

خانواده ژن Aux/IAA در گیاهان: ساختار مولکولی، تنظیم و عملکرد

چکیده

اکسین نقش مهمی در پاسخ های سلولی و رشدی گیاهان در طول عمر خود ایفا می کند. گیاهان سریعاً قادر به پاسخ به تغییرات در سطوح اکسین هستند و این پاسخ ها شامل چندین دسته اصلی از ژن های حساس به اکسین از جمله اکسین / اندول -3 اسیدهای اسید (Aux / IAA)، خانواده فاکتور پاسخ اکسین، RNA اکسین کوچک تنظیم نشده (SAUR) و خانواده حساس به اکسین GH3 (Gretchen Hagen3) می باشند. پروتئین های Aux/IAA پروتئین های هسته ای کوتاه عمر می باشند که شامل چندین حوزه یا دامنه حفاظت شده هستند که توسط خانواده پاسخ ژن اولیه اکسین کد گذاری می شوند. این پروتئین ها دامنه های خاصی دارند که با ARF ها برهمکنش دارند و مانع از رونویسی ژن های فعال ARF ها می شوند. مطالعات مولکولی نشان داده است که اعضای خانواده Aux / IAA می توانند دایمر های متنوعی با ARF ها را برای تنظیم ژن ها به روش های مختلف تشکیل دهند. تجزیه و تحلیل عملکردی اعضای خانواده Aux / IAA نشان داده است که آنها نقش های مختلفی در توسعه گیاهان مانند رشد ریشه، رشد ساقه و رسیدن میوه دارند. در این بررسی، به تازگی کشف شده در مورد مشخصات مولکولی، مقررات، و پروتئین پروتئین برهمکنش پروتئین Aux / IAA مورد بحث قرار گرفته است. این جزئیات بینش جدیدی را در مورد مولکولی عملکرد Aux / IAA در پروسه های رشد گیاه فراهم می کند.

کلمات کلیدی: اکسین، خانواده ژن Aux / IAA، تنظیم، عملکرد

1-مقدمه

در گیاهان، بسیاری از فرایندهای تکاملی، از قبیل تشکیل بافت آوندی، ایجاد ریشه اتخاذ، پاسخهای تروپیستیک، غالبیت راسی، و رشد گل و میوه، به طور دقیق توسط اکسین تنظیم شده است. اکسین نیز بر فرآیندهای سلولی مانند تقسیم سلولی، بزرگ شدن و تمایز تأثیر می گذارد. [1-4]. [تغییرات مکانی و مکانی دینامیکی در سطوح

اکسین می تواند به طور دقیق و سریع به برنامه ریزی ژن منجر شود که نیازمند واکنش زودهنگام اکسین، مانند خانواده اکسین/ ایندول 3- استیک اسید (Aux / IAA)، فاکتور پاسخ اکسین (SAUR) RNA (ARF) کوچک شده با اکسین (SAUR)، آمینوسیکل پروپان 1-کربوکسیلیک اسید سنتاز (ACS)، گلوکاتایون-S ترانسفراز مانند 4 / GH2 و خانواده هژن 33 [GH3]، است. در میان این ژن ها، اعضای خانواده Aux / IAA به عنوان پروتئین های هسته ای کوتاه مدت شناخته شده اند که نقش مهمی در سرکوب سطوح بیان ژن های فعال ARF ها ایفا می کنند (7-8) همچنین نشان داده شده است که تنظیم رونویسی شده توسط اکسین منحصر به عملکرد Aux / IAA وابسته است (9) پروتئین های Aux / IAA برای اتصال به ARF ها پیشنهاد شده اند و از عدم فعال شدن ژن های واکنش اکسین در غیاب اکسین جلوگیری می کنند. در سطوح بالای اکسین، این پروتئین ها می توانند با ارتباط با گیرنده های AUXIN (TIR1 / AFB) و سپس از طریق پروتئازوم 26 [10-12] S تخریب شوند. ARF های منتشر شده بیان عبارات ژن های واکنش اکسین را تنظیم می کنند (10)

ترکیبات مختلف پروتئینی TIR1 / AFB-AUX / IAA معمولا دارای وابستگی متفاوتی به اکسین هستند و سطوح اکسین در بافت های مختلف و فازهای رشد متفاوت است که منجر به اثرات متمایز کننده اکسین می شود (9،11،13،14) بنابراین، تغییر دینامیکی فضایی و زمانی در سطوح اکسین می تواند به صورت سیگنالینگ مجدد برنامه ریزی ژنی تبدیل شود، در نتیجه تنظیم فرآیندهای رشد و رشد گیاه به روش دقیق را به دنبال دارد.

در دو دهه گذشته جهش در ژنهای Aux / IAA در آرابتیدوپسیز به شدت مورد مطالعه قرار گرفته است و این مطالعات نشان داده است که اعضای این خانواده در فرآیند رشد و رشد گیاهان متمایز هستند [15-18]. تا به امروز، 29 عضو خانواده Aux / IAA در آرابتیدوپسیز جدا شده اند [18-20]. در همین حال، بسیاری از ژنهای نامزد که به طور بالقوه ثبات پروتئین Aux / IAA را تنظیم می کنند نیز شناسایی شده اند [21،22]. قابل توجه است که تعداد زیادی از اعضای خانواده Aux / IAA نیز در سایر گیاهان از جمله اکالیپتوس گرنديس، لاکوپرسیکون *Oryza sativa* [23-29] و *Zea mays*. *Populus trichocarpa*. *Cucumis sativus*. *Solanum* شناسایی شده است. به تازگی، از طریق روش ترکیبی از روش های فیزیولوژیکی، ژنتیکی، مولکولی و بیوشیمیایی، به

طور فزاینده اطلاعات جدیدی در مورد مکانیسم های Aux / IAA در تنظیم ترشح سیگنال اکسین و تخریب اکسین به دست آمده است و این اطلاعات فرصت های ارزشمند برای روشن ساختن توسعه فرآیندهای تنظیم شده توسط سیگنالینگ اکسین در گیاهان. در این بررسی، پیشرفت های اخیر در نقش Aux / IAA در تنظیم رشد و پیشرفت گیاه، و همچنین بینش های جهانی و جدیدی در زمینه مکانیسم های مولکولی این فرآیند، ارائه شده است.

2. شناسایی، تکثیر ژن، و ساختار مولکولی پروتئین Aux / IAA در گیاهان

اولین ژنهای جدا شده Aux / IAA ژنهای PS-IAA4 / 5 و PS-IAA6 از نخود بود [30،31]. [پس از آن، 14 ژن Aux / IAA از آرابییدوپسیز بر اساس همولوگ ها به PS-IAA4 / 5 و [6] PS-IAA6 جدا شدند. با ظهور توالی ژنوم، خانواده ژن IAA / Aux در 30 گونه گیاهی با استفاده از تجزیه و تحلیل ژنوم، از جمله 29 ژن آرابییدوپسیز، 55 از Brassica rapa، 26 از مرکبات، 26 از Eucalyptus gr. و 26 از Solanum lycopersicum، شناسایی شده است. 26 از Solanum tuberosum، 26 از Vitis vinifera و 35 از Populus (trichocarpa جدول 1) (32،26،24،23،19-35) در میان این گونه ها، بزرگترین خانواده ژن Aux / IAA (119 عضو) در ژنوم Brassica napus دیده می شود، که عمدتاً به علت تکثیر در زیرگومن های مختلف است (36). علاوه بر این، نسبت زیادی از ژنهای Aux / IAA از حوادث تکثیر ژن در طی تکامل تولید شده است، مانند تکثیر سگمنتال، تکرار دوطرفه یا هر دو (29،37) به عنوان مثال، 76٪ و 90٪ از ژنهای Aux / IAA به طور نسبی در ژنوم آرابییدوپسیز و گلیسین تکرار شدند (29،37) جالب اینکه فقط 6٪ (2 از 31) ژن Aux / IAA در Picea [29] abies همبستگی داشتند، حتی اگر این گونه چندین بار کپی شده باشد (38). وقایع تکثیر خانواده ژن Aux / IAA به نظر می رسد که با تکثیر کامل ژنوم (WGD) همخوانی دارد (29،37). به عنوان مثال، دو رویداد WGD و یک تک تجمع کل ژن (WGT) در ژنوم گلیسین حداکثر یافت شده است، اما هیچ رویداد WGD در طی تکامل ژن Picea abies مشاهده نشد. [37-39] در مقایسه با گیاهان مرتبه بالاتر، ژنهای Aux / IAA کمتر یا کمتر در گیاهان پایین تر مانند Chlamydomonas reinhardtii (0)، Marchantia polymorpha (1)، Physcomitrella patens (3) [29] و Selaginella moellendorffii (9) [42-40] بنابرین، اعضای ژن

گسترش یافته Aux / IAA در گیاهان خشک، کارکرد افزایشی را ایجاد می کنند و ممکن است با تابع های جدید مرتبط با سازگاری با تغییرات محیطی همراه باشند. (43،45).

جدول 1: شناسایی خانواده ژنوم پروتئین Aux / IAA در 32 گونه گیاهی.

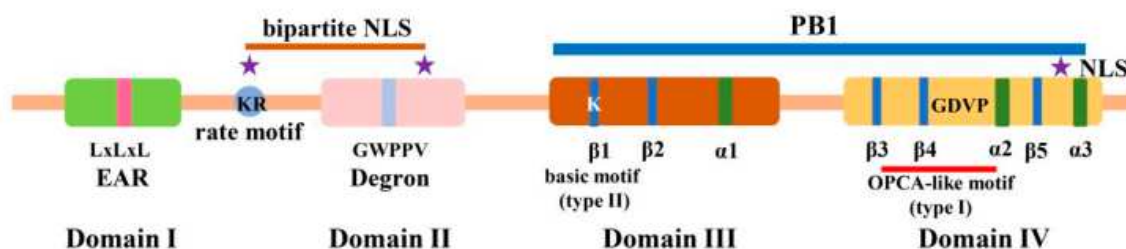
منبع	تعداد پروتئین کامل	تعداد پروتئین کوتاه	تعداد پروتئین	گونه
[29]	8 (50%)	8 (50%)	16	<i>Amborella trichopoda</i>
[19]	18 (62%)	11 (38%)	29	<i>Arabidopsis thaliana</i>
[29]	19 (70%)	8 (30%)	27	<i>Brachypodium distachyon</i>
[46]	37 (67%)	18 (33%)	55	<i>Brassica rapa</i>
[36]	44 (37%)	75 (63%)	119	<i>Brassica napus</i>
[47]	10 (56%)	8 (44%)	18	<i>Carica papaya</i>
[37]	12 (55%)	10 (45%)	22	<i>Cicer arietinum</i>
[33]	23 (88%)	3 (12%)	26	Citrus
[25]	18 (67%)	9 (33%)	27	<i>Cucumis sativus</i>
[23]	17 (65%)	9 (35%)	26	<i>Eucalyptus grandis</i>
[37]	41 (65%)	22 (35%)	63	<i>Glycine max</i>
[29]	30 (68%)	14 (32%)	44	<i>Gossypium raimondii</i>
[41,42]	1 (100%)	-	1	<i>Marchantia polymorpha</i>
[48]	11 (65%)	6 (35%)	17	<i>Medicago truncatula</i>
[28]	26 (84%)	5 (16%)	31	<i>Oryza sativa</i>
[40]	-	-	16	<i>Petunia hybrida</i>
[29]	8 (50%)	8 (50%)	16	<i>Phalaenopsis equestris</i>
[29]	2 (67%)	1 (33%)	3	<i>Physcomitrella patens</i>
[29]	8 (26%)	23 (74%)	31	<i>Picea abies</i>
[26]	24 (69%)	11 (31%)	35	<i>Populus trichocarpa</i>
[29]	16 (67%)	8 (33%)	24	<i>Prunus persica</i>
[29]	13 (62%)	8 (38%)	21	<i>Ricinus communis</i>
[40]	2 (22%)	7 (77%)	9	<i>Selaginella moellendorffii</i>
[24]	23 (88%)	3 (12%)	26	<i>Solanum lycopersicum</i>
[40]	-	-	16	<i>Solanum melongena</i>
[34]	21 (81%)	5 (19%)	26	<i>Solanum tuberosum</i>
[49]	24 (92%)	2 (8%)	26	<i>Sorghum bicolor</i>
[50]	50 (60%)	34 (40%)	84	<i>Triticum aestivum</i>
[50]	-	-	27	<i>Triticum urartu</i>
[29]	18 (72%)	7 (28%)	25	<i>Utricularia gibba</i>
[35]	26 (100%)	0 (0%)	26	<i>Vitis vinifera</i>
[27]	24 (71%)	10 (29%)	34	<i>Zea mays</i>

Tarjomefa.Com

مطالعات بیوانفورماتیک و مولکولی اکثر پروتئین های Aux / IAA را ترجیح می دهند تا نشان دهند که آنها معمولا دارای چهار دامنه مشخصه ذخیره شده: دومین I، II، III، و IV (شکل 1) [51]. دامنه I به عنوان یک حوزه سرکوبگر شناخته شده است که عامل مواجهه با آمفیفیلی آمفیفیلی (LARGE)، LxLxL است که می تواند مجتمع مجاز co-repressor (TPL) را استخدام کند [52]. دامنه دوم دگرون اکسین با یک "GWPPV" حفظ شده است که می تواند به طور مستقیم با SCFTIR1 ارتباط برقرار کند و نقش مهمی در گردش پروتئین ها دارد [32،53]. دامنه دوم همچنین دارای یک سیگنال محلی سازی هسته ای ساختاری دو طرفه (NLS) با KRK دوتایی پایه غیر مؤثر است [6]. [اخیرا، یک موتیف حاوی لیزین-آرژینین (KR) که بین موتیف ERF-EAR و دومین II قرار گرفته است، به

عنوان یک انگیزه نرخی شناخته شده است که در تنظیم جریان پروتئین [54] Aux / IAA ، [55] کمک می کند. اخیراً، نقاط انعطاف پذیر با برخی از باقی مانده های خاص لیزین در مناطق فلانکینگ شناخته شده است، که به طور نزدیک با تنظیم متصل توسط TIR1 شناخته شده است [56]. دامنه III حاوی یک $\beta\alpha\alpha$ داروی آمفیفاتیک با ساختار و عملکرد مشابه موتیف تشخیص DNA در رگولاتورهای Arc و [7] MetJ ، [57] است. مطالعات بیشتری تأیید کرد که نقش $\beta\alpha\alpha$ در حالت homo- و هترو دیمریزاسیون با پروتئین Aux / IAA و [51] ARF ، [57] ، [58]. دامنه IV شامل یک منطقه اسیدی و نوع SV40 نوع [59] NLS (PKKKRKV) می باشد. علاوه بر این، یک موتیف "GDVP" حفظ شده بین $\beta 4$ و $\alpha 2$ در دومین IV ممکن است به برهمکنش الکترواستاتیکی پروتئین کمک کند (59).

دامنه III و IV یعنی دومین (III / IV) همولوگ با دامنه دیمریزاسیون ترمینال کاربوکسی (CTD) را در پروتئین ARF به اشتراک می گذارد، که در تنظیم فعالیت های ARF با برهمکنش با پروتئین های خانواده Aux / IAA و ARF از طریق نوع Phox I / II و Bem1p (PB1) پروتئین-پروتئین متقابل دامنه [58]، [51-60]. دامنه I Type I PB1 / II دو عنصر اسیدی (Type I) و موتیف اساسی (Type II) را به اشتراک می گذارند و موتیف Type I شامل موتیف [Dx (D / E) GDx8 E / D] ، موزای Phox و Cdc و موتیف دامنه متقابل پروتئین آنیپیک پروتئین کیناز [59] ، [61]. این نقاط شناسایی، مکان های اتصال فیزیکی را برای تنظیم مسیر سیگنالینگ اکسین فراهم می کنند.



شکل 1: معماری دامنه پروتئین Aux / IAA کانونی. پروتئین Aux / IAA کانونی شامل چهار دامنه معمولی یعنی دومین I-IV است. دامنه I حاوی لوتی "LXLXL" است که به عنوان گیرنده واکنش اتیلین (ERF) مرتبط با سرکوب آمفیفیلی (EAR) شناخته می شود. بین دامنه I و II، یک موتیف "KR" محافظت شده به عنوان انگیزه نرخی شناسایی شد و یک سیگنال محلی سازی هسته ای دو طرفه (NLS) بین مولفه KR و دومین II قرار گرفت. نقاشی

"GWPPV" در دومین II یک دگرون است که کنترل گردش خون پروتئین Aux / IAA را دارد. دامنه سوم و چهارم با هم به نوع Phox II / I و Bem1p (PB1) دامنه می شود. دامنه سوم شامل $\beta 1$ ، $\beta 2$ و $\alpha 1$ است و باقی مانده "K" حفظ شده در $\beta 1$ به عنوان یک انگیزه پایه نوع PB1 II شناخته شده است. دامنه IV حاوی سه- β ورق ($\beta 3$ - $\beta 5$) و دو α -helices ($\alpha 2$) و $\alpha 3$ می باشد. یکی از نقاط OPCA در این حوزه، چهره دیگر دامنه ePB1 را تشکیل می دهد و یک موتیف "GDVP" حفظ شده بین $\beta 4$ و $\alpha 2$ ممکن است باعث ایجاد برهمکنشات الکترواستاتیک شود. یکی دیگر از NLS ها نیز در این دامنه مشاهده شد.

اگرچه بیشتر پروتئینهای Aux / IAA دارای چهار دامنه معمولی هستند، تعداد قابل توجهی از پروتئین Aux / IAA کوتاه شده نیز در گونه های گیاهی مختلف یافت شده است (جدول 1). (به عنوان مثال، دو پروتئین Aux / IAA AtIAA29 و AtIAA33 در آرابیدوپسیز، سه پروتئین Aux / IAA (SlIAA13) ، SlIAA16 و SlIAA20 در گوجه فرنگی و پنج پروتئین Aux / IAA (StIAA13) ، StIAA15 ، StIAA16 ، StIAA18 و StIAA20) در عدم وجود سبب زمینی دامنه های I و II [29] ، [34] در همین حال، برخی از پروتئین های کوتاه شده بدون دامنه III یا IV شناسایی شده اند، مانند CplAA11 ، CplAA19 ، CplAA27 و CplAA31 از Carica papaya [47]. علاوه بر این، بخش بزرگی از پروتئین های Aux / IAA کوتاه شده در Amborella trichopoda ، Cicer arietinum ، Phalaenopsis equestris ، Picea abies ، Selaginella moellendorffii و Triticum aestivum (جدول 1) یافت شده است. علاوه بر فقدان برخی از حوزه های ضروری، تکثیر دوطرفه دوم دامنه (منحصراً در PoptrIAA7.1 یک همولوگ از آرابیدوپسیز (IAA7) شناسایی شد و تنها در گونه Populus حفظ شد (26) به طور کلی، تغییرات در این حوزه ها ممکن است به توابع متنوع مسیر مسير سيگنالینگ اکسین کمک کند، که این امر باعث تسهیل نقش های متعدد Aux / IAA در پاسخ به تغییرات محیط زیست در گیاهان می شود.

3. برهمکنش پروتئین Aux / IAA در گیاهان

گیاهان می توانند به شیوه ای دقیق و سریع به سیگنالینگ اکسین حساس و پاسخ دهند و این پاسخ شامل یک گروه از ژن هایی به نام ژن های پاسخ زود هنگام اکسین می شود. [44] پروتئین Aux / IAA به عنوان پروتئین پاسخ

اولیه اکسین شناخته شده است و از طریق برقراری ارتباط با پروتئین ARF به عنوان رگولاتورهای رونویسی [7,9,62] در سیگنالینگ اکسین شرکت می کنند. عملکرد پروتئین Aux / IAA در سیگنالینگ اکسین به خوبی خلاصه شده است [63,64]. [به طور خلاصه، Aux / IAA و ARF دارای همان نوع PB1 / II / I در همولوگ های خود هستند، دامنه III / IV و دامنه نوع PB1 / II / I دارای دو بار مثبت و منفی است که باعث می شود هومو - و هترو دیمیرزاسیون Aux / IAA و ARF از طریق برهمکنشات الکترواستاتیک [58,61,65,66]. در سطوح پایین اکسین، پروتئینهای Aux / IAA به طور مستقیم با پروتئین ARF دیمیرزه می شوند تا از برهمکنش فیزیکی آنها با مجتمع های آغازین رونویسی جلوگیری کنند و مشارکتکنندگان TPL / TPR را در دامنه EAR استخدام کنند (52,67). پروتئین های TPL / TPR استخدام با هیستون دیازتیللاس ها برای ایجاد تراکم کروماتین ارتباط برقرار می کنند [52]. در سطوح بالای اکسین، پروتئین Aux / IAA همراه با پروتئین TIR1 / AFB بوسیله اکسین به ارمغان می آورد. جعبه F در پروتئین TIR1 / AFB می تواند توسط مجموعه SCF نوع ubiquitin پروتئین لیگاز شناخته شده و پس از آن، پروتئین Aux / IAA پلی توسط پروتئین SCF و تجزیه شده از طریق پروتئولیتیک پروتئازم S26 مسیر [12,63,64] بعد از آن، پروتئین های ARF منتشر شده ممکن است NONFERMENTING (SWI / SNF SWITCH / SUCROSE) را برای اصلاح کروماتین به حالت فعال کرده و به عناصر Cis-Element DNA (DNA AuxRES) و اکنش اکسین (AuxRES) بسپارند تا تغییرات در ژن پاسخ واکسن مورد نظرشان را در رونویسی سطح [5,62]. بر اساس این مکانیزم، سیگنالینگ اکسین می تواند تغییرات در سطوح بیان ژن را ایجاد کند.

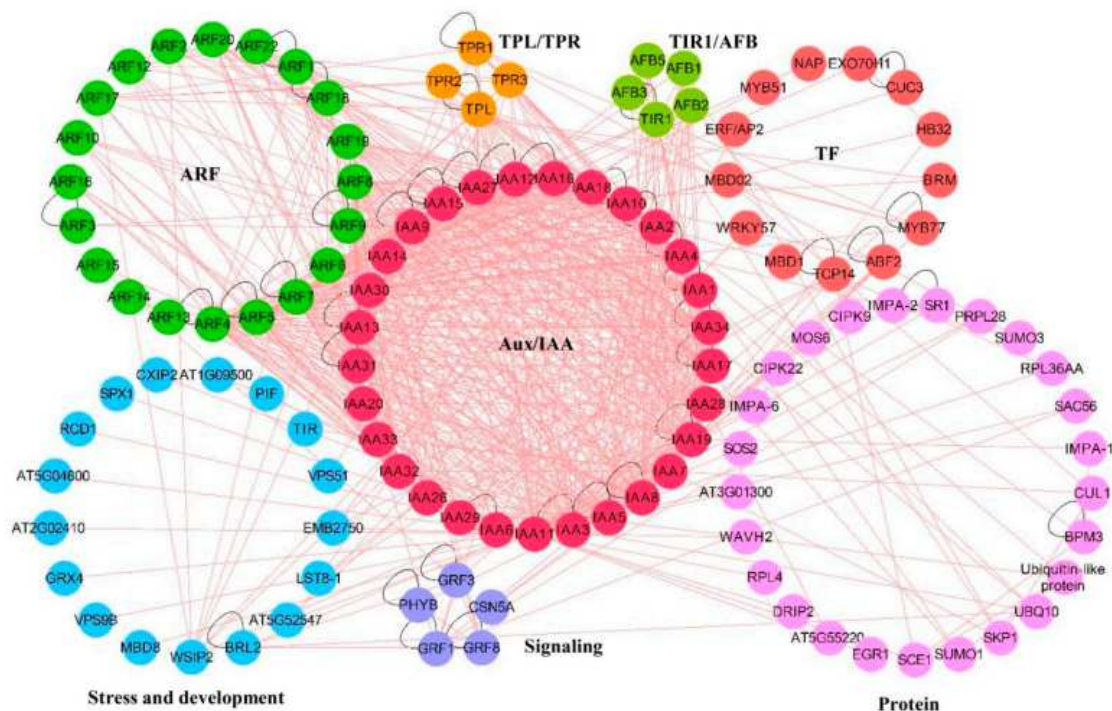
برهمکنش و تنظیم پروتئین های Aux / IAA با ساختار مدولار آنها در ارتباط است. دامنه های I و II به واسطه نقش آنها در تثبیت پروتئین Aux / IAA شناخته شده اند و دومین II حاوی توالی ژن GWPP هسته هسته ای است که محل اتصال هسته با پروتئین TIR / AFB و اکسین است [68]. ساختارهای کریستال نشان داده اند که دامنه تکرار غنی از لوسین (LRR) پروتئین TIR / AFB می تواند جیب متصل کننده اکسین را تشکیل دهد که اجازه می دهد اکسین به پایین در لنگر قرار گیرد و موم "GWPP" آن را در چسب "degren Aux / IAA"

پروتئین ها و اشغال بقیه قسمت این جیب [12]. بنابراین، حتی جهش های تک نقطه ای در منطقه دگرگون، وابستگی به پروتئین TIR / AFB را کاهش می دهند و مانع از تجزیه پروتئین Aux / IAA می شوند [69]. علاوه بر این، موتیف میزان حفظ شده، KR همچنین گردش پروتئین Aux / IAA را تسهیل می کند، و گیاهان بدون این ماتریس میزان پاسخ فنوتیپ های پاسخ غیر حساس به اکسین مشابه با گیاهان با جهش های degran را نشان می دهد [54]. شواهد اخیر نشان داد که اکسین می تواند تخریب مداخله پروتئازوم S26 ابیکوینات / Aux IAA را با تغییر مجدد پروتئازوم تنظیم کننده (PTRE1) از هسته به غشای پلاسما [70،71] تنظیم کند. میزان تخریب و سایت های ابکویناتاسیون در پروتئین Aux / IAA متغیر است و بقایای لیزین برای تخریب لازم نیست [72]. تغییرات در سایت های پذیرش در نقاط انعطاف پذیر از مناطق فلانکینگ نیز منجر به وابستگی های اکسین متمایز، که مربوط به پویایی تخریب در پروتئین های مختلف. IAA [56] تنظیم بازخورد منفی از فعالیت پروتئازوم S26 ممکن است به اجتناب از افزایش بیش از حد سیگنال اکسین و تخریب بیش از حد پروتئین Aux / IAA کمک کند [70]. علاوه بر دامنه های I و II، دامنه های III و IV، که به دامنه دیمیریزاسیون ترمینال کربوکسی (ARF) CTD ها همولوگ هستند، دارای دامنه شناخته شده PB1 [61] است. بر اساس رویکردهای ترمودینامیکی و ساختاری، برهمکنش الکترواستاتیک دو طرفه در حوزه PB1 شناسایی شده است و نقش های باقیمانده های باقیمانده در چهره های اساسی و پایه در تثبیت برهمکنش پروتئین و پروتئین [60] نشان داده شده است. اگرچه Aux / IAA و ARF می توانند از طریق حوزه های PB1 خود همو یا هترو الیگومر را تشکیل دهند، مطالعات موردی ARF5 و IAA17 نشان داده اند که هتروزیلیوم های آنها تا 100 برابر بیشتر از هموالیگومرهای خود دارند [73]. این مطالعات نور جدیدی را در مورد این که چگونه این پروتئین های حاوی PB1 با یکدیگر در سطح اتمی ارتباط برقرار می کنند برای تسهیل سیگنالینگ اکسین تسهیل می کنند.

بر اساس تجزیه و تحلیل متقارن در مقیاس بزرگ انجام شده در آرآبیدوپسیز با استفاده از گیرنده غربی / غربی / MS، مخمر دو ترکیبی، بازسازی شده پیچیده و روش های تکثیر پروتئین قطعه (PCA)، یک نقشه جامع فیزیکی برهمکنش از پروتئین Aux / IAA در سال های اخیر (شکل 2) [13،17،20،74]. این نقشه متقابل، شامل اجزای

انتقال دهنده سیگنالهای ضروری Auxin که بوسیله پروتئین Aux / IAA متصل می شوند (شکل 2). (به عنوان مثال، 29 پروتئین Aux / IAA با اتصال 20 پروتئین ARF از طریق 544 برهمکنشات و همواسازی های Aux / IAA و همکاری های Aux / IAA-ARF به ترتیب 47٪ و 45٪ از برهمکنشات را اشغال کردند (شکل 2). تمام 29 پروتئین Aux / IAA با 253 درگیری متقابل و تنها 13 ARF به اشتراک گذاری 22 هموگلوباسیون (شکل 2). پروتئین TPL / TPR هم ریزپردازنده است که به دامنه EAR Aux / IAA متصل می شود. در شبکه برهمکنش، چهار پروتئین TPL / TPR شناسایی شد و اکثر پروتئین های Aux / IAA دارای برهمکنش فیزیکی با این چهار پروتئین TPL / TPR بودند، به جز IAA5، IAA6، IAA9، IAA14، IAA15، IAA20، IAA29، IAA30، IAA31، IAA32، IAA33 و IAA34 (شکل 2). (اخیرا یک گزارش نشان داد که هومو الیگرمیزاسیون TIR1 در آرآبیدوپسیز مسیر دیگری برای تنظیم سیگنالینگ اکسین با تأثیر پروتئین Aux / IAA بود (75) در نقشه متقابل، چهار پروتئین از 6 پروتئین TIR1 / AFB در این اینتراکتوم دخیل بودند، اما تنها 11 پروتئین Aux / IAA دارای برهمکنش مستقیم فیزیکی با 4 پروتئین TIR1 / AFB بودند (شکل 2). بنابراین تعداد زیادی از هموگلوبین میان پروتئینهای Aux / IAA و عدم برهمکنش فیزیکی با پروتئین TIR1 / AFB نشان می دهد که بسیاری از پروتئین های Aux / IAA تنها می توانند به عنوان همکاران هترودمیزاسیون عمل کنند و ممکن است در فرآیندهای ابکویناتاسیون و فرآیند گردش کار شرکت نکنند. لازم به ذکر است که بیشتر برهمکنشات در نقشه برهمکنش Aux / IAA از آزمایشات برون تنیحاصل می شود و نقش ویژه ای از این برهمکنشات در سیگنالینگ اکسین باید با شواهد *in vivo* تایید شود. این اجزاء ضروری شناسایی شده و همچنین پروتئین های پروتئینی بالقوه در مسیر سیگنالینگ Aux / IAA- auxin، نقشه های جامعی از نحوه تغییرات در سطوح اکسین را در برنامه های برنامه ریزی مجدد ژن نشان می دهد. بین المللی J. Mol. علم 2018، 19، 259 6 از 17 شرکای هترودمیزاسیون و ممکن است در ابکویناتاسیون و روند گردش مالی شرکت نمی کنند. لازم به ذکر است که بیشتر برهمکنشات در نقشه برهمکنش Aux / IAA از آزمایشات برون تنیحاصل می شود و نقش ویژه ای از این برهمکنشات در سیگنالینگ اکسین باید با شواهد *in vivo* تایید شود. این اجزاء ضروری شناسایی شده و همچنین پروتئین های

پروتئین بالقوه در مسیر سیگنالینگ Aux / IAA- auxin، نقشه های جامع از نحوه تغییر در سطوح اکسین ارایه می کند.



شکل 2: شبکه متقابل پروتئین Aux / IAA. برهمکنشات پروتئین و پروتئین فیزیکی از پایگاه داده BioGRID

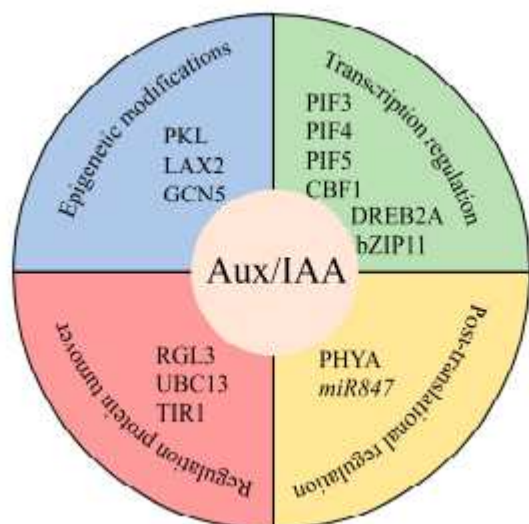
v3.4.153, [76] (<https://thebiogrid.org/>) و در سیتوسکوپ نسخه 3.5.0 [77] تجسم یافت. پروتئین های Aux / IAA، ARF، TPL / TPR و TIR1 / AFB ابتدا شناسایی شدند و پروتئین های باقی مانده در دسته های کاربردی مختلف با استفاده از نرم افزار MapMan (نسخه 3.0.0) طبقه بندی شدند (78).

4. پروتئین Aux / IAA ممکن است در سطوح مختلف تنظیم شود

علاوه بر برهمکنش با اجزای سیگنالینگ اکسین، چندین فاکتور رونویسی جالب و پروتئین های سیگنالینگ که به طور بالقوه با Aux / IAA برهمکنش دارند شناسایی شده اند (شکل 3) [79]. یک مطالعه اخیر نشان داد که RGA-LIKE3 (RGL3) به طور رقابتی با IAA17 برای محافظت از IAA17 از TIR1 برهمکنش می کرد و برهمکنش بین این دو پروتئین پاسخ به استرس نیتریک اکسید (NO) را افزایش داد [80]. در همین حال، اهداکنندگان NO همچنین بیان ژن وابسته به اکسین را افزایش می دهند، در حالی که NO تخلیه بلوک تخریب

پروتئین Aux / IAA را محدود می کند [81]. علاوه بر این، S-نیترولیزاسیون TIR1 در سطح پس از نقل و انتقال تقویت برهمکنش TIR1-AUX / IAA و تسهیل گردش از پروتئین [81] Aux / IAA. مطالعه بیشتر یافته است که مجموعه ای از بقایای فضایی خوشه ای در TIR1 هدایت الیگومریزاسیون خود را در آرابیدوپسیز، و این روند برای پروتئین پروتئین IAA و انتقال سیگنال های اکسین مورد نیاز است [75]. جالب توجه است، جهش های موجود در بقایای آمینو اسید شناسایی برای S-نیترولیزاسیون همچنین مانع از الگومریزینگ TIR1 می شود، که به این معنی است که NO ممکن است الیگومریزاسیون TIR1 را تحت تاثیر قرار دهد تا سیگنالینگ اکسین را تنظیم کند [75]. در طول توسعه ریشه آرابیدوپسیز گزارش شده است که یک آنزیم E2 برای ابکویوناتاسیون مرتبط با Lys63 (UBC13) می تواند ثبات Aux / IAA را برای کنترل ریشه های مبتنی بر اکسین کنترل کند و این فرآیند ممکن است در سرکوب فعالیت مجموعه [82] SCFTIR1. این داده ها نشان می دهد که تنظیم ثبات پروتئین Aux / IAA توسط عوامل دیگر، نقش مهمی در میانجیگری مسیر سیگنالینگ اکسین در گیاهان دارد. یک عامل بازسازی کروماتین، PICKLE (PKL)، برای سرکوب فعال IAA17 فعالیت ARF7 / 19 و برای شروع ریشه جانبی، ضروری است [83]. علاوه بر این، نشان داده شده است که IAA3 هدف دو استیلترانسفراز هیستون است، بویژه حامل LUX AUXIN RESISTANT 2 (LAX2) و کنترل کلی غوطه ور 5 (GCN5)، که نشان می دهد که ژنهای Aux / IAA نیز می توانند تنظیم شوند توسط تغییرات اپی ژنتیک [84،85]. بنابراین، تغییرات اپی ژنتیک نیز نقش مهمی در تنظیم سطوح بیان ژنهای Aux / IAA دارند. علاوه بر این، فاکتور رونویسی PHYTOCHROME عامل Factor 4 (PIF4) می تواند سطح بیان IAA19 و IAA29 را با اتصال مستقیم به پروموتورهای آنها برای سرکوب فعالیت ARF7، و بنابراین منفی تنظیم نورگرایی و سیگنالینگ اکسین [86] ترویج. مطالعات اخیر نشان داده است که 21 از 29 ژن Aux / IAA اهداف سه PIF3 (PIFs)، PIF4 و PIF5 هستند و 12 ژن Aux / IAA در پاسخ به سایه طبیعی تعدیل شده اند [87،88]. [این نتایج، نقش های حیاتی ژن های Aux / IAA را در پاسخ های نور ناشی از اکسین بررسی می کند. یکی دیگر از عوامل رونویسی، MYB77، در برهمکنشات برون تنیبا ARF7 یا IAA19 برای کنترل ریشه های جانبی ایجاد شده بود (89،74).

علاوه بر این، IAA29 می تواند به طور رقابتی با WRKY57 ارتباط برقرار کند تا انسداد نسبی برگ ناشی از اسید جاسونیک را نشان دهد [90،91]. به تازگی، دیگر عوامل رونویسی مربوط به استرس، مانند پروتئین اتصال دهنده غشاء و القایی (CBF) (DREB1) / C-repeat (CRF)، به طور مستقیم به پروتئین های [92] IAAAs پیوند دارند. به عنوان مثال، CBF1 و DREB2A می توانند به طور مستقیم سطح رونویسی IAA5 و IAA19 را تنظیم کنند؛ ژنهای دومی برای غلبه بر استرس خشک شدن در آرابیدوپسیز ضروری هستند [92]. فاکتور رونویسی لوکین زیپ (bZIP) bZIP11 با ایجاد مستقیم برنامه ریزی رونویسی IAA3، که باعث مهار رشد ریشه می شود، هموستاز انرژی و رشد ریشه اولیه را با هم مخلوط می کند [93]. علاوه بر این، گیرنده واردات هسته ای IMPORTIN-ALPHA 6 (IMPα6) می تواند به طور موثر IAA12 را به هسته برساند و این فرآیند برای نگهداری به اندازه کافی طولانی مدت IAA12 در هسته برای تنظیم اولیه ابتدایی ریشه ضروری است [94]. در برنج، پلی فسفات کیناز inositol (OsIPK2) پروتئین OsIAA11 را با همکاری دومین II تثبیت کرد و بیش از حد OsIPK2 موجب غیر حساسیت و ناتوانی اکسین در ایجاد ریشه جانبی [95] شد (OscYP2. یک ژن سیکلوفیلین) به طور مستقیم با سرکوب کننده همسر شاپرون آن از آلک (OsSGT1) G2 skp1 برای تنظیم ریشه زایی از طریق ترویج پروتئین [96] Aux / IAA برهمکنش می کند. مطالعات بیشتری به شناسایی یک C2HC نوع پروتئین انگشت روی (OsZFP) که می تواند به طور مستقیم با OscYP2 ارتباط برقرار کند تا تنظیم ریشه های جانبی را از طریق مسیر IAA تنظیم کند، و OsIAA23 ممکن است در این فرایند سیگنالینگ اکسین توسط OsZFP مهار شود [97]. جالب توجه است، پروتئین کپسید P2 از ویروس کریپ فروت برنج (RDV) می تواند به طور مستقیم با OsIAA10 ارتباط برقرار کند و پروسه های تخریب شده بوسیله OSTIR1 را مسدود کند و جهش هایی در OsIAA10 مقاومت برنج بر روی این ویروس افزایش یافته است (98).



شکل 3: پروتئین Aux / IAA ممکن است در سطوح مختلف تنظیم شود. PKL، PICKLE، LAX2، مانند GCN5؛ AUXIN RESISTANT 2، کنترل عمومی غیر قابل انعطاف 5؛ PHYTOCHROME، PIF3، عامل برهمکنش 3؛ PIF4، فیتوکروم عامل برهمکنش 4؛ PHYTOCHROME، PIF5، عامل برهمکنش 5؛ CBF1، عامل اتصال 1 تکرار C؛ DREB2A، پروتئین اتصال دهنده عنصر پاسخ دهنده کم آب، A2؛ bZIP11، زیپ پایه لوسین 11؛ PHYA، PHYTOCHROME A، RGL3؛ RGA-LIKE3، UBC13؛

TRA NSPORT INHIBITOR، TIR1؛ UBIQUITIN-CONJUGATING ENZYME 13، RESPONSE 1 / AUXIN سیگنالینگ F-BOX.

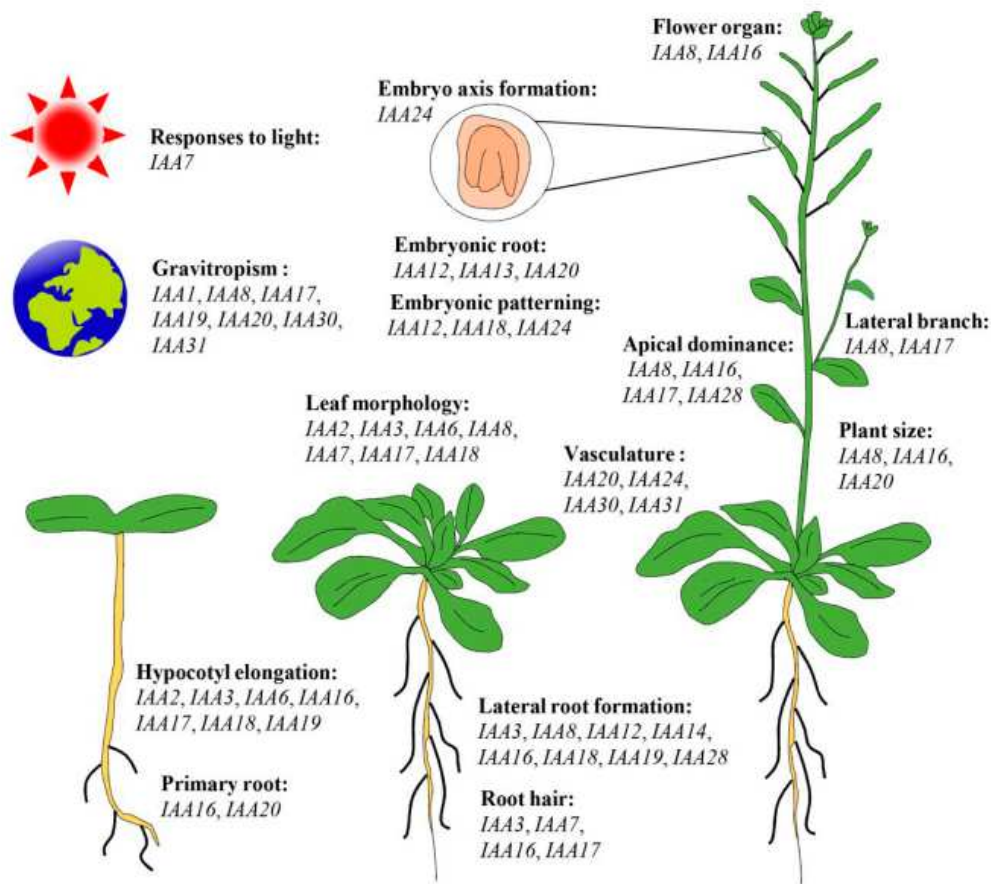
در همین حال، اصلاحات پس از ترجمه همچنین نقش مهمی در تنظیم پروتئین (Aux / IAA شکل 3) [99] دارد. به عنوان مثال، آزمایشهای قبلی تایید شده است که IAA1، IAA3، IAA9 و IAA17 آراییدوپسیس را می توان با فیتوکروم (PHYA) A در شرایط آزمایشگاهی، مدرکی دال بر دخالت اکسین در سیگنالینگ نور [100] فراهم می کند که فسفوریله. در یکی دیگر از مقالات اخیر، پپتیدیل پرولیس سیس / ترانس ایزومراز سیکلوفیلین LATERAL ROOTLESS2 (LRT2) نشان داد که از ایزومیزاسازی پپتیدیل پرولیل OsIAA11، که باعث برهمکنشات OsIAA11-OsTIR1 و گردش OsIAA11 از طریق پروتئازوم [101] 26S اخیرا نشان داده شده که تعداد زیادی از میکرو RNA ها (miRNAs) رگولاتورهای Aux / IAA بالادست را هدف قرار داده اند، اما اطلاعات در مورد

تنظیمات پس از ترانزیت پروتئین Aux / IAA توسط miRNA هنوز بسیار محدود است (9،102) اولین miRNA کشف شده در Aux / IAA در آرابتدوپسیز شناسایی شده است، و این miRNA، miR847، هدف MRNA IAA28 برای تخریب و مثبت تنظیم کننده اندام جانبی را به عنوان یک تنظیم کننده مثبت تنظیم می کند (103). با این حال، اطلاعات در مورد تنظیمات پس از ترجمه از پروتئین Aux / IAA هنوز بسیار محدود است. مطالعات بیشتر برای بروز نور جدید در این منطقه ضروری است.

5. نقشهای عملکردی ژنهای Aux / IAA در طی روند رشد و رشد گیاهان

اگر چه 29 پروتئین Aux / IAA در آرابتدوپسیز وجود دارد (با برخی از افزونگی کارکردی)، بیشتر جهش های موجود در پروتئین های Aux / IAA فنوتیپ های مشابهی را نشان می دهند که در آن انتقال ترشح سیگنالینگ اکسین مانع است، که منجر به نقص در فرآیندهای مختلف گوناگون مانند رشد جنین، و طول کشیدن، رشد هیپوکوتیلی، تروپیسیم، رشد ارگانیک و سایر فرآیندها (شکل 4) [17-19]. [به عنوان مثال، یک جهش سودمند از عملکرد، *iaa1 / axr5*، نقص در ریشه و ساقه تروپیسیم را نشان داد [104]، اما جهش های حاصل از عملکرد در *iaa2* و *iaa6* منجر به فنوتیپ های مشابه، که نشان داد هیپوکوتیل کوتاه و برگ های پر شده، در آرابتدوپسیز [15]، IAA3، IAA14 و IAA18 در کنترل ریشه های جانبی ایجاد شده توسط برهمکنش با دو پروتئین ARF (ARF7) و ARF19 به طور غیرمستقیم عمل می کنند. علاوه بر این، تجزیه و تحلیل فنوتیپی از variants آرابتدوپسیز ترانس ژنیک که در میزان تخریب IAA14 متفاوت است، نشان می دهد که زمان شروع ریشه های جانبی به واسطه سرعت حرکت [106] IAA14 تنظیم شده است IAA7 / AXR2. پاسخ های مورفولوژیکی ناشی از نور را کنترل می کند، مانند بازدارندگی طول انقباض هیپوکوتیلی و ترویج رشد برگ، همانطور که در جهش های *iaa7 / axr2-1* که در تاریکی دیده می شوند، مشاهده شد [107] IAA8. [می تواند با TIR1 ارتباط برقرار کند تا سلول های رحم را تنظیم کند و بیان بیش از حد این ژن سبب بروز گرانشی غیر طبیعی می شود [108].] جهش در دامنه IAA8 منجر به ارگان های غیر طبیعی گل با سطوح پایین اسید جاذونی شد که با برهمکنش آن با ARF6 و AFR8 [17]، [109] موثر بود. IAA12 با ایجاد ارتباط با پروتئین ARF5، که برای ریشه های جنینی و

الگوی جنین ضروری است، شروع زنجبیل مریستم ریشه را در طی جنین زودرس آغاز می کند [110، 111]. [جهش های $\alpha 16$ تثبیت کوچکترها، موهای ریشه کوتاهتر، ریشه های کمر جانبی و انقباضات رشته کوتاهتر از نوع وحشی را نشان می دهند و جهش های هوموزیگوت $iaa16$ بارور نیستند [IAA17 16]. [در برخی از فنوتیپ های معمولی تحت کنترل سیگنال های اکسین نظیر انقباض هیپوتیوتیک، ریشه گرانشی و موی ریشه و ایجاد ریشه های احتمالی دخیل است [112، 113]. [یک گزارش اخیر نشان داد که IAA17 همچنین در جذب آمونیاک سیتوزول گلوتامین سنتتاز (GLN1؛ 2) در ریشه آراییدوپسیز دخیل بوده است [114]. [تجزیه و تحلیل سود حاصل از عملکرد نشان داد نقش هایی که IAA18 در الگوریتم راسی جنینی با سرکوب فعالیت ARF5 و دیگر ARF ها [115] بازی می کند. جالب توجه است، رونوشت های IAA18 و IAA28 را می توان از برگ های بالغ به ریشه از طریق فلئوم منتقل کرد تا منجر به تشکیل ریشه های جانبی شود [IAA19 116]. [در رشد و رشد هیپوکوتیل و ایجاد ریشه های جانبی با برقراری ارتباط با ARF7 مشارکت کرد و جهش IAA19 در حفظ غده هیپوتیوتیک و ریشه های منظم جانبی ادامه یافت. جهش های عملکرد پذیری $iaa28-1$ یک فنوتیپ قوی اکسین را با شکست در ایجاد ریشه های جانبی و کاهش اندازه گیاه و سلطه راسی نشان می دهد [118]. [در همین حال، IAA28 همچنین در فرایند شناسایی سلول بنیانگذار ریشه های جانبی به وسیله منفی تنظیم فعالیت فاکتور رونویسی پایین آن، [GATA23 119] تنظیم می شود. غلظت بیش از حد سه ژن Aux / IAA غیر کانونی (IAA20)، IAA30 و IAA31 منجر به فنوتیپ های مشابهی می شود و گیاهان با بیان بیش از حد IAA20 نشان می دهند که رشد ریشه ها و رشد هیپو کوتولی و فروپاشی مریستم راسی ریشه پس از جوانه زنی نشان داده شده است (120).



شکل 4 خلاصه ای از عملکرد ژنهای Aux / IAA در فرآیند رشد و توسعه آرابیدوپسیز

علاوه بر آرابیدوپسیز، دستاوردهای قابل توجهی نیز در درک نقش پروتئین Aux / IAA در سیگنالینگ اکسین در سایر گیاهان مانند گوجه فرنگی، سیب زمینی، برنج و صنوبر ساخته شده است (121، 95-124، SiIAA3 در گوجه فرنگی به عنوان یک پل مولکولی بین مسیرهای سیگنالینگ اکسین و اتیلن تأیید شده است و گیاهان SiIAA3 RNAi در گیاهان پرورش یافته و رشد انحنای قلاب راسی در شرایط تاریک کاهش می یابد (121). SiIAA9 کنترل فرآیندهای چندگانه ای که از طریق سیگنالینگ اکسین منتقل می شود، مانند غالبیت راسی، مورفوزن برگ، رشد ارگاناسم گل، و تعیین میوه و رشد [125-127] جهش در SiIAA9 منجر به شکل برگ غیر طبیعی و میوه های پارتنوکارپیک می شود [125-127]. [به تازگی سیستم CRISPR / Cas9 برای به دست آوردن-SiIAA9 crispr در موتانت های گیاهی گوجه فرنگی (*Solanum lycopersicum*) که فونتیپ های شبیه به گیاهان جهش یافته SiIAA9 مانند برگ های غیرطبیعی و پارتنوکارپی دارند، بهینه شده است (128). SiIAA15 نقش های

متعددی را در طی فرآیندهای رشد گوجه فرنگی ایفا می کند و گیاهان سرکوب شده SIIAA15، شکل گیری ریشه های جانبی را افزایش می دهند، توسعه اصلاح شده شاخه های زیر پایینی، کاهش تعداد تریکوم و تنظیم میوه و افزایش ضخامت برگ SiIAA17. [129] نقش مهمی در کنترل کیفیت میوه ایفا می کند و خطوط-SiIAA17 خاموش نمایش میوه های بزرگتر را با پرکاپای ضخیم تر از خط وحشی نشان می دهند (130) گیاهان SiIAA27 RNAi نشان دهنده آناتومی ارگانهای مولد مجدد و کاهش سطوح بیان ژن های درگیر در سنتز کلروفیل است. اخیراً نشان داده شده است که SiIAA27 به شکل مثبت تنظیم میکوریزا آربوسکولار را تنظیم کرده و با تنظیم سطح بیان [132] SIGALING PATHWAY1 (NSP1) در استحکام بیضه سازی استریگالکتون شرکت می کند. در سبب زمینی، سرکوب StIAA2 موجب مورفوژن ساقه تغییر یافته، افزایش ارتفاع بوته و هیپونستی پتیول و برنامه ریزی رونویسی مجدد سایر ژنهای StIAA می شود. برای اعضای خانواده ژن Aux / IAA در برنج، OsIAA1 بوسیله اکسین القا می شود و در پاسخ نور و انقباض کولئوپتیلی در برنج نقش مهمی دارد [133] بیان بیش از حد OsIAA4 در برنج منجر به حساسیت کمتر نسبت به اکسین خارجی، کوتوله و بیشتر زاویه پنجه در مقایسه با گیاهان وحشی (134) بیان بیش از حد OsIAA6 تحمل تحمل به خشکسالی را افزایش می دهد، با این حال، جهش های عملکرد از دست دادن OsIAA6، رشد بیشتری را نسبت به نوع وحشی [135] نشان می دهد. در مقابل، بیان بیش از حد OsIAA10 تعداد پنجه را افزایش می دهد (98). تجزیه OsIAA11 برای ایجاد ریشه های جانبی ایجاد می شود، و جهش در OsIAA11 degron، این پروتئین را تثبیت می کند و نقص در ریشه جانبی (95،96،136) ایجاد می کند. جهش های OsIAA13 به دست آوردن عملکرد نشان می دهد فنوتیپ های کاهش ریشه های جانبی و نقص در پاسخ جاذبه ای، که به طور نزدیک به برنامه ریزی رونویسی از مجموعه ژن های دخیل در ریشه زدایی (137) OsIAA23 برای نگهداری پستمبریونی مرکز مرطوب توسط سیگنالینگ اکسین در برنج ضروری است (138) در ذرت، IAA10 می تواند سطح بیان ژن LATERAL ROOT PRIMORDIA 1 (LRP1) را به طور مستقیم با پروموتور مرتبط سازد و iaa11 (rum1) موتاسیون افزایش عملکرد می تواند بیان LRP1 را فعال نکند و نتواند برای شروع منیزیم و ریشه های جانبی مناسب باشد.

در گیاهان جنگلی، بیان بیش از حد PttIAA3 باعث می شود که ژن مورد ارزیابی جهانی اکسین قرار گیرد برنامه ریزی مجدد، که به طور نزدیک با تقسیم سلول کیمبیل و توسعه زایلیم ثانویه در آسپای هیبرید ارتباط دارد [123]. بیان بیش از حد 14.1 PtrIAA همولوگ آرابیدوپسیز IAA7 (در آرابیدوپسیز نقش خود را در تنظیم الگوی عروقی از طریق تعامل با AFR5 تایید می کند [140]. به تازگی، یک مطالعه دیگر نقش اکالیپتوس EgrIAA4 در تشکیل فیبر و رسوب دیواره سلولی ثانویه توسط بیان هترولوگ از این ژن در آرابیدوپسیز را تایید کرده است.

6- نتیجه گیری و مطالعات آینده

در طی دهه اخیر، پیشرفت های قابل ملاحظه ای در خصوص درک مکانیسم حس اکسین و فاریند های انتقال سیگنال از طریق روش های ژنتیکی معکوس و مستقیم صورت گرفته است. این پیشرفت ها نشان می دهد که ژنهای Aux / IAA به عنوان عوامل مرکب عمل می کنند که بیان ژن را در انتقال سیگنال های اکسین تنظیم می کنند و درک عملکرد مولکولی و دستگاه های تنظیم کننده آنها در رشد و تکثیر گیاهان به میزان قابل توجهی افزایش یافته است. با این حال، در مورد فرایندهای مسیر سیگنالینگ اکسین توسط Aux / IAA، هنوز شکاف زیادی وجود دارد که هنوز حل نشده است. برای مثال، هنوز اطلاعات بسیار محدودی در مورد تنظیم ژنهای Aux / IAA در سطوح رونویسی و پس از رونویسی وجود دارد. پروتئین های Aux / IAA دارای بسیاری از تعاملات با پروتئین های دیگر در نقشه های تعاملی هستند و نقش خاص این تعاملات تا حد زیادی ناشناخته است. در مقابل، مطالعات فعلی Aux / IAA در مسیر سیگنالینگ اکسین عمدتاً بر جنبه های رشد و تکامل گیاه تمرکز دارد، اما درک نقش Aux / IAA در پاسخ واکنش اکسین به تعاملات محیطی، از قبیل خشکسالی، کمبود مواد مغذی و سایر تنش های زیست محیطی. در آینده، رویکردهای ژنتیکی همراه با رویکردهای مدلسازی محاسباتی همچنان نقش مهمی در شناسایی ژنهای نامزد جدید را که Aux / IAA را تنظیم می کنند، ادامه خواهد داد و یک لایه وسیع تر از شبکه های نظارتی سیگنال اکسین ممکن است کشف شود. جدا از عملکرد آن در آرابیدوپسیز، گیاه مدل، دانش ما در مورد تنظیم Aux / IAA رشد و توسعه گیاهان بسیار محدود است، اما بسیار روشن است که بررسی ما از این فرآیندها در گیاهان دیگر به شدت از دانش که در گیاهان مدل به دست آمده است.

References

1. Goldfarb, B.; Lanz-Garcia, C.; Lian, Z.; Whetten, R. Aux/IAA gene family is conserved in the gymnosperm, loblolly pine (*Pinus taeda*). *Tree Physiol.* **2003**, *23*, 1181–1192. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
2. Sundberg, E.; Østergaard, L. Distinct and dynamic auxin activities during reproductive development. *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* **2009**, *1*, a001628. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
3. Goldental-Cohen, S.; Israeli, A.; Ori, N.; Yasuor, H. Auxin response dynamics during wild-type and entire flower development in tomato. *Plant Cell Physiol.* **2017**, *58*, 1661–1672. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
4. Perrotrechenmann, C. Cellular responses to auxin: Division versus expansion. *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* **2010**, *2*, a001446.
5. Guilfoyle, T.J.; Hagen, G. Auxin response factors. *Curr. Opin. Plant Biol.* **2007**, *10*, 453–460. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
6. Abel, S.; Nguyen, M.D.; Theologis, A. The PS-IAA4/5-like family of early Auxin-inducible mRNAs in *Arabidopsis thaliana*. *J. Mol. Biol.* **1995**, *251*, 533–549. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
7. Abel, S.; Oeller, P.W.; Theologis, A. Early auxin-induced genes encode short-lived nuclear proteins. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **1994**, *91*, 326–330. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
8. Dreher, K.A.; Brown, J.; Saw, R.E.; Callis, J. The *Arabidopsis* Aux/IAA protein family has diversified in degradation and auxin responsiveness. *Plant Cell* **2006**, *18*, 699–714. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
9. Lavy, M.; Estelle, M. Mechanisms of auxin signaling. *Development* **2016**, *143*, 3226–3229. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
10. Weijers, D.; Benkova, E.; Jäger, K.E.; Schlereth, A.; Hamann, T.; Kientz, M.; Wilmoth, J.C.; Reed, J.W.; Jürgens, G. Developmental specificity of auxin response by pairs of ARF and Aux/IAA transcriptional regulators. *EMBO J.* **2005**, *24*, 1874–1885. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
11. Parry, G.; Calderon-Villalobos, L.I.; Frigge, M.; Peret, B.; Dharmasiri, S.; Itoh, H.; Lechner, E.; Gray, W.M.; Bennett, M.; Estelle, M. Complex regulation of the TIR1/AFB family of auxin receptors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2009**, *106*, 22540–22545. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
12. Tan, X.; Calderon-Villalobos, L.I.A.; Sharon, M.; Zheng, C.; Robinson, C.V.; Estelle, M.; Zheng, N. Mechanism of auxin perception by the TIR1 ubiquitin ligase. *Nature* **2007**, *446*, 640–645. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
13. Calderon Villalobos, L.I.; Lee, S.; De Oliveira, C.; Ivetac, A.; Brandt, W.; Armitage, L.; Sheard, L.B.; Tan, X.; Parry, G.; Mao, H.; et al. A combinatorial TIR1/AFB-Aux/IAA co-receptor system for differential sensing of auxin. *Nat. Chem. Biol.* **2012**, *8*, 477–485. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
14. Trenner, J.; Poeschl, Y.; Grau, J.; Gogol-Döring, A.; Quint, M.; Delker, C. Auxin-induced expression divergence between *Arabidopsis* species may originate within the TIR1/AFB-AUX/IAA-ARF module. *J. Exp. Bot.* **2017**, *68*, 539. [[PubMed](#)]
15. Tian, Q.; Reed, J.W. Control of auxin-regulated root development by the *Arabidopsis thaliana* SHY2/IAA3 gene. *Development* **1999**, *126*, 711–721. [[PubMed](#)]
16. Rinaldi, M.A.; Liu, J.; Enders, T.A.; Bartel, B.; Strader, L.C. A gain-of-function mutation in IAA16 confers reduced responses to auxin and abscisic acid and impedes plant growth and fertility. *Plant Mol. Biol.* **2012**, *79*, 359–373. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
17. Wang, J.; Yan, D.-W.; Yuan, T.-T.; Gao, X.; Lu, Y.-T. A gain-of-function mutation in IAA8 alters *Arabidopsis* floral organ development by change of jasmonic acid level. *Plant Mol. Biol.* **2013**, *82*, 71–83. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
18. Overvoorde, P.J.; Okushima, Y.; Alonso, J.M.; Chan, A.; Chang, C.; Ecker, J.R.; Hughes, B.; Liu, A.; Onodera, C.; Quach, H.; et al. Functional genomic analysis of the AUXIN/INDOLE-3-ACETIC ACID gene family members in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* **2005**, *17*, 3282–3300. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
19. Liscum, E.; Reed, J. Genetics of Aux/IAA and ARF action in plant growth and development. *Plant Mol. Biol.* **2002**, *49*, 387–400. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
20. Dharmasiri, N.; Dharmasiri, S.; Weijers, D.; Lechner, E.; Yamada, M.; Hobbie, L.; Ehrismann, J.S.; Jürgens, G.; Estelle, M. Plant development is regulated by a family of auxin receptor F box proteins. *Dev. Cell* **2005**, *9*, 109–119. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
21. Hayashi, K.-I.; Jones, A.M.; Ogino, K.; Yamazoe, A.; Oono, Y.; Inoguchi, M.; Kondo, H.; Nozaki, H. Yokonolide B, A novel inhibitor of auxin action, blocks degradation of AUX/IAA factors. *J. Biol. Chem.* **2003**, *278*, 23797–23806. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
22. Tian, Q.; Nagpal, P.; Reed, J.W. Regulation of *Arabidopsis* SHY2/IAA3 protein turnover. *Plant J.* **2003**, *36*, 643–651. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
23. Yu, H.; Soler, M.; Clemente, H.; Mila, I.; Paiva, J.A.P.; Myburg, A.A.; Bouzayen, M.; Grima-Pettenati, J.; Cassan-Wang, H. Comprehensive genome-wide analysis of the Aux/IAA gene family in eucalyptus: Evidence for the role of EgrIAA4 in wood formation. *Plant Cell Physiol.* **2015**, *56*, 700–714. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
24. Audran-Delalande, C.; Bassa, C.; Mila, I.; Regad, F.; Zouine, M.; Bouzayen, M. Genome-wide identification, functional analysis and expression profiling of the Aux/IAA gene family in tomato. *Plant Cell Physiol.* **2012**, *53*, 659–672. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]



25. Gan, D.; Zhuang, D.; Ding, F.; Yu, Z.; Zhao, Y. Identification and expression analysis of primary auxin-responsive Aux/IAA gene family in cucumber (*Cucumis sativus*). *J. Genet.* **2013**, *92*, 513–521. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
26. Kalluri, U.C.; DiFazio, S.P.; Brunner, A.M.; Tuskan, G.A. Genome-wide analysis of Aux/IAA and ARF gene families in *Populus trichocarpa*. *BMC Plant Biol.* **2007**, *7*, 59. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
27. Ludwig, Y.; Zhang, Y.; Hochholdinger, F. The maize (*Zea mays* L.) AUXIN/INDOLE-3-ACETIC ACID gene family: Phylogeny, synteny, and unique root-type and tissue-specific expression patterns during development. *PLoS ONE* **2013**, *8*, e78859. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
28. Jain, M.; Kaur, N.; Garg, R.; Thakur, J.K.; Tyagi, A.K.; Khurana, J.P. Structure and expression analysis of early auxin-responsive Aux/IAA gene family in rice (*Oryza sativa*). *Funct. Integr. Genom.* **2006**, *6*, 47–59. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
29. Wu, W.; Liu, Y.; Wang, Y.; Li, H.; Liu, J.; Tan, J.; He, J.; Bai, J.; Ma, H. Evolution analysis of the Aux/IAA gene family in plants shows dual origins and variable nuclear localization signals. *Int. J. Mol. Sci.* **2017**, *18*, 2107. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
30. Oeller, P.W.; Keller, J.A.; Parks, J.E.; Silbert, J.E.; Theologis, A. Structural Characterization of the early indoleacetic acid-inducible genes, PS-IAA4/5 and PS-IAA6, of Pea (*Pisum sativum* L.). *J. Mol. Biol.* **1993**, *233*, 789–798. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
31. Theologis, A.; Huynh, T.V.; Davis, R.W. Rapid induction of specific mRNAs by auxin in pea epicotyl tissue. *J. Mol. Biol.* **1985**, *183*, 53–68. [[CrossRef](#)]
32. Kepinski, S.; Leyser, O. The Arabidopsis F-box protein TIR1 is an auxin receptor. *Nature* **2005**, *435*, 446–451. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
33. Xie, R.; Pang, S.; Ma, Y.; Deng, L.; He, S.; Yi, S.; Lv, Q.; Zheng, Y. The ARF, AUX/IAA and GH3 gene families in citrus: Genome-wide identification and expression analysis during fruitlet drop from abscission zone A. *Mol. Genet. Genom.* **2015**, *290*, 2089–2105. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
34. Wu, J.; Peng, Z.; Liu, S.; He, Y.; Cheng, L.; Kong, F.; Wang, J.; Lu, G. Genome-wide analysis of Aux/IAA gene family in Solanaceae species using tomato as a model. *Mol. Genet. Genom.* **2012**, *287*, 295–311. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
35. Çakir, B.; Kiliçkaya, O.; Olcay, A.C. Genome-wide analysis of Aux/IAA genes in *Vitis vinifera*: Cloning and expression profiling of a grape Aux/IAA gene in response to phytohormone and abiotic stresses. *Acta Physiol. Plant.* **2013**, *35*, 365–377. [[CrossRef](#)]
36. Wang, B.; King, G.J.; Li, H.; Wang, J.; Liu, K.; Zhang, Q. Genome-wide analysis of the auxin/indoleacetic acid (Aux/IAA) gene family in allotetraploid rapeseed (*Brassica napus* L.). *BMC Plant Biol.* **2017**, *17*, 204.
37. Singh, V.K.; Jain, M. Genome-wide survey and comprehensive expression profiling of Aux/IAA gene family in chickpea and soybean. *Front. Plant Sci.* **2015**, *6*, 918. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
38. Nystedt, B.; Street, N.R.; Wetterbom, A.; Zuccolo, A.; Lin, Y.C.; Scofield, D.G.; Vezzi, F.; Delhomme, N.; Giacomello, S.; Alexeyenko, A.; et al. The Norway spruce genome sequence and conifer genome evolution. *Nature* **2013**, *497*, 579–584. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
39. Schmutz, J.; Cannon, S.B.; Schlueter, J.; Ma, J.; Mitros, T.; Nelson, W.; Hyten, D.L.; Song, Q.; Thelen, J.J.; Cheng, J. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean. *Nature* **2010**, *463*, 178–183. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
40. Kumar, R.; Agarwal, P.; Pareek, A.; Tyagi, A.K.; Sharma, A.K. Genomic Survey, Gene Expression, and Interaction Analysis Suggest Diverse Roles of ARF and Aux/IAA Proteins in Solanaceae. *Plant Mol. Biol. Rep.* **2015**, *33*, 1552–1572. [[CrossRef](#)]
41. Bowman, J.L.; Kohchi, T.; Yamato, K.T.; Jenkins, J.; Shu, S.; Ishizaki, K.; Yamaoka, S.; Nishihama, R.; Nakamura, Y.; Berger, F. Insights into land plant evolution garnered from the *Marchantia polymorpha* Genome. *Cell* **2017**, *171*, 287–304. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
42. Kato, H.; Ishizaki, K.; Kouno, M.; Shirakawa, M.; Bowman, J.L.; Nishihama, R.; Kohchi, T. Auxin-mediated transcriptional system with a minimal set of components is critical for morphogenesis through the life cycle in *Marchantia polymorpha*. *PLoS Genet.* **2015**, *11*, e1005084.
43. Singh, V.K.; Rajkumar, M.; Garg, R.; Jain, M. Genome-wide identification and co-expression network analysis provide insights into the roles of auxin response factor gene family in chickpea. *Sci. Rep.* **2017**, *7*, 10895. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
44. Weijers, D.; Wagner, D. Transcriptional responses to the auxin hormone. *Ann. Rev. Plant Biol.* **2016**, *67*, 539–574. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]



45. Ishizaki, K. Evolution of land plants: Insights from molecular studies on basal lineages. *Bosci. Biotechnol. Biochem.* **2017**, *81*, 73–80. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
46. Paul, P.; Dhandapani, V.; Rameneni, J.J.; Li, X.; Sivanandhan, G.; Choi, S.R.; Pang, W.; Im, S.; Lim, Y.P. Genome-wide analysis and characterization of Aux/IAA family genes in *Brassica rapa*. *PLoS ONE* **2016**, *11*, e0151522. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
47. Liu, K.; Yuan, C.; Feng, S.; Zhong, S.; Li, H.; Zhong, J.; Shen, C.; Liu, J. Genome-wide analysis and characterization of Aux/IAA family genes related to fruit ripening in papaya (*Carica papaya* L.). *BMC Genom.* **2017**, *18*, 351. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
48. Shen, C.; Yue, R.; Yang, Y.; Zhang, L.; Sun, T.; Xu, L.; Tie, S.; Wang, H. Genome-wide identification and expression profiling analysis of the Aux/IAA gene family in *Medicago truncatula* during the early phase of *Sinorhizobium meliloti* infection. *PLoS ONE* **2014**, *9*, e107495. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
49. Wang, S.; Bai, Y.; Shen, C.; Wu, Y.; Zhang, S.; Jiang, D.; Guilfoyle, T.J.; Chen, M.; Qi, Y. Auxin-related gene families in abiotic stress response in *Sorghum bicolor*. *Funct. Integr. Genom.* **2010**, *10*, 533–546. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
50. Qiao, L.; Zhang, X.; Han, X.; Zhang, L.; Li, X.; Zhan, H.; Ma, J.; Luo, P.; Zhang, W.; Cui, L.; et al. A genome-wide analysis of the auxin/indole-3-acetic acid gene family in hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Front. Plant Sci.* **2015**, *6*, 770. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
51. Hagen, G.; Guilfoyle, T. Auxin-responsive gene expression: Genes, promoters and regulatory factors. *Plant Mol. Biol.* **2002**, *49*, 373–385. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
52. Szemenyei, H.; Hannon, M.; Long, J.A. TOPLESS mediates auxin-dependent transcriptional repression during *Arabidopsis* embryogenesis. *Science* **2008**, *319*, 1384–1386. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
53. Ramos, J.A.; Zenser, N.; Leyser, O.; Callis, J. Rapid degradation of auxin/indoleacetic acid proteins requires conserved amino acids of domain II and is proteasome dependent. *Plant Cell* **2001**, *13*, 2349–2360. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
54. Moss, B.L.; Mao, H.; Guseman, J.M.; Hinds, T.R.; Hellmuth, A.; Kovenock, M.; Noorassa, A.; Lanctot, A.; Villalobos, L.L.A.C.; Zheng, N. Rate motifs tune auxin/indole-3-acetic acid degradation dynamics. *Plant Physiol.* **2015**, *169*, 803–813. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
55. Mironova, V.; Teale, W.; Shahriari, M.; Dawson, J.; Palme, K. The systems biology of auxin in developing embryos. *Trends Plant Sci.* **2017**, *22*, 225–235. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
56. Winkler, M.; Niemeyer, M.; Hellmuth, A.; Janitzka, P.; Christ, G.; Samodelov, S.L.; Wilde, V.; Majovsky, P.; Trujillo, M.; Zurbriggen, M.D.; et al. Variation in auxin sensing guides AUX/IAA transcriptional repressor ubiquitylation and destruction. *Nat. Commun.* **2017**, *8*, 15706. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
57. Morgan, K.E.; Zarembinski, T.I.; Theologis, A.; Abel, S. Biochemical characterization of recombinant polypeptides corresponding to the predicted $\beta\alpha\alpha$ fold in Aux/IAA proteins. *FEBS Lett.* **1999**, *454*, 283–287. [[PubMed](#)]
58. Kim, J.; Harter, K.; Theologis, A. Protein-protein interactions among the Aux/IAA proteins. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **1997**, *94*, 11786–11791. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
59. Guilfoyle, T.J.; Hagen, G. Getting a grasp on domain III/IV responsible for auxin response factor-IAA protein interactions. *Plant Sci.* **2012**, *190*, 82–88. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
60. Korasick, D.A.; Chatterjee, S.; Tonelli, M.; Dashti, H.; Lee, S.G.; Westfall, C.S.; Fulton, D.B.; Andreotti, A.H.; Amarasinghe, G.K.; Strader, L.C.; et al. Defining a two-pronged structural model for PB1 (Phox/Bem1p) domain interaction in plant auxin responses. *J. Biol. Chem.* **2015**, *290*, 12868–12878. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
61. Noda, Y.; Kohjima, M.; Izaki, T.; Ota, K.; Yoshinaga, S.; Inagaki, F.; Ito, T.; Sumimoto, H. Molecular recognition in dimerization between PB1 domains. *J. Biol. Chem.* **2003**, *278*, 43516–43524. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
62. Li, S.-B.; Xie, Z.-Z.; Hu, C.-G.; Zhang, J.-Z. A review of auxin response factors (ARFs) in plants. *Front. Plant Sci.* **2016**, *7*, 47. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
63. Salehin, M.; Bagchi, R.; Estelle, M. SCFTIR1/AFB-Based auxin perception: Mechanism and role in plant growth and development. *Plant Cell* **2015**, *27*, 9–19. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
64. Leyser, O. Auxin Signaling. *Plant Physiol.* **2017**, *176*. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
65. Guilfoyle, T.J. The PB1 domain in auxin response factor and Aux/IAA proteins: A versatile protein interaction module in the Auxin response. *Plant Cell* **2015**, *27*, 33–43. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
66. Parcy, F.; Vernoux, T.; Dumas, R. A Glimpse beyond structures in auxin-Dependent transcription. *Trends Plant Sci.* **2016**, *21*, 574–583. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]

67. Ito, J.; Fukaki, H.; Onoda, M.; Li, L.; Li, C.; Tasaka, M.; Furutani, M. Auxin-dependent compositional change in Mediator in ARF7- and ARF19-mediated transcription. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2016**, *113*, 6567–6567. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
68. Dinesh, D.; Villalobos, L.A.; Abel, S. Structural biology of nuclear auxin action. *Trends Plant Sci.* **2016**, *21*, 302–316. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
69. Brunoud, G.; Wells, D.M.; Oliva, M.; Larrieu, A.; Mirabet, V.; Burrow, A.H.; Beeckman, T.; Kepinski, S.; Traas, J.; Bennett, M.J.; et al. A novel sensor to map auxin response and distribution at high spatio-temporal resolution. *Nature* **2012**, *482*, 103–106. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
70. Kong, X.; Zhang, L.; Ding, Z. 26S Proteasome: Hunter and prey in auxin signaling. *Trends Plant Sci.* **2016**, *21*, 546–548. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
71. Yang, B.-J.; Han, X.-X.; Yin, L.-L.; Xing, M.-Q.; Xu, Z.-H.; Xue, H.-W. Arabidopsis proteasome regulator1 is required for auxin-mediated suppression of proteasome activity and regulates auxin signalling. *Nat. Commun.* **2016**, *7*, 11388. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
72. Gilkerson, J.; Kelley, D.R.; Tam, R.; Estelle, M.; Callis, J. Lysine residues are not required for proteasome-mediated proteolysis of the auxin/indole acidic acid protein IAA1. *Plant Physiol.* **2015**, *168*, 708–720. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
73. Han, M.; Park, Y.; Kim, I.; Kim, E.-H.; Yu, T.-K.; Rhee, S.; Suh, J.-Y. Structural basis for the auxin-induced transcriptional regulation by Aux/IAA17. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2014**, *111*, 18613–18618. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
74. Causier, B.; Ashworth, M.; Guo, W.; Davies, B. The TOPLESS interactome: A framework for gene repression in Arabidopsis. *Plant Physiol.* **2012**, *158*, 423–438. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
75. Dezfouli, M.H.; Jalili, E.; Roberto, D.A.; Moss, B.L.; Khoo, K.; Nemhauser, J.L.; Crosby, W.L. Oligomerization of SCFTIR1 is essential for aux/iaa degradation and auxin signaling in Arabidopsis. *PLoS Genet.* **2016**, *12*, e1006301. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
76. Chattri-aryamontri, A.; Oughtred, R.; Boucher, L.; Rust, J.; Chang, C.; Kolas, N.K.; O'Donnell, L.; Oster, S.; Theesfeld, C.; Sellam, A. The BioGRID interaction database: 2017 update. *Nucl. Acids Res.* **2017**, *45*, D369–D379. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
77. Shannon, P.; Markiel, A.; Ozier, O.; Baliga, N.S.; Wang, J.T.; Ramage, D.; Amin, N.; Schwikowski, B.; Ideker, T. Cytoscape: A software environment for integrated models of biomolecular interaction networks. *Genome Res.* **2003**, *13*, 2498–2504. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
78. Thimm, O.; Blasing, O.; Gibon, Y.; Nagel, A.; Meyer, S.; Krüger, P.; Selbig, J.; Müller, L.A.; Rhee, S.Y.; Stitt, M. Mapman: A user-driven tool to display genomics data sets onto diagrams of metabolic pathways and other biological processes. *Plant J.* **2004**, *37*, 914–939. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
79. Wang, R.; Estelle, M. Diversity and specificity: Auxin perception and signaling through the TIR1/AFB pathway. *Curr. Opin. Plant Biol.* **2014**, *21*, 51–58. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
80. Shi, H.; Liu, W.; Wei, Y.; Ye, T. Integration of auxin/indole-3-acetic acid 17 and RGA-LIKE3 confers salt stress resistance through stabilization by nitric oxide in Arabidopsis. *J. Exp. Bot.* **2017**, *68*, 1239–1249. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
81. Terrile, M.C.; Paris, R.; Calderón-Villalobos, L.I.; Iglesias, M.J.; Lamattina, L.; Estelle, M.; Casalongué, C.A. Nitric oxide influences auxin signaling through S-nitrosylation of the Arabidopsis TRANSPORT INHIBITOR RESPONSE 1 auxin receptor. *Plant J.* **2012**, *70*, 492–500. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
82. Wen, R.; Wang, S.; Xiang, D.; Venglat, P.; Shi, X.; Zang, Y.; Datta, R.; Xiao, W.; Wang, H. UBC13, an E2 enzyme for Lys63-linked ubiquitination, functions in root development by affecting auxin signaling and Aux/IAA protein stability. *Plant J.* **2014**, *80*, 424–436. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
83. Fukaki, H.; Taniguchi, N.; Tasaka, M. PICKLE is required for SOLITARY-ROOT/IAA14-mediated repression of ARF7 and ARF19 activity during Arabidopsis lateral root initiation. *Plant J.* **2006**, *48*, 380–389. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
84. Yamamuro, C.; Zhu, J.K.; Yang, Z. Epigenetic modifications and plant hormone action. *Mol. Plant* **2016**, *9*, 57–70. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
85. Benhamed, M.; Bertrand, C.; Servet, C.; Zhou, D.-X. Arabidopsis GCN5, HD1, and TAF1/HAF2 Interact to regulate histone acetylation required for light-responsive gene expression. *Plant Cell* **2006**, *18*, 2893–2903. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]

86. Sun, J.; Qi, L.; Li, Y.; Zhai, Q.; Li, C. PIF4 and PIF5 transcription factors link blue light and auxin to regulate the phototropic response in Arabidopsis. *Plant Cell* **2013**, *25*, 2102–2114. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
87. Sellaro, R.; Yanovsky, M.J.; Casal, J.J. Repression of shade-avoidance reactions by sunfleck induction of HY5 expression in Arabidopsis. *Plant J.* **2011**, *68*, 919–928. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
88. Iglesias, M.J.; Sellaro, R.; Zurbriggen, M.D.; Casal, J.J. Multiple links between shade avoidance and auxin networks. *J. Exp. Bot.* **2017**, *69*, 213–228. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
89. Shin, R.; Burch, A.Y.; Huppert, K.A.; Tiwari, S.B.; Murphy, A.S.; Guilfoyle, T.J.; Schachtman, D.P. The Arabidopsis transcription factor MYB77 modulates auxin signal transduction. *Plant Cell* **2007**, *19*, 2440–2453. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
90. Jiang, Y.; Liang, G.; Yang, S.; Yu, D. Arabidopsis WRKY57 functions as a node of convergence for jasmonic acid—And auxin-mediated signaling in jasmonic acid—Induced leaf senescence. *Plant Cell* **2014**, *26*, 230–245. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
91. Hu, Y.; Jiang, Y.; Han, X.; Wang, H.; Pan, J.; Yu, D. Jasmonate regulates leaf senescence and tolerance to cold stress: Crosstalk with other phytohormones. *J. Exp. Bot.* **2017**, *68*, 1361–1369. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
92. Shani, E.; Salehin, M.; Zhang, Y.; Sanchez, S.E.; Doherty, C.; Wang, R.; Mangado, C.; Song, L.; Tal, I.; Pisanty, O.; et al. Plant stress tolerance requires auxin-sensitive Aux/IAA transcriptional repressors. *Curr. Biol.* **2017**, *27*, 437–444. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
93. Weiste, C.; Pedrotti, L.; Selvanayagam, J.; Muralidhara, P.; Fröschel, C.; Novák, O.; Ljung, K.; Hanson, J.; Dröge-Laser, W. The Arabidopsis bZIP11 transcription factor links low-energy signalling to auxin-mediated control of primary root growth. *PLoS Genet.* **2017**, *13*, e1006607. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
94. Herud, O.; Weijers, D.; Lau, S.; Jürgens, G. Auxin responsiveness of the MONOPTEROS-BODENLOS module in primary root initiation critically depends on the nuclear import kinetics of the Aux/IAA inhibitor BODENLOS. *Plant J.* **2016**, *85*, 269–277. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
95. Chen, Y.; Yang, Q.; Sang, S.; Wei, Z.; Wang, P. Rice inositol polyphosphate kinase (OsIPK2) directly interacts with OsIAA11 to regulate lateral root formation. *Plant Cell Physiol.* **2017**, *58*, 1891–1900. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
96. Kang, B.; Zhang, Z.; Wang, L.; Zheng, L.; Mao, W.; Li, M.; Wu, Y.; Wu, P.; Mo, X. OsCYP2, a chaperone involved in degradation of auxin-responsive proteins, plays crucial roles in rice lateral root initiation. *Plant J.* **2013**, *74*, 86–97. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
97. Cui, P.; Liu, H.; Ruan, S.; Ali, B.; Gill, R.; Ma, H.; Zheng, Z.; Zhou, W. A zinc finger protein, interacted with cyclophilin, affects root development via IAA pathway in rice. *J. Integr. Plant Biol.* **2017**, *59*, 496–505. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
98. Jin, L.; Qin, Q.; Wang, Y.; Pu, Y.; Liu, L.; Wen, X.; Ji, S.; Wu, J.; Wei, C.; Ding, B.; et al. Rice Dwarf Virus P2 protein hijacks auxin signaling by directly targeting the rice OsIAA10 protein, enhancing viral infection and disease development. *PLoS Pathog.* **2016**, *12*, e1005847. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
99. Han, S.; Hwang, I. Integration of multiple signaling pathways shapes the auxin response. *J. Exp. Bot.* **2017**, *69*, 189–200. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
100. Colón-Carmona, A.; Chen, D.L.; Yeh, K.-C.; Abel, S. Aux/IAA proteins are phosphorylated by phytochrome in vitro. *Plant Physiol.* **2000**, *124*, 1728–1738. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
101. Jing, H.; Yang, X.; Zhang, J.; Liu, X.; Zheng, H.; Dong, G.; Nian, J.; Feng, J.; Xia, B.; Qian, Q. Peptidyl-prolyl isomerization targets rice Aux/IAAs for proteasomal degradation during auxin signalling. *Nat. Commun.* **2015**, *6*, 7395. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
102. Campos-Rivero, G.; Osorio-Montalvo, P.; Sánchez-Borges, R.; Us-Camás, R.; Duarte-Aké, F.; de-la-Peña, C. Plant hormone signaling in flowering: An epigenetic point of view. *J. Plant Physiol.* **2017**, *214*, 16–27. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
103. Wang, J.-J.; Guo, H.-S. Cleavage of indole-3-acetic acid inducible28 mRNA by microRNA847 upregulates auxin signaling to modulate cell proliferation and lateral organ growth in Arabidopsis. *Plant Cell* **2015**, *27*, 574–590. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
104. Yang, X.; Lee, S.; So, J.H.; Dharmasiri, S.; Dharmasiri, N.; Ge, L.; Jensen, C.; Hangarter, R.; Hobbie, L.; Estelle, M. The IAA1 protein is encoded by AXR5 and is a substrate of SCFTIR1. *Plant J.* **2004**, *40*, 772–782. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
105. Kim, B.C.; Soh, M.S.; Kang, B.J.; Furuya, M.; Nam, H.G. Two dominant photomorphogenic mutations of Arabidopsis thaliana identified as suppressor mutations of hy2. *Plant J.* **1996**, *9*, 441–456. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]

106. Guseman, J.M.; Hellmuth, A.; Lanctot, A.; Feldman, T.P.; Moss, B.L.; Klavins, E.; Calderón Villalobos, L.I.A.; Nemhauser, J.L. Auxin-induced degradation dynamics set the pace for lateral root development. *Development* **2015**, *142*, 905–909. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
107. Nagpal, P.; Walker, L.M.; Young, J.C.; Sonawala, A.; Timpte, C.; Estelle, M.; Reed, J.W. AXR2 Encodes a Member of the Aux/IAA Protein Family. *Plant Physiol.* **2000**, *123*, 563–574. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
108. Arase, F.; Nishitani, H.; Egusa, M.; Nishimoto, N.; Sakurai, S.; Sakamoto, N.; Kaminaka, H. IAA8 involved in lateral root formation interacts with the TIR1 auxin receptor and ARF transcription factors in Arabidopsis. *PLoS ONE* **2012**, *7*, e43414. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
109. Tabata, R.; Ikezaki, M.; Fujibe, T.; Aida, M.; Tian, C.-E.; Ueno, Y.; Yamamoto, K.T.; Machida, Y.; Nakamura, K.; Ishiguro, S. Arabidopsis auxin response factor6 and 8 regulate jasmonic acid biosynthesis and floral organ development via repression of class I KNOX genes. *Plant Cell Physiol.* **2009**, *51*, 164–175. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
110. Hamann, T.; Benkova, E.; Bäurle, I.; Kientz, M.; Jürgens, G. The Arabidopsis BODENLOS gene encodes an auxin response protein inhibiting MONOPTEROS-mediated embryo patterning. *Genes Dev.* **2002**, *16*, 1610–1615. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
111. Hardtke, C.S.; Berleth, T. The Arabidopsis gene MONOPTEROS encodes a transcription factor mediating embryo axis formation and vascular development. *EMBO J.* **1998**, *17*, 1405–1411. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
112. Rouse, D.; Mackay, P.; Stirnberg, P.; Estelle, M.; Leyser, O. Changes in auxin response from mutations in an AUX/IAA gene. *Science* **1998**, *279*, 1371–1373. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
113. Leyser, H.; Pickett, F.B.; Dharmasiri, S.; Estelle, M. Mutations in the AXR3 gene of Arabidopsis result in altered auxin response including ectopic expression from the SAUR-AC1 promoter. *Plant J.* **1996**, *10*, 403–413. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
114. Saito, M.; Konishi, N.; Kanno, K.; Yamaya, T.; Kojima, S. Transcriptional repressor IAA17 is involved in nitrogen use by modulating cytosolic glutamine synthetase GLN1; 2 in Arabidopsis roots. *Soil Sci. Plant Nutr.* **2017**, *63*, 163–170. [[CrossRef](#)]
115. Ploense, S.E.; Wu, M.-F.; Nagpal, P.; Reed, J.W. A gain-of-function mutation in IAA18 alters Arabidopsis embryonic apical patterning. *Development* **2009**, *136*, 1509–1517. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
116. Notaguchi, M.; Wolf, S.; Lucas, W.J. Phloem-mobile Aux/IAA transcripts target to the root tip and modify root architecture. *J. Integr. Plant Biol.* **2012**, *54*, 760–772. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
117. Tatematsu, K.; Kumagai, S.; Muto, H.; Sato, A.; Watahiki, M.K.; Harper, R.M.; Liscum, E.; Yamamoto, K.T. MASSUGU2 encodes Aux/IAA19, an auxin-regulated protein that functions together with the transcriptional activator NPH4/ARF7 to regulate differential growth responses of hypocotyl and formation of lateral roots in Arabidopsis thaliana. *Plant Cell* **2004**, *16*, 379–393. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
118. Rogg, L.E.; Lasswell, J.; Bartel, B. A gain-of-function mutation in IAA28 suppresses lateral root development. *Plant Cell* **2001**, *13*, 465–480. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
119. De Rybel, B.; Vassileva, V.; Parizot, B.; Demeulenaere, M.; Grunewald, W.; Audenaert, D.; Van Campenhout, J.; Overvoorde, P.; Jansen, L.; Vanneste, S. A novel aux/IAA28 signaling cascade activates GATA23-dependent specification of lateral root founder cell identity. *Curr. Biol.* **2010**, *20*, 1697–1706. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
120. Sato, A.; Yamamoto, K.T. Overexpression of the non-canonical Aux/IAA genes causes auxin-related aberrant phenotypes in Arabidopsis. *Physiol. Plant.* **2008**, *133*, 397–405. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
121. Chaabouni, S.; Jones, B.; Delalande, C.; Wang, H.; Li, Z.; Mila, I.; Frasse, P.; Latche, A.; Pech, J.-C.; Bouzayen, M. Sl-IAA3, a tomato Aux/IAA at the crossroads of auxin and ethylene signalling involved in differential growth. *J. Exp. Bot.* **2009**, *60*, 1349–1362. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
122. Kloosterman, B.; Visser, R.; Bachem, C. Isolation and characterization of a novel potato Auxin/Indole-3-Acetic Acid family member (StIAA2) that is involved in petiole hyponasty and shoot morphogenesis. *Plant Physiol. Biochem.* **2006**, *44*, 766–775. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
123. Nilsson, J.; Karlberg, A.; Antti, H.; Lopez-Vernaza, M.; Mellerowicz, E.; Perrot-Rechenmann, C.; Sandberg, G.; Bhalarao, R.P. Dissecting the molecular basis of the regulation of wood formation by auxin in hybrid aspen. *Plant Cell* **2008**, *20*, 843–855. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
124. Wang, Y.; Zhang, T.; Wang, R.; Zhao, Y. Recent advances in auxin research in rice and their implications for crop improvement. *J. Exp. Bot.* **2017**, *69*, 255–263. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
125. Mazzucato, A.; Cellini, F.; Bouzayen, M.; Zouine, M.; Mila, I.; Minoia, S.; Petrucci, A.; Picarella, M.E.; Ruiu, F.; Carriero, F. A TILLING allele of the tomato Aux/IAA9 gene offers new insights into fruit set mechanisms and perspectives for breeding seedless tomatoes. *Mol. Breed.* **2015**, *35*, 22. [[CrossRef](#)]

126. Wang, H.; Jones, B.; Li, Z.; Frasse, P.; Delalande, C.; Regad, F.; Chaabouni, S.; Latché, A.; Pech, J.-C.; Bouzayen, M. The tomato Aux/IAA transcription factor IAA9 is involved in fruit development and leaf morphogenesis. *Plant Cell* **2005**, *17*, 2676–2692. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
127. Koenig, D.; Bayer, E.; Kang, J.; Kuhlemeier, C.; Sinha, N. Auxin patterns *Solanum lycopersicum* leaf morphogenesis. *Development* **2009**, *136*, 2997–3006. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
128. Ueta, R.; Abe, C.; Watanabe, T.; Sugano, S.S.; Ishihara, R.; Ezura, H.; Osakabe, Y.; Osakabe, K. Rapid breeding of parthenocarpic tomato plants using CRISPR/Cas9. *Sci. Rep.* **2017**, *7*, 507. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
129. Deng, W.; Yang, Y.; Ren, Z.; Audran-Delalande, C.; Mila, I.; Wang, X.; Song, H.; Hu, Y.; Bouzayen, M.; Li, Z. The tomato SlIAA15 is involved in trichome formation and axillary shoot development. *New Phytol.* **2012**, *194*, 379–390. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
130. Su, L.; Bassa, C.; Audran, C.; Mila, I.; Cheniclet, C.; Chevalier, C.; Bouzayen, M.; Roustan, J.-P.; Chervin, C. The auxin Sl-IAA17 transcriptional repressor controls fruit size via the regulation of endoreduplication-related cell expansion. *Plant Cell Physiol.* **2014**, *55*, 1969–1976. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
131. Bassa, C.; Mila, I.; Bouzayen, M.; Audran-Delalande, C. Phenotypes associated with down-regulation of Sl-IAA27 support functional diversity among Aux/IAA family members in tomato. *Plant Cell Physiol.* **2012**, *53*, 1583–1595. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
132. Guillotin, B.; Etemadi, M.; Audran, C.; Bouzayen, M.; Becard, G.; Combier, J.-P. Sl-IAA27 regulates strigolactone biosynthesis and mycorrhization in tomato (var. MicroTom). *New Phytol.* **2017**, *213*, 1124–1132. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
133. Thakur, J.K.; Tyagi, A.K.; Khurana, J.P. OsIAA1, an Aux/IAA cDNA from rice, and changes in its expression as influenced by auxin and light. *DNA Res.* **2001**, *8*, 193–203. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
134. Song, Y.; Xu, Z.-F. Ectopic Overexpression of an AUXIN/INDOLE-3-ACETIC ACID (Aux/IAA) Gene OsIAA4 in Rice Induces Morphological Changes and Reduces Responsiveness to Auxin. *Int. J. Mol. Sci.* **2013**, *14*, 13645–13656. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
135. Jung, H.; Lee, D.-K.; Choi, Y.; Kim, J.-K. OsIAA6, a member of the rice Aux/IAA gene family, is involved in drought tolerance and tiller outgrowth. *Plant Sci.* **2015**, *236*, 304–312. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
136. Zhu, Z.X.; Liu, Y.; Liu, S.J.; Mao, C.Z.; Wu, Y.R.; Wu, P. A gain-of-function mutation in OsIAA11 affects lateral root development in rice. *Mol. Plant* **2012**, *5*, 154–161. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
137. Kitomi, Y.; Inahashi, H.; Takehisa, H.; Sato, Y.; Inukai, Y. OsIAA13-mediated auxin signaling is involved in lateral root initiation in rice. *Plant Sci.* **2012**, *190*, 116–122. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
138. Jun, N.; Gaohang, W.; Zhenxing, Z.; Huanshan, Z.; Yunrong, W.; Ping, W. OsIAA23-mediated auxin signaling defines postembryonic maintenance of QC in rice. *Plant J.* **2011**, *68*, 433–442. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
139. Zhang, Y.; Paschold, A.; Marcon, C.; Liu, S.; Tai, H.; Nestler, J.; Yeh, C.-T.; Opitz, N.; Lanz, C.; Schnable, P.S.; et al. The Aux/IAA gene *rum1* involved in seminal and lateral root formation controls vascular patterning in maize (*Zea mays* L.) primary roots. *J. Exp. Bot.* **2014**, *65*, 4919–4930. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
140. Liu, S.; Hu, Q.; Luo, S.; Li, Q.; Yang, X.; Wang, X.; Wang, S. Expression of wild-type PtrIAA14.1, a poplar Aux/IAA gene causes morphological changes in *Arabidopsis*. *Front. Plant Sci.* **2015**, *6*, 388. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]

