, je pylové zrno ochuzeno také o vnitřní vrstvu intinu, což zapříčiní sterilitu květu.

Značný dopad na fotomorfogenezi a to zvláště na délku hypokotylu, mají *AHL29* a *AHL27*, které způsobují zkrácení hypokotylu, pokud se vyvíjí na světle. Tato modulace je připisována komplexnímu spojení AHL genů se signální dráhou auxinu, konkrétně inhibicí exprese genů rodiny *YUCCA*, které jsou důležité pro správnou syntézu auxinového hormonu. Geny *AHL* jsou také součástí brassinosteroidové dráhy, s jejíž pomocí regulují geny buněčného dloužení *SAUR19*. I v tomto případě dochází k určité redundanci mezi jednotlivými *AHL*, jelikož i *AHL6/15/22* vykazují znaky podobné účinkům *AHL27* a *29*.

Jak již bylo řečeno *AHL* proteiny navazují úzkou spolupráci s rostlinnými fytohormony. Například *AHL25* je klíčovým prvkem transformace giberelinů z inaktivní formy na bioaktivní tím, že se váže do promotoru genu *AtGA3ox1*, tak vyvolá negativní zpětnou vazbu a umožní syntézu *GA 3-oxidázy*, která je zodpovědná za aktivaci giberelinů. Na podobném principu zřejmě funguje i homologní *AHL15*.

*AHL* se také uplatňují v rostlinném boji proti patogenům. Bylo prokázáno, že *AHL20* funguje jako negativní regulátor rostlinné imunity, jelikož inhibuje funkce genu *NHO1*, čímž blokuje syntézu obranných glycerol kináz. Podobné účinky vykazují i *AHL15/19/27*. Na druhou stranu je jisté, že *AHL19* pozitivně reguluje imunitní rezistenci vůči houbovému patogenu *Verticillium* spp. Zároveň bylo prokázáno, že je *AHL19* ve zvýšené míře indukován, když je rostlina vystavena oxidačním stresům a suchu. Kvůli nedostatku publikací o reakci *Arabidopsis* na stres, jsem popsala funkci rýžového genu *OsAHL1* ve stresových situacích. *OsAHL1* slouží jako regulátor stresových genů, které svým navázáním ovlivňuje a pomáhá tak rostlině se vyrovnat především se suchem. Je velice pravděpodobné, že některý gen z rodiny *AHL* u *Arabidopsis* funguje na podobném principu, ale prozatím tato signální dráha nebyla objevena.

Jedním z dalších vlivů *AHL* proteinů je kontrola senescence, u které bylo zjištěno, že může být oddálena za pomoci *AHL27*, jelikož reguluje fytohormonální dráhy senescenčních hormonů, jako je kyselina salicylová, jasmonová nebo etylen. Tento objev by mohl mít i globálnější dopad, neboť se zároveň s delší životností rostliny zvyšuje i trvanlivost jejich plodin, což by se v budoucnu dalo využít.



Přestože výzkum v rámci rodiny AHL genů stále pokračuje, je jisté, že ještě velké procento jejich funkcí nebylo doposud odhaleno. Většina ze zde uvedených procesů byla zjištěna na rostlinách, které měly nadprodukcii těchto genů, což také vyvolává otázku, jak moc realistický je výsledný fenotyp, jelikož nemusí být skutečný vliv tohoto genu až tak markantní. Jedno je však jisté, a to, že rodina AHL genů se účastní komplexních dějů v rámci celé rostliny a tvoří nedílnou součást správné regulace vývoje rostlinného těla.

## 7 Seznam Literatúry

- Alvarez, J., Smyth, D.R., 1999. CRABS CLAW and SPATULA, two Arabidopsis genes that control carpel development in parallel with AGAMOUS. *Development* 126, 2377–86.
- Aravind, L., Landsman, D., 1998. AT-hook motifs identified in a wide variety of DNA-binding proteins. *Nucleic Acids Res.* 26, 4413–4421. <https://doi.org/10.1093/nar/26.19.4413>
- Biasini, M., Bienert, S., Waterhouse, A., Arnold, K., Studer, G., Schmidt, T., Kiefer, F., Cassarino, T.G., Bertoni, M., Bordoli, L., Schwede, T., 2014. SWISS-MODEL: Modelling protein tertiary and quaternary structure using evolutionary information. *Nucleic Acids Res.* 42, 1–7. <https://doi.org/10.1093/nar/gku340>
- Bienert, S., Waterhouse, A., De Beer, T.A.P., Tauriello, G., Studer, G., Bordoli, L., Schwede, T., 2017. The SWISS-MODEL Repository-new features and functionality. *Nucleic Acids Res.* 45, D313–D319. <https://doi.org/10.1093/nar/gkw1132>
- Bishopp, A., Lehesranta, S., Vatén, A., Help, H., El-Showk, S., Scheres, B., Helariutta, K., Mähönen, A.P., Sakakibara, H., Helariutta, Y., 2011. Phloem-transported cytokinin regulates polar auxin transport and maintains vascular pattern in the root meristem. *Curr. Biol.* 21, 927–932. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.04.049>
- Bleecker, A.B., 1997. Last Exit: Senescence, Abscission, and Meristem Arrest in Arabidopsis. *Plant Cell Online* 9, 1169–1179. <https://doi.org/10.1105/tpc.9.7.1169>
- Bonke, M., Thitamadee, S., Mähönen, A.P., Hauser, M.-T., Helariutta, Y., 2003. APL regulates vascular tissue identity in *Arabidopsis*. *Nature* 426, 181–186. <https://doi.org/10.1038/nature02117.1>
- Bowman, J.L., 1989. Genes Directing Flower Development in Arabidopsis. *Plant Cell Online* 1, 37–52. <https://doi.org/10.1105/tpc.1.1.37>
- Bowman, J.L., Floyd, S.K., Sakakibara, K., 2007. Green Genes-Comparative Genomics of the Green Branch of Life. *Cell* 129, 229–234. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2007.04.004>
- Buchanan-Wollaston, V., Earl, S., Harrison, E., Mathas, E., Navabpour, S., Page, T., Pink, D., 2003. The molecular analysis of leaf senescence- a genomics approach. *Plant Biotechnol J* 1, 3–22. <https://doi.org/10.1046/j.1467-7652.2003.00004.x>
- Casal, J.J., Yanovsky, M.J., 2005. Regulation of gene expression by light. *Int. J. Dev. Biol.* 49, 501–511. <https://doi.org/10.1387/ijdb.051973jc>
- Coen, E.S., Meyerowitz, E.M., 1991. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature* 353, 31–37. <https://doi.org/10.1038/353031a0>
- Dinneny, J.R., 2006. NUBBIN and JAGGED define stamen and carpel shape in Arabidopsis. *Development* 133, 1645–1655. <https://doi.org/10.1242/dev.02335>
- Dreze, M., Carvunis, A.-R., Charlotiaux, B., Galli, M., Pevzner, S.J., Tasan, M., Ahn, Y.-Y., Balumuri, P., Barabasi, A.-L., Bautista, V., Braun, P., Byrdsong, D., Chen, H., Chesnut, J.D., Cusick, M.E., Dangl, J.L., de los Reyes, C., Dricot, A., Duarte, M., Ecker, J.R., Fan, C., Gai, L., Gebreab, F., Ghoshal, G., Gilles, P., Gutierrez, B.J., Hao, T., Hill, D.E., Kim, C.J., Kim, R.C., Lurin, C., MacWilliams, A., Matrubutham, U., Milenkovic, T., Mirchandani, J., Monachello, D., Moore, J., Mukhtar, M.S., Olivares, E., Patnaik, S., Poulin, M.M., Przulj, N., Quan, R., Rabello, S., Ramaswamy, G., Reichert, P., Rietman, E.A., Rolland, T., Romero, V., Roth, F.P., Santhanam, B., Schmitz, R.J., Shinn, P., Spooner, W., Stein, J., Swamilingiah, G.M., Tam, S., Vandenhaute, J., Vidal, M., Waaijers, S., Ware, D., Weiner, E.M., Wu, S., Yazaki, J., 2011. Evidence for Network Evolution in an Arabidopsis Interactome Map. *Science* (80-. ). 333, 601–607. <https://doi.org/10.1126/science.1203877>
- Dynan, W.S., 1989. Modularity in promoters and enhancers. *Cell* 58, 1–4. [https://doi.org/10.1016/0092-8674\(89\)90393-0](https://doi.org/10.1016/0092-8674(89)90393-0)
- Favero, D.S., Jacques, C.N., Iwase, A., Le, K.N., Zhao, J., Sugimoto, K., Neff, M.M., 2016.

- SUPPRESSOR OF PHYTOCHROME B4-#3 Represses Genes Associated with Auxin Signaling to Modulate Hypocotyl Growth. *Plant Physiol.* pp.00405.2016. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00405>
- Favero, D.S., Le, K.N., Neff, M.M., 2017. Brassinosteroid signaling converges with SUPPRESSOR OF PHYTOCHROME B4-#3 to influence the expression of SMALL AUXIN UP RNA genes and hypocotyl growth. *Plant J.* 89, 1133–1145. <https://doi.org/10.1111/tpj.13451>
- Fradin, E.F., Thomma, B.P.H.J., 2006. Physiology and molecular aspects of Verticillium wilt diseases caused by *V. dahliae* and *V. albo-atrum*. *Mol. Plant Pathol.* 7, 71–86. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2006.00323.x>
- Franklin, K.A., Larner, V.S., Whitelam, C.C., 2005. The signal transducing photoreceptors of plants. *Int. J. Dev. Biol.* 49, 653–664. <https://doi.org/10.1387/ijdb.051989kf>
- Fujimoto, S., Matsunaga, S., Yonemura, M., Uchiyama, S., Azuma, T., Fukui, K., 2004. Identification of a novel plant MAR DNA binding protein localized on chromosomal surfaces. *Plant Mol. Biol.* <https://doi.org/10.1007/s11103-004-3249-5>
- Goff, S.A., Ricke, D., Lan, T., Glazebrook, J., Sessions, A., Oeller, P., Varma, H., Lange, B.M., Moughamer, T., Xia, Y., Budworth, P., Zhong, J., Miguel, T., Paszkowski, U., Zhang, S., Colbert, M., Sun, W., Chen, L., Cooper, B., Park, S., Wood, T.C., Mao, L., Quail, P., Wing, R., Dean, R., Yu, Y., Zharkikh, A., Shen, R., Sahasrabudhe, S., Thomas, A., Cannings, R., Gutin, A., Pruss, D., Reid, J., Tavtigian, S., Mitchell, J., Eldredge, G., Scholl, T., Miller, R.M., Bhatnagar, S., Adey, N., Rubano, T., Tusneem, N., Robinson, R., 2014. A Draft Sequence of the Rice Genome (*Oryza sativa* L. ssp. . 92, 92–101. <https://doi.org/10.1126/science.1068275>
- Gu, X., Jiang, D., Yang, W., Jacob, Y., Michaels, S.D., He, Y., 2011. Arabidopsis homologs of retinoblastoma-associated protein 46/48 associate with a histone deacetylase to act redundantly in chromatin silencing. *PLoS Genet.* 7. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002366>
- Guilford, W.J., Schneider, D.M., Labovitz, J., Opella, S.J., 1988. High resolution solid state C NMR spectroscopy of sporopollenins from different plant taxa. *Plant Physiol.* 86, 134–136. <https://doi.org/10.1104/pp.86.1.134>
- Gupta, R., Webster, C.I., Gray, J.C., 1998. Characterisation and promoter analysis of the Arabidopsis gene encoding high-mobility-group protein HMG-I/Y. *Plant Mol. Biol.* 36, 897–907. <https://doi.org/10.1023/A:1005928219895>
- He, Y., Tang, W., Swain, J.D., Green, A.L., Jack, T.P., Gan, S., 2001. Networking senescence-regulating pathways by using Arabidopsis enhancer trap lines. *Plant Physiol.* 126, 707–16. <https://doi.org/10.1104/pp.126.2.707>
- Hedden, P., Phillips, A.L., 2000. Gibberellin metabolism: New insights revealed by the genes. *Trends Plant Sci.* 5, 523–530. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01790-8](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01790-8)
- Hollender, C., Liu, Z., 2008. Histone deacetylase genes in arabidopsis development. *J. Integr. Plant Biol.* 50, 875–885. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2008.00704.x>
- Huth, J.R., Bewley, C.A., Nissen, M.S., Evans, J.N.S., Reeves, R., Gronenborn, A.M., Clore, G.M., 1997. The solution structure of an HMG-I(Y)-DNA complex defines a new architectural minor groove binding motif. *Nat. Struct. Biol.* 4, 657–665. <https://doi.org/10.1038/nsb0897-657>
- Cheng, H., 2004. Gibberellin regulates Arabidopsis floral development via suppression of DELLA protein function. *Development* 131, 1055–1064. <https://doi.org/10.1242/dev.00992>
- Chisholm, S.T., Coaker, G., Day, B., Staskawicz, B.J., 2006. Host-microbe interactions: Shaping the evolution of the plant immune response. *Cell* 124, 803–814. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2006.02.008>

- Jia, Q., Zhu, J., Xu, X., Lou, Y., Zhang, Z., Zhang, Z., Yang, Z., 2015. Arabidopsis AT-hook Protein TEK Positively Regulates the Expression of Arabinogalactan Proteins for Nexine Formation. *Mol. Plant* 8, 251–260. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2014.10.001>
- Jing, H.C., Sturre, M.J.G., Hille, J., Dijkwel, P.P., 2002. Arabidopsis onset of leaf death mutants identify a regulatory pathway controlling leaf senescence. *Plant J.* 32, 51–63. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2002.01400.x>
- Journal, I., Floyd, S.K., Bowman, J.L., 2011. The Ancestral Developmental Tool Kit of Land Plants Author ( s ): Sandra K . Floyd and John L . Bowman Issue Discerning Homology : Gene Expression , Development , and Morphology. *Int. J.* 168, 1–35.
- Kang, L., Li, J., Zhao, T., Xiao, F., Tang, X., Thilmony, R., He, S., Zhou, J.-M., 2003. Interplay of the Arabidopsis nonhost resistance gene NHO1 with bacterial virulence. *Pnas* 100, 3519–3524. <https://doi.org/10.1073/pnas.0637377100>
- Klosterman, S.J., Atallah, Z.K., Vallad, G.E., Subbarao, K. V., 2009. Diversity, Pathogenicity, and Management of *Verticillium* Species. *Annu. Rev. Phytopathol.* 47, 39–62. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080508-081748>
- Kobayashi, Y., 1999. A Pair of Related Genes with Antagonistic Roles in Mediating Flowering Signals. *Science* (80-). 286, 1960–1962. <https://doi.org/10.1126/science.286.5446.1960>
- Kong, S., Application, F., Data, P., 2011. ( 12 ) United States Patent 2, 12–15. [https://doi.org/10.1016/j.\(73\)](https://doi.org/10.1016/j.(73))
- Koornneef, M., van der Veen, J.H., 1980. Induction and analysis of gibberellin sensitive mutants in *Arabidopsis thaliana* (L.) heynh. *Theor. Appl. Genet.* 58, 257–263. <https://doi.org/10.1007/BF00265176>
- Lee, K., Seo, P.J., 2017. Coordination of matrix attachment and ATP- dependent chromatin remodeling regulate auxin biosynthesis and Arabidopsis hypocotyl elongation. *PLoS One* 1–19.
- Li, X., Lin, H., Zhang, W., Zou, Y., Zhang, J., Tang, X., Zhou, J.-M., 2005. Flagellin induces innate immunity in nonhost interactions that is suppressed by *Pseudomonas syringae* effectors. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 102, 12990–12995. <https://doi.org/10.1073/pnas.0502425102>
- Lim, P.O., Kim, Y., Breeze, E., Koo, J.C., Woo, H.R., Ryu, J.S., Park, D.H., Beynon, J., Tabrett, A., Buchanan-Wollaston, V., Nam, H.G., 2007. Overexpression of a chromatin architecture-controlling AT-hook protein extends leaf longevity and increases the post-harvest storage life of plants. *Plant J.* <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03317.x>
- Lippman, Z.L., Gendrel, A.-V., Black, M., Vaughn, M.W., Dedhia, N., McCombie, W.R., Lavine, K., Mittal, V., May, B., Kasschau, K.D., Carrington, J.C., Doerge, R.W., Colot, V., Martienssen, R.O.B., 2004. Role of transposable elements in heterochromatic and epigenetic control. *Nature* 430, 471–476. <https://doi.org/10.1038/nature02724.1>
- Lou, Y., Xu, X., Zhu, J., Gu, J., Blackmore, S., Yang, Z., 2014. The tapetal AHL family protein TEK determines nexine formation in the pollen wall. *Nat. Commun.* 5, 1–9. <https://doi.org/10.1038/ncomms4855>
- Lu, H., Zou, Y., Feng, N., 2010. Overexpression of AHL20 negatively regulates defenses in arabidopsis. *J. Integr. Plant Biol.* <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2010.00969.x>
- Lu, M., Tang, X., Zhou, J.M., 2001. Arabidopsis NHO1 is required for general resistance against *Pseudomonas* bacteria. *Plant Cell* 13, 437–447. <https://doi.org/10.1105/tpc.13.2.437>
- Lynch, M., Conery, J.S., 2003. The Origins of Genome Complexity. *Science* (80- ). 302, 1401–1404. <https://doi.org/10.1126/science.1089370>
- March-Díaz, R., Reyes, J.C., 2009. The beauty of being a variant: H2A.Z and the SWR1 complex in plants. *Mol. Plant* 2, 565–577. <https://doi.org/10.1093/mp/ssp019>

- Matsushita, A., Furumoto, T., Ishida, S., Takahashi, Y., 2007. AGF1, an AT-Hook Protein, Is Necessary for the Negative Feedback of AtGA3ox1 Encoding GA 3-Oxidase. *PLANT Physiol.* <https://doi.org/10.1104/pp.106.093542>
- Merchant, S.S., Prochnik, S.E., Vallon, O., Harris, E.H., Karpowicz, J., Witman, G.B., Terry, A., Salamov, A., Fritz-laylin, L.K., Maréchal-drouard, L., Marshall, W.F., Qu, L., Nelson, D.R., Sanderfoot, a, Spalding, M.H., Kapitonov, V. V, Ren, Q., Cardol, P., Cerutti, H., Chanfreau, G., Ferris, P., Fukuzawa, H., González-ballester, D., Mueller-roeber, B., Rajamani, S., Sayre, R.T., Dubchak, I., Goodstein, D., Hornick, L., Huang, Y.W., Luo, Y., Martínez, D., Chi, W., Ngau, A., Otilar, B., Porter, A., Szajkowski, L., Werner, G., Zhou, K., Igor, V., Rokhsar, D.S., Grossman, A.R., 2010. The Chlamydomonas Genome Reveals the Evolution of Key Animal and Plant Functions. *Science* (80-. ). 318, 245–250. <https://doi.org/10.1126/science.1143609>.The
- Mitchum, M.G., Yamaguchi, S., Hanada, A., Kuwahara, A., Yoshioka, Y., Kato, T., Tabata, S., Kamiya, Y., Sun, T.P., 2006. Distinct and overlapping roles of two gibberellin 3-oxidases in Arabidopsis development. *Plant J.* 45, 804–818. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02642.x>
- Morris, K., MacKerness, S. a, Page, T., John, C.F., Murphy, a M., Carr, J.P., Buchanan-Wollaston, V., 2000. Salicylic acid has a role in regulating gene expression during leaf senescence. *Plant J.* 23, 677–685. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2000.00836.x>
- Nam, H., 1997. The molecular genetic analysis of leaf senescence. *Curr. Opin. Biotechnol.* 8, 200–7.
- Neff, M.M., Fankhauser, C., Chory, J., 2000. Light: an indicator of time and place. *Genes Dev.* 14, 257–271. <https://doi.org/10.1101/gad.14.3.257>
- Nemhauser, J.L., Feldman, L.J., Zambryski, P.C., 2000. Auxin and ETTIN in Arabidopsis gynoecium morphogenesis. *Development* 127, 3877–3888.
- Ng, K.H., Yu, H., Ito, T., 2009. AGAMOUS controls GIANT KILLER, a multifunctional chromatin modifier in reproductive organ patterning and differentiation. *PLoS Biol.* 7. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000251>
- Oh, E., Zhu, J.Y., Bai, M.Y., Arenhart, R.A., Sun, Y., Wang, Z.Y., 2014. Cell elongation is regulated through a central circuit of interacting transcription factors in the Arabidopsis hypocotyl. *Elife* 2014, 1–19. <https://doi.org/10.7554/eLife.03031>
- Palenik, B., Grimwood, J., Aerts, A., Rouze, P., Salamov, A., Putnam, N., Dupont, C., Jorgensen, R., Derelle, E., Rombauts, S., Zhou, K., Otilar, R., Merchant, S.S., Podell, S., Gaasterland, T., Napoli, C., Gendler, K., Manuell, A., Tai, V., Vallon, O., Piganeau, G., Jancek, S., Heijde, M., Jabbari, K., Bowler, C., Lohr, M., Robbins, S., Werner, G., Dubchak, I., Pazour, G.J., Ren, Q., Paulsen, I., Delwiche, C., Schmutz, J., Rokhsar, D., Van de Peer, Y., Moreau, H., Grigoriev, I. V., 2007. The tiny eukaryote *Ostreococcus* provides genomic insights into the paradox of plankton speciation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 7705–7710. <https://doi.org/10.1073/pnas.0611046104>
- Paul, A.-L., Ferl, R.J., 1998. Higher order chromatin structure in maize and Arabidopsis. *Plant Cell* 10, 1349–1359.
- Payne, T., 2004. KNUCKLES (KNU) encodes a C2H2 zinc-finger protein that regulates development of basal pattern elements of the Arabidopsis gynoecium. *Development* 131, 3737–3749. <https://doi.org/10.1242/dev.01216>
- Prochnik, S.E., Umen, J., Nedelcu, A.M., Hallmann, A., Miller, S.M., Nishii, I., Ferris, P., Kuo, A., Mitros, T., Fritz-Laylin, L.K., Hellsten, U., Chapman, J., Simakov, O., Rensing, S.A., Terry, A., Pangilinan, J., Kapitonov, V., Jurka, J., Salamov, A., Shapiro, H., Schmutz, J., Grimwood, J., Lindquist, E., Lucas, S., Grigoriev, I. V., Schmitt, R., Kirk, D., Rokhsar, D.S., 2010. Genomic analysis of organismal complexity in the multicellular green alga *Volvox carteri*. *Science* (80-.). 329, 223–226.

- <https://doi.org/10.1126/science.1188800>
- Quirino, B.F., Noh, Y.-S., Himelblau, E., Amasino, R.M., 2000. Molecular aspects of leaf senescence. *Trends Plant Sci.* 5, 278–282. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01655-1](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01655-1)
- Quirino, B.F., Normanly, J., Amasino, R.M., 1999. Diverse range of gene activity during *Arabidopsis thaliana* leaf senescence includes pathogen-independent induction of defense-related genes. *Plant Mol. Biol.* 40, 267–278. <https://doi.org/10.1023/A:1006199932265>
- Ratcliffe, O.J., 2001. Regulation of Flowering in *Arabidopsis* by an FLC Homologue. *Plant Physiol.* 126, 122–132. <https://doi.org/10.1104/pp.126.1.122>
- Reeves, R., Nissen, M.S., 1990. The A. T-DNA-binding domain of mammalian high mobility group I chromosomal proteins. *J. Biol. Chem.* 265, 8573–8582.
- Rensing, S.A., Lang, D., Zimmer, A.D., Terry, A., Salamov, A., Shapiro, H., Nishiyama, T., Perroud, P.F., Lindquist, E.A., Kamisugi, Y., Tanahashi, T., Sakakibara, K., Fujita, T., Oishi, K., Shin-I, T., Kuroki, Y., Toyoda, A., Suzuki, Y., Hashimoto, S.I., Yamaguchi, K., Sugano, S., Kohara, Y., Fujiyama, A., Anterola, A., Aoki, S., Ashton, N., Barbazuk, W.B., Barker, E., Bennetzen, J.L., Blankenship, R., Sung, H.C., Dutcher, S.K., Estelle, M., Fawcett, J.A., Gundlach, H., Hanada, K., Heyl, A., Hicks, K.A., Hughes, J., Lohr, M., Mayer, K., Melkozernov, A., Murata, T., Nelson, D.R., Pils, B., Prigge, M., Reiss, B., Renner, T., Rombauts, S., Rushton, P.J., Sanderfoot, A., Schween, G., Shiu, S.H., Stueber, K., Theodoulou, F.L., Tu, H., Van De Peer, Y., Verrier, P.J., Waters, E., Wood, A., Yang, L., Cove, D., Cuming, A.C., Hasebe, M., Lucas, S., Mishler, B.D., Reski, R., Grigoriev, I. V., Quatrano, R.S., Boore, J.L., 2008. The *Physcomitrella* genome reveals evolutionary insights into the conquest of land by plants. *Science* (80-. ). 319, 64–69. <https://doi.org/10.1126/science.1150646>
- Rezácová, P., Borek, D., Moy, S.F., Joachimiak, A., Otwinowski, Z., 2008. Crystal structure and putative function of small Toprim domain-containing protein from *Bacillus stearothermophilus*. *Proteins* 70, 311–319. <https://doi.org/10.1002/prot>
- Rudd, S., 2004. Genome-Wide in Silico Mapping of Scaffold/Matrix Attachment Regions in *Arabidopsis* Suggests Correlation of Intragenic Scaffold/Matrix Attachment Regions with Gene Expression. *Plant Physiol.* 135, 715–722. <https://doi.org/10.1104/pp.103.037861>
- Saze, H., Kakutani, T., 2011. Differentiation of epigenetic modifications between transposons and genes. *Curr. Opin. Plant Biol.* 14, 81–87. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2010.08.017>
- Serino, G., Deng, X.-W., 2003. T: Regulating Plant Development Through the Control of Proteolysis. *Annu. Rev. Plant Biol.* 54, 165–182. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.54.031902.134847>
- Sessions, a, Nemhauser, J.L., McColl, a, Roe, J.L., Feldmann, K. a, Zambryski, P.C., 1997. ETTIN patterns the *Arabidopsis* floral meristem and reproductive organs. *Development* 124, 4481–4491.
- Showalter, A., 2001. Arabinogalactan-proteins: structure, expression and function. *Cell. Mol. Life Sci.* 58, 1399–1417. <https://doi.org/10.1007/s00018-001-1013-9>
- Smart, C.M., 1994. Gene expression during leaf senescence. *New Phytol.* 126, 419–448. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb04243.x>
- Spartz, A.K., Lee, S.H., Wenger, J.P., Gonzalez, N., Itoh, H., Inzé, D., Peer, W.A., Murphy, A.S., Overvoorde, P.J., Gray, W.M., 2012. The SAUR19 subfamily of SMALL AUXIN UP RNA genes promote cell expansion. *Plant J.* 70, 978–990. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2012.04946.x>
- Street, I.H., Shah, P.K., Smith, A.M., Avery, N., Neff, M.M., 2008. The AT-hook-containing proteins SOB3/AHL29 and ESC/AHL27 are negative modulators of hypocotyl growth in

- Arabidopsis. Plant J. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03393.x>
- Tan, L., Eberhard, S., Pattathil, S., Warder, C., Glushka, J., Yuan, C., Hao, Z., Zhu, X., Avci, U., Miller, J.S., Baldwin, D., Pham, C., Orlando, R., Darvill, A., Hahn, M.G., Kieliszewski, M.J., Mohnen, D., 2013. An *Arabidopsis* Cell Wall Proteoglycan Consists of Pectin and Arabinoxylan Covalently Linked to an Arabinogalactan Protein. *Plant Cell* 25, 270–287. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.107334>
- Tetko, I. V., Haberer, G., Rudd, S., Meyers, B., Mewes, H.W., Mayer, K.F.X., 2006. Spatiotemporal expression control correlates with intragenic scaffold matrix attachment regions (S/MARs) in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Comput. Biol.* 2, 136–145. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.0020021>
- The Arabidopsis Genome Initiative, 2000. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature* 408, 796–815. <https://doi.org/10.1038/35048692>
- Tuskan, G.A., DiFazio, S., Jansson, S., Bohlmann, J., Grigoriev, I., Hellsten, U., Putnam, M., Ralph, S., Rombauts, S., Salamov, A., Schein, J., Sterck, L., Aerts, A., Bhalerao, R.R., Bhalerao, R.P., Blaudez, D., Boerjan, W., Brun, A., Brunner, A., Busov, V., Campbell, M., Carlson, J., Chalot, M., Chapman, J., Chen, G.L., Cooper, D., Coutinho, P.M., Couturier, J., Covert, S., Cronk, Q., Cunningham, R., Davis, J., Degroeve, S., Dfjardin, A., DePamphilis, C., Detter, J., Dirks, B., Dubchak, I., Duplessis, S., Ehlting, J., Ellis, B., Gendler, K., Goodstein, D., Gribskov, M., Grimwood, J., Groover, A., Gunter, L., Hamberger, B., Heinze, B., Helariutta, Y., Henrissat, B., Holligan, D., Holt, R., Huang, W., Islam-Faridi, N., Jones, S., Jones-Rhoades, M., Jorgensen, R., Joshi, C., Kangasjärvi, J., Karlsson, J., Kelleher, C., Kirkpatrick, R., Kirst, M., Kohler, A., Kalluri, U., Larimer, F., Leebens-Mack, J., Leplé, J.C., Locascio, P., Lou, Y., Lucas, S., Martin, F., Montanini, B., Napoli, C., Nelson, D.R., Nelson, C., Nieminen, K., Nilsson, O., Pereda, V., Peter, G., Philippe, R., Pilate, G., Poliakov, A., Razumovskaya, J., Richardson, P., Rinaldi, C., Ritland, K., Rouzé, P., Ryaboy, D., Schmutz, J., Schrader, J., Segerman, B., Shin, H., Siddiqui, A., Sterky, F., Terry, A., Tsai, C.J., Uberbacher, E., Unneberg, P., Vahala, J., Wall, K., Wessler, S., Yang, G., Yin, T., Douglas, C., Marra, M., Sandberg, G., Van De Peer, Y., Rokhsar, D., 2006. The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray). *Science* (80-.). 313, 1596–1604. <https://doi.org/10.1126/science.1128691>
- Wang, T.Y., Han, Z.M., Chai, Y.R., Zhang, J.H., 2010. A mini review of MAR-binding proteins. *Mol. Biol. Rep.* 37, 3553–3560. <https://doi.org/10.1007/s11033-010-0003-8>
- Weaver, L.M., Gan, S., Quirino, B., Amasino, R.M., 1998. A comparison of the expression patterns of several senescence-associated genes in response to stress and hormone treatment. *Plant Mol. Biol.* 37, 455–469. <https://doi.org/10.1023/A:1005934428906>
- Wigge, P. a, Kim, M.C., Jaeger, K.E., Busch, W., Schmid, M., Lohmann, J.U., Weigel, D., 2005. Integration of Spatial and Temporal Information During Floral Induction in *Arabidopsis*. *Science* (80-. ). 309, 1056–9. <https://doi.org/10.1126/science.1114358>
- Williams, J., Phillips, a L., Gaskin, P., Hedden, P., 1998. Function and substrate specificity of the gibberellin 3beta-hydroxylase encoded by the *Arabidopsis* GA4 gene. *Plant Physiol.* 117, 559–563. <https://doi.org/10.1104/pp.117.2.559>
- Wilson, R.N., Heckman, J.W., Somerville, C.R., 1992. Gibberellin Is Required for Flowering in *Arabidopsis thaliana* under Short Days. *Plant Physiol.* 100, 403–408. <https://doi.org/10.1104/pp.100.1.403>
- Won, C., Shen, X., Mashiguchi, K., Zheng, Z., Dai, X., Cheng, Y., Kasahara, H., Kamiya, Y., Chory, J., Zhao, Y., 2011. Conversion of tryptophan to indole-3-acetic acid by TRYPTOPHAN AMINOTRANSFERASES OF ARABIDOPSIS and YUCCAs in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 18518–18523. <https://doi.org/10.1073/pnas.1108436108>

- Worden, A.Z., Lee, J., Mock, T., Rouzé, P., Simmons, M.P., Aerts, A.L., Allen, A.E., Cuvelier, M.L., Derelle, E., Everett, M. V, Foulon, E., Grimwood, J., Gundlach, H., Henrissat, B., Napoli, C., Badger, J.H., Coutinho, P.M., Demir, E., Dubchak, I., Gentemann, C., Eikrem, W., Gready, J.E., John, U., Lanier, W., Lindquist, E. a, Panaud, O., Pangilinan, J., Paulsen, I., Piegu, B., Poliakov, A., 2009. the Marine Picoeukaryotes *Micromonas*. *Science* (80- ). 375, 268–272. <https://doi.org/10.1126/science.1167222>
- Xiao, C., Chen, F., Yu, X., Lin, C., Fu, Y.F., 2009. Over-expression of an AT-hook gene, AHL22, delays flowering and inhibits the elongation of the hypocotyl in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol. Biol.* <https://doi.org/10.1007/s11103-009-9507-9>
- Xu, Y., Gan, E.S., Ito, T., 2013a. The AT-hook/PPC domain protein TEK negatively regulates floral repressors including MAF4 and MAF5. *Plant Signal. Behav.* 8. <https://doi.org/10.4161/psb.25006>
- Xu, Y., Wang, Y., Stroud, H., Gu, X., Sun, B., Gan, E., Ng, K., 2013b. Report A Matrix Protein Silences Transposons and Repeats through Interaction with Retinoblastoma-Associated Proteins. *Curr. Biol.* 23, 345–350. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.01.030>
- Xu, Y.L., Li, L., Gage, D.A., Zeevaart, J.A., 1999. Feedback regulation of GA5 expression and metabolic engineering of gibberellin levels in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 11, 927–936. <https://doi.org/10.2307/3870825>
- Yadeta, K. a., Hanemian, M., Smit, P., Hiemstra, J. a., Pereira, A., Marco, Y., Thomma, B.P.H.J., 2011. DNA-Binding Protein AHL19 Mediates *Verticillium* Wilt Resistance. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 24, 1582–1591. <https://doi.org/10.1094/MPMI-04-11-0090>
- Yamaguchi, M., Kubo, M., Fukuda, H., Demura, T., 2008. Vascular-related NAC-DOMAIN7 is involved in the differentiation of all types of xylem vessels in *Arabidopsis* roots and shoots. *Plant J.* 55, 652–664. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03533.x>
- Yamaguchi, S., Smith, M.W., Brown, R.G., Kamiya, Y., Sun, T., 1998. Phytochrome regulation and differential expression of gibberellin 3beta-hydroxylase genes in germinating *Arabidopsis* seeds. *Plant Cell* 10, 2115–2126. <https://doi.org/10.2307/3870788>
- Yanofsky, M.F., Ma, H., Bowman, J.L., Drews, G.N., Feldmann, K.A., Meyerowitz, E.M., 1990. The protein encoded by the *Arabidopsis* homeotic gene *agamous* resembles transcription factors. *Nature* 346, 35–39. <https://doi.org/10.1038/346035a0>
- Yu, J., Hu, S., Wang, J., Wong, G.K.S., Li, S., Liu, B., Deng, Y., Dai, L., Zhou, Y., Zhang, X., Cao, M., Liu, J., Sun, J., Tang, J., Chen, Y., Huang, X., Lin, W., Ye, C., Tong, W., Cong, L., Geng, J., Han, Y., Li, L., Li, W., Hu, G., Li, J., Liu, Z., Qi, Q., Li, T., Wang, X., Lu, H., Wu, T., Zhu, M., Ni, P., Han, H., Dong, W., Ren, X., Feng, X., Cui, P., Li, X., Wang, H., Xu, X., Zhai, W., Xu, Z., Zhang, J., He, S., Xu, J., Zhang, K., Zheng, X., Dong, J., Zeng, W., Tao, L., Ye, J., Tan, J., Chen, X., He, J., Liu, D., Tian, W., Tian, C., Xia, H., Bao, Q., Li, G., Gao, H., Cao, T., Zhao, W., Li, P., Chen, W., Zhang, Y., Hu, J., Liu, S., Yang, J., Zhang, G., Xiong, Y., Li, Z., Mao, L., Zhou, C., Zhu, Z., Chen, R., Hao, B., Zheng, W., Chen, S., Guo, W., Tao, M., Zhu, L., Yuan, L., Yang, H., 2002. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*). *Science* (80- ). 296, 79–92. <https://doi.org/10.1126/science.1068037>
- Yun, J., Kim, Y.S., Jung, J.H., Seo, P.J., Park, C.M., 2012. The AT-hook motif-containing protein AHL22 regulates flowering initiation by modifying FLOWERING LOCUS T chromatin in *Arabidopsis*. *J. Biol. Chem.* <https://doi.org/10.1074/jbc.M111.318477>
- Zhang, Z.B., Zhu, J., Gao, J.F., Wang, C., Li, H., Li, H., Zhang, H.Q., Zhang, S., Wang, D.M., Wang, Q.X., Huang, H., Xia, H.J., Yang, Z.N., 2007. Transcription factor AtMYB103 is required for anther development by regulating tapetum development, callose dissolution and exine formation in *Arabidopsis*. *Plant J.* 52, 528–538. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03254.x>



- Zhao, J., Favero, D.S., Peng, H., Neff, M.M., 2013. *Arabidopsis thaliana* AHL family modulates hypocotyl growth redundantly by interacting with each other via the PPC/DUF296 domain. *Proc. Natl. Acad. Sci.* <https://doi.org/10.1073/pnas.1219277110>
- Zhao, J., Favero, D.S., Qiu, J., Roalson, E.H., Neff, M.M., 2014. Insights into the evolution and diversification of the AT-hook Motif Nuclear Localized gene family in land plants. *BMC Plant Biol.* 14, 1–19. <https://doi.org/10.1186/s12870-014-0266-7>
- Zhou, J., Wang, X., Lee, J.-Y., Lee, J.-Y., 2013. Cell-to-Cell Movement of Two Interacting AT-Hook Factors in *Arabidopsis* Root Vascular Tissue Patterning. *Plant Cell.* <https://doi.org/10.1105/tpc.112.102210>
- Zhou, L., Liu, Z., Liu, Y., Kong, D., Li, T., Yu, S., Mei, H., Xu, X., Liu, H., Chen, L., Luo, L., 2016. A novel gene OsAHL1 improves both drought avoidance and drought tolerance in rice. *Sci. Rep.* 6, 1–15. <https://doi.org/10.1038/srep30264>
- Zinkl, G.M., Zwiebel, B.I., Grier, D.G., Preuss, D., 1999. Pollen-stigma adhesion in *Arabidopsis*: a species-specific interaction mediated by lipophilic molecules in the pollen exine. *Development* 126, 5431–5440.