

PHÂN TÍCH TÍNH ĐẶC THÙ TRONG CẤU TRÚC CỦA TIỂU PHẦN NUCLEAR FACTOR-YA Ở CÂY HỌ ĐẬU

Chu Đức Hà^{1*}, Trần Thị Thu Thủy^{1,2}, Phạm Phương Thu²,
Phạm Thị Lý Thu¹, Phạm Thị Xuân³, La Việt Hồng²

¹*Viện Di truyền Nông nghiệp, Viện Khoa học Nông nghiệp Việt Nam,*

²*Khoa Sinh - Kỹ thuật nông nghiệp, Đại học Sư phạm Hà Nội 2,*

³*Viện Khoa học Nông nghiệp Việt Nam*

TÓM TẮT

Trong nghiên cứu này, tiểu phần NF-YA đã được phân tích ở 6 loài cây họ Đậu, bao gồm đậu tương (*Glycine max*), đậu gà (*Cicer arietinum*), đậu cô ve (*Phaseolus vulgaris*), cỏ linh lăng (*Medicago truncatula*), lạc (*Arachis hypogaea*) và đậu xanh (*Vigna radiata*). Kết quả đã xác định được 7 và 8 gen mã hóa NF-YA ở lạc và đậu xanh. Với những dữ liệu trước đây, có thể thấy rằng họ NF-YA ở các cây họ Đậu là họ đa gen với số lượng gen thành viên đa dạng. Các gen NF-YA ở cây họ Đậu có chứa từ 4 - 7 exon, đa số các gen đều được cấu trúc bởi 5 exon và 4 intron. Tiếp theo, các NF-YA ở cây họ Đậu có kích thước khá đa dạng, chủ yếu > 300 axit amin và có tính bazơ. Kết quả phân tích tương quan trên cây phân loại cho thấy, vai trò của các gen NF-YA thuộc nhánh i của phân nhóm 1a.1 và phân nhóm 1b có thể liên quan đến sự phát triển nốt sần, trong khi các gen còn lại ở nhánh ii của phân nhóm 1a.1, phân nhóm 1a.2 và phân nhóm 2a có thể tham gia vào quá trình quang hợp ở các cơ quan trên mặt đất như thân, hạt, lá và hoa. Nghiên cứu này nhằm cung cấp những dẫn liệu quan trọng định hướng cho các phân tích chức năng gen tiếp theo.

Từ khóa: Tin sinh học; Nuclear factor-YA; cấu trúc; họ Đậu; cây phân loại

Ngày nhận bài: 10/4/2019; Ngày hoàn thiện: 02/5/2019; Ngày đăng: 16/6/2019

ANALYSIS OF THE CONSERVED STRUCTURE OF NUCLEAR FACTOR-YA SUBUNITS IN LEGUMES

Chu Duc Ha^{1*}, Tran Thi Thu Thuy^{1,2}, Pham Phuong Thu²,
Pham Thi Ly Thu¹, Pham Thi Xuan³, La Viet Hong²

¹*Agricultural Genetics Institute, Vietnam Academy of Agricultural Sciences*

²*Faculty of Biology - Agricultural technology, Hanoi Pedagogical University 2*

³*Vietnam Academy of Agricultural Sciences*

ABSTRACT

In this study, NF-YA subunits have been analyzed in 6 legumes species, including soybean (*Glycine max*), chickpea (*Cicer arietinum*), common bean (*Phaseolus vulgaris*), barrel clover (*Medicago truncatula*), peanut (*Arachis hypogaea*) and mung bean (*Vigna radiata*). As a result, a total of 7 and 8 genes encoding NF-YA has been identified in peanut and mung bean, respectively. Based on the previous data, we confirmed that the NF-YA gene family in Legumes is a multiple family with the various members. NF-YA genes in Legumes contained from 4 to 7 exons, with the majority was formed by 5 exons and 4 introns. Next, the lengths of most of the NF-YAs in legumes are more than 300 amino acids and basic. Our phylogeny analysis showed that the function of NF-YA genes in the branch i of subgroup 1a.1 and 1b might be related to the nodule development, while the remaining genes in the branch ii of subgroup 1a.1, 1a.2 and 2a could act in the photosynthetic organs, such as stem, seed, leaf and flower. Taken together, our results could provide an important understanding in order to orientate the further functional characterization of NF-YA genes.

Keywords: Bioinformatics; Nuclear factor-YA; structure; legumes; phylogenetic tree

Received: 10/4/2019; Revised: 02/5/2019; Published: 16/6/2019

* Corresponding author. Email: hachu_amser@yahoo.com

1. Giới thiệu

Họ Đậu (Fabaceae) là một trong những nhóm có ý nghĩa quan trọng trong sản xuất nông nghiệp hiện nay. Các cây họ Đậu được sử dụng phổ biến như nguồn thực phẩm giàu dinh dưỡng, nguyên liệu chế biến thức ăn gia súc, nhiên liệu sinh học và cải tạo đất [1], [2]. Vì thế, đây được xem là những đối tượng được quan tâm nghiên cứu nhiều nhằm hướng đến sản xuất nông nghiệp bền vững, thân thiện với môi trường. Tuy nhiên, các quá trình sinh lý diễn ra trong các cây họ Đậu đến nay vẫn chưa được ghi nhận một cách đầy đủ.

Về bản chất, sự biểu hiện của các gen tham gia vào phản ứng sinh lý nội bào luôn chịu sự điều hòa của các nhóm protein điều hòa, đặc biệt là các họ nhân tố phiên mã (TF). Trong đó, Nuclear factor-Y (NF-Y), được cấu tạo từ ba tiểu phần NF-YA, NF-YB và NF-YC, là họ TF phổ biến nhất, có mặt ở tất cả các loài thực vật trong sinh giới [3]. Điều đáng chú ý là tiểu phần NF-YA được đặc trưng bởi hai vùng bảo thủ riêng biệt với nhiệm vụ tương tác với NF-YB/NF-YC ('NF-YB/NF-YC interaction' domain) và bám trên ADN ('DNA binding' domain), gọi chung là CBFB_NFYA (Pfam, PF02045) [3]. Đến nay, tiểu phần NF-YA đã được tìm hiểu trên nhiều loài thực vật quan trọng, có thể kể đến như lúa gạo (*Oryza sativa*) [4], lúa mì (*Triticum aestivum*) [5], ngô (*Zea mays*) [6] và một số cây họ Đậu (Fabaceae), bao gồm đậu tương (*Glycine max*) [7], đậu gà (*Cicer arietinum*) [8], đậu cô ve (*Phaseolus vulgaris*) [9] và cỏ linh lăng (*Medicago truncatula*) [3].

Trong nghiên cứu này, tiểu phần NF-YA tiếp tục được xác định trên cây lạc (*Arachis hypogaea*) và đậu xanh (*Vigna radiata*). Đồng thời, dữ liệu về NF-YA trên *G. max*, *C. arietinum*, *M. truncatula* và *P. vulgaris* được khai thác để xác định các đặc tính cơ bản, từ đó đưa ra những đặc thù trong cấu trúc của tiểu phần NF-YA ở họ Đậu nói chung.

2. Phương pháp nghiên cứu

2.1. Dữ liệu nghiên cứu

Hệ gen và hệ protein của *A. hypogaea* và *V. radiata* trên Phytozome [4].

Dữ liệu của họ NF-YA ở *G. max* [7], *C. arietinum* [8], *P. vulgaris* [9] và *M. truncatula* [3] được thu thập trong những nghiên cứu gần đây.

2.2. Phương pháp nghiên cứu

2.2.1. Phương pháp xác định tiểu phần NF-YA ở lạc và đậu xanh

Vùng bảo thủ PF02045 [3] được sử dụng để truy vấn BlastP vào hệ protein của *A. hypogaea* và *V. radiata* trên Phytozome [10]. Các ứng viên được chú giải trên hệ gen tương ứng của hai loài để rà soát và định danh đầy đủ gen mã hóa NF-YA.

2.2.2. Phương pháp phân tích đặc tính của tiểu phần NF-YA ở các cây họ Đậu

Trình tự amino acid (aa) của GmNF-YA [7], CaNF-YA [8], PvNF-YA [9] và MtNF-YA [3], cùng với AhNF-YA và VrNF-YA được phân tích các đặc tính cơ bản trên ExPaSY Protparam [11].

2.2.3. Phương pháp xác định cấu trúc gen mã hóa NF-YA ở các cây họ Đậu

Trình tự vùng mã hóa (CDS) và vùng gen (gDNA) (.fasta) của các gen GmNF-YA [7], CaNF-YA [8], PvNF-YA [9] và MtNF-YA [3], cùng với AhNF-YA và VrNF-YA được sử dụng để khai thác cấu trúc exon/intron trên GSDS [12].

2.2.4. Phương pháp xây dựng cây phân loại cho NF-YA ở các cây họ Đậu

Trình tự aa của GmNF-YA [7], CaNF-YA [8], PvNF-YA [9], MtNF-YA [3], AhNF-YA và VrNF-YA được sử dụng để thiết lập cây phân loại theo phương pháp Neighbor-Joining trên MEGA [13] với giá trị bootstrap là 1000.

3. Kết quả và bàn luận

3.1. Xác định tiểu phần NF-YA ở cây lạc và đậu xanh

Để xác định NF-YA ở *A. hypogaea* và *V. radiata*, toàn bộ các protein có vùng bảo thủ PF02045 [3] được sàng lọc bằng thuật toán BlastP trên hệ protein của loài tương ứng. Kết quả đã xác định được 7 và 8 protein ứng viên

cho họ NF-YA ở *A. hypogaea* và *V. radiata* (Bảng 1). Thông tin của 2 họ NF-YA lần lượt được xác định và mô tả trong Bảng 1.

Trước đó, tiểu phân NF-YA đã được xác định ở một số loài cây trồng quan trọng [5-7], trong đó có các cây họ Đậu [3, 8-9] (Bảng 2). Cụ thể, 11 thành viên trong họ *OsNF-YA* đã được xác định ở *O. sativa* [4] (Bảng 2). Họ gen mã hóa NF-YA cũng được phân tích trên *T. aestivum* (10 thành viên) [5] và *Z. mays* (14 thành viên) [6]. Trong khi đó, số lượng gen mã hóa NF-YA ở các cây họ Đậu tương đối giống nhau, khoảng 7÷8 thành viên, ngoại trừ ở *G. max* (21 gen) [7] (Bảng 2).

Bên cạnh đó, các gen NF-YA được xác định không phụ thuộc vào số lượng nhiễm sắc thể và kích thước hệ gen của loài. Ví dụ như ở *G. max*, 21 gen NF-YA được tìm thấy trong hệ gen của loài (~984 Mb) [7], trong khi chỉ có 10 thành viên của họ gen mã hóa NF-YA được xác định trong hệ gen của *T. aestivum* (~16000 Mb) [5] (Bảng 2). Có thể thấy rằng, số lượng gen mã hóa NF-YA ở mỗi loài thực vật không có quan hệ tuyến tính với tính chất của hệ gen của loài.

3.2. Xây dựng cây phân loại và phân tích đặc tính của NF-YA ở các cây họ Đậu

Để đánh giá mối tương quan và mức độ gần gũi của các NF-YA, cấu trúc gen, đặc tính protein và mức độ biểu hiện đặc thù trong các mô được phân tích dựa trên sự sắp xếp của NF-YA theo cây phân loại. Đầu tiên, cây phân loại Neighbor-Joining được thiết lập dựa trên trình tự protein của họ NF-YA ở sáu cây họ Đậu. Kết quả cho thấy 61 thành viên thuộc sáu họ NF-YA được chia thành hai nhánh chính, nhóm 1 gồm ba phân nhóm 1a.1, 1a.2 và 1b, nhóm 2 gồm hai phân nhóm 2a và 2b (Hình 1).

Tiếp theo, cấu trúc của các họ gen NF-YA ở cây họ Đậu được tìm hiểu và sắp xếp dựa theo thứ tự trên cây phân loại Neighbor-Joining. Trong đó, cấu trúc gen của *CaNF-YA* và *PvNF-YA* được khai thác trong nghiên cứu trước đây [8, 9], trong khi CDS và gDNA của

AhNF-YA, *VrNF-YA*, *GmNF-YA* và *MtNF-YA* được sử dụng để truy vấn trên GSDS nhằm phân tích trật tự exon/intron. Có thể thấy rằng, các gen nằm cùng nhánh trong một phân nhóm thường có kích thước và cấu trúc exon/intron tương tự nhau (Hình 1). Hầu hết các gen NF-YA đều có 5 exon (44 gen), 13 gen có cấu trúc 4 exon/3 intron và bốn gen có 7 và 6 exon (Hình 1).

Dựa trên trình tự aa sẵn có, đặc tính của NF-YA đã được phân tích và phân nhóm theo cây phân loại. Phân nhóm 1a.1 có sự tương đồng về đặc tính protein trong các nhánh. Cụ thể, hầu hết NF-YA trong phân nhóm 1a.1 (14 thành viên) có kích thước > 300 aa. Các NF-YA có giá trị điểm đẳng điện dao động từ bazơ (tập trung trong nhánh i) đến axit (tập trung trong nhánh ii) (Hình 1, Bảng 3). Các thành viên trong phân nhóm 1a.2 (9 NF-YA) có kích thước > 200 aa, ngoại trừ Ahy016660 (136 aa) (Hình 1, Bảng 3). Đa số các thành viên trong nhóm 1b (12 thành viên) đều > 300 aa, tương tự như NF-YA ở nhóm 1a.1, giá trị điểm đẳng điện ở ngưỡng axit (ngoại trừ PvNF-YA9) (Bảng 3, Hình 1). Phân nhóm 2a cho thấy sự tương đồng và bảo thủ cao về kích thước (> 200 aa) và điểm đẳng điện (bazơ) giữa các NF-YA (Bảng 3, Hình 1). Kết quả này cũng được ghi nhận tương tự trong phân nhóm 2b, ngoại trừ bốn NF-YA có kích thước < 300 aa (Bảng 3, Hình 1). Tóm lại, hầu hết các NF-YA ở các cây họ Đậu có kích thước khoảng > 300 aa và có tính bazơ.

Cuối cùng, mức độ biểu hiện của các gen NF-YA được khai thác để dự đoán chức năng của các nhóm phân loại. Trong các gen thuộc nhánh i của phân nhóm 1a.1, *CaNF-YA05* có biểu hiện đặc thù ở rễ [8], *PvNF-YA7* được tăng cường phiên mã ở nốt sần [9], trong khi *GmNF-YA2* và *GmNF-YA20* có đáp ứng tăng ở nốt sần [7] (Hình 1). Tương tự, *PvNF-YA1* và *PvNF-YA9* có biểu hiện đặc thù ở nốt sần trong rễ cây đậu cô ve [9], trong khi biểu hiện của *GmNF-YA1* có đáp ứng tăng ở nốt sần khi xử lý với vi khuẩn cố định đạm

Bradyrhizobium japonicum (Hình 1). Mặt khác, nhánh ii của phân nhóm 1a.1, phân nhóm 1a.2 và phân nhóm 2a chứa các gen NF-YA ở *G. max*, *P. vulgaris* và *M. truncatula* có đáp ứng phiên mã ở các cơ quan quang hợp trên mặt đất như thân, hạt, lá và hoa (Hình 1). Như vậy, các gen nằm cùng một phân nhánh có cấu trúc tương tự nhau, sản

phẩm của gen (protein) có đặc tính giống nhau, gợi ý rằng các gen này có thể chia sẻ cùng chức năng. Kết quả này đã đặt ra những dự đoán về chức năng của các gen mã hóa NF-YA ở các cây họ Đậu liên quan đến quá trình phát triển nốt sần hoặc bộ phận khác trên cây.

Bảng 1. Thông tin về họ gen mã hóa tiểu phần NF-YA ở cây lạc và đậu xanh

STT	Loài	Mã gen	Mã protein	Mã locus
1	<i>A. hypogaea</i>	Ahy001549	XP_025630903	LOC112723675
2		Ahy002194	XP_025638053	LOC112733343
3		Ahy009687	XP_025690366	LOC112791664
4		Ahy010248	XP_025624296	LOC112716579
5		Ahy015859	XP_025613723	LOC112706567
6		Ahy016660	XP_025694280	LOC112796164
7		Ahy022042	XP_025615360	LOC112707688
8	<i>V. radiata</i>	Vradi02g14460	XP_014493349	LOC106755674
9		Vradi03g05190	XP_014494812	LOC106756762
10		Vradi05g21240	XP_022637188	LOC106761897
11		Vradi06g00750	XP_014505025	LOC106765051
12		Vradi07g19460	XP_022639449	LOC106769072
13		Vradi08g01210	XP_014511333	LOC106770029
14		Vradi09g02290	XP_014516040	LOC106773801
15		Vradi10g03110	XP_014518788	LOC106776012

Bảng 2. Họ NF-YA ở một số loài cây trồng

STT	Tên loài	Tên khoa học	NF-YA	NST	Hệ gen (Mb)	Nguồn
1	Lúa gạo	<i>O. sativa</i>	11	12	373	[4]
2	Lúa mì	<i>T. aestivum</i>	10	21	16000	[5]
3	Ngô	<i>Z. mays</i>	14	10	2103	[6]
4	Đậu tương	<i>G. max</i>	21	20	984	[7]
5	Cỏ linh lăng	<i>M. truncatula</i>	8	8	419	[3]
6	Đậu cô ve	<i>P. vulgaris</i>	9	11	535	[9]
7	Đậu gà	<i>C. arietinum</i>	8	8	530	[8]
8	Lạc	<i>A. hypogaea</i>	7	20	2545	
9	Đậu xanh	<i>V. radiata</i>	8	11	459	

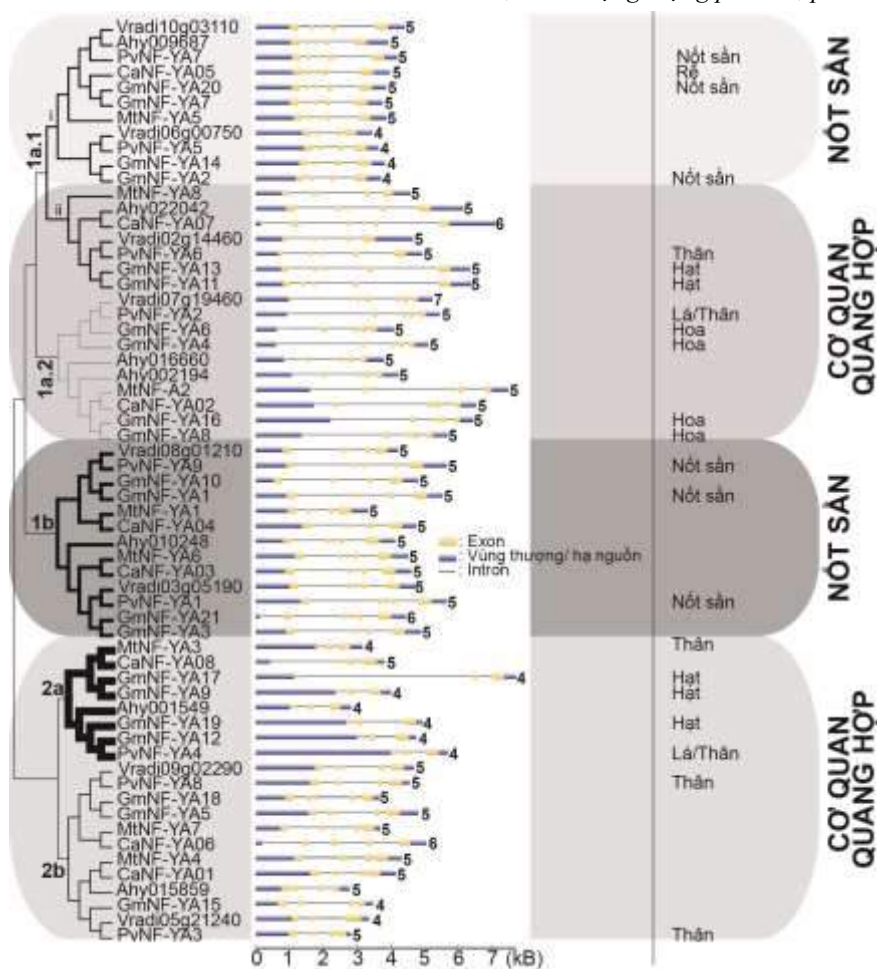
Ghi chú: NST - Nhiễm sắc thể, Mb - Megabyte

Bảng 3. Đặc tính của các NF-YA ở sáu loài cây họ Đậu

Nhóm	NF-YA	aa	mW	pI	Nhóm	NF-YA	aa	mW	pI
1a.1	Vradi10g03110	338	37,04	6,12	1b (tiếp)	GmNF-YA1	330	36,39	9,18
	Ahy009687	339	36,81	6,40		MtNF-YA1	332	36,39	8,57
	PvNF-YA7	338	37,02	6,01		Ahy010248	327	35,73	8,91
	CaNF-YA05	337	36,54	6,22		CaNF-YA03	333	36,16	9,43
	GmNF-YA20	338	37,08	6,43		MtNF-YA6	333	36,15	9,41
	GmNF-YA7	336	37,06	6,11		CaNF-YA04	335	36,84	9,17
	MtNF-YA5	329	35,83	6,10		Vradi03g05190	360	39,47	9,60
	Vradi06g00750	209	23,20	9,51		PvNF-YA1	330	36,11	9,23
	PvNF-YA5	304	33,69	8,38		GmNF-YA21	346	37,91	9,16
	GmNF-YA14	307	33,89	6,84		GmNF-YA3	328	35,90	8,89
2a	GmNF-YA2	307	34,10	6,87	2a	MtNF-YA3	235	25,97	9,56
	MtNF-YA8	294	32,99	9,35		CaNF-YA08	244	26,93	9,86

	Ahy022042	376	41,85	8,96	GmNF-YA17	228	25,19	9,26
	CaNF-YA07	332	37,40	9,41	GmNF-YA9	228	25,22	9,59
	Vradi02g14460	289	32,58	9,15	Ahy001549	256	27,90	9,71
	PvNF-YA6	291	32,90	9,30	GmNF-YA19	213	22,99	9,40
	GmNF-YA13	304	34,01	9,03	GmNF-YA12	233	25,32	9,98
	GmNF-YA11	303	34,06	9,50	PvNF-YA4	235	25,80	9,71
1a.2	Vradi07g19460	229	25,50	7,79	MtNF-YA7	318	34,79	8,70
	PvNF-YA2	206	22,90	6,75	MtNF-YA4	347	38,76	8,49
	GmNF-YA6	206	23,03	6,70	Vradi09g02290	351	38,41	9,41
	GmNF-YA4	217	24,27	8,91	Vradi05g21240	278	31,45	9,47
	Ahy016660	136	15,32	9,72	Ahy015859	279	30,68	9,27
	Ahy002194	206	22,75	6,15	GmNF-YA18	319	35,34	9,10
	MtNF-YA2	207	22,90	6,79	GmNF-YA15	272	30,59	8,90
	CaNF-YA02	206	22,76	6,79	GmNF-YA5	348	37,68	8,86
	GmNF-YA16	205	22,87	6,71	PvNF-YA8	348	38,07	9,59
	GmNF-YA8	219	24,48	5,73	PvNF-YA3	294	32,85	8,89
1b	Vradi08g01210	293	32,47	9,73	CaNF-YA01	339	37,64	8,45
	PvNF-YA9	315	33,99	6,49	CaNF-YA06	313	34,32	8,70
	GmNF-YA10	327	36,29	9,34				

Ghi chú: aa - axit amin, mW - trọng lượng phân tử, pI - điểm đẳng điện



Hình 1. Cấu trúc của họ gen mã hóa tiểu phần NF-YA ở các cây họ Đậu

4. Kết luận

Đã xác định được họ gen mã hóa tiểu phần NF-YA ở lạc và đậu xanh gồm 7 và 8 thành viên. Họ gen mã hóa NF-YA ở cây họ Đậu là họ đa gen với số lượng gen thành viên không phụ thuộc vào hệ gen của từng loài.

Họ NF-YA ở các cây họ Đậu có thể được chia thành hai nhóm chính gồm 5 phân nhóm phụ. Trong đó, cấu trúc phổ biến nhất của các gen NF-YA chứa 5 exon/4 intron. Hầu hết các NF-YA ở cây họ Đậu có kích thước > 300 axit amin và có tính bazơ. Dựa trên dữ liệu biểu hiện của một số gen NF-YA đã biết, vai trò của các nhóm gen NF-YA được dự đoán có thể tham gia vào quá trình phát triển nột sản hoặc bộ phận khác trên cây họ Đậu.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

- [1]. M. Aslam, I. A. Mahmood, M. B. Peoples, G. D. Schwenke, D. F. Herridge, "Contribution of chickpea nitrogen fixation to increased wheat production and soil organic fertility in rain-fed cropping", *Biol. Fertil Soils*, Vol. 38, No. 1, pp. 59-64, 2003.
- [2]. P. M. Gresshoff, S. Hayashi, B. Biswas, S. Mirzaei, A. Indrasumunar, D. Reid, S. Samuel, A. Tollenaere, B. van Hameren, A. Hastwell, P. Scott, B. J. Ferguson, "The value of biodiversity in legume symbiotic nitrogen fixation and nodulation for biofuel and food production", *J. Plant Physiol*, Vol. 172, pp. 128-136, 2015.
- [3]. T. Laloum, S. De Mita, P. Gamas, M. Baudin, A. Niebel, "CCAAT-box binding transcription factors in plants: Y so many?", *Trends Plant Sci.*, Vol. 18, No. 3, pp. 157-166, 2013.
- [4]. W. Yang, Z. Lu, Y. Xiong, J. Yao, "Genome-wide identification and co-expression network analysis of the OsNF-Y gene family in rice", *Crop J.*, Vol. 5, No. 1, pp. 21-31, 2017.
- [5]. T. J. Stephenson, C. L. McIntyre, C. Collet, G. P. Xue, "Genome-wide identification and expression analysis of the NF-Y family of transcription factors in *Triticum aestivum*", *Plant Mol. Biol.*, Vol. 65, No. 1-2, pp. 77-92, 2007.
- [7]. Z. Zhang, X. Li, C. Zhang, H. Zou, Z. Wu, "Isolation, structural analysis, and expression characteristics of the maize *Nuclear factor Y* gene families", *Biochem Biophys Res. Commun.*, Vol. 478, No. 2, pp. 752-758, 2016.
- [8]. T. N. Quach, H. T. Nguyen, B. Valliyodan, T. Joshi, D. Xu, H. T. Nguyen, "Genome-wide expression analysis of soybean NF-Y genes reveals potential function in development and drought response", *Mol Genet Genomics*, Vol. 290, No. 3, pp. 1095-1115, 2015.
- [9]. H. D. Chu, K. H. Nguyen, Y. Watanabe, D. T. Le, T. L. T. Pham, K. Mochida, L. P. Tran, "Identification, structural characterization and gene expression analysis of members of the nuclear factor-Y family in chickpea (*Cicer arietinum* L.) under dehydration and abscisic acid treatments", *Int. J. Mol. Sci.*, Vol. 19, No. 11, pp. E3290, 2018.
- [10]. C. Ripodas, M. Castaingts, J. Clua, F. Blanco, M. E. Zanetti, "Annotation, phylogeny and expression analysis of the nuclear factor Y gene families in common bean (*Phaseolus vulgaris*)", *Front Plant Sci.*, Vol. 5, No. 761, pp. 1-13, 2014.
- [11]. D. M. Goodstein, S. Shu, R. Howson, R. Neupane, R. D. Hayes, J. Fazo, T. Mitros, W. Dirks, U. Hellsten, N. Putnam, D. S. Rokhsar, "Phytozome: A comparative platform for green plant genomics", *Nucleic Acids Res.*, Vol. 40, (Database issue), pp. D1178-D1186, 2012.
- [12]. E. Gasteiger, A. Gattiker, C. Hoogland, I. Ivanyi, R. D. Appel, A. Bairoch, "ExPASy: The proteomics server for in-depth protein knowledge and analysis", *Nucleic Acids Res.*, Vol. 31, No. 13, pp. 3784-3788, 2003.
- [13]. B. Hu, J. Jin, A. Y. Guo, H. Zhang, J. Luo, G. Gao, "GSDS 2.0: An upgraded gene feature visualization server", *Bioinformatics*, Vol. 31, No. 8, pp. 1296-1297, 2015.
- [14]. S. Kumar, G. Stecher, K. Tamura, "MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets", *Mol. Biol. Evol.*, Vol. 33, No. 7, pp. 1870-1874, 2016.