ژنتیک نوین
دوره شانزدهم، شماره ٤، زمستان ١٤٠٠
صفحه ٤٠٠ - ٣٨٧

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

پانته‌آ وثوق محبی[1]، مهدی زهراوی*[2]، مهدی چنگیزی[1]، شهاب خاقانی[1]، زهراسادات شبر[3]

۱- به‌ترتیب دانشجوی دکتری، استادیار، دانشیار، گروه ژنتیک و به‌نژادی 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 زیست‌شناسی سیستم‌ها، پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران

Vosough-Mohebbi P[1], Zahravi M[*2], Changizi M[1], Khaghani Sh[1], Shobbar ZS[3]

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: ١٤٠٠/٠٥/٣١ - تاریخ پذیرش: ١٤٠٠/٠٨/٠٦)

چکیده

گندم یکی از مهم‌ترین گیاهان زراعی در جهان و ایران محسوب می‌شود و سفیدک پودری گندم، یکی از بیماری‌های مهم در گندم است که خسارت قابل توجهی را به محصول وارد می‌سازد. ژن‌های رمزکننده عوامل رونویسی، کاندیدای مناسبی برای دست‌ورزی ژنتیکی و اصلاح ارقام مقاوم به تنش‌های محیطی می‌باشند. اخیراً، مطالعات نشان داده است که اعضاء خانواده ژنی *like–G2* در گیاهان در پاسخ به پاتوژن‌ها نقش دارند. لذا به‌منظور، شناسایی اعضاء خانواده ژنی *like–G2* در گندم نانوایی و پیش‌بینی عملکرد آن‌ها، اطلاعات مربوط به خانواده پروتئینی G2–like از پایگاه‌های اطلاعاتی نظیر TFDB و Ensmbl جمع‌آوری شد. سپس، از اعضای این خانواده ژنی در برنج و آرابیدوپسیس بر علیه پروتئین‌ها و ژنوم گندم استفاده شد و پس از حذف توالی‌های تکراری، ۸۳ مکان ژنی رمزکننده ١٣٦ رونوشت پروتئینی شناسایی شد. درخت فیلوژنی ترسیمی بر اساس توالی‌های پروتئینی این خانواده ژنی در گندم و ٦ توالی پروتئینی شناخته شده در سایر گیاهان با روش نزدیک‌ترین همسایه‌ها، این خانواده را به ٦ گروه طبقه‌بندی نمود. بر اساس گروه‌بندی اعضاء، پیش‌بینی می‌شود که گروه I، II و V به‌ترتیب در فرایندهای پاسخ به بیماری سفیدک پودری، در رشد و توسعه کلروپلاست، پاسخ به تنش‌های زیستی و زمان گلدهی دخیل هستند. پیش‌بینی موتیف‌ها در این خانواده نشان داد که اغلب اعضاء خانواده ژنی *G2–like* در یک گروه، شامل ترکیبات موتیفی مشابهی هستند که دلالت بر صحت گروه‌بندی در درخت فیلوژنی و عملکرد مشابه اعضای یک گروه دارد. توزیع فراوانی اعضاء خانواده ژنی *G2-like* گندم روی کروموزوم‌ها نشان داد که اعضاء این خانواده روی کلیه کروموزوم‌های گندم وجود دارد. بیشترین و کمترین تعداد اعضاء این خانواده به‌ترتیب روی کروموزوم 6B و کروموزوم‌های 3D و 3A قرار دارد. همچنین، تجزیه و تحلیل ساختار ژن‌های آن‌ها نشان داد که تعداد اینترون در گروه‌ها از ۰ تا ۸ عدد متغیر است.

واژه‌های کلیدی

بیماری سفیدک پودری
خانواده ژنی G2–like
درخت فیلوژنتیکی
گندم

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

[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.10.4]

مقدمه

گندم، سومین غله اصلی در جهان محسوب می‌شود که ۹۵ ٪ از زمین‌های زیر کشت گندم در جهان به گندم هگزاپلوئید نانوایی (*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 آمینه‌ی 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 تامین می‌کنند (Shewry 2009; Dhanda, Sethi, and Behl 2004). پیش‌بینی شده است که جمعیت جهان در سال‌های ۲۰۲۵ و۲۰۵۰ به‌ترتیب 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 بقاء 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 ویا عوامل رونویسی[1] 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[2] و منطقه تنظیم رونویسی[3] هستند که با سایر اجزاء دستگاه رونویسی ارتباط برقرار می‌کنند تا دسترسی RNA پلیمراز به راه‌انداز[4] 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. 2011; Udvardi et al. 2007). تاکنون، ٦٤ 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 اعضاء خانواده‌های WRKY، NAC، bHLH[5]، bZIP[6]، ERF/AP2[7]، GATA، MYB، C3H و G2-like در پاسخ دفاعی گیاه به حمله پاتوژن‌ها نقش دارند (Guo et al. 2018; Curto Rubio et al. 2015; Tan et al. 2007). 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 به‌ترتیب ٤٦، ٥٩ و ٨٩ 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[8] شامل منطقه HLH[9] است و این منطقه از دو مارپیچ حفاظت شده

[1] Transcription factors
[2] DNA binding domain
[3] Transcriptional Regulation Region (TRR)
[4] promoter
[5] basic Helix-Loop-Helix
[6] basic leucine zipper
[7] Ethylene Response Factor
[8] Myb-DNA binding domain
[9] helixloop helix

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.10.4]

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[1] در گیاهان نظیر ذرت و آرابیدوپسیس نقش دارند (Rossini et al. 2001; Waters et al. 2009; Fitter et al. 2002; Hall et al. 1998). 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[2] و افزایش حساسیت به پاتوژن اوماسیت بیماری زا[3] 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 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[4] اینتراکشن 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 نانوایی 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[5] جمع‌آوری شد (Jin et al. 2016). همچنین،

[1] photosynthesis-related genes
[2] *Fusarium graminearum*
[3] *Hyaloperonospora arabidopsidis (Hpa) Noco2*
[4] interaction
[5] Plant Transcription Factor Database

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.10.4]

برای شناسایی اعضای این خانواده ژنی در گندم در پایگاه Ensembl، جستجوی نام ژن برعلیه ژنوم گندم صورت گرفت. سپس، به‌منظور یافتن اعضاء احتمالی جدید، توالی پروتئینی اعضای این خانواده ژنی در برنج و آرابیدوپسیس دریافت شده از پایگاه اطلاعاتی TFDB بر علیه پروتئین‌ها و ژنوم گندم توسط BLASTP و tBLASTN پایگاه Ensembl مورد جستجو قرار گرفت (Kersey et al. 2016). توالی‌های تکراری به‌دست آمده به‌صورت دستی حذف شدند و سپس توالی‌های 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).

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 به‌صورت شماتیک با اندازه مگاباز توسط نرم‌افزار MapChart ترسیم شد (Voorrips 2002). توالی‌های ژنی و همچنین توالی‌های رمز شونده[1] هر ژن از پایگاه مذکور دریافت و برای مشخص شدن نواحی برش اینترونی[2] در سرور Gene structure قرار گرفتند (Hu et al. 2015).

توالی‌های پروتئینی خانواده G2-like گندم (بلندترین رونوشت از هرعضو) به‌همراه دو عضو شناخته شده در آرابیدوپسیس ((At2g20570 (AtGLK1) و (At5g44190 (AtGLK2))، سه عضو برنج ((LOC_Os09g12750 (OsHPL3)، (OsGLK1) LOC_Os06g24070 و (LOC_Os01g13740 (OsGLK2)) و ذرت ((AAK50392 (ZmGLK1)) با هم همردیف شدند. درخت فیلوژنی با روش اتصال همسایه[3] و آزمون خود راه‌اندازی[4] 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 بارگزاری شد (Bailey et al. 2009) و محدوده‌های نرم‌افزار برای تعداد موتیف‌ها، کمترین و بیشترین طول موتیف به‌ترتیب روی ۲۰، ٦ و ۵۰ تنظیم شد. سپس، توالی موتیف‌های حفاظت شده پیش‌بینی شده در MEME، برای پیش‌بینی عملکردشان در پایگاه Pfam مورد جستجو قرار گرفتند (Finn et al. 2016).

نتایج و بحث

اعضای خانواده ژنی *G2-like* در گندم

از بین ۱۰۰ توالی پروتئینی این خانواده که از پایگاه TFDB جمع‌آوری شد، ۹ توالی پروتئینی دارای دمین مختص این خانواده نبودند که شامل پروتئین‌هایی با Traes_4AL_3193F9838، Traes_4DS_D770B519F.2، Traes_4DL_A0DBF5059.1، Traes_5DS_19B90732F.1، Traes_5BL_6E13A3C8C.1، Traes_5DL_82E82F8F9.1، Traes_6BL_53201E1DB، Traes_7BL_731ABE466.1، Traes_7DL_C39412827.1 بودند. همچنین، توالی‌های پروتئینی با شماره دست‌یابی TRAES3BF104900050CFD_t1 با Traes_3DS_0240F189D.1، Traes_4BL_8719DBF92.1 با Traes_4BS_481D51B66.2، Traes_4BL_32D8155C6.1 با Traes_4DL_C5FFFD54A.1، Traes_5AL_0684A2454.1 با Traes_5BL_A28533902.1، Traes_5BL_A2C97A02D.3 با Traes_5DL_EB47672ED.4، Traes_6AS_4B9F0CBBF.2 با Traes_6DS_C7C1FFE0C.1 به یک مکان ژنی روی کروموزوم‌های گندم در پایگاه Ensembl، نقشه‌یابی شدند. همچنین، ۷ ژن از طریق جستجوی واژه G2-like در پایگاه Ensembl و ۸٤ ژن از طریق انجام blastها برعلیه توالی‌های پروتئینی و ژنومی گندم در پایگاه Ensembl به‌دست آمد. توالی‌های تکراری حذف و حضور دمین G2-like در آن‌ها تایید شد. در نهایت، ۸۳ مکان ژنی *G2-like* در گندم شناسایی شد که ۱۳٦ رونوشت پروتئینی را رمزدهی می‌نمایند.

مکان‌یابی کروموزومی ژن‌های *G2-like* گندم

مکان ژنی همه ژن‌های این خانواده روی کروموزوم در پایگاه Ensembl مشخص شد و بر اساس مکان کروموزومی آن‌ها،

[1] coding sequences
[2] intron splicing sites
[3] Neighbor-joining
[4] Bootstrap

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.10.4]

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
TaG1	*TaG1.1*	TraesCS1A02G305500.1	Traes_1AL_2CFFBD60E.2	*TaG35*	*TaG35.1*	TraesCS5A02G068900.1	Traes_5AS_12F8B3DEF.3
	TaG1.2	TraesCS1A02G305500.2			*TaG35.2*	TraesCS5A02G068900.2	
TaG2	*TaG2.1*	TraesCS1A02G309200.1	Traes_1AL_2EDF05396.2	*TaG36*	*TaG36.1*	TraesCS5A02G153000.1	Traes_5AL_2F93FD88F.2
	TaG2.2	TraesCS1A02G309200.2		*TaG37*	*TaG37.1*	TraesCS5A02G178600.1	Traes_5AL_6F77CFB03.2
	TaG2.3	TraesCS1A02G309200.3		*TaG38*	*TaG38.1*	TraesCS5A02G401600.1	Traes_5AL_D98C7CE92.1
TaG3	*TaG3.1*	TraesCS1B02G216600.1	Traes_1BL_E2629CBC1.1	*TaG39*	*TaG39.1*	TraesCS5B02G068000.1	Traes_5BS_82133897D.2
TaG4	*TaG4.1*	TraesCS1B02G316200.1	Traes_1BL_C0F4A948C.2	*TaG40*	*TaG40.1*	TraesCS5B02G075300.1	Traes_5BS_C9EA93E10.1
	TaG4.2	TraesCS1B02G316200.2		*TaG41*	*TaG41.1*	TraesCS5B02G151800.1	Traes_5BL_0C6735099.1
TaG5	*TaG5.1*	TraesCS1B02G320000.1	Traes_1BL_8E8190A0F.1	*TaG42*	*TaG42.1*	TraesCS5B02G176200.1	Traes_5AL_0684A2454.1, Traes_5BL_A28533902.1
	TaG5.2	TraesCS1B02G320000.2		*TaG43*	*TaG43.1*	TraesCS5B02G176300.1	Traes_5BL_A2C97A02D.3, Traes_5DL_EB47672ED.4
TaG6	*TaG6.1*	TraesCS1B02G441800.1	Traes_1AL_43D709979.1	*TaG44*	*TaG44.1*	TraesCS5B02G406300.1	Traes_5BL_1AE458202.2
TaG7	*TaG7.1*	TraesCS1D02G305200.1	Traes_1DL_7589A1385.1		*TaG44.2*	TraesCS5B02G406300.2	
	TaG7.2	TraesCS1D02G305200.2		*TaG45*	*TaG45.1*	TraesCS5B02G407600.1	Traes_5BL_883AD53FB.1
TaG8	*TaG8.1*	TraesCS1D02G308600.1	Traes_1DL_1141C575C.2	*TaG46*	*TaG46.1*	TraesCS5D02G075600.1	Traes_5DS_39E5EF501.2
	TaG8.2	TraesCS1D02G308600.2		*TaG47*	*TaG47.1*	TraesCS5D02G081000.1	Traes_5DS_13C2391DC.1
TaG9	*TaG9.1*	TraesCS2A02G100600.1	Traes_2AS_28B163E7C.1	*TaG48*	*TaG48.1*	TraesCS5D02G183000.1	Traes_5DL_156E53683.1
TaG10	*TaG10.1*	TraesCS2A02G116100.1	Traes_2AS_4EFA77404.2	*TaG49*	*TaG49.1*	TraesCS5D02G411800.1	Traes_5DL_B2F166A31.2
	TaG10.2	TraesCS2A02G116100.2		*TaG50*	*TaG50.1*	TraesCS5D02G412800.1	Traes_5DL_EFE6EFEDF.1
TaG11	*TaG11.1*	TraesCS2A02G264800.1	Traes_2AL_92939B028.1	*TaG51*	*TaG51.1*	TraesCS6A02G007300.1	Traes_6AS_4B9F0CBBF.2, Traes_6DS_C7C1FFE0C.1
	TaG11.2	TraesCS2A02G264800.2		*TaG52*	*TaG52.1*	TraesCS6A02G108800.1	Traes_6AS_DBE4E3146.2
TaG12	*TaG12.1*	TraesCS2A02G441300.1	Traes_2AL_8D3A3687D.2	*TaG53*	*TaG53.1*	TraesCS6A02G155400.1	Traes_6AS_2F376689A.2
TaG13	*TaG13.1*	TraesCS2B02G117800.1	Traes_2BS_34669CA7B.1		*TaG53.2*	TraesCS6A02G155400.2	
TaG14	*TaG14.1*	TraesCS2B02G135600.1	Traes_2BS_10A8CAB27.2		*TaG53.3*	TraesCS6A02G155400.3	
TaG15	*TaG15.1*	TraesCS2B02G277300.1	Traes_2BL_EED456A17.1	*TaG54*	*TaG54.1*	TraesCS6A02G269000.1	Traes_6AL_72D2B7C35.1
TaG16	*TaG16.1*	TraesCS2B02G459800.1	Traes_2BL_FA727026F.1	*TaG55*	*TaG55.1*	TraesCS6B02G012800.1	Traes_6BS_2125E90F3.2
	TaG16.2	TraesCS2B02G459800.2		*TaG56*	*TaG56.1*	TraesCS6B02G137300.1	Traes_6BS_00D311B94.1
TaG17	*TaG17.1*	TraesCS2D02G100100.1	Traes_2DS_8EA143F67.1		*TaG56.2*	TraesCS6B02G137300.2	
TaG18	*TaG18.1*	TraesCS2D02G259200.1	Traes_2DL_64EAA3388.1	*TaG57*	*TaG57.1*	TraesCS6B02G138200.1	Traes_6BS_44456AE22.1
	TaG18.2	TraesCS2D02G259200.2			*TaG57.2*	TraesCS6B02G138200.2	
TaG19	*TaG19.1*	TraesCS2D02G437600.1	Traes_2DL_07E54848B.1	*TaG58*	*TaG58.1*	TraesCS6B02G183500.1	Traes_6BS_444F0E79E.1
TaG20	*TaG20.1*	TraesCS2D02G488500.1	Traes_2DL_7B1FE2F5B.1		*TaG58.2*	TraesCS6B02G183500.2	
	TaG20.2	TraesCS2D02G488500.2			*TaG58.3*	TraesCS6B02G183500.3	
TaG21	*TaG21.1*	TraesCS3A02G105500.1	Traes_3AS_6EEB8D2B2.1		*TaG58.4*	TraesCS6B02G183500.4	
	TaG21.2	TraesCS3A02G105500.2		*TaG59*	*TaG59.1*	TraesCS6B02G293700.1	Traes_6DL_DB1546316.1
	TaG21.3	TraesCS3A02G105500.3		*TaG60*	*TaG60.1*	TraesCS6B02G296300.1	Traes_6BL_A3E9C02F0.1
	TaG21.4	TraesCS3A02G105500.4		*TaG61*	*TaG61.1*	TraesCS6B02G392000.1	Traes_3DS_981B4E4D9.2
	TaG21.5	TraesCS3A02G105500.5		*TaG62*	*TaG62.1*	TraesCS6B02G424600.1	Traes_6BL_5D8EE6802.1
TaG22	*TaG22.1*	TraesCS3B02G124100.1	TRAES3BF104900050CFD_t1 , Traes_3DS_0240F189D.1		*TaG62.2*	TraesCS6B02G424600.2	
	TaG22.2	TraesCS3B02G124100.2			*TaG62.3*	TraesCS6B02G424600.3	
TaG23	*TaG23.1*	TraesCS3B02G144100.1	TRAES3BF056900070CFD_t1	*TaG63*	*TaG63.1*	TraesCS6D02G097000.1	Traes_6DS_20D189350.2
TaG24	*TaG24.1*	TraesCS3B02G191600.1	TRAES3BF062500050CFD_t1		*TaG63.2*	TraesCS6D02G097000.2	
	TaG24.2	TraesCS3B02G191600.2		*TaG64*	*TaG64.1*	TraesCS6D02G145300.1	Traes_6DS_45417CBA9.2

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.10.4]

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

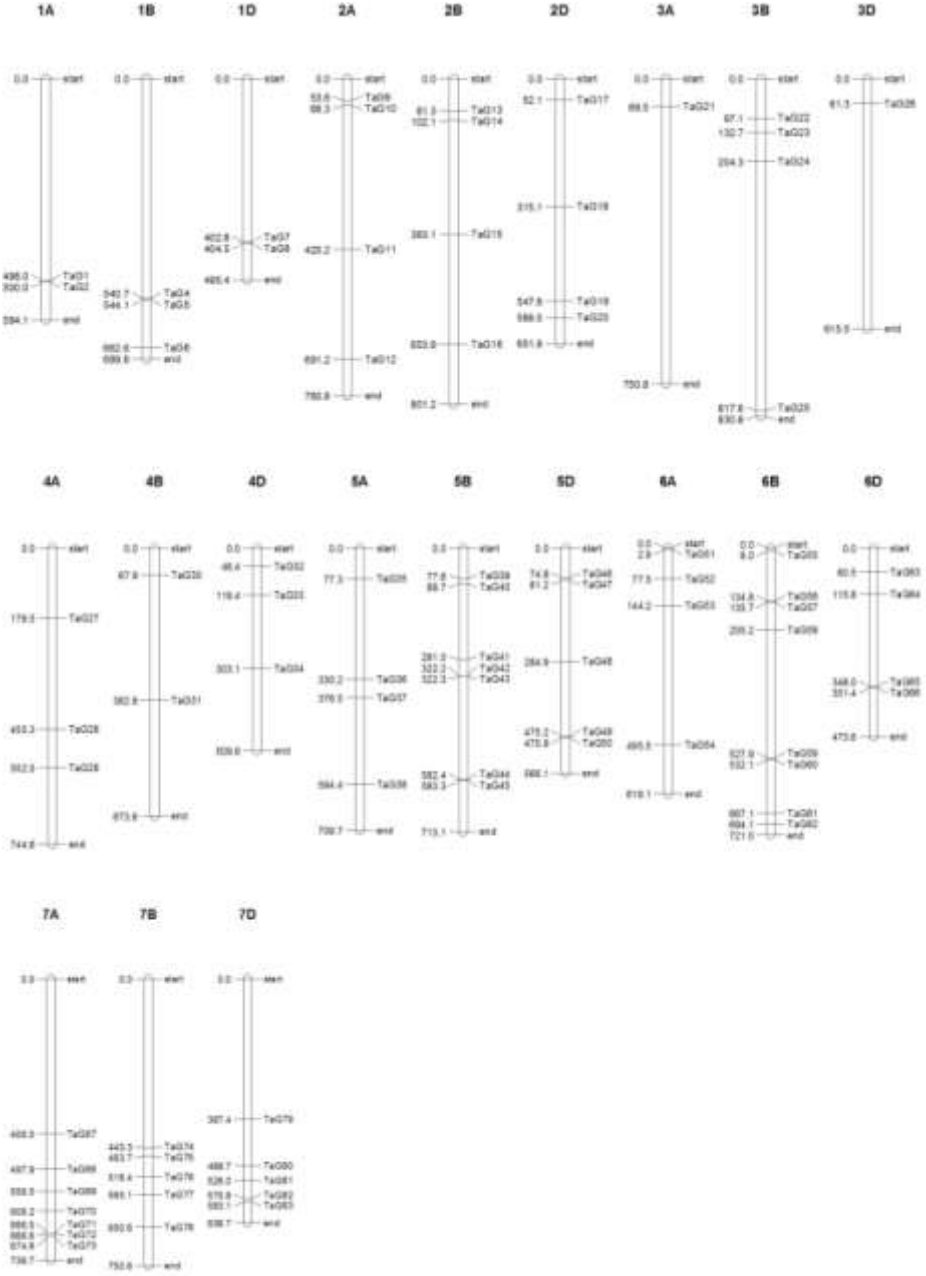
درخت فیلوژنی خانواده ژنی *G2-like* در گندم

به‌منظور گروه‌بندی اعضاء این خانواده ژنی در گندم، درخت روابط خویشاوندی بر توالی پروتئینی خانواده ژنی *G2-like* گندم به‌همراه دو، سه و یک عضو که به‌ترتیب در آرابیدوپسیس، برنج و ذرت شناسایی شده بودند، ترسیم شد. درخت فیلوژنی، عوامل رونویسی G2-like گندم را به شش زیرخانواده طبقه‌بندی نمود که گروهای I، II، III، VI، V و VI این خانواده ژنی، به‌ترتیب ۲۲، ۱۹، ۱، ۱۹، ۱۵ و ۷ عضو از گندم را به خود اختصاص دادند (شکل). به‌طور خلاصه، عوامل رونویسی G2-like در فتوسنتز، تمایز سلولی، پیری، پاسخ به تنش‌های زیستی و غیرزیستی فعالیت دارند (Liu et al. 2016; Rauf et al. 2013; Murmu et al. 2014; Waters et al. 2009). 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 آرابیدوپسیس،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).

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

[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.10.4]



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

همچنین، بیان مضاعف ژن *AtGLK1* آرابیدوپسیس منجر به مقاومت بسیار بالا علیه فوزاریوم و افزایش حساسیت به پاتوژن اوماسیت (Hpa) بیماری زا در مقایسه با گیاه شاهد شده است. در حالی‌که در موتانت دوگانه ژن‌های *glk1 glk2* مقاومت به ژن Hpa در مقایسه با شاهد[1] 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 فتوسنتزی بیان می‌شوند (Nakamura et al. 2009). بنابراین به‌نظر می‌رسد اعضاء این گروه در رشد و توسعه کلروپلاست و همچنین در پاسخ به

[1] wild type

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.10.4]

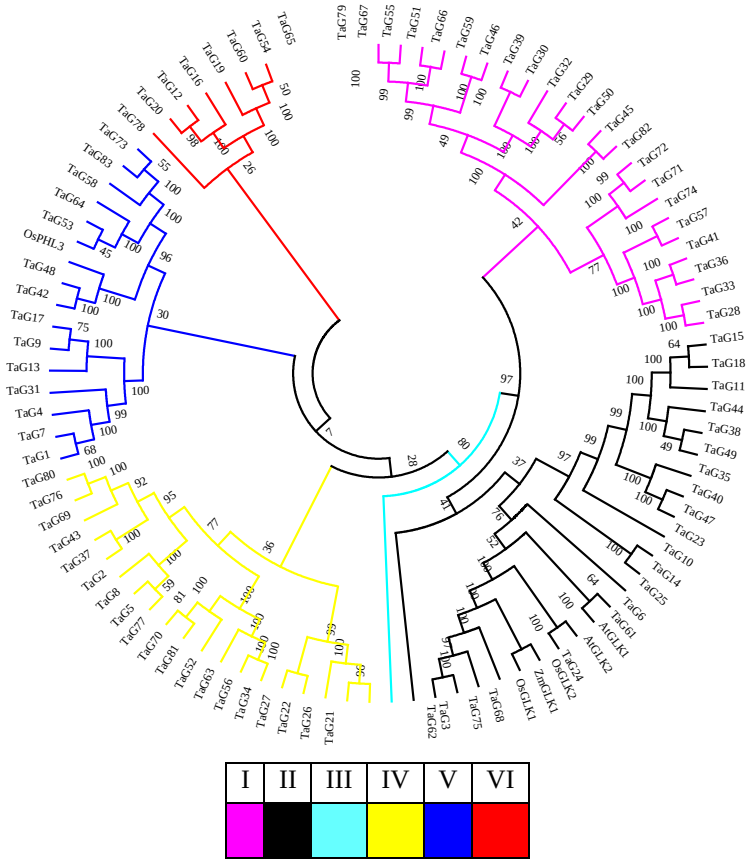
تنش‌های زیستی نقش داشته باشند. در گروه V، عامل پروتئینی OsHPL3 برنج قرار گرفته است. این ژن در برگ‌ها بیان می‌شود و بیان مضاعف این ژن در برنج‌های روز کوتاه و روز بلند موجب تأخیر در زمان گلدهی شده است. همچنین تخریب[1] این ژن توسط تکنولوژی CRISPR/Cas9، موجب تسریع در زمان گلدهی در برنج شده است (Zeng et al. 2018). لذا، پیش‌بینی می‌شود اعضای 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 آرابیدوپسیس، 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 فیلوژنی 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 احتمالا 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.

[1] knockout



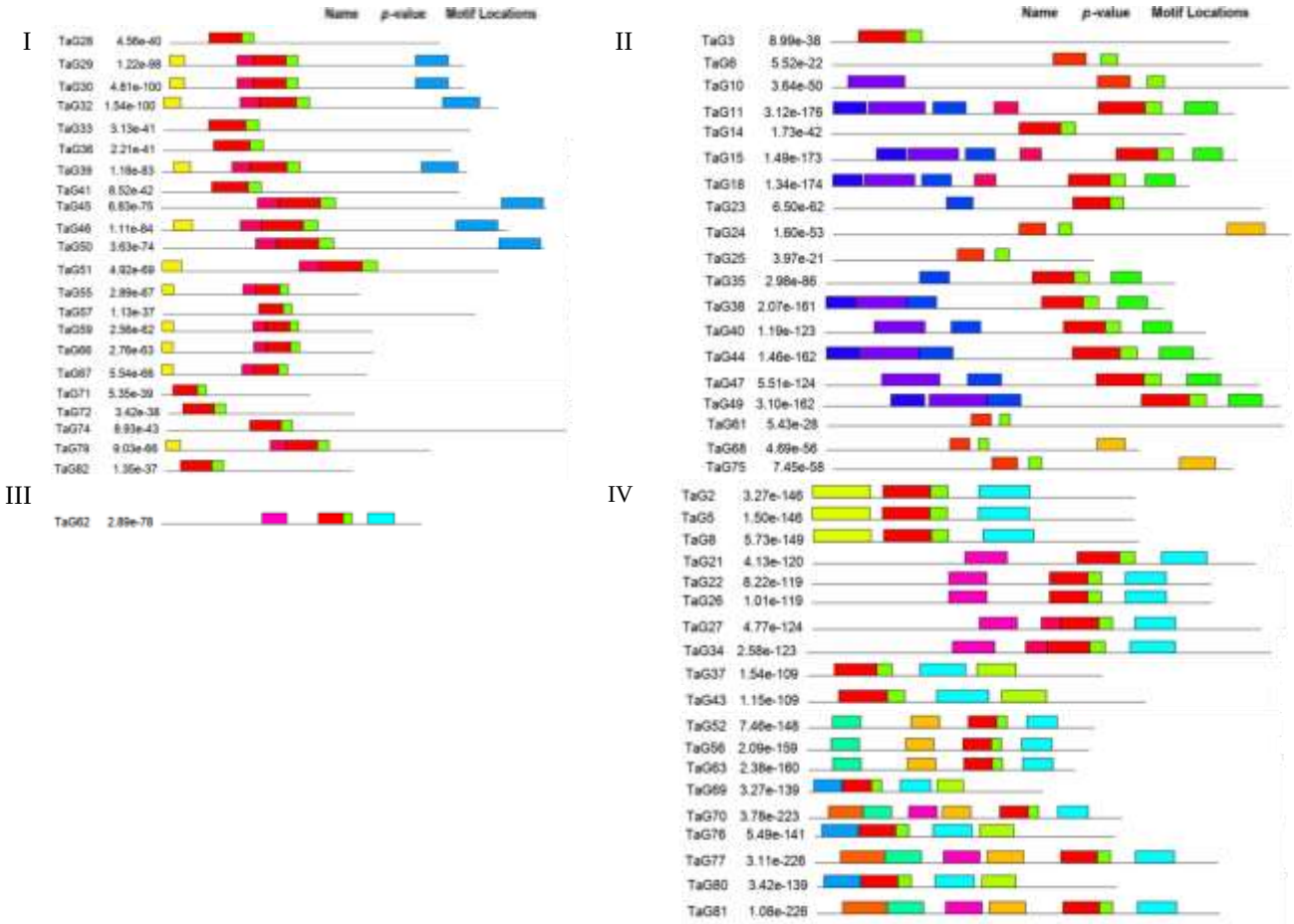
شکل ۲- درخت فیلوژنی خانواده پروتئینی G2-like گندم (۸۳ عضو) و ٦ پروتئین G2-like شناخته شده در آرابیدوپسیس، برنج و ذرت با استفاده از نرم‌افزارMega7

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

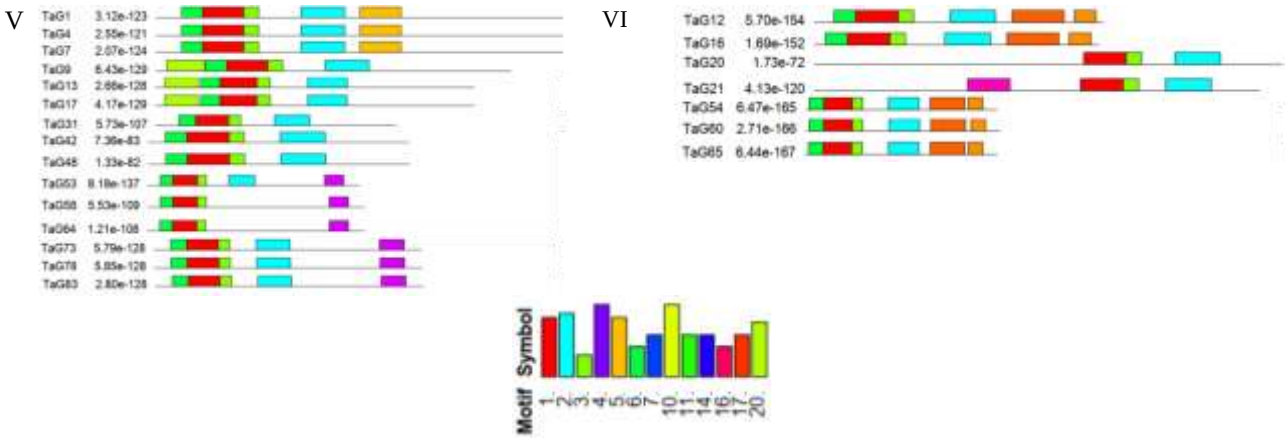
[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.10.4]

موتیف ۲، موتیف Myb_CC_LHEQLE است که در ٤٠ 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[1] 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 اینترون در اعضاء خانواده ژنی *G2-like* در گندم بر اساس گروه‌بندی آن‌ها توسط درخت فیلوژنی مشخص شد (شکل ٤). تجزیه و تحلیل ساختار ژن‌های *G2-like* گندم نشان داد که تعداد اینترون در زیرخانواده‌ها از ۰ تا ۸ عدد متغیر است. تغییرات در تعداد اینترون 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/ اینترون 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، ٤، ٦، ۷، ۵ و ٦ عدد اینترون بودند.

[1] Myb-CC-type transcription factors



[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.10.4]

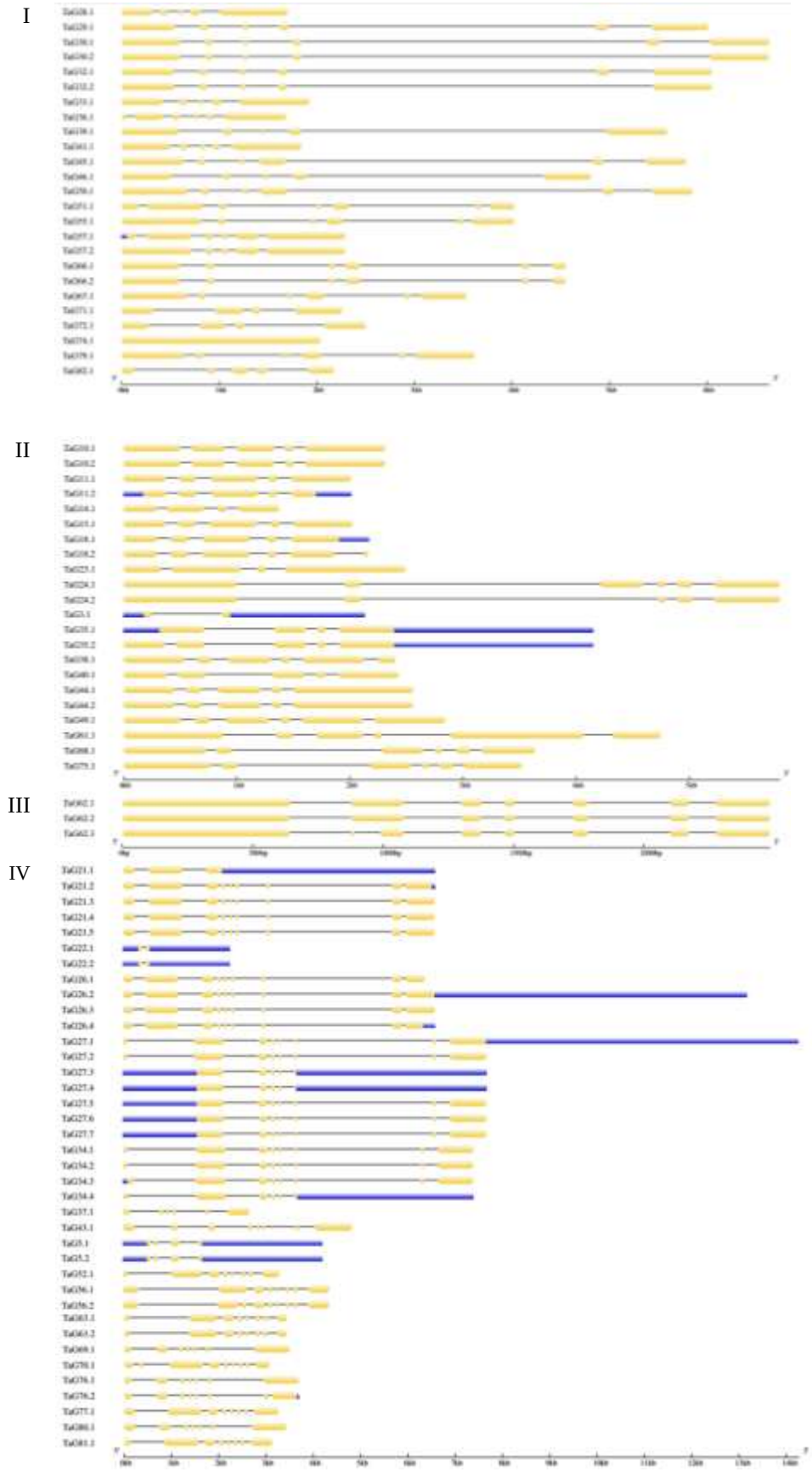


شکل ۳- تصویر شماتیک توالی موتیف‌های پیش‌بینی شده بر اساس گروه‌بندی اعضاء خانواده ژنی *G2-like* در گندم

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

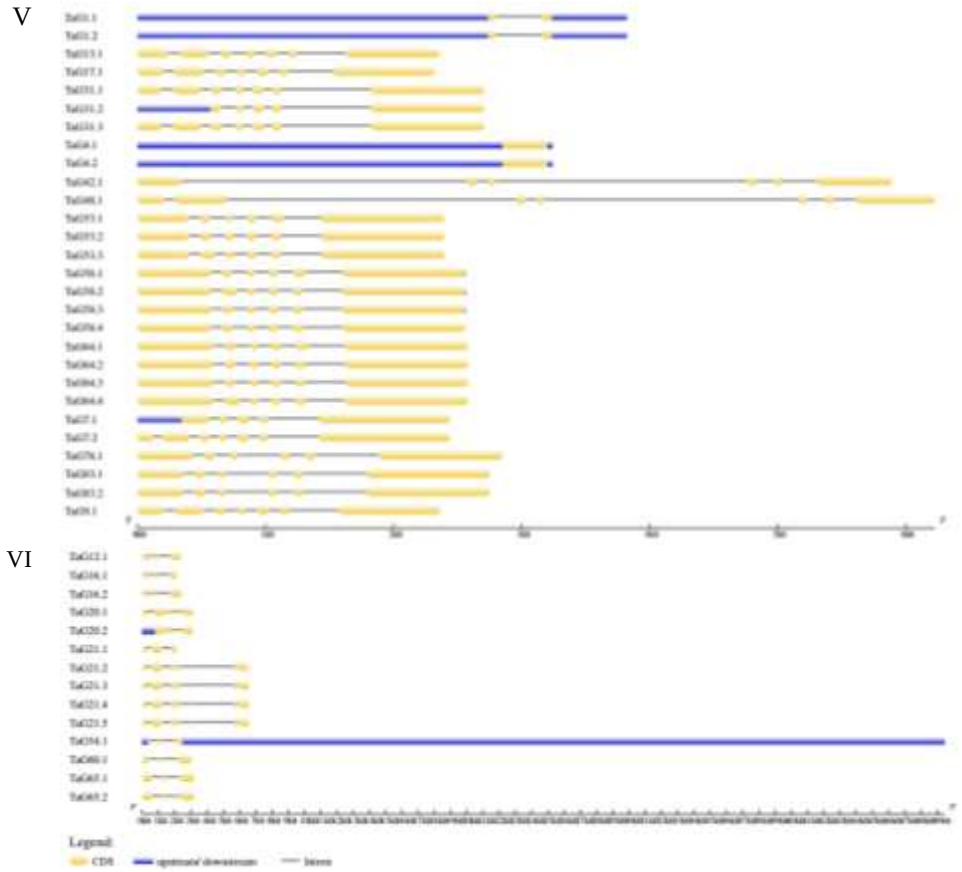
Motif	Amino acid sequence composition of motif	site	width	E-value	Molecular Function
1	RWTPELHERFV[DE]AVX[QKL]LGGP[DE][KR]ATPK[GS][VI]L[RE]LM[GK]V[KD]GLT[LI]YH	76	41	7.1e-2266	Myb_DNA-binding
2	[QH][LI][NA][ED]AL[RK][ML]Q[MI]EVQ[KR][RQ]LHEQLEVQ[RK][HKQ]LQ[LM]RIE[AE]QGKYLQSI[LI]E[KEQ][QA]	40	44	4.9e-1209	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]EVFRRELP[LI][CS][AV][RH]L[LI]ADVI[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][SN]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][DGS][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][AGV][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[YQ][RH]	9	50	3.0e-142	-
10	MCM[TR][SI]S[CY]NCCSTLMMYHAKKFSVPFAPQRAQNSEHVSNIGAF[GS]GSNISNP	3	50	9.1e-061	-
11	[QSE][QE][HQS]SS[SQ][QS][SG][GR]SP[EPQ]GPL[QN][LF][ST][VS]S[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][GPDM][PSTV][RTFM][AV][PN][NS][LA][EA][MSI][SNR][LI]G[RG][QNH][GDS][WS][NQEG][NMQ][ASEM][FIEH][PAE][QTES][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]SGDS[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]EDLLLLDLNIKGGYD[HL]	6	21	1.1e-052	-
19	M[EA][LT][FA][PA][SD][AQ]PDLSL[QH]ISPPS[PS]	11	19	5.0e-044	-
20	[MST][GTP][EKG][PA][ENG][AQ][LMT][AYV][HLT][AQ][EQS][EQS][EQD][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	-

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.10.4]



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

[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.10.4]



شکل ٤- تصویر شماتیک ساختار ژنی گروه‌های خانواده ژنیG2-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, Coggill 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.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.10.4]

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

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 H Yaloperonospora Arabidopsidis, 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.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.10.4]

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 Andriankaja, 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.

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

[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.10.4]