ژنتیک نوین
دوره هجدهم، شماره ۳، پاییز ۱۴۰۲
صفحه ۲۷۸ - ۲۶۷

خصوصیات تکاملی ژنوم و تجزیه و تحلیل بیان دیجیتال ژن‌های مرتبط با مسیر بیوسنتز پلی‌آمین‌ها در نخود زراعی

Genome-wide evolutionary characterization and digital expression analysis related to polyamine biosynthetic genes in chickpea

سعید امینی[۱]، رضا معالی‌امیری*[۲]، هلن پورمظاهری[۳]

۱- دانش‌آموخته دکتری دانشکدگان کشاورزی و منابع طبیعی کرج دانشگاه تهران و استادیار بخش شناسایی و ثبت ارقام گیاهی، مؤسسه تحقیقات ثبت و گواهی بذر و نهال، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران

۲- استاد، دانشکدگان کشاورزی و منابع طبیعی کرج دانشگاه تهران

۳- دانش‌آموخته پسا دکتری دانشکدگان کشاورزی و منابع طبیعی کرج دانشگاه تهران و گروه بیولوژی، دانشکده علوم، واحد شهر قدس، دانشگاه آزاد اسلامی، تهران، ایران

Amini S[1], Maali-Amiri R*[2], Poormazaheri H[3]

1- Graduated PhD Student from College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, and Faculty member of Seed and Plant Certification and Registration Research Institute (SPCRI), Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO),Karaj, Iran

2- Professor, Faculty member of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Karaj

3- Graduated Postdoc Student from College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran and Department of Biology, Shahr-e-Qods Branch, Islamic Azad University, Tehran, Iran

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

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۱/۰۶/۲۸ - تاریخ پذیرش: ۱۴۰۲/۰۷/۱۵)

چکیده

در گیاهان پوترسین (Put)، اسپرمیدین (Spd) و اسپرمین (Spm)، همه به خانواده پلی‌آمین‌ها تعلق دارند و نقش آن‌ها در چندین فرآیند زیستی از جمله رشد، نمو و پاسخ به محرک‌های محیطی به میزان اندکی مطالعه شده است. این پژوهش به توصیف تکاملی *in-silico* ژنوم اعضای خانواده ژن‌های مسیر بیوسنتز پلی‌آمین‌ها شامل آرژنین/ارنیتین دکربوکسیلاز (*ADC/ODC*)، Spd سینتاز (*SPDS*) و Spm سینتاز) (*SPMS* و الگوی بیان دیجیتال این ژن‌ها در مراحل نموی در بافت‌های مختلف نخود (*Cicer arietinum* L.)، همراه با تجزیه و تحلیل هستی‌شناسی ژنی (GO) و شبکه ژنی مبتنی بر ارتباط ژن-ژن می‌پردازد. ژن‌های بیوسنتزی پلی‌آمین‌ها، همگی بر روی کروموزوم‌های ۲، ۴، ۵، ۶ و ۷ مستقر بودند. چارچوب خوانش باز (ORF) آن‌ها ۹۹۰ تا ۲۱۹۹ جفت‌باز بوده و پروتئین‌هایی را رمزگذاری می‌کردند که محتوی ۳۲۹ تا ۷۳۲ اسیدآمینه بود. مقادیر وزن مولکولی برای این توالی‌ها از ۳۶/۵۹ تا ۷۸/۷۴ کیلودالتون (kDa) بود. پیش‌بینی مکان‌یابی درون سلولی نشان داد که پروتئین‌های ADC، SPDSs و SPMS احتمالاً در آپوپلاست (خارج سلول) قرار دارند در حالی‌که ODC عمدتاً در میتوکندری مستقر می‌باشد. پیش‌بینی شکل سه‌بعدی (3-D) این پروتئین‌ها بیانگر تنوع ساختاری آن‌هاست. تجزیه و تحلیل ساختار دوم نشان داد که این پروتئین‌ها درصدهای متفاوتی از آلفا هلیکس، بتا شیت، مارپیچ و حالت دور برگردان دارند. تجزیه و تحلیل ساختار ژن نشان داد که توالی ژن‌های *ADC* و *ODC* منحصربه‌فرد بوده در حالی‌که برای SPDSs و SPMS دوبل شدن تکراری و پراکنده رخ داده است. تجزیه و تحلیل فیلوژنتیک دیدگاه عمیق‌تری در مورد روابط تکاملی مابین پروتئین‌ها و همچنین کارکردهای احتمالی آن‌ها ارائه می‌دهد. همردیفی چندگانه شباهت زیادی را در دومن‌های حفاظت شده نشان دادند اما در دو انتهای آمینی و کربوکسیلی واگرایی داشتند. درخت فیلوژنتیک نشان داد که در نخود توالی ADC و ODC موتیف‌های پروتئینی بسیار حفاظت شده‌ای داشته و هیچ اینترونی در توالی این دو ژن وجود نداشت. نتایج بیانگر آن است که SPDSها و SPMSها حاوی هفت تا ده اینترون هستند و اکثر این ایزوفرم‌ها دارای تعداد اگزون مشابه اما طول اگزون و اینترون متفاوت هستند. تجزیه و تحلیل بیان دیجیتال ژن در طول فرآیندهای رشد نشان داد که ژن‌های مسیر بیوسنتز پلی‌آمین‌ها نقش به‌سزایی در تنظیم دقیق چرخه زندگی گیاهان دارند. با توجه به نتایج داده کاوی در پایگاه اطلاعاتیEST، سطوح بیان بالای این ژن‌ها خصوصاً *ADC* در ریشه و برگ نخود زراعی شناسایی شد، در حالی‌که *ODC* در چنین شرایطی دارای سطوح بیان کم یا بدون بیان بود. این اطلاعات منبعی مفید در تحقیقات آینده در مورد عملکرد و ساختار اعضای خانواده ژن‌های مرتبط با بیوسنتز پلی‌آمین گیاهی محسوب شده و به‌کارگیری و دستکاری مسیرهای متابولیک ژنی مرتبط با پلی‌آمین‌ها را در برنامه‌های اصلاحی نخود فراهم می‌آورد.

واژه‌های کلیدی

بیوسنتز پلی‌آمین‌ها
ساختار و شبکه ژنی
مشخصه‌یابی ژنومیک
نخود

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-01-29]

مقدمه

پلی‌آمین‌ها (PAs) آمین‌های آلی کوچکی هستند که در سلول‌های پروکاریوت و یوکاریوت یافت می‌شوند (Kusano et al. 2008). در گیاهان، PAs نقش کلیدی در رشد و نمو و همچنین پاسخ به تنش‌های زیستی و غیرزیستی دارند (Ebeed et al. 2017; Metabolism et al. 2018). فراوان‌ترین PAs در گیاهان پوتریسین (Put)، اسپرمیدین (Spd) و اسپرمین (Spm) هستند، در حالی‌که کاداورین، ترموسپرمین، نورسپرمیدین و نورسپرمین فراوانی کمتری دارند (Metabolism et al. 2018). محتوی و عملکرد PAs عمدتاً با تغییرات سنتز و تجزیه آن‌ها تنظیم می‌شود. بیوسنتز Put از طریق آنزیم آرژنین‌دکربوکسیلاز (ADC) از آرژنین و یا آنزیم ارنیتین دکربوکسیلاز (ODC) از ارنیتین انجام می‌شود، در حالی‌که تبدیل Put به Spd نیاز به Spd سینتاز (SPDS) داشته و بیوسنتز Spm توسط اسپرمین‌سینتاز (SPMS) انجام می‌شود (Hussain et al. 2011). گروه‌های آمینوپروپیل استفاده شده برای سنتز Spd و Spm توسط S-adenosylmethionine decarboxylase (SAMDC) در طی تبدیل Sadenosylmethionine (SAM) به S-adenosylmethionine دکربوکسیله سنتز می‌شوند. SAM پیش‌ماده سنتز اتیلن محسوب شده که نوعی هموستازی مابین PAs و بیوسنتز اتیلن ایجاد می‌کند (Hussain et al. 2011; Kusano et al. 2008). تجزیه Put توسط دی‌آمین‌اکسیدازها (CuAOs) انجام می‌شود، در حالی‌که کاتابولیسم نهایی تری‌آمین Spd و تترامین Spm توسط پلی‌آمین اکسیدازها (PAOs) تنظیم می‌شود (Kusano et al. 2008; Kim et al. 2014; Liu et al. 2014a, 2014b; Planas-Portell et al. 2013) پژوهش‌ها نقش کلیدی PAs در طی فرآیندهای نموی گیاهان گلدار را گزارش کرده‌اند (Alabadí et al. 1995). تحقیقات اولیه در نخود زراعی نشان داده که میزان Spm در تخمدان‌های خودگرده‌افشان کاهش می‌یابد، اما در آغاز پیری در تخمدان‌های گرده‌افشانی نشده افزایش می‌یابد (Gomez-Jimenez et al. 2010). PAs در طی فرایند میوه‌دهی در سیب (Biasi et al. 1988)، انگور (Shiozaki et al. 2000)، انبه (Malik and Singh 2004)، پرتقال (Tassoni et al. 2004)، هلو (Liu et al. 2006; Ziosi et al. 2006) و گوجه‌فرنگی (Rastogi and Davies 1991) فعالیت می‌کنند. به‌طور کلی، محتوی بالاتر PAs در مراحل اولیه رشد میوه همراه با کاهش تدریجی در طی مراحل رسیدن میوه مشاهده شده است (Kushad et al. 1988). به‌عنوان نمونه، در انگور محتوی Put و Spd در طی فرایند رسیدن شدیداً کاهش می‌یابد، در حالی‌که محتوی Spm در طی فرایند رسیدن تقریباً ثابت می‌ماند (Shiozaki et al. 2000). در گوجه‌فرنگی سطوح Put به‌تدریج در طی مراحل بلوغ میوه افزایش می‌یابد و در مرحله رسیدن قرمز به بالاترین میزان می‌رسد، در حالی‌که محتوی Spd و Spm در این مرحله کمترین میزان را دارد (Tsaniklidis et al. 2016). در آووکادو، محتوی PAs در شروع رشد میوه بسیار افزایش می‌یابند و سپس تا مرحله رسیدن کاهش می‌یابد (Kushad et al. 1988). بنابراین، محتوی و کارکرد PAs مختلف وابسته به مرحله رشد و نمو گیاه متفاوت است. در طی رشد تخمدان توتون، فعالیت آنزیم ODC به‌طور قابل توجهی در بین مراحل گرده‌افشانی و لقاح افزایش یافت، در حالی‌که محتوی PAs تا زمان لقاح ثابت ماند و سپس به‌طور معنی‌داری افزایش یافت (Slocum and Galston 1985). به‌نظر می‌رسد، این تفاوت‌ها به میزان زیادی با آنزیم‌های مؤثر در سوخت‌وساز و سنتز PAs در ارتباط است.

در این مطالعه، از تحلیل گسترده ژنومی *in-silico* به‌منظور بررسی شبکه‌ای ساختار و بیان ژن‌های مرتبط با مسیر بیوسنتز PAs در بافت‌های مختلف استفاده شد. با انجام این پژوهش، پنج ایزوفرم ژنی کاندید مؤثر در سنتز PAs شناسایی شدند. تجزیه و تحلیل شبکه‌ای ساختارهای ژنی و پروتئینی، روابط فیلوژنتیکی، الگوی بیان دیجیتال اختصاصی اندام‌های مختلف و همچنین نحوه وقوع پدیده تکثیر، دیدگاه‌های عمیق‌تری در زمینه فرآیندهای نموی گیاه فراهم می‌کند. این تجزیه و تحلیل‌ها برای نمایش سازوکارهای کارکردی اساسی PAs در نخود انجام گرفته است. این یافته‌ها مبنای مناسبی برای توصیف کارکرد ژن‌های مسیر بیوسنتز PAs در نخود و سایر گیاهان فراهم می‌کنند.

مواد و روش‌ها

توالی ژن‌ها و پروتئین‌های مؤثر در مسیر بیوسنتز PAs در نخود (*Cicer arietinum* L.)، آرابیدوپسیس (*Arabidopsis thaliana*

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-01-29]

L.) و برنج (*Oryza sativa* L.) (به‌ترتیب به‌عنوان گیاهان مدل دولپه و تک‌لپه) از پایگاه اطلاعاتی NCBI (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/) بازیابی شد. خصوصیات پروتئینی این ژن‌ها توسط وزن مولکولی (MW) و نقطه ایزوالکتریک (pI) برای هر توالی توسط پایگاه اطلاعاتی ExPASy (https://www.expasy.org/) تعیین شد. جایگاه سلولی این پروتئین‌ها توسط Cell-PLoc (http://www.csbio.sjtu.edu.cn/bioinf/Cell-PLoc/)، (Chou and Shen 2008; Chou and Shen 2010) تعیین شد. توالی این ژن‌ها توسط نرم‌افزار MCScanX برای بررسی وقایع تکثیر ژنی تجزیه و تحلیل شد (Wang et al. 2012). پیش‌بینی مدل سه بعدی پروتئین‌های مسیر بیوسنتز PAs توسط پایگاه اطلاعاتی Swiss-Pdb Viewer v4.1.0 (Guex et al. 2009) انجام شد. ارزیابی ساختاری توسط آنالیز پلات Rampage Ramachandran (http://mordred.bioc.cam.ac.uk/~rapper/rampage.php) انجام شد (Lovell et al. 2003).

بررسی روابط تکاملی بین اعضا یک خانواده ژنی نیازمند همردیف سازی صحیح و رسم درخت فیلوژنتیکی با الگوریتم مناسب است. به‌منظور مقایسه روابط فیلوژنتیک ژن‌های مسیر بیوسنتز PAs در نخود و سایر گونه‌های گیاهی از جمله آرابیدوپسیس و برنج همردیف‌سازی پروتئین‌ها با استفاده از نرم‌افزار ClustalX 2.0.8 (Larkin et al. 2007) و رسم درخت فیلوژنتیکی با نرم‌افزار MEGA7 (Kumar et al. 2016) بر اساس روش joining (N.J.) neighbor و آزمون بوت استرپ (Felsenstein 1985) با ۱۰۰۰ تکرار انجام شد.

الگوی توزیع اینترون‌ها از طریق مقایسه توالی CDS نسبت به DNA ژنومی مربوط به هر ژن با استفاده از پایگاه اطلاعاتی GSDS انجام گرفت (Hu et al. 2015) برای شناسایی موتیف‌های پروتئینی اختصاصی از پایگاه اطلاعاتی MEME استفاده شد (Bailey et al. 2006). پارامترهای مورد استفاده شامل تعداد موتیف‌ها هشت عدد و کمترین و بیشترین طول موتیف‌ها به‌ترتیب ۶ و ۵۰ اسیدآمینه بود.

در این مطالعه، تجزیه و تحلیل BLAST توالی‌های رمزکننده مسیر بیوسنتز PAs توسط نرم‌افزار BLAST2GO نسخه ۷.۲.۳ با برش E-value $1.0E^{-5}$، انجام شد (Ghannam et al. 2016; Amini et al. 2017). پایگاه‌های اطلاعاتی و فایل‌های استفاده شده در این مطالعه، مواردی بودند که در تاریخ ۱۵ جون ۲۰۲۲ در دسترس بودند. بر طبق شاخص‌های پیش‌فرض قوانین مستندسازی، این نرم‌افزار عبارات GO را به توالی‌های پرس‌وجو[1] اختصاص می‌دهد. به‌منظور تهیه مستندسازی GO برای توصیف اجزای سلولی، عملکرد مولکولی و فرآیند زیستی توالی‌ها از نرم‌افزار BLAST2GO استفاده شد. تجزیه و تحلیل غنی‌سازی با استفاده از داده‌های مستندسازی GO توسط تارنمای (Du et al. 2010) Agrigo که از جستجوی همسانی پروتئین‌های آرابیدوپسیس استفاده می‌کند، انجام شد.

هستی‌شناسی ژن‌های مسیر بیوسنتز PAs در پاسخ به تنش سرما در عبارات GO Slim توسط جستجوی InterProScan (IPS) به‌عنوان ورودی خلاصه شد و توسط نرم‌افزار Cytoscape نسخه ۳.۴ در یک شبکه کارکردی سازماندهی شد (Ghannam et al. 2016). این ابزار نقشه شبکه زیستی را برای عبارات GO و تخصیص ژن ترسیم کرد. خوشه‌بندی ژن‌ها به‌روش تک‌پیوندی انجام شد. گره‌ها و پیوندهای برجسته شده، ارتباط ژن‌ها و ژن فعال را نمایش می‌دهند. قدرت پیوند بین این عبارات کاربردی بررسی شده توسط رنگ گره‌ها و عرض خطوط ارتباطی تعیین شد.

توالی ترانسکریپتوم غلاف جوان (SRX3165241)، گل (SRX3165240)، ریشه (SRX3165239)، برگ (SRX3165238) نخود دسی (ICC 4958) و توالی ترانسکریپتوم برگ نخود وحشی (PI489777)، (SRX3165242) از بخش SRA پایگاه اطلاعاتی NCBI بارگیری شد. خوانش‌هایی که بر روی تا ۲۰ توالی ژنی همردیف شده بودند به‌عنوان یک توالی مورد توافق شمارش شدند. سپس توالی‌های همردیف شده به دو گروه Sense و Antisense تقسیم شدند و تعداد خوانش‌های همردیف شده برای هر مدل ژنی نخود از هر نمونه توسط اسکریپت in-house در زبان برنامه‌نویسی perl استخراج شدند. این اسکریپت همچنین خوانش‌هایی را که تا حدودی[2] بر روی UTR[3]ها قرار می‌گیرند،

[1] Query sequence
[2] Partial
[3] Untranslated region

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-01-29]

شمارش می‌کند. خوانش‌های نقشه‌برداری‌شده RPKM[1] توسط اسکریپت in-house بر اساس طول اگزون ITAG 2.3 و همچنین تعداد کل خوانش‌هایی که بر روی ژنوم نخود قرار می‌گرفتند[2] محاسبه شد. برای تجزیه و تحلیل بیان ژن‌های انتخاب شده در بافت‌های مختلف، میانگین مقادیر RPKM برای هر نوع بافت نمایش داده می‌شود.

نتایج و بحث

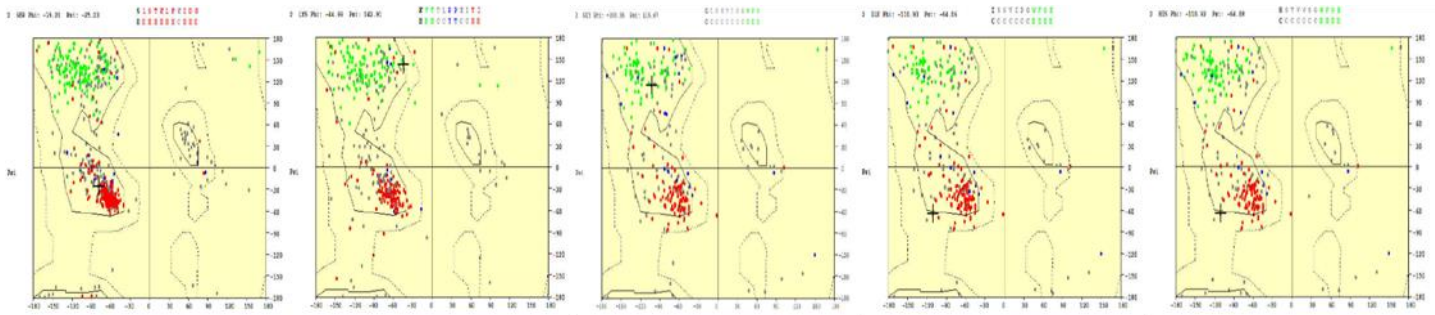
شناسایی ژن‌ها و پروتئین‌های مؤثر در مسیر بیوسنتزی PAs

ژن‌های مسیر بیوسنتزی PAs در ژنوم نخود، آرابیدوپسیس و برنج در پایگاه داده NCBI شناسایی و بازیابی شدند. تمام توالی‌های کاندید از طریق دومن‌های پروتئینی تأیید شدند، که منجر به شناسایی پنج توالی مورد توافق شد، که یک توالی آرژنین‌دکربوکسیلاز (*CaADC*)، یک توالی ارنیتین‌دکربوکسیلاز (*CaODC*)، دو توالی اسپرمیدین‌سنتاز (*CaSPDS*) و یک توالی اسپرمین‌سنتاز (*CaSPMS*) را رمزگذاری می‌کند (جدول ۱). چارچوب خوانش باز (ORF[3]) آن‌ها در اندازه‌های ۹۹۰ تا ۲۱۹۹ جفت‌باز طول داشته (جدول ۱) و پروتئین‌هایی را رمزگذاری می‌کردند که محتوی ۳۲۹ تا ۷۳۲ اسیدآمینه بود (جدول ۱). مقادیر وزن مولکولی (MW[4]) برای این توالی‌ها از ۳۶/۵۹ تا ۷۸/۷۴ کیلودالتون (kDa) تغییر کرده در حالی‌که نقطه ایزوالکتریکی (pI[5]) ۵/۰۸ تا ۶/۶۷ بود (جدول ۲). پیش‌بینی مکان‌یابی درون سلولی نشان داد که پروتئین‌های ADC، SPDSs و SPMS احتمالاً در آپوپلاست (خارج سلول) مستقر بوده در حالی‌که ODC عمدتاً در میتوکندری قرار داشت (جدول ۲). همچنین پیش‌بینی شکل سه‌بعدی (3-D) ساختار دوم و گراف راماچاندران[6] این پروتئین‌ها بیانگر تنوع ساختاری این پروتئین‌هاست (شکل ۱ و ۲). تجزیه و تحلیل ساختار دوم نشان داد که پروتئین‌های ADC، ODC، SPDS1، SPDS2 و SPMS به‌ترتیب دارای ۴۴/۶، ۳۵/۷، ۳۲/۷، ۳۵/۸ و ۳۱/۷ درصد Alpha-helices و ۲۴، ۲۸/۹، ۲۷/۲، ۲۵/۳ و ۳۰/۴ درصد Beta sheet و ۲۹، ۳۳/۲، ۳۴، ۳۳/۸ و ۳۳/۷ درصد Random coil، و ۲/۴، ۲/۲، ۶/۱، ۵/۱ و ۴/۳ درصد Turn هستند (شکل ۱). بر اساس گراف راماچاندران (شکل ۲) که بر اساس زوایای Phi و Psi که نحوه تاخوردن پروتئین‌ها در ساختار دوم پروتئین و ایجاد موتیف‌ها را نمایش می‌دهد، زاویه Phi پروتئین‌های ADC، ODC، SPDS1، SPDS2 و SPMS به‌ترتیب ۷۹/۲۱-، ۴۴/۹۲-، ۱۰۳/۳۵-، ۱۱۰/۹۳- و ۱۱۰/۹۲- درصد گزارش شده در حالی‌که زاویه Psi پروتئین‌های ADC،ODC،SPDS1، SPDS2 و SPMS به‌ترتیب ۲۵/۲۳-، ۱۴۲/۹۱، ۱۱۵/۶۷، ۶۴/۰۶- و ۶۴/۰۸- درصد محاسبه شد.

[1] Reads per kilobase of exon model per million
[2] Mapped
[3] Open reading frame
[4] Molecular weight
[5] Isoelectric Point
[6] Ramachandran

شکل ۱- گراف سه بعدی (3-D) به‌ترتیب از چپ به راست ساختار دوم پروتئین‌های ADC،ODC،SPDS1، SPDS2 و SPMS (ساختارهای الفا-هلیکس و بتاشیت به‌ترتیب با رنگ‌های صورتی و زرد در ساختار سه بعدی نمایش داده شده‌اند). ADC، آرژنین دکربوکسیلاز؛ ODC، ارنیتین دکربوکسیلاز؛ SPDS، اسپرمیدین سینتاز؛ SPMS، اسپرمین سینتاز.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-01-29]



شکل ۲- گراف راماچاندرا به‌ترتیب از چپ به راست ساختار دوم پروتئین‌های ADC،ODC،SPDS1،SPDS2 و SPMS (میزان زوایای Phi و Psi که در تاخوردن هر پروتئین مؤثر است برای هر پروتئین آورده شده است). ADC، آرژنین دکربوکسیلاز؛ ODC، ارنیتین دکربوکسیلاز؛ SPDS، اسپرمیدین سینتاز؛ SPMS، اسپرمین سینتاز.

جدول ۱- خصوصیات توالی‌های ژنی مؤثر در مسیر بیوسنتز PAs در نخود. *ADC*، آرژنین دکربوکسیلاز؛ *ODC*، ارنیتین دکربوکسیلاز؛ *SPDS*، اسپرمیدین سینتاز؛ *SPMS*، اسپرمین سینتاز.

نام ژن	شماره دسترسی	کارکرد	جایگاه ژنی	جایگاه کروموزومی	ناحیه		طول قطعه	نوع دوبل	کروموزوم با
					پایان	شروع	CDs (bp)	شدن	رخداد دوبل شدن
ADC	XM_004507452.2	Put synthase	LOC101497888	Chr6	58877658	58880624	2199	Singleton	6
ODC	XM_004500845.2		LOC101494284	Chr5	31564815	31566328	1284	Singleton	5
SPDS1	XM_004489799.2	Spd/Spm	LOC101504748	Chr2	8614751	8618770	1023	Dispersed	2,3
SPDS2	XM_004509779.2	Synthase	LOC101493259	Chr7	21455474	21460356	990	Dispersed	2,3,7
SPMS	XM_004498382.2		LOC101492874	Chr4	39085788	39089899	1053	Dispersed	4,5

جدول ۲- خصوصیات توالی‌های پروتئینی مؤثر در مسیر بیوسنتز PAs در نخود. *ADC*، آرژنین دکربوکسیلاز؛ *ODC*، ارنیتین دکربوکسیلاز؛ *SPDS*، اسپرمیدین سینتاز؛ *SPMS*، اسپرمین سینتاز.

نام پروتئین	شماره دسترسی	کارکرد	طول پروتئین (آمینواسید)	وزن مولکولی (دالتون)	نقطه ایزالکتریک	شاخص ناپایداری	وضعیت پایداری	جایگاه سلولی
ADC	XP_004507509.1	Put synthase	732	78745.45	5.01	39.63	Stable	Extracellular (Apoplast)
ODC	XP_004500902.1		427	46511.42	6.67	38.49	Stable	Mitochondrial
SPDS1	XP_004489856.1	Spd/Spm synthase	340	37211.33	5.08	47.96	Unstable	Extracellular (Apoplast)
SPDS2	XP_004509836.1		329	36595.75	5.09	45.91	Unstable	Extracellular (Apoplast)
SPMS	XP_004498439.2		350	38939.78	5.2	42.12	Unstable	Extracellular (Apoplast)

مکان‌یابی ژن‌ها بر روی کروموزوم و پدیده تکثیر ژن[1] در ژن‌های مسیر بیوسنتز PAs

پنج توالی کاندید بر روی پنج کروموزوم مختلف از جمله کرومزوم‌های شماره دو، چهار، پنج، شش و هفت (هر کدام دارای یک توالی)، توزیع شدند. توالی ژن‌های *ADC* و *ODC* منحصر بفرد[2]بوده در حالی که برای *SPDSs* و *SPMS* دوبل شدن پراکنده[3] رخ داده است (جدول ۱). در طی تکامل، تکثیر ژن (دوپلیکیشن ژنی) همراه با فرآیندهای وارونگی و جابه‌جایی سازوکارهای اساسی سنتز ژن‌های جدید، حالات مختلف تغییرات ساختار ژنوم و گسترش خانواده‌های ژنی هستند که منجر به پیچیدگی ژنوم در سلسله گیاهان می‌شوند (Wang et al. 2012; Cao et al. 2016). حضور ژن‌های مورد مطالعه بر روی کروموزوم‌های مختلف احتمالاً به رویدادهای تکراری پراکنده و پیچیدگی سازماندهی ژنوم در نخود اشاره دارد (Cannon et al. 2004; Cao et al. 2016). پژوهش‌ها گزارش کرده‌اند که ژن‌های *SPDSs* و *SPMSs* عمدتاً از طریق دوپلیکیشن‌های کروموزومی سگمنتال[4]، پروگزیمال[5] و پراکنده گسترش می‌یابند، در حالی‌که ژن‌های

[1] Gene duplication
[2] Singleton
[3] Dispersed duplication
[4] Segmental
[5] Proximal

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-01-29]

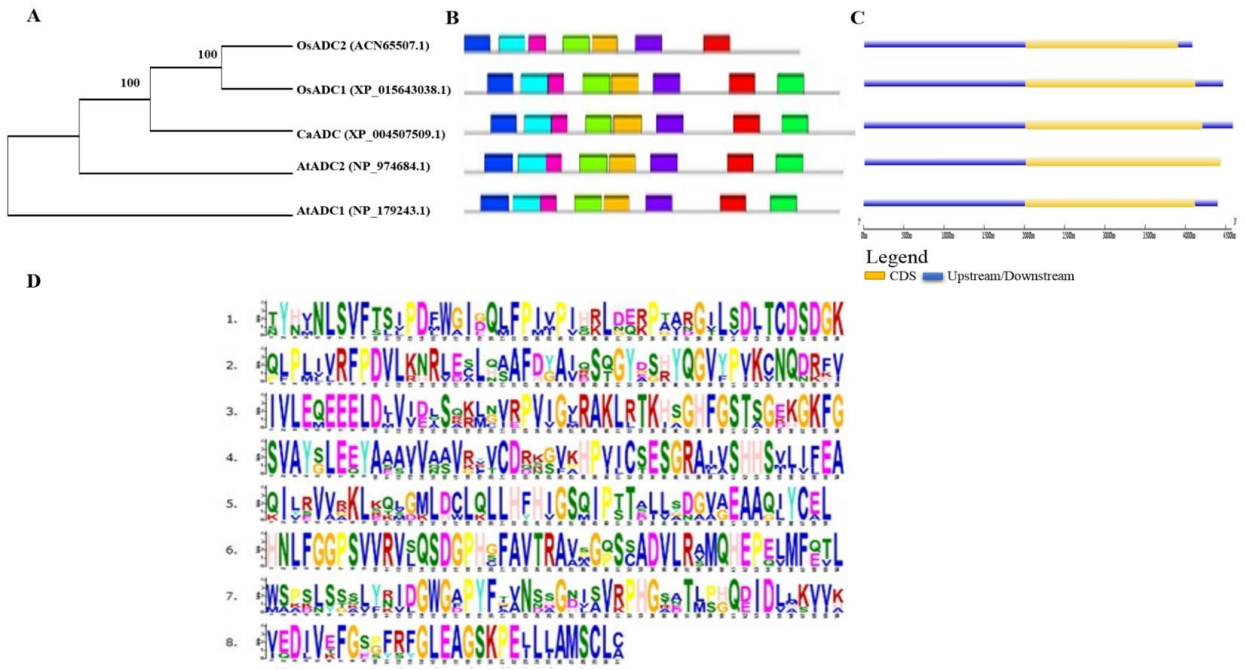
*ADC*s و *ODC*s به‌ترتیب دارای دوپلیکیشن‌های سگمنتال و پراکنده هستند (Gong et al. 2018). رویدادهای دوپلیکیشن در بسیاری از خانواده‌های ژنی گزارش شده‌اند، از جمله ژن‌های فاکتور 14-3-3 G-box و پروتئین فسفاتاز نوع ۲C در ژنوم *Brachypodium distachyon* و خانواده ژنی *TIFY/JAZ* در گوجه‌فرنگی گزارش شده‌اند (Cao et al. 2016; Yang et al. 2017; Chini et al. 2017). وجود پنج ژن در مسیر بیوسنتز PAs در نخود به‌همراه تعداد متفاوت ژن‌های مسیر بیوسنتز PAs در آرابیدوپسیس (۶ ژن)، برنج (۱۵ ژن)، توتون (۱۴ ژن)، گوجه‌فرنگی (۱۴ ژن)، پرتقال (۱۱ ژن) و سیب (۱۸ ژن) (Liu et al. 2018) بیانگر آن است که رویدادهای تکثیر تکراری ژن در طی تکامل در ژنوم نخود نیز روی داده است.

تجزیه و تحلیل فیلوژنتیک، ساختار ژن و دومین پروتئینی ژن‌های رمزکننده مسیر بیوسنتزی PAs

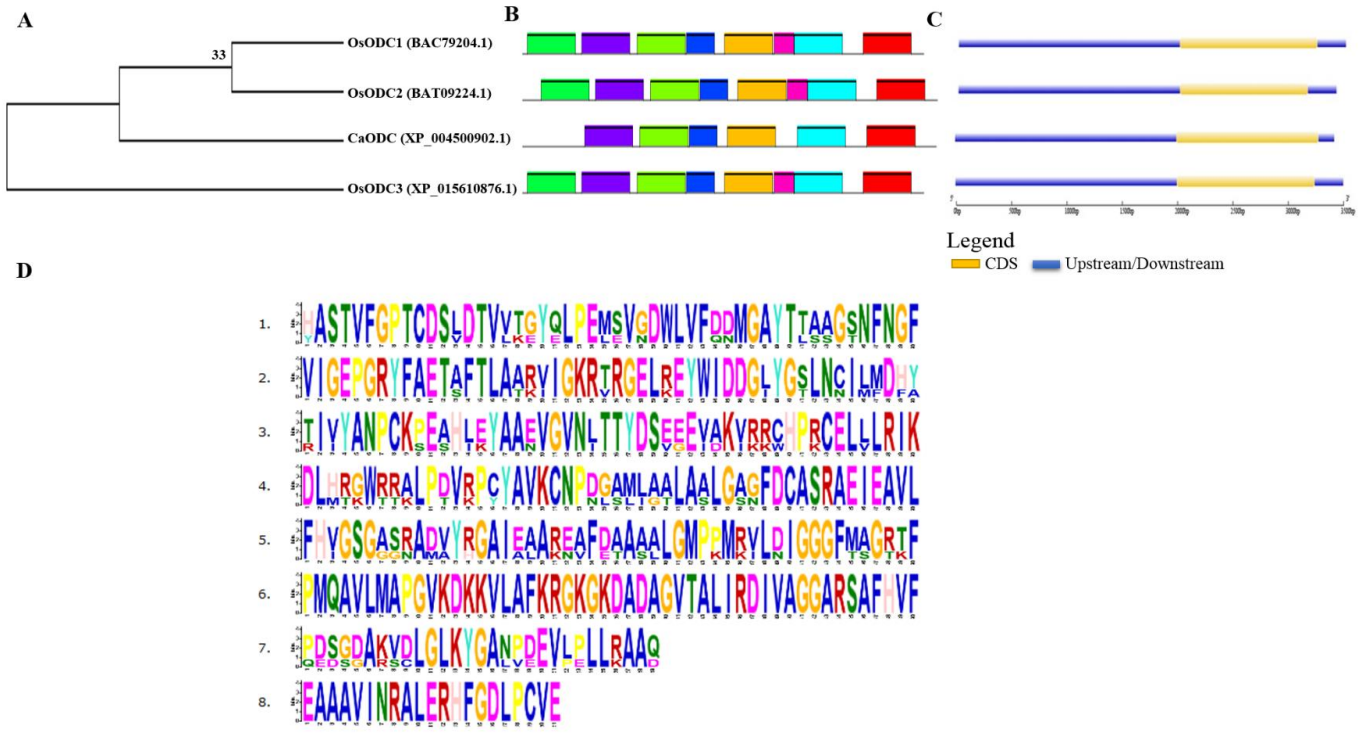
به‌دلیل نقش مهم ساختار اگزون/اینترون و دومین‌های پروتئینی در تکامل ژن‌های PAs، تنوع الگوی این ساختارها بر اساس روابط فیلوژنتیکی آن‌ها در نخود، آرابیدوپسیس و برنج بررسی شد. همردیفی چندگانه شباهت زیادی را در دومین‌های حفاظت شده نشان دادند اما در انتهاهای N و C واگرایی داشتند. در میان این گونه‌ها، *ADCs*، ۶۲/۶ درصد شباهت را در توالی پروتئینی نشان دادند، در حالی‌که درصد تشابه *ODCs*، ۷۶/۲ و *SPDSs/SPMS* ۷۴/۴ درصد بود. درخت فیلوژنتیک نشان داد که *CaADC* در نخود و چهار ADC در این سه گونه دارای موتیف‌های پروتئینی بسیار حفاظت شده در توالی‌شان بوده و هیچ یک از ژن‌های *ADC* اینترون نداشتند (شکل ۳). *ODC*ها در نخود و برنج به سه گروه با ساختار موتیف پروتئینی بسیار حفاظت شده گروه‌بندی شدند و هیچ یک از این ژن‌ها اینترون نداشتند (شکل ۴). اگرچه پروتئین‌های ADC و ODC در گیاهان برای بیوسنتز Put یکسان عمل می‌کنند، آرابیدوپسیس عمدتاً به فعالیت ADC متکی است و ژن *ODC* تا به‌حال در ژنوم آن شناسایی نشده است (Hanfrey et al. 2001). پژوهش‌ها نشان داده که ژن‌های فاقد اینترون به‌سرعت از طریق رویدادهای دوپلیکیشن ژن تکامل می‌یابند (Lecharn et al. 2003; Lurin et al. 2004; Jain et al. 2006; Cao et al. 2016). بنابراین، توسعه ژن‌های مسیر بیوسنتزی PAs ممکن است با رویدادهای دوپلیکیشن ژنی همراه باشد. SPDSها و SPMSها بر اساس حضور موتیف‌های پروتئینی مشابه به دو گروه مشخص تقسیم شدند. آن‌هایی که در گروه I (بالا) بودند در مسیر بیوسنتز Spmموثرند، در حالی‌که گروه II (پایین) در مسیر بیوسنتز Spd فعالیت می‌کنند (شکل ۵). نتایج بیانگر آن است که این ژن‌ها حاوی هفت تا ده اینترون در توالی‌های خود هستند (شکل ۵). همچنین بررسی ساختارهای اگزون/اینترون نشان داد که اکثر این ایزوفرم‌ها دارای تعداد اگزون مشابه اما طول اگزون و اینترون متفاوت هستند. نتایج پیشین بیانگر آن است که *AtSPMS* به‌عنوان *AtSPDS3*نیز شناخته می‌شود، بنابراین SPDSها و SPMSها قابل تمایز از یکدیگر نیستند (Vuosku et al. 2018). بنابراین، ژن‌های PAsنخود شباهت زیادی با این ژن‌ها در آرابیدوپسیس و برنج داشتند و یک دومین پروتئین عملکردی حفاظت‌شده و ساختار موتیف پروتئینی تقریباً یکسانی داشتند (شکل‌های ۳، ۴ و ۵). این همچنین تایید کرد که ژن‌های PAs در گیاهان به شدت حفاظت می‌شوند و توالی‌های مشابه را می‌توان در ژن‌های PAs به‌ویژه در *CaSPDS*s و *CaSPMS* شناسایی کرد. بر اساس تجزیه و تحلیل MEME، زیرواحد اسیدآمینه حفاظت شده در این ژن‌ها تعیین شد. نمایش گرافیکی[1] توالی موتیف‌های حفظ شده در این ژن‌ها نمایش داده شده‌اند (شکل‌های ۳، ۴ و ۵). به‌عنوان استثنا، موتیف شماره هشت در نواحی C ترمینال *OsADC2* و *AtSPDS1* وجود نداشت در حالی‌که در *CaSPMS* موتیف شماره شش وجود نداشت. نتایج نشان داد که جفت ژن‌های تکراری *SPDS* ساختارهای اگزون/اینترون مشابهی دارند و همسانی توالی اسیدآمینه‌ای بالایی دارند (شکل ۵). اگرچه بر اساس تجزیه و تحلیل دیجیتالی بیان ژن که در ادامه بحث خواهد شد، سطوح بیان مختلفی را بین جفت ژن *SPDS* دوبل شده مشاهده شد، اما همچنان کارکرد آن‌ها در نخود حفاظت شده است. بر اساس این نتایج، به‌نظر می‌رسد که پاسخ‌های رونویسی ژن‌های پارالوگ *SPDS*s ممکن است در طی مراحل رشد و نمو تغییر کنند، در حالی‌که تنوع عملکردها ممکن است به دوره‌های طولانی و شبکه‌های نظارتی پیچیده وابسته باشد.

[1] Logo

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-01-29]

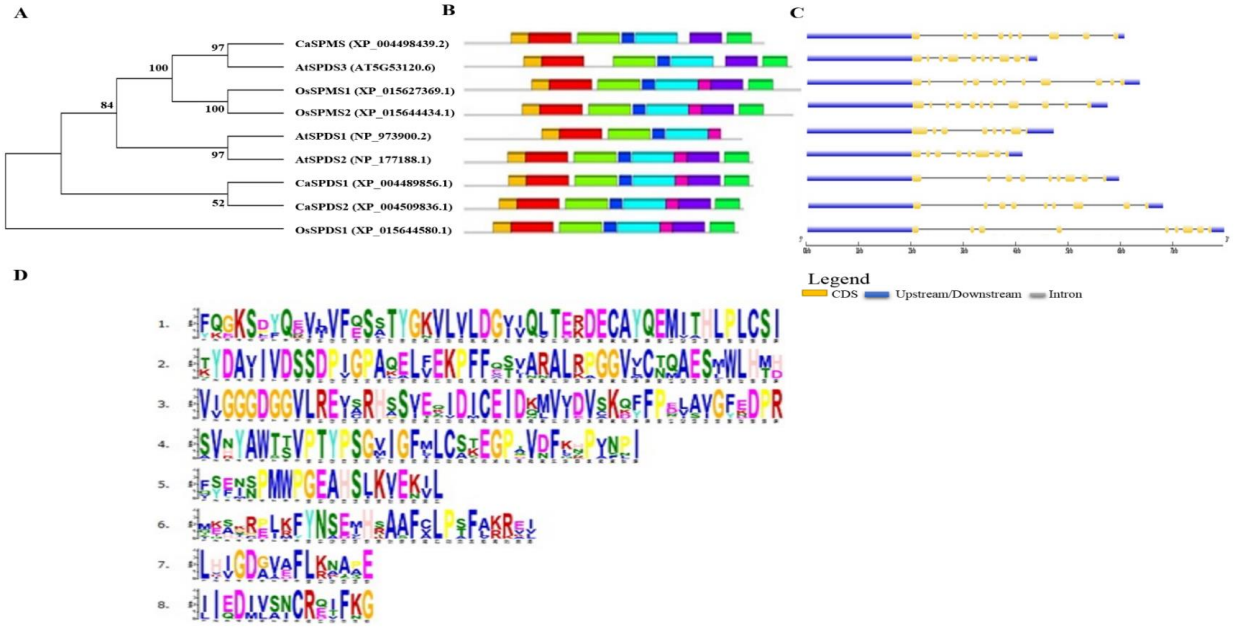


شکل ۳- درخت فیلوژنتیکی (A)، توالی پروتئینی (B)، توالی ژنی (C)، نمایش گرافیکی پروتئینی توالی رمز کننده ژن آرژنین‌دکربوکسیلاز (*ADC*) در نخود، آرابیدوپسیس و برنج.



شکل ۴- درخت فیلوژنتیکی (A)، توالی پروتئینی (B)، توالی ژنی (C)، نمایش گرافیکی پروتئینی توالی رمز کننده ژن آرنیتین‌دکربوکسیلاز (*ODC*) در نخود، آرابیدوپسیس و برنج.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-01-29]



شکل ۵- درخت فیلوژنتیکی (A)، توالی پروتئینی (B)، توالی ژنی (C)، نمایش گرافیکی پروتئینی توالی رمز کننده ژن‌های اسپرمیدین‌سینتاز و اسپرمین‌سینتاز (*SPDS* and *SPMS*) در نخود، آرابیدوپسیس و برنج.

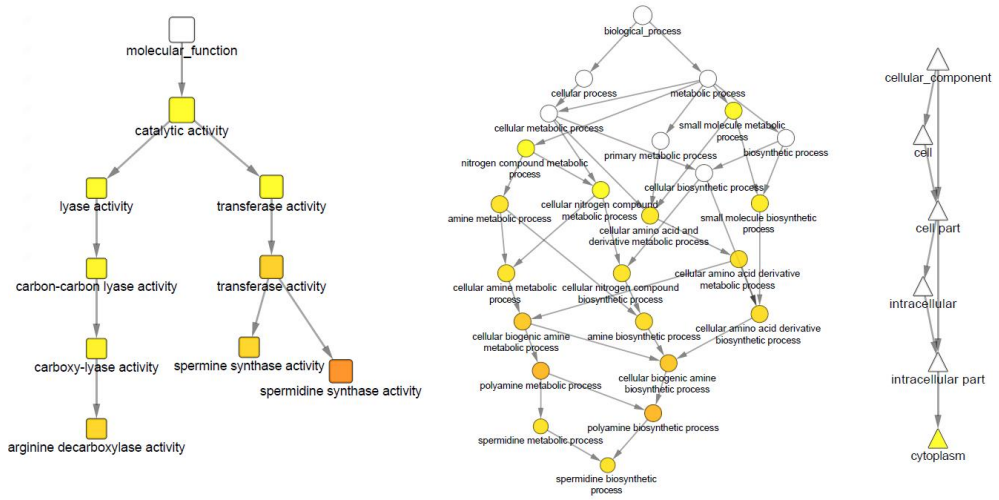
جدول ۳- گروه‌بندی کارکردی توالی‌های مسیر بیوسنتز PAs براساس فرایند زیستی، کارکرد مولکولی و اجزای سلولی تهیه شده توسط نرم‌افزار BLAST2GO. *ADC*، آرژنین دکربوکسیلاز؛ *ODC*، ارنیتین دکربوکسیلاز؛ *SPDS*، اسپرمیدین سینتاز؛ *SPMS*، اسپرمین سینتاز.

نام پروتئین	شماره دسترسی NCBI	شماره دسترسی TAIR	فرایند زیستی	کارکرد مولکولی	اجزای سلولی
ADC	XP_004507509.1	AT2G16500	Arginine catabolic process; Polyamine biosynthetic process; Putrescine biosynthetic process; Response to cold; Response to oxidative stress; Response to salt stress; Spermidine biosynthetic process	Arginine decarboxylase activity; Protein homodimerization activity	Chloroplast; Cytosol
ODC	XP_004500902.1		Polyamine biosynthetic process	Catalytic activity	Chloroplast; Cytosol
SPDS1	XP_004489856.1	AT1G23820	Polyamine biosynthetic process	Spermidine synthase activity	Chloroplast; Cytosol
SPDS2	XP_004509836.1	AT1G23820	Polyamine biosynthetic process	Spermidine synthase activity	Chloroplast; Cytosol
SPMS	XP_004498439.2	AT5G53120	Polyamine biosynthetic process	Spermidine synthase activity	Chloroplast; Cytosol

تجزیه و تحلیل شبکه ژنی

پاسخ‌های گیاهان در مراحل مختلف رشد و نمو نتیجه ارتباطات عملکردی مابین ژن‌های مؤثر در هر یک از مسیرهای متابولیک است (Liu et al. 2018). بنابراین، شبکه‌سازی مجموعه ژن‌ها ممکن است تنظیم متمایز رونویسی در شرایط مکانی و زمانی خاص در نخود را به‌طور بالقوه نمایش دهد (Ghannam et al. 2016) مجموعه ژنی انتخاب شده در مسیر بیوسنتز PAs، حاوی عناصری است که بر اساس مستندسازی کارکردی، در تنظیم فرایند رشد و نمو مشارکت می‌کنند (شکل ۶). مطابق با این شکل نحوه ارتباطات از طریق پیوندهای معنادار و برجستگی گره‌ها تعیین می‌شوند. شبکه هم‌تنظیم شده پاسخ‌های ژنومی، ترانسکریپتومی، پروتئومی و متابولومیک احتمالاً به‌عنوان بازیگر کلیدی بالقوه در ایجاد هموستازی در پاسخ‌های رشد و نمو در بافت‌های مختلف در نخود مطرح می‌شوند. بنابراین، روابط ژن-ژن در فرآیندهای اندام‌زایی و رشد و نمو نخود با تنظیم‌های متفاوت سطوح فعالیت سلولی و خصوصیات فیزیولوژیکی مرتبط بوده و همچنین با روابط ژنتیکی ارتباط دارد.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-01-29]



شکل ۶- نقشه شبکه عبارات هستی‌شناسی ساخته شده توسط نرم‌افزار Cytoscape v3.3.0. شبکه‌ها شامل پنج ژن هستند که بیان معنی‌داری نشان دادند. قدرت ارتباط میان این عبارات مستندسازی شده توسط رنگ‌گره‌ها و عرض خطوط ارتباطی تعیین می‌شود.

چنین شبکه‌هایی دیدگاه‌های آموزنده‌ای درباره نحوه تعامل ژن‌های مسیر بیوسنتز PAs با سایر سازوکارهای مولکولی برای حل مسایل کشاورزی از جمله تنظیم فرایندهای رشد و نمو و همچنین پاسخ به تنش ارائه می‌کنند.

تجزیه و تحلیل بیان دیجیتال ژن‌های مسیر بیوسنتزی PA

پایگاه داده EST منبع ارزشمندی برای پروژه‌های بیان ژن است (Filiz and Koc 2016). تجزیه و تحلیل بیان دیجیتال ژن‌های مسیر بیوسنتزی PAs با استفاده از پایگاه داده EST-NCBI در بافت‌های مختلف (ریشه، برگ، گل، غلاف جوان) نخود دسی ژنوتیپ ICC4958 و همچنین بافت برگ نخود وحشی (*Cicer reticulatum* L.) ارزیابی شد (جدول ۴).

با توجه به نتایج داده‌کاوی در پایگاه اطلاعاتی EST، سطوح بیان بالای این ژن‌ها به‌خصوص *ADC* در ریشه و برگ نخود زراعی رخ داده در حالی‌که *ODC* در چنین شرایطی دارای سطوح بیان کم یا بدون بیان بود (جدول ۴). Liu et al. (2018) نشان دادند که ژن‌های این مسیر بیوسنتزی در بافت‌های مختلف گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) به میزان متفاوتی بیان می‌شوند به‌طوری‌که به‌جز *SlSPDS2* و *SlSPDS4* میزان بیان در بافت رویشی از اندام‌های میوه بالاتر است. *CaODC* در برگ و غلاف جوان بیان نشد، درحالی‌که به میزان بسیار کمی در بافت گل بیان شد. در مجموع داده‌ها نشان داد که ژن‌های مسیر بیوسنتز PAs در بیش از یک بافت بیان شده که بیانگر مشارکت این ژن‌ها در فعالیت‌های متنوع سلولی از جمله در رشد، نمو، بقا و پاسخ به تنش می‌باشد. همچنین ژن‌های رمزکننده مسیر بیوسنتز PAs در بافت‌های مختلف گیاهان تحت تنش‌های غیرزیستی، از جمله شوری، سرما، خشکی، قلیایی و همچنین ABA نیز بیان متفاوتی داشتند (Gong et al. 2018; Liu et al. 2018) که نشانگر نقش این مسیر متابولیک در بهبود تحمل به تنش است.

بنابراین تجزیه و تحلیل دیجیتال بیان ژن‌های مسیر بیوسنتز PAs در بافت‌های مختلف نخود با استفاده از داده‌های ترانسکریپتومی پیشنهاد می‌کند که ژن‌های رمزکننده مسیر بیوسنتز PAs به‌دلیل الگوهای بیان مکانی و زمانی متفاوت در رشد، نمو و بقای گیاه نقش حیاتی دارند.

نتیجه‌گیری کلی

پلی‌آمین‌ها در فرآیندهای زیستی مختلف از جمله رشد، نمو و پاسخ به تنش‌های محیطی نقش دارند. ژن‌های مرتبط با بیوسنتز پلی‌آمین‌ها بر روی کروموزوم‌های ۲، ۴، ۵، ۶ و ۷ مستقر بودند. از دیدگاه ژنتیکی، مطالعه این اجزا، به نقش این ژن‌ها در تنظیم فرایندهای رشد و نمو در نخود زراعی اشاره دارد.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-01-29]

جدول ۴- تجزیه و تحلیل بیان دیجیتال ژن‌های مسیر بیوسنتز PAs در نخود بر حسب RPKM. *ADC*، آرژنین دکربوکسیلاز؛ *ODC*، ارنیتین دکربوکسیلاز؛ *SPDS*، اسپرمیدین سینتاز؛ *SPMS*، اسپرمین سینتاز.

بافت / ژن	برگ	گل	غلاف جوان	ریشه	برگ نخود وحشی
ADC	209.42	99.38	137.67	223.41	56.55
ODC	0	0.18	0	13.25	3.54
SPDS1	64.90	101.14	87.76	69.25	61.62
SPDS2	30	34.50	21.33	16.27	16.93
SPMS	26.93	46.89	39.42	15.39	18.2

چارچوب خوانش باز این ژن‌ها ۹۹۰ تا ۲۱۹۹ جفت‌باز طول داشته و پروتئین‌هایی را رمزگذاری می‌کردند که ۳۲۹ تا ۷۳۲ اسیدآمینه داشت. مقادیر وزن مولکولی برای این توالی‌ها از ۳۶/۵۹ تا ۷۸/۷۴ کیلودالتون (kDa) متغیر بود. پیش‌بینی مکان‌یابی درون سلولی نشان داد که پروتئین‌های ADC، SPDSs و SPMS احتمالاً در آپوپلاست (خارج سلول) مستقر بوده در حالی‌که ODC عمدتاً در میتوکندری فعالیت داشت. همچنین پیش‌بینی شکل سه‌بعدی (3-D) ساختار دوم و گراف راماچاندران[1] این پروتئین‌ها بیانگر تنوع ساختاری این پروتئین‌هاست. تجزیه و تحلیل ساختار ژن نشان داد که توالی ژن‌های *ADC* و *ODC* منحصر به‌فرد بوده در حالی‌که برای SPDSs و SPMS دوبل شدن پراکنده رخ داده است. همردیفی چندگانه شباهت زیادی را در دومن‌های حفاظت شده نشان دادند اما در دو انتهای آمینی و کربوکسیلی واگرایی داشتند. درخت فیلوژنتیک نشان داد که در نخود توالی ADC و ODC موتیف‌های پروتئینی بسیار حفاظت شده‌ای دارد و هیچ اینترونی در توالی این دو ژن وجود ندارد. SPDSها و SPMSها بر اساس حضور موتیف‌های پروتئینی مشابه به دو گروه مشخص تقسیم شدند. نتایج بیانگر آن است که SPDSها و SPMSها حاوی هفت تا ده اینترون بوده و اکثر این ایزوفرم‌ها دارای تعداد اگزون مشابه اما طول اگزون و اینترون متفاوت بودند. تجزیه و تحلیل مستندسازی، ژن‌ها را در سه گروه اصلی، از جمله عملکرد مولکولی، فرآیند بیولوژیکی و اجزا سلولی طبقه‌بندی کرد. تجزیه و تحلیل مبتنی بر شبکه بیانگر آن است که بررسی رابطه ژن-ژن و همچنین دسته‌بندی ژن‌ها در سطوح کارکردی به بهبود درک مفهوم فیزیولوژیک ژن‌های مسیر بیوسنتز PAs در نخود منجر خواهد شد. با توجه به نتایج داده‌کاوی در پایگاه اطلاعاتی EST، سطوح بیان بالای این ژن‌ها خصوصاً *ADC* در ریشه و برگ ژنوتیپ نخود زراعی شناسایی شده در حالی‌که *ODC* در چنین شرایطی دارای سطوح بیان کم یا بدون بیان بود. به‌نظر می‌رسد که تغییرات نسبی سریع و گذرا سطح بیان دیجیتال ژن‌های مسیر بیوسنتز PAs در بافت‌های مختلف احتمالاً برای تنظیم دقیق مراحل رشد و نمو اهمیت دارد و می‌تواند به‌عنوان نشانگر کارکردی تنظیم چنین فرآیندهایی در نخود مطرح شود. نتایج ما می‌تواند نقطه آغازی برای بررسی ارتباط ژن‌ها یا پروتئین‌های مسیر بیوسنتز PAs در سطوح مولکولی باشد. به‌دلیل آنکه بهره‌وری اغلب محصولات با تنظیم شرایط رشد و نمو در شرایط مزرعه در ارتباط است، چنین یافته‌هایی احتمالاً کاربرد جدیدی برای اسپری‌پاشی پلی‌آمین‌ها به‌منظور بهبود رشد، نمو و تحمل به تنش‌های محیطی در نخود ایجاد می‌کند.

[1] Ramachandran

منابع

Alabadí D, Aguero MS, Pérez-Amador, MA, Carbonell J (1996) Arginase, arginine decarboxylase, ornithine decarboxylase, and polyamines in tomato ovaries (changes in unpollinated ovaries and parthenocarpic fruits induced by auxin or gibberellin). Plant Physiology 112:1237-1244.

Attrill H, Gaudet P, Huntley RP, Lovering RC, Engel SR, Poux S, Wood V (2019) Annotation of gene product function from high-throughput studies using the Gene Ontology. Database 2019.

Biasi R, Bagni N, Costa G (1988). Endogenous polyamines in apple and their relationship to fruit set and fruit growth. Physiolgia Plantarum 73:201-205.

Cannon S B, Mitra A, Baumgarten A, Young ND, May G (2004) The roles of segmental and tandem gene

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-01-29]

duplication in the evolution of large gene families in Arabidopsis thaliana. BMC Plant Biology 4:10.
Cao J, Jiang M, Li P, Chu Z (2016) Genome-wide identification and evolutionary analyses of the PP2C gene family with their expression profiling in response to multiple stresses in *Brachypodium distachyon*. BMC genomics 17:175.
Chini A, Ben-Romdhane W, Hassairi A, Aboul-Soud MA (2017) Identification of TIFY/JAZ family genes in *Solanum lycopersicum* and their regulation in response to abiotic stresses. PloS ONE 12:e0177381.
Chou, KC, Shen HB (2008) Cell-PLoc: a package of Web servers for predicting subcellular localization of proteins in various organisms. Nature Protocols. 3:153-162.
Chou KC, Shen HB, (2010) Plant-mPLoc: a top-down strategy to augment the power for predicting plant protein subcellular localization. PLoS One 5:e11335.
Du Z, Zhou X, Ling Y, Zhang Z, Su Z (2010) AgriGO: a GO analysis toolkit for the agricultural community. Nucleic Acids Research 38:W64eW70.
Ebeed HT, Hassan NM, Aljarani AM (2017) Exogenous applications of polyamines modulate drought responses in wheat through osmolytes accumulation, increasing free polyamine levels and regulation of polyamine biosynthetic genes. Plant Physiology and Biochemistry 118:438-448.
Felsenstein J (1985) Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. Evolution 39:783-791.
Filiz E, Koc I (2016) Genome-wide identification and comparative analysis of EPSPS (aroA) genes in different plant species. Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology 25:21-29.
Fortes AM, Agudelo-Romero P (2018) Polyamine metabolism in climacteric and non-climacteric fruit ripening. Polyamines 433-447.
Ghannam A, Alek H, Doumani S, Mansour D, Arabi MI (2016) Deciphering the transcriptional regulation and spatiotemporal distribution of immunity response in barley to *Pyrenophora graminea* fungal invasion. BMC genomics 17:256.
Gomez-Jimenez MC, Paredes M A, Gallardo M, Fernandez-Garcia N, Olmos E, Sanchez-Calle IM (2010) Tissue-specific expression of olive S-adenosyl methionine decarboxylase and spermidine synthase genes and polyamine metabolism during flower opening and early fruit development. Planta 232:629-647.
Gong X, Dou F, Cheng X, Zhou J, Zou Y, Ma F (2018) Genome-wide identification of genes involved in polyamine biosynthesis and the role of exogenous polyamines in *Malus hupehensis* Rehd. under alkaline stress. Gene, 669, 52-62.
Hanfrey C, Sommer S, Mayer MJ, Burtin D, Michael AJ (2001) Arabidopsis polyamine biosynthesis: absence of ornithine decarboxylase and the mechanism of arginine decarboxylase activity. The Plant Journal 27:551-560.
Hu B, Jin J, Guo AY, Zhang H, Luo J, Gao G (2014) GSDS 2.0: an upgraded gene feature visualization server. Bioinformatics 31:1296-1297.
Hussain SS, Ali M, Ahmad M, Siddique KH (2011) Polyamines: natural and engineered abiotic and biotic stress tolerance in plants. Biotechnology Advances 29:300-311.
Jain M, Tyagi, AK, Khurana JP (2006) Genome-wide analysis, evolutionary expansion, and expression of early auxin-responsive SAUR gene family in rice (*Oryza sativa*). Genomics 88:360-371.
Kim DW, Watanabe K, Murayama C, Izawa S, Niitsu M, Michael AJ, Kusano T (2014) Polyamine oxidase5 regulates Arabidopsis growth through thermospermine oxidase activity. Plant Physiology 165:1575-1590.
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.
Kusano T, Berberich T, Tateda C, Takahashi Y (2008) Polyamines: essential factors for growth and survival. Planta 228:367-381.
Kushad MM, Yelenosky G, Knight R (1988) Interrelationship of polyamine and ethylene biosynthesis during avocado fruit development and ripening. Plant Physiology 87:463-467.
Larkin MA, Blackshields G, Brown N, Chenna R, McGettigan PA, McWilliam H, Valentin F, Wallace IM, Wilm A, Lopez R (2007) Clustal W and Clustal X version 2.0. Bioinformatics 23:2947-2948.
Lecharny A, Boudet N, Gy I, Aubourg S, Kreis M (2003) Introns in, introns out in plant gene families: a genomic approach of the dynamics of gene structure. Journal of Structural and Functional Genomics 3:111-116.
Liu, J., Nada K, Pang X, Honda C, Kitashiba H, Moriguchi T (2006) Role of polyamines in peach fruit development and storage. Tree Physiology 26:791-798.
Liu T, Huang B, Chen L, Xian Z, Song S, Chen R, Hao Y (2018) Genome-wide identification, phylogenetic analysis, and expression profiling of polyamine synthesis gene family members in tomato. Gene 661:1-10.
Liu T, Kim DW, Niitsu M, Berberich T, Kusano T (2014) Oryza sativa polyamine oxidase 1 back-converts tetraamines, spermine and thermospermine, to spermidine. Plant Cell Reports 33:143-151.
Liu T, Kim D W, Niitsu M, Maeda S, Watanabe, M, Kamio Y, Kusano T (2014) Polyamine oxidase 7 is a terminal catabolism-type enzyme in Oryza sativa and is specifically expressed in anthers. Plant Cell Physiology 55:1110-1122.
Lurin C, Andrés C, Aubourg S, Bellaoui M, Bitton F, Bruyère C, Lecharny A (2004) Genome-wide analysis of Arabidopsis pentatricopeptide repeat proteins reveals their essential role in organelle biogenesis. The Plant Cell 16:2089-2103.
Malik AU, Singh Z (2004) Endogenous free polyamines of mangos in relation to development and ripening. Journal of the American Society for Horticultural Science 129:280-286.
Planas-Portell J, Gallart M, Tiburcio AF, Altabella T (2013) Copper-containing amine oxidases contribute to terminal polyamine oxidation in peroxisomes and apoplast of Arabidopsis thaliana. BMC Plant Biology 13:1-13.
Rastogi R, Davies PJ (1991) Polyamine metabolism in ripening tomato fruit: II. Polyamine metabolism and

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-01-29]

synthesis in relation to enhanced putrescine content and storage life of a/c tomato fruit. Plant Physiology 95:41-45.

Saitou N, Nei M (1987) The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. Molecular Biology and Evolution 4:406-425.

Shiozaki S, Ogata T, Horiuchi S (2000) Endogenous polyamines in the pericarp and seed of the grape berry during development and ripening. Scientia Horticulturae 83:33-41.

Slocum RD, Galston AW (1985) Changes in polyamine biosynthesis associated with postfertilization growth and development in tobacco ovary tissues. Plant Physiology 79:336-343.

Tassoni A, Germana MA, Bagni N (2004) Free and conjugated polyamine content in Citrus sinensis Osbeck, cultivar Brasiliano NL 92, a Navel orange, at different maturation stages. Food chemistry 87:537-541.

Thompson JD, Gibson T, Higgins DG (2002) Multiple sequence alignment using ClustalW and ClustalX. Current Protocols in Bioinformatics https://doi.org/10.1002/04712 50953 .bi020 3s00

Tsaniklidis G, Kotsiras A, Tsafouros A, Roussos PA, Aivalakis G, Katinakis P, Delis C (2016) Spatial and temporal distribution of genes involved in polyamine metabolism during tomato fruit development. Plant Physiology and Biochemistry 100:27-36.

Verma V, Raju SC, Kapley A, Kalia VC, Daginawala HF, Purohit HJ (2010) Evaluation of genetic and functional diversity of Stenotrophomonas isolates from diverse effluent treatment plants. Bioresource Technology 101:7744-7753.

Vuosku J, Karppinen K, Muilu-Mäkelä R, Kusano T, Sagor GHM, Avia K, Sarjala, T (2018) Scots pine aminopropyltransferases shed new light on evolution of the polyamine biosynthesis pathway in seed plants. Annals of Botany 121:1243-1256.

Wang Y, Tang H, DeBarry JD, Tan X, Li J, Wang X, Kissinger JC (2012) MCScanX: a toolkit for detection and evolutionary analysis of gene synteny and collinearity. Nucleic Acids Research 40:e49-e49.

Yang L, You J, Wang Y, Li J, Quan W, Yin M, Chan Z (2017) Systematic analysis of the G-box Factor 14-3-3 gene family and functional characterization of GF14a in *Brachypodium distachyon*. Plant Physioligy and Biochemistry 117:1-11.

Ziosi,V, Bregoli A M, Bonghi, C, Fossati T, Biondi S, Costa G, Torrigiani P (2006) Transcription of ethylene perception and biosynthesis genes is altered by putrescine, spermidine and amino ethoxy vinyl glycine (AVG) during ripening in peach fruit (*Prunus persica*). New Phytologist 172:229-238.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-01-29]