

شناسایی خانواده ژنی *G2-like* و اعضای کاندید در پاسخ به بیماری سفیدک پودری در گندم

In silico analysis of *like-G2* gene family and identification of responsive members in wheat to powdery mildew infection

پانته آ وثوق محبی^۱، مهدی زهراوی^{۲*}، مهدی چنگیزی^۱، شهاب خاقانی^۱، زهراسادات شبیر^۳

۱- به ترتیب دانشجوی دکتری، استادیار، دانشیار، گروه ژنتیک و به نژادی گیاهی، دانشگاه آزاد اسلامی واحد اراک، اراک، ایران

۲- استادیار، بخش تحقیقات ژنتیک و بانک ژن گیاهی ملی ایران، موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران

۳- دانشیار، گروه زیست شناسی سیستم ها، پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران

Vosough-Mohebbi P¹, Zahravi M^{*2}, Changizi M¹, Khaghani Sh¹, Shobbar ZS³

1- PhD Student, Assistant Professor, Associate Professor, Department of Genetics and Plant Breeding, Islamic Azad University, Arak Branch, Arak, Iran

2- Assistant Professor, Department of Genetics and National Plant Gene Bank of Iran, Seed and Plant Improvement Institute (SPII), Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran

3- Associate Professor, Department of Systems Biology, Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran (ABRII), Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: mzahravi@yahoo.com

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۰۵/۳۱ - تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۰۸/۰۶)

چکیده

گندم یکی از مهم ترین گیاهان زراعی در جهان و ایران محسوب می شود و سفیدک پودری گندم، یکی از بیماری های مهم در گندم است که خسارت قابل توجهی را به محصول وارد می سازد. ژن های رمز کننده عوامل رونویسی، کاندیدای مناسبی برای دست ورزی ژنتیکی و اصلاح ارقام مقاوم به تنش های محیطی می باشند. اخیراً، مطالعات نشان داده است که اعضاء خانواده ژنی *like-G2* در گیاهان در پاسخ به پاتوژن ها نقش دارند. لذا به منظور، شناسایی اعضاء خانواده ژنی *like-G2* در گندم نانوائی و پیش بینی عملکرد آن ها، اطلاعات مربوط به خانواده پروتئینی *G2-like* از پایگاه های اطلاعاتی نظیر TFDB و Ensembl جمع آوری شد. سپس، از اعضای این خانواده ژنی در برنج و آراییدوپسیس بر علیه پروتئین ها و ژنوم گندم استفاده شد و پس از حذف توالی های تکراری، ۸۳ مکان ژنی رمز کننده ۱۳۶ رونوشت پروتئینی شناسایی شد. درخت فیلوژنی ترسیمی بر اساس توالی های پروتئینی این خانواده ژنی در گندم و ۶ توالی پروتئینی شناخته شده در سایر گیاهان با روش نزدیک ترین همسایه ها، این خانواده را به ۶ گروه طبقه بندی نمود. بر اساس گروه بندی اعضاء، پیش بینی می شود که گروه I، II و V به ترتیب در فرایندهای پاسخ به بیماری سفیدک پودری، در رشد و توسعه کلروپلاست، پاسخ به تنش های زیستی و زمان گلدهی دخیل هستند. پیش بینی موتیف ها در این خانواده نشان داد که اغلب اعضاء خانواده ژنی *G2-like* در یک گروه، شامل ترکیبات موتیفی مشابهی هستند که دلالت بر صحت گروه بندی در درخت فیلوژنی و عملکرد مشابه اعضای یک گروه دارد. توزیع فراوانی اعضاء خانواده ژنی *G2-like* گندم روی کروموزوم ها نشان داد که اعضاء این خانواده روی کلیه کروموزوم های گندم وجود دارد. بیشترین و کمترین تعداد اعضاء این خانواده به ترتیب روی کروموزوم 6B و کروموزوم های 3D و 3A قرار دارد. همچنین، تجزیه و تحلیل ساختار ژن های آن ها نشان داد که تعداد اینترون در گروه ها از ۰ تا ۸ عدد متغیر است.

واژه های کلیدی

بیماری سفیدک پودری
خانواده ژنی *G2-like*
درخت فیلوژنتیکی
گندم

مقدمه

گندم، سومین غله اصلی در جهان محسوب می‌شود که ۹۵٪ از زمین‌های زیر کشت گندم در جهان به گندم هگزاپلوئید نانوائی (*Triticum aestivum* L.) و ۵٪ به گندم تتراپلوئید دوروم تعلق دارد (Reynolds, Gutiérrez-Rodríguez, and Larqué-Saavedra 2000; Shewry 2009). گندم با دارا بودن اسیدهای آمینه ضروری، مواد معدنی، ویتامین‌ها و ترکیبات فیبری، به‌طور گسترده‌ای مورد تغذیه انسان قرار می‌گیرد و یک سوم جمعیت جهان بیش از نیمی از کالری و نزدیک به نیمی از پروتئین مصرفی خود را از گندم تأمین می‌کند (Shewry 2009; Dhanda, Sethi, and Behl 2004). پیش‌بینی شده است که جمعیت جهان در سال‌های ۲۰۲۵ و ۲۰۵۰ به ترتیب به ۸ و ۹ میلیارد نفر خواهد رسید و برای تأمین مواد غذایی جمعیت جهان در سال ۲۰۵۰، محصول گندم می‌بایست سالیانه ۲٪ در واحد سطح افزایش یابد که بخشی از این افزایش محصول از طریق اصلاح گندم در برابر از دست دادن ۲۵٪ سالیانه از محصول توسط عوامل محیطی می‌تواند محقق شود (FAO 2016; Gill et al. 2004). از عوامل محیطی که موجب اثرات نامطلوب نظیر کاهش رشد و محصول گندم می‌شود، می‌توان به شرایط آب و هوایی، عناصر غذایی، آلاینده‌ها، آفات، عوامل بیماری‌زای گیاهی و علف‌های هرز اشاره کرد (Wiese 1987; Kong et al. 2020).

گیاهان برای بقا خود در تنش‌های محیطی، شبکه سیگنالینگ پیچیده‌ای را توسعه می‌دهند که سیگنال‌ها را از محیط اطراف خود دریافت و با بیان ژن‌های پاسخ دهنده به تنش، به تغییرات محیط اطراف خود پاسخ می‌دهند (Xu et al. 2011). ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش‌های محیطی به دو گروه؛ ژن‌های مرتبط به متابولیسم سلولی و تحمل به تنش، و ژن‌های تنظیمی رمزکننده پروتئین‌های کینازی، فسفاتازها و یا عوامل رونویسی^۱ طبقه‌بندی می‌شوند (Cheong et al. 2003). عوامل رونویسی، حدود ۷ درصد از توالی رمزشونده ژنوم گیاهان را به‌خود اختصاص می‌دهند که نشان‌دهنده پیچیدگی تنظیم در سطح رونویسی است. به‌طور معمول، عوامل رونویسی دارای دمین متصل شونده به DNA^۲ و

منطقه تنظیم رونویسی^۳ هستند که با سایر اجزاء دستگاه رونویسی ارتباط برقرار می‌کنند تا دسترسی RNA پلیمراز به راه‌انداز^۴ ژن را آسان یا مسدود کنند (Udvardi et al. 2007). در حقیقت، عوامل رونویسی انتقال اطلاعات ژنتیکی از DNA به RNA را با فعال یا سرکوب رونویسی کنترل می‌کنند و با تنظیم مسیرهای مختلف سیگنالینگ، نقش مهمی در دفاع از گیاهان ایفا می‌کنند (Xu et al. 2007; Udvardi et al. 2011). تاکنون، ۶۴ خانواده عامل رونویسی در سلسله گیاهان شناسایی شده است که اعضای مختلف یک خانواده، اغلب پاسخ‌های مختلفی به محرک‌های متفاوت محیطی می‌دهند (Pérez-Rodríguez et al. 2010; Nakashima, Ito, and Yamaguchi-Shinozaki 2009). عوامل رونویسی نظیر برخی از اعضای خانواده‌های WRKY, NAC, G2-like, C3H, MYB, GATA, ERF/AP2, bZIP, bHLH (Guo et al. 2007; Curto Rubio et al. 2015; Tan et al. 2018). عوامل رونویسی Golden2-like (GLK) از ابرخانواده GARP می‌باشند که جزء عوامل رونویسی Myb محسوب می‌شوند و رابطه مستقیمی با رشد کلروپلاست در سلسله گیاهان دارند (Chen et al. 2016). ژن Golden2 اولین بار در ذرت کشف شد که نقش کلیدی در توسعه کلروپلاست داشت (Langdale and Kidner 1994) و مطالعات بعدی نشان داد که این ژن، نقش عامل رونویسی را ایفاء می‌کند (Hall et al. 1998). پس از آن، بسیاری از ژن‌های Golden2-like در سایر گیاهان نظیر آرابیدوپسیس (Tang et al. 2012)، فلفل (Brand et al. 2014) و گوجه فرنگی (Powell et al. 2012) شناسایی شدند. این خانواده در برنج، ذرت، تنباکو به ترتیب ۶۶، ۵۹ و ۸۹ عضو دارد (Qin et al. 2021; Bhutia et al. 2020; Liu et al. 2016). اغلب ژن‌های G2-like دارای دو دمین هستند که دمین متصل شونده Myb-DNA^۵ شامل منطقه HLH^۶ است و این منطقه از دو مارپیچ حفاظت شده

^۳ Transcriptional Regulation Region (TRR)^۴ promoter^۵ basic Helix-Loop-Helix^۶ basic leucine zipper^۷ Ethylene Response Factor^۸ Myb-DNA binding domain^۹ helixloop helix^۱ Transcription factors^۲ DNA binding domain

به‌ویژه استان‌های شمالی خسارت قابل توجهی وارد می‌سازد (Zahravi et al. 2018). مقاومت به سفیدک پودری در گونه‌های مختلف گیاهان مطالعه شده است اما مکانیسم مولکولی آن تاکنون شناسایی نشده است. تنظیم رونویسی ژن‌های گیاهی گام اصلی در پاسخ‌های دفاعی گیاه محسوب می‌شوند، از این‌رو شناسایی مکانیسم‌های پیچیده تنظیمی که بیان ژن‌های دفاعی را کنترل می‌کنند، برای درک اثر متقابل^۴ ایتراکشن گیاه و پاتوژن ضروری است (Guo et al. 2018). (Vosough-Mohebbi et al. 2020)، با تجزیه و تحلیل داده ریزآرایه موجود که حاصل از برگ‌های ژنوتیپ حساس و مقاوم گندم در مرحله گیاهچه‌ای، قبل و ۱۲ ساعت بعد از تلقیح با عامل بیماری زای سفیدک پودری بودند (Xin et al. 2011)، ۱۵ ژن رمزکننده عامل‌های رونویسی که در پاسخ به سفیدک پودری در گندم دخیل هستند را شناسایی کردند و بیان نسبی آن‌ها را قبل و ۱۲ ساعت بعد از تلقیح با عامل بیماری‌زای سفیدک پودری در ژنوتیپ‌های حساس و مقاوم به سفیدک پودری تایید نمودند. یکی از ژن‌های رمزکننده این عوامل رونویسی، عضوی از اعضاء خانواده ژنی *G2-like* (*Golden2-like*) بود که بیان آن در هر دو ژنوتیپ بعد از تلقیح با سفیدک پودری افزایش یافت اما میزان بیان در ژنوتیپ مقاوم به‌مراتب نسبت به ژنوتیپ حساس بیشتر بود که نشان‌دهنده فعال بودن این ژن رمزکننده عامل رونویسی در ایجاد مقاومت به سفیدک پودری در گندم می‌باشد. از آنجایی که تاکنون، اعضاء این خانواده ژنی در گندم شناسایی نشده است، هدف اصلی از این تحقیق شناسایی اعضاء خانواده ژنی *G2-like* در گندم نانویی است و همچنین پیش‌بینی عملکرد سایر اعضاء این خانواده که در فرایندهای زیستی از جمله دخیل بودن در پاسخ به بیماری جهت معرفی ژن‌های رمزکننده این عوامل رونویسی، برای دست‌ورزی ژنتیکی و اصلاح ارقام مقاوم می‌باشند.

مواد و روش‌ها

اطلاعات مربوط به خانواده ژنی *G2-like* در گندم از پایگاه اطلاعاتی TFDB^۵ جمع‌آوری شد (Jin et al. 2016). همچنین،

تشکیل شده است که مارپیچ دوم به نسبت مارپیچ اول، بیشتر حفاظت شده است. دمین دیگر، دمین سی- ترمینال که شامل GCT box حفاظت شده است که در دایمر شدن نقش دارد (Rossini et al. 2001; Liu et al. 2016; Qin et al. 2021). عوامل رونویسی *G2-like* (GLK) در بیان ژن‌های هسته‌ای که محصول پروتئینی آن‌ها در کلروپلاست مکان‌یابی می‌شود و همچنین بیان ژن‌های مربوط به فتوسنتز^۱ در گیاهان نظیر ذرت و آرابیدوپسیس نقش دارند (Rossini et al. 2001; Waters et al. 1998; Fitter et al. 2002; Hall et al. 2009). همچنین، ژن‌های این خانواده در تمایز سلولی، پیری، پاسخ به تنش‌های زیستی و غیرزیستی دخیل هستند (Liu et al. 2016; Rauf et al. 2013; Murmu et al. 2014). نقش ژن‌های *GLK* در دفاع علیه بیماری‌ها در بسیاری از مطالعات نیز هم عنوان شده است. به‌طور مثال بیان مضاعف ژن *AtGLK1* آرابیدوپسیس منجر به مقاومت بسیار بالا علیه فوزاریوم^۲ و افزایش حساسیت به پاتوژن اوماسیت بیماری زا^۳ در مقایسه با گیاه شاهد شده است (Savitch et al. 2007; Murmu et al. 2014). ژن *OsGLK1* برنج در مقاومت به تهاجم پاتوژن نقش دارد (Nakamura et al. 2009) و همچنین ژن‌های *GLK* نقش مثبت در تحمل به ویروس موزائیک در آرابیدوپسیس دارند (Han et al. 2016). به‌علاوه، یک ژن از خانواده ژنی *G2-like* در میان ژن‌های رمزکننده عوامل رونویسی با بیان افتراقی حاصل از مقایسه پروفایل بیانی دو ژنوتیپ حساس و مقاوم خربزه بعد از تلقیح با سفیدک پودری، گزارش شده است (Hong, Wei-ping, and Jun-Feng 2019).

در بین عوامل بیماری‌زا، قارچ‌ها دارای اهمیت بیشتری هستند زیرا گیاه گندم به بسیاری از بیماری‌های ریشه، طوقه، ساقه و برگ که غالب این بیماری‌ها توسط قارچ‌ها صورت می‌گیرد، حساس می‌باشد (Butler 1961). بیماری سفیدک پودری گندم با عامل *Blumeria graminis* f.sp. *tritici* (*Bgt*) انتشار جهانی داشته و به‌عنوان یکی از مهم‌ترین بیماری‌های این محصول از قرن‌ها پیش، مورد توجه بشر قرار داشته است (Qian et al. 2017) و در ایران نیز، یکی از بیماری‌های مهم گندم بوده و در بعضی مناطق کشور

^۱ photosynthesis-related genes

^۲ *Fusarium graminearum*

^۳ *Hyaloperonospora arabidopsidis* (*Hpa*) *Noco2*

^۴ interaction

^۵ Plant Transcription Factor Database

برای شناسایی اعضای این خانواده ژنی در کدوم در پایگاه Ensembl، جستجوی نام ژن بر علیه ژنوم کدوم صورت گرفت. سپس، به منظور یافتن اعضاء احتمالی جدید، توالی پروتئینی اعضاء این خانواده ژنی در برنج و آرکیدوپسیس دریافت شده از پایگاه اطلاعاتی TFDB بر علیه پروتئین ها و ژنوم کدوم توسط tBLASTN و BLASTP پایگاه Ensembl مورد جستجو قرار گرفت (Kersey et al. 2016). توالی های تکراری به دست آمده به صورت دستی حذف شدند و سپس توالی های پروتئینی جهت بررسی حضور دمین منتسب به خانواده پروتئینی G2-like در پایگاه اطلاعاتی Pfam و SMART مورد جستجو قرار گرفتند (Finn et al. 2016; Letunic, Doerks, and Bork 2015).

اعضای خانواده ژنی *G2-like* در گندم

توالی‌های پروتئینی تک به تک اعضاء خانواده ژنی *G2-like* گندم در مقابل ژنوم گندم در پایگاه Ensembl مورد جستجو قرار گرفتند و مکان هر ژن روی کروموزوم مشخص شده و به صورت شماتیک با اندازه مگاباز توسط نرم‌افزار MapChart ترسیم شد (Voorrips 2002). توالی‌های ژنی و همچنین توالی‌های رمز شونده^۱ هر ژن از پایگاه مذکور دریافت و برای مشخص شدن نواحی برش ایترونی^۲ در سرور Gene structure قرار گرفتند (Hu et al. 2015).

توالی‌های پروتئینی خانواده G2-like گندم (بلندترین رونوشت از هر عضو) به همراه دو عضو شناخته شده در آراییدوپسیس ((AtGLK1) At2g20570 و ((AtGLK2) At5g44190)، سه عضو (OsGLK1) LOC_Os09g12750 (OsHPL3) برنج LOC_Os06g24070 و ((OsGLK2) LOC_Os01g13740 و ذرت ((ZmGLK1) AAK50392) با هم هم‌ردیف شدند. درخت فیلوژنی با روش اتصال همسایه^۳ و آزمون خود راه‌اندازی^۴ با ۱۰۰۰ تکرار توسط نرم‌افزار Mega7 ترسیم شد (Kumar et al. 2006).

توالی‌های پروتئینی اعضاء این خانواده ژنی در گندم (بلندترین توالی پروتئینی رمزشونده توسط آن ژن)، برای تشخیص موتیف‌های حفاظت شده در توالی‌ها در نرم‌افزار MEME

¹ coding sequences² intron splicing sites

³ Neighbor-joining

4 Bootstrap

نام‌گذاری جدید برای اعضاء این خانواده در نظر گرفت. بدین صورت که نام جدید (*TaG1* الی *TaG83*) است و اعداد اعشاری برای رونوشت ژن‌ها استفاده شد (*TaG1.1*) (جدول-۱). مکان ژنی خانواده ژنی *G2-like*، به‌صورت شماتیک با اندازه مگاباز ترسیم شد (شکل ۱). توزیع فراوانی اعضاء خانواده ژنی *G2-like*

گندم روی کروموزوم‌ها نشان می‌دهد که حضور اعضاء این خانواده روی کلیه کروموزوم‌های گندم وجود دارد. بیشترین تعداد ژن *G2-like* (۸ عضو) روی کروموزوم 6B و کمترین تعداد ژن (۱) روی کروموزوم 3D و 3A قرار گرفتند.

جدول ۱- اطلاعات مربوط به خانواده ژنی *G2-like* گندم

Gene Name	Transcript Name	Ensembl transcript ID	TFDB ID	Gene Name	Transcript Name	Ensembl transcript ID	TFDB ID
<i>TaG1</i>	<i>TaG1.1</i>	TraesCS1A02G305500.1	Traes_1AL_2CFFBD60E.2	<i>TaG35</i>	<i>TaG35.1</i>	TraesCS5A02G068900.1	Traes_5AS_12F8B3DEF.3
	<i>TaG1.2</i>	TraesCS1A02G305500.2			<i>TaG35.2</i>	TraesCS5A02G068900.2	
	<i>TaG2.1</i>	TraesCS1A02G309200.1	Traes_1AL_2EDF05396.2	<i>TaG36</i>	<i>TaG36.1</i>	TraesCS5A02G153000.1	Traes_5AL_2F93FD88F.2
<i>TaG2</i>	<i>TaG2.2</i>	TraesCS1A02G309200.2		<i>TaG37</i>	<i>TaG37.1</i>	TraesCS5A02G178600.1	Traes_5AL_6F77CFB03.2
	<i>TaG2.3</i>	TraesCS1A02G309200.3		<i>TaG38</i>	<i>TaG38.1</i>	TraesCS5A02G401600.1	Traes_5AL_D98C7CE92.1
	<i>TaG3.1</i>	TraesCS1B02G216600.1	Traes_1BL_E2629CBC1.1	<i>TaG39</i>	<i>TaG39.1</i>	TraesCS5B02G068000.1	Traes_5BS_82133897D.2
<i>TaG4</i>	<i>TaG4.1</i>	TraesCS1B02G316200.1	Traes_1BL_C0F4A948C.2	<i>TaG40</i>	<i>TaG40.1</i>	TraesCS5B02G075300.1	Traes_5BS_C9EA93E10.1
	<i>TaG4.2</i>	TraesCS1B02G316200.2		<i>TaG41</i>	<i>TaG41.1</i>	TraesCS5B02G151800.1	Traes_5BL_0C6735099.1
	<i>TaG5.1</i>	TraesCS1B02G320000.1	Traes_1BL_8E8190A0F.1	<i>TaG42</i>	<i>TaG42.1</i>	TraesCS5B02G176200.1	Traes_5BL_0684A2454.1
<i>TaG5</i>	<i>TaG5.2</i>	TraesCS1B02G320000.2		<i>TaG43</i>	<i>TaG43.1</i>	TraesCS5B02G176300.1	Traes_5BL_A28533902.1
	<i>TaG6.1</i>	TraesCS1B02G441800.1	Traes_1AL_43D709979.1	<i>TaG44</i>	<i>TaG44.1</i>	TraesCS5B02G406300.1	Traes_5BL_A2C97A02D.3
	<i>TaG7.1</i>	TraesCS1D02G305200.1	Traes_1DL_7589A1385.1		<i>TaG44.2</i>	TraesCS5B02G406300.2	Traes_5DL_EB47672ED.4
<i>TaG7</i>	<i>TaG7.2</i>	TraesCS1D02G305200.2		<i>TaG45</i>	<i>TaG45.1</i>	TraesCS5B02G407600.1	Traes_5BL_883AD53FB.1
	<i>TaG8.1</i>	TraesCS1D02G308600.1	Traes_1DL_1141C575C.2	<i>TaG46</i>	<i>TaG46.1</i>	TraesCS5D02G075600.1	Traes_5DS_39E5EF501.2
	<i>TaG8.2</i>	TraesCS1D02G308600.2		<i>TaG47</i>	<i>TaG47.1</i>	TraesCS5D02G081000.1	Traes_5DS_13C2391DC.1
<i>TaG9</i>	<i>TaG9.1</i>	TraesCS2A02G100600.1	Traes_2AS_28B163E7C.1	<i>TaG48</i>	<i>TaG48.1</i>	TraesCS5D02G183000.1	Traes_5DL_156E53683.1
	<i>TaG10.1</i>	TraesCS2A02G116100.1	Traes_2AS_4EFA77404.2	<i>TaG49</i>	<i>TaG49.1</i>	TraesCS5D02G411800.1	Traes_5DL_B2F166A31.2
	<i>TaG10.2</i>	TraesCS2A02G116100.2		<i>TaG50</i>	<i>TaG50.1</i>	TraesCS5D02G412800.1	Traes_5DL_EFE6EFEDF.1
<i>TaG11</i>	<i>TaG11.1</i>	TraesCS2A02G264800.1	Traes_2AL_92939B028.1	<i>TaG51</i>	<i>TaG51.1</i>	TraesCS6A02G007300.1	Traes_6AS_4B9F0CBBF.2
	<i>TaG11.2</i>	TraesCS2A02G264800.2		<i>TaG52</i>	<i>TaG52.1</i>	TraesCS6A02G108800.1	Traes_6DS_C7C1FFE0C.1
	<i>TaG12.1</i>	TraesCS2A02G441300.1	Traes_2AL_8D3A3687D.2	<i>TaG53</i>	<i>TaG53.1</i>	TraesCS6A02G155400.1	Traes_6AS_DBE4E3146.2
<i>TaG13</i>	<i>TaG13.1</i>	TraesCS2B02G117800.1	Traes_2BS_34669CA7B.1		<i>TaG53.2</i>	TraesCS6A02G155400.2	Traes_6AS_2F376689A.2
	<i>TaG14.1</i>	TraesCS2B02G135600.1	Traes_2BS_10A8CAB27.2	<i>TaG54</i>	<i>TaG54.1</i>	TraesCS6A02G269000.1	Traes_6AL_72D2B7C35.1
	<i>TaG15.1</i>	TraesCS2B02G277300.1	Traes_2BL_EED456A17.1	<i>TaG55</i>	<i>TaG55.1</i>	TraesCS6B02G012800.1	Traes_6BS_2125E90F3.2
<i>TaG16</i>	<i>TaG16.1</i>	TraesCS2B02G459800.1	Traes_2BL_FA727026F.1	<i>TaG56</i>	<i>TaG56.1</i>	TraesCS6B02G137300.1	Traes_6BS_00D311B94.1
	<i>TaG16.2</i>	TraesCS2B02G459800.2			<i>TaG56.2</i>	TraesCS6B02G137300.2	
	<i>TaG17.1</i>	TraesCS2D02G100100.1	Traes_2DS_8EA143F67.1	<i>TaG57</i>	<i>TaG57.1</i>	TraesCS6B02G138200.1	Traes_6BS_44456AE22.1
<i>TaG18</i>	<i>TaG18.1</i>	TraesCS2D02G259200.1	Traes_2DL_64EAA3388.1		<i>TaG57.2</i>	TraesCS6B02G138200.2	
	<i>TaG18.2</i>	TraesCS2D02G259200.2		<i>TaG58</i>	<i>TaG58.1</i>	TraesCS6B02G183500.1	Traes_6BS_444F0E79E.1
	<i>TaG19.1</i>	TraesCS2D02G437600.1	Traes_2DL_07E54848B.1		<i>TaG58.2</i>	TraesCS6B02G183500.2	
<i>TaG20</i>	<i>TaG20.1</i>	TraesCS2D02G488500.1	Traes_2DL_7B1FE2F5B.1		<i>TaG58.3</i>	TraesCS6B02G183500.3	
	<i>TaG20.2</i>	TraesCS2D02G488500.2			<i>TaG58.4</i>	TraesCS6B02G183500.4	
	<i>TaG21.1</i>	TraesCS3A02G105500.1	Traes_3AS_6EEB8D2B2.1	<i>TaG59</i>	<i>TaG59.1</i>	TraesCS6B02G293700.1	Traes_6DL_DB1546316.1
<i>TaG21</i>	<i>TaG21.2</i>	TraesCS3A02G105500.2		<i>TaG60</i>	<i>TaG60.1</i>	TraesCS6B02G296300.1	Traes_6BL_A3E9C02F0.1
	<i>TaG21.3</i>	TraesCS3A02G105500.3		<i>TaG61</i>	<i>TaG61.1</i>	TraesCS6B02G392000.1	Traes_3DS_981B4E4D9.2
	<i>TaG21.4</i>	TraesCS3A02G105500.4		<i>TaG62</i>	<i>TaG62.1</i>	TraesCS6B02G424600.1	Traes_6BL_5D8EE6802.1
<i>TaG22</i>	<i>TaG22.1</i>	TraesCS3B02G124100.1	TRAES3BF104900050CFD_t1		<i>TaG62.2</i>	TraesCS6B02G424600.2	
	<i>TaG22.2</i>	TraesCS3B02G124100.2	, Traes_3DS_0240F189D.1		<i>TaG62.3</i>	TraesCS6B02G424600.3	
	<i>TaG23.1</i>	TraesCS3B02G144100.1	TRAES3BF056900070CFD_t1	<i>TaG63</i>	<i>TaG63.1</i>	TraesCS6D02G097000.1	Traes_6DS_20D189350.2
<i>TaG24</i>	<i>TaG24.1</i>	TraesCS3B02G191600.1	TRAES3BF062500050CFD_t1		<i>TaG63.2</i>	TraesCS6D02G097000.2	
	<i>TaG24.2</i>	TraesCS3B02G191600.2		<i>TaG64</i>	<i>TaG64.1</i>	TraesCS6D02G145300.1	Traes_6DS_45417CBA9.2

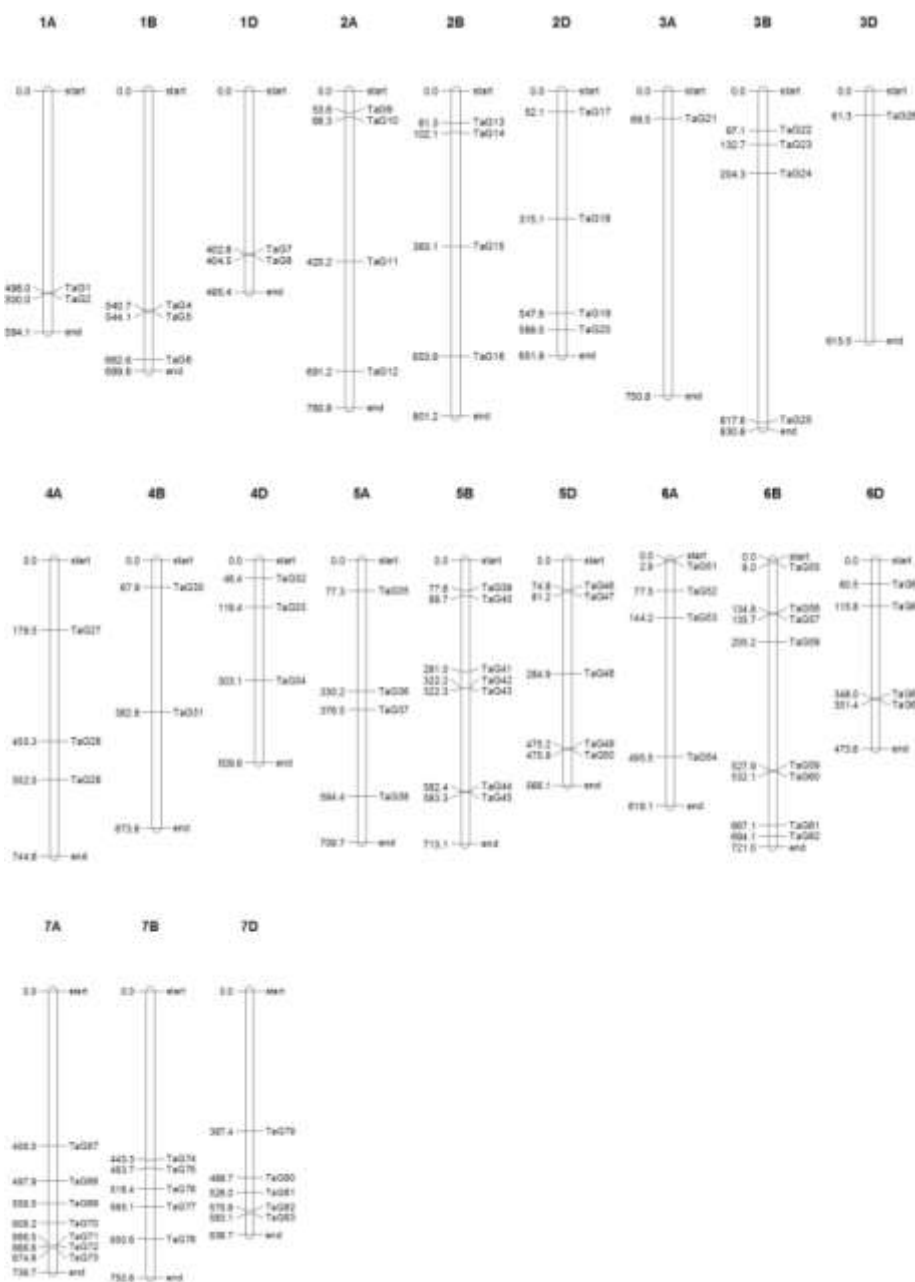
TaG25	TaG25.1	TraesCS3B02G594300.1	TRAES3BF076800040CFD_t1	TaG64.2	TraesCS6D02G145300.2		
	TaG26.1	TraesCS3D02G107800.1	Traes_3DS_0E0A747A1.1	TaG64.3	TraesCS6D02G145300.3		
TaG26	TaG26.2	TraesCS3D02G107800.2		TaG64.4	TraesCS6D02G145300.4		
	TaG26.3	TraesCS3D02G107800.3		TaG65	TaG65.1	TraesCS6D02G245900.1	Traes_6DL_EAF038D23.2
	TaG26.4	TraesCS3D02G107800.4			TaG65.2	TraesCS6D02G245900.2	
	TaG27.1	TraesCS4A02G131700.1	Traes_4AS_7220D33B3.2	TaG66	TaG66.1	TraesCS6D02G248300.1	Traes_6AL_B2256B77F.2
	TaG27.2	TraesCS4A02G131700.2			TaG66.2	TraesCS6D02G248300.2	
	TaG27.3	TraesCS4A02G131700.3		TaG67	TaG67.1	TraesCS7A02G298700.1	Traes_7AL_A086258BE.1
TaG27	TaG27.4	TraesCS4A02G131700.4		TaG68	TaG68.1	TraesCS7A02G339800.1	Traes_7AL_6279FCE8B.1
	TaG27.5	TraesCS4A02G131700.5		TaG69	TaG69.1	TraesCS7A02G381900.1	Traes_7AL_A33076690.3
	TaG27.6	TraesCS4A02G131700.6		TaG70	TaG70.1	TraesCS7A02G415800.1	Traes_7AL_D45376F32.2
	TaG27.7	TraesCS4A02G131700.7		TaG71	TaG71.1	TraesCS7A02G470100.1	Traes_7AL_9A1395EC7.1
TaG28	TaG28.1	TraesCS4A02G180900.1	Traes_4AL_72ECC7747.1	TaG72	TaG72.1	TraesCS7A02G470200.1	Traes_7AL_BF6FD97DA.1
TaG29	TaG29.1	TraesCS4A02G242600.1	Traes_4AL_2E26DE3F6.2 Traes_4BL_8719DBF92.1, Traes_4BS_481D51B66.2	TaG73	TaG73.1	TraesCS7A02G483100.1	Traes_7BL_AE0BEF1BE.1
TaG30	TaG30.1	TraesCS4B02G072500.1		TaG74	TaG74.1	TraesCS7B02G238000.1	Traes_7BL_C35CABF69.1
	TaG30.2	TraesCS4B02G072500.2		TaG75	TaG75.1	TraesCS7B02G251400.1	Traes_7DL_58DDB90E3.1
	TaG31.1	TraesCS4B02G174600.1	Traes_4BL_32D8155C6.1, Traes_4DL_C5FFFD54A.1	TaG76	TaG76.1	TraesCS7B02G284400.1	Traes_7BL_F20FD5D20.1
TaG31	TaG31.2	TraesCS4B02G174600.2			TaG76.2	TraesCS7B02G284400.2	
	TaG31.3	TraesCS4B02G174600.3		TaG77	TaG77.1	TraesCS7B02G315800.1	Traes_7BL_09DD5A1DC.1
TaG32	TaG32.1	TraesCS4D02G071300.1	Traes_4DS_808AD9543.2	TaG78	TaG78.1	TraesCS7B02G385700.1	Traes_7AL_4E68C2154.1
	TaG32.2	TraesCS4D02G071300.2		TaG79	TaG79.1	TraesCS7D02G294400.1	Traes_7DL_976FAF094.1
TaG33	TaG33.1	TraesCS4D02G131500.1	Traes_4DS_99EC36CD4.1	TaG80	TaG80.1	TraesCS7D02G378400.1	Traes_7DL_999E12D5D.1
	TaG34.1	TraesCS4D02G175000.1	Traes_4DL_2C27C34AF.2	TaG81	TaG81.1	TraesCS7D02G409100.1	Traes_7DL_090D0E08E.3
TaG34	TaG34.2	TraesCS4D02G175000.2		TaG82	TaG82.1	TraesCS7D02G457500.1	Traes_7DL_FEA7D3672.1
	TaG34.3	TraesCS4D02G175000.3		TaG83	TaG83.1	TraesCS7D02G470000.1	Traes_7DL_B26E341BE.2
	TaG34.4	TraesCS4D02G175000.4			TaG83.2	TraesCS7D02G470000.2	

درخت فیلوژنی خانواده ژنی G2-like در گندم

به منظور گروه‌بندی اعضاء این خانواده ژنی در گندم، درخت روابط خویشاوندی بر توالی پروتئینی خانواده ژنی G2-like گندم به همراه دو، سه و یک عضو که به ترتیب در آرآبیدوپسیس، برنج و ذرت شناسایی شده بودند، ترسیم شد. درخت فیلوژنی، عوامل رونویسی G2-like گندم را به شش زیرخانواده طبقه‌بندی نمود که گروه‌های I، II، III، VI، V و VI این خانواده ژنی، به ترتیب ۲۲، ۱۹، ۱، ۱۹ و ۷ عضو از گندم را به خود اختصاص دادند (شکل ۱). به طور خلاصه، عوامل رونویسی G2-like در فتوستتر، تمایز سلولی، پیری، پاسخ به تنش‌های زیستی و غیرزیستی فعالیت دارند (Liu et al. 2016; Rauf et al. 2013; Murmu et al. 2009; Waters et al. 2014). ژن‌ها با روابط خویشاوندی نزدیک، اغلب عملکردهای مشابهی از خود نشان می‌دهند. لذا، آنالیز فیلوژنتیک می‌تواند روشی مناسب و موثر برای پیش‌بینی عملکرد ژن‌ها محسوب شود (Wang et al. 2016). در گروه I، عامل رونویسی TaG36 قرار گرفته است که طبق مطالعات پیشین، ژن رمزکننده این عامل رونویسی در پاسخ به عامل بیمارگر

سفیدک پودری در گندم دخیل بوده و میزان بیان این ژن در رقم مقاوم بسیار بالاتر از رقم حساس گزارش شد (Vosough-Mohebbi et al. 2020; Xin et al. 2011). لذا، پیش‌بینی می‌شود که این گروه در پاسخ به تنش‌های زیستی از جمله پاسخ به بیماری سفیدک پودری نقش داشته باشند.

از این رو، می‌توان ژن‌های رمزکننده این عوامل رونویسی را برای بررسی بیشتر تحت تنش زیستی و در نهایت برای دست‌ورزی ژنتیکی و اصلاح ارقام مقاوم در نظر گرفت. عوامل رونویسی AtGLK1 و AtGLK2 در آرآبیدوپسیس، OsGLK1 و OsGLK2 در برنج و ZmGLK1 در ذرت در گروه II قرار گرفتند. ژن‌های AtGLK1 و AtGLK2 در تنظیم رشد و توسعه کلروپلاست‌ها ایفای نقش می‌کنند (Yasumura, Moylan, and Langdale 2005; Fitter et al. 2002).



شکل ۱- شماتیک مکان کروموزومی خانواده ژنی *G2-like* در گندم در مقیاس مگاباز

همچنین، بیان مضاعف ژن *AtGLK1* آراییدوپسیس منجر به مقاومت بسیار بالا علیه فوزاریوم و افزایش حساسیت به پاتوژن اوماسیت (*Hpa*) بیماری زا در مقایسه با گیاه شاهد شده است. در حالی که در موتانت دوگانه ژنهای *glk1 glk2* مقاومت به ژن *Hpa* در مقایسه با شاهد^۱ افزایش یافت (Savitch et al. 2007; Murmu et al. 2014). در ذرت نیز ژن *ZmGlk1* نقش مهمی در توسعه کلروپلاست سلولهای مزوفیلی دارد (Rossini et al. 2001; Fitter et al. 2002). همچنین، مطالعات نشان داده است که ژنهای *OsGlk1* و *OsGlk2* در بافت‌های فتوستزی بیان می‌شوند (Nakamura et al. 2009). بنابراین به نظر می‌رسد اعضاء این گروه در رشد و توسعه کلروپلاست و همچنین در پاسخ به

همچنین، بیان مضاعف ژن *AtGLK1* آراییدوپسیس منجر به مقاومت بسیار بالا علیه فوزاریوم و افزایش حساسیت به پاتوژن اوماسیت (*Hpa*) بیماری زا در مقایسه با گیاه شاهد شده است. در حالی که در موتانت دوگانه ژنهای *glk1 glk2* مقاومت به ژن *Hpa* در مقایسه با شاهد^۱ افزایش یافت (Savitch et al. 2007; Murmu et al. 2014).

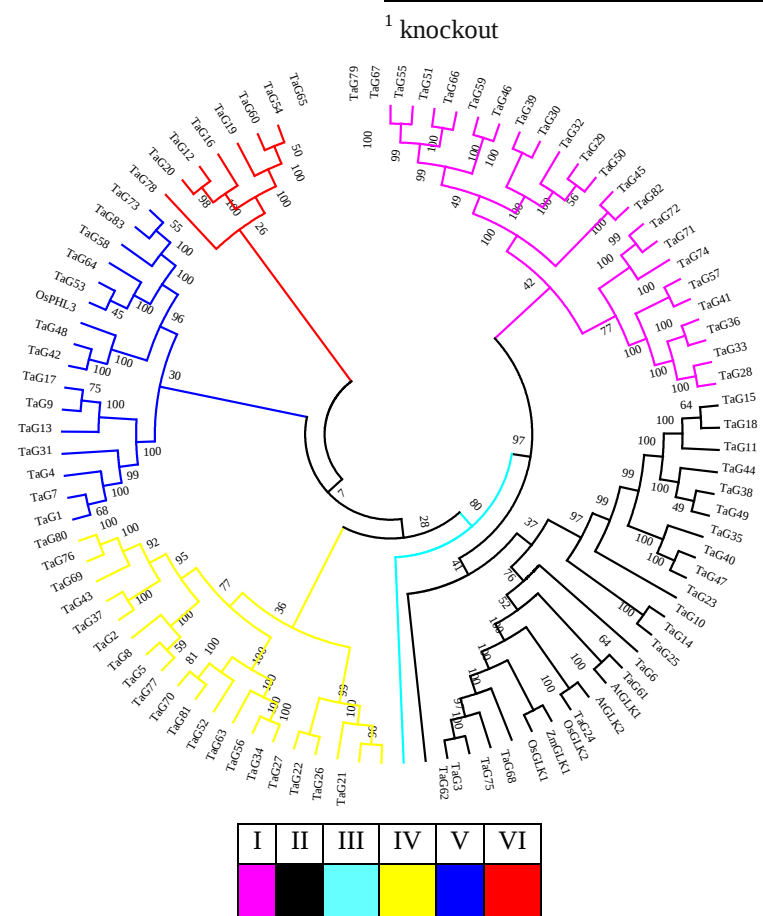
¹ wild type

فیلولونی قرار می‌گیرند، دارای توزیع موتیف مشابهی هستند (Fang et al. 2008; Sanjari et al. 2019; Yazdani et al. 2020). همان‌طور که انتظار می‌رفت اغلب اعضاء خانواده ژنی متعلق به یک گروه، شامل ترکیبات موتیفی مشابهی بودند که به‌نظر می‌رسد احتمالاً دارای عملکرد مشابهی هم باشند (شکل ۳).

از ۲۰ موتیف پیش‌بینی شده توسط MEME در توالی‌های پروتئینی اعضاء خانواده ژنی G2-like در گندم، تنها عملکرد مولکولی سه موتیف (۱، ۲ و ۱۷) شناسایی شده است و برای دیگر موتیف‌ها، توالی همولوگی در پایگاه Pfam شناسایی نشده است (جدول ۲). اغلب ژن‌های G2-like شامل دمین متصل شونده Myb-DNA و دمین سی-ترمینال می‌باشند (Rossini et al. 2001; Liu et al. 2016; Qin et al. 2021). موتیف‌های ۱ و ۱۷ در این خانواده پروتئینی، موتیف متصل شونده به Myb-DNA هستند که همه توالی‌های پروتئینی این خانواده دارای یکی از این دو موتیف بودند.

تنش‌های زیستی نقش داشته باشند. در گروه V، عامل پروتئینی OsHPL3 برنج قرار گرفته است. این ژن در برگ‌ها بیان می‌شود و بیان مضاعف این ژن در برنج‌های روز کوتاه و روز بلند موجب تأخیر در زمان گلدهی شده است. همچنین تخریب^۱ این ژن توسط تکنولوژی CRISPR/Cas9، موجب تسریع در زمان گلدهی در برنج شده است (Zeng et al. 2018). لذا، پیش‌بینی می‌شود اعضاء این گروه در گندم در فرایند گلدهی گندم نقش داشته باشند. با توجه به این امر که هیچ عضو شناخته شده‌ای از اعضاء خانواده پروتئینی در آرکیدوپسیس، برنج و ذرت در گروه‌های III، IV و VI قرار نگرفتند. لذا برای این گروه‌ها عملکردی را نمی‌توان پیش‌بینی نمود.

پیش‌بینی موتیف حفاظت شده خانواده پروتئینی G2-like در گندم و ساختار ژنی آن‌ها برای درک بهتر تنوع ساختاری پروتئین‌های G2-like در گندم، موتیف‌های اضافی حفاظت شده (۲۰ موتیف) در پایگاه MEME پیش‌بینی شد. به‌طور کلی اعضایی که در یک گروه در درخت

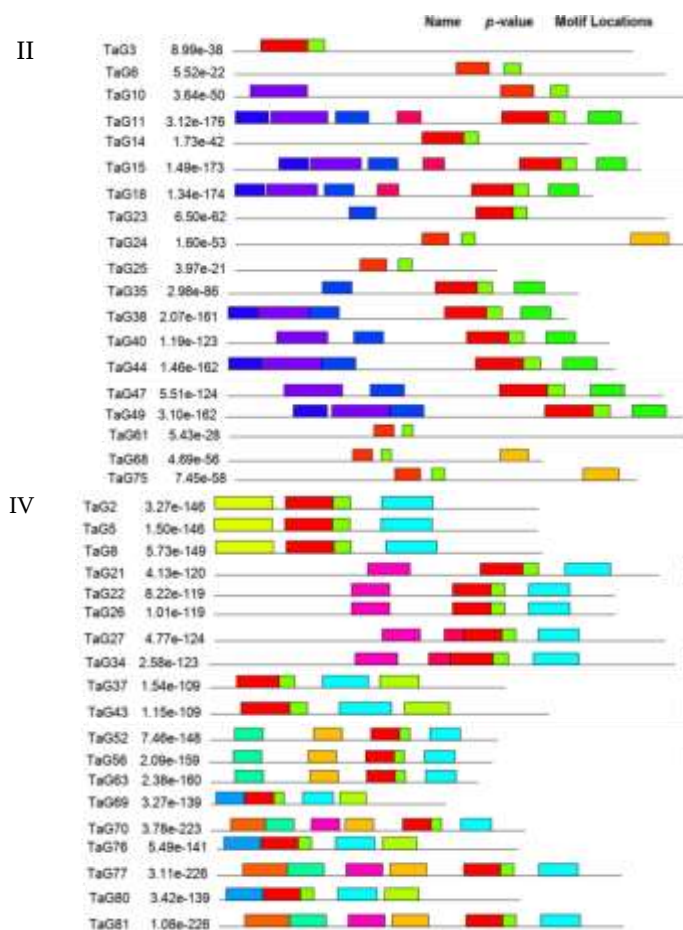
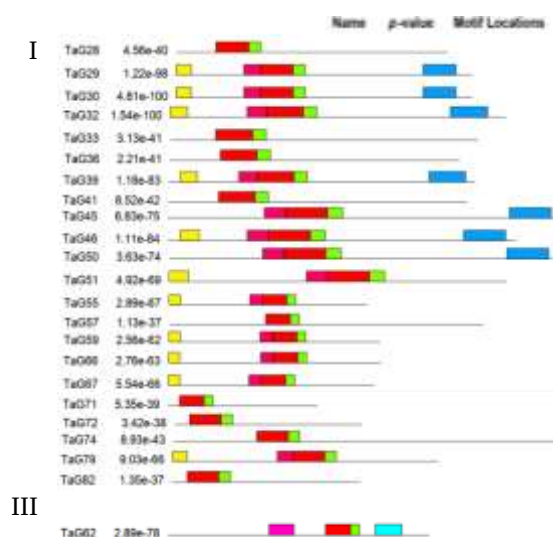


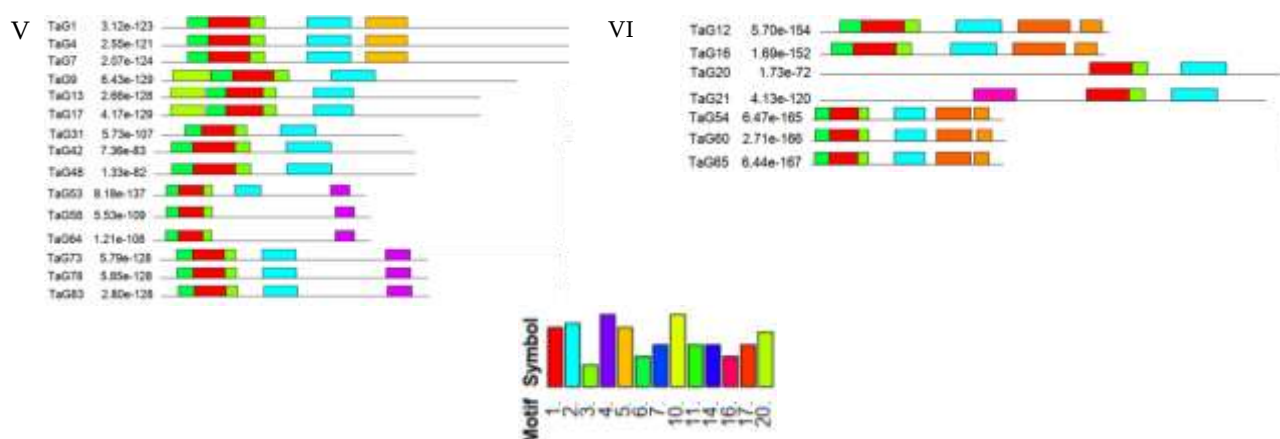
شکل ۲- درخت فیلولونی خانواده پروتئینی G2-like گندم (۸۳ عضو) و ۶ پروتئین G2-like شناخته شده در آرکیدوپسیس، برنج و ذرت با استفاده از نرم‌افزار Mega7

مشخص شد (شکل ۴). تجزیه و تحلیل ساختار ژن‌های *G2-like* گندم نشان داد که تعداد ایترون در زیرخانواده‌ها از ۰ تا ۸ عدد متغیر است. تغییرات در تعداد ایترون ممکن است یکی از عوامل کلیدی باشد که منجر به تنوع ساختار و عملکرد ژن در دوره تکامل می‌شود (Qin et al. 2021). اکثر ژن‌های این خانواده در ذرت و تنباکو دارای ساختارهای اگزون/ ایترون مشابه در گروه‌های فیلوژنتیکی بودند (Qin et al. 2021; Liu et al. 2016) که اکثر اعضاء گروه‌های I، II، III، VI، V و VI این خانواده ژنی در گندم نیز، به‌ترتیب دارای ۵، ۴، ۶، ۷، ۵ و ۶ عدد ایترون بودند.

موتیف ۲، موتیف Myb_CC_LHEQLE است که در ۴۰ عضو از اعضاء این خانواده پروتئینی شناسایی شد. مطالعات نشان دادند که موتیف Myb_CC_LHEQLE به سمت منطقه سی ترمینال عوامل رونویسی نوع Myb-CC^۱ قرار گرفته است و این عوامل رونویسی در سیگنالینگ کمبود فسفر و پاسخ به تنش‌های مختلف غیرزیستی و نقش‌های متنوعی را در رشد و توسعه گیاهان دارند (Murmu et al. 2014; Rubio et al. 2001). ساختار ژنی از قبیل تعداد و جایگاه اگزون و ایترون در اعضاء خانواده ژنی *G2-like* در گندم بر اساس گروه‌بندی آن‌ها توسط درخت فیلوژنی

¹ Myb-CC-type transcription factors

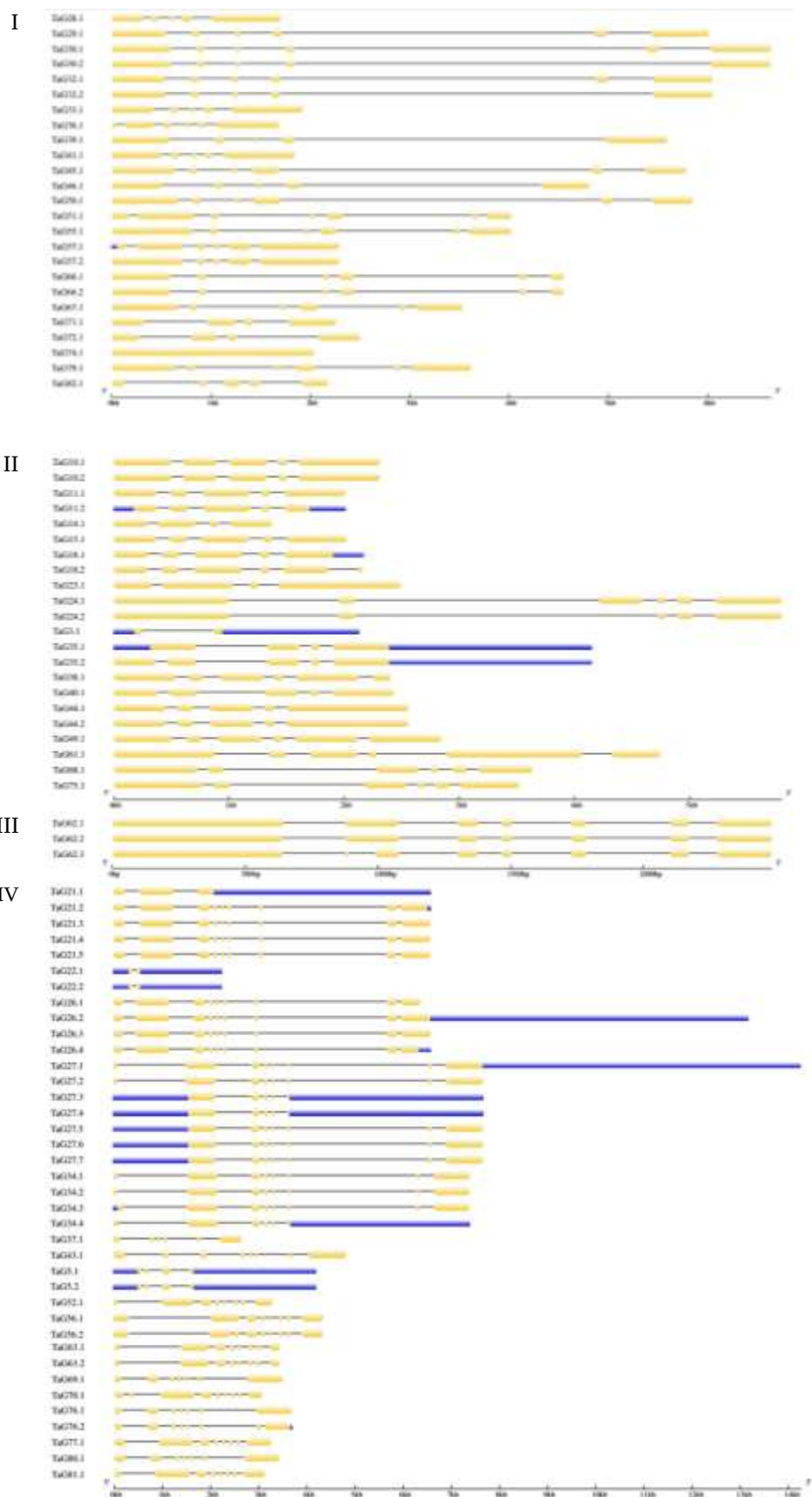


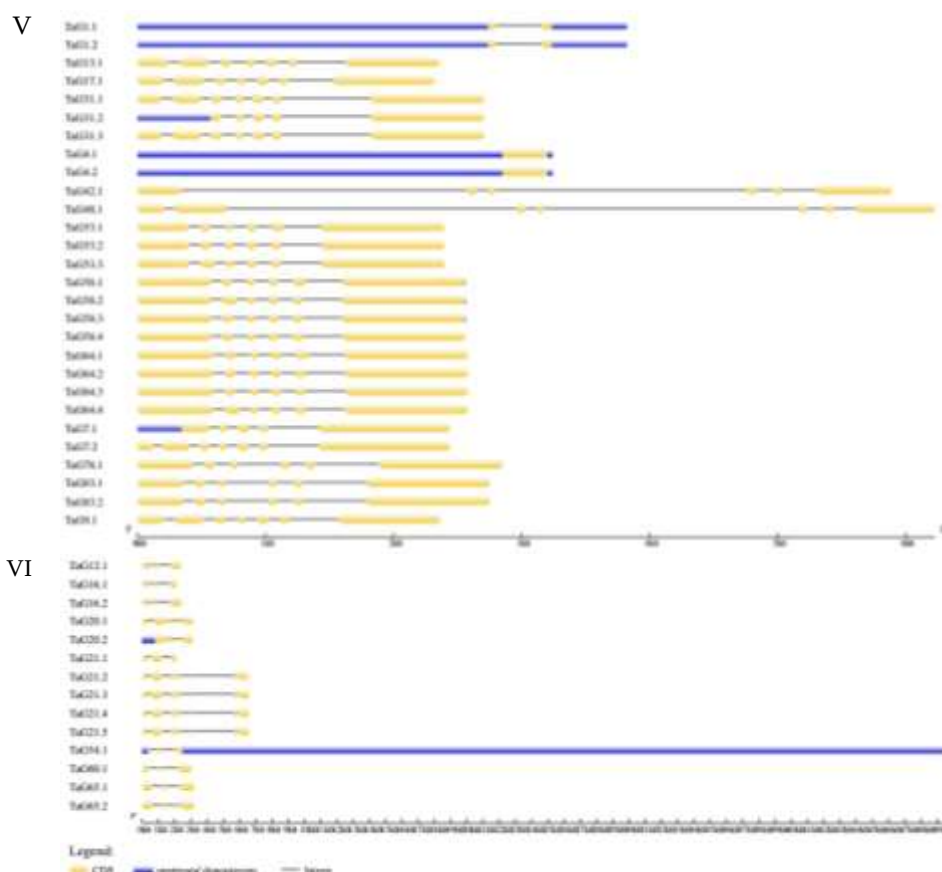


شکل ۳- تصویر شماتیک توالی موتیف‌های پیش‌بینی شده بر اساس گروه‌بندی اعضاء خانواده ژنی *G2-like* در گندم

جدول ۲- اطلاعات مربوط به توالی موتیف‌های پیش‌بینی شده اعضاء خانواده ژنی *G2-like* در گندم در پایگاه MEME

Motif	Amino acid sequence composition of motif	site	width	E-value	Molecular Function
1	RWTPELHERFV[DE]AVX[QKL]LGGP[DE][KR]ATPK[GS][VI]L[RE]LM[GK]V[KD]GLT[LI]YH	76	41	7.1e-2266	Myb_DNA-binding
2	[QH][LI][NA][ED]AL[RK][ML]Q[M]EVQ[KR][RQ]LHEQLEVQ[RK][HKQ]LQ[LM]RIE[AE]QGKYLQSI[LI]E[KEQ][QA]	40	44	4.9e-1209	Myb_CC_LHEQLE
3	[VL]KSHLQ[KM]YR[LT]AKY[RT]P	83	15	5.6e-733	-
4	[EPK]A[AP][AR][LMV][DE][DAE]C[IA]R[GRS]LE[EA]E[KR][RSA]K[IM]E VFRREL[P]LI[CS][AV][RH]L[LI]ADV[ED][FVW][ML]K[EKD]E[VA][AE][EKQ][KRH][KSR][RE][GRP]	9	50	3.0e-188	-
5	[DFN]A[FKM][DAM][EFK][AIQS][ELS][QE][LM][EV][FAS]Q[FPV][LS][S N]E[QCS][LFI][GD][IA]A[IV][TG][DE][NIV][EKL]E[SK][PS][QRSW][LM][DHP][DLR][ILP][YEL][GDP][ILRT][PKQ][PI][PQ][CFQS]	12	41	1.9e-142	-
6	[AE]G[AG]GA[GQ]G[DG][SA]GLVL[ST][TR]D[PA]KPRL	21	21	5.3e-134	-
7	[ERT][DE]A[DG][AD][SGN]DK[RS][NKS]WMS[TS]AQLW[TV][GCD][DG S][SR][AHV][STR][DGS][ADT][ADS][ADN][SP]	10	29	2.3e-091	-
8	[DGI][VQP][PSA][SV][GT][SN][NQS][LI][QT][GLN][ISG][GS][PD][ITA][A GV][ANT][STV][DH][DEV][LEV]A[KE]Q[TN][ED][WD][WI][KTA][DE][FI][ML]N[DL][DS][WA][KGR]D[IA][SAL]D[GNA]	9	41	7.3e-089	-
9	[TS][RV][SH][QK]L[TL]D[FA][NK]L[AD][LH][LPS]G[LF][LMS][DE][DN][AGN][TL][QS][ASV][CTY][EQS][QE][SN][GS][DEG][EIQ][LK][ATV][KE][ALH][ILM][SR][DT][DS][SNG]L[GHR][ADR][GNS][NS]L[DGP]F[QN]L[Y Q][RH]	9	50	3.0e-142	-
10	MCM[TR][SI]S[CY]NCCSTLMMYHAKKFSVPFAPQRAQNSEHVSNI GAF[GS]GSNISNP	3	50	9.1e-061	-
11	[QSE][QE][HQS]SS[Q][QS][SG][GR]SP[EPQ]GPL[QN][LF][ST][VS][GS][VR][AG][AMV]S[ASV][LTV][TV][GV]	3	29	8.8e-060	-
12	[KR]S[PD][EI][PY][DS][PS][AE][DS][PD][LT]S[HR]VS[HY][AP][DN][FL]S [DE]P[MN][AS]S[NS]SSTFCTS[LM][FY]SSSST[NK]	6	41	4.1e-073	-
13	[NSP][AT][GDS]S[ADS][AHCP][SEA][NQGL][APD][CIRS][MSFV][HKEL][QDL][QDL][QA][AID][GPD]M[PSTV][RTFM][AV][PN][NS][LA][EA][MSI][SNR][LI]G[RG][QNH][GDS][WS][NQEG][NMQ][ASEM][FIEH][PAE][QT ES][QRAE][QLS][RAS]	10	41	6.4e-069	-
14	GLDVGEIGM[GP][AL]DL[GS]LDLK[LM]F[AV]AK[ST][AL]GR[LV][AR]	6	29	6.7e-060	-
15	[MP]M[EM][AD][DG][GI][DG]S[GM][GY][ES][AM][DK]P[IM]M[ST][LM]S GDS[AL]GS[KR]GFDG[GP][IM]	6	31	2.9e-058	-
16	G[SG]G[AG][AR][AR][SV]A[PAF][PG][GP]G[KR][RK]S[SAV]RAPRM	18	21	7.6e-060	-
17	[RK]V[DV]WTPELH[RK][RK]FV[QE]AVE[QH]LGIDKAVP[KS]RI	7	29	2.9e-059	Myb_DNA-binding
18	[CK][CT][AP][KT][DT]EDLLLLDLNKGGYD[HL]	6	21	1.1e-052	-
19	M[EA][LT][FA][PA][SD][AQ]PDL[SL]QH[ISPPS][PS]	11	19	5.0e-044	-
20	[MST][GTP][EKG][PA][ENG][AQ][LMT][AYV][HLT][AQ][EQS][EQS][EQ D][QL][FH][HP]D[FHS][RSE][KQR][TH][EMD][PS]S[TR]P[SVA][LP][TS][SP]E[PKS][KAP][FS][FRQ][DMG][KN][AG]	8	38	1.7e-059	-





شکل ۴- تصویر شماتیک ساختار ژنی گروه‌های خانواده ژنی G2-like در گندم

منابع

- Bailey TL, Boden M, Buske FA, Frith M, Grant CE, Clementi L, Ren J, Li WW, Noble WS (2009) MEME SUITE: Tools for Motif Discovery and Searching. *Nucleic Acids Research* 37:202–208.
- Bhutia KL, Nongbri EL, Gympad E, Rai M, Tyagi W (2020) In Silico Characterization, and Expression Analysis of Rice Golden 2-like (*OsGLK*) Members in Response to Low Phosphorous. *Molecular Biology Reports* 47:2529–2549.
- Brand A, Borovsky Y, Hill T, Rahman KAA, Bellalou A, Van Deynze A, Paran I (2014) CaGLK2 Regulates Natural Variation of Chlorophyll Content and Fruit Color in Pepper Fruit. *Theoretical and Applied Genetics* 127:2139–2148.
- Butler FC (1961) Root and Foot Rot Diseases of Wheat.
- Chen M, Ji M, Wen B, Liu L, Li S, Chen X, Gao D, Li L (2016) GOLDEN 2-LIKE Transcription Factors of Plants. *Frontiers in Plant Science* 7:1509.
- Cheong YH, Moon BC, Kim JK, Kim CY, Kim MC, Kim IH, Park CY, Kim JC, Park BO, Koo SC (2003) BWMK1, a Rice Mitogen-Activated Protein Kinase, Locates in the Nucleus and Mediates Pathogenesis-Related Gene Expression by Activation of a Transcription Factor. *Plant Physiology* 132:1961–1972.
- Curto Rubio M, Krajinski F, Schlereth A, Rubiales Olmedo D (2015) Transcriptional Profiling of Medicago

Truncatula during Erysiphe Pisi Infection. *Frontiers in Plant Science* 6:517.

Dhanda SS, Sethi GS, Behl RK (2004) Indices of Drought Tolerance in Wheat Genotypes at Early Stages of Plant Growth. *Journal of Agronomy and Crop Science* 190:6–12.

Fang Y, You J, Xie K, Xie W, Xiong L, (2008) Systematic Sequence Analysis and Identification of Tissue-Specific or Stress-Responsive Genes of NAC Transcription Factor Family in Rice. *Molecular Genetics and Genomics* 280:547–563.

FAO (2016) Food and Agriculture Organization of the United Nations. FAO, Italy.

Finn RD, Coghill P, Eberhardt RY, Eddy SR, Mistry J, Mitchell AL, Potter SC, Punta M, Qureshi M, Sangrador-Vegas A, Salazar GA (2016) The Pfam Protein Families Database: Towards a More Sustainable Future. *Nucleic Acids Research* 44:279–285.

Fitter DW, Martin DJ, Copley MJ, Scotland RW, Langdale JA (2002) *GLK* Gene Pairs Regulate Chloroplast Development in Diverse Plant Species. *The Plant Journal* 31:713–727.

Gill BS, Appels R, Botha-Oberholster AM, Buell CR, Bennetzen JL, Chalhoub B, Chumley F, Dvorák J, Iwanaga M, Keller B, Li W (2004) A Workshop Report on Wheat Genome Sequencing: International Genome Research on Wheat Consortium. *Genetics* 168:1087–1096.

- Guo WL, Chen BH, Chen XJ, Guo YY, Yang HL, Li XZ, Wang GY (2018) Transcriptome Profiling of Pumpkin (*Cucurbita Moschata* Duch.) Leaves Infected with Powdery Mildew. *PLoS One* 13:e0190175.
- Hall LN, Rossini L, Cribb L, Langdale JA (1998) GOLDEN 2: A Novel Transcriptional Regulator of Cellular Differentiation in the Maize Leaf. *The Plant Cell* 10:925-936.
- Han XY, Li PX, Zou LJ, Tan WR, Zheng T, Zhang DW, Lin HH (2016) GOLDEN2-LIKE Transcription Factors Coordinate the Tolerance to Cucumber Mosaic Virus in Arabidopsis. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 477:626-632.
- Hong C, Wei-ping K, Jun-Feng L (2019) Comparative Transcriptome Analysis of Powdery Mildew Resistance between Two Melon (*Cucumis Melo* L) with Different Thickness Peel. *BioRxiv*: 541391.
- Hu B, Jin J, Guo AY, Zhang H, Luo J, Gao G (2015) GSDS 2.0: An Upgraded Gene Feature Visualization Server. *Bioinformatics* 31:1296-1297.
- Jin J, Tian F, Yang DC, Meng YQ, Kong L, Luo J, Gao G (2016) PlantTFDB 4.0: Toward a Central Hub for Transcription Factors and Regulatory Interactions in Plants. *Nucleic Acids Research*: gkw982.
- Kersey PJ, Allen JE, Armean I, Boddu S, Bolt BJ, Carvalho-Silva D, Christensen M, Davis P, Falin LJ, Grabmueller C, Humphrey J (2016) Ensembl Genomes 2016: More Genomes, More Complexity. *Nucleic Acids Research* 44:574-580.
- Kong L, Liu Y, Wang X, Chang C (2020) Insight into the Role of Epigenetic Processes in Abiotic and Biotic Stress Response in Wheat and Barley. *International Journal of Molecular Sciences* 21:1480.
- Kumar, Sudhir, Masatoshi Nei, Joel Dudley, and Koichiro Tamura (2006) MEGA: A Biologist-Centric Software for Evolutionary Analysis of DNA and Protein Sequences. *October* 88:559-566.
- Langdale JA, Kidner CA (1994) Bundle Sheath Defective, a Mutation That Disrupts Cellular Differentiation in Maize Leaves. *Development* 120:673-681.
- Letunic I, Doerks T, Bork P (2015) SMART: Recent Updates, New Developments and Status in 2015. *Nucleic Acids Research* 43:257-260.
- Liu F, Xu Y, Han G, Zhou L, Ali A, Zhu S, Li X (2016) Molecular Evolution and Genetic Variation of G2-like Transcription Factor Genes in Maize. *PloS One* 11:e0161763.
- Murmu J, Wilton M, Allard G, Pandeya R, Desveaux D, Singh J, Subramaniam R (2014) A Rabidopsis GOLDEN2-LIKE (GLK) Transcription Factors Activate Jasmonic Acid (JA)-dependent Disease Susceptibility to the Biotrophic Pathogen *Hyaloperonospora Arabidopsisidis*, as Well as JA-independent Plant Immunity against the Necrotrophic Pathogen *B. Otr*. *Molecular Plant Pathology* 15:174-184.
- Nakamura H, Muramatsu M, Hakata M, Ueno O, Nagamura Y, Hirochika H, Takano M, Ichikawa H (2009) Ectopic Overexpression of the Transcription Factor OsGLK1 Induces Chloroplast Development in Non-Green Rice Cells. *Plant and Cell Physiology* 50:1933-1949.
- Nakashima K, Ito Y, Yamaguchi-Shinozaki K (2009) Transcriptional Regulatory Networks in Response to Abiotic Stresses in Arabidopsis and Grasses. *Plant Physiology* 149:88-95.
- Pérez-Rodríguez P, Riano-Pachon DM, Corrêa LGG, Rensing SA, Kersten B, Mueller-Roeber B (2010) PlnTFDB: Updated Content and New Features of the Plant Transcription Factor Database. *Nucleic Acids Research* 38:822-827.
- Powell AL, Nguyen CV, Hill T, Cheng KL, Figueroa-Balderas R, Aktas H, Ashrafi H, Pons C, Fernández-Muñoz R, Vicente A, Lopez-Baltazar J (2012) Uniform Ripening Encodes a Golden 2-like Transcription Factor Regulating Tomato Fruit Chloroplast Development. *Science* 336:1711-1715.
- Qian C, Cui C, Wang X, Zhou C, Hu P, Li M, Li R, Xiao J, Wang X, Chen P, Xing L (2017) Molecular Characterisation of the Broad-spectrum Resistance to Powdery Mildew Conferred by the Stpk-V Gene from the Wild Species *Haynaldia villosa*. *Plant Biology* 19:875-885.
- Qin M, Zhang B, Gu G, Yuan J, Yang X, Yang J, Xie X (2021) Genome-Wide Analysis of the G2-Like Transcription Factor Genes and Their Expression in Different Senescence Stages of Tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). *Frontiers in Genetics* 12.
- Rauf M, Arif M, Dortay H, Matallana-Ramírez LP, Waters MT, Gil Nam H, Lim PO, Mueller-Roeber B, Balazadeh S (2013) ORE1 Balances Leaf Senescence against Maintenance by Antagonizing G2-like-mediated Transcription. *EMBO Reports* 14:382-388.
- Reynolds MP, Gutiérrez-Rodríguez M, Larqué-Saavedra A (2000) Photosynthesis of Wheat in a Warm, Irrigated Environment: I: Genetic Diversity and Crop Productivity. *Field Crops Research* 66:37-50.
- Rossini L, Cribb L, Martin DJ, Langdale JA (2001) The Maize Golden2 Gene Defines a Novel Class of Transcriptional Regulators in Plants. *The Plant Cell* 13:1231-1244.
- Rubio V, Linhares F, Solano R, Martín AC, Iglesias J, Leyva A, Paz-Ares J (2001) A Conserved MYB Transcription Factor Involved in Phosphate Starvation Signaling Both in Vascular Plants and in Unicellular Algae. *Genes and Development* 15:2122-2133.
- Sanjari S, Shirzadian-Khorramabad R, Shobbar ZS, Shahbazi M (2019) Systematic analysis of NAC transcription factors' gene family and identification of post-flowering drought stress responsive members in sorghum. *Plant cell reports* 38:361-376.
- Savitch LV, Subramaniam R, Allard GC, Singh J (2007) The GLK1 'Regulon' Encodes Disease Defense Related Proteins and Confers Resistance to *Fusarium Graminearum* in Arabidopsis. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 359:234-238.
- Shewry PR (2009) Wheat. *Journal of Experimental Botany* 60:1537-1553.
- Tan X, Meyers BC, Kozik A, West MA, Morgante M, Clair DA, Bent AF, Michelmore RW (2007) Global Expression Analysis of Nucleotide Binding Site-Leucine

Rich Repeat-Encoding and Related Genes in Arabidopsis. BMC Plant Biology 7:1-20.

Tang W, Wang W, Chen D, Ji Q, Jing Y, Wang H, Lin R (2012) Transposase-Derived Proteins FHY3/FAR1 Interact with PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR1 to Regulate Chlorophyll Biosynthesis by Modulating HEMB1 during Deetiolation in Arabidopsis. The Plant Cell 24:1984-2000.

Udvardi, Michael K, Klementina Kakar, Maren Wandrey, Ombretta Montanari, Jeremy Murray, Andry Andrianakaja, Ji-Yi Zhang, Vagner Benedito, Julie M I Hofer, and Foo Chueng (2007) Legume Transcription Factors: Global Regulators of Plant Development and Response to the Environment. *Plant Physiology* 144:538-49.

Voorrips RE (2002) MapChart: Software for the Graphical Presentation of Linkage Maps and QTLs. *Journal of Heredity* 93:77-78.

Vosough-Mohebbi P, Zahravi M, Changizi M, Khaghani S, Shobbar ZS (2020) Identification of the Differentially Expressed Genes of Wheat Genotypes in Response to Powdery Mildew Infection. *Caryologia. International Journal of Cytology, Cytosystematics and Cytogenetics* 73:63-72.

Wang YX, Liu ZW, Wu ZJ, Li H, Zhuang J (2016). Transcriptome-Wide Identification and Expression Analysis of the NAC Gene Family in Tea Plant [*Camellia Sinensis* (L.) O. Kuntze]. *PLoS ONE* 11:1-26.

Waters MT, Wang P, Korkaric M, Capper RG, Saunders NJ, Langdale JA (2009) GLK Transcription Factors Coordinate Expression of the Photosynthetic Apparatus in Arabidopsis. *The Plant Cell* 21:1109-1128.

Wiese MV (1987) Compendium of Wheat Diseases. The American Phytopathological Society, St. Paul, MN, USA.

Xin M, Wang Y, Yao Y, Song N, Hu Z, Qin D, Xie C, Peng H, Ni Z, Sun Q (2011) Identification and Characterization of Wheat Long Non-Protein Coding RNAs Responsive to Powdery Mildew Infection and Heat Stress by Using Microarray Analysis and SBS Sequencing. *BMC Plant Biology* 11:1-13.

Xu ZS, Chen M, Li LC, Ma YZ (2011) Functions and Application of the AP2/ERF Transcription Factor Family in Crop Improvement. *Journal of Integrative Plant Biology* 53:570-585.

Yasumura Y, Moylan EC, Langdale JA (2005) A Conserved Transcription Factor Mediates Nuclear Control of Organelle Biogenesis in Anciently Diverged Land Plants. *The Plant Cell* 17:1894-1907.

Yazdani B, Sanjari S, Asghari-Zakaria R, Ghanegolmohammadi F, Pourabed E, Shahbazi M, Shobbar ZS (2020) Revision of the Barley WRKY Gene Family Phylogeny and Expression Analysis of the Candidate Genes in Response to Drought. *Biologia Plantarum* 64:9-19.

Zahravi M, Mansourian MR, Azimi H, Dehghan MA, Allahyari N, Alitabar R (2018) Investigation of Resistance of Iranian Bread Wheat Landraces to Powdery Mildew Disease. *Iranian Journal of Field Crop Science* 49:151-165.

Zeng L, Liu X, Zhou Z, Li D, Zhao X, Zhu L, Luo Y, Hu S (2018) Identification of a G2-like Transcription Factor, OsPHL3, Functions as a Negative Regulator of Flowering in Rice by Co-Expression and Reverse Genetic Analysis. *BMC Plant Biology* 18:1-12.