ژنتیک نوین
دوره پانزدهم ، شماره ۲، تابستان ۱۳۹۹
صفحه ۱۸۹ - ۱۸۳

شناسایی فاکتورهای رونویسی مؤثر در تنظیم بیان ژن گاما توکوفرول متیل ترنسفراز با استفاده از ابزارهای بیوانفورماتیکی

Identification of transcription factors involved in the transcriptional regulation of gamma tocopherol methyl transferase gene using bioinformatics tools

نینا مستورطهرانی[۱]، علیرضا طالعی*[۱]، ناصر فرخی[۲]، محمدرضا نقوی[۱]، مهدی غفاری[۳]

۱- به‌ترتیب دانشجوی دکتری، استاد، استاد، گروه زراعت و اصلاح نباتات، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج، ایران
۲- دانشیار، دانشکده علوم و فناوری زیستی، دانشگاه شهید بهشتی، تهران، ایران
۳- استادیار، بخش دانه‌های روغنی، مؤسسه اصلاح و تهیه نهال و بذر، کرج، ایران

Mastour Tehrani N[1], Taleei A[*1], Farrokhi N[2], Naghavi MR[1], Ghaffari M[3]

1- PhD Student, Professor, Professor, Department of Agronomy and Plant Breeding, College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran
2- Associated Professor, Faculty of Science and Advanced Technologies, Shahid Beheshti University, Tehran, Iran
3- Assistant Professor, Oil Seeds Department, Seed and Plant Improvement, Karaj, Iran

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: ataleei@ut.ac.ir

(تاریخ دریافت: ۹۸/۰۹/۰۶ - تاریخ پذیرش: ۹۹/۰۶/۰۲)

چکیده

روغن‌های خوراکی به‌عنوان یکی از کالاهای اساسی موجود در سبد غذایی مردم می‌باشند و حفظ پایداری اکسیداتیو آن‌ها به‌منظور افزایش عمر انبارداری و ارتقای ارزش کیفی و تغذیه‌ای محصول از اهمیت ویژه‌ای برخودار است. دستیابی به این هدف توسط افزایش محتوای آنتی‌اکسیدان‌های طبیعی نظیر توکوفرول‌ها به‌صورت افزودنی و یا به‌واسطه تغییر محتوا و ترکیب آن‌ها در بذور گیاهان دانه روغنی از طریق مهندسی متابولیک آنزیم‌های کلیدی و یا فاکتورهای رونویسی دخیل در مسیر بیوسنتز توکوفرول محقق می‌شود. هدف از پژوهش حاضر شناسایی فاکتورهای رونویسی متناظر با موتیف‌های حفاظت شده موجود در توالی پروموتری ژن *VTE4* به‌عنوان یک گلوگاه محدودکننده در بیوسنتز توکوفرول با استفاده از ابزارهای بیوانفورماتیکی، می‌باشد. نتایج حاصل نشان داد که فاکتورهای رونویسی حاصل عمدتاً متعلق به خانواده‌های همئودومین (۲۴/۴ درصد)، bZIP (۱۷/۱ درصد)، SANT/MYB (۱۴/۶ درصد)، K-box (۱۲/۲ درصد)، MADS-box (۱۲/۲ درصد) و MYB (۱۲/۲ درصد) می‌باشند. علاوه بر این، تحلیل عملکردی فاکتورهای رونویسی بیانگر وجود یک ارتباط متقابل معنی‌دار میان پاسخ به تنش‌های غیرزنده، مسیرهای سیگنال‌دهی هورمون و به‌خصوص آبسیزیک اسید و جیبرلیک اسید و مسیر بیوسنتز توکوفرول بود. از طرف دیگر، نقش برجسته محرک‌های نوری و به‌ویژه نور قرمز و مادون قرمز و اجزای مسیر سیگنالینگ نوری در القای بیان فاکتورهای رونویسی *VTE4*، مشاهده شد.

واژه‌های کلیدی

آنتی اکسیدان
توکوفرول
فاکتورهای رونویسی
گاما توکوفرول متیل ترنسفراز
مسیرسیگنالینگ نوری

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1399.15.2.5.8]

روغن‌های گیاهی از اجزای مهم زنجیره غذایی انسان هستند و حفظ پایداری اکسیداتیو آن‌ها، از لحاظ اقتصادی و تغذیه‌ای حائز اهمیت است. توکوفرول‌ها به‌همراه توکوترینول‌ها و پلاستوکرومانول‌ها که در مجموع به‌عنوان ویتامین E شناخته می‌شوند از جمله آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی محلول در چربی هستند که صرفاً در موجودات فتوسنتزکننده، ساخته می‌شوند. این دسته از ویتامین‌ها توسط تنظیم بیان ژن، انتقال سیگنال و همچنین تنظیم برهمکنش‌های پروتئین-غشا، اثرات زیستی مثبتی را برای سلول فراهم می‌آورند (Galli et al. 2017). لذا برنامه‌های اصلاحی به‌منظور افزایش محتوای توکوفرول‌ها در روغن‌های خوراکی نه تنها می‌تواند تأثیر مثبتی بر پایداری روغن در زمان ذخیره‌سازی داشته باشد بلکه هم‌چنین در تأمین یک رژیم غذایی بهینه در راستای ارتقای سلامت انسان، سودمند است (Fritsche et al. 2017a).

فاکتورهای رونویسی، یک جزء کلیدی از شبکه‌های تنظیمی ژن با جایگاه اتصال اختصاصی در نواحی پروموتری می‌باشند (Segal and Widom 2009). مطالعات ساختاری کمپلکس‌های پروتئین DNA و تکنیک‌های نسل جدید توالی‌یابی مانند SELEX-seq و ChIPseq از جمله روش‌های تجربی مورد استفاده جهت شناسایی جایگاه اتصال فاکتورهای رونویسی (TFBs)، می‌باشند (Koboldt et al. 2013). کاربرد روش‌های تجربی موجب گسترش پایگاه‌های پیش‌بینی جایگاه اتصال فاکتورهای رونویسی مانند TRANSFAC، JASPAR، UniPROBE، HOCOMOCO، CIS-BP و SwissRegulon شده است (Matys et al. 2006; Pachkov et al. 2013; Weirauch et al. 2014; Hume et al. 2015; Khan et al. 2018; Kulakovskiy et al. 2018). برایند نتایج حاصل از مطالعات تجربی و همچنین کاربرد پایگاه‌های برخط مرتبط با پیش‌بینی جایگاه‌های اتصال فاکتورهای رونویسی، درک ما در خصوص برهمکنش‌های TFs و TFBSs، شبکه‌های تنظیمی TFs و نیز مکانیسم‌های تنظیم رونویسی در گونه‌ها، بافت‌ها و مراحل نموی مختلف را به‌طور قابل ملاحظه‌ای، افزایش می‌دهد. لذا در این مطالعه فاکتورهای رونویسی دخیل در مسیر بیوسنتز توکوفرول با استفاده از ابزارهای بیوانفورماتیکی استخراج شده و از نظر ساختار فیلوژنتیکی، توزیع موتیف‌ها و تحلیل عملکردی، مورد بررسی قرار گرفتند.

برای این منظور، ابتدا ژن‌های کلیدی مسیر بیوسنتز توکوفرول در گیاه مدل *Arabidopsis thaliana*، شامل ٤-هیدروکسی فنیل پیروات دی اکسیژناز (*PDS1*; AT1G06570)، هموجنتیسیک اسید پرنیل ترانسفراز (*VTE2*; AT2G18950)، MPBQ متیل ترانسفراز (*VTE3;AT3G63410*)، توکوفرول سیکلاز (VTE1; AT4G32770)، گاما توکوفرول متیل ترانسفراز (*VTE4*; AT1G64970) و فیتول کیناز (*VTE5*; AT5G04490) شناسایی شدند و تحلیل عملکردی هر یک از آن‌ها با توجه به منابع علمی موجود انجام شد (Fritsche et al. 2017b). علاوه بر این، بررسی شبکه ارتباطی آنزیم‌های دخیل در مسیر بیوسنتز توکوفرول در پایگاه STRING (https://string-db.org) صورت گرفت.

در گام نخست، توالی ژن گاما توکوفرول متیل ترانسفراز از پایگاه NCBI (http://www.ncbi.nlm.nih.gov) استخراج شد. هم‌چنین به‌منظور یافتن موتیف‌های حفاظت‌شده موجود در ناحیه پروموتری این ژن، توالی ۱۵ ژن ارتولوگ با استفاده از Nucleotide Blast (https://blast.ncbi.nlh.nih.gov)، به‌دست آورده شد. از آنجایی‌که این ژن‌ها در دامنه گسترده‌ای از فواصل تکاملی نسبت به *A. thaliana*، قرار گرفته‌اند در نتیجه شناسایی موتیف‌های حفاظت‌شده در توالی‌های پروموتری، معیار مناسبی جهت سنجش حفاظت‌شدگی در طی تکامل می‌باشد. در مرحله بعد، بازیابی توالی‌های پروموتری هر یک از ژن‌ها، در محدوده ۱۲۰۰ نوکلئوتید از بالادست کدون آغاز ترجمه (ATG) با استفاده از پایگاه NCBI (http://www.ncbi.nlm.nih.gov) و نرم‌افزار MEGA7، صورت گرفت (Kumar et al. 2016). سپس، موتیف‌های مشترک موجود در نواحی پروموتری ژن‌های ارتولوگ با استفاده از حالت کلاسیک ابزار MEME (http://meme-suite.org) و توزیع صفر یا یک موتیف در هر دو رشته توالی (zoops) و مدل زمینه 0-order Markov-chain frequencies شناسایی و مجموعه توالی‌های واجد مقادیر E-value کمتر از ۰/۰۵، انتخاب شدند (Bailey and Elkan 1994; Bailey et al. 2009).

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

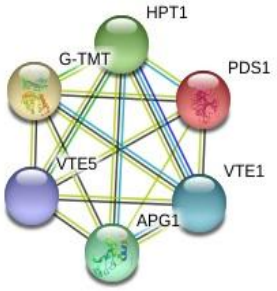
[DOR: 20.1001.1.20084439.1399.15.2.5.8]

در گام بعد، هم‌ردیفی چندگانه توالی‌های پروتئینی ژن‌های ارتولوگ با روش ClustalW در نرم‌افزار Mega7، انجام شد (Kumar et al. 2016). پس از ویرایش توالی‌ها و انتخاب نواحی واجد بالاترین میزان حفاظت‌شدگی، ترسیم درخت فیلوژنتیکی در نرم‌افزار Mega7، با استفاده از روش آماری حداکثر درست‌نمایی و مدل جایگزینی آمینواسیدی JTT (Jones-Taylor-Thornton)، صورت گرفت. هم‌چنین، به‌منظور اعتبارسنجی و تأیید صحت ترسیم درخت‌های فیلوژنتیکی از آزمون Bootstrap با تکرار ۱۰۰۰ مرتبه استفاده شد..

در ادامه، به‌منظور شناسایی جایگاه‌های اتصال فاکتورهای رونویسی موجود در هر یک از موتیف‌های حفاظت شده از پایگاه PlantPAN 3.0 (www.http://plantpan.itps.ncku.edu.tw) و ابزار جستجوی CHIP-seq (http://pcbase.itps.ncku.edu.tw/) که با پایگاه‌های GEO (Gene Expression Omnibus) و SRA (Sequence Read Archive) ارجاع متقابل دارد، استفاده شد. حاشیه‌نویسی و تحلیل عملکردی فاکتورهای رونویسی یافت‌شده در پایگاه DAVID (https://david.ncifcrf.gov/)، صورت گرفت. در نهایت، بررسی شبکه برهمکنش پروتئین-پروتئین فاکتورهای رونویسی انتخابی در پایگاه STRING انجام شد.

نتایج حاصل از بررسی شبکه ارتباطی آنزیم‌های مسیر بیوسنتز توکوفرول، نشان داد که تمامی آنزیم‌های مسیر از لحاظ عملکردی در ارتباط متقابل با یکدیگر می‌باشند و در سیتوپلاسم و نیز به‌عنوان بخشی از غشاهای داخلی کلروپلاست، فعالیت می‌کنند (شکل ۱) از این گذشته، بررسی حاشینه نویسی ژن‌های مسیر در پایگاه DAVID نشان داد که افزون بر مسیر بیوسنتز ویتامین E در فرایندهای بیوسنتزی پلاستوکوئینون‌ها (APG1 و PDS1)، بارگذاری سوکروز در آوند آبکش (HPT1 و VTE1)، تنظیم پاسخ‌های دفاعی و محرک‌های دمایی (HPT1 و VTE1)، متیلاسیون (APG1 و G-TMT)، فرایندهای متابولیک ترکیبات آلی حلقوی (APG1، G-TMT، HPT1، PDS1، VTE1 و VTE5) و کربوکسیلیک اسید (HPT1، PDS1 و VTE1)، مشارکت دارند. نکته قابل توجه در این زمینه نقش ویژه ژن‌های HPT1 و VTE1 در فرایندهای متابولیک اسیدهای چرب می‌باشد که در نتیجه فاکتورهای رونویسی مؤثر در این مسیر می‌توانند در بیوسنتز توکوفرول‌ها نیز نقش ایفا کنند. مطابق با داده‌های حاصل از STRING، هم‌بیانی PDS1 با VTE1، G-TMT و VTE5، VTE1 با تمام آنزیم‌های مسیر و G-TMT نیز با کلیه آنزیم‌های مسیر به استثنای HPT1 ترسیم شده بود.

مرحله نهایی سنتز توکوفرول به‌واسطه آنزیم کلیدی گاما-توکوفرول متیل ترنسفراز (γ-TMT) با فعالیت متیلاسیون سیگما- و گاما- توکوفرول به بتا- و آلفا- توکوفرول، کاتالیز می‌شود. از آنجایی‌که اکثر گونه‌های گیاهی عمدتاً گاما-توکوفرول (بیش از ۹۵ درصد) را در بذور انباشته می‌سازند بنابراین فعالیت آنزیم γ-TMT یک گلوگاه محدودکننده در سنتز آلفا-توکوفرول در بذور و بنابراین یک ژن کلیدی جهت مهندسی متابولیک گیاهان زراعی با هدف افزایش سطوح آلفا-توکوفرول می‌باشد. اندریگ کیت و همکاران نشان دادند که بیان ژن *VTE4* از *Brassica napus*، قادر به ۵۰ برابر افزایش در محتوای آلفا-توکوفرول در بذور گیاهان آرابیدوپسیس تراریخته و در نتیجه به‌عنوان یک کاندیدای نویدبخش جهت گزینش مبتنی بر نشانگر گیاهان کلزای حاوی میزان زیاد آلفا-توکوفرول، عمل می‌کند (Endrigkeit et al. 2009). نظر به جایگاه ویژه این آنزیم در تولید فراورده‌های نهایی مسیر بیوسنتز توکوفرول به‌عنوان ژن انتخابی جهت ادامه مطالعه، گزینش شد. پس از استخراج توالی ژن *VTE4* در *A. thaliana* و نیز ژن‌های ارتولوگ آن، بازیابی نواحی پروموتری آن‌ها در دامنه ۱۲۰۰ نوکلئوتید از بالادست کدون آغاز ترجمه، صورت گرفت و حضور موتیف‌های حفاظت‌شده در پایگاه MEME Suite، مورد ارزیابی قرار گرفت.



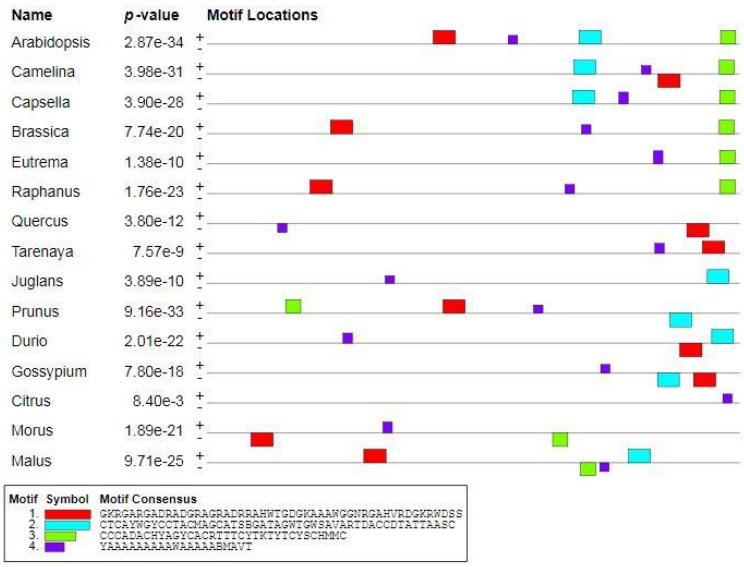
شکل۱- شبکه برهمکنش پروتئین-پروتئین آنزیم‌های دخیل در مسیر بیوسنتز توکوفرول. خط سیاه: هم‌بیانی؛ خط آبی روشن: استخراج از منابع بازنگری شده؛ خط آبی تیره: وقوع هم‌زمان؛ خط سبز روشن: استخراج از متون علمی؛ خط سبز تیره: همسایگی ژن.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1399.15.2.5.8]

نتایج حاصل بیانگر وجود ٤ موتیف حفاظت‌شده در توالی پروموتری این ژن می‌باشد که دارای فراوانی قابل ملاحظه‌ای در گونه‌های مورد مطالعه، بودند. توالی و مشخصات موتیف‌های حفاظت شده در جدول ۱ ذکر شده است. اگرچه توالی‌های تنظیمی موجود در نواحی پروموتری ژن‌ها، از حفاظت‌شدگی بالایی در گونه‌های با فواصل خویشاوندی دور، برخوردار می‌باشند با این‌حال الگوی مشابهی در ترتیب و پراکنش موتیف‌های حفاظت‌شده در میان گونه‌های مختلف، مشاهده نشد (شکل ۲). توالی حفاظت‌شده ۱ با کمترین مقدار E-value، در ۷۳ درصد از گونه‌های مورد مطالعه و حتی در گونه‌هایی با قرابت خویشاوندی دور نظیر *Gossypium* ،*Durio zibethinus* ،*hirsutum* ،*Morus notabilis* و *Malus domestica* نیز شناسایی شد که حاکی از حفاظت‌شدگی بسیار بالای این توالی در طی تکامل می‌باشد (رنگ قرمز). در مراتب بعدی، موتیف‌های حفاظت‌شده ۲ و ۳ به‌ترتیب در ۵۳/۳ و ٦۰ درصد از گونه‌ها و غالباً در موقعیت نزدیک‌تری نسبت به جایگاه شروع رونویسی حضور داشتند که می‌تواند بیانگر اهمیت بیشتر توالی‌های مذکور در تنظیم رونویسی این ژن، باشد (رنگ آبی و سبز). در مجموع، نتایج حاکی از الگوی توزیع نسبتاً مشابه موتیف‌های حفاظت‌شده در نواحی پروموتری گونه‌هایی می‌باشد که مطابق با روابط فیلوژنتیکی در خوشه‌های یکسانی، قرار می‌گیرند.

جدول شماره ۱- مشخصات موتیف‌های حفاظت‌شده در توالی پروموتری ژن‌های ارتولوگ *VTE4* در *A. thaliana*

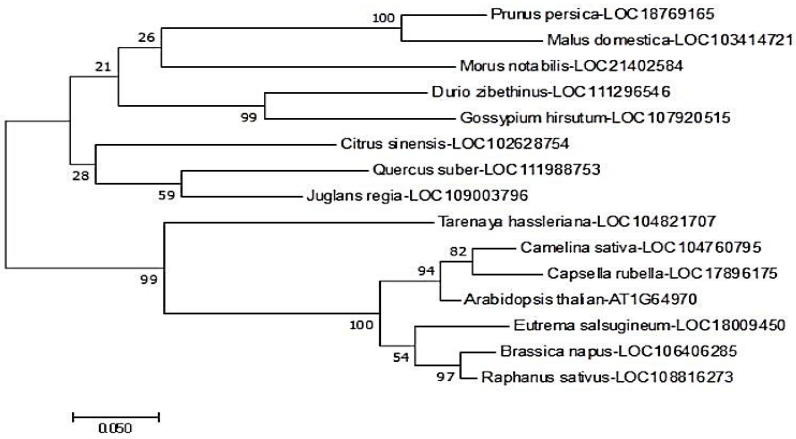
نماد ژن	شماره موتیف	موتیف پیش‌بینی شده	E-value	طول
G-TMT	۱	GKRGARGADRADGRAGRADRRAHWTGDGKAAAWGGNRGA HVRDGKRWDSS	2.2e-016	٥۰
G-TMT	۲	CTCAYWGYCCTACMAGCATSBGATAGWTGWSAVARTDACC DTATTAASC	5.1e-008	٤۹
G-TMT	۳	CCCADACHYAGYCACRTTTCYTKTYTCYSCHMMC	7.2e-008	۳٤
G-TMT	٤	YAAAAAAAAAWAAAAABMAVT	1.3e-001	۲۱



شکل ۲- موقعیت موتیف‌های حفاظت‌شده در نواحی پروموتری ژن‌های ارتولوگ *VTE4* در *A. thaliana* موتیف حفاظت‌شده ۱: رنگ قرمز؛ موتیف حفاظت‌شده ۲: رنگ آبی؛ موتیف حفاظت‌شده ۳: رنگ سبز؛ موتیف حفاظت‌شده ٤: بنفش.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1399.15.2.5.8]



شکل ۳- درخت فیلوژنتیک ژن‌های ارتولوگ *VTE4* با استفاده از روش آماری حداکثر درست‌نمایی و آزمون Bootstrap با ۱۰۰۰ مرتبه تکرار

همان‌طورکه مشاهده می‌شود در درخت فیلوژنتیکی ترسیم شده *A. thaliana*، *Camelina sativa*، *Capsella rubella*، *B. napus* و *Eutrema salsugineum* در خوشه‌های یکسانی قرار می‌گیرند و مقایسه الگوی پراکنش موتیف‌ها نیز بیانگر وجود حداقل سه موتیف مشترک با ترتیب نسبتاً مشابه در این گونه‌ها، می‌باشد. بر اساس نتایج حاصل از پایگاه PlantPAN 3.0، ٤١ فاکتور رونویسی متناظر با موتیف‌های حفاظت‌شده، شناسایی شد که مطابق با داده‌های پایگاه InterPro (https://www.ebi.ac.uk/interpro/) به‌ترتیب از بیشترین فراوانی‌ها در خانواده‌های همئودومین (٢٤/٤ درصد)، bZIP (١٧/١ درصد)، SANT/MYB (١٤/٦ درصد)، K-box (١٢/٢ درصد)، MADS-box (١٢/٢ درصد) و MYB (١٢/٢ درصد) برخوردار بودند (به جدول تکمیلی ١ مراجعه شود). علاوه براین، نتایج حاصل از پایگاه KEGG (https://www.genome.jp/kegg/)، حاکی از نقش برجسته فاکتورهای رونویسی حاصل در مسیرهای انتقال سیگنال هورمونی (١٤/٦ درصد) و نیز تنظیم ریتم‌های شبانه روزی گیاه (*Circadian rhythm*) (٤/٩ درصد) می‌باشد. بنابراین القای بیان شمار زیادی از این فاکتورها در پاسخ به هورمون‌ها و به‌ویژه آبسیزیک اسید (٣٢/٥ درصد) و در مراتب بعدی جیبرلین (١٧/١ درصد)، سالیسیلیک اسید (١٢/٢ درصد)، جاسمونیک اسید (٧/٣ درصد)، اکسین (٧/٣ درصد) و اتیلن (٧/٣ درصد) صورت می‌گیرد. از این گذشته، نتایج بررسی شبکه برهمکنش فاکتورها در پایگاه STRING، وجود همپوشانی را در پاسخ به هورمون‌های مختلف به در برخی از فاکتورها، نشان می‌دهد. به‌عنوان مثال، القای بیان MYB3R3 در پاسخ به هورمون‌های اتیلن، اکسین، سالیسیک اسید و جاسمونیک اسید و MYBR1 و CCA1 به‌صورت هم‌زمان در پاسخ به اتیلن، اکسین، آبسیزیک اسید، جیبرلین سالیسیک اسید و جاسمونیک اسید، صورت می‌گیرد. نکته قابل ملاحظه دیگر، مشارکت ٦١ درصد از فاکتورها در پاسخ به محرک‌های غیرزنده نظیر محرک‌های دمایی و همچنین تنش‌های محیطی به‌ویژه خشکی (٢١/٩٥ درصد) و شوری (١٤/٦ درصد) می‌باشد. چنان‌که در مطالعات تجربی به اثبات رسیده است ارتباط متقابلی بین پاسخ به تنش‌های محیطی و به‌ویژه محرک‌های غیرزنده و مسیرهای سیگنال‌دهی هورمونی متفاوت وجود دارد (Kollist et al. 2019). در مطالعه حاضر نیز بر اساس نتایج STRING، القای بیان نسبت زیادی از فاکتورها در پاسخ به تنش‌های محیطی و هورمون‌ها و به‌خصوص هورمون‌های آبسیزیک اسید، جیبرلیک اسید و سالیسیک اسید به‌طور همزمان صورت می‌گرفت (ABF4، ABI5، AGL20، ATHB-7، CCA1، CRY2، HAT22، HB6، LEC1، MYB3، MYBR1، PIL5 و RGA1). در شرایط تنش‌های اکسیداتیو ظرفیت آنتی‌اکسیدانی گیاه و از جمله توکوفرول‌ها به‌منظور مهار گونه‌های اکسیژن واکنش‌پذیر (ROS)، افزایش می‌یابد در نتیجه احتمالاً ارتباط معنی‌داری بین اشتراک فاکتورهای رونویسی متناظر با موتیف‌های حفاظت شده در ژن *VTE4* و نیز فاکتورهای القاشونده در پاسخ

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1399.15.2.5.8]

به تنش‌های غیرزنده و نیز هورمون‌ها به‌ویژه آبسیزیک اسید و جیبرلیک اسید وجود دارد.

افزون بر این، نقش شمار معنی‌داری از فاکتورهای رونویسی یافت شده در پاسخ به نور (۳۱/۷ درصد) و به‌خصوص نور قرمز و مادون قرمز و آبی و نیز فرایندهای وابسته به نور از جمله تنظیم جوانه‌زنی بذر، ریخت‌زایی نوری، فتوتروپیسم و ریتم شبانه‌روزی مشاهده شد. آنزیم‌های دخیل در مسیر بیوسنتز توکوفرول در غشای داخلی کلروپلاست مستقر بوده و افزون بر این توکوفرول‌ها در حفظ پایداری و سیالیت غشاهای زیستی و نیز حفاظت از دستگاه فتوسنتزی در برابر ROS ناشی از فرایند فتوسنتز، نقش بازی می‌کنند (Chen et al. 2018). همچنین، محتوا و ترکیب متابولیت‌های واقع در غشاهای زیستی در پاسخ به شرایط نوری، تغییر می‌کند. نکته قابل توجه دیگر، برهمکنش متقابل مسیرهای سیگنالینگ نوری و هورمونی با یکدیگر (Vandenbussche 2019) و نیز مسیر بیوسنتز توکوفرول به‌عنوان جزئی حیاتی از شبکه آنتی‌اکسیدانی گیاه می‌باشد که امروزه دستورزی پاسخ به تنش‌های اکسیداتیو به‌عنوان راهکاری برای تولید محصولات متحمل به تنش مورد استفاده قرار می‌گیرد (Gómez et al. 2019). شایان ذکر است که مطابق با نتایج بررسی حاشیه‌نویسی فاکتورها در پایگاه DAVID نسبت زیادی از فاکتورها در پاسخ سلولی به لیپید (۴۳/۹ درصد)، شرکت می‌کردند که می‌تواند حاکی از مکانیسم‌های تنظیم رونویسی مشابه مسیر بیوسنتز توکوفرول و اسیدهای چرب باشد. افزون بر این، حدود نیمی از فاکتورها در فرایندهای نموی و بالاخص فرایندهای نموی پس از جنینی و ساختارهای تولیدمثلی، مشارکت داشتند. برایند اینکه بررسی فرایندهای بیولوژیک فاکتورهای رونویسی انتخابی، بیانگر یک ارتباط متقابل سه جانبه بین پاسخ به تنش‌های محیطی غیرزنده، مسیرهای سیگنال‌دهی هورمون و بیوسنتز توکوفرول از یک طرف و ارتباط متقابل سه جانبه دیگر بین مسیرهای سیگنال‌دهی نوری، هورمون و بیوسنتز توکوفرول از جانب دیگر برقرار است که مطابق با نقش بیولوژیک توکوفرول‌ها، قابل توجیه است و محوریت مسیرهای سیگنال‌دهی هورمونی و نور را در تنظیم مسیر بیوسنتز توکوفرول نشان می‌دهد.

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: W202-208.

Bailey TL, Elkan C (1994) Fitting a mixture model by expectation maximization to discover motifs in biopolymers. Proceedings. International Conference on Intelligent Systems for Molecular Biology 2: 28-36.

Chen Y, Zhou B, Li J, Tang H, Tang J, Yang Z (2018) Formation and Change of Chloroplast-Located Plant Metabolites in Response to Light Conditions. International Journal of Molecular Sciences 19: 654.

Endrigkeit J, Wang X, Cai D, Zhang C, Long Y, Meng J, Jung C (2009) Genetic mapping, cloning, and functional characterization of the BnaX.VTE4 gene encoding a γ-tocopherol methyltransferase from oilseed rape. Theoretical and Applied Genetics 119: 567-575.

Fritsche S, Wang X, Jung C (2017a) Recent advances in our understanding of tocopherol biosynthesis in plants: an overview of key genes, functions, and breeding of vitamin E improved crops. Antioxidants 6: 99.

Fritsche S, Wang X, Jung C (2017b) Recent advances in our understanding of tocopherol biosynthesis in plants: an overview of key genes, functions, and breeding of vitamin E improved crops. Antioxidants 6: 99.

Galli F, Azzi A, Birringer M, Cook-Mills JM, Eggersdorfer M, Frank J, Cruciani G, Lorkowski S, Özer NK (2017) Vitamin E: Emerging aspects and new directions. Free Radical Biology and Medicine 102: 16-36.

Gómez R, Vicino P, Carrillo N, Lodeyro AF (2019) Manipulation of oxidative stress responses as a strategy to generate stress-tolerant crops. From damage to signaling to tolerance. Critical Reviews in Biotechnology 39: 693-708.

Hume MA, Barrera LA, Gisselbrecht SS, Bulyk ML (2015) UniPROBE, update 2015: new tools and content for the online database of protein-binding microarray data on protein-DNA interactions. Nucleic Acids Research 43: D117-122.

Khan A, Fornes O, Stigliani A, Gheorghe M, Castro-Mondragon JA, van der Lee R, Bessy A, Chèneby J, Kulkarni SR, Tan G, Baranasic D, Arenillas DJ, Sandelin A, Vandepoele K, Lenhard B, Ballester B, Wasserman WW, Parcy F, Mathelier A (2018) JASPAR 2018: update of the open-access database of transcription factor binding profiles and its web framework. Nucleic Acids Research 46: D260-D266.

Koboldt DC, Steinberg KM, Larson DE, Wilson RK, Mardis ER (2013) The next-generation sequencing revolution and its impact on genomics. Cell 155: 27-38.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1399.15.2.5.8]

Kollist H, Zandalinas SI, Sengupta S, Nuhkat M, Kangasjärvi J, Mittler R (2019) Rapid Responses to Abiotic Stress: Priming the Landscape for the Signal Transduction Network. Trends in Plant Science 24: 25-37.
Kulakovskiy IV, Vorontsov IE, Yevshin IS, Sharipov RN, Fedorova AD, Rumynskiy EI, Medvedeva YA, Magana-Mora A, Bajic VB, Papatsenko DA, Kolpakov FA, Makeev VJ (2018) HOCOMOCO: towards a complete collection of transcription factor binding models for human and mouse via large-scale ChIP-Seq analysis. Nucleic Acids Research 46: D252-D259.
Kumar S, Stecher G, Tamura K (2016) MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. Molecular Biology and Evolution 33: 1870-1874.
Matys V, Kel-Margoulis OV, Fricke E, Liebich I, Land S, Barre-Dirrie A, Reuter I, Chekmenev D, Krull M, Hornischer K, Voss N, Stegmaier P, Lewicki-Potapov B, Saxel H, Kel AE, Wingender E (2006) TRANSFAC® and its module TRANSCompel®: transcriptional gene regulation in eukaryotes. Nucleic Acids Research 34: D108-D110.
Pachkov M, Balwierz PJ, Arnold P, Ozonov E, van Nimwegen E (2013) SwissRegulon, a database of genome-wide annotations of regulatory sites: recent updates. Nucleic Acids Research 41: D214-220.
Segal E, Widom J (2009) From DNA sequence to transcriptional behaviour: a quantitative approach. Nature Reviews Genetics 10: 443-456.
Vandenbussche F (2019) Rapid Detection of Hormonal Involvement in Light Responses. In: A Hiltbrunner, editor. Phytochromes: Methods and Protocols New York, NY: Springer. p. 201-213.
Weirauch MT, Yang A, Albu M, Cote AG, Montenegro-Montero A, Drewe P, Najafabadi HS, Lambert SA, Mann I, Cook K, Zheng H, Goity A, van Bakel H, Lozano J-C, Galli M, Lewsey MG, Huang E, Mukherjee T, Chen X, Reece-Hoyes JS, Govindarajan S, Shaulsky G, Walhout AJM, Bouget F-Y, Ratsch G, Larrondo LF, Ecker JR, Hughes TR (2014) Determination and inference of eukaryotic transcription factor sequence specificity. Cell 158: 1431-1443.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1399.15.2.5.8]