

Cloning and expression analysis of the solasonine glycosyltransferase (*SGT1*) gene in *Solanum nigrum* under methyl jasmonate treatment

N. kalati-Farimani¹, S. Fabriki-Ourang^{2*} and J. Ahmadi³

1- M.Sc. Graduated, Dept. Genetics and Plant Breeding, Imam Khomeini International University, Qazvin, I.R. Iran.

2*- Corresponding author, Assoc. Prof., Dept. Genetics and Plant Breeding, Faculty of Agriculture & Natural Resources, Imam Khomeini International University, Qazvin, I.R. Iran. Email: ourang@eng.ikiu.ac.ir

3- Prof. Dept. of Genetics and Plant Breeding, Faculty of Agriculture & Natural Resources, Imam Khomeini International University, Qazvin, I.R. Iran.

Received: 14/02/2026

Revised: 03/03/2026

Accepted: 17/03/2026

Abstract

Background and Objectives: Black nightshade (*Solanum nigrum* L.), a medicinal species belonging to the Solanaceae family, has attracted considerable attention because of its production of steroidal glycoalkaloids, particularly solasonine, which exhibits remarkable antitumor, anti-inflammatory, and antimicrobial activities. Solasonine glycosyltransferase (*SGT1*) catalyzes the final step of the solasonine biosynthetic pathway by transferring a glycosyl moiety to the steroidal aglycone solasodine. Despite the biological and pharmaceutical importance of solasonine, limited information is available regarding the *SGT1* coding gene and its expression profile in *S. nigrum*. Therefore, this study aimed to isolate the full-length coding cDNA of the *SGT1* gene and investigate its expression pattern in different plant tissues following methyl jasmonate treatment, a well-known elicitor and key regulator of plant secondary metabolism.

Materials and Methods: To evaluate the effect of methyl jasmonate on *SGT1* gene expression, a completely randomized design with three replications was employed. *Solanum nigrum* seeds were grown under greenhouse conditions, and leaf, immature green fruit, and ripe fruit samples were collected one day after spraying reproductive-stage plants with 100 μ M methyl jasmonate. Based on transcriptomic data retrieved from the NCBI database and sequence analysis using the BLASTn algorithm, a consensus sequence was generated, and gene-specific primers were designed to amplify the coding cDNA of *SGT1*. The amplified PCR product was purified, cloned into the pNovel T/A Lethal Vector, transformed into *Escherichia coli* DH5 α competent cells, and subsequently sequenced. Relative gene expression was quantified using quantitative real-time PCR (qRT-PCR) with gene-specific primers, while the *Elongation factor 1 α* gene served as the internal reference. Relative transcript abundance was calculated using the $2^{-\Delta\Delta C_t}$ method. Statistical analyses, including analysis of variance and Duncan's multiple range test, were performed using MSTAT-C and Microsoft Excel software.

Results: A full-length coding cDNA of the *SGT1* gene, comprising 1,479 base pairs, was successfully isolated and cloned from *S. nigrum*. Protein sequence analysis identified the highly conserved uridine diphosphate glycosyltransferase (UDPGT) signature motif together with the characteristic plant secondary product glycosyltransferase (PSPG) domain located at the C-terminal region. The conserved HCGTNS motif, recognized as a diagnostic sequence of *SGT1* enzymes in the genus *Solanum*, was identified, while substitution of the conserved tryptophan residue with threonine represented a distinctive structural characteristic of *S. nigrum SGT1*.



Phylogenetic analysis demonstrated that the *SGT1* protein of *S. nigrum* clustered most closely with that of *Solanum dulcamara*, indicating a close evolutionary relationship between the two species. Gene expression analysis revealed significant effects of tissue type, methyl jasmonate treatment, and their interaction. Overall, methyl jasmonate significantly enhanced *SGT1* transcript accumulation compared with untreated control plants. The highest expression level (8.76) was detected in methyl jasmonate-treated immature green fruits, representing a 3.7-fold increase relative to the corresponding control, whereas the lowest expression level was observed in ripe fruits. These findings indicate that methyl jasmonate effectively induces *SGT1* expression in all examined tissues, although the magnitude of induction differs among tissues, demonstrating a clear tissue-specific transcriptional response.

Conclusion: The successful isolation and characterization of the *SGT1* gene provides valuable insight into the molecular basis of solasonine biosynthesis in *S. nigrum*. Given the considerable pharmaceutical potential of solasonine, particularly its antitumor properties, the findings of this study provide a valuable foundation for future metabolic engineering and biotechnological strategies aimed at enhancing solasonine production in cell cultures and transgenic plants. Furthermore, elucidating the regulatory effect of methyl jasmonate on *SGT1* expression contributes to a better understanding of secondary metabolite biosynthesis and may facilitate the development of effective approaches for improving the production of valuable bioactive compounds in *S. nigrum*.

Keywords: Methyl jasmonate, Secondary metabolites, *Solanum nigrum*, Solasodine, Steroidal glycoalkaloids.

همسانه‌سازی و بررسی الگوی بیان ژن سولاسونین گلیکوزیل ترانسفراز در گیاه دارویی تاجریزی سیاه (*Solanum nigrum*) تحت تیمار متیل جاسمونات

ندا کلاتی فریمانی^۱، صدیقه فابریکی اورنگ^{۲*} و جعفر احمدی^۳

۱- دانش‌آموخته کارشناسی ارشد، گروه ژنتیک و به‌نژادی گیاهی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه بین‌المللی امام خمینی، قزوین

۲- نویسنده مسئول، دانشیار، گروه ژنتیک و به‌نژادی گیاهی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه بین‌المللی امام خمینی، قزوین

پست الکترونیک: ourang@eng.ikiu.ac.ir

۳- استاد، گروه ژنتیک و به‌نژادی گیاهی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه بین‌المللی امام خمینی، قزوین

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۱۲/۲۸

تاریخ اصلاح نهایی: ۱۴۰۴/۱۲/۱۲

تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۱۱/۲۵

چکیده

سابقه و هدف: تاجریزی سیاه (*Solanum nigrum* L.) از گیاهان دارویی خانواده سولاناسه محسوب می‌شود که به دلیل دارا بودن گلیکوآلکالوئیدهای استروئیدی مانند سولاسونین با خواص ضدتوموری، ضدالتهاب و ضد میکروبی مورد توجه قرار گرفته است. آنزیم سولاسونین گلیکوزیل ترانسفراز (SGT1) با گلیکوزیله کردن آگلیکون استروئیدی سولاسودین در مرحله نهایی بیوسنتز این ترکیب نقش محوری دارد. با توجه به اینکه اطلاعات دقیقی از ژن کدکننده SGT1 و الگوی بیانی آن در این گیاه در دسترس نیست؛ هدف از این پژوهش، جداسازی cDNA کدکننده SGT1 و بررسی الگوی بیانی آن در اندام‌های مختلف گیاه تحت تأثیر الیسیاتور متیل جاسمونات به عنوان یک تنظیم‌کننده کلیدی متابولیسم ثانویه گیاهی بود.

مواد و روش‌ها: آزمایش در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار برای مطالعه اثر متیل جاسمونات بر القاء بیان ژن (SGT1) طراحی و اجرا گردید. کشت بذرهای تاجریزی سیاه در گلخانه انجام شد. نمونه‌های برگ، میوه سبز نارس و میوه رسیده یک روز پس از محلول‌پاشی گیاهان در مرحله زایشی با متیل جاسمونات ($100 \mu\text{M}$) تهیه گردید. با استفاده از داده‌های ترنسکرپتومی پایگاه داده NCBI و ابزار Blastn توالی توافقی شناسایی و جداسازی cDNA کدکننده SGT1 با آغازگرهای اختصاصی طراحی شده انجام شد. قطعه تکثیر شده پس از خالص‌سازی در ناقل pNovel T/A Lethal Vector درج و در باکتری *E. Coli* (DH5a) همسانه‌سازی و توالی‌یابی شد. بررسی بیان نسبی ژن SGT1 با تکنیک qRT-PCR با آغازگرهای اختصاصی و ژن *Elongation factor 1a* انجام شد. داده‌های بیانی با روش $\Delta\Delta\text{Ct}$ تحلیل و تجزیه واریانس و مقایسه میانگین‌ها به روش دانکن با نرم‌افزارهای MSTATC و Excel انجام گردید.

نتایج: توالی cDNA کدکننده آنزیم SGT1 با طول ۱۴۷۹ جفت باز از تاجریزی سیاه جداسازی و همسانه‌سازی شد. تحلیل توالی پروتئینی حکایت از حضور دامین‌های محافظت‌شده اوریدین دی‌فسفات (با طول ۵۱ اسیدآمین) و PSPG (Plant Secondary Product Glycosyltransferase) در انتهای کربوکسیل داشت. موتیف HCGTNS به عنوان توالی مشخصه (Sequence signature) آنزیم‌های SGT1 در جنس *Solanum* گزارش شده است. تحلیل فیلوژنتیکی نشان داد که SGT1 تاجریزی سیاه در مجاورت *S. Dulcamara* قرار دارد که بیانگر نزدیکی تکاملی این دو گونه است. نتایج مطالعه الگوی بیانی نشان‌دهنده اثر معنی‌دار اندام، متیل جاسمونات و اثر متقابل آنها بود، به طوری که میانگین بیان ژن در گیاهان تیمار شده نسبت به شاهد افزایش نشان داد. بالاترین سطح بیان ($8/76$) در میوه‌های سبز تیمار شده مشاهده شد که نسبت به شاهد افزایش $3/7$ برابری داشت، در حالی که کمترین میزان بیان در میوه رسیده مشاهده گردید.

نتایج نشان داد که متیل جاسمونات توانسته بیان ژن *SGT1* را در تمام اندام‌ها القا نماید و پاسخ اندام‌های مختلف به این الیستور یکسان نبود، که نشان‌دهنده پاسخ بافت اختصاصی ژن *SGT1* به متیل جاسمونات است. نتیجه‌گیری: شناسایی ژن *SGT1* در مسیر بیوسنتز سولاسونین، اطلاعات ارزشمندی را برای درک چگونگی تولید این آلکالوئید مهم دارویی فراهم می‌کند. با توجه به خواص ضدتوموری سولاسونین، یافته‌های این پژوهش می‌تواند به عنوان پایه‌ای برای مهندسی متابولیک و توسعه راهبردهای فناوری زیستی برای تولید این ترکیب در سیستم‌های کشت سلولی یا گیاهان تراریخته مورد استفاده قرار گیرد. علاوه بر این، شناخت تأثیر متیل جاسمونات بر تنظیم این ژن، امکان برنامه‌ریزی برای افزایش بازده تولید متابولیت‌های ثانویه را در تاجریزی سیاه فراهم می‌کند.

واژه‌های کلیدی: تاجریزی سیاه، سولاسودین، گلیکوآلکالوئیدهای استروئیدی، متیل جاسمونات، متابولیت‌های ثانویه

مقدمه

متابولیت‌های ثانویه گیاهی در برابر عوامل متعددی مانند باکتری‌ها، قارچ‌ها، ویروس‌ها و نماتدها تولید می‌شوند. همچنین، این متابولیت‌ها در جذب گرده‌افشان‌ها، در تعاملات همزیستی یا رقابتی و سازگاری با تنش‌های محیطی مؤثر هستند. متابولیت‌های ثانویه به سه گروه اصلی ترپنوئیدها، ترکیبات فنولی و آلکالوئیدها تقسیم می‌شوند. این ترکیبات نه تنها از نظر اکولوژیکی اهمیت دارند، بلکه در صنعت و داروسازی نیز ارزشمند می‌باشند (Wink, 2010). آلکالوئیدهای گیاهی یکی از بزرگ‌ترین و متنوع‌ترین متابولیت‌های ثانویه محسوب می‌شوند که از تعداد زیادی ترکیب شیمیایی با فعالیت‌های زیستی متنوع تشکیل شده‌اند. در بسیاری از گیاهان، آلکالوئیدها به شکل گلیکوزید ذخیره می‌شوند که در این حالت به گلیکوآلکالوئیدها (Glycoalkaloids; GAs) تبدیل می‌شوند. فرایند گلیکوزیله شدن، حلالیت و پایداری ترکیب را افزایش می‌دهد و سمیت آن را برای بافت گیاهی کاهش می‌دهد و امکان ذخیره گلیکوآلکالوئیدها را بدون سمیت برای گیاه فراهم می‌نماید (Ostreikova et al., 2022). گلیکوآلکالوئیدهای استروئیدی (Steroidal Glyco-Alcaloid; SGAs)، به گلیکوآلکالوئیدهای خانواده سولاناسه اشاره دارد که با آگلیکون‌های استروئیدی نیتروژنی و بقایای گلیکوزیدی تعریف می‌شوند. این آلکالوئیدها توسط گیاهان اصلی خانواده سولاناسه مانند سیب‌زمینی (*Solanum tuberosum*),

گوجه‌فرنگی (*S. lycopersicum*) و بادمجان (*S. melongena*) تولید می‌شوند و در اندام‌های مختلف این گیاهان تجمع می‌یابند که نقش اساسی در مقاومت گیاه به تنش‌های غیرزیستی، دفاع در برابر پاتوژن‌ها و تعاملات گیاه با محیط دارند (Sonawane et al., 2020). گلیکوآلکالوئیدهای استروئیدی سموم طبیعی برای حیوانات و انسان‌ها به شمار می‌روند؛ با وجود این، با توجه به مقدار مصرف می‌توانند اثرهای مفیدی مانند ضدالتهاب، ضد میکروب، ضددرد، ضدکلسترول و تب‌بری داشته باشند. همچنین، در تنظیم رشد و توسعه گیاه و تعاملات آن با محیط نقش دارند، به همین دلیل، به عنوان منابع بالقوه برای تولید داروهای طبیعی با منبع گیاهی مورد توجه قرار گرفته‌اند (Ostreikova et al., 2022).

تاجریزی سیاه (*S. nigrum* L.) از گیاهان این خانواده محسوب می‌شود که از زمان‌های قدیم به شکل‌های مختلف به عنوان داروی گیاهی استفاده می‌شود. این گیاه اغلب برای درمان بیماری‌های عفونی کاربرد دارد و نه تنها خواص دارویی مفیدی دارد، بلکه می‌تواند عوارض جانبی برخی داروها را کاهش دهد. از ویژگی‌های ارزشمند این گیاه، اثرهای ضد تومور آن می‌باشد که چشم‌اندازهای امیدوارکننده‌ای برای توسعه بیشتر کاربرد این گیاه به همراه دارد (Zhang et al., 2023). ترکیبات شیمیایی زیادی از تاجریزی سیاه گزارش شده است که آلکالوئیدهای استروئیدی، ساپونین‌های استروئیدی، گلیکوپروتئین‌ها،

(۱۹۹۷) یک آنزیم گلیکوزیل ترانسفراز اختصاصی را در مسیر بیوسنتزی گلیکوآلکالوئیدهای استروئیدی در سیب زمینی شناسایی کردند. این آنزیم که به نام SGT1 شناخته می‌شود، در سیب زمینی شناسایی، همسانه سازی و فعالیت آن مورد بررسی قرار گرفت. نتایج نشان داد که SGT نقش کلیدی در بیوسنتز SGAs دارد و با کاتالیز گلیکوزیلایسون سولانیدین، تولید گلیکوآلکالوئیدهای اصلی سیب زمینی، از جمله α -سولانین و α -چاکونین را کنترل می‌کند.

الیستورها با تحریک پاسخ‌های دفاعی، بیوسنتز و انباشت متابولیت‌های ثانویه را موجب می‌شوند که به این، فرایند elicitation گفته می‌شود. متیل جاسمونات (MJ) یک نوع ترکیب فرار از جاسمونات‌ها محسوب می‌شود که تأثیر زیادی بر انباشت متابولیت‌های ثانویه در سلول‌ها و اندام‌های گیاهی دارد. استفاده از MJ باعث افزایش غلظت فنول‌ها، آلکالوئیدها، ترپنوئیدها، آنتوسیانین و پلی‌آمین‌ها در کشت‌های سلولی و گیاهان کامل شده است. همچنین MJ به عنوان یک سیگنال دفاعی درون سلولی و بین گیاهی شناخته می‌شود که می‌تواند پاسخ‌های دفاعی را نه تنها در همان گیاه بلکه در گیاهان مجاور نیز فعال کند (Ho et al., 2020). تحقیقات زیادی برای بررسی تأثیر متیل جاسمونات بر بیان ژن‌های مرتبط با بیوسنتز SGAs در گونه‌های سولاناسه انجام شده است. در گوجه فرنگی، نقش متیل جاسمونات به عنوان الیستور در تحریک بیان ژن‌های دخیل در مسیر بیوسنتز گلیکوآلکالوئیدهای استروئیدی بررسی شده است. نتایج نشان می‌دهد که تیمار با متیل جاسمونات موجب افزایش معنی‌دار بیان فاکتور رونویسی پاسخ دهنده به جاسمونات JRE4 و ژن‌های ساختاری مسیر بیوسنتز می‌شود (Abdelkareem et al., 2017). همچنین، تیمار بادمجان با متیل جاسمونات به طور معنی‌داری بیان ژن‌های مسیر بیوسنتز گلیکوآلکالوئیدهای استروئیدی را افزایش داده است. آنالیز بیان ژن‌ها با استفاده از RT-PCR کمی نشان داد که بیشترین میزان القای بیان ژن‌ها در ۲۴ ساعت پس از تیمار با متیل جاسمونات اتفاق افتاده است (Li et al., 2023). بنابراین، با توجه به ارزش دارویی تاجریزی سیاه و متابولیت‌های مفید

اسیدهای آلی، لیگنین‌ها، پلی‌ساکاریدها و پلی‌فنول‌ها را دربر می‌گیرند. در میان این ترکیبات، آلکالوئیدها و ساپونین‌های استروئیدی به عنوان اجزای فعال اصلی با نقش ضدتوموری شناخته شده‌اند (Sun et al., 2007). آلکالوئیدهای استروئیدی موجود در تاجریزی سیاه عمدتاً از سه گلیکوزید سولاسودین، سولاسونین و سولامارژین تشکیل شده‌اند که مطالعات گسترده‌ای در این زمینه انجام شده است. سولاسونین یکی از آلکالوئیدهای استروئیدی اصلی تاجریزی سیاه برای درمان بیماری‌های پوستی و انواع سرطان مورد استفاده قرار گرفته و مطالعات فارماکولوژیک گسترده‌ای بر روی آن انجام شده است (Jayakumar and Murugan, 2016).

بیوسنتز SGAs در یک مسیر چندمرحله‌ای از کلاسترول به عنوان پیش‌ساز اصلی آغاز می‌شود. این مسیر از مراحل مختلف آنزیمی تشکیل شده است که تولید آگلیکون‌های استروئیدی نیتروژنی و بعد گلیکوزیلایسون آنها را به همراه دارد. یکی از عوامل کلیدی در تنوع ساختاری SGAs، گلیکوزیلایسون آگلیکون‌ها است. آنزیم‌های اوریدین دی فسفات گلیکوزیل ترانسفرازها (Uridine-diphosphate UDP-glycosyltransferases) که به عنوان UDP-dependent glycosyltransferases (UGTs) شناخته می‌شوند، گروه‌های قندی متفاوتی را به آگلیکون‌ها اضافه می‌کنند و منجر به تولید طیف وسیعی از گلیکوآلکالوئیدها می‌شوند (Itkin et al., 2013; McCue et al., 2005). سولاسودین یکی از آگلیکون‌های رایج است که منجر به سنتز سولاسونین و سولامارژین در تاجریزی سیاه و سایر گونه‌های سولاناسه می‌شود. گلیکوزیلایسون واکنشی است که بیشتر در آخرین مرحله بیوسنتز ترکیبات طبیعی انجام می‌شود و آنزیم‌هایی که مسئول گلیکوزیلایسون محصولات طبیعی گیاه هستند، از خانواده گلیکوزیل ترانسفراز (Gulocyltransferase; GT1) می‌باشند. در تاجریزی سیاه، مجموعه‌ای از آنزیم‌های Solasonin Gulocyltransferase (SGT) مسئول ساخت ترکیبات گلیکوزیل نهایی α -سولاسونین و α -سولامارژین از آگلیکون استروئیدی سولاسونین هستند. برای نخستین بار Moehs و همکاران

آن، این تحقیق به بررسی تأثیر متیل جاسمونات بر بیان ژن کلیدی (SGT1) solasonin glycosyltransferase در مسیر بیوسنتزی سولاسونین در تاجریزی سیاه می‌پردازد. آنزیم SGT1 در این مسیر، آگلیکون استروئیدی سولاسودین را با افزودن گروه قندی گلیکوزیده می‌کند و در نهایت باعث تولید سولاسونین می‌شود. در این مطالعه، با هدف شناسایی مولکولی و توصیف اولیه ژن SGT1 در گیاه دارویی تاجریزی سیاه، توالی cDNA رمزکننده این ژن جداسازی، همسانه‌سازی و توالی‌یابی شد. سپس، به‌منظور تأیید هویت توالی جداسازی‌شده و بررسی ویژگی‌های حفاظت‌شده آن، آنالیزهای بیوانفورماتیکی و مقایسه‌ای با همولوگ‌های موجود در سایر گونه‌های جنس *Solanum* انجام گردید. در ادامه، الگوی بیان این ژن در اندام‌های مختلف و در پاسخ به تیمار متیل جاسمونات با استفاده از Real-Time PCR بررسی شد.

مواد و روش‌ها

در این پژوهش بذر گیاه تاجریزی سیاه (*S. nigrum* L.) در گلدان‌های حاوی خاک، ماسه شسته و کود دامی پوسیده با نسبت ۱۰:۵:۲ در گلخانه دانشکده کشاورزی دانشگاه بین‌المللی امام خمینی کاشته شدند. آزمایش به‌صورت طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار برای مطالعه اثر متیل جاسمونات بر القاء بیان ژن سولاسونین گلیکوزیل ترانسفراز (SGT1) طراحی و اجرا گردید. محلول‌پاشی گیاهان در مرحله زایشی با متیل جاسمونات با غلظت $100 \mu\text{M}$ انجام شد و یک روز بعد از محلول‌پاشی، نمونه‌برداری برگ، میوه سبز نارس و میوه رسیده برای بررسی بیان نسبی ژن SGT1 با روش Real-time PCR انجام شد (Shilpha et al., 2015).

طراحی آغازگرها برای جداسازی cDNA کدکننده آنزیم SGT1 با استفاده از کتابخانه‌های cDNA گیاه تاجریزی سیاه انجام شد. اطلاعات این کتابخانه‌ها و توالی‌های آنها از پایگاه اطلاعاتی NCBI بدست آمد و از Blastn برای پیدا کردن توالی‌های مرتبط با ژن SGT1 استفاده شد. از این رو، از توالی ژن SGT1 در گیاهان دیگر خانواده سولاناسه با کد دسترسی NM_001320221, KT729164, KT729168, U82367

KT729165 به عنوان Query استفاده گردید. سرهم‌سازی توالی‌های با درصد تشابه بالای ۷۰ درصد با نرم‌افزار (Geneious Prime (2019) انجام و بلندترین کانتینگ انتخاب گردید. چارچوب قرائت باز توالی توافقی با استفاده از پایگاه داده Prosite بدست آمد و برای اطمینان از کانتینگ بدست آمده Blastp انجام شد. براساس توالی توافقی بدست آمده، آغازگرهای رفت و برگشت برای جداسازی ژن SGT1 از تاجریزی سیاه طراحی و خصوصیات آغازگرها از لحاظ ساختارهای ثانویه، همو دایمر و هترو دایمر، دمای ذوب آغازگرها و درصد GC با نرم‌افزار Oligo analyzer بررسی و سنتز آغازگرها توسط شرکت سیناکلون انجام شد (جدول ۱).

استخراج RNA کل از اندام‌های گیاهی با استفاده از بافر استخراج RNA (RNX- Plus Solution) محصول شرکت سیناکلون طبق دستورالعمل شرکت سازنده انجام شد. کمیت و کیفیت RNA استخراج شده با دستگاه نانودراپ (Nanodrop 2000c) و الکتروفورز ژل آگارز یک درصد بررسی شد. ساخت cDNA با آنزیم رونوشت بردار معکوس (Thermofishen scientific) و آغازگر Oligo-dT (Vivantis) طبق دستورالعمل شرکت سازنده انجام شد. واکنش PCR برای جداسازی cDNA کدکننده SGT1 در حجم ۱۵ میکرولیتر شامل مخلوط واکنش 1X (پارس توس)، آغازگرهای رفت و برگشت (از هریک ۰/۴ میکرومول) و DNA الگو (۵۰ نانوگرم) با برنامه حرارتی مرحله ذوب اولیه (پنج دقیقه در دمای 95°C)، ۳۵ چرخه شامل مرحله ذوب (۴۵ ثانیه و دمای 95°C)، مرحله اتصال (۴۵ ثانیه و دمای 60°C) و مرحله بسط (۷۰ ثانیه و دمای 72°C) انجام شد و در پایان برای تکمیل تکثیر قطعات واکنش یک چرخه در دمای 72°C به مدت ۱۰ دقیقه در نظر گرفته شد. پس از بررسی محصولات واکنش PCR، خالص‌سازی قطعات DNA از ژل آگارز با استفاده از کیت خالص‌سازی FavorPerpTMGel/PCR Purification Kit (یکتا تجهیز آزما) انجام شد. همسانه‌سازی cDNA کدکننده SGT1 در ناقل تجاری pNovel T/A Lethal Vector انجام گردید. حامل pNovel T/A Lethal Vector یک حامل خطی است

گردید. توالی بدست آمده با نرم افزار Geneious Prime (2019) به منظور حذف توالی‌های ناقل بررسی شد.

مقایسه بیان نسبی ژن *SGT1* تحت تأثیر متیل جاسمونات در اندام‌های مختلف تاجریزی سیاه با RT-PCR کمی با آغازگرهای طراحی شده از روی قطعه توالی‌یابی شده با برنامه (2019) Geneious Prime انجام شد (جدول ۱) و از *Elongation factor α (Ef1 α)* به عنوان ژن مرجع در این آزمایش استفاده گردید. میزان بیان ژن با روش تصحیح کارایی $\Delta\Delta Ct$ محاسبه شد و داده‌های حاصل با استفاده از داده‌های ژن *Ef1 α* نرمال شدند.

تجزیه آماری داده‌ها برای بررسی میزان بیان ژن با طرح کاملاً تصادفی در سه تکرار انجام شد. تجزیه واریانس و مقایسه میانگین تیمارها به روش دانکن انجام گردید. برای تجزیه‌های آماری از نرم افزار MSTATC استفاده و ترسیم نمودارها با نرم افزار Excel انجام شد.

که در دو انتها دارای توالی T می‌باشد و چون محصول PCR تکثیر شده با آنزیم Tag DNA polymerase نیز در دو انتها دارای توالی A است، الحاق قطعه DNA مورد نظر به ناقل به راحتی با واکنش اتصال انجام می‌شود. برای انتقال ناقل حاوی cDNA کدکننده *SGT1* به باکتری *E. Coli* سویه *DH5 α* از روش کلرید کلسیم و شوک حرارتی (Sambrook and Russell, 2001) استفاده شد. پس از رشد باکتری‌ها در محیط کشت LB حاوی آنتی‌بیوتیک آمپی‌سیلین (10 mg ml⁻¹)، تأیید باکتری‌های نوترکیب با آزمون Clony-PCR با آغازگرهای اختصاصی ژن *SGT1* (جدول ۱) انجام شد. باکتری‌های نوترکیب تأیید شده در مخلوط گلیسرول ۳۰ درصد و دمای C ۸۰- نگهداری شدند. استخراج پلاسمید از باکتری‌های نوترکیب با روش لیز قلیایی (Sambrook and Russell, 2001) انجام و توالی‌یابی قطعه مورد نظر با آغازگرهای عمومی M13 توسط شرکت سیناکلون انجام

جدول ۱- مشخصات آغازگرهای استفاده شده برای جداسازی cDNA کدکننده *SGT1* و مطالعه الگوی بیانی آن

Table 1. Characteristics of the primers used to isolate *SGT1*-encoding cDNA and to study its expression pattern.

Target gene	Primer Sequence (5'→3')	Annealing temperature (°C)	Amplicon (bp)
<i>SGT1</i>	F: TTCCAAAACAGTGTAGGTAG	59	1400
	R: TCATAGCCATTACTCTATCC		
<i>qSGT1</i>	F: TCTGTATGTATCGTTCGGGAGC	60	127
	R: CTTAGCGGTTTCTTCATCAGGC		
<i>EF1a</i>	F: ACCACTGGTGGTTTTGAAGC	60	110
	R: CGACCAACAGGGACAGTTC		

نتایج

با توجه به نقش *SGT1* در گلیکوزیلاسیون آلکالوئیدهای استروئیدی *S. nigrum*، در این مطالعه تحقیق ژن کدکننده *SGT1* شناسایی و الگوی بیانی آن تحت تأثیر متیل جاسمونات بررسی شد. در این راستا، cDNA رمزکننده آنزیم *SGT1* از تاجریزی سیاه با بهره‌گیری از داده‌های ترنسکریپتومی جداسازی گردید. پس از سرهم‌سازی از میان کانتیگ‌های حاصل، با توالی‌هایی که بیشترین همپوشانی و شباهت توالی را با ژن‌های مرجع *SGT1* نشان دادند توالی

توافقی با طول ۱۴۷۹ جفت باز به دست آمد. پس از تکثیر قطعه با آغازگرهای اختصاصی، محصول حاصل در ناقل پلاسمیدی درج گردید و در باکتری *E. Coli* (DH5 α) همسانه‌سازی شد و صحت همسانه‌سازی شده با توالی‌یابی تأیید گردید.

دامین اوریدین دی فسفات (UDP) پروتئین *SGT1* یک دامین محافظت‌شده با طول ۵۱ اسید آمینه می‌باشد که در گونه‌های مختلف جنس *Solanum* و دیگر گونه‌های گیاهی گزارش شده است. بررسی توالی بدست آمده حکایت از

می‌کنند. حضور دامین UDP در پروتئین SGT1 می‌تواند بیانگر نقش بالقوه این پروتئین در مسیرهای تنظیمی وابسته به گلیکوزیلاسیون و فرایندهای دفاعی و ایمنی گیاه باشد (Louveau and Osbourn., 2019). آنزیم‌های گلیکوزیل ترانسفراز خانواده UGT1 در گیاهان با وجود یک دامین C-terminal حفاظت‌شده به نام Plant PSPG (Secondary Product Glycosyltransferase) شناخته می‌شوند (شکل ۱).

حضور این دامین در پروتئین SGT1 گیاه تاجریزی سیاه داشت. مقایسه توالی اسیدآمینه‌ای این ناحیه در گونه‌های مورد بررسی نشان داد که میزان حفاظت‌شدگی دامین UDP در بازه بین ۵۲ تا ۸۷ درصد قرار دارد که بیانگر اهمیت ساختاری و عملکردی این ناحیه در پروتئین SGT1 می‌باشد. دامین UDP به‌عنوان بخشی از خانواده آنزیم‌های UGTs (UDP-dependent glycosyltransferases) شناخته می‌شود که نقش مهمی در فرایندهای متابولیکی گیاهان ایفا



شکل ۱- دامین حفاظت‌شده در انتهای کربوکسیل آنزیم‌های UGT گیاهی (Vogt and Jones., 2000)

Figure 1. The conserved domain at the C-terminus of plant UGT enzymes (Vogt and Jones., 2000).

می‌شود. نکته قابل توجه در توالی SGT1 مربوط به تاجریزی سیاه، وجود اسیدآمینه ترئونین (T) در موقعیتی است که در بسیاری از UGT‌های گیاهی دیگر تریتوفان (W) قرار دارد (شکل‌های ۲ و ۳). این جایگزینی، یک ویژگی شاخص برای کلاس SGT1 در این جنس محسوب شده و با تفاوت‌های عملکردی این آنزیم‌ها ارتباط دارد (Vogt and Jones., 2000).

تحلیل لوگوی توالی دامین PSPG برای پروتئین SGT1 در گونه تاجریزی سیاه و مقایسه آن با همولوگ‌های موجود در سایر گونه‌های جنس *Solanum*، درجه بالایی از حفاظت‌پذیری توالی را نشان می‌دهد. بررسی ناحیه مرکزی لوگو، وجود موتیف محافظت‌شده HCGTNS را در دامین PSPG تأیید می‌کند که به‌عنوان Sequence Signature توالی آنزیم‌های SGT1 در گونه‌های جنس *Solanum* شناخته



شکل ۲- لوگوی توالی دامین حفاظت‌شده PSPG در پروتئین SGT1 گونه *Solanum nigrum* و همولوگ‌های آن در جنس *Solanum* با

استفاده از نرم‌افزار (Geneious Prime (2019)

Figure 2. Sequence logo of the PSPG conserved domain in the SGT1 protein of *Solanum nigrum* and its homologs in the genus *Solanum* using Geneious Prime software (2019).

```

BAD89043      I SEWLNEQKHKSVLYISFGSVVKFPDAQLTEI AKALEASSIPFIWVVRKDDQSAETTWLPKENKL----KK
Solanum nigrum MKTTEFIVEWLNCQPKPSVLYVSFGSMARFPESQLNEI AQALDASNVPIFVLRPDE-ETAKWLPAGYHEGK--NK
NP_001234619  VVEWLNKQNHKSVLYVSFGSMVRFPEEQLAIEI AKALEASAVPIWVVKDDQSRATWLPESLLD----EK
NP_001305608  NNEIVIDWLNQPKPSVLYVSFGSMARFPESQLNEI AQALDASNVPIFVLRPNE-ETASWLPVGNLEDK--TK
WMV43404      SSAVVVEWLNKHKHKSPLYVSFGSTIRFPEEQLAIEI AKALEASTVPIWVVKDDQLAKTTWLPESLFD----EK
XP_049370525  NNEIVIDWLNQPKPSVLYVSFGSMARFPESQLNEI AQALDASNVPIFVLRPNE-KTTSWLPVGNLEDK--TK
XP_049398429  LSWLDSQESNSVYICFGSMGRFSDPQLTEI ALALEASNSTFLWVVRKGDNTHESWLPIGFEEKMFANK
XP_049413319  NNEIVIDWLNQPKPSVLYVSFGSMARFPESQLNEI AQALDASNVPIFVLRPNE-ETASWLPVGNLEDK--TK
XP_055821444  LSWLDSQEPNSVYICFGSMARFSDAQLTEI ALALEASDSPFLWVVRKVDNEQESWMPGTGFEEKMLTNN
XP_055824039  VVDWLNQSKSVLYVSFGSMARFPESQLNEI AQALDASNVPIFVLRPNE-ETATWLPVGNLEGK--AK
BAD89043      KGLIIRGVAPQVTILDHSAVGGFMTHCGWNSILESITA GVPLVTWVPVFAEQFYNEKLVVEMGLGVKVGAEVHI SDG
Solanum nigrum KGLIIRGVAPQVTIMEHPATGGFMTHCGTNSVLEAITF GVPMITWPLVADQFYNEKVVVVLGLGVKIGIDVWN--GG
NP_001234619  KGLIIRGVAPQVTILDHSAVGGFMTHCGWNSVLEAITF GVPLVTWVPVFAEQFYNEKLVVEMGLGVKVGAEVHNSNG
NP_001305608  KGLYIKGVVPQVTIMEHSATGGFMTHCGTNSVLEAITF GVPMITWPLVADQFYNEKVVVVRGLGIKIGIDVWN--EG
WMV43404      KGLIIRGVAPQVTILDHSAVGGFMTHCGWNSVLEAITF GVPLVTWVPVFAEQFYNEKLVVEMGLGVKVGAEVYNTNG
XP_049370525  KGLYIKGVVPQVTIMEHSATGGFMTHCGTNSVLEAITF GVPMITWPLVADQFYNEKVVVVRGLGIKIGIDVWN--EG
XP_049398429  KGLIVRGWVPQLKILNHPATGAFFMTHCGWNSVLEAITF GVPMITWPLVADQFYNEKVVVVRGLGIKIGIDVWN--IS
XP_049413319  KGLYIKGVVPQVTIMEHSATGGFMTHCGWNSVLEAITF GVPMITWPLVADQFYNEKVVVVRGLGIKIGIDVWN--EG
XP_055821444  KGLIVRGWVPQLKILNHPATGAFFMTHCGWNSVLEAITF GVPMITWPLVADQFYNEKVVVVRGLGIKIGIDVWN--NS
XP_055824039  KGLFIRGVVPQVTILHSAATGGFMTHCGTNSVLEAITC GVPMITWPLVADQFYNEKVVVVRGLGIKIGIDVWN--SG
BAD89043      -LEFSSPVIESSEKIKEAIEKLMDDSNESQKIR
Solanum nigrum -IEITSPVIESAKIREAIERLMIINND-SEEEKGC
NP_001234619  GVEISSPVLRESEKIKEAIERLME---NSEIRE
NP_001305608  -IEITGPVIESAKIREAIERLMIINSG-SEEI
WMV43404      GAEISTPVLRESEKIKEAIERLME---SQKIR
XP_049370525  -IEITGPVIESAKIREAIERLMIINSG-SEEI
XP_049398429  -FDITDTIVKKEKIEISVKMLMNVRESSENI
XP_049413319  -IEITGPVIESAKIREAIERLMIINSG-SEEI
XP_055821444  -FDIKDTIVNKEKIEASLKMLMNIISRVSEKIR
XP_055824039  -IEITGPVIGSAKIREAIERLITTD--SEEI

```

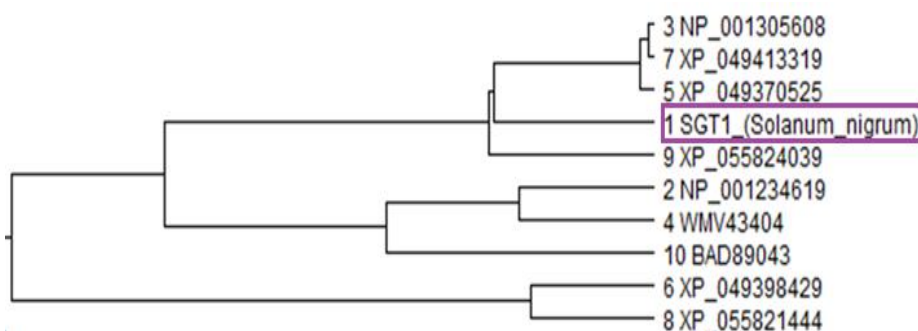
شکل ۳- هم‌ترازی توالی اسیدآمینه‌ای پروتئین SGT1 در گیاه تاجریزی سیاه و سایر گونه‌های گیاهی با استفاده از نرم‌افزار MEGA

(بخش مشخص شده با رنگ قرمز مربوط به دامین حفاظت شده UDP-glycosyltransferase می‌باشد)

Figure 3. Alignment of the amino acid sequence of SGT1 protein in *Solanum nigrum* and other plant species using MEGA software (The red box represents the conserved UDP-glycosyltransferase domain).

توالی SGT1 تاجریزی سیاه در کنار توالی‌های مشابه از سایر گونه‌های *Solanum* خوشه‌بندی شد و بیشترین قرابت را با همولوگ مربوط به *S. dulcamara* نشان داد (شکل ۴).

به‌منظور بررسی بیشتر توالی همسانه‌سازی‌شده، تحلیل فیلوژنتیکی براساس توالی‌های پروتئینی SGT1 و همولوگ‌های آن در گونه‌های جنس *Solanum* انجام شد.



شکل ۴- درخت فیلوژنتیکی توالی اسیدآمینه‌ای SGT1 با سایر توالی‌های پروتئینی مشابه (با استفاده از نرم‌افزار MEGA)

Figure 4. Phylogenetic tree of the SGT1 amino acid sequence and homologous protein sequences from related species (using MEGA software).

(NP_001305608, *S. tuberosum*), (XP_049413319, *S. stenotomum*), (XP_049370525, *S. verrucosum*), (XP_055824039, *S. dulcamara*), (WMV43404, *S. verrucosum*), (BAD89043, *S. aculeatissimum*), (XP_049398429, *S. stenotomum*), (XP_055821444, *S. dulcamara*), (NP_001305608, *S. lycopersicum*).

بیان این ژن در گیاهان تیمار شده حدود ۳/۴ برابر نسبت به شاهد افزایش یافت که بیانگر نقش القایی مؤثر متیل جاسمونات بر بیان این ژن در هر سه اندام می‌باشد. همچنین بررسی الگوی بیان در اندام‌های مختلف نشان داد که میزان بیان ژن *SGT1* به‌طور معنی‌داری وابسته به نوع بافت گیاهیست. در شرایط شاهد (بدون تیمار)، بیشترین میزان بیان مربوط به میوه سبز نارس و کمترین میزان بیان در میوه رسیده مشاهده شد.

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر اندام، متیل جاسمونات و اثر متقابل اندام و متیل جاسمونات بر میزان بیان ژن *SGT1* در در گیاه تاجریزی سیاه (*Solanum nigrum*) در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). براساس نتایج حاصل از مقایسه میانگین اثرهای متقابل (شکل ۵)، محلول‌پاشی متیل جاسمونات در تمامی اندام‌های مورد بررسی موجب افزایش معنی‌دار بیان ژن *SGT1* نسبت به گیاهان شاهد شد، به‌طوری‌که میانگین

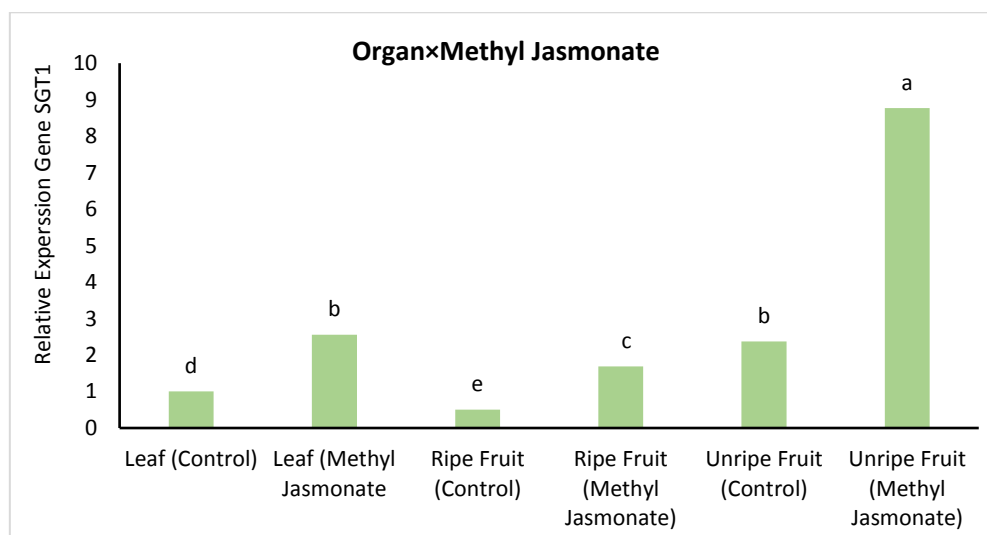
جدول ۲- تجزیه واریانس بیان ژن *SGT1* تحت تأثیر الیسیاتور متیل جاسمونات در اندام‌های مختلف گیاه تاجریزی سیاه

Table 2. Analysis of variance of *SGT1* gene expression under the influence of methyl jasmonate elicitor in different organs of *Solanum nigrum*.

Source of variation	df	Sum of Squares	Mean Square	F value
Organ(O)	2	139.962	69.981	847.97**
Methyl jasmonate (M)	1	82.917	82.917	1004.72**
M× O	2	51.166	25.583	309.99**
Error	30	2.476	0.083	

**Significant at the 1% probability level.:

** معنی‌دار در سطح احتمال ۱ درصد



شکل ۵- مقایسه میزان بیان نسبی ژن *SGT1* برای اثر متقابل اندام و متیل جاسمونات در تاجریزی سیاه

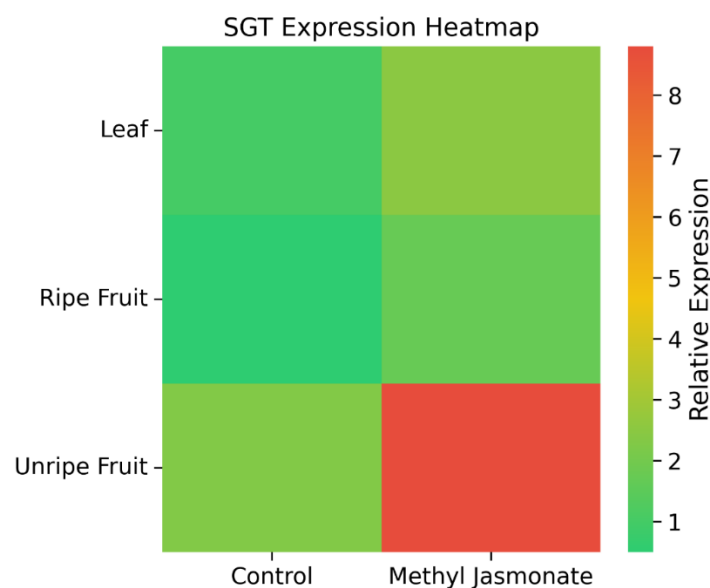
Figure 5. Comparison of the relative expression of *SGT1* gene for Methyl jasmonate × Organ in *Solanum nigrum*. Means of columns followed by different letters differ significantly according to the Duncan test ($P \leq 0.01$).

بیان در پاسخ به متیل جاسمونات در میوه سبز نارس (با افزایش بیش از هفت برابری نسبت به شاهد همان اندام)

با اعمال تیمار متیل جاسمونات، پاسخ اندام‌های مختلف به این محرک یکسان نبود؛ به‌طوری‌که بیشترین میزان القای

پیشین، توزیع ترکیبات استروئیدی گلیکوآلکالوئید در گیاه تاجریزی سیاه وابسته به اندام گیاهی بوده و یکنواخت نیست. نتایج مطالعات فیتوشیمیایی نشان داده‌اند که برگ‌ها و میوه‌ها، به‌ویژه میوه‌های نارس، دارای مقادیر بالاتری از گلیکوآلکالوئیدهای استروئیدی در مقایسه با سایر بخش‌های گیاه هستند (Zhang et al., 2024).

مشاهده گردید. در مقابل، کمترین میزان افزایش بیان در اثر تیمار متیل جاسمونات در ریشه و میوه رسیده ثبت شد (شکل ۵). این نتایج که در نقشه حرارتی ترسیم شده نیز به خوبی مشهود است (شکل ۶)، تأیید می‌کند که ژن *SGT1* دارای الگوی بیان بافت‌ویژه بوده و شدت پاسخ آن به الیستور متیل جاسمونات با توجه به نوع اندام و مرحله نمو میوه متفاوت است. براساس شواهد گزارش‌شده در مطالعات



شکل ۶- نقشه حرارتی بیان نسبی ژن *SGT1* در اندام‌های مختلف تاجریزی سیاه در شرایط شاهد و تیمار متیل جاسمونات

Figure 6. Heatmap of relative *SGT1* gene expression in different organs of *Solanum nigrum* under control and methyl jasmonate treatment

تشکیل پیش‌سازهای استروئیدی دخیل هستند، در حالی که ژن‌های خانواده SGT از جمله *SGT1* و *SGT2* در مراحل نهایی گلیکوزیلاسیون شرکت می‌کنند (Itkin et al., 2011 and 2013). نتایج qRT-PCR ژن *SGT1* نشان داد که این ژن به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر نوع اندام و تیمار متیل جاسمونات قرار دارد. افزایش قابل توجه بیان *SGT1* در میوه سبز در گیاه شاهد و به‌ویژه در پاسخ به متیل جاسمونات بیانگر نقش کلیدی این ژن و نقش وابسته به مرحله رشد آن در مسیر بیوسنتز گلیکوآلکالوئیدهای باستروئیدی است. این الگوی بیان با یافته‌های مطالعات ژنومی اخیر همخوانی دارد،

بحث

گیاهان دارویی نقش حیاتی در توسعه فرهنگ بشری ایفا کرده‌اند و متابولیت‌های ثانویه تولید شده توسط آن‌ها، معمولاً مسئول ویژگی‌های زیستی گونه‌های گیاهی هستند. تاجریزی سیاه به‌عنوان یک داروی سنتی، کاربردهای بالینی گسترده‌ای دارد و ترکیبات استروئیدی آن، به‌ویژه آلکالوئیدهای استروئیدی، خواص ضدتوموری چشمگیری نشان داده‌اند (Liu et al., 2022). ژن‌های متعددی از جمله ژن‌های خانواده GAME در بیوسنتز سولاسونین نقش دارند. ژن‌های این خانواده مانند *GAME1* و *GAME4* در مراحل بالادستی و

گوجه فرنگی انجام شده است، گزارش شده که جهش‌یافته‌هایی که در تولید اسید جاسمونیک نقش دارند، میزان تجمع SGA پایین‌تری نسبت به نوع وحشی دارند و افزودن اسید جاسمونیک می‌تواند مسیر بیوسنتز SGA را باز گرداند (Montero-vargas et al., 2018). همچنین معنی‌دار بودن اثر متقابل اندام و متیل جاسمونات در این پژوهش نشان می‌دهد که پاسخ تنظیمی ژن SGT1 به سیگنال‌های هورمونی وابسته به نوع اندام است. یکی دیگر از مهمترین نکات در فهم تنظیم ژن‌های مسیر SGA، ساختار خوشه‌ای ژن‌هاست. [Itkin](#) و همکاران (۲۰۱۳) نشان دادند که در گونه‌های سولاناسه، ژن‌های دخیل در بیوسنتز SGA به صورت خوشه‌های ژنی سازماندهی شده‌اند و این ساختار امکان هماهنگی همزمان بیان چندین ژن کلیدی مسیر و پاسخ سریع به سیگنال‌های محیطی و هورمونی را فراهم می‌کند. با توجه به این چارچوب، می‌توان مشاهده افزایش بیان SGT1 در میوه‌های نارس تاجریزی را به عنوان نمونه‌ای از عملکرد خوشه‌ای ژن‌ها در مسیر SGA تفسیر کرد. SGAها از جمله سولاسونین، نقش حیاتی در محافظت گیاه در برابر عوامل زیستی مانند آفات و پاتوژن‌ها ایفا می‌کنند. افزایش بیان SGT1 در میوه‌های نارس و تحریک آن توسط متیل جاسمونات نشان می‌دهد که تنظیم ژن‌های مسیر SGA به صورت مرحله‌ای، بافت اختصاصی و هورمونی یک راهبرد تطبیقی و محافظتی در تاجریزی سیاه است. در مجموع، این یافته‌ها نشان داد که بیان ژن SGT1 در گیاه تاجریزی سیاه تحت تأثیر مرحله رشد و بافت میوه و هم سیگنال‌های هورمونی دفاعی متیل جاسمونات تنظیم می‌شود. این یافته‌ها می‌تواند زمینه مناسبی را در جهت مهندسی متابولیک به منظور تولید داروهای گیاهی و افزایش بازده ترکیبات مفید فراهم نماید.

در همین راستا، در سیب‌زمینی چندین ژن مرتبط با تجمع گلیکوآلکالوئیدهای استروئیدی شناسایی شد که بخش قابل‌توجهی از آن‌ها به خانواده UDP-glycosyltransferase (UGT) تعلق داشتند. نتایج نشان داد که بیان ژن‌های UGT شناسایی‌شده با میزان تجمع گلیکوآلکالوئیدها در غده ارتباط معناداری دارد و بیان آن‌ها به‌صورت بافت اختصاصی تنظیم می‌شود (Zhou et al., 2025). با توجه به حفاظت‌شدگی مسیر بیوسنتز گلیکوآلکالوئیدهای استروئیدی در گونه‌های مختلف جنس Solanum، افزایش بیان ژن SGT1 در میوه‌های نارس تاجریزی سیاه می‌تواند بازتابی از همان الگوی تنظیم ژنتیکی گزارش‌شده باشد. همچنین در پژوهش‌های متعددی به این موضوع اشاره شده است که تجمع گلیکوآلکالوئیدها معمولاً در اندام‌های جوان و در حال رشد، به‌ویژه میوه‌های نارس، بیشتر از سایر اندام‌هاست (Friedman and McDonald, 1997). مشاهده بیشترین میزان بیان SGT1 در میوه سبز در این پژوهش با این الگوی تجمع بافت اختصاصی هم‌راستا بوده و می‌تواند بیانگر تنظیم رشدی این ژن در گیاه باشد. علاوه بر اثر مرحله رشدی در بیان این ژن، افزایش معنی‌دار بیان ژن SGT1 در پاسخ به متیل جاسمونات نشان می‌دهد که این ژن تحت کنترل مسیر سیگنال‌دهی جاسمونات قرار دارد و بیانگر نقش احتمالی آن در واکنش‌های دفاعی می‌باشد. متیل جاسمونات موجب فعال‌سازی شبکه‌ای از ژن‌های دخیل در مسیر بیوسنتز گلیکوآلکالوئیدهای استروئیدی در گونه‌های مختلف خانواده سولاناسه می‌شود. بنابراین هرگونه تغییر در میزان بیان ژن SGT1 توسط متیل جاسمونات می‌تواند ظرفیت رونویسی سولاسونین را تحت تأثیر قرار دهد (Ho et al., 2020). در مطالعه‌ای که روی

References

Abdelkareem, A., Thagun, C., Nakayasu, M., Mizutani, M., Hashimoto, T., and Shoji, T., 2017. Jasmonate-induced biosynthesis of steroidal glycoalkaloids depends on COI1 proteins in tomato. *Biochemical and*

Biophysical Research Communications, 498(2): 206–210. [Doi.org/10.1016/j.bbrc.2017.05.132](https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2017.05.132).
Friedman, M. and McDonald, G.M., 1997. Potato glycoalkaloids: chemistry, analysis, safety, and plant

- physiology. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 16(1): 55–132.
- Ho, T.-T., Murthy, H.N., and Park, S.Y., 2020. Methyl jasmonate induced oxidative stress and secondary metabolite accumulation in plant cell and organ cultures. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(3): 716. [Doi.org/10.3390/ijms21030716](https://doi.org/10.3390/ijms21030716).
- Itkin, M., Heinig, U., Tzfadia, O., Bhide, A.J., Shinde, B., Cardenas, P.D., Bocobza, S.E., Unger, T., Malitsky, S., Finkers, R., Tikunov, Y., Bovy, A., Chikat, Y., Singh, P., Rogachev, I., Beekwilder, J., Giri, A.P. and Aharoni, A., 2013. Biosynthesis of antinutritional alkaloids in solanaceous crops is mediated by clustered genes. *Science*, 341(6142): 175–179. DOI: [10.1126/science.1240230](https://doi.org/10.1126/science.1240230).
- Itkin, M., Rogachev, I., Alkan, N., Rosenberg, T., Malitsky, S., Masini, L., Meir, S., Iijima, Y., Aoki, K., de Vos, R., Prusky, D., Burdman, S., Beekwilder, J. and Aharoni, A., 2011. Glycoalkaloid metabolism1 is required for steroidal alkaloid glycosylation and prevention of phytotoxicity in tomato. *The Plant Cell*, 23(12): 4507–4525. [10.1105/tpc.111.088732](https://doi.org/10.1105/tpc.111.088732).
- Jayakumar, K. and Murugan, K., 2016. Solanum alkaloids and their pharmaceutical roles: a review. *Journal of Analytical & Pharmaceutical Research*, 3(6): 00075. DOI: [10.15406/japlr.2016.03.00075](https://doi.org/10.15406/japlr.2016.03.00075).
- Li, X., Zhang, J., Chen, G., Wang, X. and Wang, Y., 2023. A jasmonate-responsive ERF transcription factor regulates steroidal glycoalkaloid biosynthesis genes in eggplant (*Solanum melongena*). *Plant Physiology and Biochemistry*, 196: 1076–1086.
- Liu, L.-Y., Yang, Y.-K., Wang, J.-N. and Ren, J.-G., 2022. Steroidal alkaloids from *Solanum nigrum* and their cytotoxic activities. *Phytochemistry*, 202: 113317. DOI: [10.1016/j.phytochem.2022.113317](https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2022.113317).
- Louveau, T. and Osbourn, A., 2019. The sweet side of plant-specialized metabolism. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 11(12): a034744. DOI: [10.1101/cshperspect.a034744](https://doi.org/10.1101/cshperspect.a034744).
- McCue, K.F., Allen, P.V., Shepherd, L.V.T., Blake, A., Whitworth, J., Macree, M.M., Rockhold, D.R., Stewart, D., Davies, H.V. and Belknap, W.R., 2005. Metabolic compensation of steroidal glycoalkaloid biosynthesis in transgenic potato tubers: using reverse genetics to confirm in vivo enzyme function of a steroidal alkaloid galactosyltransferase. *Plant Science*, 168(1): 267–273. doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.08.006.
- Moehs, C.P., Allen, P.V., Friedman, M. and Belknap, W.R., 1997. Cloning and expression of transaldolase from potato. *Plant Molecular Biology*, 32: 447–452. DOI: [10.1007/BF00019096](https://doi.org/10.1007/BF00019096).
- Montero-Vargas, J.M., Casarrubias Castillo, K., Martínez Gallardo, N., Ordaz-Ortiz, J.J., Délano-Frier, J.P. and Winkler, R., 2018. Modulation of steroidal glycoalkaloid biosynthesis in tomato (*Solanum lycopersicum*) by jasmonic acid. *Plant Science*, 277: 155–165. DOI: [10.1016/j.plantsci.2018.08.020](https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.08.020).
- Ostreikova, T.O., Kalinkina, O.V., Bogomolov, N.G. and Chernykh, I.V., 2022. Glycoalkaloids of plants in the family Solanaceae (nightshade) as potential drugs. *Pharmaceutical Chemistry Journal*, 56(7): 948–957. DOI: [10.1007/s11094-022-02731-x](https://doi.org/10.1007/s11094-022-02731-x).
- Sambrook, J. and Russell, D.W., 2001. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. 3rd Edition, Vol. 1, Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York. 2344p.
- Shilpha, J., Satish, L., Kavikkuil, M., Joe Virgin Largia, M. and Ramesh, M. 2015. Methyl jasmonate elicits the solasodine production and antioxidant activity in hairy root cultures of *Solanum trilobatum* L. *Industrial Crops and Products*, 71, 54–64. [10.1016/j.indcrop.2015.03.083](https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2015.03.083).
- Sonawane, P.D., Gharat, S.A., Jozwiak, A., Barbole, R., Heinicke, S., Almekias-Siegel, E., Meir, S., Rogachev, I., O'Connor, S.E. and Giri, A.P., 2020. Hijacking core metabolism: a new panache for evolution of steroidal glycoalkaloids' structural diversity. *Current Opinion in Plant Biology*, 55: 118–128. [10.1016/j.pbi.2020.03.008](https://doi.org/10.1016/j.pbi.2020.03.008).
- Sun, R.L., Zhou, Q.X. and Sun, F.H., Jin, C.X., 2007. Antioxidative defense and proline/phytochelatin accumulation in a newly discovered Cd-hyperaccumulator, *Solanum nigrum* L. *Environmental and Experimental Botany*, 60(3): 468–476. DOI: [10.1016/j.envexpbot.2007.01.004](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.01.004).
- Vogt, T. and Jones, P., 2000. Glycosyltransferases in plant natural product synthesis: characterization of a supergene family. *Trends in Plant Science*, 5(9): 380–386. DOI: [10.1016/s1360-1385\(00\)01720-9](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(00)01720-9).
- Wink, M., 2010. *Biochemistry of Plant Secondary Metabolism*. Vol. 2, Annual Plant Reviews. Wiley-Blackwell, 358p.
- Zhang, J., Cao, L., Zhu, X., Li, H., Duan, G., and Wang, Y., 2023. Accumulation and transfer of polystyrene microplastics in *Solanum nigrum* seedlings. *Peer Jour*. 31; 11: e15967. DOI: [10.7717/peerj.15967](https://doi.org/10.7717/peerj.15967).
- Zhang, Q., Liu, D., Cui, Y., Xu, T., Lu, T., Liu, X., Liu, K., Wang, Q., Li, A., Zhao, P. and Cheng, Z., 2024. Bioactivities and chemical profiling comparison, and metabolomic variations of polyphenolics and steroidal glycoalkaloids in different parts of *Solanum nigrum* L., *Phytochemical Analysis*, 35(2), 350–368. DOI: [10.1002/pca.3294](https://doi.org/10.1002/pca.3294).
- Zhou, X., Yuan, J., Cheng, L., Xia, L., Tang, Z. and Zhang, F., 2025. Genome-wide association study identifies candidate genes for glycoalkaloid biosynthesis in tetraploid potato (*Solanum tuberosum* L.) tuber. *BMC Plant Biology*, 25: 725.