NCMBJ
Research article

New Cell Mol Biotech
j.12/45 , 2022

Scan online to view this article

A survey of evolutionary changes of fatty acids and storage proteins in three Brassica species by comparative genomics method

Shadi Heidari[1], Peivand heidari[1], Baharak Heidari[2]*

1. Department of Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Science and Research Branch, Islamic Azad University, Tehran, Iran.
2. Department of Computer Engineering, Faculty of Engineering, Kermanshah Branch, Islamic Azad University, Kermanshah, Iran.

Abstract

Aim and Background: *Brassica napus* has one of the most important oilseed crops in the world, which has undergone extensive genome reconstruction following an interspecies hybridization of *Brassica rapa* and *Brassica oleracea*. In order to understand the functional changes of *B. napus* genome during the evolution, comparison of gene expression was performed in three species of Brassica.

Materials and Methods: Seed preliminary data of three Brassica libraries were collected from the Harvard university database. To find similarities between three libraries, all EST sequences were assembled using EGassembler software. Then, all contigs were analyzed by X-blast using CLC Protein workbench software against nonredundant proteins of gene bank. IDEG6 software was used to identify genes with different expression between libraries. MapMan comparative classification tool was used to classify functional catalogs.

Results: Comparison of gene expression between the three species showed that 23 genes in 5 functional groups including fatty acids, storage proteins, amino acids, transcriptional regulation and signaling were statistically significant.

Conclusion: While *B. rapa* and *B. oleracea* encode the largest number of ESTs involved in the biosynthesis of erucic acid and linolenic acid, genome in *B. napus* has evolved to produce more oleic acid and linoleic acid, which may have resulted from the deletion or duplication of the genome during evolution. In addition, Cruciferin transcripts accounted for 40% of total seed storage protein transcripts. This study paves the way for further research on the genetic consequences of polyploidy during canola breeding evolution.

Key words: Gene expression, Expressed sequence tags, Functional catalogs, Hybridization, Iau Science

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.22285458.1400.12.45.9.8]

Corresponding author:
Department of Computer Engineering, Faculty of Engineering, Kermanshah Branch, Islamic Azad University, Kermanshah, Iran.
Email: b_heidari@iauksh.ac.ir

مجله تازه های بیوتکنولوژی سلولی مولکولی
دوره ۱۲ - شماره۴۵ - زمستان ۱۴۰۰
NCMBJ
مقاله پژوهشی

برای مشاهده این مقاله به صورت آنلاین اسکن کنید

بررسی تغییرهای تکاملی اسیدهای چرب و پروتئین‌های ذخیره‌ای در سه گونه Brassica با روش ژنومیکس مقایسه‌ای

شادی حیدری[۱]، پیوند حیدری[۱]، بهارک حیدری*[۲]

۱. گروه اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، واحد علوم و تحقیقات، دانشگاه آزاد اسلامی، تهران، ایران.
۲. گروه مهندسی کامپیوتر، دانشکده فنی و مهندسی، واحد کرمانشاه، دانشگاه آزاد اسلامی، کرمانشاه، ایران

چکیده

سابقه و هدف: *Brassica napus* دارای یکی از مهم‌ترین محصولات روغنی در جهان است که به‌دنبال هیبریداسیون بین گونه‌ای *Brassica rapa* و *Brassica oleracea*، تحت بازسازی گسترده ژنوم قرار گرفته است. به‌منظور درک تغییرهای کارکردی ژنوم *B. napus* در طی تکامل، مقایسه بیان ژن در سه گونه Brassica انجام شد.

مواد و روش‌ها: اطلاعات اولیه بذر سه کتابخانه Brassica از بانک اطلاعات دانشگاه هاروارد جمع‌آوری شد. برای پیدا کردن شباهت بین سه کتابخانه، همه توالی‌های EST با استفاده از نرم‌افزار EGassembler دسته‌بندی شدند. سپس همه کانتیگ‌ها به‌وسیله جستجوگر بلاست X توسط نرم‌افزار CLC Protein Workbench در مقابل پروتئین‌های غیر تکراری بانک ژن آنالیز شدند. برای شناسایی ژن‌های با بیان متفاوت در بین کتابخانه‌ها، نرم‌افزار IDEG6 مورد استفاده قرار گرفت. برای دسته‌بندی کاتالوگ‌های عملکردی، ابزار طبقه‌بندی MapMan استفاده شد.

یافته‌ها: مقایسه بیان ژن بین۳ گونه نشان داد که ۲۳ ژن در ۵ گروه کارکردی شامل اسیدهای چرب، پروتئین‌های ذخیره‌ای، اسیدهای آمینه، تنظیم رونویسی و پیام‌رسانی از نظر آماری تفاوت معنی‌دار دارند.

نتیجه گیری: در حالی‌که *B. rapa* و *B. oleracea* بیش‌ترین تعداد EST مؤثر در بیوسنتز اسید چرب اروسیک و اسید لینولنیک را رمزگذاری می‌کنند، ژنوم در *B. napus* به‌سمت تولید اسید اولئیک و اسید لینولئیک بیش‌تر تکامل یافته است که ممکن است به‌دنبال حذف و یا مضاعف‌شدگی ژنوم در طی تکامل ایجاد شده باشد. به‌علاوه، رونوشت‌های کروسیفرین ۴۰ درصد کل رونوشت-های پروتئین‌های ذخیره‌ای بذور را تشکیل داد. این مطالعه زمینه‌ساز انجام تحقیقات بیش‌تر در زمینه پیامدهای ژنتیکی پلی‌پلوئیدی طی تکامل در راستای به نژادی کلزا است.

واژه‌های کلیدی: بیان ژن، برچسب‌های توالی بیان شده، گروه‌های کارکردی، هیبریداسیون،Iau Science

مقدمه

کلزا یکی از مهم‌ترین محصولات روغنی در جهان است. حدود ۴۰-۴۵ درصد وزن دانه روغن است. روغن کلزا ۶ درصد چربی اشباع دارد که کم‌تر از روغن‌های گیاهی دیگر است. هم‌چنین از ۵۸ درصد چربی تک اشباع نشده تشکیل شده است که این ویژگی مورد پسند مصرف‌کنندگان است. کنجاله کلزا از ۳۲ تا ۳۸ درصد پروتئین دارد. کنجاله کلزا، بخشی از دانه باقی‌مانده پس از استخراج روغن، برای صنعت دام ارزش دارد (۱). در حال حاضر از کلزا برای اهداف خاص صنعتی استفاده نمی‌شود. پیشرفت فناوری اما می‌تواند کاربردهای جدیدی مانند بیودیزل در مصارف صنعتی برای روغن کلزا ایجاد کند. بنابر گزارش وزارت جهادکشاورزی، در سال زراعی ۹۸-۹۷، ۴۲۰ هزار تن کلزا در سطح کشور تولید شد (۲). این مقدار تولید جوابگوی نیاز کشور نیست و وابستگی شدید کشور به واردات دانه‌های روغنی، کنجاله و روغن وجود دارد و سالانه قریب ۴ میلیارد دلار ارز برای واردات این محصولات از کشور خارج می‌شود. لذا استفاده از ارقام زراعی اصلاح شده می‌تواند به رفع نیاز کشور بپردازد. در حال حاضر فقط تعداد محدودی از ارقام دوصفر (۰۰) کلزا موجود است و اکثر آن‌ها به‌طور

نویسنده مسئول:
گروه مهندسی کامپیوتر، دانشکده فنی و مهندسی، واحد کرمانشاه، دانشگاه آزاد اسلامی، کرمانشاه، ایران
پست الکترونیکی: b_heidari@iauksh.ac.ir
تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۰۶/۲۸
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۰۸/۰۸

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.22285458.1400.12.45.9.8]

کامل متناسب با مناطقی نیستند که در آن پرورش داده می‌شوند و از نظر انواع ترکیب بیوشیمیایی بذر به‌وضوح با ارقام سنتی تفاوت دارند. اسید اروسیک از محتوای روغن بذر حذف شده است و مقدار گلوکوزینولات در دانه‌ها به‌طور قابل توجهی کاهش یافته است. در کل، این دست‌کاری‌های ژنتیکی برای دست-یابی به‌خصوصیات مفید در ارقام دوصفر به‌طور قابل توجهی تنوع ژنتیکی و فنوتیپی کلزا را کاهش داده است. بنابراین، در خانواده Brassica، به منابع جدیدی برای تغییرات ژنتیکی نیاز است. یکی از راه‌های گسترش منابع ژنتیکی برای تولید دانه‌های روغنی به‌دست آوردن آلوپلی پلوئیدهای مصنوعی به‌وسیله تلاقی با گونه‌های مولد *B. rapa* و *B. oleracea* است. پلی‌پلوئیدی پدیده‌ای رایج در تکامل گیاهان گل‌دهنده است که منجر به تنوع زیستی و شکل‌گیری سریع گونه‌های جدید می‌شود. *B. napus* یک گیاه آلوتتراپلوئید (دانه روغنی، AACC، ۳۸=۴x=۲n) و مهم‌ترین گونه زراعی جنس Brassica است که از هیبریداسیون اتفاقی و دو برابر شدن طبیعی کروموزوم‌ها بین *B. rapa* (شلغم، AA، ۲۰=۲x=۲n) و *B. oleracea* (کلم، CC، ۱۸=۲x=۲n) حاصل و با تغییرهای پیچیده محیطی روبرو شده است. این تغییرها، در نتیجه انتخاب طبیعی، در ژنوم آن‌ها رمزگذاری شده و سرنخ‌هایی برای واگرایی ژنتیکی آن از اجدادش فراهم می‌کند (۳). بنابراین استنباط تغییرها بین گونه‌ها با تجزیه و تحلیل ترکیب‌های موجودی ژن در را به شاخه غنی ژنومیکس مقایسه‌ای باز می‌کند. تکامل واگرا می‌تواند برای تشخیص صفات، در زیست شناسی ملکولی توسط توالی‌های نوکلئوتیدی و پروتئینی که از دو یا چند ژن همولوگ مشتق شده‌اند به‌کار برده شود (۴). مقایسه ژنوم بذر کلزا در مقایسه با اجداد آن در فهم تغییرهای کارکردی ژنوم در طی تکامل مؤثر است تا بدین‌وسیله بتوان از آن‌ها در گسترش تنوع ژنتیکی کلزا اقدام نمود. Niu و همکاران با استفاده از بررسی پروفایل بیان کم‌تر از ۸۰۰۰ توالی EST[1] در بذر *B. napus* نشان دادند که بیوسنتز و تنظیم اسیدهای چرب بین *B. napus* و آرابیدوپسیس حفاظت شده است (۵). Fu و همکاران با استفاده از تجزیه و تحلیل بیان افتراقی ژن نشان دادند که ژن‌هایی مانند ساکارز سنتاز، پیروات کیناز و ۶ فسفو گلوکونات دهیدروژناز که مربوط به متابولیسم قند هستند، در ارقامی با محتوای روغن بالاتر فرا تنظیم می‌شوند. نتایج آن‌ها اطلاعات مهمی از مکانیسم ژنتیکی مولکولی اختلاف محتوای روغن کلزا را فراهم کرد (۶). وجود تنوع در ارقام و گونه‌ها نه تنها روند انتخاب را تسریع می‌کند بلکه باعث افزایش کارایی انتخاب صفات مطلوب در سطح سلولی می‌شود (۷). درحال حاضر، از روش‌های ژنومیکس کارکردی تجزیه و تحلیل توالی EST به‌عنوان روش مؤثر، ارزان و سریع و قدرتمند برای تجزیه الگوی بیان تعداد بسیار زیادی ژن به‌طور هم‌زمان در مراحل تکوینی و تکاملی مختلف، به‌طور گسترده استفاده می‌شود (۸). Heidary و همکاران با استفاده از تجزیه و تحلیل EST داده‌های جمع‌آوری شده از پایگاه داده دانشگاه هاروارد، مهم‌ترین ژن‌های مربوط به تنش خشکی گندم، برنج، پنبه و فستوکا را گزارش دادند و از نرم‌افزار IDEG6[2] برای شناسایی ژن‌هایی با بیان افتراقی بین کتابخانه‌ها استفاده کردند. آن‌ها هم‌چنین ژن‌های تفسیر شده را با استفاده از ابزار Mapman به گروه‌های کارکردی طبقه‌بندی کردند (۹). مطالعه‌های مقایسه‌ای بیان ژن اندکی بر اساس تعیین توالی cDNA به‌منظور روشن کردن تغییرهای بیان ژن مربوط به تکامل در بذور سه گونه Brassica انجام شده است. در این تحقیق با استفاده از تجزیه و تحلیل توالی‌های EST تغییرهای احتمالی در بیان برخی ژن‌های مؤثر در مسیرهای بیوسنتز اسیدهای چرب و پروتئین‌های ذخیره‌ای در طی تکامل در بذور سه گونه Brassica بررسی شد.

مواد و روش‌ها

داده‌های اولیه سه کتابخانه *B. napus* (BN238-Na) با ۷۸۹۵ EST، *B. rapa* (BR304-Ra) با ۷۵۳۴ EST و *B. oleracea* (BO51-Ol) با ۶۹۲۳ EST مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفت. داده‌ها از پایگاه داده دانشگاه هاروارد (Http://compbio.dfci.harvard.edu/tgi) جمع‌آوری شد. کتابخانه زیست محاسباتی و کتابخانه های ژنومیکس عملکردی پروژه‌های شاخص ژن‌ها در طیف گسترده‌ای از ارگانیسم‌ها هستند (۱۰). توالی cDNA با استفاده از نرم‌افزار EGassembler به‌صورت خوشه‌ای دسته‌بندی شد (Http://egassembler.hgc.jp). در مرحله پیش پردازش، خالص‌سازی توالی‌های EST شامل پاک‌سازی توالی، پوشاندن تکرار، پوشاندن وکتور، پوشاندن اندامک و دسته‌بندی توالی با درصد تطابق N≥95 cutoff انجام شد. در مرحله بعد، توالی‌های EST در کانتیگ‌ها شامل دو یا چند EST و سینگلتون شامل فقط یک EST دسته‌بندی شدند (۱۱). برای یافتن شباهت‌های سه کتابخانه، تمام توالی‌های EST توسط نرم‌افزار Egassembler دسته‌بندی شد. سپس همه کانتیگ‌ها با استفاده از X-blast توسط نرم‌افزار CLC bio در برابر پایگاه داده پروتئین‌های غیر تکراری با E-value $\leq 10^{-5}$ مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفتند (۱۲). برای شناسایی ژن‌ها با بیان افتراقی در کتابخانه‌ها، از نرم‌افزار IDEG6 و آماره Audic-Claverie (Http://telethon.bio.unipd.it/ideg6) استفاده شد (۱۳). توالی‌های مربوط به کانتیگ و سینگلتون هر

[1] Expressed sequence tag

[2] Identification of differentially expressed genes in multiple tag sampling experiments

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.22285458.1400.12.45.9.8]

کتابخانه توسط برنامه X-blast در برابر منبع اطلاعاتی آرابیدوپسیس بارگیری شده از پایگاه داده TAIR[1] (Ftp://ftp.arabidopsis.org) مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفت (۱۴). برای دسته‌بندی کاتالوگ‌های عملکردی، ابزار طبقه‌بندی مقایسه‌ای MapMan (http://www.gomapman.org) به‌صورت آنلاین استفاده شد (۱۵). از خروجی‌های Mapman برای توصیف کاتالوگ‌های مختلف در کتابخانه‌ها استفاده شده است. از نرم‌افزار IDEG6 و آزمون Audic-Claverie برای یافتن کاتالوگ‌های مختلف عملکردی در دو کتابخانه استفاده شد. توالی‌های شناسایی شده به سه دسته هستی‌شناسی ژن GO[2] (بیولوژیکی، سلولی و مولکولی) طبقه‌بندی شدند.

یافته‌ها

نتایج دسته‌بندی EST ها با میانگین طول EST ۵۷۱-۸۴۷ از سه کتابخانه *B. napus*، *B. rapa* و *B. oleracea* در جدول ۱ آمده است. نتایج نشان داد که به‌ترتیب درکتابخانه بذر *B. napus*، *B. rapa* و *B. oleracea* ۱۰۶۱، ۹۴۸ و ۹۱۲ کانتیگ و ۳۲۸۲، ۳۱۷۲ و ۳۰۲۷ سینگلتن ایجاد شد. ۱۹۸۶ (۲۵/۱۵ ٪)، ۱۵۴۰ (۲۰/۴۴ ٪) و ۱۶۵۴ (۲۳/۸۹ ٪) درکتابخانه بذر *B. napus*، *B. rapa* و *B. oleracea* سهم خیلی ضعیفی (E-value≥$1*10^{-5}$) در همولوژی با توالی‌های موجود در پایگاه داده‌ها داشتند و یا هیچ توالی مشابهی با آن‌ها وجود نداشت در حالی‌که ۵۹۰۹، ۵۹۹۴ و ۵۲۶۹ EST به‌ترتیب همولوژی بالا یا متوسطی را نشان دادند (E-value≤$1*10^{-5}$).

جدول۱. تعداد کانتیگ و سینگلتن‌های هر کتابخانه بر اساس خروجی نرم‌افزار EGassembler.

کتابخانه‌ها	*B. napus*	*B. rapa*	*B. oleracea*
تعداد کل EST ها	۷۸۹۵	۷۵۳۴	۶۹۲۳
تعداد کانتیگ‌ها	۱۰۶۱	۹۴۸	۹۱۲
تعداد EST درکانتیگ	۴۶۱۳	۴۳۶۲	۳۸۹۶
تعداد سینگلتن	۳۲۸۲	۳۱۷۲	۳۰۲۷
کانتیگ‌هایی که hit مشخصی ندارند	۱۹۸	۱۵۶	۲۱۴
سینگلتن‌هایی که hit مشخصی ندارند	۶۵۴	۳۲۶	۳۷

بر پایه نتایج ما، توالی‌هایی که در نشان دادن همولوژی معنی‌دار برای هر پروتئین در پایگاه داده‌های عمومی شکست خوردند، کاندیدای مناسبی برای ژن‌های جدید هستند. مقایسه بیان ژن و ژنومیکس کارکردی *B. napus*، *B. rapa* و *B. oleracea* با استفاده از تجزیه و تحلیل منابع EST بذر این سه گونه، تفاوت معنی‌دار ۲۳ ژن از نظر آماری در ۵ گروه کارکردی تعیین شده در سایت Mapman شامل پروتئین‌های ذخیره‌ای، اسیدهای آمینه، اسیدهای چرب، تنظیم رونویسی و پیام‌رسانی را نشان دادند. گروه‌های کارکردی متفاوت به همراه ژن‌ها با بیان افتراقی و تعداد EST در هر کتابخانه در جدول ۲ مشخص شده است.

بحث

گروه کارکردی اسیدهای چرب

از ژن‌هایی که در گروه کارکردی اسیدهای چرب در سه کتابخانه *B. napus*، *B. rapa* و *B. oleracea* اختلاف بیان داشتند می‌توان به ژن‌های مؤثر در بیوسنتز اسیدهای چرب غیر اشباع چند باندی (*FAD2*[3])، (*FAD3*[4]) اشاره نمود. اسید چرب *FAD2*، نقشی اساسی در تولید اسید لینولئیک (۱۸:۲) در شبکه آندوپلاسمی[5] دارد و اولین مرحله مورد نیاز برای تولید اسیدهای چرب اشباع نشده چندگانه موجود در بذر را کاتالیز می‌کند. *FAD3* جزء اسیدهای چرب اشباع نشده با چند پیوند مضاعف (PUFA[6]) در دانه‌های روغنی است و نقش زیادی در تبدیل اسید لینولئیک امگا ۶ (۱۸:۲) به اسید لینولنیک امگا ۳ (۱۸:۳) دارد. اسیدهای چرب امگا ۳ به‌دلیل حضور در غشای سلول عملکرد مهمی در فعالیت فیزیولوژیکی گیاه دارند. در مطالعه حاضر *FAD2* در کتابخانه *B. napus* و *B. rapa* اختلاف معنی‌داری با *B. oleracea* نشان داد. *FAD3* در کتابخانه *B. rapa* و *B. oleracea* با کتابخانه *B. napus* اختلاف معنی نشان داد (جدول ۲). Lee و همکاران در مطالعه‌ای ۴ ژن *FAD2* را از گونه‌های مختلف جنس Brassica بررسی نمودند و از طریق مطالعات فیلوژنی گزارش نمودند که ژن *B. napus FAD2-3* یک شبه ژن غیرفعال جهش‌یافته با حذف و الحاق چندین نوکلئوتید از *B. rapa* به ارث رسیده است (۳). این در حالیست که در مطالعه ما، *B. napus* و *B. rapa* از نظر بیان ژن *FAD2* اختلاف معنی‌دار نداشتند. *FAB2*[7] (*SAD*) ژن دیگری است که اختلاف معنی‌داری بین *B. napus* با دو کتابخانه *B. rapa* و *B. oleracea* نشان داد. *FAB2* گروه‌هایی از آنزیم‌های موضعی در پلاستیدها هستند که در گیاهان عالی پیوند مضاعفی به اسیدهای استئاریک اشباع اضافه می‌کند تا آنها را به اسیدهای اولئیک اشباع نشده تبدیل کند. این اسیدهای اولئیک به‌نوبه خود به‌عنوان پیش‌ماده بیوسنتز اسیدهای چرب عمل می‌کنند. این امر در ساخت اسیدهای چرب غیر اشباع چند باندی، مانند تشکیل اسید لینولئیک (۱۸:۲) توسط *FAD2* و *FAD3* و تشکیل اسید لینولنیک (۱۸:۳) در ER کمک می‌کنند. علاوه‌بر این، *FAD4* و *FAD5* اسید پالمیتیک

[1] The Arabidopsis Information Resource
[2] The Gene Ontology
[3] Omega-6 fatty acid desaturase
[4] Omega-3 fatty acid desaturase
[5] Endoplasmic Reticulum (ER)
[6] Polyunsaturated fatty acids
[7] Δ-9 stearoyl-ACP desaturase

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.22285458.1400.12.45.9.8]

جدول۲. تفسیر و سطح بیان EST ها با اختلاف معنی‌دار بین کتابخانه‌ها. ستون‌های *B. rapa*، *B. napus* و *B. oleracea*، تعداد EST ها برای هر یک از کتابخانه‌ها را نشان می‌دهد.

تطابق احتمالی (Map Man)	اجزای سلولی	فرایند های بیولوژیکی	*B. rapa*	*B. napus*	*B. oleracea*	p-value
اسید چرب امگا ۶ دساتوراز (FAD2)	غشاء اینتگرال	بیوسنتز اسیدهای چرب	۱۷*	۱۸*	۹	$۴E^{-۶۵}$
سید چرب امگا ۳ دساتوراز (FAD3)	شبکه اندوپلاسمی	بیوسنتز اسیدهای چرب	۱۷*	۸	۱۵*	$۲E^{-۲۱}$
Δ-9 استئاروئیل-ACP دساتوراز (FAB2)	استرومای کلروپلاست	بیوسنتز اسیدهای چرب	۸	۱۹*	۳	$۳E^{-۲۷}$
استیل کوآنزیم A کربوکسیلاز کربوکسیل-ترانسفراز- زیر واحد بتا (accD)	استرومای کلروپلاست	فرآیند بیوسنتزی CoA – مالونیل	۴۷*	۳	۴۷*	$۵E^{-۹}$
اسید چرب الونگاز ۱ (FAE1)	غشاء اینتگرال	بیوسنتز اسیدهای چرب	۲۶*	۲	۱۹*	$۳E^{-۴۳}$
اسفنگولیپید دلتا-۴ دساتوراز (DES1)	شبکه اندوپلاسمی	فرآیند بیوسنتزی سرامید	۳	۷*	۲	$۱E^{-۵۲}$
اسفنگولیپید دلتا - ۸ دساتوراز (SLD)	شبکه اندوپلاسمی	فرآیند بیوسنتزی اسفنگولیپید	۸	۱۱*	۶	$۲E^{-۳۰}$
اسید چرب دساتوراز ۴ (FAD4)	فرآیند متابولیک لیپید	غشاء اینتگرال	۳	۵*	۱	$۶E^{-۴۹}$
آسیل-CoA دساتوراز (ADS)	غشاء	فرآیند بیوسنتزی اسیدهای چرب غیراشباع	۱۴	۲۹*	۱۰	$۲E^{-۹۳}$
کروسیفرین	شبکه اندوپلاسمی	پروتئین ذخیره ای بذر	۹*	۱۷*	۰	$۴ E^{-۲۷}$
ناپین	-	پروتئین ذخیره ای بذر	۱	۳*	۰	$۲E^{-۹۱}$
پروتئین انتقال چربی (LTP)	-	انتقال چربی	۳	۷*	۲	$۲E^{-۸۴}$
پروتئین فراوان اواخر جنین زایی (LEA)	سیتوزول	پاسخ تنش	۲	۹*	۳	$۱E^{-۹۲}$
سیستئین سنتاز	میتوکندری	بیوسنتز سیستئین	۱۱	۲۹*	۹	$۲E^{-۲۰}$
متیونین سنتاز	سیتوزول	بیوسنتز متیونین	۸	۲۱*	۷	$۷E^{-۸۲}$
گلوتامین سنتتاز	سیتوزول	بیوسنتز اسید آمینه	۵۴*	۷۲*	۲۵	$۲E^{-۹۳}$
پرولین دهیدروژناز (ProDH)	میتوکندری	متابولیسم پرولین	۱۴	۱۹	۲۷*	$۳E^{-۲۲}$
پروتئین دو عملکردی بیوسنتز آرژنین ArgJ	کلروپلاست	فرآیند بیوسنتزی آرژنین	۳۲*	۱۵	۲۳	$۳E^{-۷۵}$
آمینو اسید پرمئاز ۱ (AAP)	غشا سلولی	انتقال آمینو اسید	۸	۱۲*	۷	$۲E^{-۵}$
فاکتور رونویسی شوک حرارتی A4a (HSFA4a)	سیتوپلاسم، هسته	تنظیم رونویسی	۳	۹*	۲	$۱E^{-۸}$
غیر حساس به آبسیزیک اسید ۳ (ABI3)	هسته	تنظیم رونویسی	۷	۱۴*	۵	$۳E^{-۳۷}$
پروتئین کیناز فعال شده با میتوژن (MAPK)	هسته، سیتوپلاسم	انتقال سیگنال درون سلولی	۲	۷*	۱	$۱E^{-۶۹}$

p-value به آماره Audic-Claverie برای بیان متفاوت اشاره دارد. اختلافات معنی‌دار با * در جدول نشان داده شده است.

(۱۶:۰) را به اسید پالمیتولیک (۱۶:۱) تبدیل می‌کنند (۱۶). این اعمال نقش کلیدی آنزیم‌های *SAD* را در تعیین محتوای کلی اسیدهای چرب اشباع نشده (UFA[1]) مشخص می‌کند و توجه محققان را به خود جلب کرده است. نتایج مطالعه ما در توافق با نتایج Knutzon و همکاران است که افزایش بیان *FAB2* را در *B. napus* گزارش دادند و نشان دادند که کاهش فعالیت آنزیمی *SAD* منجر به افزایش چشم‌گیر سطح (۱۸:۰) در بذر *B. napus*، از ۲٪ به ۴۰٪ شده است (۱۷). با توجه‌به اهمیت عملکردی اشباع اسیدهای چرب در توسعه گیاهان و کاربردهای صنعتی، ژن‌های *SAD* از بسیاری از گونه‌های گیاهی شناسایی و مشخص شده‌اند و ارتباط زیادی بین فعالیت‌های *SAD* و سطح اسیدهای چرب به‌طور گسترده‌ای وجود دارد (۱۸). از طرف دیگر در *B. rapa* و *B. oleracea* ژن‌های مؤثر در بیوسنتز اسیدهای چرب اروسیک در سطح بالاتری بیان شدند. از ژن‌های مهم درگیر در بیوسنتز اسیدهای چرب اورسیک می‌توان به *accD*[2] اشاره نمود که در کتابخانه‌های *B. rapa* و *B. oleracea* افزایش بیان معنی‌دار داشتند. این آنزیم در بیوسنتز اسید اورسیک نقش دارد. در توافق با نتایج ما Town و همکاران در بررسی

[1] Unsaturated fatty acids

[2] Acetyl-coenzyme A carboxylase carboxyl-Transferase subunit beta

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.22285458.1400.12.45.9.8]

ژنومیکس مقایسه‌ای گونه‌های Brassica، افزایش بیان ژن *accD* ناشی از تغییرهای ژنتیکی را در *B. oleracea* گزارش دادند (۱۹). در کتابخانه‌های *B. rapa* و *B. oleracea* افزایش بیان ژن *(FAE1*[1]*)* نیز مشاهده شد. FAE1 مرحله تراکم اولیه در مسیر طویل شدن بیوسنتز VLCFA[2] (اسید چرب با زنجیره بسیار طولانی) را کاتالیز می‌کند و بنابراین یک ژن اصلی در بیوسنتز اسید اورسیک است (۲۰). Sun و همکاران در توافق با نتایج ما تنها دو ایزوفرم از ژن FAE1 را در *B. napus* گزارش کردند که هر کدام را به‌صورت جداگانه از گونه‌های دیپلوئید والدین خود *B. oleracea* و *B. rapa* دریافت کرده است (۲۰). ژن *(DES1*[3]*)* ژن دیگری است که در کتابخانه *B. napus* افزایش بیان داشت و اختلاف معنی‌داری با دو کتابخانه *B. rapa* و *B. oleracea* نشان داد. *DES1* برای بیوسنتز اسفنگولیپیدها دلتا ۴ اشباع نشده و مشتقات آن مورد نیاز است. اسفنگولیپیدهای گیاهی در ساخت ماتریس غشای سلولی، انسجام ساختاری غشا، تشکیل دومین غشاء و در مسیرهای پیام‌رسانی فرآیندهای فیزیولوژیکی به‌خصوص انتقال سیگنال وابسته‌به اسید ابسیزیک[4] و به‌عنوان متابولیت‌های میانجی فرآیند سلولی مانند مرگ سلولی برنامه‌ریزی شده و در پاسخ به تنش‌های زیستی و غیرزیستی محیطی نقش دارند (۲۱). با این حال، اطلاعات مربوط به نقش آن‌ها در بذر ناشناخته است. ژن‌های دیگر با افزایش بیان در*B. napus* که اختلاف معنی‌داری با دو کتابخانه *B. rapa* و *B. oleracea* نشان دادند *(FAD4*[5]*)*، *(SLD*[6]*)* و *(ADS*[7]*)* بودند. *(FAD4)* که در کتابخانه *B. napus* افزایش بیان داشت در تولید گونه‌های مولکولی فسفاتیدیل گلیسرول اختصاصی کلروپلاست حاوی (3E) ۱۶:۱ نقش دارد و تشکیل پیوند دوگانه ترانس را کاتالیز می‌کند. Xue و همکاران در توافق با نتایج ما در بررسی ژنومی و توصیف خانواده ژن *FAD4* در *B. napus* و گونه‌های والدین آن نشان دادند که به‌ترتیب، *B. napus*، *B. rapa*، *B. oleracea*، آرابیدوپسیس و برنج حاوی هفت، چهار، چهار، یک و یک رونوشت ژن FAD4 بودند (۲۲). *ADS* و *SLD* در مسیر بیوسنتز اسیدهای چرب اشباع نشده چندگانه که بخشی از متابولیسم لیپید است نقش دارد. در کل سطح بیش‌تر بیان ژن‌های مؤثر در بیوسنتز اسیدهای چرب غیراشباع در کتابخانه *B. napus* نسبت‌به دو کتابخانه *B. rapa* و *B. oleracea* بالاتر بود. در *B. napus* به‌ترتیب ژن‌های کد کننده اسید اولئیک *FAB2*، اسید لینولئیک *FAD2* دارای بیش‌ترین میزان EST و کم‌ترین رونوشت اسید اروسیک در کتابخانه بذر بودند. در *B. rapa* و *B. oleracea* به‌ترتیب ژن‌های کد کننده اسید اروسیک *(accD)* و*(FAE1)* و اسید لینولنیک *(FAD3)* بیش‌ترین مقدار را داشتند. در *B. oleracea* کم‌ترین میزان بیان ژن‌های کد کننده اسید اولئیک و اسید لینولئیک مشاهده شد. روغن بذور جنس Brassica با مقدار قابل توجهی اسیدهای چرب اشباع نشده زنجیره بلند، به‌طور عمده اسید اورسیک که در اکثر روغن‌های دیگر گیاهی تجاری وجود ندارد، مشخص می‌شود. این درحالیست که در *B. napus* کاهش چشم‌گیر بیان EST مؤثر در بیوسنتز اسید اروسیک مشاهده شد. این امر به‌احتمال به‌دنبال حذف اصلاح شده اسید اروسیک از ارقام دو صفر کلزا روی داده است. از آنجا که *B. rapa* و *B. oleracea* "به‌عنوان اجداد کلزا" بیش‌ترین تعداد EST مؤثر در بیوسنتز اسید اروسیک و اسید لینولنیک را رمزگذاری می‌کنند، لذا لزوم انتقال ژن‌های مؤثر در بیوسنتز اسید اروسیک به *B. napus* از اجداد آن اهمیت زیادی در برنامه‌های اصلاحی پیدا می‌کند.

گروه کارکردی پروتئین‌های ذخیره‌ای بذر

ژن‌های افتراقی در گروه کارکردی پروتئین ذخیره‌ای بذر (SSP[8]) شامل کروسیفرین، ناپین، *(LTP*[9]*)* و *(LEA*[10]*)* بودند. SSPs مجموعه‌ای از پروتئین‌ها هستند که در مراحل مختلف تکامل دانه در سطوح بالایی در دانه‌ها تجمع می‌یابد. در طول جوانه‌زنی دانه، SSPs تخریب می‌شود و اسیدهای آمینه حاصل توسط گیاهچه‌های در حال توسعه به‌عنوان یک منبع تغذیه‌ای مورد استفاده قرار می‌گیرد. کروسیفرین در *B. napus* و *B. rapa* افزایش بیان نشان دادند. ناپین، *LTP* و *LEA* در کتابخانه *B. napus* افزایش بیان داشتند. رونوشت‌های مربوط به کروسیفرین حدود ۴۰٪ رونوشت‌های مربوط به SSPs را شامل شد. در حالی‌که سهم پروتئین ناپین در بذور بسیار کم‌تر بود. Delisle و همکاران نرخ رونویسی و بیان هر دو کروسیفرین و ناپین را در بذر *B. napus* بالا و به‌ترتیب ۱۱ و ۸ درصد میزان رونوشت‌های کل گزارش نمودند که در توافق با میزان بیان بالای کروسیفرین در نتایج ما بود (۲۳). علاقه تجاری روزافزونی برای بررسی و کنترل تنوع ژنتیکی ترکیب پروتئین ذخیره بذر دانه‌های روغنی وجود دارد، زیرا ناپین و کروسیفرین دارای خواص ساختاری، حرارتی، عملکردی و بیولوژیکی به‌طور کامل متفاوتی هستند که آن‌ها را برای تعدادی از برنامه‌های کاربردی در تولید مواد غذایی و غیر غذایی جذاب می‌سازد (۲۴). علاوه‌بر این، پروتئین‌های شبه ناپین به‌عنوان خاصیت ضد میکروبی و ضد

[1] Fatty acid elongase 1
[2] Very-long-chain fatty acid
[3] Sphingolipid delta-4 desaturase
[4] Abscisic acid (ABA)
[5] Fatty acid desaturase 4
[6] Sphingolipid delta-8 desaturase
[7] Acyl-CoA desaturase
[8] Seed storage proteins
[9] Lipid transfer proteins
[10] Late embryogenesis abundant

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.22285458.1400.12.45.9.8]

باکتریایی نسبت داده می‌شوند (۲۵). Cameron و همکاران نشان دادند که *LTP* های گیاهی در غلظت‌های بالا در بافت‌های اپیدرمی وجود دارد و توانایی اتصال اسیدهای چرب مورد نیاز برای سنتز کوتین و سوبرین را دارند (۲۶). به‌علاوه، القاء سنتز *LTP* با ضخیم شدن لایه کوتیکول همراه است و حذف ژن‌های *LTP* منجر به تغییر در ترکیب چربی و چگالی لایه کوتیکول می‌شود. از این رو اختلاف در بیان ژن‌های *LTP* در بین کتابخانه‌ها ممکن است به ترکیب‌ها و ساختار مونومرهایی که در پوشش بذر رسوب می‌کنند مربوط باشد. پروتئین‌های *(LEA)* گروه متنوعی و گسترده‌ای از پلی‌پپتیدها هستند که نقش مهمی در خشک شدن و تحمل انجماد در گیاهان دارند. Liang و همکاران در توافق با نتایج ما نشان دادند که بیان اکثر *BnLEA* ها در بذر *B. napus* افزایش یافته و تکثیر قطعه‌ای و تکثیر کل ژنوم نقش عمده‌ای در گسترش خانواده ژن‌های *BnLEA* داشته است (۲۷). بنابراین به‌احتمال افزایش بیان ژن *LEA* در مطالعه حاضر در کتابخانه *B. napus* نسبت‌به دو کتابخانه دیگر ناشی از فرآیند آلو پلی‌پلوئیدی و تکثیر ژن در طی تکامل است.

گروه کارکردی اسیدهای آمینه

در کل، کتابخانه‌ها دارای سطح بیان کم‌تری از ژن‌های مؤثر در بیوسنتز اسیدهای آمینه گوگردی شامل سیستئین و متیونین نسبت‌به سایر اسیدهای آمینه بودند. با وجود بیان پایین این ژن‌ها در هر سه کتابخانه، تفاوت معنی‌داری نیز بین کتابخانه *B. napus* با دو کتابخانه دیگر وجود داشت (جدول ۲). شاید مقدار کم این اسیدهای آمینه به محتوای پایین پروتئین ذخیره‌ای ناپین مربوط باشد چرا که ناپین نسبت‌به کروسیفرین دارای محتوای بیش‌تری از اسیدهای آمینه گوگرد سیستئین، متیونین و لیزین است. Malabat و همکاران گزارش کردند که اختلاف موجود در محتوای اسید آمینه بین ژنوتیپ‌های کلزا ممکن است نماینده محتویات مختلف ناپین و کروسیفرین باشد (۱). بنابراین اصلاح ژنتیکی ترکیب پروتئین‌های ذخیره بذر به‌طور مستقیم بر ترکیب اسید آمینه تأثیر می‌گذارد. در کتابخانه *B. oleracea* افزایش معنی‌دار بیان ژن *($ProDH^1$)* نسبت‌به دو کتابخانه دیگر مشاهده شد. *ProDH* یک آنزیم فراگیر در موجودات زنده است که نه تنها برای کاتابولیسم پرولین ضروری است بلکه نقش اصلی را در تأمین انرژی، قطع پتانسیل اکسایش اکسیداسیون بین محفظه‌های سلولی و تولید گونه‌های اکسیژن واکنش‌پذیر دارد. نقش‌های بیولوژیکی *ProDH* در هموستاز سلول و سازگاری از طریق فرآیندهای انرژی، رشدی، سازگاری، فیزیولوژیکی و آسیب شناختی در یوکاریوت‌ها به‌شدت مورد تحقیق قرار گرفته است (۲۸). Faës و همکاران در توافق با نتایج ما کاهش بیان ژن *ProDH* را در بذر *B. napus* (بر خلاف ریشه و سایر ارگان ها) گزارش نمودند و این را از نظر تکامل مولکولی ناشی از این دانستند که همه توالی‌های *BnaProDH* تحت انتخاب تصفیه کننده قوی قرار گرفته‌اند و برخی از نسخه‌ها غیرفعال شده‌اند (۲۹). تعیین نقش *ProDH* در بذر گونه‌های Brassica برای ایجاد چارچوبی جهت تحقیقات آینده پیشنهاد می‌شود. *(AAP^2)* در کتابخانه *B. napus* نسبت‌به دو کتابخانه دیگر افزایش بیان نشان داد. *AAP* یک پروتئین میل ترکیبی با اختصاصیت سوبسترا گسترده در نظر گرفته می‌شود. در گیاهان، *AAP* نیز در فرآیندهای مختلف فیزیولوژیکی، از جمله جذب آمینو اسیدها، بارگیری فلوئم یا انتقال زایلم-فلوئم، بارگیری بذر و عملکرد بذر نقش دارند (۳۰). *AAP* های بومی سازی شده در غشای پلاسما در جذب سلولی همراه با H^+ طیف وسیعی از آمینواسیدها نقش دارند. Zhou و همکاران در توافق با نتایج ما میزان بیان بالای *AAP* را در *B. napus* گزارش کردند که ناشی از ۳۴ ژن *AAP* است و نتایج آنها نشان داد که *BnaAAPs* تحت فشار انتخاب تصفیه کننده قوی قرار گرفته‌اند (۳۱). یک مطالعه اخیر گزارش کرده است که دست‌کاری ژنتیکی *AAP* باعث بهبود نقل و انتقال آمینواسیدها از منابع به مقاصد می‌شود و باعث افزایش کارایی استفاده N (NUE^3) می‌شود. هر یک از اعضای خانواده *AAP* الگوی بیان زمانی و مکانی اختصاصی را نشان می‌دهدکه نشان‌دهنده نقش‌های غیر اضافی *AAP* در گیاهان است (۳۲). بنابراین با استفاده از انتقال ژن *AAP* اختصاصی بذر می‌توان محتوای آمینواسیدهای انتخابی و حتی پروتئین‌های ذخیره‌ای مورد نیاز جهت مصارف مختلف را بهبود بخشید. به‌عنوان مثال Schmidt و همکاران نشان دادند که جهش‌یافته‌های فاقد تمایل بالا *AAP8* یک فنوتیپ بذر شدید را نشان می‌دهند. فنوتیپ بذر با یک ترکیب آمینواسیدی به‌طور اختصاصی تغییر یافته ارتباط دارد. اسید آسپارتیک و اسید گلوتامیک درجهش‌یافته‌ها به‌طور قابل توجهی کاهش می‌یابد. *AAP8* نقش مهمی در جذب اسیدهای آمینه به آندوسپرم و تأمین اسیدهای آمینه جنین در حال رشد در طی جنین‌زایی اولیه دارد (۳۳).

گروه کارکردی تنظیم رونویسی

در گروه کارکردی تنظیم رونویسی، عوامل رونویسی شوک حرارتی *($Hsfs^4$)* در کتابخانه *B. napus* افزایش بیان داشتند که به‌عنوان اجزای انتهایی در زنجیره انتقال سیگنال محسوب می‌شوند که با واسطه فعال کردن ژن‌های پاسخ‌دهنده به گرما و سایر تنش‌ها با شناسایی موتیف اتصال پالیندرومیک

[1] Proline dehydrogenase

[2] Amino acid permease 1
[3] Nutrient use efficiency
[4] Heat shock transcription factor

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.22285458.1400.12.45.9.8]

محافظت شده در پروموترهای ژن‌های القا شده با تنش گرمایی به‌عنوان عناصر تنش گرمایی شناخته می‌شوند. *Hsf* گیاهان نه تنها در پاسخ به تنش گرمایی نقش دارند، بلکه در پاسخ به سایر عوامل تنش‌زا و نیز در طول رشد اندام و مراحل توسعه‌ای عمل می‌کنند (۳۴) و گروه *Hsf A4* در کنترل هموستاز گونه‌های اکسیژن فعال گیاهان نقش دارند (۳۵). گزارش شده است که *HsfA9* در رشد و نمو رویان و رشد دانه در آرابیدوپسیس و آفتابگردان شرکت می‌کند (۳۶). علاوه‌بر این، بیان بیش از حد *HaHSFA9* اختصاصی دانه در تنباکو تحمل کم آبی شدید را در مرحله رویشی ایجاد می‌کند (۳۷). در مطالعه حاضر، از آنجا که سطح بالای بیان *Hsf* در ژنوم *B. napus* مشاهده شد، تجزیه و تحلیل مقایسه‌ای ژن *Hsf* در سه گونه نقش هیبریداسیون و آلوپلی‌پلوئیدی در تکامل ژن *Hsf* در *B. napus* برجسته می‌کند. Lohani و همکاران در توافق با نتایج ما نشان دادند که همولوگ ژن *Hsf* در گونه‌های Brassica یافت می‌شود اما در آرابیدوپسیس وجود ندارد پس پلی‌پلوئیداسیون منجر به تشکیل خوشه‌های ژنی اختصاصی Brassica شده است (۳۸). تغییرهای ژنتیکی می‌تواند صفات مختلفی را در یک موجود معرفی کند. در طی تکامل، با تکثیر نسل، افرادِ دارای ویژگیِ مزیت دار به‌طور فزآینده‌ای در جمعیت رایج می‌شود و باعث می‌شود جمعیت متفاوت از اجداد ایجاد شوند. بنابراین بررسی پیچیدگی روابط تکاملی در ارزیابی تنوع ژنتیکی از اهمیت زیادی برخوردار است و کمک زیادی به اصلاحگران می‌کند (۳۹). از طرفی در کتابخانه *B. napus*، افزایش بیان ژن‌های درگیر در بیوسنتز فلاونوئیدها و فنیل پروپانوئیدها مشاهده شد (این نتایج در جدول ۲ نشان داده نشده است). بنابراین، این احتمال وجود دارد که *HSFA4a* در تنظیم بیان و فعالیت برخی از ژن‌ها مانند فعال‌سازی سیستم آنتی‌اکسیدانی و سایر فاکتورهای پاسخ تنش در تحمل خشک شدگی بذر عمل کند. البته باید این نکته را مدنظر قرار داد که الگوی بیان فضایی و زمانی *HSF* می‌تواند در بافت‌های مختلف گیاه بر پاسخ های مختلف تأثیر بگذارد. این ویژگی‌ها به این معنی است که مسیرهای انتقال سیگنال *HSF* شبکه‌های بسیار اضافه و اختصاصی هستند (۳۶). نتایج این مطالعه کمک می‌کند تا زمینه‌ای برای مطالعه‌های عملکردی ژن‌های *Hsf* در بذرگونه‌های Brassica فراهم شود و درک ما از تنوع عملکردی ژن‌های *Hsf* گیاهی در طی تکامل بهبود یابد ضمن این‌که تلاش زیادی برای شناسایی بسترهای هدف به‌منظور درک بهتر عملکرد *Hsf* در بذور Brassica لازم است. در کتابخانه *B. napus* افزایش بیان ژن *ABI3*[1] نسبت‌به دو کتابخانه دیگر مشاهده شد. ABA بسیاری از فرآیندهای بیولوژیکی از جمله القای بسته شدن روزنه، خواب دانه، مهار رشد ریشه و پاسخ استرس محیطی را کنترل می‌کند. آزمایش‌های بیوشیمیایی و مولکولی نشان داده است که ژن رمزگذار فاکتور رونویسی *ABI3* یکی از مهم‌ترین ژن‌های تنظیم‌کننده در مسیر پیام‌رسانی ABA برای رشد بذر در گیاهان است (۴۰). در آرابیدوپسیس فاکتورهای رونویسی از قبیل *ABI3* که به‌طور اختصاصی در بذر بیان می‌شوند، شناخته شده است که در تجمع SSP و کنترل بیان بسیاری از تنظیم کننده‌های دیگر مسیرهای متابولیکی نقش دارند. Xu و همکاران گزارش دادند که پروتئین *ABI3* با تنظیم مستقیم توسعه پوسته دانه علاوه‌بر تنظیم پروتئین‌های ذخیره‌سازی در تحمل خشک شدن نقش دارد (۴۱). بنابراین می‌توان استنباط نمود، تفاوت در بیان *ABI3* در گونه‌های Brassica ممکن است به تفاوت در ساختار پوسته بذر و یا تجمع پروتئین‌های ذخیره‌سازی مرتبط با خشک شدن بذر ربط داشته باشد. Verdier و همکاران گزارش دادند که تنظیم تجمع ذخیره بذر با تعامل پیچیده هورمون‌ها با فاکتورهای رونویسی همراه است (۴۲). ABA تنظیم‌کننده اصلی بیان ژن در بذور است و با تنظیم‌کننده اصلی *ABI3* تعامل دارد و نشان داده شده است که در *B. napus*، هنگامی که توسط ABA القا شود، سطح کرسیفرین و ناپین بالاتر است (۲۳). پروتئین فسفاتاز *ABI1* که تنظیم‌کننده پاسخ ABA در گیاهان است برای تنظیم بیان ژن‌های ناپین در *B. napus* یافت شد (۴۳).

گروه کارکردی پیام‌رسانی

EST تفسیر شده دیگری که در کتابخانه *B. napus* با سایر کتابخانه‌ها اختلاف معنی‌داری داشت می‌توان به پروتئین کیناز فعال شده با میتوژن *(MAPK*[2]*)* اشاره نمود که مربوط به گروه کارکردی پیام‌رسانی است. فسفوریلاسیون برگشت پذیر توسط کینازهای پروتئینی کاتالیز می‌شود که -γ فسفات را از ATP به باقی‌مانده اسیدهای آمینه پروتئین منتقل می‌کند. فسفوریلاسیون می‌تواند به‌طور چشم‌گیری آنزیم‌ها را فعال یا مهار کند و بر تعامل پروتئین-پروتئین تأثیر بگذارد. از طریق فسفوریلاسیون، پروتئین کینازها می‌توانند سیگنال‌های سلولی را تقویت و گسترش دهند. به‌طور فزآینده‌ای در گیاهان و بذرها، پروتئین کینازهای درگیر در پاسخ‌های هورمونی، دفاعی و استرس محیطی در حال کلون‌سازی و مشخص شدن هستند. با این وجود، گزارش‌های اندکی در مورد تکامل خانواده *MAPK* در گیاهان وجود دارد. به‌عنوان مثال Kalapos و همکاران تکامل *MAPK* را در ۱۳ گونه گیاهی بررسی کردند (۴۴) و تاکنون هیچ گزارشی در مورد تکامل این کینازها در گونه‌های Brassica گزارش نشده است و همین امر لزوم تحقیق در این زمینه را نشان می‌دهد.

[1] Abscisic acid insensitive 3

[2] Mitogen-activated protein kinase

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.22285458.1400.12.45.9.8]

نتیجه‌گیری

تنوع ژنتیکی محدود و عدم وجود اشکال وحشی طبیعی، یک مشکل عمده در پرورش کلزا است. شناخت خوب از دامنه تنوعی که بر یک ویژگی مشخص تأثیر می‌گذارد، درک درستی از مجموعه ژن‌های موجود را فراهم می‌کند و برای بهبود تنوع از طریق انتخاب ضروری است (۴۵). چنین انتخابی از گیاهان بر اساس تکامل واگرا ژنتیکی در بسیاری از محصولات موفقیت آمیز بوده است. از طرفی میزان محتوا و هم‌چنین ترکیب اسیدهای چرب بذر به‌شدت تحت تأثیر اثر متقابل ژنوتیپ در محیط است. بنابراین تلاش‌های اصلاحی زمانی از دقت بالا برخوردار خواهند بود که مطالعه‌های ژنتیکی به‌همراه درک اهمیت اثر متقابل ژنوتیپ در محیط در برنامه‌های طولانی مدت اصلاح گیاهان زراعی با استفاده از آزمایش‌های مزرعه‌ای تکرار شده و در چند محیط انجام شود (۴۶). چنین تلاش‌هایی در نهایت امکان دستکاری ژن‌های خاص در گونه *B. napus* برای مهندسی هدفمند متابولیکی در تجمع محتوا و ترکیب‌های مختلف در جهت مصارف مختلف تغذیه‌ای و صنعتی فراهم می‌کند. این مهندسی هدفمند از یک طرف می‌تواند به گونه‌ای طراحی شود که روغن کلزا با اسید اروسیک بالا برای اهداف صنعتی مانند تولید بیودیزل تولید کند چرا که اسید اروسیک و مشتقات آن از مواد اولیه مهم تجدیدپذیر برای صنعت اولئوشیمی هستند. از طرف دیگر با تولید کلزا دارای ارزش تغذیه‌ای با محتوای اسید لینولنیک و لینولئیک بیش‌تر به حفظ سلامتی انسان کمک کند. علاوه‌بر این، تکنیک‌های اصلاحی ممکن است برای استفاده از تنوع ژنتیکی موجود در ترکیب پروتئین و اصلاح آن به‌سمت کریسفرین بالاتر یا محتوای ناپین بالاتر به‌کار گرفته شود.

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.22285458.1400.12.45.9.8]

منابع

1. Malabat C, Atterby H, Chaudhry Q, Renard M. Guéguen J. Genetic variability of rapeseed protein composition. In: the 11th international rapeseed conference, Kopenhagen, pp 205-208; 2003.

2. Agriculture Jahad Organization, Statistics-Crop-Products, 2018; Https://amar.maj.ir

3. Lee KR, In Sohn S, Jung JH, Kim SH, Kim JB. Kim HU. Functional analysis and tissuedifferential expression of four FAD2 genes in amphidiploid B. napus derived from B. rapa and B. oleracea. Gene, 2013; 531(2): 253-262.

4. Wood TE, Takebayashi N, Barker MS, Mayrose I, Greenspoon PB. Rieseberg LH. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. Proc Natl Acad Sc. U.S.A, 2009; 106: 13875-13879.

5. Niu Y, Wu GZ, Ye R, Lin WH, Shi QM, Xue LJ. Xue HW. Global Analysis of Gene Expression Profiles in B. napus Developing Seeds Reveals a Conserved Lipid Metabolism Regulation with A. thaliana. Mol Plant, 2009; 2(5): 1107-1122.

6. Fu SX, Cheng H. Qi C. Microarray analysis of gene expression in seeds of B. napus planted in Nanjing (altitude: 8.9 m), Xining (altitude: 2261.2) and Lhasa (altitude: 3658) with different oilcontent. Mol Biol Rep, 2009; 36(8):2375-86.

7. Heidari Sh, Azizinezhad R, Haghparast R. Investigation on genetic diversity in Triticum turgidum L. var. durum using agro-morphological characters and molecular markers. Indian J Genet, 2017; 77(2): 242-250.

8. Vassilev D, Leunissen J, Atanassov A, Nenov A, Dimov G. Application of bioinformatics in plant breeding. Biotechnol Biotechnol Equip, 2005; 19: 139-152.

9. Heidary P, Maleki Zanjani B, Heidary S. A study of gene expression and functional genomics of wheat, rice, cotton and festuca plants under drought stress by analyzing expressed sequence tags (EST). Modern Genetics Journal, 2012; 7(2 (29)): 129-140.

10. Neerincx P. Leunissen J. Evolution of web service in bioinformatics. Brief Bioinform, 2005; 6: 178-188.

11. Masoudi Nejad A, Tonomura K, Kawashima Sh, Moriya Y, Suzuki M, Itoh M, Kanehisa M, Endo T. Goto S. EGassembler: online bioinformatics service for large-scale processing, clustering and assembling ESTs and genomic DNA fragments. Nucleic Acids Res, 2006; 34:459-462.

12. McGinnis S. Madden TL. BLAST: at the core of a powerful and diverse set of sequence analysis tools. Nucleic Acids Res, 2004; 32:20-25.

13. Romualdi C, Bortoluzzi S, d' Alessi F. Danieli G A. IDEG6: a web tool for detection of differentially expressed genes in multiple tag sampling experiments. Physiol Genomics, 2003; 12(2): 159-162.

14. Bassel GW, Glaab E, Marquez J, Bacardit J. Functional network construction in Arabidopsis using rule-based machine learning on large-scale data sets. Plant Cell, 2011; 23: 3101-3116.

15. Ramšak Ž, Baebler Š, Rotter A, Korbar M, Mozetič I, Usadel B. Gruden K. GoMapMan: integration, consolidation and visualization of plant gene annotations within the MapMan ontology. Nucleic Acids Res, 2014; 42: 167-175.

16. Wallis JG, Watts JL, Browse J. Polyunsaturated fatty acid synthesis: what will they think of next? Trends Biochem Sci, 2002; 27: 467-473.

17. Knutzon DS, Thompson GA, Radke SE, Johnson WB, Knauf VC, Kridl JC. Modification of Brassica seed oil by antisense expression of a stearoyl-acyl carrier protein desaturase gene. Proc Natl Acad Sci U.S.A, 1992; 89: 2624-2628.

18. Schluter PM, Xu S, Gagliardini V, Whittle E, Shanklin J. Grossniklaus U. Stearoyl-acyl carrier protein desaturases are associated with sexually deceptive orchids. Proc Natl Acad Sci U.S.A, 2011; 108 (14) 5696-5701.

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.22285458.1400.12.45.9.8]

19. Town CD, Cheung F, Maiti R, Crabtree J, Haas BJ, Wortman JR, Hine EE, Althoff R, Arbogast TS, Tallon LJ, Vigouroux M, Trick M, Bancroft I. Comparative genomics of Brassica oleracea and Arabidopsis thaliana reveal gene loss, fragmentation, and dispersal after polyploidy. Plant Cell, 2006; 18(6): 1348-59.

20. Sun X, Pang H, Li M, Peng B, Guo H, Yan Q. Hang Y. Evolutionary Pattern of the FAE1 Gene in Brassicaceae and Its Correlation with the Erucic Acid Trait. PLoS ONE, 2013; 8(12): e83535.

21. Michaelson LV, Napier JA, Molino D. Faure JD. Plant sphingolipids: Their importance in cellular organization and adaption. Biochim. Biophys. Acta Mol Cell Biol Lipids, 2016; 1861(9): 1329-1335.

22. Xue Y, Chen B, Wang R, Win AN, Li J, Chai Y. Genome-Wide Survey and Characterization of Fatty Acid Desaturase Gene Family in Brassica napus and Its Parental Species. Appl Biochem Biotechnol, 2018;184(2): 582-598.

23. Delisle AJ, Crouch ML. Seed storage protein transcription and messenger-RNA levels in B. napus during development and in response to exogenous abscisic-acid. Plant Physiol, 1989; 91: 617-623.

24. Wanasundara JPD. Proteins of Braciceae oilseeds and their potential as a plant protein source. Crit Rev Food Sci Nutr, 2011; 51: 635-677.

25. Polya GM. Protein and non-protein protease inhibitors from plants. Stud Nat Pro. Chem, 2003.29: 567-641.

26. Cameron KD, Teece MA, Smart LB. Increased accumulation of cuticular wax and expression of lipid transfer protein in response to periodic events in leaves of tree tobacco. Plant Physiol, 2006; 140: 176-183.

27. Liang Y, Xiong Z, Zheng J. Genome-wide identification, structural analysis and new insights into late embryogenesis abundant (LEA) gene family formation pattern in B. napus. Sci Rep, 2016; 6: 24265.

28. Servet C. Proline dehydrogenase: a key enzyme in controlling cellular homeostasis. Front Biosci, 2012; 17(1), 607.

29. Faës P, Deleu C, Aïnouche A, Le Cahérec F, Montes E, Clouet V, Gouraud AM, Albert B, Orsel M, Lassalle G, Leport L, Bouchereau A, Niogret MF. Molecular evolution and transcriptional regulation of the oilseed rape proline dehydrogenase genes suggest distinct roles of proline catabolism during development. Planta, 2015; 241(2): 403-19.

30. Karmann J, Müller B, Hammes UZ. The long and winding road: transport pathways for amino acids in Arabidopsis seeds. Plant Reprod, 2018; 31: 253-61.

31. Zhou T, Yue C, Huang J. Genome-wide identification of the amino acid permease genes and molecular characterization of their transcriptional responses to various nutrient stresses in allotetraploid rapeseed. BMC Plant Biol, 2020; 20, 15.

32. Perchlik M, Tegeder M. Improving plant nitrogen use efficiency through alteration of amino acid transport processes. Plant Physiol, 2018. 175: 235-47.

33. Schmidt R, Stransky H, Koch W. The amino acid permease AAP8 is important for early seed development in Arabidopsis thaliana. Planta, 2007; 226(4): 805-813.

34. Wang X, Huang W, Liu J, Yang Z, Huang, B. Molecular regulation and physiological functions of a novel FaHsfA2c cloned from tall fescue conferring plant tolerance to heat stress. Plant Biotechnol, 2017; 15: 237-248.

35. Baniwal SK, Chan KY, Scharf KD, Nover L. Role of heat stress transcription factor HsfA5 as specific repressor of HsfA4. J Biol Chem, 2007; 282: 3605-3613.

36. Almoguera C, Personat JM, Prieto-Dapena P, Jordano J. Heat shock TF involved in seed desiccation tolerance retard vegetative senescence in transgenic tobacco. Planta, 2015; 242: 461-475.

37. Prieto-Dapena P, Castaño R, Almoguera C, Jordano J. The ectopic overexpression of a seed-specific transcription factor, HaHSFA9, confers tolerance to severe dehydration in vegetative organs. PlantJ, 2008; 54 (6): 104-1014.

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.22285458.1400.12.45.9.8]

38. Lohani N, Golicz A, Singh M, Bhalla P. Genome-wide analysis of the Hsf gene family in B. oleracea and a comparative analysis of the Hsf gene family in B. rapa and B. napus. Funct Integr Genomics, 2019; 19(3): 515-531.

39. Heidari Sh, Azizinezhad R, Haghparast R, Heidari P. Evaluation of the association among yield and contributing characters through path coefficient analysis in advanced lines of durum wheat under diverse conditions. J Anim Plant Sci, 2019; 29(5): 1325-1335.

40. Nambara E, Marion-Poll A. ABA biosynthesis and catabolism. Annu Rev Plant Biol, 2005; 56: 165-185.

41. Xu P, Cai W. Function of Brassica napus BnABI3 in Arabidopsis gs1, an Allele of AtABI3, in Seed Development and Stress Response. Frontiers in Plant Sci, 2019; 10: 67.

42. Verdier J, Thompson RD. Transcriptional regulation of storage protein synthesis during dicotyledon seed filling. Plant Cell Physiol, 2008; 49: 1263-1271.

43. Ezcurra I, Wycliffe P, Nehlin L, Ellerstrom M, Rask L. Transactivation of the B. napus napin promoter by ABI3 requires interaction of the conserved B2 and B3 domains of ABI3 with different ciselements: B2 mediates activation through an ABRE, whereas B3 interacts with an RY/G-box. Plant J, 2000; 24:57-66.

44. Kalapos B, Hlavová M, Nádai TV. Early Evolution of the Mitogen-Activated Protein Kinase Family in the Plant Kingdom. Sci Rep, 2019; 9, 409.

45. Heidari Sh, Heidari P, Azizinezhad R, Etminan A, Khosroshahli M. Assessment of genetic variability, heritability and genetic advance for agro-morphological and some in-vitro related-traits in durum wheat. Bulg J Agric Sci, 2020; 26(1): 120-127.

46. Heidari SH, Azizinezhad R, Haghparast R. Yield stability analysis in advanced durum wheat genotypes by using AMMI and GGE biplot models under diverse environment. Indian J Genet, 2016; 76(3): 274-283.

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.22285458.1400.12.45.9.8]