



저작자표시-비영리-변경금지 2.0 대한민국

이용자는 아래의 조건을 따르는 경우에 한하여 자유롭게

- 이 저작물을 복제, 배포, 전송, 전시, 공연 및 방송할 수 있습니다.

다음과 같은 조건을 따라야 합니다:



저작자표시. 귀하는 원저작자를 표시하여야 합니다.



비영리. 귀하는 이 저작물을 영리 목적으로 이용할 수 없습니다.



변경금지. 귀하는 이 저작물을 개작, 변형 또는 가공할 수 없습니다.

- 귀하는, 이 저작물의 재이용이나 배포의 경우, 이 저작물에 적용된 이용허락조건을 명확하게 나타내어야 합니다.
- 저작권자로부터 별도의 허가를 받으면 이러한 조건들은 적용되지 않습니다.

저작권법에 따른 이용자의 권리는 위의 내용에 의하여 영향을 받지 않습니다.

이것은 [이용허락규약\(Legal Code\)](#)을 이해하기 쉽게 요약한 것입니다.

[Disclaimer](#)

김 상 태 교수지도

석사학위 청구논문

꿀풀과의 B-class MADS-box

유전자들의 계통

2013

성신여자대학교 교육대학원

교육학과 생물교육전공

이 미 리

꿀풀과의 B-class MADS-box
유전자들의 계통

김 상 태 교수지도

이 논문을 석사학위논문으로 제출함

2013년 5월

성신여자대학교 교육대학원
교육학과 생물교육전공
이 미 리

인 준 서

이미리의 석사학위 논문으로 인준함.

심사위원_____인

심사위원_____인

심사위원_____인

성신여자대학교 교육대학원

논문개요

B-class MADS-box 유전자들은 *Arabidopsis*와 *Antirrhinum*에서의 연구에서 확정된 ABC(DE) 모델에서 꽃잎과 수술의 기관 형성을 결정하는 역할을 하는 것으로 알려져 있으며, 피자식물의 기원 이전에 일어난 유전자 중복에 의해 *GLOBOSA* (*GLO*)와 *DEFICIENS* (*DEF*)의 두 개의 lineage로 나뉘어져 있다. 본 연구는 피자식물의 주요 과들 중 하나임에도 MADS-box 유전자들에 대한 연구가 거의 이루어지지 않은 꿀풀과 식물들에 대하여 MADS-box 유전자들을 검출하고, B-class 유전자들을 중심으로 이들의 계통을 파악하고자 하였다. 지금까지 보고된 꿀풀과 내의 B-class MADS-box 유전자들은 꿀풀목 수준에서의 연구에서 몇몇 유전자들만이 있는데, 본 연구를 통해 꿀풀과 내의 MADS-box 유전자들에 대한 전반적인 조사가 이루어졌다. 본 연구에서는 꿀풀과의 최근 분류체계에 의거하여 꿀풀과를 대표할 수 있는 아홉 분류군을 선정하였고, 이들에 대한 MADS-box 유전자들을 검출하여 그 염기서열을 밝혔다. 그 결과 꿀풀과에서 총 93개의 MIKC^c-type MADS-box 유전자들을 검출하였으며 이를 명명하였다. 꿀풀과에서 검출해낸 MADS-box 유전자들은 진화 양상을 밝히고자 기존에 보고된 꿀풀과 및 근연분류군들의 MADS-box 유전자들과 통합한 자료에 의한 계통분석을 실시하였다. 계통분석 결과 많은 종내 유전자 중복을 발견하였고, 특히 B-class 유전자들의 계통수에서는 종간의 공통된 유전자 중복을 발견하였다. B-class 내의 두 lineage인 *GLO*와 *DEF*의 계통수에서 공통적으로 모나라벤더와 산박하가 공유하는 유전자 중복을 확인할 수 있었다. 모나라벤더의 *DEF*들은 두 lineage로 나뉘었는데 이들의 두

lineage들을 대표하는 두 *DEF*들에 대하여 genomic DNA sequencing을 통해 exon/intron 구조를 확인하였다. 이와 같은 연구 결과들은 꿀풀과 내 다양한 꽃의 진화 양상을 뒷받침하는 유전적 자료가 될 것으로 생각된다. 본 연구는 꿀풀과 내의 꽃의 형태 형성에 대한 유전적 조절 이해를 위한 evo-devo 연구에 기초 자료를 제공하고 있다.

목 차

논문개요

그림목차(List of Figures)

표목차(List of Tables)

I. 서론.....	1
1. 꽃의 기관 형성에 관여하는 MADS-box 유전자들.....	1
2. 꿀풀과 식물들의 분류 연구.....	9
3. 본 연구의 목표.....	12
II. 재료 및 방법.....	13
1. 재료.....	13
2. 방법.....	15
(1) 꿀풀과의 MADS-box 유전자들의 검출 및 계통분석.....	15
1) cDNA 합성과 MADS 유전자의 증폭.....	15
2) Cloning과 염기서열 결정.....	16
3) 계통분석.....	17
(2) gDNA 추출과 염기서열 결정.....	18
1) DNA 추출.....	18
2) 엽록체 DNA 염기서열 결정.....	19
3) 모나라벤더 <i>DEF</i> 의 핵 유전체 염기서열 결정.....	19

III. 결과.....	21
1. 엽록체 DNA 구간을 이용한 계통분석.....	21
(1) 염기서열 분석.....	21
(2) 계통분석.....	22
2. MADS-box 유전자 검출.....	23
(1) 검출된 유전자들의 상동성 파악 및 명명.....	23
(2) 꿀풀과 식물의 <i>GLO</i> 의 계통.....	30
(3) 꿀풀과 식물의 <i>DEF</i> 의 계통.....	33
(4) 모나라벤더 <i>DEF</i> 의 구조.....	36
IV. 고찰.....	40
1. 꿀풀과의 MIKC ^c -type MADS-box 유전자들의 계통.....	40
2. 꿀풀과의 B-class MADS-box 유전자들의 중복과 소실.....	41
3. Lamiids와 Campanulids에서의 <i>GLO</i> 의 중복.....	47
4. 모나라벤더 <i>DEF</i> 의 exon/intron 구조.....	48
5. 본 연구의 의의.....	48

참고문헌

영문초록 (ABSTRACT)

부록 (APPENDIX)

List of Figures

Fig. 1. Domain structure and phylogeny of MADS-box genes.....	2
Fig. 2. The ABCDE model and the floral quartet model of in <i>Arabidopsis thaliana</i>	6
Fig. 3. Phylogeny of Lamiaceae taxa used in this study based on two cpDNA regions (<i>trnH~psbA</i> , <i>psbK~psbI</i>).....	22
Fig. 4. Maximum likelihood tree from the analysis of <i>Arabidopsis</i> MIKC-type MADS-box genes and the genes newly identified in Lamiaceae.....	27
Fig. 5. Phylogeny of <i>GLO</i> -like B-class MADS-box genes in Lamiids.....	31
Fig. 6. Phylogeny of <i>DEF</i> -like B-class MADS-box genes in Lamiids.....	34
Fig. 7. Structure of genomic DNA for two major <i>DEF</i> genes (<i>Pl.Mo.DEF3</i> and <i>Pl.Mo.DEF4</i>).....	36
Fig. 8. Gene structure of two <i>DEF</i> genes representing two major lineages of <i>DEF</i> in <i>Plectranthus</i> ‘Mona Lavender’.....	38
Fig. 9. Phylogeny of B-Class MADS-box genes in Lamiaceae..	42

List of Tables

Table 1. The classification system of Lamiaceae.....	10
Table 2. Samples used in this study and their voucher information.....	14
Table 3. Primers used for determination of genomic DNA sequences of <i>DEF</i> in <i>Plectranthus</i> ‘Mona Lavender’.....	20
Table 4. Length of two cpDNA regions (<i>trnH~psbA</i> and <i>psbK~psbI</i>) for nine taxa included in this study.....	21
Table 5. MADS-box genes detected in this study.....	24
Table 6. Genome sizes of Lamiaceae taxa.....	44
Table 7. Chromosome numbers of <i>Isodon</i> and <i>Plectranthus</i>	45

I. 서론

1. 꽃의 기관 형성에 관여하는 MADS-box 유전자들

MADS-box 유전자들은 식물, 동물, 균류에서 모두 발견되고 DNA의 특정 부위에 결합하여 전사를 조절하는 전사인자 (transcription factor; TF)이며, 보존적인 약 180 bp의 MADS-domain을 갖는다(Shore and Sharrocks 1995; Riechmann and Meyerowitz 1997; Theissen et al. 1996, 2000; Theissen 2001; Ng and Yanofsky 2001; De Bodt et al. 2003b; Nam et al. 2003). 이들 중 특히 식물의 MADS-box 유전자들은 기관의 발생 및 분화에 핵심적인 역할을 하는 전사조절인자라는 점에서 동물, 균류의 MADS-box 유전자들보다 더 중요한 의미를 갖는다. 피자식물 MADS-box 유전자들 중 몇몇은 꽃의 형태 발생을 직접적으로 조절하고(Irish 2003), MADS-box 유전자들에서 많이 일어나는 유전자 중복(gene duplication)은 다양화된 피자식물 꽃들의 진화와 깊은 연관성을 갖는다고 알려져 있다(Raff 1996; Carroll et al. 2001). 고등 식물의 MADS-box 유전자들에 대한 초기연구에서 *Arabidopsis thaliana* (애기장대; Brassicaceae)의 *AGAMOUS* (*AG*)와 *Antirrhinum majus* (금어초; Plantaginaceae)의 *DEFICIENS* (*DEF*)가 발견되었고(Schwarz-Sommer et al. 1990; Yanofsky et al. 1990), 동물에서는 사람(*Homo sapiens* L.)의 *SERUM RESPONSE FACTOR* (*SRF*), 균류에서는 효모(*Saccharomyces cerevisiae* Meyen ex E.C. Hansen)의 *MINICHROMOSOME MAINTENANCE 1* (*MCM1*)이 발견되었다(Norman et al. 1988; Passmore et al. 1988). 이에 따라 MADS-domain을 갖는 유전자군을 *MCM1*, *AG*, *DEF*,

*SRF*의 첫 글자를 조합하여 MADS-box gene family라 부르게 되었다(Shore and Sharrocks 1995; Theissen and Saedler 1995; Riechmann and Meyerowitz 1997; Theissen et al. 1996, 2000; Becker and Theissen 2003).

MADS-box gene family는 포함된 domain의 구성에 따라 type I 과 type II 두 lineage로 나눌 수 있는데, type I 유전자들은 MADS-domain만을 갖고 있는데 비해 type II 유전자들은 또 다른 보존적 domain인 K-domain을 갖고 있다(Fig. 1A; Alvarez-

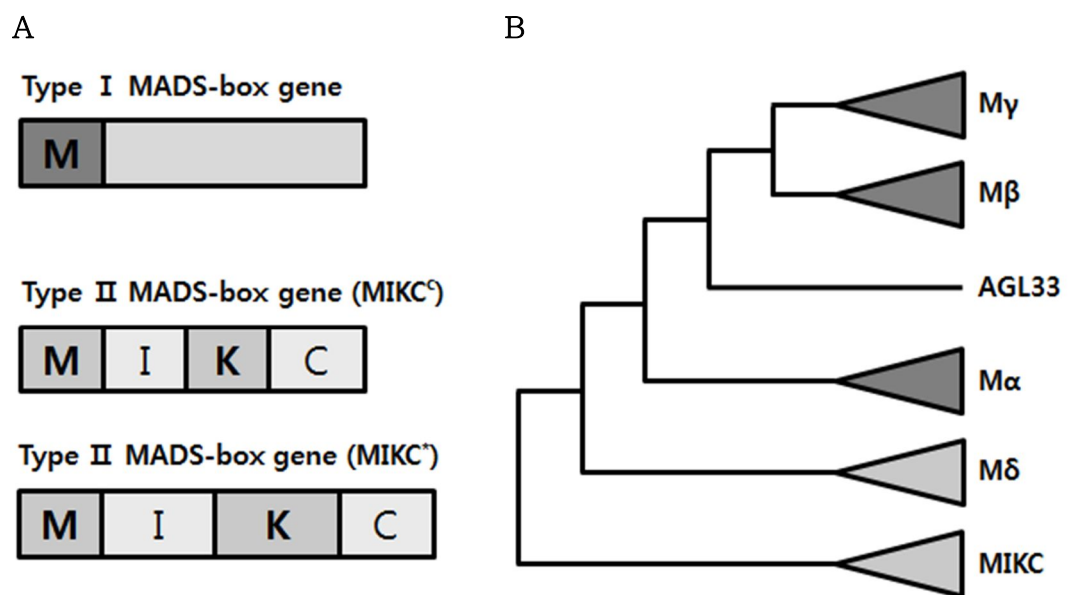


Fig. 1. Domain structure and phylogeny of MADS-box genes. (A) Domain structure of type I and type II MADS-box genes. Conserved domains are indicated in bold. (B) Summary of phylogenetic analysis of 108 MADS-box genes in *Arabidopsis thaliana*. Redrawn from Parenicova et al. (2003). Dark shade areas indicate type I and light shade areas indicate type II MADS-box genes.

Buylla et al. 2000b). 고등식물에서는 *Arabidopsis*의 유전체 염기서열이 가장 먼저 모두 밝혀졌는데(*Arabidopsis* Genome 2000), 이 유전체의 분석 결과 108개의 MADS-box 유전자가 검출된 바 있고, 이들의 계통 분석은 MADS-box gene family가 $M\alpha$, $M\beta$, $M\gamma$, $M\delta$, AGL33, MIKC의 여섯 group으로 나뉘음을 보여주었다(Fig. 1B; Alvarez-Buylla et al. 2000b; Parenicova et al. 2003). 이들 중 $M\alpha$, $M\beta$, $M\gamma$, AGL33 group은 type I에 해당하고, $M\delta$ (MIKC*에 해당; 이후 참조)와 MIKC (MIKC^c에 해당; 이후 참조) group은 type II에 해당한다(Fig. 1B). 검출된 type I 유전자는 type II 유전자에 비해 수가 많지만, 아직 그 기능에 대해서는 거의 연구가 이루어지지 않고 있다(Masiero et al. 2011). Type I 유전자들은 약 60개의 amino-acid들로 이루어진 DNA-binding MADS-domain만을 갖고 있고 나머지 부분은 매우 이질적이다(Fig. 1A; De Bodt et al. 2003a; Kofuji et al. 2003; Parenicova et al. 2003). 이에 반해 식물 발생 및 꽃 기관 형성을 조절하는 유전자로 잘 알려져 있는 type II 유전자들은(Alvarez-Buylla et al. 2000b; De Bodt et al. 2003a) MADS (M)-domain, Intervening (I) 구역, Keratin-like (K)-domain, C-terminal (C) 구역들을 포함하고 있기 때문에 MIKC-type 유전자라고 불리기도 한다(Fig. 1A; Ma et al. 1991; Theissen et al. 1996; Hasebe and Bank 1997; Munster et al. 1997; Becker and Theissen 2003). MIKC-type 단백질의 N말단에는 매우 보존적인 약 60개의 amino-acid로 이루어진 MADS-domain을 갖고 있으며 이 domain은 이 단백질이 전사인자의 역할을 할 때 DNA에 binding하는 역할을 한다(Nam et al. 2003). I 구역과 K-domain은 MADS-domain 다음에 위치하는데 이 두

부위는 단백질 이합체 (protein dimer) 형성에 필수적인 역할을 한다 (Riechmann et al. 1996; Egea-Cortines et al. 1999; Honma and Goto 2001; Yang and Jack 2004; Melzer and Theissen 2009). C-terminal 구역은 amino-acid 서열 변화가 매우 큰데 이는 단백질들의 고차적 복합체 형성에 관여하며 전사 조절을 돕는 것으로 알려져 있다 (Egea-Cortines et al. 1999; Honma and Goto 2001; Immink et al. 2003; Yang and Jack 2004).

MIKC-type 단백질은 I 구역과 K-domain의 차이에 따라 MIKC^c-type과 MIKC^{*}-type으로 나눌 수 있다 (Fig. 1A; Henschel et al. 2002). MIKC^c-type의 I 구역은 1개의 exon만을 갖는 반면 MIKC^{*}-type에서는 4개 또는 5개의 exon을 갖고 있어 I 구역에 해당하는 DNA의 길이가 비교적 긴 것이 특징이다 (Fig. 1A; Henschel et al. 2002). MIKC^{*}-type의 K-domain 또한 MIKC^c-type에 비해 길이가 긴 특징을 나타내는데 이는 구간을 암호화하는 exon에서 일어난 염기서열의 중복이 domain 구조를 변화시키는 데 작용했기 때문인 것으로 생각된다 (Fig. 1A; Kwantes et al. 2012). *Arabidopsis*의 MADS-box 유전자들의 계통분석 결과는 MIKC^{*}-type 유전자들이 MIKC^c-type 유전자들과 자매군 (sister group)임을 보여주고 있다 (Fig. 1B; Parenicova et al. 2003). MIKC^c-type 유전자들의 계통분석은 MIKC^c-type 유전자들이 STMADS11, AGL17, GGM13, DEF, GLO, AG, AGL12, SQUA, AGL2, AGL6, TM8, TM3, AGL15, FLC의 14개 subfamily로 나뉘어짐을 보여주었고 각 subfamily의 이름은 subfamily 내에서 첫 번째로 확인된 유전자에 의해 명명되었다 (Becker and Theissen 2003). 각 subfamily들은 대부분 C-terminal 구역에 각각 특징적인 motif들이

발견되는데 이와 같은 motif 서열의 다양성은 frame shift 돌연변이에 의한 진화에서 기인하고 있다(Vandenbussche et al. 2003). 이러한 점으로 미루어 볼 때 MIKC-type 단백질의 C-terminal에 있는 motif들은 다른 domain의 motif들에 비해 보존적인 기능을 담당하는 것은 아닌 것으로 보인다(Piwarzyk et al. 2007; Benlloch et al. 2009).

MIKC^c-type에 속하는 MADS-box gene family의 subfamily들은 대부분의 경우 각각의 subfamily 내의 유전자끼리 유사한 발현 양상을 보이며 또한 그 기능이 보존적이다(Doyle 1994; Purugganan et al. 1995; Theissen and Saedler 1995; Theissen et al. 1996, 2000). 즉 서로 다른 피자식물 종이라 할지라도 같은 subfamily 내에 존재하는 MADS-box 유전자들은 대부분 같은 기능을 갖고 있다. *Arabidopsis*와 *Antirrhinum*의 돌연변이 분석 연구에 기초하여 꽃의 각 부분의 형태 형성 조절에 대한 ‘ABC 모델’이 제시되었다(Fig. 2 참조; Coen and Meyerowitz 1991). 이 모델은 꽃의 기관 형성이 유전적 조절에 의해 좌우되며 꽃 기관 형성에는 A, B, C의 세 가지 유전자 기능이 결합적으로 작용한다는 것이다(Fig. 2; Bowman et al. 1989; Kunst et al. 1989; Schwarz-Sommer et al. 1990). 이 모델에서 A 기능 유전자들은 독자적으로 꽃받침 형성을 결정하고, A와 B 기능 유전자들은 꽃잎 형성을 결정하고, B와 C 기능 유전자들은 함께 수술의 형성을 결정하며, C 기능 유전자들은 독자적으로 암술의 형성을 결정한다(Fig. 2). *Arabidopsis*와 *Antirrhinum*에 있어서 ABC 기능에 해당하는 실제 유전자들이 밝혀졌다(Coen and Meyerowitz 1991; Ma 1994; Ma and dePamphilis 2000). *Arabidopsis*에서 A 기능 유전자들은

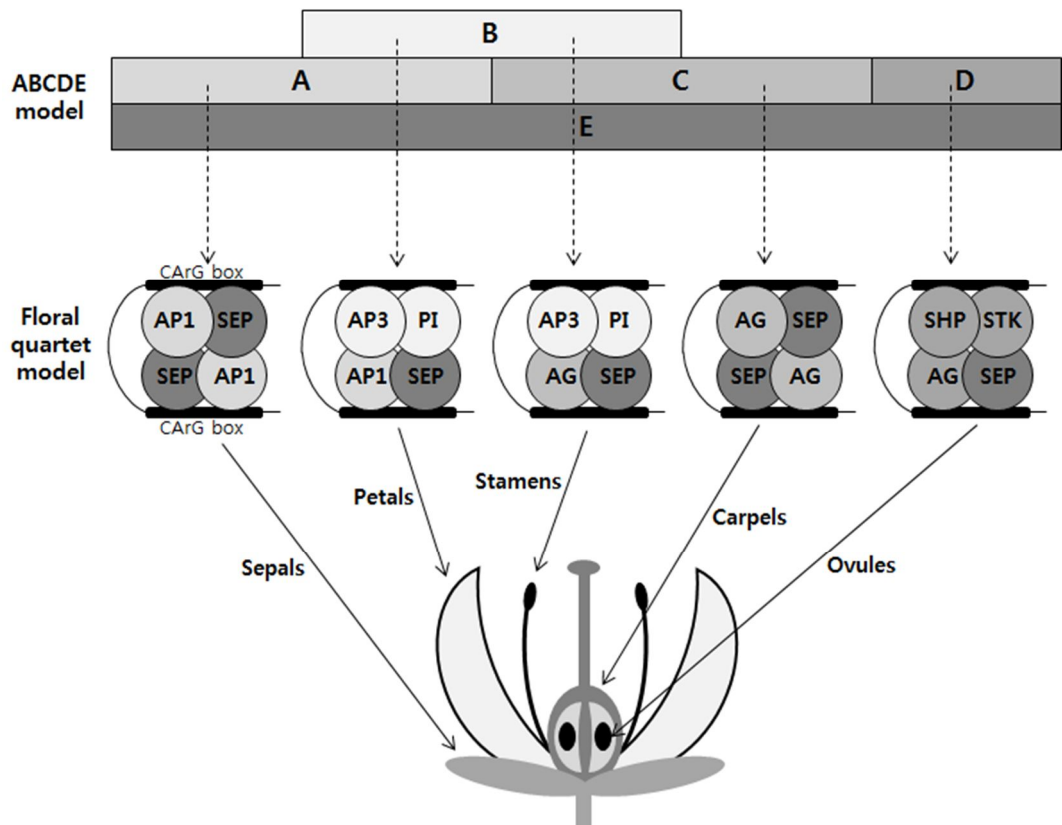


Fig. 2. The ABCDE model and the floral quartet model of in *Arabidopsis thaliana*. According to the ABCDE model, products of A, B, C, D and E-class genes together interact for floral organ specification of sepals, petals, stamens, carpels and ovules as transcription factors. In line with the ABCDE model, the floral quartet model (Theissen 2001) explains interaction of the MADS-domain proteins: the MADS-domain protein complexes of tetramer formation that play a role as a transcriptional repressor combine with two CARG boxes, DNA is looped for this reason. The looped DNA induces transcription subsequently and specifies five floral organs identity.

APETALA1 (*AP1*)과 *APETALA2* (*AP2*)이고, B 기능 유전자들은 *APETALA3* (*AP3*)와 *PISTILLATA* (*PI*)이며, C 기능 유전자는 *AG*이다(Fig. 2 참조). *Antirrhinum*에서 *Arabidopsis*의 A 기능 유전자 *AP1*에 상동인(이종간의 상동성: orthology) 유전자는 *SQUAMOSA* (*SQUA*)이고 *AP2*에 상동인 유전자들은 *LIPLESS1* (*LIP1*)과 *LIPLESS2* (*LIP2*)이며, B 기능 유전자는 각각 *AP3*와 *PI*에 상동유전자들인 *DEF*와 *GLOBOSA* (*GLO*), 그리고 C 기능 유전자는 *AG*와 상동유전자인 *PLENA* (*PLE*)인 것으로 밝혀졌다. *Arabidopsis*의 ABC 모델 유전자들 중 *AP2*를 제외한 모든 유전자들은 DNA-binding MADS-domain을 포함하고 있어 전사인자로 기능한다(Theissen et al. 2000).

이후, ABC 모델은 배 발생을 조절하는 D 기능과 꽃받침, 꽃잎, 수술, 암술과 배의 형성에 모두 관여하는 E 기능을 포함하여 ‘ABCDE 모델’로 확장되었다(Fig. 2; Angenent et al. 1995; Colombo et al. 1995; Gutierrez-Cortines and Davies 2000; Theissen 2001; Theissen and Saedler 2001; Ditta et al. 2004; Zahn et al. 2005). ABCDE 모델은 각 기능이 결합적으로 작용하면서 다섯 가지의 서로 다른 호메오틱 기능을 나타내는데 A 기능은 E 기능과 함께 꽃받침 형성을 조절하며, A+B+E 기능은 꽃잎, B+C+E 기능은 수술, C+E 기능은 암술, 그리고 D+E 기능은 밀씨 형성을 조절한다(Fig. 2; Weigel and Meyerowitz 1994; Angenent and Colombo 1996; Theissen 2001; Theissen and Saedler 2001). *Arabidopsis*에서 D 기능 유전자는 *SHATTERPROOF1* (*SHP1* = *AGL1*), *SHATTERPROOF2* (*SHP2* = *AGL5*)와 *SEEDSTICK* (*STK* = *AGL11*)이며(Favaro et al. 2003), E 기능 유전자는

SEPALLATA1, 2, 3, 4 (*SEP1, 2, 3, 4 = AGL2, 4, 9, 3*)임이 밝혀졌다(Fig. 2 참조; Pelaz et al. 2000). *Antirrhinum*에서는 *FARINELLI* (*FAR*)가 D 기능을 담당하며(Davies et al. 1999), *DEFH49, DEFH72, DEFH200*이 E 기능을 담당한다(Davies et al. 1996). MIKC^c-type의 subfamily들 중 ABCDE 모델에 속하는 DEF, GLO, AG, SQUA, AGL2 subfamily 이외에 SOLANUM TUBEROSUM MADS-BOX 11 (STMADS 11), TOMATO MADS-BOX 3 (TM3), FLOWERING LOCUS C (FLC), AGL12, AGL17 subfamily의 유전자들 또한 꽃의 형태 형성에 관여하는 것으로 알려져 있다(Michaels and Amasino 1999; Alvarez-Buylla et al. 2000a; Michaels et al. 2003; Schonrock et al. 2006; Chiang et al. 2009; Deng et al. 2011).

MIKC^c-type 단백질에서 MADS-domain이 DNA에 binding하여 전사를 조절하는 분자적 메커니즘을 설명하기 위해 ‘floral quartet 모델’이 제시되었다(Fig. 2; Theissen 2001; Theissen and Saedler 2001). 이 모델에 따르면 MADS-domain은 독립적으로는 작용할 수 없으며 반드시 서로 다른 MADS-domain 단백질과 붙어서 사합체(tetramer) 구조를 이루어야 작용할 수 있다(Fig. 2; Theissen 2001). 여기서 단백질 간의 dimerization에는 K-domain이 중요한 역할을 하는 것으로 알려져 있다(Yang et al. 2003). MADS-domain 단백질 사합체를 이루고 있는 두 쌍의 이합체는 각각 타겟 DNA의 서로 다른 위치에 놓여있는 CArG box에 결합한다(Fig. 2; Theissen 2001; Theissen and Saedler 2001). CArG box는 MADS-domain이 공통적으로 binding하는 motif로써 작용하는데(Schwarz-Sommer et al. 1992) 이러한 결합 형태

때문에 타겟 DNA는 두 개의 CArG box 사이에서 DNA loop 구조를 이룬다(Fig. 2; Theissen 2001; Theissen and Saedler 2001).

2. 꿀풀과 식물들의 분류 연구

꿀풀과(Lamiaceae Martinov) 식물은 극지방을 제외한 전 세계 전역에 분포하는 초본, 관목 또는 교목으로 약 258속에 6,970 여종이 알려져 있는데 전체 피자식물 중 일곱 번째로 큰 과이다(Cronquist 1981; Judd et al. 2008). 대부분의 꿀풀과 식물들은 공통적으로 사각형의 줄기, 방향성의 선모, 대생하거나 때때로 윤생하는 잎, 입술모양의 좌우 상칭의 화관, 5개로 통합하는 꽃받침, 2강웅예의 수술, 3구형 또는 6구형의 화분, 2개로 통합하는 자방상위의 심피, 그리고 두 갈래로 갈라지는 주두를 갖는 자방기생화주 등의 특징을 갖는다(Judd et al. 2008). 한반도에 자생하는 꿀풀과 식물들은 국가표준식물목록(Korean National Arboretum and the Plant Taxonomy Society of Korea 2007)에서 정리된 바에 의하면 27속 84종(변품종 포함 총 117분류군)이 분포하고, 비슷한 시기에 정리된 “The Genera of Vascular Plants of Korea (Flora of Korea Editorial committee 2007)”에서는 26속 65종(3변종 포함 총 68분류군)을 포함한 바 있는데 여전히 몇몇 분류군에 있어서는 분류군 인식에 대한 이견이 존재한다.

최근 분자계통학적 연구결과들의 축적에 의해 전체 피자식물의 계통수가 확립되어가고 있고 이를 바탕으로 한 피자식물의 진화에 대한 새로운 이해와 분류체계가 제시되고 있다(Jansen et al. 2007; Moore et al. 2007; Soltis et al. 2011). 이 분류체계에 의하면 꿀풀과가 속해있는 꿀풀목(Lamiales)은 core-eudicots (핵심진정쌍자엽

Table 1. The classification system of Lamiaceae

Bentham (1876)	Briquet (1895-1897)	Erdtman (1945)	Wunderlich (1967)	Harley et al. (2004)
Family Verbenaceae	Family Verbenaceae	Family Verbenaceae	Family Verbenaceae	Subfamily Symphorematoideae Subfamily Viticoideae Subfamily Ajugoideae
Tribe Ajugeae	Subfamily Ajugoideae Tribe Ajugeae Tribe Rosmarineae	Subfamily Lamioideae	Subfamily Ajugoideae	
Tribe Prostanthereae	Subfamily Prostantheroideae		Subfamily Prostantheroideae	Subfamily Prostantheroideae
Tribe Prasieae	Subfamily Prasioideae Subfamily Scutellarioideae		Subfamily Scutellarioideae	Subfamily Scutellarioideae
Tribe Lamieae	Subfamily Lamioideae		Subfamily Lamioideae	Subfamily Lamioideae
Subtribe Scutelleriinae	Subtribe Prunellinae		Tribe Lamieae	
Subtribe Mellittidinae	Subtribe Melittidinae		Subtribe Melittidinae	
Subtribe Lamiinae			Subtribe Lamiinae	
Subtribe Marrubiinae	Tribe Marrubieae		Tribe Marrubieae	
			Tribe Prasieae	
		Subfamily Nepetoideae	Subfamily Nepetoideae	Subfamily Nepetoideae
Tribe Nepeteae	Tribe Nepeteae		Tribe Nepeteae	
Tribe Salviae	Tribe Salviae		Tribe Salviae	
Tribe Mentheae	Tribe Meriandreae Tribe Monardeae		Tribe Meriandreae Tribe Monardeae	
Subtribe Pogostemoninae	Tribe Pogostemoneae Tribe Mentheae		Tribe Elsholtzieae Tribe Mentheae	
	Subtribe Hyssopinae		Subtribe Hyssopinae	
Subtribe Origaninae	Subtribe Origaninae Subtribe Menthinae Subtribe Collinsoniinae		Subtribe Origaninae Subtribe Menthinae Subtribe Collinsoniinae	
Subtribe Melissinae	Subtribe Melissinae		Subtribe Melissinae	
	Tribe Glechoneae		Tribe Prunelleae	
Subtribe Hormininae	Tribe Hormineae		Tribe Glechoneae Tribe Hormineae	
	Tribe Lepechininae		Tribe Lepechininae	
Tribe Ocimeae			Tribe Ocimeae	
Subtribe Lavandulinae	Subfamily Lavanduloideae Subfamily Ocimoideae			
	Subtribe Hyptidinae		Subtribe Ociminae Subtribe Hyptidinae	
Subtribe Plectranthinae	Subtribe Plectranthinae Subtribe Ociminae		Subtribe Plectranthinae	
	Subfamily Catoferioideae		Subfamily Catoferioideae	

류) 중 Asterids (국화류) 내의 Euasterids I (진정국화류 I; Lamiids)에 속하며, 꿀풀과는 꿀풀목 가운데 가장 큰 과를 이루고 있다(Group 1998; The Angiosperm Phylogeny 2003, 2009).

꿀풀과의 과 내 분류체계는 Bentham (1876)이 꿀풀과를 8개의 족(tribe)과 10개의 아족(subtribe)으로 나눈 이래, Briquet (1897)이 Bentham (1876)의 체계를 바탕으로 8아과 12족 10아족을 제시하였다(Table 1). 이후 Erdtman (1945)은 화분학적인 연구를 바탕으로 2핵성의 3구형 화분인 Lamioideae와 3핵성의 6구형 화분인 Nepetoideae의 두 아과로 분류하였다(Table 1). 화분학적 연구 결과를 토대로 과내 분류체계는 보다 체계적으로 확립되어 갔으며, Wunderlich (1967)는 화분, 배주, 종자 등의 형태학적 형질을 종합한 결과에 의해 꿀풀과를 다시 6개의 아과로 분류하였다(Table 1). Harley et al. (2004)은 최근 기존의 꿀풀과 분류체계에 마편초과 식물들을 일부 포함시키고, 꿀풀과를 7개의 아과로 인식하였다(Table 1). 전통적으로 독립적인 과였던 마편초과(Verbenaceae)는 형태학적 형질의 유사성 때문에 꿀풀과와 가장 근연의 과로 여겨져 왔으나, 태좌와 같은 미세형태학적 형질과 화서의 유사성에 근거하여 꿀풀과와 마편초과를 하나의 과로 인식하여야 한다는 견해도 제시된 바 있다(Junell 1934). 이후 화분학적 형질의 유사성과 분자자료에 의한 증거로 과거 마편초과로 여겨졌던 일부 속들을 꿀풀과로 이동시키게 되었다(Harley et al. 2004). Harley et al. (2004)이 제시한 7개의 아과는 Symphorematoideae, Viticoideae, Ajugoideae, Prostantheroideae, Scutellarioideae, Lamioideae, Nepetoideae이다(Table 1). 이 중 Symphorematoideae와 Viticoideae는 목본성으로 과거 마편초과에 포함되었던 속들이 대부분 이 두 아과에 속하며

일부는 Ajugoideae 내에도 속한다. Ajugoideae는 화분의 원주층이 분지되어 있는 특징을 갖고, Prostantheroideae는 종자에 알부민이 포함되어 있는 특징을 갖는다. 그리고 Scutellarioideae는 terpenoids를 분비하지 않는 특징, Lamioideae는 지방기생화주를 갖는 특징, Nepetoideae는 화분이 6구형이고 배유가 제한적인 특징을 갖는다(Harley et al. 2004).

3. 본 연구의 목표

본 연구는 피자식물의 주요 과(family)들 중 하나로서 MADS-box 유전자들에 대한 연구가 거의 이루어지지 않은 꿀풀과 식물들에 대하여 Harley et al. (2004)의 분류체계에 따라 이들을 대표할 수 있는 분류군들을 선정하고 선정한 분류군들에서 ABCDE 유전자들을 검출하고 이들 유전자들의 계통을 밝히고자 한다. 지금까지 보고된 꿀풀과 내의 MADS-box 유전자들은 *Clerodendrum* (Ajugoideae), *Betonica* (Lamioideae), *Salvia* (Nepetoideae)의 분류군에서 B-class gene들이 있는데(Bremer et al. 2004; Aagaard et al. 2005; Lee and Irish 2011), 이들은 꿀풀목 수준에서의 MADS-box 유전자에 대한 연구에서 포함된 것으로 꿀풀과 내에서의 MADS-box 유전자들에 대한 전반적인 조사는 아직까지 이루어진 적이 없다. 본 연구에서는 1) 꿀풀과의 선별된 분류군들에 대하여 B-class 유전자들을 중심으로 MADS-box 유전자들을 찾아 그 염기서열을 밝히고, 2) 기존에 보고된 꿀풀과 및 근연분류군들의 MADS-box 유전자들과의 통합분석을 하여, 3) MADS-box 유전자들의 진화양상을 밝히고자 한다.

II. 재료 및 방법

1. 재료

피자식물의 주요 과 중 하나인 꿀풀과(Lamiaceae s.l.) 식물을 대상으로 MADS-box 유전자들의 분화과정에 대하여 조사하고자 최근의 꿀풀과의 분류체계(Harley et al. 2004)를 바탕으로 그가 제시한 7아과들 중 5개 아과에 해당하는 9분류군들을 포함하였다(Table 2). 이들 분류군에는 Harley et al. (2004) 이전의 분류체계에서는 꿀풀과에 속하지 않고 마편초과(Verbenaceae J.st.-Hil.)에 속해왔던 subfamily Viticoideae와 subfamily Ajugoideae의 종을 포함하고 있다(Table 2). 모나라벤더(*Plectranthus* 'Mona Lavender'), 산박하(*Isodon inflexus* (Thunb.) Kudo), 참골무꽃(*Scutellaria strigillosa* Hemsl.), 향유(*Elsholtzia ciliata* (Thunb.) Hyl.)를 제외하고는 모두 야외에서 채집하여 액체 질소에 넣어 실험실로 운반하여 즉시 RNA 추출을 진행하였고 일부는 RNA 추출 때까지 -80°C 의 초저온 냉동고에 보관하였다(Table 2). 실험에 사용된 증거표본들은 성신여자대학교 식물표본관(SWU)에 보관하였다(Table 2).

이들 분류군에 대한 genomic DNA 분석을 위해서는 누리장나무(*Clerodendrum trichotomum* Thunb.), 순비기나무(*Vitex rotundifolia* L.f.), 모나라벤더는 RNA 연구를 위한 시료와 동일한 시료를 사용하였고(Table 2), 그 외 나머지 6분류군에 대해서는 현재 성신여자대학교에서 진행 중인 꿀풀과 DNA 바코드 프로젝트에 의해 생성된 엽록체 DNA 염기서열 data를 이용하였다(unpublished). 계통분석을 위한 외군(outgroup)으로는 최근 피자식물 전체에 대한 계통연구에서 제시된 광의의 꿀풀과의 자매군으로 밝혀진 파리풀과

Table 2. Samples used in this study and their voucher information

Taxa	Voucher for RNA study	Voucher for DNA study
Family Lamiaceae*		
Subfamily Viticoideae		
<i>Vitex rotundifolia</i> L.f. (순비기나무)	M.L0005 (SWU)	M.L0005 (SWU)
Subfamily Ajugoideae		
<i>Clerodendrum trichotomum</i> Thunb. (누리장나무)	M.L0004 (SWU)	M.L0004 (SWU)
Subfamily Scutellarioideae		
<i>Scutellaria strigillosa</i> Hemsl. (참골무꽃)	M.L0006 (SWU)	skku-27928 (SKKU)
Subfamily Lamioideae		
<i>Leonurus japonicus</i> Houtt. (익모초)	M.L0003 (SWU)	2005-1065 (KUS)
Subfamily Nepetoideae		
<i>Dracocephalum argunense</i> Fisch. ex Link (용머리)	M.L0007 (SWU)	-
<i>Elsholtzia ciliata</i> (Thunb.) Hyl. (향유)	M.L0008 (SWU)	-
<i>Isodon inflexus</i> (Thunb.) Kudo (산박하)	M.L0001 (SWU)	2006-2432 (KUS)
<i>Plectranthus</i> 'Mona Lavender' (모나라벤더)	M.L0002 (SWU)	M.L0002 (SWU)
<i>Meehania urticifolia</i> (Miq.) Makino (별개덩굴)	M.L0009 (SWU)	2000-0674 (KUS)
Family Phrymaceae		
<i>Phryma leptostachya</i> var. <i>asiatica</i> H.Hara (파리풀)	#	H27630032 (KHU)

* Harley et al. (2004).

(Phrymaceae Schauer)의 과리풀(*Phryma leptostachya* var. *asiatica* H.Hara)을 사용하였다(Table 2).

2. 방법

(1) 꿀풀과의 MADS-box 유전자들의 검출 및 계통분석

1) cDNA 합성과 MADS 유전자의 증폭

cDNA 합성과정과 MADS-specific degenerate primer에 의한 MADS-box 유전자의 증폭은 Kramer et al. (1998)을 바탕으로 이를 변형시켜 수행하였다. RNA를 추출하고자 하는 생체시료 또는 냉동시료 약 0.1g을 ion bead와 함께 round-bottom 2ml micro tube (Eppendorf, USA)에 넣고 액체질소를 이용하여 TissueLyser LT (Qiagen, Germany)로 파쇄하였다. 파쇄된 시료로부터 RNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, USA)를 이용하여 total RNA를 추출하였으며 추출과정은 사용자 설명서를 따랐다. 추출과정 중에 남아있는 DNA는 DNase (DNA free Kit; Ambion, USA)를 처리하여 분해하였다. 추출된 RNA로부터 cDNA를 합성하기 위한 역전사는 poly-T primer (5'-CCG GAT CCT CTA GAG CGG CCG C(T)₁₇-3')와 SuperScript II Reverse Transcriptase (Invitrogen, USA)를 사용하여 사용자 설명서에 제시된 방법에 의해 reverse transcription을 수행하였다.

합성된 cDNA로부터의 MADS-box 유전자들의 증폭은 MADS-box gene-specific degenerate primer (5'-GGG GTA CCA AYM GIC ARG TIA CIT AYT CIA AGM GIM G-3')와 poly-T

primer (5'-CCG GAT CCT CTA GAG CGG CCG C(T)₁₇-3')를 이용하여 수행하였다(Kramer et al. 1998). PCR 반응은 전체 부피 50 μ l에 1/10~1/100로 희석시킨 cDNA와 primer (10pmole), Promega (USA)의 5X GoTaq Flexi Buffer (10 μ l), MgCl₂ (1.5~3mM), dNTP Mix (0.2mM), GoTaq DNA Polymerase (1.25u)를 포함하였다. S1000 Thermal Cycler (BIO-RAD, USA)를 이용하여 Kramer et al. (1998)에 의해 제시된 touchdown cycle을 이용하여 PCR을 수행하였다. Kramer et al. (1998)의 MADS-box gene-specific primer가 작동하지 않았던 분류군들의 DEF-like 유전자들의 검출을 위해 Lamiaceae DEF-specific primer인 Lam-DEF (5'-AAT GGI CTS TTC AAR AAR GCK CAT-3')를 제작하여 사용하였다. 이를 위한 PCR은 95 $^{\circ}$ C에서 3분간 pre-denaturation한 후, 95 $^{\circ}$ C에서 30초 (denaturation), 52 $^{\circ}$ C에서 30초 (annealing), 72 $^{\circ}$ C에서 30초 (extension)의 반응을 한 cycle로 하여 35회 반복하고, 최종적으로 72 $^{\circ}$ C에서 7분간 extension하여 수행하였다.

반응을 통해 증폭된 PCR 산물은 0.001% EtBr을 포함하는 1.3% agarose gel에서 150V로 15분간 전기영동 한 후 자외선 램프 하에서 band를 확인하였다. PCR band의 size 비교를 위한 marker로는 100 bp DNA Ladder Marker (ElpisBiotech, Taejeon, Korea)를 사용하였다. Band의 크기가 약 800 bp 이상인 것을 잘라낸 후 Expin Gel SV kit (GeneAll, Seoul, Korea)를 사용하여 정제 후 이를 cloning하였다.

2) Cloning과 염기서열 결정

정제된 band들은 TOPcloner TA kit (Enzymomics, Korea)와

DH5 α competent *E. coli* (Enzymonics, Korea)를 이용하여 cloning하였다. Cloning cell 배양을 위한 LB-agar 배지에는 200 μ g/ml 농도의 ampicillin을 포함시켰으며 형성된 각각의 colony들은 liquid culture 후에 Exprep Plasmid SV mini kit (GeneAll, Seoul, Korea)를 사용하여 plasmid DNA를 분리해냈다. 정제된 각각의 plasmid DNA는 M13forward (5'-GTT TTC CCA GTC ACG AC-3')와 M13reverse (5'-CAG GAA ACA GCT ATG AC-3') universal primer를 이용하여 염기서열을 결정하였다. 염기서열의 결정은 Macrogen사(Seoul, Korea)에 의뢰하여 ABI PRISM 3730xl sequencer (ABI, USA)를 이용하여 수행되었다. 얻어진 염기서열들은 Sequencher 4.9 (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, USA)를 이용하여 forward sequence와 reverse sequence를 정렬 후 editing 하였다.

3) 계통분석

cDNA로부터 결정된 유전자들은 MEGA 5.1 (Tamura et al. 2011)을 이용하여 amino-acid 변환을 위한 frame을 결정하였다. 정렬된 데이터들은 다음과 같은 세 개의 matrix를 만들어 분석하였다: matrix I) 검출된 모든 MADS-box 유전자들의 상동성(이종간의 상동성: orthology) 파악을 위한 전체 data; 꿀풀과의 MIKC^c-type MADS-box 유전자 + *Arabidopsis*의 MIKC-type (type II) MADS-box 유전자(Alvarez-Buylla et al. 2000b), matrix II) B-class 유전자들 내에서 *GLO*의 분석을 위한 *GLO* data; 꿀풀과의 *GLO* + NCBI (National Center for Biotechnology Information, 미국 국립생물공학정보센터)에서 blast 검색을 통해 얻은 Lamiids

(Euasterids I)와 Campanulids (Euasterids II)의 *GLO*, matrix III) B-class 유전자들 내에서 *DEF*의 분석을 위한 *DEF* data; 꿀풀과의 *DEF* + NCBI에서 blast 검색을 통해 얻은 Lamiids와 Campanulids의 *DEF*. 각각의 data set은 MEGA 5.1에 탑재되어 있는 ClustalW (Thompson et al. 1997)에 의해 default option을 사용하여 amino-acid 상태로 정렬하였다. 정렬된 amino-acid matrix들은 DNA matrix로 전환하여 계통분석에 사용하였다. 계통분석은 Maximum Likelihood (ML) 방법으로 실시하였으며 ML tree의 최적 모델 선택을 위한 model test 시행 결과 세 matrix 모두에서 GTR+G+I (GTR = General Time Reversible model, G+I = Gamma distributed with Invariant sites)가 lnL 값이 가장 높은 최적 모델이었고, 이를 사용하여 ML 분석을 실시하였다. 계통도를 이루는 각 node의 신뢰도는 500회의 bootstrap 분석을 통해 얻어졌으며 gaps/missing data는 partial deletion의 option을 사용하였고, Heuristic search는 Subtree-Pruning-Regrafting - Extensive (SPR level 5) option으로 수행하였다. 각각의 분석에서 외군 (outgroup)은 matrix I에서 *Arabidopsis*의 MIKC*-type MADS-box 유전자, matrix II에서 Campanulids의 *GLO*, matrix III에서 Campanulids의 *DEF*로 설정하였다.

(2) gDNA 추출과 염기서열 결정

1) DNA 추출

DNA를 추출하고자 하는 식물의 신선한 잎 약 0.1g, 또는 표본에서 채취한 잎 약 0.03g을 TissueLyser LT (Qiagen, Germany)

를 이용하여 파쇄한 후, Plant SV mini Kit (GeneAll, Seoul, Korea)를 사용하여 제공된 사용자 설명서에 따라 DNA를 추출하였다.

2) 엽록체 DNA 염기서열 결정

해당 분류군들의 엽록체 유전자 구간에 의한 계통분석을 위해 많은 변이를 포함하고 있다고 알려져 있는 *trnH~psbA* 구간과 *psbK~psbI* 구간을 선택하였다(Kress et al. 2005; Pennisi 2007; Kress and Erickson 2007). 이들은 DNA barcode 연구를 위해 사용된 바 있는 primer들인 *trnH* primer (5'-CGC GCA TGG TGG ATT CAC AAT CC-3')와 *psbA* primer (5'-GTT ATG CAT GAA CGT AAT GCT C-3'), *psbK* primer (5'-TTA GCC TTT GTT TGG CAA G-3')와 *psbI* primer (5'-AGA GTT TGA GAG TAA GCA T-3')를 이용하여 증폭한 후 염기서열을 결정하였다(Pennisi 2007; Kress and Erickson 2007; Kress et al. 2005). 사용된 PCR 조건은 95°C에서 3분간 pre-denaturation한 후, 95°C에서 30초 (denaturation), 52°C에서 30초 (annealing), 72°C에서 30초 (extension)의 반응을 한 cycle로 하여 35회 반복하고, 최종적으로 72°C에서 7분간 extension하여 수행하였다. 계통분석은 MADS-box 유전자 분석과 동일한 방법으로 ML 분석을 실시하였다.

3) 모나라벤더 *DEF*의 핵 유전체 염기서열 결정

모나라벤더에서 *DEF*의 계통분석 결과 두 lineage의 유전자가 존재함을 확인하였고(결과 참조) 두 lineage들을 각각 대표할 수 있는 *Pl.Mo.DEF3*과 *Pl.Mo.DEF4*에 대하여 이들 각각의 genomic DNA 구간의 염기서열 결정을 위한 specific-primer들을 제작하였다

(Table 3). PCR을 위한 반응구간은 exon1~exon4 (fragment1; FRAG1)와 exon4~exon7 (fragment2; FRAG2)의 두 구간으로 나누었으며, 이를 위해 각각의 exon1에 forward, exon4에 reverse primer, exon4에 forward, exon7에 reverse primer를 제작하였다 (Table 3). PCR은 엽록체 DNA 염기서열 증폭과정과 동일한 조건으로 이루어졌으며, MEGA 5.1 (Tamura et al. 2011)을 이용하여 결정된 cDNA 염기서열과 gDNA 염기서열을 비교하여 이들 두 유전자들의 exon과 intron 부위를 결정하였다. Exon과 intron 서열의 명확한 경계를 규정짓는 데에는 GT-AG 법칙을 따랐다(Burge et al. 1998).

Table 3. Primers used for determination of genomic DNA sequences of *DEF* in *Plectranthus* ‘Mona Lavender’

Primer name	Primer sequences
Pl_Mo-DEF3f-FRAG1	5'-GCC AAG ATT TCT ATT CTC ATG ATT TCT A-3'
Pl_Mo-DEF3r-FRAG1	5'-CAT AGA GCT GTG CAT ATC TTC GAT A-3'
Pl_Mo-DEF3f-FRAG2	5'-TAT CGA AGA TAT GCA CAG CTC TAT G-3'
Pl_Mo-DEF3r-FRAG2	5'-CAA GTA AAG CAT ATG TAG TGA GAT CCG-3'
Pl_Mo-DEF4f-FRAG1	5'-CAA GAT TTC GAT TCT CAT GAT TTC TG-3'
Pl_Mo-DEF4r-FRAG1	5'-AAT CAA ATT CAT GGA GGT GTC G-3'
Pl_Mo-DEF4f-FRAG2	5'-CGA CAC CTC CAT GAA TTT GAT T-3'
Pl_Mo-DEF4r-FRAG2	5'-CAA GTA AAG AAA ATG CAG TGA GGT CTA-3'

Ⅲ. 결 과

1. 엽록체 DNA 구간을 이용한 계통분석

본 연구에서 꿀풀과 식물들의 MADS-box 유전자 검출을 위해 포함한 아홉 분류군들의 계통관계를 파악하고자 외군인 파리풀을 포함하여 두 엽록체 구간(*trnH~psbA*, *psbK~psbI*)을 분석하였다.

(1) 염기서열 분석

trnH~psbA 구간은 익모초의 염기서열이 309 bp로 가장 짧았고 파리풀이 591 bp로 가장 길었다(Table 4). *psbK~psbI* 구간의 염기서열은 익모초와 순비기나무가 동일하게 394 bp로 가장 짧았으며 누리장나무가 421 bp로 가장 길었다(Table 4). 꿀풀과 분류군들 내

Table 4. Length of two cpDNA regions (*trnH~psbA* and *psbK~psbI*) for nine taxa included in this study

Taxa	Sequence length (bp)		Combined
	<i>trnH-psbA</i>	<i>psbK-psbI</i>	
<i>Vitex rotundifolia</i> L.f.	428	394	822
<i>Clerodendrum trichotomum</i> Thunb.	388	421	809
<i>Scutellaria strigillosa</i> Hemsl.	382	401	783
<i>Leonurus japonicus</i> Houtt.	309	394	703
<i>Dracocephalum argunense</i> Fisch. ex Link	414	415	829
<i>Elsholtzia ciliata</i> (Thunb.) Hyl.	402	400	802
<i>Isodon inflexus</i> (Thunb.) Kudo	390	398	788
<i>Plectranthus</i> 'Mona Lavender'	379	406	785
<i>Meehaniania urticifolia</i> (Miq.) Makino	396	401	797
<i>Phryma leptostachya</i> var. <i>asiatica</i> H.Hara	591	398	989

에서 두 유전자 구간을 합친 총 염기서열의 길이는 익모초의 염기서열이 703 bp로 가장 짧았으며 용머리가 829 bp로 가장 길었다 (Table 4). 외군인 파리풀의 경우는 총 염기서열이 989 bp였는데 꿀풀과 9분류군들 내 총 염기서열 길이의 평균이 약 790 bp 정도인 것에 비하여 약 200 bp 가량이 더 길었다 (Table 4).

(2) 계통분석

*trnH~psbA*와 *psbK~psbI*에 의한 엽록체 DNA 염기서열의 계통분석 결과, 이전에 마편초과 식물로 인식되어 왔던 누리장나무는 익모초와 자매군을 형성하였고 (bootstrap value (BS) 72%), 순비기나무는 계통수에서 가장 기부에 위치하였다 (Fig. 3). 이는 마편초과 일부를 꿀풀과에 포함시킨 Harley et al. (2004)의 결과를 지지하는

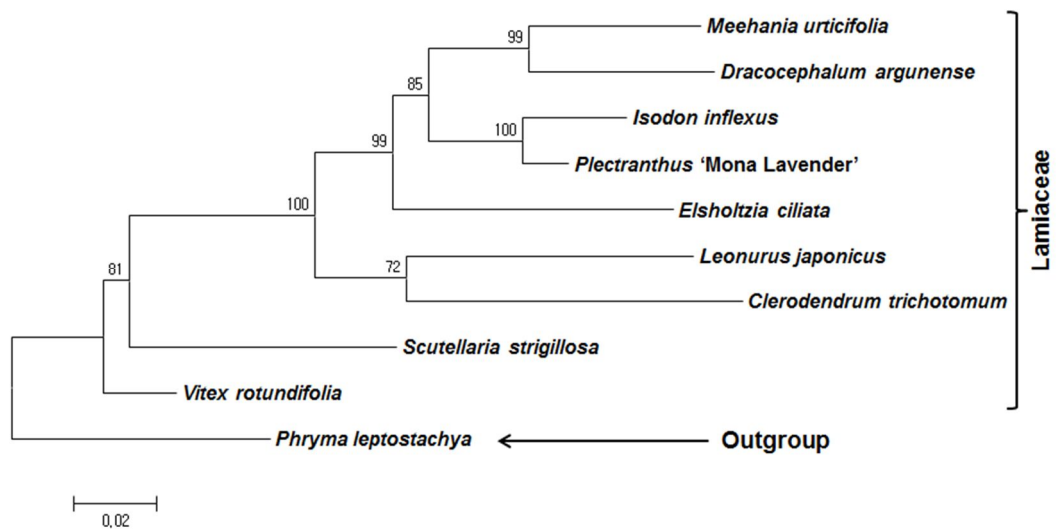


Fig. 3. Phylogeny of Lamiaceae taxa used in this study based on two cpDNA regions (*trnH~psbA*, *psbK~psbI*).

결과이다(Fig. 3). 계통수에서 벌개덩굴과 용머리는 자매군을 형성하고 있고(BS 99%) 산박하와 모나라벤더 또한 자매군을 형성하며(BS 100%) 서로 가까운 유연관계를 나타냈다(BS 85%; Fig. 3). 이들의 바깥에는 향유가 가까운 계통관계를 형성하였으며(BS 99%), 참골무꽃은 순비기나무를 제외한 모든 다른 분류군들과 자매군을 형성하였다(BS 81%; Fig. 3).

2. MADS-box 유전자들의 검출

(1) 검출된 유전자들의 상동성 파악 및 명명

개화하기 직전의 꽃들로부터 꿀풀과 식물 9종에 대한 MADS-box 유전자들을 screening한 결과 총 93개의 MADS-box 유전자를 검출하였다(Table 5). 검출된 전체 MADS-box 유전자들과 *Arabidopsis*에서 발견된 유전자들과의 상동성을 파악하기 위하여 기존에 알려져 있는 *Arabidopsis*의 108개 MADS-box 유전자들 중 ABCDE 유전자들을 포함하는 44개의 type II 유전자들을 선별한 후 이들과 함께 꿀풀과에서 검출한 MADS-box 유전자들을 통합분석하였다(Fig. 4).

*Arabidopsis*의 MIKC^{*}-type 유전자들을 외군으로 설정한 계통분석 결과는 새로 발견된 MIKC^c-type 유전자들이 *Arabidopsis*의 MIKC^c-type 유전자들과 각각의 group을 이루었다(Fig. 4). 이로서 새로 발견된 꿀풀과의 MADS-box 유전자들이 Becker and Theissen (2003)이 설정한 14개의 MIKC^c-type subfamily들에서 각각 어느 subfamily에 속하는 유전자인지 판별되었다(Fig. 4). 그 결과에 의하여 각 분류군의 학명의 약자와 subfamily명을 조합하여

Table 5. MADS–box genes detected in this study

Taxa	Gene name (# of detected clones)	Subfamily	Putative function
Subfamily Viticoideae			
<i>Vitex rotundifolia</i> L.f.			
	<i>Vi.ro.SQUA1</i> (2)	SQUA	A
	<i>Vi.ro.SQUA2</i> (1)	SQUA	A
	<i>Vi.ro.SQUA3</i> (1)	SQUA	A
	<i>Vi.ro.GLO1</i> (4)	GLO	B
	<i>Vi.ro.GLO2</i> (1)	GLO	B
	<i>Vi.ro.DEF</i> (1)	DEF	B
	<i>Vi.ro.AGL2</i> (1)	AGL2	E
Subfamily Ajugoideae			
<i>Clerodendrum trichotomum</i> Thunb.			
	<i>Cl.tr.SQUA</i> (1)	SQUA	A
	<i>Cl.tr.GLO1</i> (2)	GLO	B
	<i>Cl.tr.GLO2</i> (1)	GLO	B
	<i>Cl.tr.GLO3</i> (1)	GLO	B
	<i>Cl.tr.GLO4</i> (1)	GLO	B
	<i>Cl.tr.GLO5</i> (1)	GLO	B
Subfamily Scutellarioideae			
<i>Scutellaria strigillosa</i> Hemsl.			
	<i>Sc.st.SQUA1</i> (1)	SQUA	A
	<i>Sc.st.SQUA2</i> (1)	SQUA	A
	<i>Sc.st.GLO1</i> (1)	GLO	B
	<i>Sc.st.GLO2</i> (1)	GLO	B
	<i>Sc.st.GLO3</i> (1)	GLO	B
	<i>Sc.st.GLO4</i> (6)	GLO	B
	<i>Sc.st.DEF</i> (1)	DEF	B
	<i>Sc.st.AGL15</i> (1)	AGL15	-
Subfamily Lamioideae			
<i>Leonurus japonicus</i> Houtt.			
	<i>Le.ja.SQUA1</i> (1)	SQUA	A
	<i>Le.ja.SQUA2</i> (1)	SQUA	A
	<i>Le.ja.SQUA3</i> (1)	SQUA	A
	<i>Le.ja.SQUA4</i> (1)	SQUA	A
	<i>Le.ja.GLO1</i> (1)	GLO	B
	<i>Le.ja.GLO2</i> (1)	GLO	B
	<i>Le.ja.GLO3</i> (5)	GLO	B
	<i>Le.ja.GLO4</i> (1)	GLO	B
	<i>Le.ja.DEF</i> (2)	DEF	B
	<i>Le.ja.AGL2</i> (1)	AGL2	E

Table 5. Continued

Taxa	Gene name (# of detected clones)	Subfamily	Putative function
	<i>Le.ja.AGL17</i> (1)	AGL17	-
Subfamily Nepetoideae			
<i>Dracocephalum argunense</i> Fisch. ex Link			
	<i>Dr.ar.SQUA1</i> (6)	SQUA	A
	<i>Dr.ar.SQUA2</i> (1)	SQUA	A
	<i>Dr.ar.GLO1</i> (1)	GLO	B
	<i>Dr.ar.GLO2</i> (15)	GLO	B
	<i>Dr.ar.GLO3</i> (1)	GLO	B
	<i>Dr.ar.GLO4</i> (2)	GLO	B
	<i>Dr.ar.DEF</i> (2)	DEF	B
	<i>Dr.ar.FLC</i> (1)	FLC	-
<i>Elsholtzia ciliata</i> (Thunb.) Hyl.			
	<i>El.ci.SQUA1</i> (2)	SQUA	A
	<i>El.ci.SQUA2</i> (1)	SQUA	A
	<i>El.ci.SQUA3</i> (1)	SQUA	A
	<i>El.ci.SQUA4</i> (2)	SQUA	A
	<i>El.ci.SQUA5</i> (1)	SQUA	A
	<i>El.ci.SQUA6</i> (5)	SQUA	A
	<i>El.ci.SQUA7</i> (1)	SQUA	A
	<i>El.ci.GLO1</i> (1)	GLO	B
	<i>El.ci.GLO2</i> (1)	GLO	B
	<i>El.ci.DEF</i> (3)	DEF	B
	<i>El.ci.AG</i> (1)	AG	C
	<i>El.ci.AGL2</i> (2)	AGL2	E
	<i>El.ci.FLC1</i> (2)	FLC	-
	<i>El.ci.FLC2</i> (1)	FLC	-
<i>Isodon inflexus</i> (Thunb.) Kudo			
	<i>Is.in.SQUA1</i> (1)	SQUA	A
	<i>Is.in.SQUA2</i> (1)	SQUA	A
	<i>Is.in.SQUA3</i> (1)	SQUA	A
	<i>Is.in.GLO1</i> (1)	GLO	B
	<i>Is.in.GLO2</i> (5)	GLO	B
	<i>Is.in.GLO3</i> (1)	GLO	B
	<i>Is.in.GLO4</i> (1)	GLO	B
	<i>Is.in.GLO5</i> (1)	GLO	B

Table 5. Continued

Taxa	Gene name (# of detected clones)	Subfamily	Putative function
	<i>Is.in.DEF</i> (1)	DEF	B
	<i>Is.in.FLC1</i> (1)	FLC	-
	<i>Is.in.FLC2</i> (1)	FLC	-
	<i>Is.in.AGL6</i> (1)	AGL6	-
<i>Plectranthus</i> 'Mona Lavender'			
	<i>Pl.Mo.SQUA</i> (1)	SQUA	A
	<i>Pl.Mo.GLO1</i> (1)	GLO	B
	<i>Pl.Mo.GLO2</i> (3)	GLO	B
	<i>Pl.Mo.GLO3</i> (1)	GLO	B
	<i>Pl.Mo.GLO4</i> (1)	GLO	B
	<i>Pl.Mo.GLO5</i> (1)	GLO	B
	<i>Pl.Mo.GLO6</i> (1)	GLO	B
	<i>Pl.Mo.GLO7</i> (1)	GLO	B
	<i>Pl.Mo.GLO8</i> (1)	GLO	B
	<i>Pl.Mo.GLO9</i> (1)	GLO	B
	<i>Pl.Mo.GLO10</i> (4)	GLO	B
	<i>Pl.Mo.GLO11</i> (2)	GLO	B
	<i>Pl.Mo.GLO12</i> (1)	GLO	B
	<i>Pl.Mo.GLO13</i> (1)	GLO	B
	<i>Pl.Mo.GLO14</i> (1)	GLO	B
	<i>Pl.Mo.GLO15</i> (1)	GLO	B
	<i>Pl.Mo.GLO16</i> (1)	GLO	B
	<i>Pl.Mo.GLO17</i> (13)	GLO	B
	<i>Pl.Mo.DEF1</i> (2)	DEF	B
	<i>Pl.Mo.DEF2</i> (1)	DEF	B
	<i>Pl.Mo.DEF3</i> (4)	DEF	B
	<i>Pl.Mo.DEF4</i> (1)	DEF	B
	<i>Pl.Mo.DEF5</i> (2)	DEF	B
<i>Meehanian urticifolia</i> (Miq.) Makino			
	<i>Me.ur.SQUA</i> (1)	SQUA	A
	<i>Me.ur.GLO1</i> (2)	GLO	B
	<i>Me.ur.GLO2</i> (1)	GLO	B
	<i>Me.ur.STMADS11</i> (2)	STMADS11	-

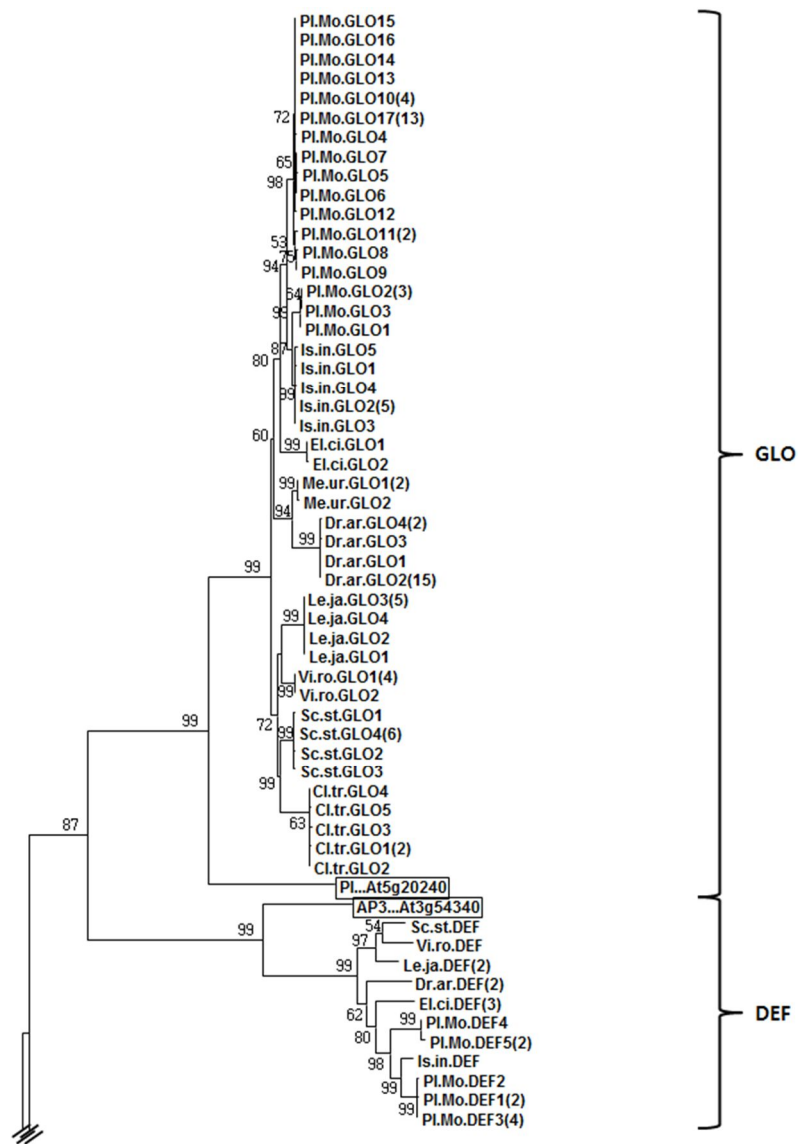


Fig. 4. Maximum likelihood tree from the analysis of *Arabidopsis* MIKC-type MADS-box genes and the genes newly identified in Lamiaceae. Boxes indicate *Arabidopsis* MADS-box genes. Pl.Mo, *Plectranthus* ‘Mona Lavender’; Is.in, *Isodon inflexus*; El.ci, *Elsholtzia ciliata*; Me.ur, *Meehania urticifolia*; Dr.ar, *Dracocephalum argunense*; Le.ja, *Leonurus japonicus*; Vi.ro, *Vitex rotundifolia*; Sc.st, *Scutellaria strigillosa*; Cl.tr, *Clerodendrum trichotomum*.

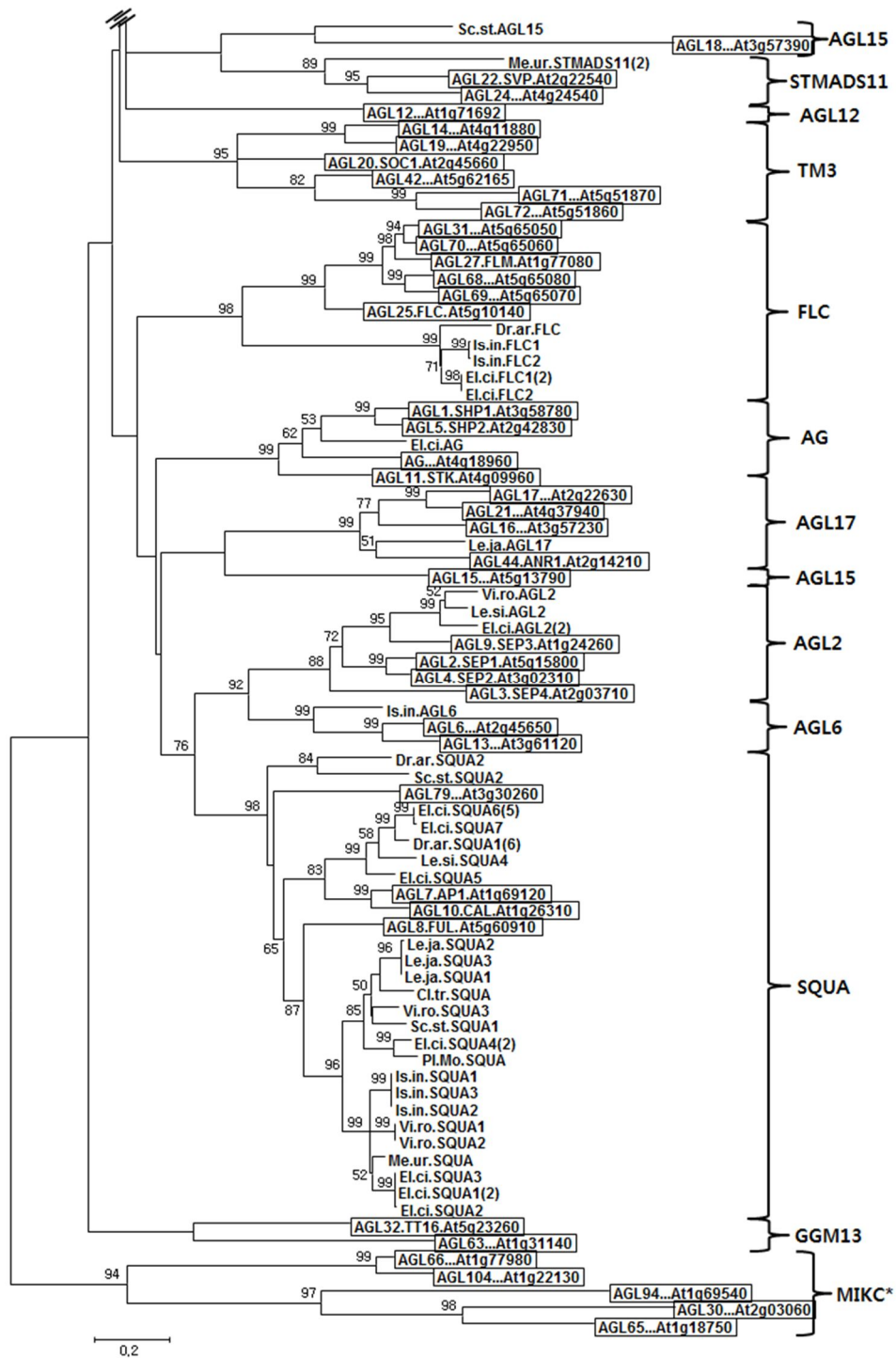


Fig. 4. Continued.

각각의 유전자들에 대하여 명명하였다(Table 5). 동일한 분류군에서 각 subfamily에 2개 이상의 유전자들을 검출한 경우 유전자 뒤에 번호를 부여하여 이들을 구분하였다(Table 5). 각 분류군에서 검출한 유전자 개수는 중복개수를 제외하고 순비기나무에서 7개, 누리장나무에서 6개, 참گل무꽃에서 8개, 익모초에서 11개, 용머리에서 8개, 향유에서 14개, 산박하에서 12개, 모나라벤더에서 23개, 벌개덩굴에서 4개를 검출하여 총 93개의 MADS-box 유전자를 검출하였다(Table 5). Subfamily별로는 A-class의 SQUA에서 24개, B-Class의 GLO와 DEF에서 각각 45개와 11개, C-class의 AG에서 1개, E-class의 AGL2에서 3개, FLC에서 5개, 그리고 AGL6, STMADS11, AGL17, AGL15에서 각각 1개씩의 유전자들을 검출하였다(Table 5). 이 유전자들에 의한 계통수에서 A-class 유전자들인 SQUA clade (BS 98%)는 AGL6 clade (BS 99%) 및 E-class의 AGL2 clade (BS 88%)와 하나의 clade를 형성하고 있었으며(BS 76%), 이들 내에서 AGL2와 AGL6 subfamily들은 서로 자매군을 형성하는 것으로 나타났다(BS 92%; Fig. 4). B-class 유전자의 두 개의 subfamily들로 알려져 있는 GLO clade (BS 99%)와 DEF clade (BS 99%) 또한 서로 자매군을 형성하였다(BS 87%; Fig. 4). 이 밖에 C-class 유전자들인 AG clade (BS 99%), STMADS11 clade (BS 89%), TM3 clade (BS 95%), FLC clade (BS 98%), AGL17 clade (BS 99%), 외군인 MIKC* clade (BS 94%)들은 모두 높은 지지도를 갖는 각각의 group 별 clade를 형성하였다(Fig. 4). 그러나 AGL15 및 GGM13 subfamily의 유전자들은 bootstrap 수치 50% 이하의 매우 낮은 지지도를 갖는 clade를 형성하였다(Fig. 4).

(2) 꿀풀과 식물의 *GLO*의 계통

두 group의 B-class 유전자들 중 한 lineage인 *GLO*에 대하여 꿀풀과 식물들의 종 다양화의 역사 동안 일어난 유전자 중복 (gene duplication)의 양상을 파악하고자 검출된 꿀풀과의 *GLO*들과 지금까지 GenBank에 등재되어 있는 모든 Lamiids의 *GLO*들을 함께 계통분석 하였다(Fig. 5). ML 분석 결과 많은 종내 유전자 중복들이 확인되었으며, 종간의 공통된 유전자 중복도 확인되었다: 모나라벤더와 산박하의 공동조상에서 *GLO*의 유전자 중복이 일어났으며, 산박하에서는 두 group의 *GLO*들 중 한 group의 *GLO*만 검출되었다(Fig. 5). 모나라벤더와 산박하의 전체 *GLO*들은 함께 하나의 clade를 형성하였고 (BS 97%), 이들 내에서 모나라벤더의 *GLO*들은 다시 두 개의 clade로 나뉘었는데(각각 BS 97%, BS 100%), 모나라벤더의 두 *GLO* clade들 중 하나의 clade가 산박하의 *GLO*들과 자매군을 형성하였다 (BS 67%; Fig. 5). 모나라벤더와 산박하 이외의 분류군의 *GLO*들에서는 종간에 공통적 유전자 중복 현상이 발견되지 않았다(Fig. 5). 모나라벤더와 산박하의 *GLO*들은 향유, *salvia*, 벌개덩굴, 용머리의 *GLO*들과 하나의 clade를 형성하였고 (BS 98%), 참골무꽃의 *GLO*들은 꿀풀과 내에서 독립된 clade를 형성하였다 (BS 100%; Fig. 5). 누리장나무를 포함하고 있는 *Clerodendrum* 속의 *GLO*들은 하나의 clade를 형성하였으며 (BS 100%), 순비기나무와 익모초의 *GLO*들은 서로 자매군을 형성하였다 (BS 65%; Fig. 5). 꿀풀과의 *GLO*들에 의한 계통수는 엽록체 유전자들에 의한 계통수와 대체로 일치하였다 (Figs. 3 and 5). 꿀풀과의 *GLO*들은 모두 단계통을 형성하였으며 (BS 69%), 근연분류군들과의 계통 관계에서 꿀풀과가 속해있는 Lamiales (꿀풀목)의 *GLO*들 또한 강력히 지지되는 하나의 clade를

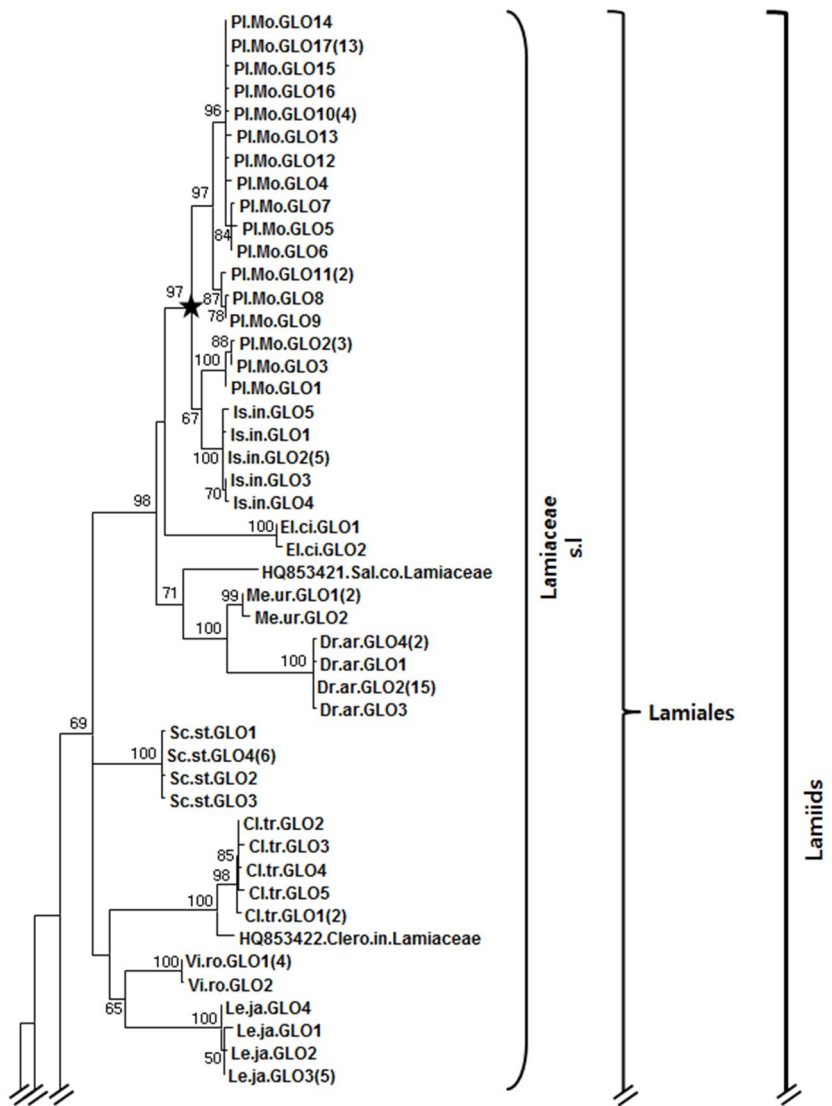


Fig. 5. Phylogeny of *GLO*-like B-class MADS-box genes in Lamiiids. Stars indicate gene duplication events excluding duplications in each species. Abbreviations are as in Fig. 4.

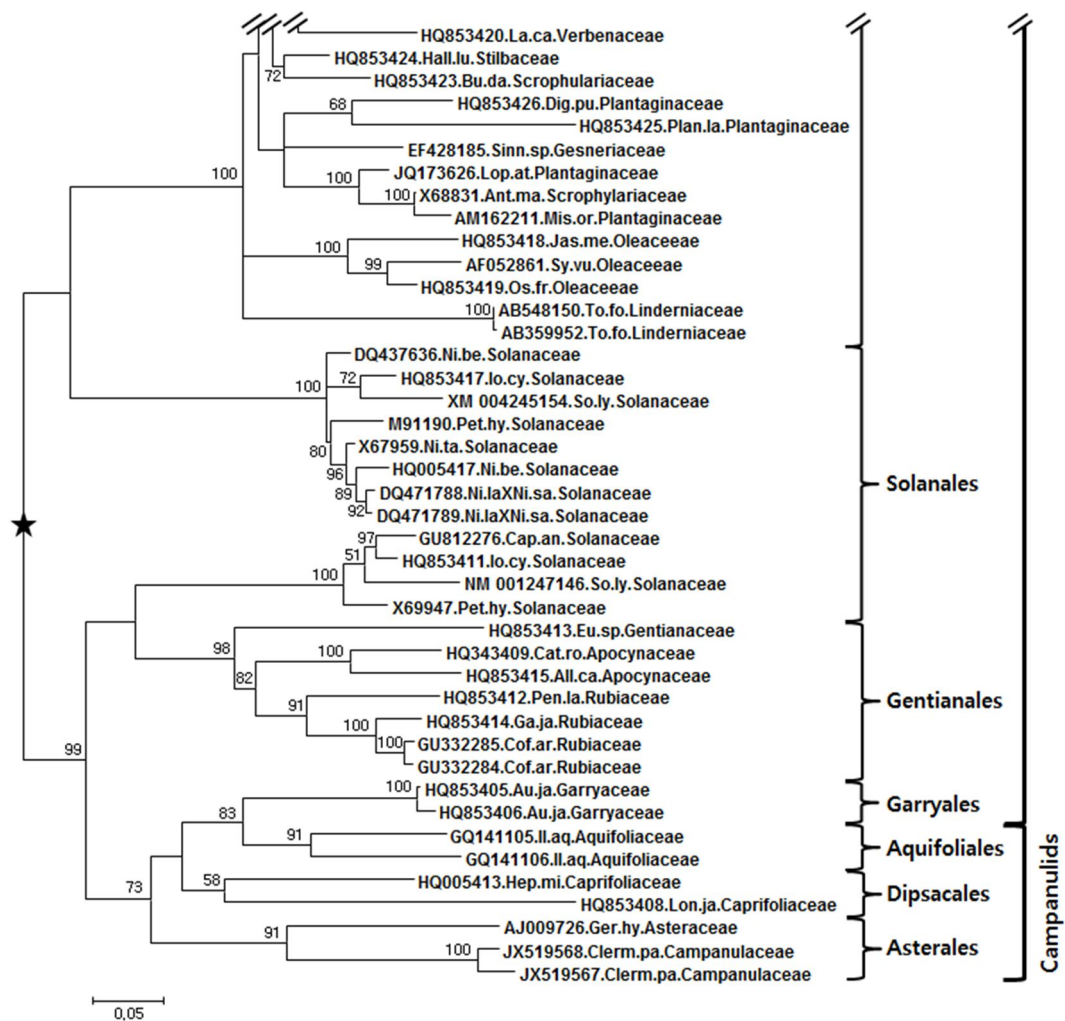


Fig. 5. Continued.

형성하였다(BS 100%; Fig. 5). Lamiids와 Campanulids의 *GLO*들은 각각 하나의 clade를 이루지 못하여 Lamiids+Campanulids 전체에서의 유전자 중복 가능성을 보였다(Fig. 5). 각각의 목(order) 수준에서의 *GLO*들은 Solanales를 제외하고는 모두 단계통을 형성하였다: Gentianales (BS 98%), Garryales (BS 100%), Aquifoliales (BS 91%), Dipsacales (BS 58%), Asterales (BS 91%)의 *GLO*들은 모두 단계통으로 나타났다(Fig. 5).

(3) 꿀풀과 식물의 *DEF*의 계통

또 다른 하나의 B-class 유전자 group인 *DEF* lineage에 대하여 *GLO* 분석과 동일한 방법으로 계통분석을 실시하였다(Fig. 6). 검출된 꿀풀과의 *DEF*들과 지금까지 GenBank에 등재되어 있는 모든 Lamiids의 *DEF*들을 함께 ML 방법으로 분석한 결과 *GLO* 분석과 동일한 양상의 중간 유전자 중복이 확인되었다: *GLO*의 분석 결과와 마찬가지로 모나라벤더와 산박하의 공동 조상에서 *DEF*의 유전자 중복이 일어났으며, 산박하에서는 두 group의 *DEF*들 중 한 group만 검출되었다(Fig. 6). 모나라벤더와 산박하의 모든 *DEF*들은 함께 하나의 clade를 형성하였고(BS 90%), 이들 내에서 모나라벤더의 *DEF*들은 다시 두 개의 clade로 나뉘었는데(각각 BS 99%, BS 100%), 모나라벤더의 두 *DEF* clade들 중 하나의 clade가 산박하의 *DEF*와 자매군을 형성하였다(BS 91%; Fig. 6). 모나라벤더와 산박하의 모든 *DEF*들은 향유, 용머리, *Salvia*의 *DEF*들과 하나의 clade를 형성하였으며(BS 89%), 익모초, *Betonica*, *Clerodendrum*, 참골무꽃, 순비기나무의 *DEF*들은 꿀풀과 내에서 또 다른 하나의 clade를 형성하였다(BS 66%; Fig. 6). 꿀풀과의 *DEF*들에 의한 계통수는 엽록체 유전자

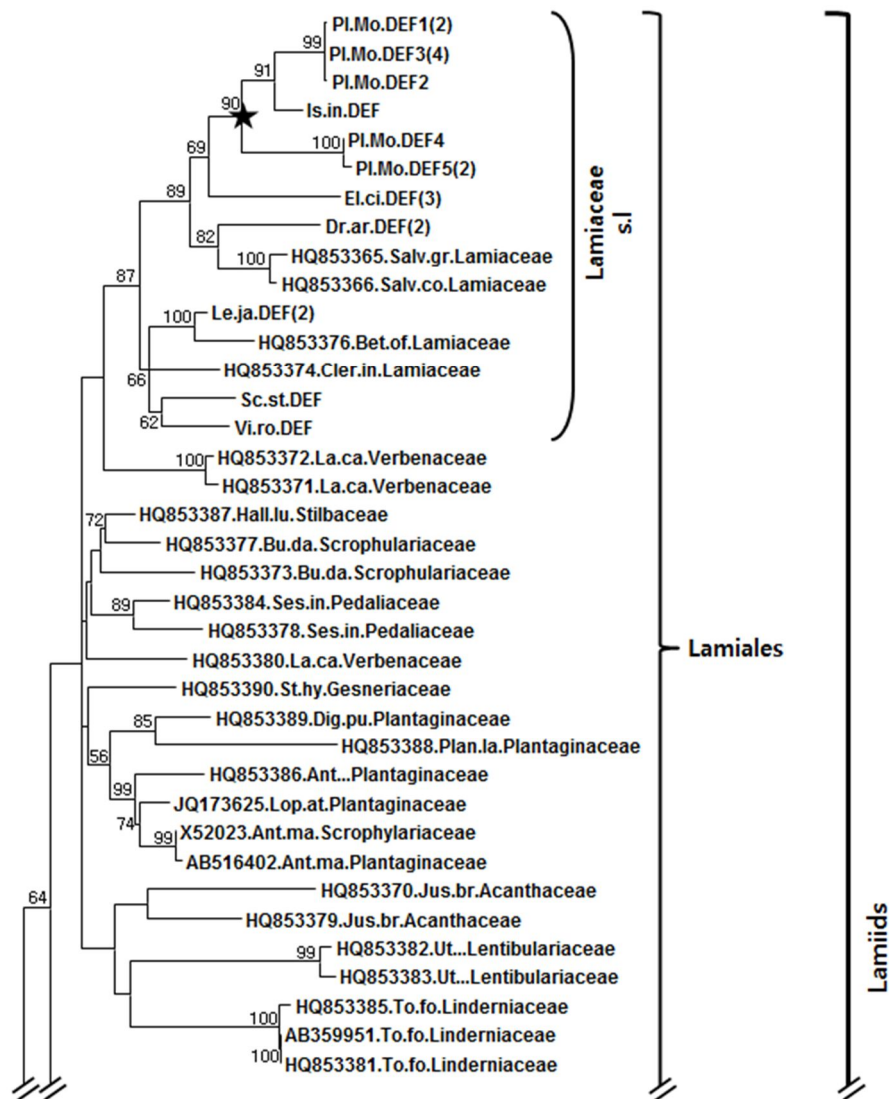


Fig. 6. Phylogeny of *DEF*-like B-class MADS-box genes in Lamiaids. Stars indicate gene duplication events excluding duplications in each species. Abbreviations are as in Fig. 4.

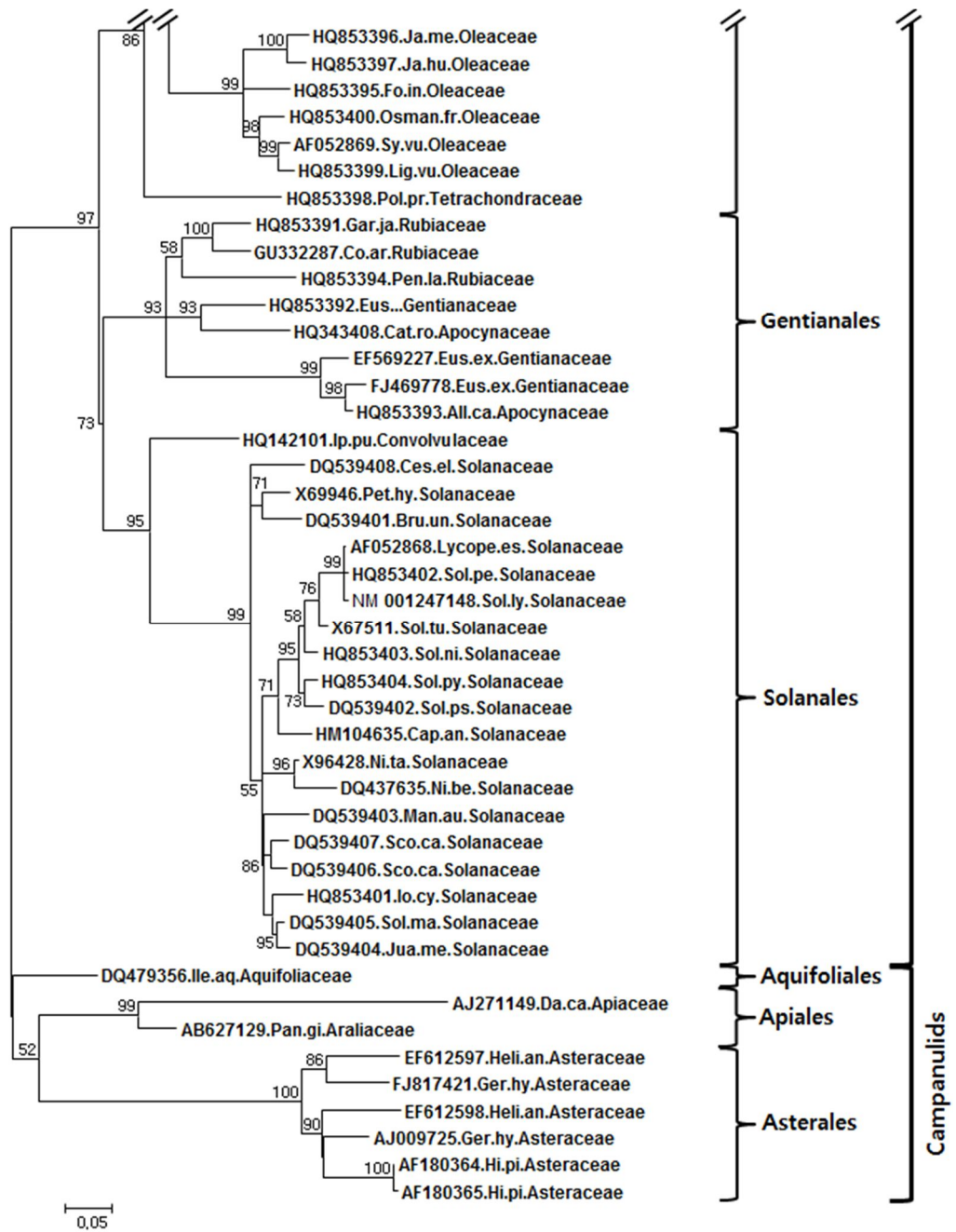


Fig. 6. Continued.

들에 의한 총 계통수와 대체로 일치하였다(Figs. 3 and 6). 꿀풀과의 *DEF*들은 모두 단계통을 형성하였으며(BS 87%), 근연분류군들과의 계통 관계에서 꿀풀과가 속해있는 Lamiales의 *DEF*들 또한 하나의 clade를 형성하였다(BS 86%; Fig. 6). Lamiids와 Campanulids의 *DEF*들은 각각 하나의 clade를 이루었으며(각각 BS 97%, BS 52%), 각각의 목(order) 수준에서의 *DEF*들 또한 모두 단계통을 형성하였다: Gentianales (BS 93%), Solanales (BS 95%), Apiales (BS 99%), Asterales (BS 100%)의 *DEF*들 모두 단계통으로 나타났다(Fig. 6).

(4) 모나라벤더 *DEF*의 구조

모나라벤더에서 서로 다른 *DEF*들은 모두 다섯 개가 검출되었는데 이들은 두 lineage를 형성하였다(Fig. 6). 각각의 lineage들을 대표할 수 있는 *Pl.Mo.DEF3*과 *Pl.Mo.DEF4*에 대하여 이들 유전자

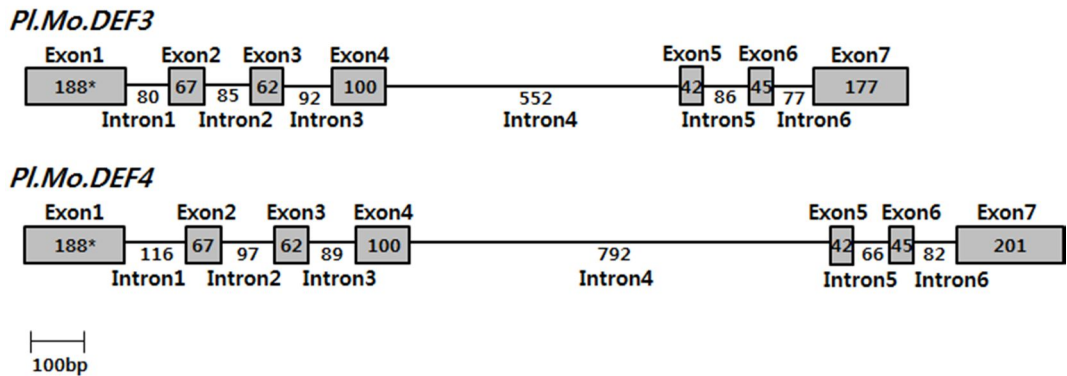


Fig. 7. Structure of genomic DNA for two major *DEF* genes (*Pl.Mo.DEF3* and *Pl.Mo.DEF4*). *, predicted exon length based on previously reported complete *DEF*-like genes (*DEF*-like gene in pepper; unpublished).

구간의 genomic DNA를 결정하여 exon/intron 구조를 파악하였다 (Fig. 7). 그 결과 두 유전자에서 공통적으로 각각 7개 이상의 exon과 6개 이상의 intron이 존재함을 확인하였다(Fig. 7). Exon1 구간의 염기서열 결정을 위해 제작한 primer는 염기서열의 5' 끝 부분에서 약 100 bp 이후의 서열이므로 exon1의 5' end는 결정하지 못하였다. 그러나 기존에 전체 유전자 구간이 결정되어 보고된 유전자들과 비교할 때 (Kim et al. 2005) 결정하지 못한 exon1의 나머지 구간은 99 bp로 추정 가능하였다. 이에 따른 *Pl.Mo.DEF3*과 *Pl.Mo.DEF4*의 exon의 길이는 exon1~exon6까지 두 유전자 간에 서로 동일하였으나 exon7 부위에서 *Pl.Mo.DEF4*가 24 bp 더 길었다(Fig. 7). 두 유전자 간의 intron의 길이는 intron3과 intron5를 제외한 나머지 모든 intron에서 *Pl.Mo.DEF4*가 *Pl.Mo.DEF3*보다 더 길었으며 이 중 최대치의 차이를 보인 intron4는 *Pl.Mo.DEF4*가 *Pl.Mo.DEF3*보다 240 bp 더 길었다(Fig. 7). Genomic DNA 상의 전체 유전자 구간은 *Pl.Mo.DEF3*이 1653 bp, *Pl.Mo.DEF4*가 1947 bp로 나타났다(Fig. 7).

두 유전자에서 발견된 총 12개의 intron 염기서열들은 모두 GT로 시작해서 AG로 끝나는 공통서열을 갖는 것이 확인되었다(Fig. 8). 이를 *Arabidopsis*의 주요 intron donor/acceptor site (Hebsgaard et al. 1996; Brown and Simpson 1998; Lorkovic et al. 2000)와 비교해본 결과 몇몇 염기서열들이 서로 일치함을 보였다 (Fig. 8).

A Gene structure of *Pl.Mo.DEF3*



Fig. 8. Gene structure of two *DEF* genes representing two major lineages of *DEF* in *Plectranthus* ‘Mona Lavender’. (A) *Pl.Mo.DEF3* and (B) *Pl.Mo.DEF4*. 5' end of exon1 is incomplete. Arrows indicate primers sites used for genomic DNA sequencing and shade areas indicate exon regions. Boxes indicate intron donor/acceptor sequences. Matched sequences with intron donor/acceptor sequences of *Arabidopsis* are indicated in bold.

IV. 고찰

본 연구는 지금까지 많은 연구가 이루어지지 못한 꿀풀과 내에서의 B-class MADS-box 유전자들에 대하여 이들의 계통과 진화를 파악하고자 하였다. 이를 위해 꿀풀과에서 아홉 분류군을 선별하여 MADS-box 유전자들을 검출하였고 선행연구들에서 밝혀진 MADS-box 유전자들과 함께 통합분석 하였다.

1. 꿀풀과의 MIKC^c-type MADS-box 유전자들의 계통

Harley et al. (2004)이 제시한 꿀풀과의 7아과들 중 5아과를 대변하는 9개의 선별된 분류군들에서 (Table 2) GLO, DEF, AGL15, STMADS11, FLC, AG, AGL17, AGL2, AGL6, SQUA의 10개의 MADS-box gene subfamily에 해당하는 총 93개의 MIKC^c-type MADS-box 유전자들을 발견하였다 (Table 5). 발견된 유전자들에 대해서 *Arabidopsis* 유전자들과의 상동성을 파악하고자 기존에 알려져 있는 *Arabidopsis*의 유전자들 중 ABCDE 기능을 포함하는 type II 유전자들과 통합분석을 하였다 (Fig. 4; *Arabidopsis* Genome 2000; Alvarez-Buylla et al. 2000b; Parenicova et al. 2003). 그 결과 나타난 계통수에서 대부분의 MADS-box gene subfamily들은 높은 지지도를 보이며 (BS >89%) *Arabidopsis* 유전자들과 통합된 하나의 clade를 형성하였다 (Fig. 4). 이로서 다음과 같은 예외적 경우를 제외하고 본 연구에서 발견한 유전자들이 MADS-box gene family에 속하는 것과 각각의 유전자들의 subfamily들이 확인되었다 (Fig. 4). 그러나 예외적인 경우는 *Sc.st.AGL15*가 속해있는 AGL15 subfamily의 유전자들은 하나의 clade를 형성하지 못하고 두 개의 clade로 나뉘

것이다(Fig. 4). AGL15 subfamily는 최초로 이 lineage를 인식한 Becker and Theissen (2003)의 연구에서도 57%의 bootstrap 값으로 묶여 하나의 subfamily로 인식하기에는 신뢰도가 부족하였다. 따라서 본 연구 결과는 AGL15 subfamily로 인식되어온 유전자들이 두 개의 독립적인 subfamily로 인식되어야함을 지지하고 있다.

계통수에서 B-class 유전자들인 GLO와 DEF subfamily는 서로 자매군을 형성하였으며(BS 87%; Fig. 4) 이를 Becker and Theissen (2003)의 연구와도 비교해 본 결과 동일하게 나타났다. AGL2, AGL6, SQUA subfamily들 간의 유연관계 또한 Becker and Theissen (2003)의 연구와 동일하게 나타나 이들의 계통관계가 재확인 되었다(Fig. 4).

2. 꿀풀과의 B-class MADS-box 유전자들의 중복과 소실

본 연구를 통해 모나라벤더와 산박하에서 B-class MADS-box 유전자들(*GLO*, *DEF*)의 중복과 소실이 일어남을 발견하였다(Figs. 5, 6, and 9). 꿀풀과의 B-class 유전자들을 주요 연구대상으로 삼은 본 연구의 목적에 따라 *GLO*와 *DEF*는 기존에 보고된 꿀풀과 및 근연 분류군들(Lamiids, Campanulids)의 유전자들과 함께 재분석되었는데, 모든 꿀풀과 종들의 유전자들은 *GLO*, *DEF* 두 lineage에서 모두 단 계통으로 나타났으며, B-class 유전자들에 의한 계통은 엽록체 DNA (*trnH~psbA*, *psbK~psbI*)에 의한 종들의 계통수를 대체로 잘 반영하고 있었다(Figs. 3, 5, and 6). 이 중 자매군을 형성하고 있는 모나라벤더와 산박하에서는 *GLO*와 *DEF* 모두에서 공통된 패턴의 중간 유전자 중복이 일어남을 발견하였다(Figs. 5, 6, and 9). 이들의 양상은 모나라벤더와 산박하의 공동 조상에서 유전자 중복이 일어나고 이후

전자 중복이 일어난 후 동일한 유전자를 둘 이상 가지고 있는 것이 불필요해지므로 중복된 유전자에서 어떠한 변화가 일어날 가능성이 커진다. 즉 중복 사건으로 인해 둘 중 하나의 유전자는 새로운 기능을 획득하거나, 혹은 기능을 잃고 소실되는 방향으로 진화가 일어날 수 있다. 본 연구의 결과와 이를 비교해 볼 때 만약 산박하에서 모나라벤더와의 공동 조상에서 유전자 중복이 일어난 이후 산박하의 한 lineage에서만 유전자 소실이 일어났다고 한다면 (Fig. 9), 모나라벤더가 전자에 해당하며 산박하가 후자에 해당하는 것으로 판단된다. 산박하의 경우는 중복된 두 유전자 중 하나가 진화적 선택에 영향을 받지 않고 소실되었고, 모나라벤더의 경우 유전자 중복 이후 지속적으로 유전체 내에 존재하는 것으로 볼 때 어떠한 기능을 획득하였을 것으로 예상할 수 있다. 이들 중간에 유전자 중복 사건이 정확히 언제 어떻게 일어났는지에 대해서는 추후 이에 대한 근연 분류군들을 추가한 유전자 발현 및 기능 연구를 통해 이를 확인할 수 있을 것이다.

유전자 중복이 유전체 전체 중복에 의해 발생했을 가능성에 대한 근거자료를 찾기 위해 꿀풀과 전체에서 유전체 크기가 밝혀져 있는 모든 종들을 영국의 Royal Botanical Gardens, Kew에서 관리하는 genome size bank에서 조사해 보았다 (Table 6). 그러나 모나라벤더가 속해있는 *Plectranthus* 속과 산박하가 속해있는 *Isodon* 속의 식물들 중 현재 유전체 크기가 밝혀져 있는 종은 찾을 수 없었다 (Table 6). 또한 염색체 숫자에 대한 자료가 전체 유전체의 중복 현상을 반영할 수 있으므로 그 가능성을 확인하고자 *Isodon* 속과 *Plectranthus* 속 중 현재 염색체 수가 밝혀져 있는 모든 종들에 대해서도 조사해 보았다 (Table 7). *Isodon* 속의 염색체 수는 대부분 $2n=24$ 로 나타났으며 산박하의 경우도 동일하였다 (Table 7). 반면

Table 6. Genome sizes of Lamiaceae taxa

Genus	Species	1C (pg)	Reference
Vitex	negundo	1.62	Ohri, 2002
Vitex	pinnata	1.44	Ohri, 2002
Lavandula	officinalis	5.65	Zonneveld et al., 2005
Salvia	glutinosa	1.07	Temsch et al., 2010
Prunella	vulgaris	0.65	Temsch et al., 2010
Betonica	alopecuros	2.42	Temsch et al., 2010
Scutellaria	altissima	0.4	Kubesová et al., 2010
Stachys	iva	0.94	Siljak-Yakovlev et al., 2010
Salvia	ringens	0.61	Siljak-Yakovlev et al., 2010
Salvia	sclarea	0.58	Siljak-Yakovlev et al., 2010
Teucrium	flavum	1.49	Siljak-Yakovlev et al., 2010
Teucrium	arduini	0.45	Siljak-Yakovlev et al., 2010
Stachys	recta	0.87	Siljak-Yakovlev et al., 2010
Stachys	sylvatica	1.28	Siljak-Yakovlev et al., 2010
Teucrium	montanum	0.6	Siljak-Yakovlev et al., 2010
Thymus	acicularis	0.61	Siljak-Yakovlev et al., 2010
Salvia	nemorosa	0.55	Siljak-Yakovlev et al., 2010
Salvia	verticillata	0.7	Siljak-Yakovlev et al., 2010
Satureja	cuneifolia	1.13	Siljak-Yakovlev et al., 2010
Stachys	menthaefolia	1.04	Siljak-Yakovlev et al., 2010
Micromeria	thymifolia	0.44	Siljak-Yakovlev et al., 2010
Micromeria	pseudocroatica	0.66	Siljak-Yakovlev et al., 2010
Melittis	melissophyllum	0.48	Siljak-Yakovlev et al., 2010
Minthostachys	acris	0.88	Schmidt-Lebuhn et al., 2008
Minthostachys	ovata	0.89	Schmidt-Lebuhn et al., 2008
Minthostachys	rubra	0.85	Schmidt-Lebuhn et al., 2008
Minthostachys	andina	0.88	Schmidt-Lebuhn et al., 2008
Minthostachys	mollis	0.84	Schmidt-Lebuhn et al., 2008
Minthostachys	dimorpha	0.87	Schmidt-Lebuhn et al., 2008
Minthostachys	latifolia	0.83	Schmidt-Lebuhn et al., 2008
Minthostachys	acutifolia	0.87	Schmidt-Lebuhn et al., 2008
Minthostachys	spicata	0.82	Schmidt-Lebuhn et al., 2008
Minthostachys	verticillata	0.86	Schmidt-Lebuhn et al., 2008
Thymus	migricus	0.71	Mahdavi and Karimzadeh, 2010
Thymus	daënenensis	0.55	Mahdavi and Karimzadeh, 2010
Thymus	daënenensis	1.21	Mahdavi and Karimzadeh, 2010
Thymus	ericalyx	0.64	Mahdavi and Karimzadeh, 2010
Phlomis	tuberosa	2.02	Vesely et al., 2012
Leonurus	cardiaca	0.81	Bainard et al., 2011

Table 7. Chromosome numbers of *Isodon* and *Plectranthus*

Taxa	Chromosome number	Reference
<i>Isodon</i> (Schrad. ex Benth.) Spach		
<i>Isodon effusus</i>	2n=24	Yamashiro T et al., 2005
<i>Isodon inflexus</i> (Thunb.) Kudo	2n=24	Yamashiro T et al., 2005
<i>Isodon japonicus</i> (Burm. f.) H. Hara	2n=24	Yamashiro T et al., 2005
<i>Isodon japonicus</i> var. <i>glaucoalyx</i> (Maxim.) H.W. Li	2n=24	Jin, Z. m. and W. Sha. 2004
<i>Isodon longitubus</i> (Miq.) Kudo	2n=24	Yamashiro T et al., 2005
<i>Isodon ramosissimus</i> (Hook. f.) Codd	2n=42	Morton, J. K. 1993
<i>Isodon shikokianus</i> var. <i>intermedius</i>	2n=24	Yamashiro T et al., 2005
<i>Isodon shikokianus</i> var. <i>occidentalis</i>	2n=24	Yamashiro T et al., 2005
<i>Isodon tricocarpus</i>	2n=24	Yamashiro T et al., 2005
<i>Isodon umbrosus</i> var. <i>excisinflexus</i>	2n=24	Yamashiro T et al., 2005
<i>Isodon umbrosus</i> var. <i>hakusanensis</i>	2n=24	Yamashiro T et al., 2005
<i>Isodon umbrosus</i> var. <i>latifolius</i>	2n=24	Yamashiro T et al., 2005
<i>Isodon umbrosus</i> var. <i>leucanthus</i>	2n=24	Yamashiro T et al., 2005
<i>Plectranthus</i> L'Her.		
<i>Plectranthus assurgens</i> (Baker) J.K. Morton	2n=26, 28	Morton, J. K. 1993
<i>Plectranthus barbatus</i> Andrews	n=14	Spellenberg, R. and D. Ward. 1988
<i>Plectranthus coetsa</i> Buch.-Ham. ex D. Don	n=12	Saggoo, M. I. 1983
<i>Plectranthus coetsa</i> Buch.-Ham. ex D. Don	n=12	Bir, S. S. and M. I. S. Saggoo. 1984
<i>Plectranthus coetsa</i> Buch.-Ham. ex D. Don	n=12	Gill, L. S. 1984
<i>Plectranthus coetsa</i> Buch.-Ham. ex D. Don	n=12	Bir, S. S. and M. I. S. Saggoo. 1981
<i>Plectranthus coetsa</i> Buch.-Ham. ex D. Don	n=12	Saggoo, M. I. and S. S. Bir. 1986
<i>Plectranthus coetsa</i> Buch.-Ham. ex D. Don	n=11	VJ, S. P. and S. K. KASHYAP. 1975
<i>Plectranthus coetsa</i> Buch.-Ham. ex D. Don	n=12	VJ, S. P. and S. K. KASHYAP. 1976
<i>Plectranthus coetsa</i> var. <i>macraei</i> Hook. f.	2n=24	Krishnappa, D. G. and I. Basavaraj. 1982
<i>Plectranthus coetsa</i> var. <i>macraei</i> Hook. f.	n=12	Saggoo, M. I. and S. S. Bir. 1982
<i>Plectranthus fruticosus</i> Wight	2n=56	Saggoo, M. I. 1983
<i>Plectranthus fruticosus</i> Wight	2n=56	Bir, S. S. and M. I. S. Saggoo. 1982
<i>Plectranthus fruticosus</i> Wight	n=28	Bir, S. S. and M. I. S. Saggoo. 1985
<i>Plectranthus gerardianus</i> Benth.	n=12	Saggoo, M. I. 1983
<i>Plectranthus gerardianus</i> Benth.	n=12	Bir, S. S. and M. I. S. Saggoo. 1984
<i>Plectranthus gerardianus</i> Benth.	n=12	Gill, L. S. 1984
<i>Plectranthus gerardianus</i> Benth.	n=12	Bir, S. S. and M. I. S. Saggoo. 1981
<i>Plectranthus gerardianus</i> Benth.	n=12	Saggoo, M. I. and S. S. Bir. 1986
<i>Plectranthus gerardianus</i> var. <i>graciliflorus</i> (Benth.) Hook. f.	n=12	Saggoo, M. I. and S. S. Bir. 1982
<i>Plectranthus gerardianus</i> var. <i>graciliflorus</i> (Benth.) Hook. f.	n=12	Saggoo, M. I. and S. S. Bir. 1986
<i>Plectranthus glandulosus</i> Hook. f.	2n=26, 28	Morton, J. K. 1993
<i>Plectranthus insignis</i> Hook. f.	2n=30	Morton, J. K. 1993
<i>Plectranthus kamerunensis</i> Gürke	2n=84	Morton, J. K. 1993
<i>Plectranthus macraei</i> Benth.	n=12	Saggoo, M. I. 1983
<i>Plectranthus macraei</i> Benth.	n=12	Bir, S. S. and M. I. S. Saggoo. 1985
<i>Plectranthus maddenii</i> Benth. ex Hook. f.	n=12	Saggoo, M. I. 1983

Table 7. Continued

Taxa	Chromosome number	Reference
<i>Plectranthus maddenii</i> Benth. ex Hook. f.	n=12	Bir, S. S. and M. I. S. Saggoo. 1984
<i>Plectranthus maddenii</i> Benth. ex Hook. f.	n=12	Bir, S. S. and M. I. S. Saggoo. 1981
<i>Plectranthus maddenii</i> Benth. ex Hook. f.	n=12	Bir, S. S. and M. I. S. Saggoo. 1980
<i>Plectranthus mollis</i> (Aiton) Spreng.	n=14	Saggoo, M. I. 1983
<i>Plectranthus mollis</i> (Aiton) Spreng.	n=14	Bir, S. S. and M. I. S. Saggoo. 1985
<i>Plectranthus mollis</i> (Aiton) Spreng.	n=14	Bir, S. S. and M. I. S. Saggoo. 1981
<i>Plectranthus mollis</i> (Aiton) Spreng.	n=14	Saggoo, M. I. and S. S. Bir. 1981
<i>Plectranthus nilgherricus</i> Benth.	n=12	Saggoo, M. I. 1983
<i>Plectranthus nilgherricus</i> Benth.	n=12	Saggoo, M. I. and S. S. Bir. 1982
<i>Plectranthus nilgherricus</i> Benth.	n=12, 2n=24	Cherian, M. and P. I. Kuriachan. 1981
<i>Plectranthus nilghiricus</i> Benth.	n=12	Bir, S. S. and M. I. S. Saggoo. 1985
<i>Plectranthus nummularius</i> Briq.	n=14	Thoppil, J. E. and J. Jose. 1996a
<i>Plectranthus nummularius</i> Briq.	2n=28	Thoppil, J. E. and J. Jose. 1996b
<i>Plectranthus parviflorus</i> R. Br.	2n=34	Murray, B. G. and P. J. d. Lange. 1999
<i>Plectranthus punctatus</i> subsp. <i>punctatus</i>	2n=28	Morton, J. K. 1993
<i>Plectranthus repens</i> Wall.	n=12	Saggoo, M. I. 1983
<i>Plectranthus repens</i> Wall.	n=12	Saggoo, M. I. and S. S. Bir. 1982
<i>Plectranthus repens</i> Wall.	n=12	Saggoo, M. I. and S. S. Bir. 1986
<i>Plectranthus rugosus</i> Wall. ex Benth.	n=12	Saggoo, M. I. 1983
<i>Plectranthus rugosus</i> Wall. ex Benth.	n=12	Bir, S. S. and M. I. S. Saggoo. 1984
<i>Plectranthus rugosus</i> Wall. ex Benth.	n=12	Gill, L. S. 1984
<i>Plectranthus rugosus</i> Wall. ex Benth.	n=12	Bir, S. S. and M. I. S. Saggoo. 1981
<i>Plectranthus rugosus</i> Wall. ex Benth.	n=12	VJ, S. P. and S. K. KASHYAP. 1975
<i>Plectranthus rugosus</i> Wall. ex Benth.	n=12	VJ, S. P. and S. K. KASHYAP. 1976
<i>Plectranthus scrophularioides</i> Wall. ex Benth.	n=12	Saggoo, M. I. 1983
<i>Plectranthus scrophularioides</i> Wall. ex Benth.	n=12	Saggoo, M. I. and S. S. Bir. 1982
<i>Plectranthus stocksii</i> Hook. f.	n=12	Saggoo, M. I. 1983
<i>Plectranthus stocksii</i> Hook. f.	n=12	Saggoo, M. I. and S. S. Bir. 1982
<i>Plectranthus stocksii</i> Hook. f.	n=12	Bir, S. S. and M. I. S. Saggoo. 1985
<i>Plectranthus striatus</i> Benth.	2n=24	Krishnappa, D. G. and I. Basavaraj. 1982
<i>Plectranthus striatus</i> Benth.	n=12	Saggoo, M. I. 1983
<i>Plectranthus striatus</i> Benth.	n=12	Bir, S. S. and M. I. S. Saggoo. 1984
<i>Plectranthus striatus</i> Benth.	n=12	Gill, L. S. 1984
<i>Plectranthus striatus</i> Benth.	n=12	Bir, S. S. and M. I. S. Saggoo. 1981
<i>Plectranthus striatus</i> Benth.	n=12	Saggoo, M. I. and S. S. Bir. 1986
<i>Plectranthus tenuicaulis</i> (Hook. f.) J.K. Morton	2n=28, 30	Morton, J. K. 1993
<i>Plectranthus ternifolius</i> D. Don	n=12	Gill, L. S. 1984
<i>Plectranthus wightii</i> Benth.	2n=24	Krishnappa, D. G. and I. Basavaraj. 1982
<i>Plectranthus wightii</i> Benth.	n=12	Saggoo, M. I. 1983
<i>Plectranthus wightii</i> Benth.	n=12	Bir, S. S. and M. I. S. Saggoo. 1985
<i>Plectranthus wightii</i> Benth.	n=12	Thoppil, J. E. and J. Jose. 1996a
<i>Plectranthus wightii</i> Benth.	2n=24	Thoppil, J. E. and J. Jose. 1996b

Plectranthus 속의 염색체 수는 비교적 많은 변이를 보였으며 ($2n=12\sim84$), 모나라벤더는 *P. saccatus*와 *P. hilliardiae* ssp. *australe* 'Magwa'를 교잡시킨 원예종으로서 이 두 종에 대한 염색체 수를 알아보고자 하였으나 이에 대한 선행연구결과는 존재하지 않았다(Table 7). 따라서 이들 두 종간의 유전자 중복 메커니즘에 대해 유전체 및 염색체 전체 중복의 가능성을 열어두고 이에 대한 후속연구가 요구된다.

꿀풀과에서는 B-class 유전자들의 종간 duplication 뿐만 아니라 종내 duplication 또한 빈번하게 일어나고 있음이 확인되었다(Fig. 4). 그러나 몇몇 유전자들의 경우 종내에서 극히 일부의 염기서열만이 다르게 나타난 경우를 발견할 수 있었는데 이는 대립유전자에 의해 결정된 염기서열일 가능성도 내포하고 있다. 또한 PCR 과정에서의 polymerase에 의한 복제 오류 또는 cloning 과정에서의 변이에 의해 염기서열의 일부가 변형되었을 가능성도 완전히 배제할 수는 없으나 적어도 복수의 clone에서 확인된 유전자는 이러한 가능성이 없는 것으로 생각된다.

3. Lamiids와 Campanulids에서의 *GLO*의 중복

본 연구에서 발견한 꿀풀과 내 유전자들의 중복 뿐만 아니라 기존에 보고된 근연분류군들에서도 유전자 중복의 가능성이 있음을 발견하였다(Fig. 5). *DEF*의 계통분석의 경우 Lamiids와 Campanulids의 *DEF*들은 각각 하나의 clade를 이루었지만(Fig. 6), *GLO*의 계통분석에서 Lamiids와 Campanulids의 *GLO*들은 각각 하나의 clade를 이루지 못하였다(Fig. 5). *GLO*에 의한 계통수에서 Solanales의 몇몇 유전자들은 동일한 종들에서 유래된 유전자임에도

불구하고 Lamiids와 Campanulids 모두에 속하는 것으로 나타났다 (Fig. 5). 이러한 현상으로 보아 Lamiids와 Campanulids의 공동조상에서 Solanales *GLO*의 유전자 중복이 일어났을 가능성이 있는 것으로 생각된다. 따라서 Solanales *GLO*의 유전자 중복 양상에 대한 재검토가 요구된다.

4. 모나라벤더 *DEF*의 exon/intron 구조

유전자 중복 현상을 발견한 모나라벤더 *DEF*들에서 exon1의 5' end 일부를 제외한 유전자의 exon/intron 구조를 밝혀냈다(Fig. 7). 모나라벤더에서는 모두 5개의 서로 다른 *DEF*들을 발견하였는데 이들은 유전자 중복에 의하여 크게 두 lineage로 나뉘었다(Fig. 6). 각각의 lineage들을 대표하는 유전자들로는 *Pl.Mo.DEF3*과 *Pl.Mo.DEF4*를 선별하였고 이들에 대한 genomic DNA 염기서열을 결정하여 이를 cDNA 염기서열과 비교하였다. 그 결과 두 유전자 모두에서 고등생물의 일반적인 intron의 양끝 염기서열인 GT-AG 법칙 (Burge et al. 1998)을 정확하게 따르고 있었다(Fig. 8). 추후 연구에서는 보다 완전한 유전자 구조를 밝히기 위해서 그 일부가 잘린 exon1의 염기서열을 보완해 낼 수 있는 실험연구가 이루어져야 할 것이다. 또한 *DEF*에서뿐만 아니라 *GLO*에 대해서도 exon과 intron의 구조를 밝히는 것은 alternative splicing (Stamm S et al. 2005) 현상이 꿀풀과에 있어서 꽃의 각 부분의 형성에 어떤 영향을 미치는가에 대한 향후 연구에 기본 정보를 제공하여 줄 것이다.

5. 본 연구의 의의

본 연구는 관련 유전자들의 선행연구들(Bremer et al. 2004;

Aagaard et al. 2005; Lee and Irish 2011)이 꿀풀목(Lamiales)에 대한 전반적인 연구임에 비해 꿀풀과 종들에 대한 보다 집중적이고 체계적인 조사가 이루어진 것이다. 또한 기존의 연구들에서는 종내의 유전자 중복만이 보고된 바 있지만 본 연구에서는 종간에서 일어난 유전자의 중복을 확인하였다는 점에서 보다 중요한 의미를 지닌다고 할 수 있다. 본 연구의 결과는 향후 꿀풀과 식물들의 꽃의 특징적인 형태인 순형화관, 4강웅예 등의 기관 형성에 대한 유전적 조절 기작을 이해하는 연구 등에 기초 자료를 제공할 수 있을 것이다.

참고문헌

- Aagaard JE, Olmstead RG, Willis JH, Phillips PC (2005)
Duplication of floral regulatory genes in the Lamiales. *Am J Bot* 92:1284–1293
- Alvarez-Buylla ER, Liljegren SJ, Pelaz S, Gold SE, Burgeff C, Ditta GS, Vergara-Silva F, Yanofsky MF (2000a) MADS-box gene evolution beyond flowers: expression in pollen, endosperm, guard cells, roots and trichomes. *Plant J* 24:457–466
- Alvarez-Buylla ER, Pelaz S, Liljegren SJ, Gold SE, Burgeff C, Ditta GS, Ribas de Pouplana L, Martinez-Castilla L, Yanofsky MF (2000b) An ancestral MADS-box gene duplication occurred before the divergence of plants and animals. *Proc Natl Acad Sci USA* 97:5328–5333
- Angenent GC, Colombo L (1996) Molecular control of ovule development. *Trends in Plant Science* 1:228–232
- Angenent GC, Franken J, Busscher M, van Dijken A, van Went JL, Dons HJ, van Tunen AJ (1995) A novel class of MADS-box genes is involved in ovule development in petunia. *Plant Cell* 7:1569–1582
- Arabidopsis* Genome I (2000) Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature* 408:796–815
- Bainard JD, Husband BC, Baldwin SJ, Fazekas AJ, Gregory TR,

- Newmaster SG, Kron P (2011) The effects of rapid desiccation on estimates of plant genome size. *Chromosome research: an international journal on the molecular, supramolecular and evolutionary aspects of chromosome biology* 19:825–842
- Becker A, Theissen G (2003) The major clades of MADS-box genes and their role in the development and evolution of flowering plants. *Mol Phylogenet Evol* 29:464–489
- Benlloch R, Roque E, Ferrandiz C, Cosson V, Caballero T, Penmetsa RV, Beltran JP, Canas LA, Ratet P, Madueno F (2009) Analysis of B function in legumes: *PISTILLATA* proteins do not require the *PI* motif for floral organ development in *Medicago truncatula*. *Plant J* 60:102–111
- Bentham G (1876) *Verbenaceae and Labiatae*. In: Bentham G, Hooker JD (eds) *Genera Plantarum*, vol. 2. Reeve and Co, London, pp 1131–1223
- Bir SS, Saggoo MIS (1980) In Chromosome number reports LXIX. *Taxon* 29:711–712
- Bir SS, Saggoo MIS (1981) Cytopalynology of certain *Acanthaceae* and *Labiatae*. *J Palynol* 17:93–102
- Bir SS, Saggoo MIS (1982) In: IOPB chromosome number reports LXXVII. *Taxon* 31:775
- Bir SS, Saggoo MIS (1984) Cytological studies on the family *Labiatae* from Gharwal Himalayas. In: Paliwal GS (ed) *The Vegetational Wealth of the Himalayas*, pp 471–482

- Bir SS, Saggoo MIS (1985) Cytological studies on members of family Labiatae from Kodaikanal and adjoining areas (South India). *Proc Indian Acad Sci* 94:619–626
- Bowman JL, Smyth DR, Meyerowitz EM (1989) Genes directing flower development in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 1:37–52
- Bremer K, Friis EM, Bremer B (2004) Molecular phylogenetic dating of asterid flowering plants shows early Cretaceous diversification. *Systematic biology* 53:496–505
- Briquet J (1895–1897) Labiatae. In: Engler, Prantl (eds) *Die natürlichen Pflanzenfamilien IV, 3a*. W. Engelmann, Leipzig, pp 183–375
- Brown JW, Simpson CG (1998) Splice site selection in plant pre-mRNA splicing. *Annual review of plant physiology and plant molecular biology* 49:77–95
- Burge CB, Padgett RA, Sharp PA (1998) Evolutionary fates and origins of U12-type introns. *Molecular cell* 2:773–785
- Carroll SB, Grenier JK, Weatherbee SD (2001) *From DNA to diversity : molecular genetics and the evolution of animal design*. Blackwell Science, Malden, Mass
- Cherian M, Kuriachan PI (1981) In *Chromosome number reports LXXII*. *Taxon* 30: 707–708
- Chiang GCK, Barua D, Kramer EM, Amasino RM, Donohue K (2009) Major flowering time gene, *FLOWERING LOCUS C*, regulates seed germination in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*

106:11661–11666

- Coen ES, Meyerowitz EM (1991) The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature* 353:31–37
- Colombo L, Franken J, Koetje E, van Went J, Dons HJ, Angenent GC, van Tunen AJ (1995) The petunia MADS box gene *FBP11* determines ovule identity. *Plant Cell* 7:1859–1868
- Cronquist A (1981) An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University, New York
- Davies B, Egea–Cortines M, de Andrade Silva E, Saedler H, Sommer H (1996) Multiple interactions amongst floral homeotic MADS–box proteins. *EMBO J* 15:4330–4343
- Davies B, Motte P, Keck E, Saedler H, Sommer H, Schwarz–Sommer Z (1999) *PLENA* and *FARINELLI*: redundancy and regulatory interactions between two *Antirrhinum* MADS–box factors controlling flower development. *EMBO J* 18:4023–4034
- De Bodt S, Raes J, Florquin K, Rombauts S, Rouze P, Theissen G, Van de Peer Y (2003a) Genomewide structural annotation and evolutionary analysis of the type I MADS–box genes in plants. *J Mol Evol* 56:573–586
- De Bodt S, Raes J, Van de Peer Y, Theissen G (2003b) And then there were many: MADS goes genomic. *Trends Plant Sci* 8:475–483
- Deng W, Ying H, Helliwell CA, Taylor JM, Peacock WJ, Dennis ES

- (2011) *FLOWERING LOCUS C (FLC)* regulates development pathways throughout the life cycle of *Arabidopsis*. Proc Natl Acad Sci USA 108:6680–6685
- Ditta G, Pinyopich A, Robles P, Pelaz S, Yanofsky MF (2004) The *SEP4* gene of *Arabidopsis thaliana* functions in floral organ and meristem identity. Current biology 14:1935–1940
- Doyle JJ (1994) Evolution of a Plant Homeotic Multigene Family: Toward Connecting Molecular Systematics and Molecular Developmental Genetics. Systematic biology 43:307–328
- Egea–Cortines M, Saedler H, Sommer H (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
- Erdtman G (1945) Pollen morphology and plant taxonomy IV. Labiatae, Verbenaceae and Avicenniaceae. Svensk Bot Tidskr 39:279–285
- Favaro R, Pinyopich A, Battaglia R, Kooiker M, Borghi L, Ditta G, Yanofsky MF, Kater MM, Colombo L (2003) MADS–box protein complexes control carpel and ovule development in *Arabidopsis*. Plant Cell 15:2603–2611
- Flora of Korea Editorial Committee (2007) The Genera of Vascular Plants of Korea. Academy Publishing Co, Seoul
- Gill LS (1984) The incidence of polyploidy in the West–Himalayan Labiatae. Rev Cytol Biol Vég Bot 7:5–16

- Group TAP (1998) An Ordinal Classification for the Families of Flowering Plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85:531–553
- Gutierrez–Cortines ME, Davies B (2000) Beyond the ABCs: ternary complex formation in the control of floral organ identity. *Trends Plant Sci* 5:471–476
- Harley RM, Atkins S, Budantsev AL, Cantino PD, Conn BJ, Grayer R, Harley MM, Kok R, Krestovskaja T, Morales R, Paton AJ, Ryding O, Upson T (2004) Labiatae. In: Kadereit J (ed) *Flowering Plants · Dicotyledons*, vol. 7. Springer, Berlin, Heidelberg, pp 167–275
- Hasebe M, Banks J (1997) Evolution of MADS Gene Family in Plants. In: Iwatsuki K, Raven P (eds) *Evolution and Diversification of Land Plants*. Springer, Japan, pp 179–197
- Hebsgaard SM, Korning PG, Tolstrup N, Engelbrecht J, Rouze P, Brunak S (1996) Splice site prediction in *Arabidopsis thaliana* pre-mRNA by combining local and global sequence information. *Nucleic Acids Res* 24:3439–3452
- Henschel K, Kofuji R, Hasebe M, Saedler H, Munster T, Theissen G (2002) Two ancient classes of MIKC-type MADS-box genes are present in the moss *Physcomitrella patens*. *Mol Biol Evol* 19:801–814
- Honma T, Goto K (2001) Complexes of MADS-box proteins are sufficient to convert leaves into floral organs. *Nature*

409:525–529

- Immink RG, Ferrario S, Busscher–Lange J, Kooiker M, Busscher M, Angenent GC (2003) Analysis of the petunia MADS–box transcription factor family. *Mol Genet Genomics* 268:598–606
- Irish VF (2003) The evolution of floral homeotic gene function. *BioEssays : news and reviews in molecular, cellular and developmental biology* 25:637–646
- Jansen RK, Cai Z, Raubeson LA, Daniell H, Depamphilis CW, Leebens–Mack J, Muller KF, Guisinger–Bellian M, Haberle RC, Hansen AK, Chumley TW, Lee SB, Peery R, McNeal JR, Kuehl JV, Boore JL (2007) Analysis of 81 genes from 64 plastid genomes resolves relationships in angiosperms and identifies genome–scale evolutionary patterns. *Proc Natl Acad Sci USA* 104:19369–19374
- Jin ZM, Sha W (2004) The karyotype study on *Isodon japonica* var. *glaucocalyx* and *Leonurus japonicus*. *Guangxi Sci* 11(1):78–80
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF, Donoghue MJ (2008) *Plant systematics : a phylogenetic approach*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass
- Junell S (1934) Zur gynäceummorphologie und Systematik der Verbenaceen und Labiate. *Symb Bot Upsal* 4:1–219
- Kim S, Koh J, Ma H, Hu Y, Endress PK, Hauser BA, Buzgo M, Soltis PS, Soltis DE (2005) Sequence and expression

- studies of A-, B-, and E-class MADS-box homologues in *Eupomatia* (Eupomatiaceae): support for the bracteate origin of the calyptra. *Int J Plant Sci* 166:185–198
- Kofuji R, Sumikawa N, Yamasaki M, Kondo K, Ueda K, Ito M, Hasebe M (2003) Evolution and divergence of the MADS-box gene family based on genome-wide expression analyses. *Mol Biol Evol* 20:1963–1977
- Korean National Arboretum and the Plant Taxonomy Society of Korea (2007) A Synonymic List of Vascular Plants in Korea. Korean National Arboretum, Pocheon
- Kramer EM, Dorit RL, Irish VF (1998) Molecular evolution of genes controlling petal and stamen development: duplication and divergence within the *APETALA3* and *PISTILLATA* MADS-box gene lineages. *Genetics* 149:765–783
- Kress WJ, Erickson DL (2007) A two-locus global DNA barcode for land plants: the coding *rbcL* gene complements the non-coding *trnH-psbA* spacer region. *PLoS One* 2:e508
- Kress WJ, Wurdack KJ, Zimmer EA, Weigt LA, Janzen DH (2005) Use of DNA barcodes to identify flowering plants. *Proc Natl Acad Sci USA* 102:8369–8374
- Krishnappa DG, Basavaraj I (1982) In IOPB chromosome number reports LXXV. *Taxon* 31:361–362
- Kunst L, Klenz JE, Martinez-Zapater J, Haughn GW (1989) *AP2* Gene Determines the Identity of Perianth Organs in

- Flowers of *Arabidopsis thaliana*. Plant Cell 1:1195–1208
- Kwantes M, Liebsch D, Verelst W (2012) How MIKC* MADS-box genes originated and evidence for their conserved function throughout the evolution of vascular plant gametophytes. Mol Biol Evol 29:293–302
- Lee HL, Irish VF (2011) Gene duplication and loss in a MADS-box gene transcription factor circuit. Mol Biol Evol 28:3367–3380
- Lorkovic ZJ, Wieczorek Kirk DA, Lambermon MH, Filipowicz W (2000) Pre-mRNA splicing in higher plants. Trends Plant Sci 5:160–167
- Ma H (1994) The unfolding drama of flower development: recent results from genetic and molecular analyses. Genes Dev 8:745–756
- Ma H, dePamphilis C (2000) The ABCs of floral evolution. Cell 101:5–8
- Ma H, Yanofsky MF, Meyerowitz EM (1991) *AGL1–AGL6*, an *Arabidopsis* gene family with similarity to floral homeotic and transcription factor genes. Genes Dev 5:484–495
- Mahdavi S, Karimzadeh G (2010) Karyological and nuclear DNA content variation in some Iranian endemic *Thymus* species (Lamiaceae). Journal of Agriculture, Science and Technology 12:447–458
- Masiero S, Colombo L, Grini PE, Schnittger A, Kater MM (2011) The emerging importance of type I MADS-box

- transcription factors for plant reproduction. *Plant Cell* 23:865–872
- Melzer R, Theissen G (2009) Reconstitution of 'floral quartets' in vitro involving class B and class E floral homeotic proteins. *Nucleic Acids Res* 37:2723–2736
- Michaels SD, Amasino RM (1999) *FLOWERING LOCUS C* encodes a novel MADS domain protein that acts as a repressor of flowering. *Plant Cell* 11:949–956
- Michaels SD, Ditta G, Gustafson–Brown C, Pelaz S, Yanofsky M, Amasino RM (2003) *AGL24* acts as a promoter of flowering in *Arabidopsis* and is positively regulated by vernalization. *Plant J* 33:867–874
- Moore MJ, Bell CD, Soltis PS, Soltis DE (2007) Using plastid genome–scale data to resolve enigmatic relationships among basal angiosperms. *Proc Natl Acad Sci USA* 104:19363–19368
- Morton JK (1993) Chromosome numbers and polyploidy in the flora of Cameroon Mountain. *Opera Bot* 121:159–172
- Munster T, Pahnke J, Di Rosa A, Kim JT, Martin W, Saedler H, Theissen G (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 USA* 94:2415–2420
- Murray BG, Lange PJD (1999) Contributions to a chromosome atlas of the New Zealand flora–35. Miscellaneous families.

- New Zealand J Bot 37:511–521
- Nam J, dePamphilis CW, Ma H, Nei M (2003) Antiquity and evolution of the MADS–box gene family controlling flower development in plants. *Mol Biol Evol* 20:1435–1447
- Ng M, Yanofsky MF (2001) Function and evolution of the plant MADS–box gene family. *Nat Rev Genet* 2:186–195
- Norman C, Runswick M, Pollock R, Treisman R (1988) Isolation and properties of cDNA clones encoding *SRF*, a transcription factor that binds to the c–fos serum response element. *Cell* 55:989–1003
- Ohri D (2002) Genome size variation in some tropical hardwoods. *Biologia Plantarum* 45:455–457
- Parenicova L, de Folter S, Kieffer M, Horner DS, Favalli C, Busscher J, Cook HE, Ingram RM, Kater MM, Davies B, Angenent GC, Colombo L (2003) Molecular and phylogenetic analyses of the complete MADS–box transcription factor family in *Arabidopsis*: New openings to the MADS world. *Plant Cell* 15:1538–1551
- Passmore S, Maine GT, Elble R, Christ C, Tye BK (1988) *Saccharomyces cerevisiae* protein involved in plasmid maintenance is necessary for mating of MAT alpha cells. *J Mol Biol* 204:593–606
- Pelaz S, Ditta GS, Baumann E, Wisman E, Yanofsky MF (2000) B and C floral organ identity functions require *SEPALLATA* MADS–box genes. *Nature* 405:200–203

- Pennisi E (2007) Taxonomy. Wanted: a barcode for plants.
Science 318:190–191
- Piwarzyk E, Yang Y, Jack T (2007) Conserved C-terminal motifs of the *Arabidopsis* proteins *APETALA3* and *PISTILLATA* are dispensable for floral organ identity function. Plant Physiol 145:1495–1505
- Purugganan MD, Rounsley SD, Schmidt RJ, Yanofsky MF (1995) Molecular evolution of flower development: diversification of the plant MADS-box regulatory gene family. Genetics 140:345–356
- Raff RA (1996) The shape of life : genes, development, and the evolution of animal form. University of Chicago Press, Chicago
- Riechmann JL, Krizek BA, Meyerowitz EM (1996) Dimerization specificity of *Arabidopsis* MADS-domain homeotic proteins *APETALA1*, *APETALA3*, *PISTILLATA*, and *AGAMOUS*. Proc Natl Acad Sci USA 93:4793–4798
- Riechmann JL, Meyerowitz EM (1997) Determination of floral organ identity by *Arabidopsis* MADS-domain homeotic proteins *AP1*, *AP3*, *PI*, and *AG* is independent of their DNA-binding specificity. Mol Biol Cell 8:1243–1259
- Saggo MIS, Bir SS (1981) In Chromosome number reports LXXI. Taxon 30:515
- Saggo MI, Bir SS (1982) In: IOPB chromosome number reports LXXVI. Taxon 31:593–595

- Saggo MI (1983) Cytomorphological studies on plants of economic importance of Bicarpellatae from India. pp 259
- Saggo MI, Bir SS (1986) Meiotic studies on some east Himalayan members of family Labiatae. J Indian Bot Soc 65:304–309
- Schmidt–Lebuhn AN, Fuchs J, Kessler M (2008) Flow cytometric measurements do not reveal different ploidy levels in *Minthostachys* (Lamiaceae). Plant Systematics and Evolution 271:123–128
- Schonrock N, Bouveret R, Leroy O, Borghi L, Kohler C, Gruissem W, Hennig L (2006) Polycomb–group proteins repress the floral activator *AGL19* in the *FLC*–independent vernalization pathway. Genes Dev 20:1667–1678
- Schwarz–Sommer Z, Hue I, Huijser P, Flor PJ, Hansen R, Tetens F, Lonig WE, Saedler H, Sommer H (1992) Characterization of the *Antirrhinum* floral homeotic MADS–box gene *DEFICIENS*: evidence for DNA binding and autoregulation of its persistent expression throughout flower development. EMBO J 11:251–263
- Schwarz–Sommer Z, Huijser P, Nacken W, Saedler H, Sommer H (1990) Genetic Control of Flower Development by Homeotic Genes in *Antirrhinum majus*. Science 250:931–936
- Shore P, Sharrocks AD (1995) The MADS–box family of transcription factors. Eur J Biochem 229:1–13

- Siljak–Yakovlev S, Pustahija F, Solic EM, Bogunic F, Muratovic E, Basic N, Catrice O, Brown SC (2010) Towards a genome size and chromosome number database of Balkan flora: C-values in 343 taxa with novel values for 242. *Advanced Science Letters* 3:190–213
- Soltis DE, Smith SA, Cellinese N, Wurdack KJ, Tank DC, Brockington SF, Refulio–Rodriguez NF, Walker JB, Moore MJ, Carlsward BS, Bell CD, Latvis M, Crawley S, Black C, Diouf D, Xi Z, Rushworth CA, Gitzendanner MA, Sytsma KJ, Qiu YL, Hilu KW, Davis CC, Sanderson MJ, Beaman RS, Olmstead RG, Judd WS, Donoghue MJ, Soltis PS (2011) Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa. *Am J Bot* 98:704–730
- Spellenberg R, Ward D (1988) Chromosome number reports XCIX. *Taxon* 37:398
- Stamm S, Ben–Ari S, Rafalska I, Tang Y, Zhang Z, Toiber D, Thanaraj TA, Soreq H (2005) Function of alternative splicing. *Gene* 344:1–20
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, Kumar S (2011) MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Mol Biol Evol* 28:2731–2739
- Temsch EM, Temsch W, Ehrendorfer–Schratt L, Greilhuber J (2010) Heavy metal pollution, selection, and genome size: The species of the Žerjav study revisited with flow

- cytometry. *Journal of Botany*, Vol. 2010. DOI:
10.1155/2010/596542, pp 11
- The Angiosperm Phylogeny G (2003) An update of the
Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders
and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal
of the Linnean Society* 141:399–436
- The Angiosperm Phylogeny G (2009) An update of the
Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders
and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal
of the Linnean Society* 161:105–121
- Theissen G (2001) Development of floral organ identity: stories
from the MADS house. *Curr Opin Plant Biol* 4:75–85
- Theissen G, Becker A, Di Rosa A, Kanno A, Kim JT, Munster T,
Winter KU, Saedler H (2000) A short history of MADS–
box genes in plants. *Plant Mol Biol* 42:115–149
- Theissen G, Kim JT, Saedler H (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
- Theissen G, Saedler H (1995) MADS–box genes in plant
ontogeny and phylogeny: Haeckel's 'biogenetic law'
revisited. *Curr Opin Genet Dev* 5:628–639
- Theissen G, Saedler H (2001) Plant biology. Floral quartets.
Nature 409:469–471

- Thompson JD, Gibson TJ, Plewniak F, Jeanmougin F, Higgins DG (1997) The CLUSTAL_X windows interface: Flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Res* 25:4876–4882
- Thoppil JE, Jose J (1996a) Relation between meiotic status and apomixis in *Plectranthus* L'Her. *Cell Chromosome Res* 19:46–48
- Thoppil JE, Jose J (1996b) Chromosome analysis as correlated with essential oil composition in two species of *Plectranthus*. *Nucleus (Calcutta)* 39(3):144–147
- Vandenbussche M, Theissen G, Van de Peer Y, Gerats T (2003) Structural diversification and neo-functionalization during floral MADS-box gene evolution by C-terminal frameshift mutations. *Nucleic Acids Res* 31:4401–4409
- Vesely P, Bures P, Smarda P, Pavlicek T (2012) Genome size and DNA base composition of geophytes: the mirror of phenology and ecology? *Ann Bot* 109:65–75
- Vij SP, Kashyap SK (1975) In IOPB chromosome number reports XLVIII. *Taxon* 24:367–372
- Vij SP, Kashyap SK (1976) Cytological studies in some north Indian Labiatae. *Cytologia* 41:713–719
- Weigel D, Meyerowitz EM (1994) The ABCs of floral homeotic genes. *Cell* 78:203–209
- Wunderlich R (1967) Ein Vorschlag zu einer natürlichen Gliederung der Labiaten auf Grund der Pollenkörner, der

- Samenentwicklung und des reifen Samens. Österr bot Z
114:383–483
- Yang Y, Fanning L, Jack T (2003) The K domain mediates heterodimerization of the *Arabidopsis* floral organ identity proteins, *APETALA3* and *PISTILLATA*. *Plant J* 33:47–59
- Yamashiro T, Suzuki K, Maki M (2005) Chromosome numbers of *Isodon* (Lamiaceae) in Japan. *Acta Phytotax Geobot* 56:241–246
- Yang Y, Jack T (2004) Defining subdomains of the K domain important for protein–protein interactions of plant MADS proteins. *Plant Mol Biol* 55:45–59
- Yanofsky MF, Ma H, Bowman JL, Drews GN, Feldmann KA, Meyerowitz EM (1990) The protein encoded by the *Arabidopsis* homeotic gene *agamous* resembles transcription factors. *Nature* 346:35–39
- Zahn LM, Leebens–Mack J, DePamphilis CW, Ma H, Theissen G (2005) To B or Not to B a flower: the role of *DEFICIENS* and *GLOBOSA* orthologs in the evolution of the angiosperms. *The Journal of heredity* 96:225–240
- Zonneveld BJ, Leitch IJ, Bennett MD (2005) First nuclear DNA amounts in more than 300 angiosperms. *Ann Bot* 96:229–244

ABSTRACT

Phylogeny of B-class MADS-box genes in Lamiaceae

Miri Lee

Department of Biology

Graduate School of Education

Sungshin Women's University

The B-class MADS-box genes in the ABC(DE) model which play an important role in determining the petal and stamen identity in *Arabidopsis* and *Antirrhinum* were separated into two lineages, *GLOBOSA (GLO)* and *DEFICIENS (DEF)*, by a gene duplication which occurred before the development of angiosperms. MADS-box genes in Lamiaceae, one of the largest families of angiosperms, have rarely been reported to date. In this study, I determined 93 MIKC^c-type MADS-box genes from nine taxa representing the subfamilies of Lamiaceae using a screening method that relied on MADS-box specific degenerate primers and named them based on their orthologies with *Arabidopsis* MADS-box genes. In the genes I screened, 56 genes were B-class genes. Phylogenetic analyses of these genes with previously reported B-class genes in Lamiids showed the

duplication history of B-class genes in Lamiids including Lamiaceae. Many gene-duplications in each taxon have been detected in Lamiaceae. In particular, shared duplications between *Plectranthus* 'Mona Lavender' and *Isodon inflexus* were also detected for the *GLO* and *DEF* lineages, respectively. I also report the exon/intron structures of two *DEF* genes of *Plectranthus* 'Mona Lavender' (*Pl.Mo.DEF3* and *Pl.Mo.DEF4*), which are representations of two lineages of the *DEF* genes in *Plectranthus* 'Mona Lavender' based on a determination of the genomic DNA of these genes. This study provides basic information in the field of evolutionary developmental biology with which one can understand the genetic regulation of Lamiaceae flowers and their floral diversification during the evolution of Lamiaceae.

APPENDIX

Aligned amino-acid sequences of
MIKC^c-type MADS-box genes in Lamiaceae

	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100]
El.ci.SQUA1	-----	?	SGLLKAHEISILCDADVGLVFPSTGKLFPEY-ATDSCMERILERYERSVAERQLKEP	[59]						
El.ci.SQUA2	-----	?V.....	[59]						
El.ci.SQUA3	-----	?	[59]						
Me.ur.SQUA	-----	?A.....Q.....	[59]						
Is.in.SQUA1	-----	?A..	[59]						
Is.in.SQUA2	-----	?A..	[59]						
Is.in.SQUA3	-----	?A..	[59]						
Vi.ro.SQUA1	-----	?	[59]						
Vi.ro.SQUA2	-----	?	[59]						
El.ci.SQUA4	-----	?V.....S.....S.SVD-VQNA.	[58]						
Pl.Mo.SQUA	-----	?N..V.....D.S.SLD-GQ.P.	[58]						
Cl.tr.SQUA	-----	?V.....I.....C.....D.L.RVDT.PR..	[59]						
Vi.ro.SQUA3	-----	?Q..V.....S.....H.NVD..RRL.	[59]						
Sc.st.SQUA1	-----	?V.....A.....S.....D..HVD..Q.A.	[59]						
Le.ja.SQUA1	-----	?R..V.....S.....HVD..MRA.	[59]						
Le.ja.SQUA2	-----	?S.....HVD..MRA.	[34]						
Le.ja.SQUA3	-----	?R..V.....S.....HVD..MRA.	[59]						
Le.ja.SQUA4	-----	?G.....V.....E.A.....H.....SS.....DK..K.....F.....VAN	[59]						
El.ci.SQUA5	-----	?G.....V.....E.A.....H.....S.....D.....K.....F.....VAT	[59]						
Dr.ar.SQUA1	-----	?G.....V.....E.A.....H.....S.....D.....K.....F.....ICN	[59]						
El.ci.SQUA6	-----	?G.....V.....E.A.....H.....S.....D.....K.....F.....IAN	[59]						
El.ci.SQUA7	-----	?G.....V.....E.A.....H.....S.....D.....K.....F.....IAN	[59]						
Dr.ar.SQUA2	-----	?W..F..V.....E.A.....YSSH.S.G.....QHN.SH.KVGA.	[60]						
Sc.st.SQUA2	-----	?N..V.....A.....YQ..SSH.N.DN.I.....D.CMDKNPTKI	[59]						
Is.in.AGL6	-----	?Y.L.V.....E.A..I..SR.....Y.FGS.--S.A.T.....H.CCFNP-.DMPT	[57]						
Vi.ro.AGL2	-----	?Y.L.V.....E.A..I..NR.....Y.FCSSS.S.LKT.....QKCN.GAPEPNVS	[60]						
El.ci.AGL2	-----	?Y.L.V.....E.A..I..NR.....Y.FCSSS.-LKT.....QKCN.GAPDTSVS	[59]						
Le.ja.AGL2	-----	?Y.L.V.....E.A..I..NR.....Y.FCSSS.-LKT.....QKCN.GAPETNVS	[59]						
El.ci.AG	-----	?Y.L.V.....E.A.....SR.R.Y..ANNS--VKATI...KKA.SDSSN-TGS	[57]						
Sc.st.AGL15	-----	?K.LAV.....Q.AV.I..GT.....Y.FASSCMEQILAR-YNQSHPDLATV.H	[59]						
Le.ja.AGL17	-----	?K.L.....I..ST.....HDFAS-T.-KS.I...NKNKAEQYH--LH	[56]						
Dr.ar.FIC	-----	?K.L.V.....L.I.V.IY.CR.....YQ.CSST-SLTE..Q.HHTRTEI.SSPSTE	[59]						
Is.in.FIC1	-----	?K.L.V.....L.I.V.IY.CR.....YQ.CSSNNSVTE..R..NSLIEKDSPPSTE	[60]						
Is.in.FIC2	-----	?K.L.V.....L.I.V.IY.CR.....YQ.CSSNNSVTE..R..NSLIEKDSPPSTE	[60]						
El.ci.FIC1	-----	?K.L.....L.I.V.I..CR.....YQ.CSSN-SLTEV.H..HSQVETDASPSTE	[59]						
El.ci.FIC2	-----	?K.L.....L.I.V.I..CR.....YQ.CSSN-SLTEV.H..HSQVETDASPSTE	[59]						
Me.ur.STMADS11	-----	?R..F..Q.L.T.....EIA.....AT.....D.SSSSIQIQRRLQSEGNRFQGP--	[58]						
Pl.Mo.DEF1	-----	?LTV.....KISILMI.STQ..H..ISPTIATKQ.FDE.QKIARVDLWSSRY	[51]						
Pl.Mo.DEF2	-----	?LTV.....KISILMI.STQ..H..ISPTIATKQ.FDE.QKIARVDLWSSHY	[51]						
Pl.Mo.DEF3	-----	?LTV.....KISILMI.STQ..H..ISPTIATKQ.FDE.QKIARVDLWSSHY	[51]						
Is.in.DEF	-----	?F.....LTV.....KISILMI.STQ..H..ISPTIATKQ.FDE.QKIARVDLWSSHY	[60]						
Pl.Mo.DEF4	-----	?LAV.....KISILMI.GTQ..H..ISPTISTKQVFDE.QKIARVDLWSSHY	[51]						
Pl.Mo.DEF5	-----	?LAV.....KISILMI.GTQ..H..ISPTISTKQVFDE.QKIARVDLWSSHY	[51]						
El.ci.DEF	-----	?LTV.....KISILMI.ATQ..H..ISPTITTKQ.FDE.QKTERVDLWSSHY	[51]						
Dr.ar.DEF	-----	?F.....LTV.....KISILMI.STQ..H..ISPTITTKQ.FDE.QKTRTDLWSSHY	[60]						
Sc.st.DEF	-----	?F.....LTV.....KISILMI.STQ..H..ISPTITTKVMPDQ.QKAVGVDLWSSHY	[60]						
Vi.ro.DEF	-----	?F.....LTV.....QISILMI.STQ..H..ISPTITTKTVFDN.QKAVGVDLWSSHY	[60]						
Le.ja.DEF	-----	?F.....LTV.....KISIVMI.STQ..H..ISPTITTKSMFDQ.QKAVGIDLWSSHY	[60]						
Cl.tr.GLO1	-----	?IM..K..V..E.Q.SV.I.ASS..MH.FCSPSTTLVNM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						
Cl.tr.GLO2	-----	?IM..K..V..E.Q.SV.I.ASS..MH.FCSPSTTLVNM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						
Cl.tr.GLO3	-----	?IM..K..V..E.Q.SV.N.ASS..MH.FCSPSTTLVNM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						
Cl.tr.GLO4	-----	?VM..K..V..E.Q.SV.I.ASS..MH.FCSPSTTLVNM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						
Cl.tr.GLO5	-----	?IM..K..V..E.Q.SV.I.ASS..MH.FCSPSTTLVNM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						
Sc.st.GLO1	-----	?IM..K..V..Q.SV.I.ASS..MH.FCSPSTTLVDM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						
Sc.st.GLO2	-----	?IM..K..V..Q.SV.I.ASS..MH.FCSPSTTLVDM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						
Sc.st.GLO3	-----	?IM..K..V..Q.SV.I.ASS..MH.FCSPSTTLVDM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						
Sc.st.GLO4	-----	?IM..K..V..Q.SV.I.ASS..MH.FCSPSTTLVDM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						
Le.ja.GLO1	-----	?IM..K..V..E.Q.SVVI.ASS..MH.FCSPSTTLVDM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						
Le.ja.GLO2	-----	?IM..K..V..E.Q.SV.I.ASS..MH.FCSPSTTLVDM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						
Le.ja.GLO3	-----	?IM..K..V..E.Q.SV.I.ASS..MH.FCSPSTTLVDM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						
Le.ja.GLO4	-----	?IM..K..V..E.Q.SV.I.ASS..MH.FCSPSTTLVDM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						
Vi.ro.GLO1	-----	?IM..K..V..Q.SV.I.ASS..MH.FCSPSTTLVDM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						
Vi.ro.GLO2	-----	?IM..K..V..Q.SV.I.ASS..MH.FCSPSTTLVDM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						
Dr.ar.GLO1	-----	?IM..K..V..E.N.SV.I.ASS..MH..CSEKTSLVDM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						
Dr.ar.GLO2	-----	?IM..K..V..E.N.SV.I.ASS..MH..CSEKTSLVDM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						
Dr.ar.GLO3	-----	?IM..K..V..E.N.SV.I.ASS..MH..CSEKTSLVDM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						
Dr.ar.GLO4	-----	?IM..K..V..E.N.SV.I.ASS..MH..CSEKTSLVDM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						
Me.ur.GLO1	-----	?IM..K..V..E.H.SV.I.ASS..MHDFCSPSTTLVDM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						
Me.ur.GLO2	-----	?IM..K..V..E.H.SV.I.ASS..MHDFCSPSTTLVDM.DQ.HKL.GKRLWDAKH	[60]						

	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200]	
El.ci.SQUA1	EL-HSP--A-----	SWSLEHAKLKARMEVLQK-----								NQRHYMGEELDSLMSKE----	[100]
El.ci.SQUA2	[100]
El.ci.SQUA3	[100]
Me.ur.SQUA	D.-E.--	T.....	V.....						T.....	[100]
Is.in.SQUA1	D.-E.--	T.....	R.....						D.ET.....	[100]
Is.in.SQUA2	..-E.--	T.....	R.....						D.ET.....	[100]
Is.in.SQUA3	D.-E.--	T.....	G.....	R.....					D.ET.....	[100]
Vi.ro.SQUA1	A.-E.--	T.....	L.....	R.....					N.....	[100]
Vi.ro.SQUA2	A.-E.--	T.....	L.....	R.....					N.....	[100]
El.ci.SQUA4	D.-Q.--G-----	NI.L...N.L...R.....							NLT.DN.EC..I.----	[99]
Pl.Mo.SQUA	D.-Q.--G-----	TI.L...L...R.....							NLV.N.EF...D----	[99]
Cl.tr.SQUA	D.-Q.--G-----	N.L...R.L...R.....							F.DD.T.TL...----	[100]
Vi.ro.SQUA3	D.-Q.R--G-----	N.L...L...R.....							K...C.DD.E.V.L.----	[100]
Sc.st.SQUA1	..-Q.L--G-----	NI.....	LD...R.....						H.L.DN.F.L...----	[100]
Le.ja.SQUA1	..-Q.L--V-----	N.....	R.....						F..D.N..GL...----	[100]
Le.ja.SQUA2	..-Q.L--V-----	N.....	R.....						F..D.N..GL...----	[75]
Le.ja.SQUA3	..-Q.L--V-----	N.....	R.....						F..D.N..GL...----	[100]
Le.ja.SQUA4	.TDQ..--	N.TI.YS...I.L.R.....							H.Q...QD...M...D----	[101]
El.ci.SQUA5	.P-Q.--	N...S...IDL.R.....							H.....D..M.L.D----	[100]
Dr.ar.SQUA1	.P-E.--V-----	N.N...S...I.L.R.....							H.....D..TM.V.D----	[100]
El.ci.SQUA6	.P-E.--V-----	N.T...S...I.L.R.....							H...I..D..TM.V.D----	[100]
El.ci.SQUA7	.P-E.--V-----	N.T...S...I.L.R.....							H...I..D..TM.V.D----	[100]
Dr.ar.SQUA2	CE-LKE-----	NMLVBYTR.VN.V.L.R.....							TM.NCA..D..P.NTR.----	[100]
Sc.st.SQUA2	SE-QKE-----	D.CV.LP..LS.IDL.R.....							SI.NC...D..N.VR.----	[99]
Is.in.AGL6	..EP---Q-----	YH.VS.M.KY.S.R.....							T...LL..D.GP..I.----	[97]
Vi.ro.AGL2	TREAL--EL-----	SQQ.YL...Y.A.R.....							T...NLL..D.GP.DS.----	[102]
El.ci.AGL2	TREAL--EL-----	SQQ.YL...G.Y.A.R.....							T...NLL..D.GP.NS.----	[101]
Le.ja.AGL2	TREALVHEL-----	SQQ.YL...Y.A.R.....							S...NLL..D.GP.NS.----	[103]
El.ci.AG	ISEANTQYY-----	QQ.SS..R.QISN.N.....							HN.QML..C.GA.NLR.----	[99]
Sc.st.AGL15	ATNEEST-----	I.INA..NEI.K.HM.....							MN.QMK.K..EG.TYD.----	[98]
Le.ja.AGL17	DPTSEIKAW-----	QK.ASN.RQQLQY..G.....							SYNQLL...ISG..I.----	[98]
Dr.ar.FLC	VCEAFAR-H-----	KYSRFLC.ELQIVER-----							ELEEPCA.E..VAD----	[99]
Is.in.FLC1	VSETQDQ-Y-----	KYSRFLC.ELQIVER-----							ELEE-----	[95]
Is.in.FLC2	VSETQDQ-Y-----	KYSRFLC.ELQIVER-----							ELEE-----	[95]
El.ci.FLC1	VRETQVQ-Y-----	KYSRFLC.ELQIVER-----							ELEEPSA.E..VTD----	[99]
El.ci.FLC2	VRETQVQ-Y-----	KYSRFLC.ELQIVER-----							ELEEPSA.E..VTD----	[99]
Me.ur.STMADS11	LKFAQGG-----	DN.DANKELG.TL-----							ELKQLN...QG.G.N.----	[97]
Pl.Mo.DEF1	.KMQE-----	HLK...EINRN.R.....							EI.QR...S.ND.GYEQ----	[87]
Pl.Mo.DEF2	.KMQE-----	HLK...EINRN.R.....							EI.QR...S.ND.GYEQ----	[87]
Pl.Mo.DEF3	.KMQE-----	HLK...EINRN.R.....							EI.QR...S.ND.GYEQ----	[87]
Is.in.DEF	.IMQE-----	HLK...EINGN.R.....							EI.QR...S.ND.GYEQ----	[96]
Pl.Mo.DEF4	.KMQE-----	HLK...EINRN.R.....							EI.QR...S.ND.GYEQ----	[87]
Pl.Mo.DEF5	.KMQE-----	HLK...EINRN.R.....							EI.QR...S.ND.GYEQ----	[87]
El.ci.DEF	.KMQE-----	HLK...EINRN.R.....							EI.QR...N.ND.GYDQ----	[87]
Dr.ar.DEF	.KMQE-----	HLK...EINRN.K.....							EIQRR..S.ND.GYE----	[96]
Sc.st.DEF	.KMQE-----	HLK...EVNRR.RR-----							EI.QR...S.ND.GYEQ----	[96]
Vi.ro.DEF	.KMQE-----	HLK...EVNRR.SR-----							EI.QR...C.ND.GYEQ----	[96]
Le.ja.DEF	.KMQE-----	NLK...EVNRR.RR-----							EI.QR...C.ND.GYEQ----	[96]
Cl.tr.GLO1	.HLDN-----	INRI.KENDGM.I-----							EL..LK..DIST.NHR.----	[96]
Cl.tr.GLO2	.HLDN-----	INRI.KENDGM.I-----							EL..LK..DIST.NHR.----	[96]
Cl.tr.GLO3	.HLDN-----	INRI.KENDGM.I-----							EL..LK..DIST.NRR.----	[96]
Cl.tr.GLO4	.HLDN-----	INRI.KENDGM.I-----							EL..LK..DIST.NHR.----	[96]
Cl.tr.GLO5	.HLDN-----	INRI.KENDGM.I-----							EL..LK..DIST.NHR.----	[96]
Sc.st.GLO1	.HLGN-----	INRV.KENDSM.I-----							QL..LK..DIST.NY.D----	[96]
Sc.st.GLO2	.HLDN-----	INRV.KENDSM.I-----							QL..LK..DIST.NY.D----	[96]
Sc.st.GLO3	.HLDN-----	INRV.KENDSM.I-----							QL..LK..DIST.NY.D----	[96]
Sc.st.GLO4	.HLDN-----	INRV.KENDSM.I-----							QL..LK..DIST.NY.D----	[96]
Le.ja.GLO1	.HLDN-----	INRI.KENDSM.I-----							EL..LK..DIST.NY.----	[96]
Le.ja.GLO2	.HLDN-----	INRI.KENDSM.I-----							EL..LK..DIST.NY.----	[96]
Le.ja.GLO3	.HLDN-----	INRI.KENDSM.I-----							EL..LK..DIST.NY.----	[96]
Le.ja.GLO4	.HLDN-----	INRI.KENDSM.I-----							EL..LK..DIST.NY.----	[96]
Vi.ro.GLO1	.HLDN-----	INRI.KENDSM.I-----							EL..LK..DIST.NY.----	[96]
Vi.ro.GLO2	.HLDN-----	INRI.KENDSM.I-----							EL..LK..DIST.NY.----	[96]
Dr.ar.GLO1	.HLDN-----	INRI.KNDAM.I-----							HL..LK..DIST.NY.----	[96]
Dr.ar.GLO2	.HLDN-----	INRI.KNDAM.I-----							HL..LK..DIST.NY.----	[96]
Dr.ar.GLO3	.HLDN-----	INRI.KNDAM.I-----							HL..LK..DIST.NY.----	[96]
Dr.ar.GLO4	.HLDN-----	INRI.KNDAM.I-----							HL..LK..DIST.NY.----	[96]
Me.ur.GLO1	.HLDN-----	INRI.KDNDMS.I-----							QL..LK..DIST.NY.----	[96]
Me.ur.GLO2	.HLDN-----	INRI.KDYDSM.I-----							QL..LK..DIST.NY.----	[96]

	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200]
El.ci.GLO1	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DITT.TY	----				[96]
El.ci.GLO2	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DITT.TY	----				[96]
Is.in.GLO1	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Is.in.GLO2	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Is.in.GLO3	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Is.in.GLO4	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Is.in.GLO5	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Pl.Mo.GLO1	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Pl.Mo.GLO2	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Pl.Mo.GLO3	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Pl.Mo.GLO4	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Pl.Mo.GLO5	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Pl.Mo.GLO6	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Pl.Mo.GLO7	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Pl.Mo.GLO8	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Pl.Mo.GLO9	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Pl.Mo.GLO10	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Pl.Mo.GLO11	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Pl.Mo.GLO12	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Pl.Mo.GLO13	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Pl.Mo.GLO14	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Pl.Mo.GLO15	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Pl.Mo.GLO16	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Pl.Mo.GLO17	.HLDN	-----	INRI.KENDSM,I	-----	EL.LK.DIST.H	----				[96]
Pl...At5g20240	.NLSN	-----	IDRI.KENDS..L	-----	EL.LK.DIQ.NLN	----				[120]
AP3...At3g54340	.RMQE	-----	TKR.LETNRN.RT	-----	QIKQRL.C.E.DIQ	----				[120]
AG...At4g18960	VAEINAQYY	-----	QQ.S...RQIISI.N	-----	SN.QL..TIG.M.P	----				[139]
AGL1.SHP1.At3g58780	VTEANTQYY	-----	QQ.AS..RRQIRDI.N	-----	SN..IV..S.G..NF	----				[138]
AGL2.SEP1.At5g15800	PAKEL---	E-----	NSYR.YL...G.Y.N..R	-----	Q..NLL..D.GP.NS	----				[124]
AGL3.SEP4.At2g03710	SAKDL---	Q-----	DKYQDYL...S.V.I..H	-----	S...LL...SEMDVN	----				[124]
AGL4.SEP2.At3g02310	PAKEL---	E-----	NSYR.YL...G.Y.N..R	-----	Q..NLL..D.GP.NS	----				[124]
AGL5.SHP2.At2g42830	ITEANTQYY	-----	QQ.AS..RRQIRDI.N	-----	LN..IL..S.G..NF	----				[138]
AGL6...At2g45650	PEETT---	Q-----	CQ.VT...SKY.S.VR	-----	TN.NLL..D.GEMGV	----				[122]
AGL7.AP1.At1g69120	SDVN---	T-----	N..M.YNR...KI.L.ER	-----	...L..D.QAM.P	----				[124]
AGL8.FUL.At5g60910	DV-SQS--	E-----	N.V.....V...E	-----	K.NF...D...L	----				[124]
AGL9.SEP3.At1g24260	SREALA-EL	-----	SQQ.YL...E.YDA..R	-----	T..NLL..D.GP..T	----				[126]
AGL10.CAL.At1g26310	DSHVNAQ-T	-----	N..M.YSR...KI.L.ER	-----	...L...EPM.L.D	----				[126]
AGL11.STK.At4g09960	VQEINAAYY	-----	QQ.S...RQIQTI.N	-----	SN.NL..DS.S..V	----				[123]
AGL12...At1g71692	TFTAQEQQLQPPNL	-----	DPKD.INV..QEI.M..	-----	GISYMF.GGDGAMNLE	----				[131]
AGL13...At3g61120	LEDT---	Q-----	GLRQ.VT...CKY.S.LR	-----	TH.NLV..D.EGM.I	----				[121]
AGL14...At4g11880	KRNDNSQQS	-----	KD.TYG.ARKI.H.EI	-----	ST.KM...G..AS.IE	----				[123]
AGL15...At5g13790	SSASKAEBED	-----	CA.VDI...DQLSK..E	-----	RHLQLQ.KG.NP.TF	----				[116]
AGL16...At3g57230	DPASEIQFW	-----	QK.A.I...RQLHN..E	-----	H.QM...SG..VEA	----				[122]
AGL17...At2g22630	NPASEVKFW	-----	QR.AET.RQELHS..E	-----	Y.QLT.V..NG..V	----				[122]
AGL18...At3g57390	HGNEAVL	-----	RNDDSM.GEL.R..L	-----	AIERLK.K..EGM.FPD	----				[69]
AGL19...At4g22950	KRNDNSQQ	-----	RD.TSG.TKKI.Q.EI	-----	SK.KLL..GI.AC.IE	----				[122]
AGL20.SOC1.At2g45660	VSEENMQHL	-----	KY.A.NMMKKI.Q.EA	-----	SK.KLL..GIGTC.IE	----				[123]
AGL21...At4g37940	NPASEVKFW	-----	QR.A.V.RQELHA..E	-----	H.QM...Q.NG..VN	----				[122]
AGL22.SVP.At2g22540	.QLVEN-	-----	SD..RMSKEIADKSH	-----	RL.QMR...QG.DIE	----				[123]
AGL24...At4g24540	THLRLEN	-----	CNLSR.SKEV.DKT	-----	QL.KLR..D..G.NLE	----				[123]
AGL25.FLC.At5g10140	QSKALN	-----	YGSHYELL.LVD	-----	SKLV.SNVKNV.IDA	----				[116]
AGL27.FLM.At1g77080	.EKIQN	-----	YLPH.ELL.TV.RLAVRHIFL	-----	PSSSKKNVFFLLSTCEYSKLEPNV.NV.VDS	----				[89]
AGL30...At2g03060	TRIV.LKD	-----	L.TQARI.Q..ISEIHG	-----	RLS.WT.PDKINNVEH	----				[125]
AGL31...At5g65050	AEKTRN	-----	YLP..ELL.IV	-----	SKLEESNV.NA.VDT	----				[116]
AGL32.TTI16.At5g23260	LPD.HD	-----	DQEQ.HHE..L.RR	-----	ETCNLELRL.PFH.HD.A.IPPN	----				[122]
AGL42...At5g62165	DSQIHLQQL	-----	KQ.ASHMITKI.L.EF	-----	HK.KLL.QGIA.C.LE	----				[123]
AGL44.ANR1.At2g14210	NHASEIKFW	-----	QR.V.S.QQQLQY..E	-----	CH.KLV...SGMNAND	----				[123]
AGL63...At1g31140	FHSC.DCVK	-----	TKESMMREI.N.KLN	-----	LQL.D.HG.NL.TYD	----				[124]
AGL65...At1g18750	.SLEALKKTFKKLDHVN	-----	IHDFLGARNQT	-----	IEGL.NQV.IYQ.QLMECHR	----				[149]
AGL66...At1g77980	FPDQ.RRPDQFSKEYLLR	-----	TLQQLKAENDIALQLTNP	-----	TAINSDVEE.EHEVYK.Q	----				[162]
AGL68...At5g65080	.DKTQD	-----	YLSH.ELL.IV	-----	QLLMAEEL.K.EPDP	-----				[123]
AGL69...At5g65070	.EKTLN	-----	YLSH.ELL.TI	-----	CKIEEAKS.NV.IDC	----				[116]
AGL70...At5g65060	AEKIRN	-----	YLPH.ELL.IV	-----	SKLEESNV.NV.VDS	----				[116]
AGL71...At5g51870	QVERYLQEL	-----	KM.IDRMVKKIDL.EV	-----	HH.KLL.QG...C.VT	----				[124]
AGL72...At5g51860	PIEQYVQGL	-----	KK.MVTMVKKI...EV	-----	HN.KM.QS...C.V	----				[124]
AGL79...At3g30260	N.-D.Q--G	-----	EC.T.CS..LRMID...R	-----	SL..LR...V.G.IRD	----				[124]
AGL94...At1g69540	.NLEALRKTFMKAN	-----	HODIS.PLD.ISTPTVEVCTT	-----	TMMLNDS.VS.N.FRDTGIF	----				[140]
AGL104...At1g22130	FPDQNRPRDIQNKELRL	-----	RLTLQQLKENDIALQVTN	-----	PAAINSNDVEE.EHEVCR..Q	-----				[162]

	210	220	230	240	250	260	270	280	290	300]	
El.ci.SQUA1	-----	LQ	LEHQ	LDVLSKH	IRTRK	NQ	-----	MNESISELQ	KKDKALQE	----	[139]
El.ci.SQUA2	-----	P.....	[139]
El.ci.SQUA3	-----	[139]
Me.ur.SQUA	-----	[139]
Is.in.SQUA1	-----	I.....	T.....	[139]
Is.in.SQUA2	-----	I.....	T.....	[139]
Is.in.SQUA3	-----	I.....	T.....	[139]
Vi.ro.SQUA1	-----	D----	[139]
Vi.ro.SQUA2	-----	D----	[139]
El.ci.SQUA4	-----	A...KL.S...H	LM.....D	----	[138]
Pl.Mo.SQUA	-----	EA...KL.S...H	LM.....	----	[138]
Cl.tr.SQUA	-----	A...RKL.S...	HD...QM..RE	----	[139]
Vi.ro.SQUA3	-----	Q...A...RKL.S...	H...QM..Q	----	[139]
Sc.st.SQUA1	-----	EA.I.KL.S...V	H...Q.....	----	[139]
Le.ja.SQUA1	-----	I.....KL.S...	H...QM.....	----	[139]
Le.ja.SQUA2	-----	I.....KL.S...	H...QM.....	----	[114]
Le.ja.SQUA3	-----	I.....KL.S...	H...QM.....	----	[139]
Le.ja.SQUA4	-----	Q...S...N.S...	LYD.....RE..I.	----	[140]
El.ci.SQUA5	-----	Q...TA.S.S...	LYD.....QE..I.	----	[139]
Dr.ar.SQUA1	-----	Q...NA.S.S...	LFD.....RE..I.	----	[139]
El.ci.SQUA6	-----	Q...GA.N.S...	LFD...D.R.E..IH	----	[139]
El.ci.SQUA7	-----	R...Q...GA.N.S...	LFD...D.R.E..IH	----	[139]
Dr.ar.SQUA2	-----	S...NA.R.....	HG...Q...E.S.LN	----	[139]
Sc.st.SQUA2	-----	S.R...TG.RL...	ERS...D	----	----	[124]
Is.in.AGL6	-----	K...EGA.TQA.Q..T.I	-----	-----	-----	-----	LM.QME...RR.ERE.GD	-----	-----	[136]
Vi.ro.AGL2	-----	ES..R...M...Q..STRT.A	-----	-----	-----	-----	LDTLQD...R.EH..S	-----	-----	[141]
El.ci.AGL2	-----	E..R...Q..STRT.T	-----	-----	-----	-----	LDTLHD.ET	-----	-----	[134]
Le.ja.AGL2	-----	ES..R...M...Q..STRT.A	-----	-----	-----	-----	LDTLT...S.EH..N	-----	-----	[142]
El.ci.AG	-----	K...GKVERAIGK..SK..E	-----	-----	-----	-----	LFAE.EYM...REID.HQ	-----	-----	[138]
Sc.st.AGL15	-----	C...Q...TEGILSVKD..EKV	-----	-----	-----	-----	LL.ELEKSKLQE.KIVQ	-----	-----	[137]
Le.ja.AGL17	-----NK.EM...GV.VK.E.T	-----	-----	-----	-----	L...Q...NQ.GSHFHQ	-----	-----	[137]
Dr.ar.FLC	-----	YVH..K.FESA.LQT.ANQT	-----	-----	-----	-----	LLQ.L.S.HE.E.T.E	-----	-----	[138]
Is.in.FLC1	-----	FVH..K...EAA.MQT..T.TN	-----	-----	-----	-----	LL...N.HE.E.M.E	-----	-----	[134]
Is.in.FLC2	-----	FVH..K...EAA.MQT..T.TN	-----	-----	-----	-----	LL...N.HE.E.M.E	-----	-----	[134]
El.ci.FLC1	-----	FVH..K.FEAA.VQT.AT.TN	-----	-----	-----	-----	LL...L.S.HE.E.M.E	-----	-----	[138]
El.ci.FLC2	-----	FVH..K.FEAA.VQT.AT.TN	-----	-----	-----	-----	LL...L.S.HE.E.M.E	-----	-----	[138]
Me.ur.STMADS11	-----	AR..K.MVETA.GRVGKT.DDK	-----	-----	-----	-----	LVSE...RMKTREIE.L	-----	-----	[136]
Pl.Mo.DEF1	-----	MV..IEDMHS.M.L..ET.YKA	-----	-----	-----	-----	IDRR.LTGR..L.NVED	-----	-----	[126]
Pl.Mo.DEF2	-----	MV..IEDMHS.M.L..ET.YKA	-----	-----	-----	-----	IDRR.LTGR..L.NVED	-----	-----	[126]
Pl.Mo.DEF3	-----	MV..IEDMHS.M.L..ET.YKA	-----	-----	-----	-----	IDRR.LTGR..L.NVED	-----	-----	[126]
Is.in.DEF	-----	MV..IEDM.S.M.L..ET.YKA	-----	-----	-----	-----	IDRR.QTGR..L.NVED	-----	-----	[135]
Pl.Mo.DEF4	-----	MV..IEDI.T.MNL..ET.YKV	-----	-----	-----	-----	LGNR.QTGR..LRNVE	-----	-----	[126]
Pl.Mo.DEF5	-----	MV..IEDI.T.MNL..ET.YKV	-----	-----	-----	-----	LGNR.QTGR..V*	-----	-----	[122]
El.ci.DEF	-----	MV..IEDM.T...A..EK.YKS	-----	-----	-----	-----	LTNK.DTTR..V.NID	-----	-----	[126]
Dr.ar.DEF	-----	MV..ITDM.E.MSL..EK.YKS	-----	-----	-----	-----	ITSK.DTTR..S.NVE	-----	-----	[135]
Sc.st.DEF	-----	MVD.IEDM.N...L..DK.YNV	-----	-----	-----	-----	ISQ.EKSK..LRNVE	-----	-----	[135]
Vi.ro.DEF	-----	IVD.IEDI.N..RL..EK.YKS	-----	-----	-----	-----	ISNQ.DQSK..LRNVE	-----	-----	[135]
Le.ja.DEF	-----	MVD.IEDM.K..RL..D..YKV	-----	-----	-----	-----	IGNQ.DTSK..CRNVE	-----	-----	[135]
Cl.tr.GLO1	-----	MG..EA.ENGITSLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---MMR.RNEMVE	-----	-----	[131]
Cl.tr.GLO2	-----	MG..EA.ENGITSLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---MMR.RNEMVE	-----	-----	[131]
Cl.tr.GLO3	-----	MG..EA.ENGITSLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---MMR.RNEMVE	-----	-----	[131]
Cl.tr.GLO4	-----	MG..EA.ENGITSLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---MMR.RNEMVE	-----	-----	[131]
Cl.tr.GLO5	-----	MG..EA.ENGITSLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---MMR.RNEMVE	-----	-----	[131]
Sc.st.GLO1	-----	ME..EA.ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---MMR.HNEMIE	-----	-----	[131]
Sc.st.GLO2	-----	ME..EA.ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---MMR.HNEMIE	-----	-----	[131]
Sc.st.GLO3	-----	ME..EA.ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---MMR.HNEMIE	-----	-----	[131]
Sc.st.GLO4	-----	ME..EA.ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---MMR.HNEMIE	-----	-----	[131]
Le.ja.GLO1	-----	MV..EA.ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---MMR.HNEMIE	-----	-----	[131]
Le.ja.GLO2	-----	MV.FE.A.ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---MMR.HNEMIE	-----	-----	[131]
Le.ja.GLO3	-----	MV..EA.ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---MMR.HNEMIE	-----	-----	[131]
Le.ja.GLO4	-----	MV..EA.ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---MMR.HNEMIE	-----	-----	[131]
Vi.ro.GLO1	-----	MG..EL.ENGISTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---MMR.HNEMIE	-----	-----	[131]
Vi.ro.GLO2	-----	MG..EL.ENGISTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---MMR.HNEMIE	-----	-----	[131]
Dr.ar.GLO1	-----	ME..DA.ENGITILKA.QMEY	-----	-----	-----	-----	VH---R.R.NTEM.E	-----	-----	[131]
Dr.ar.GLO2	-----	ME..DA.ENGITILKA.QMEY	-----	-----	-----	-----	VH---R.R.NTEM.E	-----	-----	[131]
Dr.ar.GLO3	-----	ME..DA.ENGITILKAGQMEY	-----	-----	-----	-----	VH---R.R.NTEM.E	-----	-----	[131]
Dr.ar.GLO4	-----	ME..DA.ENGITILKA.QMEY	-----	-----	-----	-----	VH---R.R.NTEM.E	-----	-----	[131]
Me.ur.GLO1	-----	ME..DA.ENGITILKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---V.R.QNEMME	-----	-----	[131]
Me.ur.GLO2	-----	ME..DA.ENGITILKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---V.R.QNEMME	-----	-----	[131]

	210	220	230	240	250	260	270	280	290	300]
El.ci.GL01	-----MM	.DA	ENGITTLKAKQMEY	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEMME	---- [131]
El.ci.GL02	-----MM	.DA	ENGITTLKAKQMEY	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEMMEG	---- [131]
Is.in.GL01	-----MV	.EA	ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HSEMME	---- [131]
Is.in.GL02	-----MV	.EA	ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEMME	---- [131]
Is.in.GL03	-----MV	.EA	ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEMME	---- [131]
Is.in.GL04	-----VV	.EA	ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEMME	---- [131]
Is.in.GL05	-----MV	.EA	ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEMME	---- [131]
Pl.Mo.GL01	-----MV	.KA	ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEIME	---- [131]
Pl.Mo.GL02	-----MV	.KA	ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEIME	---- [131]
Pl.Mo.GL03	-----MV	.KA	ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEIME	---- [131]
Pl.Mo.GL04	-----MV	.EA	ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEMME	---- [131]
Pl.Mo.GL05	-----MV	.EA	ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEMME	---- [131]
Pl.Mo.GL06	-----MV	.EA	ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEMME	---- [131]
Pl.Mo.GL07	-----MV	.EA	ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEMME	---- [131]
Pl.Mo.GL08	-----MV	.EA	ENGITTPKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEIME	---- [131]
Pl.Mo.GL09	-----MV	.EA	ENGITTPKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEIME	---- [131]
Pl.Mo.GL010	-----MV	.EA	ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEMME	---- [131]
Pl.Mo.GL011	-----MV	.EA	ENGITTLKAKQVEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEIME	---- [131]
Pl.Mo.GL012	-----MV	.EA	ENGITTLKAKQVEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEMME	---- [131]
Pl.Mo.GL013	-----MV	.EA	ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEMME	---- [131]
Pl.Mo.GL014	-----MV	.EA	ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEMME	---- [131]
Pl.Mo.GL015	-----MV	.EA	ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEMME	---- [131]
Pl.Mo.GL016	-----MV	.EA	ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEMME	---- [131]
Pl.Mo.GL017	-----MV	.EA	ENGITTLKAKQMEF	-----	-----	-----	-----	VR---	MMR.HNEMME	---- [131]
Pl...At5g20240	-----MAV	.AIEHG	DKV.DHQMEI	-----	-----	-----	-----	LI---	SKRRNE.MMA	---- [155]
AP3...At3g54340	-----RR	.DEMENTF	LV.E.FKS	-----	-----	-----	-----	LGNO	ETTK.N.SQ.D	---- [159]
AG...At4g18960	-----R	.GR.ER	ITR.SK.E	-----	-----	-----	-----	LFSE	DYM.REVD.HN	---- [178]
AGL1.SHP1.At3g58780	-----K	.GR.EKGISRV	SK.E	-----	-----	-----	-----	LVAE	EYM.REME.H	---- [177]
AGL2.SEP1.At5g15800	-----EQ	.R...G...QV	SI.T.Y	-----	-----	-----	-----	LDQL	D.N.EQM.L	---- [163]
AGL3.SEP4.At2g03710	-----EH	.R.V.A.RQ	.ST.ARS	-----	-----	-----	-----	LDQL	D.KT.EEM.L	---- [163]
AGL4.SEP2.At3g02310	-----EQ	.R...G...QV	CI.T.Y	-----	-----	-----	-----	LDQL	D.G.EHI.LD	---- [163]
AGL5.SHP2.At2g42830	-----K	.SR.EKGISRV	SK.HEM	-----	-----	-----	-----	LVAE	EYM.RETE.N	---- [177]
AGL6...At2g45650	-----A	.R.EAA	TAT.Q.T.V	-----	-----	-----	-----	M.EMED	R.ERQ.GD	---- [161]
AGL7.AP1.At1g69120	-----Q	.TA	-----	-----	-----	-----	Y.NE.I	---- [163]
AGL8.FUL.At5g60910	-----S	.A	AI.S.S...A	-----	-----	-----	-----	F	...A.....D	---- [163]
AGL9.SEP3.At1g24260	-----ES	.R...S...Q	ALRT.F	-----	-----	-----	-----	LDQL	D.S.ERM.T	---- [165]
AGL10.CAL.At1g26310	-----Q	.ETAS	-----	-----	-----	-----	LNH	.R.E.EI	---- [165]
AGL11.STK.At4g09960	-----KQV	.NR.EKAISR	.SK	-----	-----	-----	-----	EIE	DN	---- [148]
AGL12...At1g71692	-----LL	.KH.EYWISQ	.SA.MDV	-----	-----	-----	-----	LQE	QS.RN.EGV.KN	---- [170]
AGL13...At3g61120	-----T	.R.EGA	SAT.KQ.T.V	-----	-----	-----	-----	M.QME	.RR.ERE.GD	---- [160]
AGL14...At4g11880	-----Q	.N...R...MK	.AK.Y	-----	-----	-----	-----	LR	ETEK.KE.ERN.IA	---- [162]
AGL15...At5g13790	-----S	.Q.YHA	ITV.E.B	-----	-----	-----	-----	LTNQL	SRL.EQRAEL	---- [155]
AGL16...At3g57230	-----N	.EL.RGV	MK.D.M	-----	-----	-----	-----	LI	E.QV.NREGNLVHQ	---- [161]
AGL17...At2g22630	-----I	.S.EM	.RG.MKRE.I	-----	-----	-----	-----	LTNE	K.TR.RNLVHH	---- [161]
AGL18...At3g57390	-----IS	.N.NE	.HSVVDQ.T.I	-----	-----	-----	-----	LLNQ	ERSRIQ.KAL	---- [108]
AGL19...At4g22950	-----Q	.N...R...SR	.AK.Y	-----	-----	-----	-----	LR	E.EK.KAEERN.VK	---- [161]
AGL20.SOC1.At2g45660	-----QI	.Q.EK	V.C.A.T.V	-----	-----	-----	-----	FK	Q.EQ.KQ.E.AA	---- [162]
AGL21...At4g37940	-----NS	.N.IEI	.RG.M.E	-----	-----	-----	-----	LTQE	Q.SQ.RNLHQ	---- [161]
AGL22.SVP.At2g22540	-----Q	.KA.ETG	TRVIET.SDK	-----	-----	-----	-----	IMSEGMQ.MD	---- [162]
AGL24...At4g24540	-----R	.KL.ESG	SRVSEK.GEC	-----	-----	-----	-----	VMSQ	FS.E.RGSE.VD	---- [162]
AGL25.FLC.At5g10140	-----VQ	.EH.ETA	SVT.AK.TE	-----	-----	-----	-----	LKLVEN	KE.E.M.K	---- [155]
AGL27.FLM.At1g77080	-----IS	.E.ETA	SVS.A.AE	-----	-----	-----	-----	M.Y	ES.KE	---- [122]
AGL30...At2g03060	-----GQ	.ISIRQ	.DQL.AH.M.D	-----	-----	-----	-----	GIQIPLEQ	QLQSMGWL.NSNTTINVT	---- [174]
AGL31...At5g65050	-----IS	.E.ETA	SVT.A.TE	-----	-----	-----	-----	MGEVKS	.T	---- [149]
AGL32.TT16.At5g23260	-----DG	.R.EH	VLKV.E	-----	-----	-----	-----	QQQLEN	SR.RRM.E	---- [161]
AGL42...At5g62165	-----EIDS	.QR.GKV	.E.A	-----	-----	-----	-----	FK	QLEK.KA.E.Q.L	---- [162]
AGL44.ANR1.At2g14210	-----D	.VT	.GV.LK.D	-----	-----	-----	-----	TNE	R.NR.GQII.K	---- [162]
AGL63...At1g31140	-----LSF	.LH.ES	.Q.A.A.SEP	-----	-----	-----	-----	MHQ	QQQQQTD	---- [156]
AGL65...At1g18750	-----DL	.ES.RK	IER.QIH.EHYRKNQLPIECATTQPHSGIQLPAMGGNSMGEAHSMSWLPNDHQQT.I	PG	-----	-----	-----	LSQD	QLSSYEASALQ.QQSMG	---- [205]
AGL66...At1g77980	-----YETC	.K.MDT	TRVNO.REHI	-----	-----	-----	-----	LM	LVKN.D.E.L.K	---- [162]
AGL68...At5g65080	-----ISM	.E.KSA	SV.A.TE	-----	-----	-----	-----	M	LVKTH.E.E.L.R	---- [155]
AGL69...At5g65070	-----KS	.E.KTA	SVT.A.TE	-----	-----	-----	-----	M	DMKS.ERE.L.I	---- [155]
AGL70...At5g65060	-----ISM	.E.ETA	SV.AK.TE	-----	-----	-----	-----	VQT	GH	---- [150]
AGL71...At5g51870	-----EIDT	.IEK	.RIV.S	-----	-----	-----	-----	YEDELQK	KA.ERE.KD	---- [163]
AGL72...At5g51860	-----SEIAT	.IEK	.HMV.L.AK	-----	-----	-----	-----	V	...A...E.E.K	---- [163]
AGL79...At3g30260	-----GM	.M.TA	.KT.S	-----	-----	-----	-----	QTEID	DFGMEMEQ.EMFSWV	---- [221]
AGL94...At1g69540	RCLAKKSDSYWTDVDNIDSVDV	.Q...S	RQ.AQ.YG	.ASMPQRQQQLMSSQCKN	-----	-----	-----	S	NHLSSYEASTMQPN	IG [202]
AGL104...At1g22130	-----YEVS	.K.LDT	T.VVQ.RDH	-----	-----	-----	-----	S	NHLSSYEASTMQPN	IG [202]

	410	420	430	440	450	460	470	480	490	
El.ci.SQUA1	----	FDQQHP-MSSMNIS-EIYPVMG	ENG	VGVGVGDGDG	-----SRH-----	-----	QNNNFSNS--	VIPSWMLDA*	-----	[232]
El.ci.SQUA2	----	[232]
El.ci.SQUA3	----	[232]
Me.ur.SQUA	----	HMVG--S.V.S----	VQ.ENGE.AG.--	ATP-----	-----	HQ.Q*	-----	-----	[213]
Is.in.SQUA1	----	HVQT-.G..T.-.L.----	----	AP.DSGE..G.GEAAR-----	-----	-----	HQ.....P--.M....	HHVDG*	-----	[230]
Is.in.SQUA2	----	HVQT-.G..T.-.L.----	----	AP.DSGE..G.GEAAR-----	-----	-----	HQ.....P--.M....	HHVDG*	-----	[230]
Is.in.SQUA3	----	HVQT-.G..T.-.L.----	----	AP.DSGE..G.GEAAR-----	-----	-----	HQ.....P--.M....	HHVDG*	-----	[230]
Vi.ro.SQUA1	----	N.AQTN.N.L....	-----	S.P.ENN.EVG.--	AIP-----	-----	RQ.HLP.---	L.P....	HHIDA*	[224]
Vi.ro.SQUA2	----	N.AQTN.N.L....	-----	S.P.ENN.EVG.--	AIP-----	-----	RQ.HLP.---	L.P....	HHIDA*	[224]
El.ci.SQUA4	----	L.LEQ.-L..L.-TG.T.EK-----	-----	E.EVGVI-----	-----	-----	RHR.QAS.PVITAP...	HMHGQHSHRATEM*	-----	[229]
Pl.Mo.SQUA	----	L.LEQ.-LT.LDNTSQT.EK-----	-----	QREVG-----	-----	-----	G.QVV.DNPVIAAP...	HMHG-----	EM*	[213]
Cl.tr.SQUA	----	LEQ.-S..W.L.T.TCQM*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[192]
Vi.ro.SQUA3	----	LEQ.-L.YL.V.-.T.QAR-----	-----	AEN..EVEAN-----	-----	-----	RHQDQPS.DV.MAP...	QYMHG*	-----	[224]
Sc.st.SQUA1	----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[145]
Le.ja.SQUA1	----	LNLGQ.-L.NESW.*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[185]
Le.ja.SQUA2	----	LNLGQ.-L.NESW.*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[160]
Le.ja.SQUA3	----	LNLGQ.-L.NERLVGF.EEENR-----	-----	TGIA.FEIH-----	-----	-----	IAHVIC*	-----	-----	[209]
Le.ja.SQUA4	----	LPPPP.-PFLAPPQLPTLNMG.WDIRRIVRSQKERAR.HSGFALFVPPGMLCCLRLHGMIMCE.KMLLCKSNMCD.LGLLLP*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[259]
El.ci.SQUA5	----	PPPPP.-PFM.APQYPCLNIG.G-----	-----	YNE.EAMEA.R-----	-----	-----	ELDLTLDLSLY.CH.GCFAA*	-----	-----	[225]
Dr.ar.SQUA1	----	PGFPQS-QYL.TSQIPCLNIG.-----	-----	GTUDEESEA.R-----	-----	-----	ELDLTLDLSLY.CH.GCFAA*	-----	-----	[231]
El.ci.SQUA6	----	PAPPQ.-QYL.ASQLPCLNIG.S-----	-----	GAYDEASEA.R-----	-----	-----	ELDLTLDLSLY.CH.GCFAA*	-----	-----	[231]
El.ci.SQUA7	----	PAPPQ.-QYL.ASQLPCLNIG.S-----	-----	GAYDEASEA.R-----	-----	-----	ELDLTLDLSLY.CH.GCFAA*	-----	-----	[231]
Dr.ar.SQUA2	----	STLP..PNLNDGSDRRNA-----	-----	AEE..GR..P-----	-----	-----	DLNS..P.V..NGINS*	-----	-----	[214]
Sc.st.SQUA2	----	SILPN.T-----	-----	-----	-----	-----	PSLIT--	WT*	-----	[165]
Is.in.AGL6	----	IQTSN-P.EIETEPFLQIYHHY.--	-----	LGBGSSVTR-RMHG-----	-----	-----	VDNNM.QG.T.*	-----	-----	[227]
Vi.ro.AGL2	----	QDGFHFLCEPTLQIGYQNDPITV-----	-----	AAAAGPSV-----	-----	-----	NNY.SG.LPG*	-----	-----	[221]
El.ci.AGL2	----	QADGFHFLDCEPTLQIGYQNDPITV-----	-----	AAAAGPSV-----	-----	-----	NNYMSG.LP*	-----	-----	[204]
Le.ja.AGL2	----	QHDGFYHPLDCEPTLQIGY--	-----	DPIT-----	-----	-----	VAAAGPSV-----	-----	-----	[220]
El.ci.AG	----	IV.SQ.FDARDYLVQVGLQQSDDYH-----	-----	RQ.QPSLQLV*	-----	-----	-----	-----	-----	[207]
Sc.st.AGL15	----	TSLRIGI.P.VVC.KRKMLKTDNTDTRKSAMVVD*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[216]
Le.ja.AGL17	----	SINNE-YILHVPTNL.LSQPQKQYETPKDVVKL.LQLQQ*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[217]
Dr.ar.FLC	----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[178]
Is.in.FLC1	----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[169]
Is.in.FLC2	----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[169]
El.ci.FLC1	----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[172]
El.ci.FLC2	----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[172]
Me.ur.STMADS11	----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[210]
Pl.Mo.DEF1	----	HHH.HP--.LHSGTGASDLTTYALLE*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[195]
Pl.Mo.DEF2	----	HHH.HP--.LHSGTGASDLTTYALLE*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[195]
Pl.Mo.DEF3	----	HHH.HP--.LHSGTGASDLTTYALLE*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[195]
Is.in.DEF	----	HNHHQH.HP--TLHSGTGASDLTTFALLE*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[212]
Pl.Mo.DEF4	----	HYPH.HP--.FHGGTGALDLTAFSLE*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[202]
Pl.Mo.DEF5	----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[122]
El.ci.DEF	----	HHH.HP--.LHSGTGASDLTTYALLE*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[199]
Dr.ar.DEF	----	PHHHHH.HP--.LHSGTGASDLTTYALLE*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[225]
Sc.st.DEF	----	HHHH.HP--.LHSG--GASDLTTFALLE*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[213]
Vi.ro.DEF	----	HHHH.QP--.LHSGTGASDLTTFALLE*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[210]
Le.ja.DEF	----	HHHH.HP--.LHSG--ASDLTTFALLE*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[213]
Cl.tr.GLO1	----	YEA.-QMPFGRVQPMQPNLQERF*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[188]
Cl.tr.GLO2	----	YEA.-QMPFGRVQPMQPNLQERF*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[190]
Cl.tr.GLO3	----	YEA.-QMPFGRVQPMQPNLQERF*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[190]
Cl.tr.GLO4	----	YEA.-QMPFGRVQPMQPNLQERF*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[190]
Cl.tr.GLO5	----	YEA.-QMPFGRVQPMQPNLQERF*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[190]
Sc.st.GLO1	----	Y.AH-QMPFAFRVQPMQPNLQERF*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[190]
Sc.st.GLO2	----	Y.AH-QMPFAFRVQPMQPNLQERF*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[190]
Sc.st.GLO3	----	Y.AH-QMPFAFRVQPMQPNLQERF*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[190]
Sc.st.GLO4	----	Y.AH-QMPFAFRVQPMQPNLQERF*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[190]
Le.ja.GLO1	----	YEAH-QIPF.YRVQPMQPNLHDFR*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[190]
Le.ja.GLO2	----	YEAH-QIPF.YRVQPMQPNLHDFR*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[190]
Le.ja.GLO3	----	YEAH-QIPF.YRVQPMQPNLHDFR*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[190]
Le.ja.GLO4	----	YEAH-QIPF.YRVQPMQPNLHDFR*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[190]
Vi.ro.GLO1	----	YEAH-QMPFAFRVQPMQPNLQERF*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[190]
Vi.ro.GLO2	----	YEAH-QMPFAFRVQPMQPNLQERF*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[190]
Dr.ar.GLO1	----	YEAH-QTPFAFRVQPMQPNLQERF*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[190]
Dr.ar.GLO2	----	YEAH-QMPFAFRVQPMQPNLQERF*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[190]
Dr.ar.GLO3	----	YEAH-QMPFAFRVQPMQPNLQERF*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[190]
Dr.ar.GLO4	----	YEAH-QMPFAFRVQPMQPNLQERF*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[190]
Me.ur.GLO1	----	YEAHQMPFAFRVQPMQPNLQERF*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[191]
Me.ur.GLO2	----	YEAHQMPFAFRVQPMQPNLQERF*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	[191]

	410	420	430	440	450	460	470	480	490	
[.]
[.]
El.ci.GL01	----	YEAQQMPF	FRVQPMQPNLQERF*	-----						[192]
El.ci.GL02	----	YEAQQMPF	FRVQPMQPNLQERF*	-----						[192]
Is.in.GL01	----	YEAH-QMPF	FRVQPMQPNLQERF*	-----						[190]
Is.in.GL02	----	YEAH-QMPF	FRVQPMQPNLQERF*	-----						[190]
Is.in.GL03	----	YEAH-QMPF	FRVQPMQPNLQERF*	-----						[190]
Is.in.GL04	----	YEAH-QMPF	FRVQPMQPNLQERF*	-----						[190]
Is.in.GL05	----	YEAH-QMPF	FRVQPMQPNLQERF*	-----						[190]
P1.Mo.GL01	----	YEAH-QMPF	FRVQPMQPNLQELLPDNL*	-----						[197]
P1.Mo.GL02	----	YEAH-QMPF	FRVQPMQPNLQELLPDNL*	-----						[197]
P1.Mo.GL03	----	YEAH-QMPF	FRVQPMQPNLQELLPDNL*	-----						[197]
P1.Mo.GL04	----	YEAH-QMPF	FRVQPMQPNLQERF*	-----						[195]
P1.Mo.GL05	----	YEAH-QMPF	FRVQPMQPNLQERF*	-----						[195]
P1.Mo.GL06	----	YEAH-QMPF	FRVQPMQPNLQERF*	-----						[195]
P1.Mo.GL07	----	YEAH-QMPF	FRVQPMQPNLQERF*	-----						[195]
P1.Mo.GL08	----	YEAH-QMPF	FRVQPMQPNLQELLPDNL*	-----						[197]
P1.Mo.GL09	----	YEAH-QMPF	FRVQPMQPNLQELLPDNL*	-----						[197]
P1.Mo.GL010	----	YEAH-QMPF	FRVQPMQPNLQERF*	-----						[195]
P1.Mo.GL011	----	YEAH-QMPF	FRVQPMQPNLQELLPDNL*	-----						[197]
P1.Mo.GL012	----	YEAH-QMPF	FRVQPMQPNLQERF*	-----						[195]
P1.Mo.GL013	----	YEAH-QMPF	FRVQPMQPNLQERF*	-----						[195]
P1.Mo.GL014	----	YEAH-QMPF	FRVQPMQPNLQERF*	-----						[194]
P1.Mo.GL015	----	YEAH-QMP	FRVQPMQPNLQERF*	-----						[195]
P1.Mo.GL016	----	YEAH-QMP	FRVQPMRPNLQERF*	-----						[195]
P1.Mo.GL017	----	YEAH-QMP	FRVQPMQPNLQERF*	-----						[195]
PI...At5g20240	----	FGYRVQPI	QPNLQEKIMSL.ID*	-----						[209]
AP3...At3g54340	----	HHHYYPNH	HGLHAP-SASDII TFHLL*	-----						[233]
AG...At4g18960	----	QT.SQ.FD	RNYFQVAALQPNHHYSSA.RQ.QTALQLV*	-----						[253]
AGL1.SHP1.At3g58780	----	H.SQHYN-RNY	PVNLEPNQQFS---GQ.QPPLQLV*	-----						[249]
AGL2.SEP1.At5g15800	----	AQS.GLYQPLE	CNPTLQMGYDNPVCSEQITATTAQAQGG	-----				NGY..G...*		[252]
AGL3.SEP4.At2g03710	----	IGIFYRKLK	KPFV.*	-----				NGY..G...*		[188]
AGL4.SEP2.At3g02310	----	AHS.GLYQ.LEC	DPTLQIGYSHPCSEQMAVTVQ.QSQG	-----				NGY..G...*		[251]
AGL5.SHP2.At2g42830	----	SH.SGQYN-RNY	AVNLEPNQNSS---NQ.QPPLQLV*	-----						[247]
AGL6...At2g45650	----	PSHPN-VLDCN	TEPFLQIGFQQHY.QGEGSSVKSINVAG	-----				ETNFVQC.V.*		[253]
AGL7.AP1.At1g69120	----	HQI...YMLSHQ	SPFLNMG.L---YQED.PMAM.R	-----				.DLELTLEPVYCN.GCFAA*		[257]
AGL8.FUL.At5g60910	----	VLLPQYCVT	SRDG-----F.ERVG.ENGGA	-----				SSLTEP...LL.A...RPTTNE*		[243]
AGL9.SEP3.At1g24260	----	QHS.AFPQLECE	PLQIGY.QQDG-----M.AGPSV	-----				NNYMLG.LPYDINSI*		[251]
AGL10.CAL.At1g26310	----	QHP.L-YMIAH	QTSPLNMG.L---YQEE.QTAM.R	-----				.LDLTLEP.YNY-.GCYAA*		[256]
AGL11.STK.At4g09960	----	ALASRNFYAHS	IMTAGSGGN.GSYS---DP.KKILHLG*	-----						[217]
AGL12...At1g71692	----	DANFVAMTE	NIYSYPLTMPSEIFQ*	-----						[212]
AGL13...At3g61120	----	STH.NYISDCN	LGYFLQIGFQQHY-EQEGSSVTKSNA.SD	-----				AETNFVQ*		[245]
AGL14...At4g11880	----	DIDDNEMEV	VDLFIGPPETRHFKKFPSPN*	-----						[222]
AGL15...At5g13790	----	KCSLQNTD	.DTTLQLGLPGEAHDRTNE.ERESPSSD.VTTNTSSETAERGDQSSLSANSPEAKRQRFV*	-----						[269]
AGL16...At3g57230	----	GIDMR-DT	NEHVHLQLSQPQH-DHETHSKAIQLNYF.FIA*	-----						[241]
AGL17...At2g22630	----	ELVDVAVY	.HAQVRLQLSQPEQSHYKTSNS*	-----						[228]
AGL18...At3g57390	----	TSLQLGL	.STGYCTKRKKPKIEL.CDNS.SQVAD*	-----						[196]
AGL19...At4g22950	----	NIDDN-MEVET	GLFIGPPETRQSKKFPSPN*	-----						[220]
AGL20.SOC1.At2g45660	----	EESSPSSVET	QLFIGLPCSSRK*	-----						[215]
AGL21...At4g37940	----	EVAVADDE	.HTQ.RLQLSQPEHSDYDTPPRANE*	-----						[229]
AGL22.SVP.At2g22540	----	TSRLRLG	LPY-GG*	-----						[241]
AGL24...At4g24540	----	TSLKLGL	PS-WE*	-----						[221]
AGL25.FLC.At5g10140	----	DNLPV	TLPLLM*	-----						[197]
AGL27.FLM.At1g77080	----	HNDMNH	.QTLPPPPLPLPLPHAQVYIPMNQREYHMN.FFEAPPPDSSAYNDNTNQTRFGSSSSSLPCS.I.MFDEYLF.QVTKTKLSQRF*	-----						[142]
AGL30...At2g03060	----	NKVRETL	PLLK*	-----						[338]
AGL31...At5g65050	----	PNSVLQ	LATLTPSEIDPT.NLQLAQ-----PNLQNDPTAQND*	-----						[253]
AGL42...At5g62165	----	KVIDLNL	EVETDLFIGLPPNRNC*	-----						[211]
AGL44.ANR1.At2g14210	----	PISNG-TTYA	PPQLQLIQLQPAPREK---SIRL.LQLS*	-----						[235]
AGL63...At1g31140	----	ANEGVPP	FLRWGTHRRSSPP*	-----						[214]
AGL65...At1g18750	----	IKSEMELN	LQQQQQQQQQDPSMYDPMANNNG.CFQIPHQDSMFVNDHHHHHHHHQ---WVPD.MFGQTSYNQCVVTFPPLELSR*	-----						[390]
AGL66...At1g77980	----	FSTLF.P	.QHQGLVVDPNIEEIE-----IPVMKKDAQADHEVSDYDIRMPQLSSQ*	-----						[333]
AGL68...At5g65080	----	HSPPET	LLPK*	-----						[206]
AGL69...At5g65070	----	NKPPET	LLPK*	-----						[201]
AGL70...At5g65060	----	NKVPET	LSLLK*	-----						[197]
AGL71...At5g51870	----	K-----	EDVETDLFIGFLKNR*	-----						[173]
AGL72...At5g51860	----	K-----	EDVETDLFIGFLKNR*	-----						[212]
AGL79...At3g30260	----	ESP.ELRRTI	SPPPPLSSGD---TSQR..V.EVAAG-----TLIRRTNATL.H..PQLTGE*	-----						[250]
AGL94...At1g69540	----	FLNDQK	LQLAEMNLLG.PAD.Y.SQLEASYKPOI.GKNNGASSETLPYAVFDDPLYFVWNNGLFIIHLFSKLCYVW.CFA.CF*	-----						[379]
AGL104...At1g22130	----	SALFAS	.QQH-EGVGSPIEMMPAQSSDIP.VTAETQVDHEVSDYETKVPQLSSQ*	-----						[336]