

مقایسه پروفایل پروتئومیکس برگ دو ژنوتیپ چچم چند ساله (*Lolium perenne*)

تحت تنش خشکی

فاطمه رئیسی وانانی^۱، لیلا شبانی^{۱*}، محمدرضا سبزیعلیان^۳ و فریبا دهقانان^۲

^۱ گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه شهرکرد، شهرکرد، پژوهشکده زیست‌فناوری، دانشگاه شهرکرد، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه صنعتی اصفهان، اصفهان، بخش ژنتیک، دانشکده علوم، دانشگاه اصفهان، اصفهان (تاریخ دریافت: ۱۳۹۸/۰۲/۱۷، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹۸/۰۴/۲۶)

چکیده

تنش خشکی یکی از تهدیدهای اصلی کاهش‌دهنده عملکرد گیاهان است. در نتایج تحقیقات مختلف بیان شده آلودگی به اندوفایت می‌تواند تحمل به تنش خشکی را در گونه‌های علفی میزبان افزایش دهد، اما چگونگی این اثر مشخص نیست. یکی از ابزارهای مفید در فهم مکانیسم‌های مولکولی مقاومت به خشکی، آنالیز پروتئومیکس است. در این آزمایش با استفاده از راهکار پروتئومیکس بیان پروتئین‌های پاسخ‌دهنده به تنش خشکی در برگ‌های دو ژنوتیپ *Lolium perenne* بررسی شد. تحقیق در قالب طرح کاملاً تصادفی و آزمایش فاکتوریل و با دو فاکتور ژنوتیپ S10 (آلوده به قارچ اندوفایت) و Speedy (بدون حضور قارچ) و تنش خشکی در دو سطح کنترل و ۸۰٪ تخلیه رطوبت انجام شد. برای شناسایی پروتئین‌ها، در ابتدا پروتئین کل براساس روش TCA-استون از برگ استخراج شد و با الکتروفورز SDS-PAGE جداسازی پروتئین‌های محلول کل خالص انجام شد. پروتئین‌ها با استفاده از طیف‌سنج جرمی شناسایی شدند و با آنالیز پروتئوم براساس پاسخ به تنش خشکی در گروه‌های مختلف طبقه‌بندی شدند. به نظر می‌رسد ژنوتیپ همزیست با قارچ اندوفایت با توسعه شبکه ریشه‌ای خود قدرت تأمین آب بیشتری داشته و دیرتر خشکی را درک می‌کند. شاید همزیستی با قارچ به‌نحوی باعث تغییر ساختار بیوشیمی و مورفولوژی گیاه میزبان شده و در نتیجه آستانه تحریک گیاه بالاتر رفته باشد. بیشترین تعداد پروتئین القاشده در ژنوتیپ همزیست با قارچ در طبقه کربن و متابولیسم انرژی قرار داشت. این ژنوتیپ با تنظیم پروتئین‌های مختلف این طبقه فرایندهای مختلف مثل فتوسنتز را پویا و فعال نگه داشت همچنین از قابلیت پروتئین‌های حفاظتی جهت فعال نگه‌داشتن آنزیم‌ها نیز استفاده کرده است.

کلمات کلیدی: اندوفایت، پروتئومیکس، تنش خشکی، گراس، لولیم

مقدمه

(Clay, 1990; Clay and Schardl, 2002). برخی مطالعات نشان داده است همزیستی با اندوفایت می‌تواند نقش مهمی در پاسخ‌های گراس به تنش‌های زیستی و غیرزیستی داشته باشد (Clay and Schardl, 2002; Marquez et al., 2007; Leuchtmann et al., 2014; Yin et al., 2014; Mirzahossini et al., 2015). خشکی از مهم‌ترین تنش‌های غیرزیستی است

تعدادی از گراس‌های علوفه‌ای سردسیری میزبان قارچ‌های اندوفایت هستند. اندوفایت ارگانیزمی است که در فضاها بین سلولی اندام‌های هوایی گیاهان به‌صورت مسالمت‌آمیز زندگی می‌کند و از مواد غذایی تولیدشده توسط گیاه استفاده می‌کند

که رشد و نمو و تولید گیاه را کاهش می‌دهد. یکی از گراس‌های سردسیری که متناوباً در معرض این تنش قرار دارد رای گراس چندساله (*Lolium perenne*) است که تنوع بالایی مورفولوژیکی و ویژگی‌های رشدش شناخته شده است. براساس نظر Yu و همکاران (۲۰۱۳) این گونه نیازمند مقدار زیادی آب است تا رشد خود را حفظ کند و به خشکی سریعاً پاسخ می‌دهد. Norris (۱۹۸۵) و Turgeon (۲۰۰۲) نیز معتقدند رای گراس یک گونه علفی حساس به خشکی است. گونه قارچ *Epichloe festucae var. lolii* عموماً در چچم چند ساله یافت می‌شود و همزیستی به وجود آمده باعث شده این گیاه بهتر بتواند شرایط تنش خشکی را تحمل کرده و در نتیجه آن رشد و تولید بهتر گیاه میزبان را با همراهی فرایندهایی نظیر افزایش محلول‌های سازگار اسمزی، تنظیم بهتر روابط آبی گیاه، کارایی بالاتر دستگاه فتوسنتز، بهبود قابلیت آنتی‌اکسیدانی و در نهایت تنظیم ژنی مناسب در برابر خشکی در مطالعات شاهد هستیم (Dastogeer and Wylie, 2017). این پاسخ در برابر فاکتورهایی مثل نوع نژاد اندوفایت، ژنوتیپ میزبان یا نوع تنش تغییر کرده (Assuero et al., 2006; Crush et al., 2004) و در گزارش‌هایی شواهدی در تأیید بهبود تحمل خشکی به واسطه اندوفایت ارائه نشده است (Hall et al., 2014; Tian et al., 2015; Malinowski et al., 2009). براساس گزارش Ghatak و همکاران (۲۰۱۷) مکانیسم‌هایی که گیاهان در شرایط تنش خشکی اتخاذ می‌کنند دارای چند ویژگی هستند: ۱- فرار از خشکی از طریق کامل کردن سیکل زندگی قبل از اینکه شرایط محیطی دچار تنش شود. ۲- دوری از تنش با کاهش از دست‌دادن آب از طریق گیاه و افزایش جذب آب ۳- تحمل خشکی با تنظیم اسمزی و ظرفیت آنتی‌اکسیدانی.

زمانی که گیاهان در معرض شرایط تنش خشکی قرار می‌گیرند فیتوهورمون آبسزیک اسید (ABA) سریعاً بوسیله ریشه‌ها تولید می‌شود و به سایر قسمت‌های گیاه انتقال داده می‌شود (Endo et al., 2008). ABA به سلول‌های محافظ منتقل و باعث بسته‌شدن روزنه‌ها می‌شود و بدین ترتیب تلف شدن آب از طریق برگ‌ها را کاهش می‌دهد (Kanno et al., 2012). بسته‌شدن روزنه‌ها باعث کاهش جذب CO₂ نیز می‌شود بنابراین سرعت فتوسنتز کاهش می‌یابد که در نهایت باعث جلوگیری از رشد گیاه می‌شود (Wilkinson and Davies, 2002). کاهش جریان رو به داخل CO₂ در برگ‌ها باعث تولید گونه‌های فعال اکسیژن ROS از طرق مختلف می‌شود. عناصر مضر تولیدشده فعالیت آنزیم‌ها را کاهش می‌دهند و به مولکول‌های زیستی مختلف آسیب می‌زنند (Hao et al., 2015). گیاهان تلاش می‌کنند تا از راه‌های مختلف تولید ROS را کاهش دهند، بنابراین پروتئین‌هایی را که در واکنش‌های فتوسنتزی دخالت دارند مانند زیر واحد کوچک رویسکو و یا آنزیم‌های سیکل کالوین را فروتنظیمی می‌کنند. در شرایط تنش خشکی گیاهان تغییراتی را در بیان ژن‌ها به وجود می‌آورند که منجر به تغییر فرا یا فروتنظیمی در مقدار پروتئین می‌شود. این پروتئین‌ها هموستازی متابولیکی را تنظیم می‌کنند و عناصر آسیب‌زا مانند ROS را سم‌زدایی می‌کنند. برای محافظت سلول‌ها در برابر آسیب اکسیداتیو گیاهان دارای سیستمی از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان هستند تا در زمان تنش با فراتنظیمی آنها مقادیر بالای ROS پاک‌روبی شود، شامل سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، کاتالاز (CAT)، پراکسیداز (POD) و آسکوربات پراکسیداز (APX) (Marquez et al., 2007; Rosa et al., 2009; Sugawara et al., 2009). یکی از جریان‌های فرودست در پاسخ به افزایش موقتی ABA، تنظیم اسمزی است. اسمولیت‌های تجمع‌یافته شامل پرولین، گلوتامات و قندها هستند که نقش مهمی در حفظ تمامیت غشا و فعالیت آنزیمی در شرایط تنش خشکی دارد (Bhushan et al., 2007). فراتنظیمی پروتئین‌هایی با مکانیسم حفاظتی مانند انواع پروتئین‌های شوک حرارتی (HSP) مقاومت به تنش را افزایش می‌دهند (Timperio et al., 2008).

پروتئومیکس ابزار قدرتمندی برای شناخت ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش است. از این روش جهت فهم تغییرات کمی و کیفی پروتئین‌های کلیدی مؤثر در مقاومت به تنش استفاده می‌کنند. هدف از این مطالعه بررسی اثرات تنش خشکی بر الگوی پروتئینی دو ژنوتیپ آلوده به قارچ اندوفایت

Downloaded from jsspp.iut.ac.ir at 16:51 IRST on Sunday March 7th 2021

عمق ۱۸ سانتی‌متر با حدود ۲ کیلوگرم خاک با $\text{pH}=7.78$ و هدایت الکتریکی ($1/34$ دسی‌زیمنس بر متر) (به خاک ۲۰ درصد کود پوسیده حیوانی اضافه شد) تکثیر شدند. ۶۰ روز بعد از کاشت، تیمار خشکی با قطع آبیاری شروع شد تا زمانی که تخلیه رطوبتی خاک که بوسیله دستگاه (Delta-T TDR moisture meter Cambridge-England) اندازه‌گیری شد به حدود 80% برسد ($63-4$ روز). در طی این مدت آبیاری گلدان‌های کنترل ادامه داشت. برای اعمال تیمار، گلدان‌ها به صورت تصادفی به دو گروه تقسیم شدند: یک گروه برای تیمار تنش خشکی (قطع آبیاری) و گروه دیگر به‌عنوان کنترل. زمانی که گلدان‌ها به تخلیه 80% رطوبت خود می‌رسیدند با حدود ۵۰۰ میلی‌لیتر آب، آبیاری می‌شدند. ۴ روز بعد از اعمال تیمار خشکی (که در کل یک ماه طول کشید)، نمونه‌برداری از برگ انجام شد و به فریزر -80 انتقال داده شد.

استخراج پروتئین: ۱۰۰ میلی‌گرم از بافت برگ گیاه با نیتروژن مایع در هاون از پیش سرد شده سائیده شد. سپس به تیوب‌های $1/5$ میلی‌لیتر که حاوی 10% TCA w/v و 0.07 DTT بودند انتقال داده شدند (Yang et al., 2015). عصاره یک شب در -20 درجه سانتی‌گراد نگهداشته شد. پروتئین‌های ته‌نشین شده در 13000 دور در دقیقه برای ۱۵ دقیقه در دمای 4 درجه سانتی‌گراد سانتریفیوژ شدند. سپس پلیت حداقل سه مرتبه با استون حاوی 0.07% DTT w/v در -20 درجه سانتی‌گراد برای ۳۰ دقیقه شسته شد. مخلوط حاصل در 13000 دور در دقیقه برای ۲۰ دقیقه در دمای 4 درجه سانتی‌گراد سانتریفیوژ شد. پلیت در دمای اتاق خشک شد و در 1 میلی‌لیتر بافر نمونه SDS حل شد. محلول به‌دست آمده به شدت ورتکس شد و در دمای اتاق برای یک ساعت قرار داده شد. سپس در 14000 دور در دقیقه برای ۱۰ دقیقه و دمای 4 درجه سانتی‌گراد سانتریفیوژ شد. فاز رویی حاصل به یک تیوب جدید انتقال داده شد و در دمای 4 درجه سانتی‌گراد به مدت یک شب قرار داده شد. مخلوط پروتئینی حاصله در سیستم الکتروفورز SDS-PAGE با حجم مساوی از دو ژل Resolving 10% و Stacking 5% انجام شد (Raorane et al.,

و بدون اندوفایت لولیوم و شناسایی پروتئین‌های مؤثر در پاسخ به تنش با استفاده از راهکار پروتئومیکس است. استفاده از این اطلاعات در کنار داده‌های دیگر می‌تواند بستر مناسبی جهت افزایش تحمل خشکی در این گیاه و گیاهان مشابه باشد.

مواد و روش

این تحقیق به‌صورت یک آزمایش کنترل‌شده گلدانی در گلخانه پژوهشی دانشگاه شهرکرد در سال‌های ۹۶-۹۷ انجام شد. این تحقیق در قالب طرح کاملاً تصادفی و آزمایش فاکتوریل با دو فاکتور ژنوتیپ گیاهی (با حضور و عدم حضور قارچ اندوفایت) و تنش خشکی در دو سطح کنترل و 80% تخلیه رطوبت انجام شد. دو ژنوتیپ از گیاه *Lolium prene* انتخاب شد: ژنوتیپ S10 (همزیست با قارچ اندوفایت) و Speedy (بدون قارچ). این ژنوتیپ‌ها از میان تعدادی از ژنوتیپ‌های چچم انتخاب شد که قبلاً روی آنها آزمایش انجام شده بود و از نظر بررسی مقاومت به تنش خشکی مناسب تشخیص داده شده بودند. در مهرماه ۱۳۹۵ ژنوتیپ‌ها به‌صورت کلون از مزرعه‌ای در منطقه لورک شهرستان نجف‌آباد اصفهان (دارای عرض جغرافیایی 32 درجه و 32 دقیقه شمالی و طول جغرافیایی 51 درجه و 23 دقیقه شرقی و با ارتفاع حدود 1360 متر از سطح دریا و با بافت خاک لومی-رسی با اسیدیته $7/5$ و وزن مخصوص ظاهری خاک $1/04$ گرم بر سانتی‌متر مکعب) با میانگین تعداد $40-20$ پنجه در هر گلدان به گلخانه پژوهشی دانشگاه شهرکرد انتقال پیدا کردند. گیاهان به‌مدت ۱ ماه در محیط گلخانه رشد و تکثیر یافتند و برای اطمینان از حضور یا عدم‌حضور قارچ اندوفایت در ژنوتیپ‌ها از روش Saha و همکاران (۱۹۸۸) استفاده شد. سپس حدود ۲ ماه برای تطبیق با شرایط جدید نور کامل و دمای 24 ± 2 درجه سانتی‌گراد روز و 18 ± 2 درجه سانتی‌گراد شب و رطوبت $60-40\%$ در گلخانه نگهداری شدند و هفته‌ای دو بار با کود با نام تجاری $20-20-20$ با غلظت 1 گرم در لیتر به خاک گلدان اضافه گردید. بعد از رشد از هر کدام از گلدان‌ها تعداد $30-20$ پنجه جدا شده و در 7 گلدان پلاستیکی با قطر دهانه 20 سانتی‌متر، قطر پائین 16 سانتی‌متر و

بیولوژیکی انجام شد. نتایج کمی پروتئین از نظر آماری توسط student T-test با استفاده از نرم افزار Multi Experiment Viewer (MEV) در سطح $P < 0.05$ انجام شد.

نتایج

دو ژنوتیپ *L. perenne* حدود دو هفته در معرض تیمار خشکی قرار داده شدند. در این مدت فاصله بین آبیاری‌ها براساس تخلیه ۸۰ درصدی رطوبت گلدان‌ها بود. مطالعه موجود نشان داد که شرایط محدودیت آبی باعث تغییرات پروتئوم ژنوتیپ‌ها شده و قابلیت متفاوت دو ژنوتیپ را در پاسخ به شرایط تنش نشان داد (جدول ۱). با آنالیز پروتئومیکس ژنوتیپ‌های S10 و Speedy تعداد ۹۱۵ پروتئین در هر کدام شناسایی شد. پروتئین‌هایی که تحت شرایط تنش آبی، مقدارشان تغییر نکرد static proteome نامگذاری شدند. تعداد پروتئین‌های static در دو ژنوتیپ Speedy و S10 به ترتیب ۸۴ و ۷۸۱ بود (شکل ۱). تعداد پروتئین‌هایی که در زمان تنش خشکی تغییر مقدارشان معنی‌دار بود در Speedy و S10 به ترتیب ۴۶۱ و ۹۹ بود. از این تعداد به ترتیب ۲۴ و ۱۴۰ پروتئین تنها در ژنوتیپ‌های S10 و Speedy دیده شدند (شکل ۱ C). پروتئین‌هایی که فقط در شرایط تنش خشکی ظاهر شدند و با نام new مشخص شدند در ژنوتیپ‌های Speedy و S10 به ترتیب ۳۷ و ۸ بودند. تعداد پروتئین‌هایی که در شرایط تنش خشکی ناپدید (Disappear) شدند به ترتیب ۴۱ و ۱۲ بود. تعداد پروتئین‌هایی که تجمع یا افزایش بیان را نشان دادند به ترتیب ۲۴۳ و ۳۱ پروتئین بودند (شکل ۱ A و B). طبقه‌بندی عملکردی براساس درخت سلسله مراتبی bin بوده و بوسیله Mapman ontology و با استفاده از فایل *Brachypodium* mapping تکمیل شده است.

در حالیکه توزیع عملکردی پروتئین‌های شناخته شده در شرایط کنترل در دو ژنوتیپ بسیار شبیه یکدیگر بود (شکل ۲ A و B به ترتیب ژنوتیپ‌های S10 و Speedy) ولی تفاوت‌های اساسی بین پروتئین‌ها در زمان تنش خشکی دیده شد (شکل ۲ C و D ژنوتیپ S10 و E و F ژنوتیپ Speedy). حدود ۵۰٪ از

پس از اطمینان از وجود تفاوت در باندهای پروتئینی نمونه‌های تیمار در مقایسه با کنترل، مخلوط پروتئینی هر نمونه در ژل 5% stacking تغلیظ شدند. باندهای منفرد حاصله در ژل stacking که حاوی پروتئین‌های محلول کل خالص و متراکم شده بود با رنگ کوماسی بریلیانت بلو رنگ‌آمیزی شد (Neuhoff et al., 1988) و پس از برش از روی ژل در مرحله بعد استفاده شد.

اسپکترومتری جرمی و آنالیز داده‌ها: باندهای پروتئینی

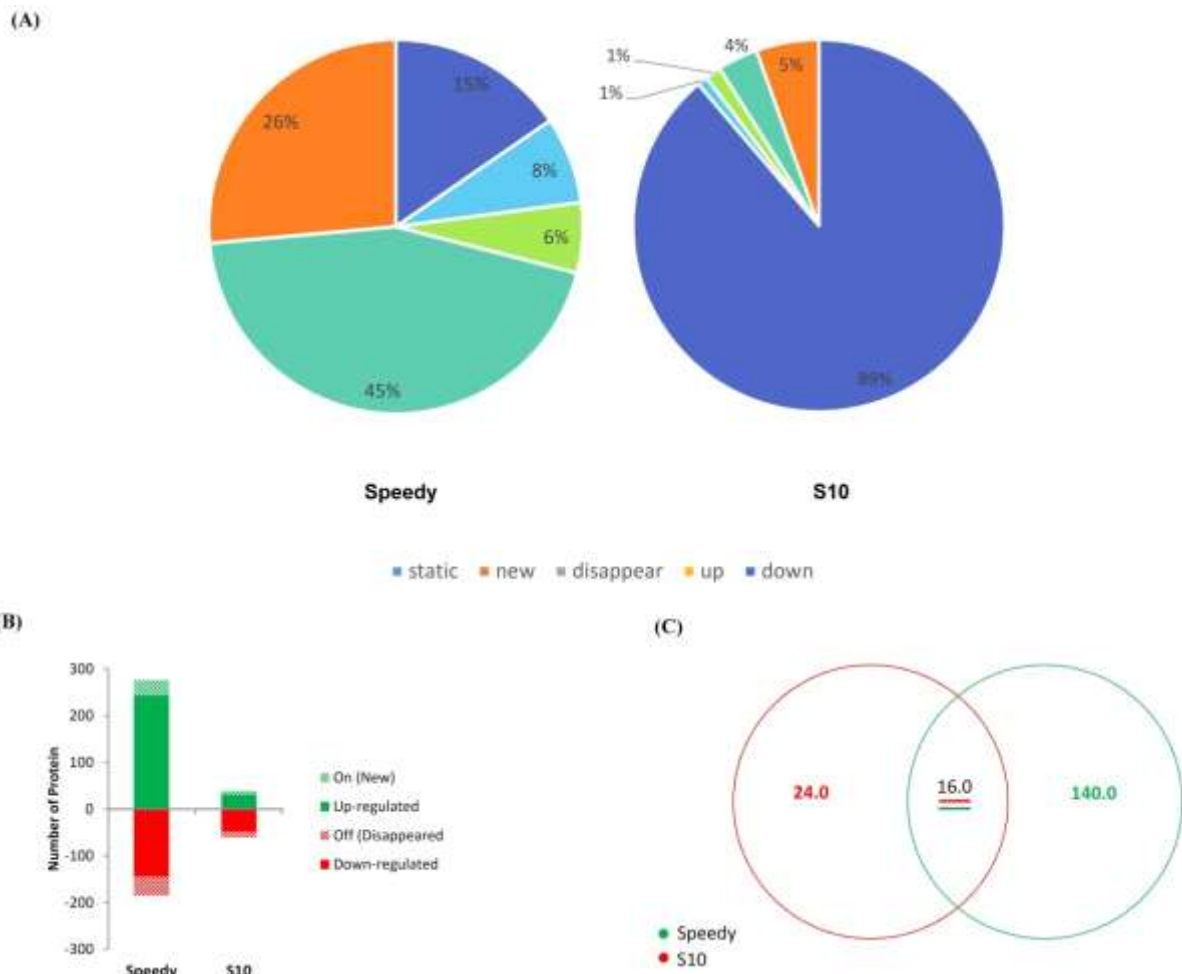
بریده شده از روی ژل به قطعات ریز تبدیل شدند و با استفاده از آنزیم تریپسین هضم آنها صورت گرفت. عصاره‌گیری پپتیدها با دستورالعمل (Rappsilber et al., 2007) صورت گرفت. آنالیز LC/MS با استفاده از طیف‌سنج جرمی LTQ Orbitrap (Thermo Fisher Scientific, Bremen, Germany) جفت شده با دستگاه کروماتوگرافی HPLC (Eksigent 2D) (nanoflow) مجهز به ستون C18 حدود ۲۰ سانتی‌متر Reprisil-Pur 120 C-18-AQ, 3 μm (Dr. Maisch,) (Ammerbuch, Germany) انجام شد.

آنالیز داده‌های خام MS با استفاده از نرم‌افزار Max Quant (v. 1.5.3.30) (Cox and Mann, 2008) در مقابل پایگاه توالی *Brachypodium distachyon* موجود در سایت UniProt انجام شد. میزان کشف اشتباه ۱ درصد برای هر دو لیست پروتئینی و همخوانی پپتیدها اعمال شد. آنالیز گروه‌های پروتئینی با نرم‌افزار Perseus انجام شد (Tyanova et al., 2016). برای آنالیز آماری از آزمون آماری t-test استفاده شد. نسبت‌های نرمال شده به صورت log2 تبدیل شد و میانگین log2 در هر سه تکرار محاسبه شد. در نهایت، پروتئین‌هایی با p-value کمتر از ۰/۰۵ و سطح بیان به ترتیب بالاتر یا کمتر از ۱/۵ یا ۰/۵ در نظر گرفته شدند.

آنالیز بیوانفورماتیک: داده‌های پروتئومیک در مسیرهای

متابولیسم شمتایک تصویر نمایی شد، همچنین طبقه‌بندی عملکردی پروتئین‌ها با استفاده از نرم‌افزار Mapman (version 3.6.0 RC1, downloaded from <http://mapman.gabipd.org/webSite>) انجام شد.

آنالیز آماری: آنالیز آماری با دو تکرار تکنیکی و سه تکرار

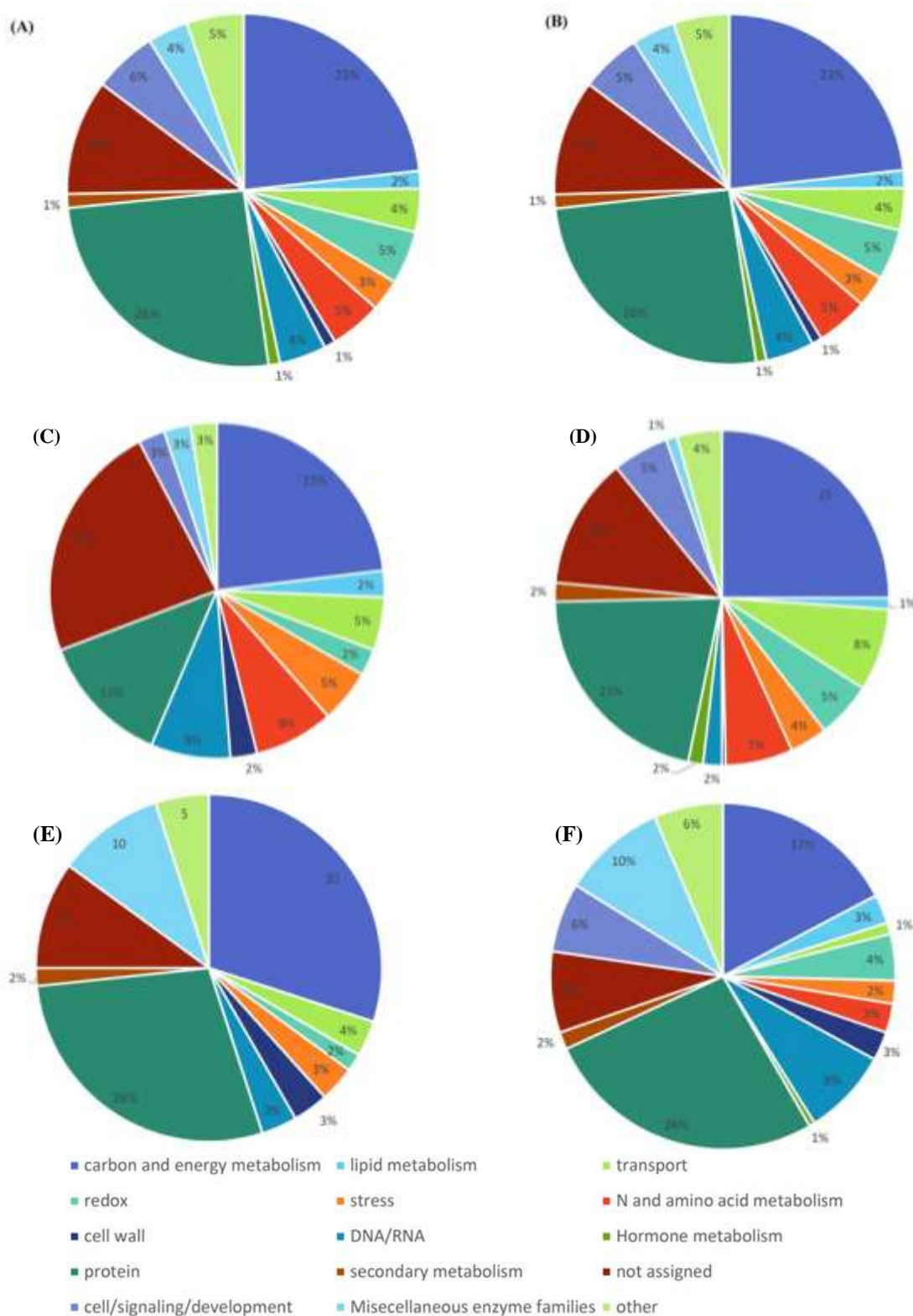


شکل ۱- تغییرات پروتئومیک در پاسخ به تنش آب در ژنوتیپ‌های S10 و Speedy (A). تعداد پروتئین‌های تغییر یافته در دو ژنوتیپ S10 و Speedy در شرایط تنش خشکی (B). دیاگرام پراکنش پروتئین‌های مورد بررسی در دو ژنوتیپ مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی (C).

پروتئین‌های شناخته شده در هر ژنوتیپ در مسیرهای متابولیکی در شکل ۳ و پروتئین‌هایی که در پاسخ‌های تنش دخالت داشتند در شکل ۴ نشان داده شده است.

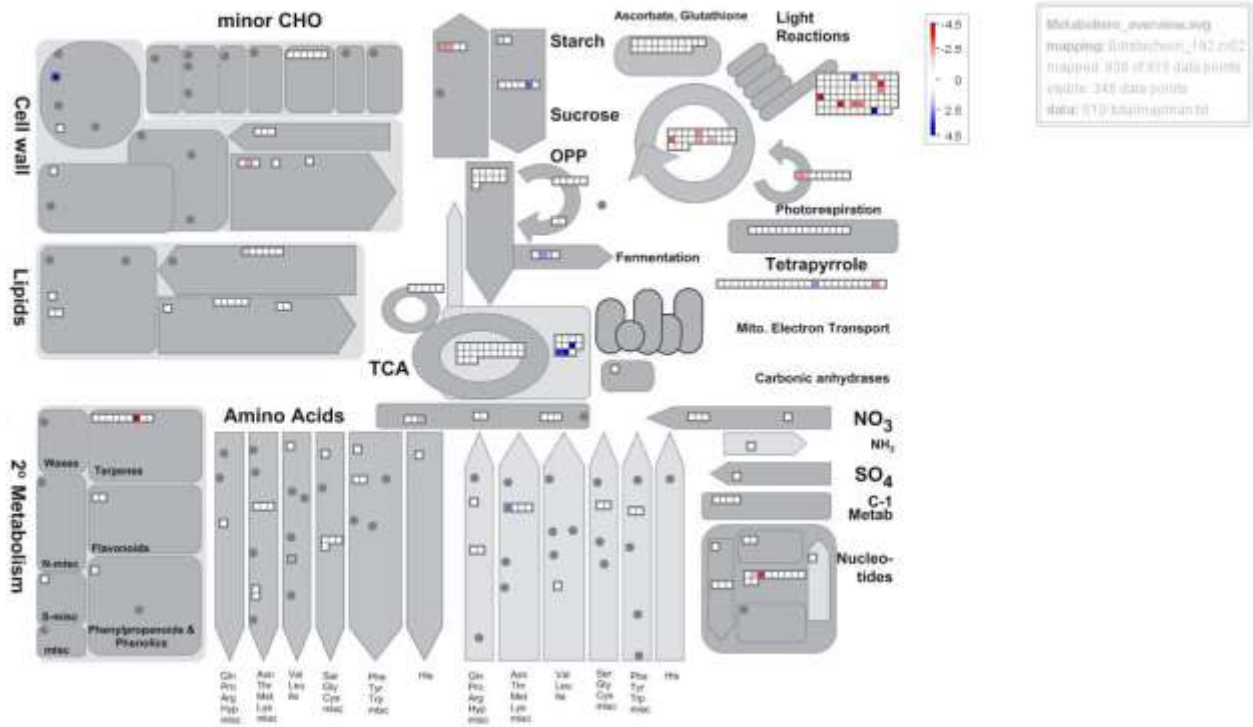
میزان تغییرات القاشده با تنش خشکی در طبقه عملکردی متابولیسم کربن و انرژی بین دو ژنوتیپ متفاوت بود. تغییرات مشاهده شده در فراوانی پروتئین‌ها نشان داد ژنوتیپ Speedy فعال‌سازی بیشتری را در این مسیرها داشته است. در این ژنوتیپ تعداد پروتئین‌های منحصر به فرد ۶۶ عدد بود و بیشتر این پروتئین‌ها درگیر در مسیرهای ETC (زنجیره انتقال الکترون)، TCA (چرخه کربس)، گلیکولیز و CHO Major and minor metabolism بودند. در ژنوتیپ S10 تعداد پروتئین‌های منحصر به فرد کمتر از ژنوتیپ دیگر بود و این

پروتئین‌های حالت کنترل در دو گروه عملکردی قرار گرفتند: ۱- کربن و انرژی متابولیسم ۲- پروتئین (شکل A و B ۲). تقریباً در همه گروه‌های عملکردی پروتئین‌ها، پروتئین‌هایی بودند که در شرایط تنش تغییرات معنی‌دار داشتند، ولی میزان تغییرات در دو ژنوتیپ متفاوت بود (شکل C، D، E، F ۲). پروتئین‌هایی که در زمان تنش new بودند و یا مقدارشان افزایش یافته بود تقریباً در همه گروه‌های عملکردی حضور داشتند. البته ژنوتیپ S10 در گروه Hormone و Secondary metabolism پروتئینی که مقدارش افزایش یافته باشد را نشان نداد. آنالیز ماهیت پروتئین‌هایی که بوسیله تنش آب تحت تأثیر قرار گرفتند، تغییرات مسیرهای متابولیکی و تفاوت‌های بین دو ژنوتیپ را مشخص کرده که برای درک بهتر آن نمای کلی از

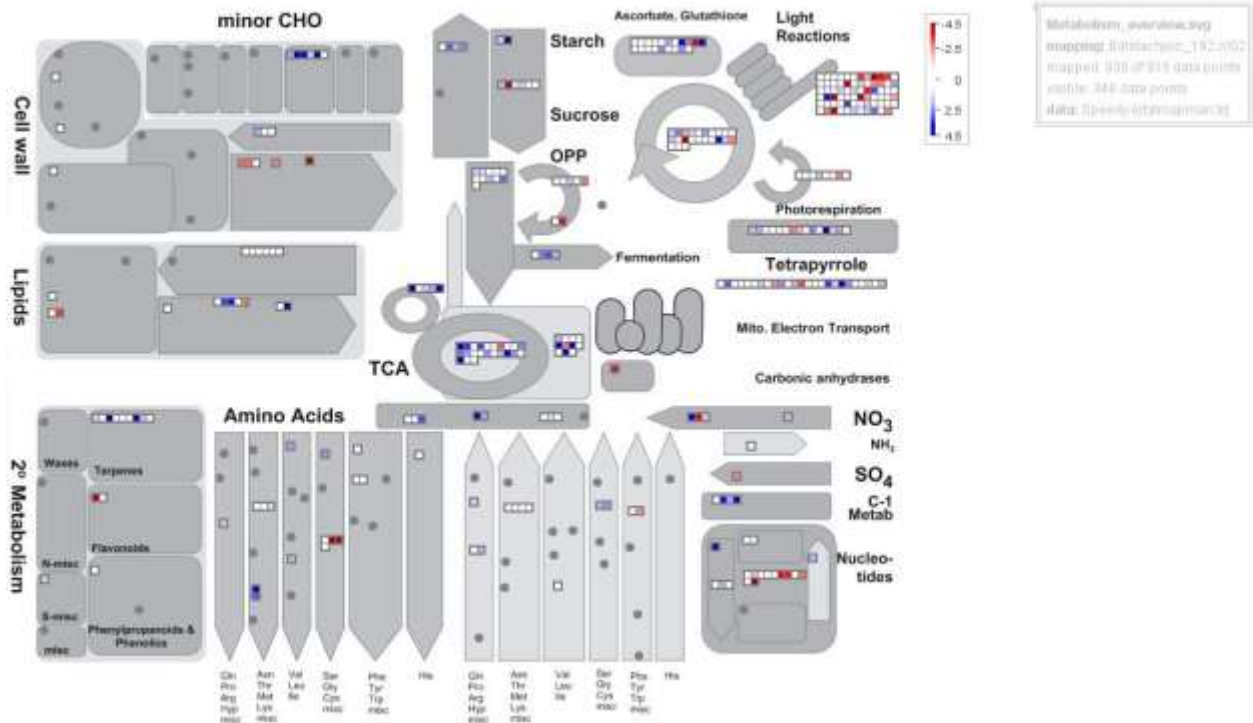


شکل ۲- توزیع عملکردی همه پروتئین‌های شناخته‌شده در ژنوتیپ‌های S10 (A و C، E) و Speedy (B و D، F). A و B توزیع همه پروتئین‌های شناخته‌شده در حالت کنترل. C و D پروتئین‌هایی که از نظر مقدار در شرایط تنش افزایش یافتند. E و F پروتئین‌هایی که از نظر مقدار در شرایط تنش آب کاهش یافتند.

(A)

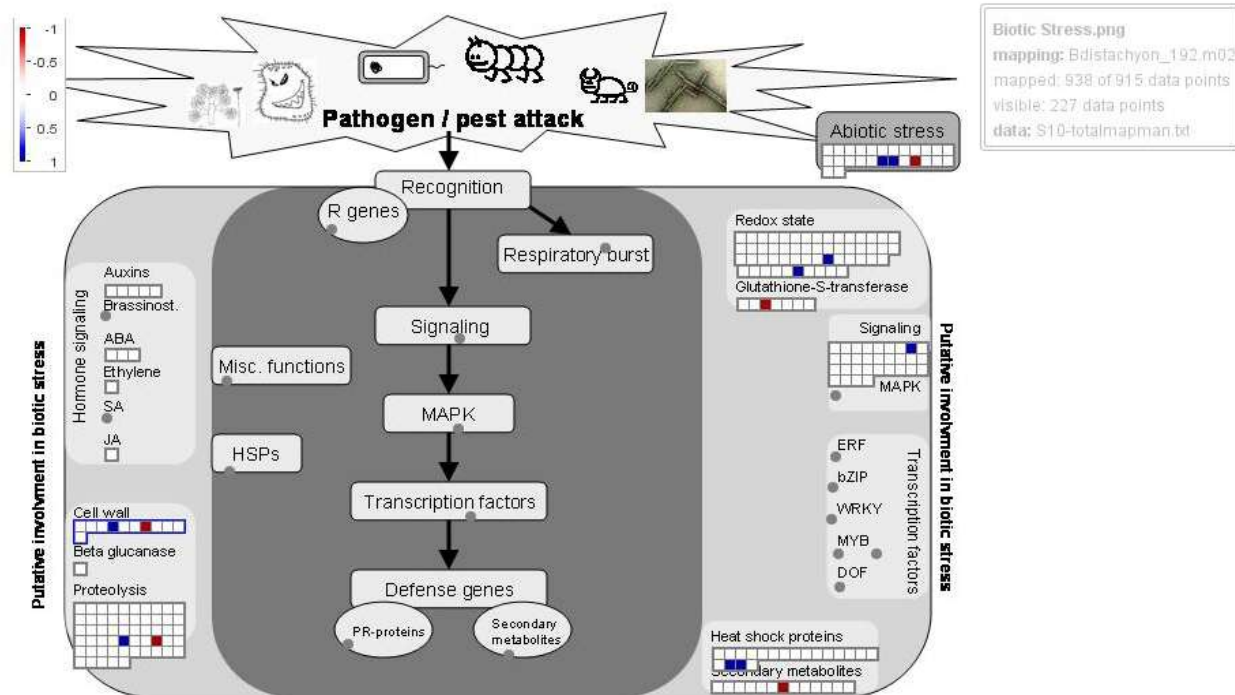


(B)

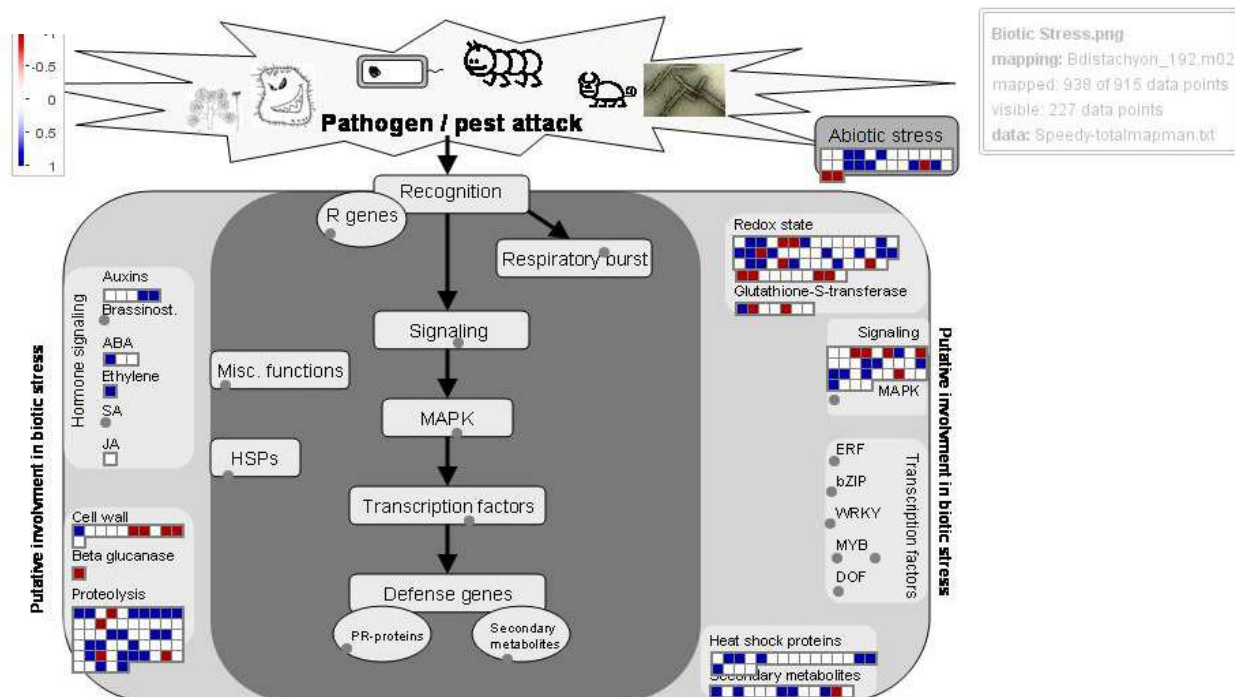


شکل ۳- نمای کلی MAPMAN از مسیرهای متابولیکی در شرایط تنش آب در ژنوتیپ‌های S10 (A) و Speedy (B). نقاط قرمز: کاهش، نقاط سفید: بدون تغییر و نقاط آبی: افزایش در مقدار پروتئین در شرایط تنش آب را در مقایسه با کنترل نشان می‌دهند.

(A)



(B)



شکل ۴- نمای MAPMAN از مسیرهای تنش در شرایط تنش خشکی در ژنوتیپ‌های S10 (A) و Speedy (B). نقاط قرمز: کاهش، نقاط سفید: بدون تغییر و نقاط آبی: افزایش در مقدار پروتئین در شرایط تنش آب را در مقایسه با کنترل نشان می‌دهند.

پروتئین‌ها درگیر واکنش‌های نوری و تاریکی، TCA و ETC بودند. به نظر می‌رسد در پاسخ به تنش خشکی در ژنوتیپ S10

هر دو القا شده بودند. در این گروه تعداد پنج پروتئین در ژنوتیپ Speedy در پاسخ به خشکی تغییر کردند. سه مورد از آنها در این دو ژنوتیپ down/disappear شده است. مثلاً germin-like-proteins (GLP) در ژنوتیپ Speedy فروتنظیمی را نشان داد، اما در ژنوتیپ S10 تغییری مشاهده نشد. دو پروتئین protein leucine Rich-Repeat family و universal stress protein (USP) در هر دو ژنوتیپ در پاسخ به خشکی تغییر کردند اما تغییرات آنها در ژنوتیپ Speedy فراتنظیم و در ژنوتیپ S10 فروتنظیم شدند.

در طبقه پروتئین‌های Redox نیز در پاسخ به خشکی تغییراتی دیده شد. در ژنوتیپ Speedy هشت پروتئین منحصر به فرد دیده شد که پنجاه درصد آنها در پاسخ به خشکی فراتنظیم شدند. هیچ گونه پروتئین redox منحصر به فردی در ژنوتیپ S10 مشاهده نشد. آنزیم تیوردکسین ردوکتاز تنها فصل مشترک بین دو ژنوتیپ بود. ولی این آنزیم در ژنوتیپ Speedy از نظر مقدار افزایش را نشان داد ولی در ژنوتیپ S10 در پاسخ به خشکی ناپدید شد.

تفاوت در تغییرات القاشده در طبقه protein نیز بین دو ژنوتیپ مشاهده شد. در ژنوتیپ Speedy در این طبقه مجموعاً سی و هفت پروتئین منحصر به فرد شناسایی شد. از بین اینها بیست و هفت پروتئین فراتنظیمی شده بودند. در ژنوتیپ S10 مجموعاً هفت پروتئین منحصر به فرد در پاسخ به تنش خشکی مشاهده شده که در مقایسه با ژنوتیپ دیگر کمتر بود.

بحث

مطالعات زیادی در گیاهان مختلف در رابطه با مکانیسم‌های حساس به خشکی صورت گرفته است ولی هنوز بخش بزرگی از مکانیسم‌های مقاومت ناشناخته است. مقاومت به خشکی یک صفت پیچیده پلی‌ژنیک است بنابراین شناسایی پروتئین‌های مسئول مقاومت و نقش آنها در این مکانیزم دارای اهمیت است.

همکاری بین گراس و قارچ اندوفایت به‌عنوان یک همزیستی مسالمت‌آمیز شناخته شده است. در تحقیقات

تعداد کمتری از پروتئین‌های مربوط به فتوسنتز، TCA و ETC تغییرات بیانی نشان دادند.

تغییراتی که در فراوانی پروتئین‌ها در طبقه عملکردی lipid metabolism رخ داد بین دو ژنوتیپ متفاوت بود. بیشتر تغییرات در ژنوتیپ Speedy بود. میزان تغییرات کمتری در ژنوتیپ S10 مشاهده شد. تغییراتی که در طی تنش خشکی در طبقه N and amino acid metabolism مشاهده شد نیز بین دو ژنوتیپ متفاوت بود. در این طبقه نیز میزان تغییرات در ژنوتیپ Speedy بیشتر از S10 بود.

در طبقه Secondary metabolism چهار پروتئین منحصر به فرد در ژنوتیپ Speedy دیده شد. ولی هیچ پروتئین منحصر به فردی در ژنوتیپ S10 مشاهده نشد. تنها یک پروتئین در هر دو ژنوتیپ در این طبقه مشترک بود که در ژنوتیپ Speedy القا شده بود ولی در S10 از نظر مقدار کاهش نشان داده بود و آن پروتئین homogentisate farnesyltransferase بود این آنزیم در مسیر بیوسنتز ترپن‌ها است و در بیوسنتز توکوفرول‌ها دخالت دارد.

تغییرات در طبقه Hormone metabolism بین دو ژنوتیپ در پاسخ به تنش خشکی متفاوت بود. در ژنوتیپ Speedy در این طبقه سه پروتئین منحصر به فرد شناسایی شد که دو تای آنها از پروتئین‌های auxin induced-regulated responsive activated بوده که فراتنظیم شدند. سومین پروتئین مربوط به متابولیسم اتیلن بود که این پروتئین نیز فراتنظیم شد. از پروتئین‌هایی که در متابولیسم هورمون ABA دخالت دارند NCDE4 است که در ژنوتیپ Speedy دیده شد. پروتئین دیگر NCDE1 است که در ژنوتیپ Speedy در پاسخ به خشکی از نظر مقدار افزایش یافت. هر دوی این پروتئین‌ها در ژنوتیپ S10 شناسایی نشدند.

تفاوت در تغییرات القاشده در اثر خشکی در طبقه تنش نیز بین دو ژنوتیپ دیده شد. در ژنوتیپ Speedy هفت پروتئین منحصر به فرد بودند که شش مورد از آنها که القا شده بودند پروتئین‌های درگیر در stress abiotic heat بودند. در ژنوتیپ S10 نیز دو مورد پروتئین‌های منحصر به فرد مشاهده شد که

جلوگیری از تولید ROS در کلروپلاست‌ها باشد (Farah *et al.*, 2002; Chaves *et al.*, 2012). تغییرات مشاهده‌شده در فراوانی پروتئین‌ها نشان داد ژنوتیپ Speedy فعال‌سازی بیشتری را در مسیر متابولیسم کربن و انرژی داشت. مقابله با تنش خشکی یک فرآیند هزینه‌بر است (Echevarria-Zomeno *et al.*, 2009). در این مطالعه در هر دو ژنوتیپ تمایل به افزایش آنزیم‌های درگیر در تجزیه نشاسته و سوکروز مشاهده شد. آنزیم‌های مسیر تجزیه نشاسته Glucan water dikinase و starch phosphorylase در هر دو ژنوتیپ از نظر مقدار افزایش نشان دادند. در مقابل ایزوفرم‌های آنزیم‌های مسیر سنتز نشاسته در ژنوتیپ Speedy فراتنظیمی از خود نشان دادند. در ژنوتیپ S10 در برخی ایزوفرم‌ها تغییری مشاهده نشد و در برخی دیگر فروتنظیمی مشاهده شد. فراتنظیمی این آنزیم‌ها می‌تواند پاسخی فیدبکی به کاهش مقدار نشاسته در گیاه باشد. بنابراین از یک طرف گیاه برای مقابله با این تنش نیاز به انرژی دارد، و از طرف دیگر میزان فتوسنتز نیز در گیاه کاهش یافته است در این جا گیاه برای تأمین انرژی مورد نیاز مسیرهای مختلفی که در مقابله با تنش فعال کرده است، شروع به تجزیه نشاسته می‌کند. افزایش تجزیه نشاسته و کاهش مقدار آن می‌تواند به صورت بازخورد روی آنزیم‌های مسیر سنتز نشاسته تأثیر گذاشته و باعث فراتنظیمی آنها شود. حدود ۲۰٪ از کل پروتئین‌هایی که به خشکی حساس هستند در متابولیسم کربوهیدرات‌ها و انرژی مثل گلیکولیز، TCA، ETC و سنتز ATP دخالت دارند (Wang *et al.*, 2014). آنزیم‌های مختلف این مسیرها بسته به شدت و طول مدت تنش و توانایی گیاه در تحمل خشکی در برخی مطالعات فروتنظیمی و در برخی دیگر فراتنظیمی از خود نشان داده‌اند. فروتنظیمی می‌تواند مکانیسمی برای تجمع فندها به‌عنوان اسمولیت یا منبع انرژی برای زمان بازگشت از بازیابی باشد. در حالیکه فراتنظیمی آنزیم‌ها یک استراتژی برای تهیه انرژی در زمان فعال‌شدن سیستم دفاعی در برابر تنش است (Echevarria-Zomeno *et al.*, 2009).

با توجه به نتایج مرتبط با طبقه Cell wall که در این آزمایش دیده شد این ژنوتیپ‌ها برای مقابله در برابر تنش

مختلف این گونه بیان شده است که گیاهانی که آلوده به قارچ‌های اندوفایت شده‌اند در مقایسه با گیاهان بدون قارچ اندوفایت در مقابله با تنش‌های زیستی و غیرزیستی دارای برتری‌هایی هستند مثل مقاومت به تنش خشکی، افزایش قدرت رقابت و مقاومت در برابر بیماری‌ها (Xu *et al.*, 2017). در این مطالعه با مقایسه پروتئومیکس، وقایع مولکولی دو ژنوتیپ چچم چند ساله (S10 دارای قارچ اندوفایت، و ژنوتیپ بدون قارچ Speedy) در پاسخ به تنش خشکی بررسی شد. یافته‌های حاصل از این گونه مطالعات می‌تواند در بهبود استراتژی‌های تحمل خشکی در گیاهان کمک‌کننده باشد و دانش ما را در مورد مکانیسم‌های مولکولی درگیر در پاسخ به خشکی افزایش دهد. نتایج مرتبط با گروه‌های عملکردی مورد مطالعه: lipid, Cell wall, carbon and energy metabolism, metabolism secondary, N and amino acid metabolism, metabolism Redox, stress, Hormone metabolism, Protein, DNA/RNA، می‌تواند نشان دهد که چگونه همزیستی قارچ با چچم توانسته است بر تحمل گیاه در تنش خشکی اثرگذار باشد.

مقایسه تعداد آنزیم‌های درگیر در تنش خشکی طبقه carbon and energy metabolism نشان می‌دهد در ژنوتیپ Speedy در مقایسه با ژنوتیپ S10 تعداد بیشتری از آنزیم‌ها تغییر کرده‌اند. علی‌رغم زیادبودن تعداد پروتئین‌های درگیر در واکنش‌های نوری در این ژنوتیپ به نظر می‌رسد تولید مواد فتوسنتزی در ژنوتیپ بدون قارچ کاهش یافته است. ممانعت فتوسنتز به دلیل بسته‌شدن روزنه‌ها یکی از اثرات مخرب تنش خشکی است. بنابراین به دنبال آن بایستی شاهد کاهش کلی در پروتئین‌های مربوط به فتوسنتز نیز بود (Patro *et al.*, 2014). در این آزمایش نیز فروتنظیمی تعدادی از پروتئین‌های درگیر در فتوسنتز مانند sedoheptulose-bisphosphatase و Fructose-bisphosphate aldolase مشاهده شد. در مقابل تعدادی از پروتئین‌های درگیر در فتوسنتز نیز افزایش نشان دادند. این افزایش می‌تواند بازخوردی در پاسخ به کاهش مقدار آنزیم‌ها باشد. کاهش آنزیم‌های فتوسنتزی می‌تواند برای

پرویلین و در نتیجه آن توانایی تنظیم اسمزی سلول‌ها در زمان تنش خشکی شود (Cheng *et al.*, 2016). به نظر می‌رسد فراتنظیمی مشاهده شده و بیوسنتز پرویلین استراتژی این ژنوتیپ در برابر خشکی باشد. بعد از مواجهه گیاه با تنش خشکی و تولید فیتوهورمون ABA یکی از پاسخ‌های پائین دست این هورمون تنظیم اسمولیت‌هایی مانند پرویلین است. یکی از آنزیم‌های کلیدی بیوسنتز این آمینواسید 1-pyrroline-5-carboxylate dehydrogenase است که در ژنوتیپ Speedy افزایش یافت.

تفاوت بین ژنوتیپ‌های دارای قارچ و بدون قارچ در میان پروتئین‌های طبقه secondary metabolism قابل رؤیت بود. در ژنوتیپ بدون قارچ در پاسخ به تنش خشکی تعداد آنزیم بیشتری از این مسیر فعال شده بود. تجمع متابولیت‌های ثانویه به‌عنوان نشانه‌ای از فعال شدن یک مکانیسم دفاعی در گیاهان است و به نظر می‌رسد برای تطابق سلول در برابر تنش مهم باشد. آنزیم‌هایی که در Speedy تغییرات معنی‌دار نشان دادند در متابولیسم ترین‌ها و فلاونوئیدها دخالت داشتند. در ژنوتیپ S10 تنها بیان یک آنزیم از مسیر ترین‌ها ممانعت شده که آنزیم Homogentisate farnesyltransferase بود. در حالیکه این آنزیم در ژنوتیپ Speedy افزایش یافت. این آنزیم در مسیر بیوسنتز توکوفرول‌ها دخالت دارد.

در مطالعات مختلفی که روی ژنوتیپ‌های گیاهی مقاوم و حساس به خشکی انجام شده مشخص شده است که ژن‌های مختلفی برای حفاظت از گیاه در برابر تنش خشکی فعال می‌شوند. این ژن‌ها می‌توانند در پاسخ به هورمون ABA تغییر کرده باشند (Nakashima and Yamaguchi-Shinozaki, 2009). فیتوهورمون آبسزیک اسید نقشی کلیدی در تطابق با شرایط محیطی نامناسب مثل خشکی ایفا می‌کند. در این مطالعه مشاهده شد تعداد کمی از پروتئین‌هایی که در شرایط تنش خشکی از نظر مقدار تغییر کردند متعلق به طبقه عملکردی متابولیسم هورمون بودند. در این مطالعه مشاهده شد NCED1 آنزیم کلیدی در بیوسنتز ABA در ژنوتیپ Speedy افزایش یافته است. در ژنوتیپ دارای قارچ در این طبقه هیچ پروتئینی

خشکی بخش عمده تغییراتی را که در مقدار پروتئین‌ها اعمال کرده‌اند بیشتر از نوع کاهشی بوده است. فروتنظیمی این پروتئین‌ها می‌تواند نشان دهد که این ژنوتیپ‌ها با محدود کردن رشد به تنش خشکی پاسخ داده‌اند تا شاید راهی برای ذخیره انرژی آنها باشد و ذخایر کربوهیدراتی خود را حفظ کنند و بدین وسیله گیاه در شرایط تنش بقا یابد. با توجه به مشاهدات در طی این تحقیق استحکام و ضخامت بیشتر برگ در ژنوتیپ S10 در مقایسه با ژنوتیپ دیگر مشهود بود. به نظر می‌رسد یکی از واکنش‌هایی که این ژنوتیپ به تنش خشکی داشته افزایش سنتز دیواره سلولی باشد. افزایش سنتز دیواره سلولی در شرایط تنش خشکی احتمالاً با افزایش قدرت مکانیکی، می‌تواند به‌عنوان استراتژی باشد که میزان از دست‌دادن آب و دهیدراتاسیون سلول را کاهش دهد (Skirycz and Inze, 2010).

در میان پروتئین‌هایی که در متابولیسم لیپید دخالت دارند می‌توان به پروتئین‌های فسفولیپاز و فسفولیپاز D اشاره کرد که در شرایط تنش خشکی اعمال شده در ژنوتیپ Speedy فراتنظیمی نشان دادند. تعداد آنزیم‌های فروتنظیم شده نسبت به آنزیم‌های فراتنظیم شده در این ژنوتیپ بیشتر بود. بنابراین به نظر می‌رسد در مقاومت به خشکی متابولیسم لیپیدها نقش چندانی در گیاه نداشته باشد. در ژنوتیپ S10 هیچ گونه فروتنظیمی در آنزیم‌های این طبقه مشاهده نشد و تنها یک آنزیم افزایش داشت که مربوط به سنتز اسیدهای چرب بود.

در مطالعات و تحقیقات مختلف نشان داده شده است که تنش خشکی مقدار آمینواسیدهای آزاد را در سلول‌های گیاهی تغییر می‌دهد (Pandey *et al.*, 2012). این تغییر می‌تواند به دلیل افزایش تجزیه پروتئین‌ها و یا به‌واسطه تنش برخی از آنزیم‌های درگیر در بیوسنتز آمینواسیدها در طی تنش فراتنظیم شده‌اند (Guo *et al.*, 2008; Gadaleta *et al.*, 2011). با توجه به نتایج به‌دست آمده فراتنظیمی در پروتئین‌های درگیر در متابولیسم آمینواسیدهای آسپاراژین، متیونین، تره‌اونین، پرویلین، گلوتامین و آرژنین می‌تواند در ژنوتیپ Speedy مشاهده شد. فراتنظیمی از فورم پلاستیدی گلوتامین سنتتاز می‌تواند باعث تجمع

فراتنظیم و یا فروتنظیم نشد و تغییری را نشان نداد. در طبقه عملکردی "تنش" نیز تأثیر همزیستی بین قارچ و گیاه در میزان تغییرات پروتئین‌ها آشکار بود و ژنوتیپ S10 در مقایسه با ژنوتیپ بدون قارچ کمتر تحت تأثیر قرار گرفته بود. شاید این دلیل تفاوت در پاسخ که در همه طبقات پروتئینی دیده شد مربوط به تغییر بیوشیمی و یا مورفولوژی میزبان به واسطه همزیستی با قارچ اندوفایت باشد. یکی از پروتئین‌هایی که در این طبقه در ژنوتیپ Speedy فروتنظیمی نشان داد 3-like protein 3-14 بود. ولی در ژنوتیپ دارای قارچ تغییری نکرد. این پروتئین یکی از پروتئین‌های حساس به خشکی است که میزان بیان آن از نظر مقدار در برخی از گیاهان در پاسخ به خشکی کاهش یافته است (Ghabooli *et al.*, 2013). این پروتئین نقش کلیدی در تعدادی از فرایندهای بیولوژیکی شامل سیگنالینگ، فرایندهای پاسخ‌دهنده به تنش‌های زیستی و غیرزیستی، فعال‌سازی نسخه‌برداری و یا دفاع دارند (Chen *et al.*, 2006).

یکی از تفاوت‌هایی که در آنالیز پروتئومیکس گیاهان در حالت کنترل و تنش آب دیده می‌شود فراتنظیمی پروتئین‌های HSP است. HSPs یکی از گروه‌های دخالت‌کننده در متابولیسم پروتئین‌ها هستند. در مورد عملکرد HSPs در تحمل خشکی بسیار بحث شده است (Timperio *et al.*, 2008). ولی دیده شده است انتقال ژن‌های HSP به Arabidopsis باعث تحمل خشکی می‌شود (Masand and Yadav, 2016). تنش‌های غیرزیستی باعث از بین رفتن عملکرد پروتئین می‌شوند. HSPs برای کنترل کیفیت و حفظ عملکرد پروتئین، فولدینگ مناسب پروتئین، جابجایی و تجزیه پروتئین‌ها مورد نیاز هستند. این پروتئین‌ها در حفاظت گیاهان برابر تنش‌های غیرزیستی مختلف و استقرار دوباره هم‌مستازی سلولی نقش دارند (Jedrowski *et al.*, 2014). در ژنوتیپ دارای قارچ فراتنظیمی heat shock protein و heat shock family protein دیده شد. در ژنوتیپ بدون قارچ Speedy نیز فراتنظیمی انواع مختلفی از HSPs مشاهده گردید.

آنالیز پروتئومیکس تفاوت‌هایی بین دو ژنوتیپ در

خصوصاً آنزیم‌هایی که در متابولیسم ردوکس دخالت دارند را نشان داد. در شرایط تنش خشکی، هم‌مستازی ردوکس سلولی مهم است. چون در این وضعیت ROS تولید می‌شود. تجمع ROS در غلظت‌های بالا خطرناک است بنابراین گیاهان آنزیم‌های پاکروبی‌کننده را افزایش می‌دهند (Rosa *et al.*, 2009). در این طبقه آنزیمی تعداد آنزیم‌های فعال‌شده در اثر تنش خشکی بیشتر از تعداد آنزیم‌های فروتنظیمی شده بود. در ژنوتیپ بدون قارچ نه پروتئین از نظر مقدار افزایش نشان دادند. آنالیز پروتئومیکس تفاوت‌هایی را در آنزیم‌های مربوط به متابولیسم ردوکس در بین این دو ژنوتیپ نشان داد. چهار آنزیم فراتنظیم‌شده منحصر به فرد در ژنوتیپ Speedy دیده شد. در ژنوتیپ S10 فراتنظیمی آنزیم منحصر به فردی دیده نشد. با اینکه آنزیم تیوردکسین ردکتاز در ژنوتیپ بدون قارچ فراتنظیمی شد ولی در ژنوتیپ دارای قارچ فروتنظیم شد. آنزیم superoxide dismutase (Cu-Zn) در ژنوتیپ S10 فراتنظیم شد. به نظر می‌رسد ژنوتیپ‌های بدون قارچ از این مکانیسم مؤثرتر از ژنوتیپ دارای قارچ استفاده می‌کنند و آنزیم‌های پاکروب‌کننده بیشتری را به کار می‌گیرند. احتمالاً میزان ROS تولیدشده در ژنوتیپ بدون قارچ بیشتر از ژنوتیپ دارای قارچ بوده و بنابراین برای حفظ هم‌مستازی سلولی خود تعداد آنزیم بیشتری را فعال کرده‌اند.

اگر چه توزیع عملکردی پروتئین‌های شناسایی‌شده در حالت کنترل در دو ژنوتیپ مشابه بود ولی تفاوت‌های آشکاری در میان نتایج آنالیز پروتئومیکس ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش خشکی دیده شد. آنالیز پروتئومیکس نشان داد که در شرایط تنش خشکی در دو ژنوتیپ فراوانی برخی پروتئین‌ها که در بیوسنتز دیواره سلولی، متابولیسم کربن و انرژی و یا در متابولیسم آمینواسیدها و غیره دخالت دارند تغییر می‌کند. به‌طور کلی براساس آنچه در این آزمایش مشاهده شد شرایط بهتر تحمل تنش در ژنوتیپ دارای قارچ مشهود بود.

نتیجه‌گیری

در زمان تنش خشکی فنوسنتز ممانعت می‌شود که به‌نظر

ABA در آنها فعال نبوده ولی ژنوتیپ بدون قارچ تنش شدیدتری را درک کرده و به نظر می‌رسد با فراتنظیمی بیشتر پروتئین‌های طبقه *stress scavenging enzyme* به آن پاسخ دادند. در مقابل ژنوتیپ دارای قارچ از پروتئین‌های HSP بیشتری کمک گرفته تا ساختار فعال پروتئین‌هایش حفظ شود.

تشکر و قدردانی

این پژوهش در قالب پایان‌نامه دانشجویی و با حمایت معاونت محترم پژوهشی دانشگاه شهرکرد انجام پذیرفته است، و بدین وسیله از گرنت با شماره 95GRN1M1032 قدردانی می‌گردد.

می‌رسد این ممانعت در ژنوتیپ بدون قارچ آشکارتر بوده و بنابراین این گراس‌ها برای تأمین هزینه انرژی خود مسیرهای تجزیه‌ای را فعال کردند و رشدشان کاهش یافته است. نتایج مورفولوژیک (که در اینجا آورده نشده است) این تحقیق نشان داد که ژنوتیپ دارای قارچ تحت تنش خشکی دارای برگ‌های ضخیم‌تری در مقایسه با ژنوتیپ دیگر بود. یکی از استراتژی‌های مورد کاربرد ژنوتیپ بدون قارچ تجمع اسمولیت‌هایی نظیر پرولین بود. همچنین تحریک مسیر سنتز ترپن‌ها نیز در این ژنوتیپ تا حدی کمک‌کننده بود. با توجه به اینکه ژنوتیپ دارای قارچ در مقایسه با همتهای بدون قارچ اندوفایت ریشه توسعه‌یافته‌تری دارند بهتر می‌توانند آب را از بخش‌های عمقی‌تر خاک جذب کنند و دیده شد مسیر سنتز

منابع

- Assuero, S. G., Tognetti, J. A., Colabelli, M. R., Agnusdei, M. G., Petroni, E. C. and Posse, M. A. (2006) Endophyte infection accelerates morpho-physiological responses to water deficit in tall fescue. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 49: 359-370.
- Bhushan, D., Pandey, A., Choudhary, M. K., Datta, A., Chakraborty, S. and Chakraborty, N. (2007) Comparative proteomics analysis of differentially expressed proteins in chickpea extracellular matrix during dehydration stress. *Molecular and Cellular Proteomics* 6: 1868-1884.
- Chaves, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P. P., Osorio, M. L. and Pinheiro, C. (2002) How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. *Annals of Botany* 89: 907-916.
- Chen, F., Li, Q., Sun, L. and He, Z. (2006) The rice 14-3-3 gene family and its involvement in responses to biotic and abiotic stress. *DNA Research* 13: 53-63.
- Cheng, L., Wang, Y., He, Q., Li, H., Zhang, X. and Zhang, F. (2016) Comparative proteomics illustrates the complexity of drought resistance mechanisms in two wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars under dehydration and rehydration. *BMC Plant Biology* 16: 188.
- Clay, K. (1990) Fungal endophytes of grasses. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 275-297.
- Clay, K. and Schardl, C. (2002) Evolutionary origins and ecological consequences of endophyte symbiosis with grasses. *American Naturalist* 160: S99-S127.
- Crush, J. R., Popay, A. J. and Waller, J. (2004) Effect of different Neotyphodium endophytes on root distribution of a perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) cultivar. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 47: 345-9.
- Cox, J. and Mann, M. (2008) Maxquant enables high peptide identification rates, individualized p.p.b.-range mass accuracies and proteome-wide protein quantification. *Nature Biotechnology* 26: 1367-1372.
- Dastogeer, K. M. and Wylie, S. J. (2017) Plant-fungi association: Role of fungal endophytes in improving plant tolerance to water stress. In: *Plant-Microbe Interactions in Agro-Ecological Perspectives* (eds. Singh, D.P. et al.) Pp. 143-159. Springer, Singapore.
- Echevarria-Zomeno, S., Ariza, D., Jorge, I., Lenz, C., del Campo, A., Jorriin, J. V. and Navarro, R. M. (2009) Changes in the protein profile of *Quercus ilex* leaves in response to drought stress and recovery. *Journal of Plant Physiology* 166: 233-245.
- Endo, A., Sawada, Y., Takahashi, H., Okamoto, M., Ikegami, K., Koiwai, H. and Nakazono, M. (2008) Drought induction of Arabidopsis 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase occurs in vascular parenchyma cells. *Plant Physiology* 147: 1984-1993.
- Farah, D., Ashurosh, K. P., Sanjay, R., Ashwarya, M., Ruchi, S., Sharma, Y. K., Pramod, A. S. and Vivek, P. (2012) Physiological and proteomic responses of cotton (*Gossypium herbaceum* L.) to drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry* 53: 6-18.
- Ghabooli, M., Khatabi, B., Ahmadi, F. S., Sepehri, M., Mirzaei, M., Amirkhani, A. and Salekdeh, G. H. (2013) Proteomics study reveals the molecular mechanisms underlying water stress tolerance induced by *Piriformospora*

- indica* in barley. *Journal of Proteomics* 94: 289-301.
- Gadaleta, A., Nigro, D., Giancaspro, A. and Blanco, A. (2011) The glutamine synthetase (GS2) genes in relation to grain protein content of durum wheat. *Functional and Integrative Genomics* 11: 665-670.
- Ghatak, A., Chaturvedi, P., Paul, P., Agrawal, G. K., Rakwal, R., Kim, S. T. and Gupta, R. (2017) Proteomics survey of Solanaceae family: current status and challenges ahead. *Journal of Proteomics* 169: 41-57.
- Guo, Q. F., Zhang, J., Gao, Q., Xing, S. C., Li, F. and Wang, W. (2008) Drought tolerance through overexpression of monoubiquitin in transgenic tobacco. *Journal of Plant Physiology* 165: 1745-1755.
- Hall, S. L., McCulley, R. L., Barney, R. J. and Phillips, T. D. (2014) Does fungal endophyte infection improve tall fescue's growth response to fire and water limitation? *Public Library of Science* 9: e86904
- Hao, P., Zhu, J., Gu, A., Lv, D., Ge, P., Chen, G. and Yan, Y. (2015) An integrative proteome analysis of different seedling organs in tolerant and sensitive wheat cultivars under drought stress and recovery. *Proteomics* 15: 1544-1563.
- Jedrowski, C., Ashoub, A., Beckhaus, T., Berberich, T., Karas, M. and Bruggemann, W. (2014) Comparative analysis of sorghum bicolor proteome in response to drought stress and following recovery. *International Journal of Proteomics* 2014: 1-10.
- Kanno, Y., Hanada, A., Chiba, Y., Ichikawa, T., Nakazawa, M., Matsui, M. and Seo, M. (2012) Identification of an abscisic acid transporter by functional screening using the receptor complex as a sensor. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 9653-9658.
- Leuchtmann, A., Bacon, C. W., Schardl, C. L., White, J. F. and Tadych, M. (2014) Nomenclatural realignment of *Neotyphodium* species with genus *Epichloe*. *Mycologia* 106: 202-215.
- Malinowski, D. P., Kigel, J. and Pinchak, W. (2009) Water deficit, heat tolerance, and persistence of summer-dormant grasses in the US Southern Plains. *Crop Science* 49: 2363-2370.
- Marquez, S. S., Bills, G. F. and Zabalgoitia, I. (2007) The endophytic mycobiota of the grass *Dactylis glomerata*. *Fungal Diversity* 27: 171-195.
- Masand, S. and Yadav, S. K. (2016) Overexpression of MuHSP70 gene from *Macrotyloma uniflorum* confers multiple abiotic stress tolerance in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Biology Reports* 43: 53-64.
- Mirzakhosini, Z., Shabani, L., Sabzalian, M. R. and Sharifi-Tehrani, M. (2015) ABC transporter and metallothionein expression affected by NI and *Epichloe* endophyte infection in tall fescue. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 120: 13-19.
- Nakashima, K., Ito, Y. and Yamaguchi-Shinozaki, K. (2009) Transcriptional regulatory networks in response to abiotic stresses in *Arabidopsis* and grasses. *Plant Physiology* 149: 88-95.
- Neuhoff, V., Arold, N. and Taube, D. E. W. (1988) Improved staining of proteins in polyacrylamide gels at nanogram sensitivity using Coomassie Brilliant Blue G-250 and R-250. *Electrophoresis* 9: 255-62.
- Norris, I. (1985) Relationships between growth and measured weather factors among contrasting varieties of *Lolium*, *Dactylis* and *Festuca* species. *Grass and Forage Science* 40: 151-159.
- Pandey, S., Rai, R. and Rai, L. C. (2012) Proteomics combines morphological, physiological and biochemical attributes to unravel the survival strategy of *Anabaena* sp. PCC7120 under arsenic stress. *Journal of Proteomics* 75: 921-37.
- Patro, L., Mohapatra, P. K., Biswal, U. C. and Biswal, B. (2014) Dehydration induced loss of photosynthesis in *Arabidopsis* leaves during senescence is accompanied by the reversible enhancement in the activity of cell wall beta-glucosidase. *Journal of Photochemistry and Photobiology* 137: 49-54.
- Raorane, M. L., Narciso, J. O. and Kohli, A. (2016) Total soluble protein extraction for improved proteomic analysis of transgenic rice plant roots. *Methods in Molecular Biology* 1385: 139-147.
- Rappsilber, J., Mann, M. and Ishihama, Y. (2007) Protocol for micro-purification, enrichment, pre-fractionation and storage of peptides for proteomics using Stage Tips. *Nature Protocols* 2: 1896-906.
- Rosa, L. H., Vaz, A. B. M., Caligiorno, R. B., Campolina, S. and Rosa, C. A. (2009) Endophytic fungi associated with the Antarctic grass *Deschampsia antarctica* Desv. (Poaceae). *Polar Biology* 32: 161-167.
- Saha, D. C., Jackson, M. A. and Johnson-Cicalese, J. M. (1988) A rapid staining method for detection of endophytic fungi in turf and forage grasses. *Phytopathology* 78: 237-239.
- Skirycz, A. and Inze, D. (2010) More from less: Plant growth under limited water. *Current Opinion in Biotechnology* 21: 197-203.
- Sugawara, K., Hesse, U., Liu, J., Goodin, M. M., Barnes, A., Dinkins, R. D. and Schardl, C. L. (2009) The grass symbiont, *Epichloe festucae*, visualized in endophytic and pathogenic states by GFP expression with epifluorescence and confocal microscopy. *Phytopathology* 99: S126.
- Tian, Z., Huang, B. and Belanger, F. C. (2015) Effects of *Epichloe festucae* fungal endophyte infection on drought and heat stress responses of strong creeping Red Fescue. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 140: 257-264.
- Timperio, A. M., Egidi, G. and Zolla, L. (2008) Proteomics applied on plant abiotic stresses: Role of heat shock proteins (HSP). *Journal of Proteomics* 71: 391-411.

- Turgeon, A. J. (2002) Turfgrass management, 6th Ed. Prentice Hall, Upper Saddle Brook, NJ.
- Tyanova, S., Temu, T., Sinitcyn, P., Carlson, A., Hein, M. Y., Geiger, T., Mann, M. and Cox, J. (2016) The perseus computational platform for comprehensive analysis of (prote) omics data. *Nature Methods* 13: 731-40.
- Wang, J., Ding, B., Guo, Y., Li, M., Chen, S., Huang, G. and Xie, X. (2014) Overexpression of a wheat phospholipase D gene, *TaPLDa*, enhances tolerance to drought and osmotic stress in *Arabidopsis thaliana*. *Planta* 240: 103-115.
- Wilkinson, S. and Davies, W. J. (2002) ABA-based chemical signalling: the co-ordination of responses to stress in plants. *Plant, Cell and Environment* 25: 195-210.
- Xu, L., Li, X., Han, L., Li, D. and Song, G. (2017) Epichloe endophyte infection improved drought and heat tolerance of tall fescue through altered antioxidant enzyme activity. *European Journal of Horticultural Science* 82: 90-97.
- Yang, Y., Li, X., Yang, S., Zhou, Y., Dong, C., Ren, J., Sun, X. and Yang, Y. (2015) Comparative physiological and proteomic analysis reveals the leaf response to cadmium-induced stress in poplar (*Populus yunnanensis*). *Plos One* 10: 1-20.
- Yin, L., Ren, A., Wei, M., Wu, L., Zhou, Y., Li, X. and Gao, Y. (2014) Neotyphodium coenophialum-infected tall fescue and its potential application in the phytoremediation of saline soils. *International Journal of Phytoremediation* 16: 235-246.
- Yu, X., Bai, G., Liu, S., Luo, N., Wang, Y., Richmond, D. S., Pijut, P. M., Jackson, S. A., Yu, J. and Jiang, Y. (2013) Association of candidate genes with drought tolerance traits in diverse perennial ryegrass accessions. *Journal of Experimental Botany* 64: 1537-1551.

A comparative leaf proteomics of two genotypes of *Lolium perenne* under drought stress

Fatemeh Raeisi-Vanani¹, Leila Shabani^{1,2}, Mohammad R. Sabzalian³, Fariba Dehghanian⁴

¹Department of Plant Science, Faculty of Science, Shahrekord University, Iran

²Research Institute of Biotechnology, Shahrekord University, Shahrekord, Iran

³Department of Agronomy and Plant Breeding, College of Agriculture, Isfahan University of Technology, Isfahan, Iran

⁴Division of Genetics, Department of Biology, Faculty of Sciences, University of Isfahan, HezarJarib Street, Isfahan, Iran

(Received: 07/05/2019, Accepted: 17/07/2019)

Abstract

Drought stress is one of the main threats in reducing plant performance. It has been reported that endophyte infection improve drought tolerance in host grass species, but the mechanism responsible for the effect is not clear. Proteomics analysis is a beneficial tool for understanding the molecular mechanisms of drought resistance. In this study, proteomics approach was used to study the expression of drought responsible proteins in leaves of two genotypes of *Lolium perenne*. The experiment was set up in a completely randomized design with factorial test with two factors, the first factor was S10 (the endophyte-infected plants) and Speedy (non infected plants) genotypes and the second factor was two levels of water availability: control versus water stressed plants (about 80% moisture discharge). At first, according to TCA/acetone precipitation method total protein was extracted. The total dissolved protein was separated by SDS-PAGE electrophoresis. Identification of extracted proteins was performed by mass spectrometry technology and with proteome analysis responsive proteins was classified in different categories. It seems that fungal endophyte infected genotype with development of its root network, has more power to provide more water so perception of consequences of drought stress was delayed. Maybe symbiosis with fungal endophyte changed biochemistry and morphology of host plant and leads to increased threshold level of plant. The most induced proteins in infected genotype were in carbon and energy metabolism category. This genotype regulated different proteins of this class so kept active various processes such as photosynthesis as well as used ability of protective proteins in order to keep the activity of enzymes.

Keywords: Drought stress, Endophyte, Grass, *Lolium*, Proteomics.

جدول ۱- پروتئین‌های دارای تغییرات معنی‌دار در ژنوتیپ‌های S10 و B.C. Speedy (گروه‌های عملکردی مهم)، No: شماره شناسایی، ID: کد شناسایی پروتئین، Δ: تغییرات بیان پروتئین‌ها در گیاهان تنش‌دیده در مقایسه با گیاهان کنترل، (کاهش بیان با علامت منفی نشان داده شده است). new: پروتئین جدید که در نمونه کنترل حضور ندارد. D: پروتئین ناپدیدشده که در تنش خشکی حضور ندارد.

| BC | No | Name | ID | Δ:D/C, genotype | |
|--|-----|---|----------------|-----------------|-----|
| | | | | Speedy | S10 |
| (Carbon and energy metabolism (1, 2, 3, 4, 5,6,7,8,9, 25)) | | | | | |
| 1 | 38 | Chlorophyll a-b binding protein, chloroplastic | bradi3g07190.1 | - | - |
| 1 | 455 | photosystem II reaction center PsbP family protein | bradi4g04640.1 | - | - |
| 1 | 560 | PPL2 (PsbP-like protein 2) | bradi1g66296.1 | - | - |
| 1 | 19 | cytochrome f apoprotein | bradi3g27332.1 | - | - |
| 1 | 5 | ATPase alpha subunit | bradi5g08886.1 | - | - |
| 1 | 169 | NAD(P)H-quinone oxidoreductase subunit H, chloroplastic | bradi3g27266.1 | - | - |
| 1 | 53 | PsaC subunit of photosystem I | bradi1g05756.1 | - | - |
| 1 | 85 | PSAE-2 (photosystem I subunit E-2) | bradi1g29000.1 | - | - |
| 1 | 215 | oxidoreductase NAD-binding domain-containing protein | bradi2g24210.2 | - | - |
| 1 | 48 | glycerate dehydrogenase | bradi3g00330.1 | - | - |
| 1 | 244 | phosphoribulokinase | bradi2g46690.3 | - | - |
| 1 | 118 | triose-phosphate isomerase | bradi4g36310.1 | - | - |
| 1 | 15 | Fructose-bisphosphate aldolase (chl) | bradi4g24367.1 | - | - |
| 1 | 3 | RCA (RUBISCO ACTIVASE) | bradi4g09125.2 | - | - |
| 1 | 26 | Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase | bradi5g12330.1 | - | - |
| 3 | 609 | aldo/keto reductase family protein | bradi1g58220.1 | - | - |
| 3 | 823 | Alpha-galactosidase | bradi1g17730.1 | - | - |
| 7 | 423 | Glucose-6-phosphate 1-dehydrogenase | bradi1g60050.1 | - | - |
| 7 | 667 | transaldolase | bradi2g59370.1 | - | - |
| 8 | 561 | fumarate hydratase | bradi1g63020.1 | - | - |
| 25 | 526 | 4-hydroxy-4-methyl-2-oxoglutarate aldolase | bradi1g29550.1 | - | - |
| 1 | 4 | PS.lightreaction.photosystem II.LHC-II | bradi1g12130.1 | -2.08832 | - |
| 1 | 32 | PS.lightreaction.photosystem II.LHC-II | bradi1g24760.1 | -3.26915 | - |
| 1 | 67 | PS.lightreaction.photosystem II.LHC-II | bradi1g23610.2 | -3.84442 | - |
| 1 | 207 | PS.lightreaction.photosystem II.LHC-II | bradi4g37210.1 | D | - |
| 1 | 144 | PS.lightreaction.photosystem II.PSII polypeptide subunits | bradi3g17640.2 | 1.574311 | - |
| 1 | 235 | PS.lightreaction.photosystem II.PSII polypeptide subunits | bradi1g77047.1 | -2.50196 | - |
| 1 | 47 | PS.lightreaction.photosystem I.PSI polypeptide subunits | bradi1g06890.1 | -4.4515 | - |
| 1 | 88 | PS.lightreaction.photosystem I.PSI polypeptide subunits | bradi1g06890.2 | -5.18164 | - |
| 1 | 506 | PS.lightreaction.photosystem II.PSII polypeptide subunits | bradi4g40710.1 | -3.54445 | - |
| 1 | 164 | PS.lightreaction.photosystem I.PSI polypeptide subunits | bradi1g06890.3 | -2.19566 | - |
| 1 | 803 | PS.lightreaction.cytochrome b6/f | bradi1g06890.4 | D | - |
| 1 | 72 | PS.lightreaction.cytochrome b6/f.iron sulfur subunit | bradi1g06890.5 | -2.16394 | - |
| 1 | 382 | PS.lightreaction.cyclic electron flow-chlororespiration | bradi1g52550.7 | -2.62169 | - |
| 1 | 424 | PS.lightreaction.NADH DH | bradi5g17027.1 | -2.62894 | - |
| 1 | 112 | PS.calvin cycle.phosphoglycerate kinase | bradi3g05220.1 | 1.606817 | - |
| 1 | 912 | PS.calvin cycle.transketolase | bradi5g07190.1 | new | - |
| 1 | 24 | PS.calvin cycle.seduheptulose bisphosphatase | bradi2g55150.1 | -2.56503 | - |
| 1 | 36 | PS.calvin cycle.rubisco small subunit | bradi3g26391.2 | 2.601254 | - |
| 2 | 788 | major CHO metabolism.synthesis.starch.starch synthase | bradi1g48610.1 | 2.478235 | - |
| 2 | 286 | major CHO | bradi2g57500.1 | 1.953845 | - |

| | | | | | |
|----|-----|--|----------------|----------|----------|
| | | metabolism.degradation.sucrose.fructokinase | | | |
| 3 | 180 | minor CHO metabolism.others | bradi1g58210.1 | 2.057853 | - |
| 3 | 719 | minor CHO metabolism.others | bradi3g37327.1 | new | - |
| 4 | 106 | glycolysis.cytosolic branch.UGPase | bradi4g37350.1 | 1.617126 | - |
| 2 | 390 | major CHO metabolism.degradation.sucrose.hexokinase | bradi2g19400.3 | 1.635821 | - |
| 2 | 536 | major CHO metabolism.degradation.sucrose.hexokinase | bradi2g49460.1 | 1.081691 | - |
| 4 | 594 | glycolysis.cytosolic branch.pyruvate kinase (PK) | bradi5g26140.1 | 1.98627 | - |
| 4 | 422 | glycolysis.plastid branch.glucose-6-phosphate isomerase | bradi4g32530.1 | 2.829449 | - |
| 6 | 648 | gluconeogenesis / glyoxylate cycle.Malate DH | bradi3g37140.1 | 7.344565 | - |
| 6 | 721 | gluconeogenesis / glyoxylate cycle.isocitrate lyase | bradi5g07880.1 | 9.105815 | - |
| 7 | 642 | OPP.oxidative PP.6-phosphogluconate dehydrogenase | bradi3g46080.1 | 1.775471 | - |
| 7 | 236 | OPP.non-reductive PP.ribose 5-phosphate isomerase | bradi1g55740.2 | -3.80213 | - |
| 8 | 666 | TCA / org transformation.TCA.pyruvate DH.E2 | bradi3g36520.1 | -2.94335 | - |
| 8 | 161 | TCA / org transformation.TCA.aconitase | bradi3g15050.1 | 2.159319 | - |
| 8 | 368 | TCA / org transformation.TCA.succinyl-CoA ligase | bradi3g49070.1 | 1.968666 | - |
| 8 | 60 | TCA / org transformation.carbonic anhydrases | bradi2g44856.1 | -3.57747 | - |
| 9 | 408 | mitochondrial electron transport / ATP synthesis.NADH-DH.complex I | bradi1g53070.1 | 2.892643 | - |
| 9 | 321 | mitochondrial electron transport / ATP synthesis.NADH-DH.localisation not clear | bradi1g11520.2 | 2.413694 | - |
| 9 | 433 | mitochondrial electron transport / ATP synthesis.NADH-DH.localisation not clear | bradi3g55340.1 | 1.677801 | - |
| 9 | 371 | mitochondrial electron transport / ATP synthesis.cytochrome c reductase | bradi1g54370.1 | -3.08925 | - |
| 9 | 469 | mitochondrial electron transport / ATP synthesis.cytochrome c reductase | bradi3g44410.1 | 2.023088 | - |
| 9 | 23 | mitochondrial electron transport / ATP synthesis.F1-ATPase | bradi2g46790.2 | 1.559004 | - |
| 9 | 57 | mitochondrial electron transport / ATP synthesis.F1-ATPase | bradi2g13090.1 | 1.602017 | - |
| 9 | 156 | mitochondrial electron transport / ATP synthesis.F1-ATPase | bradi3g24730.1 | 3.262183 | - |
| 9 | 394 | mitochondrial electron transport / ATP synthesis.F1-ATPase | bradi3g02890.1 | 2.451356 | - |
| 9 | 482 | mitochondrial electron transport / ATP synthesis.F1-ATPase | bradi3g53000.1 | 1.846225 | - |
| 25 | 556 | C1-metabolism | bradi4g31680.1 | 23.93588 | - |
| 1 | 25 | PS.lightreaction.photosystem II.LHC-II | bradi4g07380.1 | - | 3.175224 |
| 1 | 457 | PS.lightreaction.photosystem II.LHC-I | bradi2g42300.1 | - | -2.477 |
| 1 | 99 | PS.lightreaction.ATP synthase.subunit B (ATPF) | bradi5g08883.1 | - | -2.74173 |
| 2 | 489 | major CHO metabolism.degradation.glucose.Susy | bradi1g46670.3 | - | 2.950689 |
| 8 | 753 | TCA / org transformation.other organic acid transformations.atp-citrate lyase | bradi4g04390.1 | - | 3.39989 |
| 9 | 791 | mitochondrial electron transport / ATP synthesis.cytochrome c oxidase | bradi1g60710.2 | - | 2.446803 |
| 1 | 294 | APE1 (ACCLIMATION OF PHOTOSYNTHESIS TO ENVIRONMENT) | bradi3g22030.1 | 1.561751 | - |
| 1 | 90 | Chlorophyll a-b binding protein, chloroplastic | bradi3g42620.1 | -3.24525 | - |
| 1 | 6 | CP47, subunit of the photosystem II reaction center | bradi1g05740.1 | 1.630391 | - |
| 1 | 9 | Photosystem II CP43 reaction center protein | bradi1g78082.1 | 3.078445 | - |
| 1 | 10 | Photosystem II D2 protein | bradi1g78076.1 | 2.255155 | - |
| 1 | 17 | PSBA Encodes chlorophyll binding protein D1, a part of the photosystem II reaction center core | bradi5g10966.1 | 1.705336 | - |
| 1 | 228 | PS.lightreaction.photosystem II.PSII polypeptide subunits | bradi3g39830.1 | -28.4982 | - |

| | | | | | |
|----|-----|--|----------------|----------|----------|
| 1 | 31 | PSAA Encodes psaA protein comprising the reaction center for photosystem I along with psaB protein | bradi5g23845.1 | 3.685968 | - |
| 1 | 847 | PSAH2, PSAH-2, PSI-H PSAH2 (PHOTOSYSTEM I SUBUNIT H2) | bradi2g16810.1 | D | - |
| 1 | 636 | STN7 STN7 (Stt7 homolog STN7); kinase/protein kinase | bradi2g17660.1 | 1.672034 | - |
| 1 | 16 | ATPA Encodes the ATPase alpha subunit | bradi5g23842.1 | 1.534743 | - |
| 1 | 226 | PGR5-LIKE A PGR5-LIKE A | bradi1g00940.1 | 1.638358 | - |
| 1 | 465 | NDH-O NDH-O (NAD(P)H:plastoquinone dehydrogenase complex subunit O) | bradi2g61410.1 | -4.72291 | - |
| 1 | 69 | Serine hydroxymethyltransferase | bradi1g09300.2 | 1.829602 | - |
| 1 | 1 | RBCL, large subunit of RUBISCO | bradi3g27325.1 | 1.634211 | - |
| 1 | 22 | Ribulose biphosphate carboxylase small chain | bradi5g04080.1 | -2.13781 | - |
| 1 | 34 | glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase (Chl) | bradi1g76470.1 | 2.319031 | - |
| 1 | 503 | Fructose-biphosphate aldolase (Chl) | bradi2g01350.1 | -5.43471 | - |
| 2 | 896 | Starch-related R1 protein | bradi1g41907.2 | new | - |
| 3 | 64 | mannose 6-phosphate reductase (NADPH-dependent) | bradi3g02340.1 | 5.071367 | - |
| 3 | 289 | aldo/keto reductase family protein | bradi1g14710.1 | 1.646331 | - |
| 3 | 911 | aldose 1-epimerase | bradi4g28160.1 | new | - |
| 3 | 716 | Alpha-galactosidase | bradi3g29810.3 | -3.24428 | - |
| 4 | 300 | Glucose-6-phosphate isomerase | bradi2g37400.2 | 1.543041 | - |
| 1 | 40 | Transketolase | bradi1g51670.1 | 1.681398 | - |
| 2 | 632 | Glucose-1-phosphate adenylyltransferase | bradi4g27570.2 | 1.939504 | - |
| 2 | 645 | cell wall invertase | bradi3g44990.2 | -7.4971 | - |
| 2 | 708 | sucrose cleavage protein-like | bradi3g56460.1 | D | - |
| 5 | 282 | 3-chloroalyl aldehyde dehydrogenase | bradi3g36150.2 | 1.987293 | - |
| 6 | 102 | Malate dehydrogenase | bradi1g07170.2 | 1.674917 | - |
| 6 | 491 | gluconeogenesis / glyoxylate cycle.pyruvate dikinase | bradi2g25745.1 | 2.07753 | - |
| 7 | 375 | Oxidoreductase | bradi2g07650.1 | -2.55844 | - |
| 8 | 397 | Pyruvate dehydrogenase E1 component subunit beta | bradi3g41480.3 | 3.222228 | - |
| 8 | 603 | Pyruvate dehydrogenase E1 component subunit beta | bradi4g34810.1 | 4.474047 | - |
| 8 | 309 | Citrate synthase | bradi3g06930.1 | 2.527388 | - |
| 8 | 336 | Aconitate hydratase | bradi1g75960.2 | 2.651682 | - |
| 8 | 539 | isocitrate dehydrogenase | bradi5g13490.1 | 2.360774 | - |
| 8 | 565 | succinyl-CoA ligase | bradi1g23600.1 | 18.87783 | - |
| 8 | 412 | Succinate dehydrogenase [ubiquinone] flavoprotein subunit, mitochondrial | bradi1g07020.1 | 2.369547 | - |
| 8 | 366 | Malic enzyme | bradi2g33450.3 | -2.61889 | - |
| 8 | 682 | Malic enzyme | bradi1g27000.1 | new | - |
| 8 | 553 | Isocitrate dehydrogenase [NAD] subunit, mitochondrial | bradi3g43300.1 | 1.955641 | - |
| 9 | 878 | mitochondrial ATP synthase g subunit | bradi2g42680.1 | new | - |
| 25 | 537 | Formate dehydrogenase, mitochondrial | bradi1g42270.1 | 3.86486 | - |
| 25 | 777 | Methylenetetrahydrofolate reductase | bradi1g04140.1 | 2.092876 | - |
| 9 | 786 | NADH-ubiquinone oxidoreductase | bradi3g34360.1 | -2.56905 | - |
| 1 | 54 | D1 subunit of photosystem I and II reaction centers | bradi5g23844.1 | - | -4.23532 |
| 1 | 843 | PSAK (photosystem I subunit K) | bradi1g58350.1 | - | D |
| 1 | 142 | ATPase epsilon subunit | bradi5g05674.1 | - | -3.96558 |
| 1 | 33 | ATPC1 | bradi1g26350.1 | - | -2.89078 |
| 1 | 42 | (S)-2-hydroxy-acid oxidase | bradi1g06430.1 | - | -2.32205 |
| 1 | 71 | (S)-2-hydroxy-acid oxidase | bradi1g58480.1 | - | -2.07373 |
| 1 | 11 | Phosphoglycerate kinase | bradi2g21120.1 | - | -2.54878 |
| 1 | 83 | fructose-1,6-bisphosphatase | bradi1g67020.1 | - | -2.1909 |
| 1 | 127 | fructose-1,6-bisphosphatase | bradi2g56030.1 | - | -2.08776 |
| 2 | 198 | Glucose-1-phosphate adenylyltransferase | bradi1g09537.1 | - | -2.34739 |
| 9 | 2 | ATP synthase subunit beta | bradi2g20977.1 | - | -2.44845 |

| | | | | | |
|--------------------------------------|--------------------------------------|--|--------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|
| 1 | 213 | PS.lightreaction.photosystem II.LHC-II | bradi4g30060.2 | -4.68508 | -2.38262 |
| 1 | 63 | PS.lightreaction.photosystem II.PSII polypeptide subunits | bradi5g23866.1 | -2.5263 | -3.55498 |
| 1 | 901 | PS.lightreaction.cyclic electron flow-chlororespiration | bradi1g74570.1 | 2.80505 | new |
| 8 | 617 | TCA / org transformation.other organic acid transformatons.misc | bradi4g31310.1 | 9.193307 | 8.882547 |
| 1 | 186 | Fructose-bisphosphate aldolase (cyto) | bradi1g36260.1 | 1.804895 | -3.04297 |
| 2 | 176 | Glucose-1-phosphate adenylyltransferase | bradi3g22330.1 | 2.904941 | -2.33373 |
| 2 | 676 | Alpha-1,4 glucan phosphorylase | bradi2g55120.1 | 1.558683 | 1.530686 |
| 5 | 693 | 3-chloroallyl aldehyde dehydrogenase | bradi5g12617.1 | 2.64945 | 2.413262 |
| 8 | 569 | Pyruvate dehydrogenase E1 component subunit alpha | bradi3g59750.1 | 3.14639 | D |
| 8 | 887 | NADP-malic enzyme 1 | bradi2g49540.1 | new | new |
| Cell wall (10) | | | | | |
| 10 | 885 | NAD-dependent epimerase | bradi1g66440.1 | - | - |
| 10 | 872 | glycosyl hydrolase family 3 protein | bradi5g16557.1 | - | - |
| 10 | 584 | Pectinesterase | bradi2g11860.1 | - | - |
| 10 | 689 | UDP-glucose 6-dehydrogenase | bradi1g08120.1 | 2.096863 | - |
| 10 | 327 | glycosyl hydrolase family 3 protein | bradi1g08560.1 | -2.83146 | - |
| 10 | 439 | xylan 1,4-beta-xylosidase | bradi5g23470.1 | -2.63727 | - |
| 10 | 835 | polygalacturonase (pectinase) | bradi4g11087.1 | -6.20741 | - |
| 10 | 875 | GDP-mannose 3,5-epimerase | bradi3g26860.4 | - | D |
| 10 | 857 | FLA11 | bradi2g00220.1 | D | 5.151994 |
| 10 | 208 | glycosyl hydrolase family 3 protein | bradi1g08570.1 | -2.80628 | -2.3508 |
| Lipid metabolism (11) | | | | | |
| 11 | 314 | enoyl-[acyl-carrier-protein] reductase (NADH) | bradi1g37040.1 | - | - |
| 11 | 524 | sulfotransferase | bradi3g34340.1 | - | - |
| 11 | 678 | quinone reductase family protein | bradi1g59450.1 | - | - |
| 11 | 818 | triacylglycerol lipase | bradi5g15300.1 | - | - |
| 11 | 687 | glycerophosphodiester phosphodiesterase/ kinase | bradi3g47340.1 | - | - |
| 11 | 745 | lipid metabolism.FA synthesis and FA elongation.ACP protein | bradi1g62310.1 | D | - |
| 11 | 817 | lipid metabolism.FA synthesis and FA elongation.ACP desaturase | bradi2g58930.1 | D | - |
| 11 | 724 | lipid metabolism.lipid degradation.beta-oxidation.multifunctional | bradi3g10180.3 | new | - |
| 11 | 836 | lipid metabolism.FA synthesis and FA elongation.Acetyl CoA Carboxylation | bradi3g24417.1 | - | 1.53956 |
| 11 | 795 | protein malonyl CoA-acyl carrier protein transacylase | bradi1g65140.2 | D | - |
| 11 | 555 | FQR1 (FLAVODOXIN-LIKE QUINONE REDUCTASE 1); FMN binding / oxidoreductase | bradi2g20710.1 | -3.31743 | - |
| 11 | 600 | Phospholipase D | bradi2g34290.1 | 3.221503 | - |
| 11 | 903 | phospholipase | bradi2g04650.1 | 3.522037 | - |
| 11 | 656 | phosphodiesterase | bradi3g39790.1 | -2.72991 | - |
| N and amino acid metabolism (12, 13) | N and amino acid metabolism (12, 13) | N and amino acid metabolism (12, 13) | N and amino acid metabolism (12, 13) | N and amino acid metabolism (12, 13) | N and amino acid metabolism (12, 13) |
| 12 | 681 | Glutamate dehydrogenase | bradi1g05680.1 | - | - |
| 13 | 174 | Glutamate decarboxylase | bradi3g37830.1 | - | - |
| 13 | 443 | Glutamate decarboxylase | bradi1g10480.1 | - | - |
| 13 | 94 | ATMS1; 5-methyltetrahydropteroyltriglutamate-homocysteine S-methyltransferase/ methionine synthase | bradi1g13290.1 | - | - |
| 13 | 383 | Cysteine synthase | bradi5g00610.1 | - | - |

| | | | | | |
|---------------------------|---------------------------|---|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| 13 | 466 | L,L-diaminopimelate aminotransferase | bradi1g47650.1 | - | - |
| 13 | 644 | glyoxalase I family protein | bradi1g13190.1 | - | - |
| 13 | 826 | acetyl-CoA C-acyltransferase | bradi3g55420.1 | - | - |
| 12 | 114 | N-metabolism.ammonia metabolism.glutamate synthase | bradi1g19080.1 | 3.877064 | - |
| 13 | 547 | amino acid metabolism.synthesis.aspartate family.misc.homoserine.aspartate semialdehyde dehydrogenase | bradi1g14590.1 | 2.959192 | - |
| 13 | 157 | amino acid metabolism.synthesis.aspartate family.methionine | bradi4g01200.2 | 1.521601 | - |
| 13 | 363 | amino acid metabolism.synthesis.branched chain group.common | bradi2g45330.1 | 2.163983 | - |
| 13 | 720 | amino acid metabolism.synthesis.serine-glycine-cysteine group.serine.phosphoglycerate dehydrogenase | bradi3g37240.1 | 2.3329 | - |
| 13 | 464 | amino acid metabolism.degradation.aromatic aa.tyrosine | bradi3g07130.1 | -2.49039 | - |
| 13 | 572 | amino acid metabolism.degradation.aromatic aa.tyrosine | bradi1g03130.1 | D | - |
| 13 | 192 | amino acid metabolism.synthesis.serine-glycine-cysteine group.cysteine.OASTL | bradi4g01130.2 | -6.17376 | - |
| 13 | 756 | amino acid metabolism.degradation.aspartate family.threonine | bradi5g03830.1 | - | 2.692307 |
| 12 | 586 | NITRITE REDUCTASE 1 | bradi3g57990.1 | 1.819514 | - |
| 12 | 41 | Glutamine synthetase | bradi5g24550.2 | 1.538017 | - |
| 12 | 388 | Glutamine synthetase | bradi3g59970.1 | -3.67499 | - |
| 13 | 249 | (ASPARTATE AMINOTRANSFERASE 5 | bradi3g54200.1 | 5.237107 | - |
| 13 | 661 | Aspartate aminotransferase | bradi2g50500.1 | 2.16009 | - |
| 13 | 162 | L-alanine:2-oxoglutarate aminotransferase | bradi1g59220.2 | 1.508573 | - |
| 13 | 762 | ornithine carbamoyltransferase | bradi3g52727.1 | 1.678402 | - |
| 13 | 890 | aspartate-semialdehyde dehydrogenase | bradi1g07910.1 | 4.758007 | - |
| 13 | 171 | Cysteine synthase | bradi2g53170.1 | -11.1597 | - |
| 13 | 486 | 1-pyrroline-5-carboxylate dehydrogenase | bradi2g18550.1 | 1.519773 | - |
| 13 | 525 | Pyrroline-5-carboxylate reductase | bradi2g60730.1 | 1.976995 | - |
| 13 | 49 | Glycine cleavage system P protein | bradi2g48010.1 | 2.303416 | - |
| 13 | 95 | Aminomethyltransferase | bradi5g22290.1 | 1.922112 | - |
| 13 | 804 | amino acid metabolism.synthesis.central amino acid metabolism.GABA.SSADH | bradi3g05490.1 | 3.056931 | 1.78696 |
| 13 | 685 | 2-isopropylmalate synthase | bradi4g43130.1 | 1.926745 | 2.033443 |
| Secondary metabolism (16) | Secondary metabolism (16) | Secondary metabolism (16) | Secondary metabolism (16) | Secondary metabolism (16) | Secondary metabolism (16) |
| 16 | 793 | solanesyl diphosphate synthase 1 | bradi2g15307.1 | - | - |
| 16 | 706 | 1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate reductoisomerase | bradi2g00650.1 | - | - |
| 16 | 766 | / 4-hydroxy-3-methylbut-2-en-1-yl diphosphate synthase | bradi3g48080.1 | - | - |
| 16 | 496 | violaxanthin de-epoxidase | bradi5g07390.1 | - | - |
| 16 | 225 | secondary metabolism.isoprenoids.non-mevalonate pathway | bradi3g59430.1 | 1.561997 | - |
| 16 | 729 | secondary metabolism.sulfur-containing.misc.alliinase | bradi2g48267.1 | 1.542854 | - |
| 16 | 581 | secondary metabolism.flavonoids.dihydroflavonols.dihydroflavonol 4-reductase | bradi1g35742.1 | -6.70729 | - |
| 16 | 806 | secondary metabolism.isoprenoids.mevalonate pathway.isopentenyl pyrophosphate:dimethylallyl pyrophosphate isomerase | bradi1g25350.1 | D | - |
| 16 | 779 | 4-(cytidine 5'-diphospho)-2-C-methyl-D-erythritol kinase | bradi2g52610.1 | new | - |

| | | | | | |
|-------------------------|-------------------------|---|-------------------------|-------------------------|-------------------------|
| 16 | 238 | S-adenosylmethionine-dependent methyltransferase | bradi4g01640.1 | 1.773624 | - |
| 16 | 842 | isoflavone reductase | bradi4g05455.1 | D | - |
| 16 | 785 | homogentisate farnesyltransferase | bradi2g18210.1 | 4.816604 | -5.89711 |
| Hormone metabolism (17) | Hormone metabolism (17) | Hormone metabolism (17) | Hormone metabolism (17) | Hormone metabolism (17) | Hormone metabolism (17) |
| 17 | 665 | AILP1 | bradi4g42890.1 | - | - |
| 17 | 862 | unknown protein | bradi1g08930.1 | - | - |
| 17 | 504 | hormone metabolism.auxin.induced-regulated-responsive-activated | bradi2g43690.1 | 4.533726 | - |
| 17 | 515 | hormone metabolism.auxin.induced-regulated-responsive-activated | bradi3g48197.1 | 2.635557 | - |
| 17 | 655 | hormone metabolism.ethylene.synthesis-degradation | bradi3g57520.1 | 3.589018 | - |
| 17 | 546 | NCED4 | bradi3g52680.1 | D | - |
| 17 | 214 | NCED1, 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase | bradi4g00335.1 | 1.518522 | - |
| Stress (20) | Stress (20) | Stress (20) | Stress (20) | Stress (20) | Stress (20) |
| 20 | 124 | oxalate oxidase | bradi3g37670.1 | - | - |
| 20 | 736 | stress.biotic | bradi4g05440.1 | 1.621153 | - |
| 20 | 62 | stress.abiotic.heat | bradi1g66590.1 | 1.517688 | - |
| 20 | 129 | stress.abiotic.heat | bradi3g39630.1 | 1.75309 | - |
| 20 | 255 | stress.abiotic.heat | bradi4g04220.1 | 1.553727 | - |
| 20 | 426 | stress.abiotic.heat | bradi4g32941.1 | 1.611915 | - |
| 20 | 451 | stress.abiotic.heat | bradi2g33682.1 | 1.780284 | - |
| 20 | 153 | stress.abiotic.drought/salt | bradi2g07940.1 | -2.52085 | - |
| 20 | 308 | stress.abiotic.heat | bradi1g66470.1 | - | 2.265283 |
| 20 | 523 | stress.abiotic.heat | bradi4g41057.1 | - | 2.084851 |
| 20 | 882 | DNAJ-1 | bradi1g06340.1 | D | - |
| 20 | 907 | DNAJ heat shock protein | bradi3g54550.1 | 1.784582 | - |
| 20 | 739 | ERD4 ERD4 (early-responsive to dehydration 4) | bradi1g58380.1 | 5.264365 | - |
| 20 | 550 | germin-like protein | bradi1g11920.1 | -23.4745 | - |
| 20 | 822 | GL22 | bradi2g11050.1 | -5.59635 | - |
| 20 | 472 | protein Leucine Rich Repeat family | bradi1g56690.1 | 53.73592 | -2.60115 |
| 20 | 448 | universal stress protein (USP) | bradi2g34910.1 | 3.452202 | -3.44858 |
| Redox (21) | Redox (21) | Redox (21) | Redox (21) | Redox (21) | Redox (21) |
| 21 | 137 | Thioredoxin M-type | bradi4g40800.1 | - | - |
| 21 | 276 | CB5-B (CYTOCHROME B5 ISOFORM B) | bradi2g62010.1 | - | - |
| 21 | 358 | MSBP1 (membrane steroid binding protein 1) | bradi3g30180.1 | - | - |
| 21 | 149 | L-ascorbate peroxidase | bradi1g16510.1 | - | - |
| 21 | 240 | Glutathione peroxidase | bradi1g47140.1 | - | - |
| 21 | 509 | glutathione-disulfide reductase | bradi3g55030.2 | - | - |
| 21 | 84 | Catalase | bradi1g76330.2 | - | - |
| 21 | 328 | NADH-cytochrome b5 reductase | bradi2g04610.1 | - | - |
| 21 | 370 | redox.thioredoxin | bradi5g26060.1 | -4.44172 | - |
| 21 | 518 | redox.ascorbate and glutathione | bradi3g53920.1 | D | - |
| 21 | 145 | redox.ascorbate and glutathione.ascorbate | bradi4g38430.1 | 2.52089 | - |
| 21 | 277 | redox.ascorbate and glutathione.ascorbate | bradi1g45010.1 | -4.06015 | - |
| 21 | 391 | redox.ascorbate and glutathione.glutathione | bradi2g34770.1 | 2.485854 | - |
| 21 | 59 | redox.peroxiredoxin | bradi1g46620.1 | -2.74917 | - |
| 21 | 387 | redox.peroxiredoxin | bradi2g46380.2 | new | - |
| 21 | 143 | redox.dismutases and catalases | bradi3g01470.1 | 2.22378 | - |
| 21 | 119 | CHLOROPLASTIC DROUGHT-INDUCED STRESS PROTEIN OF 32 KD) | bradi1g28090.1 | 1.783703 | - |
| 21 | 453 | disulfide isomerase | bradi2g35020.1 | 1.727304 | - |
| 21 | 698 | Thioredoxin M-type | bradi5g16550.1 | -2.39017 | - |
| 21 | 858 | Thioredoxin reductase | bradi3g53200.1 | D | - |
| 21 | 274 | DEHYDROASCORBATE REDUCTASE 2 | bradi2g37480.1 | 2.164143 | - |

| | | | | | |
|------------------|------------------|--|------------------|------------------|------------------|
| 21 | 425 | ascorbate peroxidase 1 | bradi1g65820.2 | D | - |
| 21 | 802 | monodehydroascorbate reductase | bradi3g17120.1 | new | - |
| 21 | 821 | ASCORBATE PEROXIDASE 3 | bradi5g03640.1 | 8.10606 | - |
| 21 | 125 | Dihydrolipoyl dehydrogenase | bradi2g12310.1 | 2.426139 | - |
| 21 | 673 | heme-binding family protein | bradi1g36860.1 | new | - |
| 21 | 692 | glutathione disulfide oxidoreductase | bradi1g01570.1 | 1.753645 | - |
| 21 | 61 | peroxiredoxin type 2 | bradi3g06750.1 | 2.827772 | - |
| 21 | 522 | peroxiredoxin type 2 | bradi1g35660.1 | new | - |
| 21 | 101 | superoxide dismutase | bradi3g43070.1 | -4.28992 | - |
| 21 | 195 | Superoxide dismutase [Cu-Zn] | bradi1g18340.2 | - | 1.629304 |
| 21 | 557 | Thioredoxin reductase | bradi1g19140.1 | 2.715588 | D |
| DNA/RNA (27, 28) | DNA/RNA (27, 28) | DNA/RNA (27, 28) | DNA/RNA (27, 28) | DNA/RNA (27, 28) | DNA/RNA (27, 28) |
| 27 (RNA) | 650 | LIL3:1; transcription factor | bradi3g02570.1 | - | - |
| 27 | 832 | HMG1/2-like protein | bradi1g29730.4 | - | - |
| 27 | 7 | pentatricopeptide (PPR) repeat-containing protein | bradi3g16227.1 | - | - |
| 27 | 476 | DNA-binding protein | bradi5g16720.1 | - | - |
| 27 | 848 | Nascent polypeptide-associated complex subunit beta | bradi1g77957.1 | - | - |
| 27 | 194 | CSP41A (CHLOROPLAST STEM-LOOP BINDING PROTEIN OF 41 KDA) | bradi1g54030.1 | - | - |
| 27 | 722 | RNA binding | bradi2g36710.1 | - | - |
| 27 | 870 | heterogeneous nuclear ribonucleoprotein | bradi3g28430.1 | - | - |
| 28 (DNA) | 75 | histone H3.2 | bradi3g45290.1 | - | - |
| 28 | 239 | H2B | bradi2g27760.1 | - | - |
| 28 | 414 | Histone H2A | bradi2g37327.1 | - | - |
| 27 | 747 | RNA.processing.RNA helicase | bradi2g40800.1 | 1.959845 | - |
| 27 | 378 | RNA.processing.ribonucleases | bradi1g26277.1 | -2.08014 | - |
| 27 | 695 | RNA.regulation of transcription.MADS box transcription factor family | bradi4g11097.1 | 2.447552 | - |
| 27 | 902 | RNA.regulation of transcription.putative transcription regulator | bradi2g01860.1 | new | - |
| 28 | 886 | DNA.synthesis/chromatin structure.histone | bradi2g00530.1 | 5.370516 | - |
| 28 | 755 | DNA.unspecified | bradi1g10340.2 | -13.9158 | - |
| 27 | 770 | RNA.processing | bradi4g08430.1 | - | 3.224885 |
| 27 | 910 | RNA.processing.splicing | bradi4g09940.1 | - | 1.657794 |
| 27 | 110 | RNA.RNA binding | bradi4g38260.1 | - | -3.90413 |
| 27 | 120 | EIF4A1 (EUKARYOTIC TRANSLATION INITIATION FACTOR 4A1) | bradi1g34170.3 | 1.880454 | - |
| 27 | 833 | NF-YC4 (NUCLEAR FACTOR Y, SUBUNIT C4) | bradi1g67980.1 | D | - |
| 27 | 271 | PTAC4 (PLASTID TRANSCRIPTIONALLY ACTIVE4) | bradi1g18320.1 | -3.68388 | - |
| 27 | 726 | chloroplast nucleoid DNA-binding protein | bradi3g56660.1 | -2.09847 | - |
| 28 | 490 | NAP1;1 (NUCLEOSOME ASSEMBLY PROTEIN1;1) | bradi2g18330.1 | -2.15132 | - |
| 28 | 20 | Histone H2B | bradi3g54520.1 | -2.613 | - |
| 28 | 21 | Histone H4 | bradi4g37340.1 | -2.28601 | - |
| 28 | 68 | Histone H2A | bradi2g62450.1 | -3.63593 | - |
| 28 | 89 | Histone H2A | bradi4g06010.1 | -2.48098 | - |
| 28 | 107 | Histone H2A | bradi1g66370.1 | -3.35126 | - |
| 28 | 512 | Histone H2A | bradi1g09060.1 | -2.24176 | - |
| 28 | 520 | no original description | bradi1g05330.1 | -6.05896 | - |
| 28 | 748 | Histone H2A | bradi1g25400.1 | -2.97934 | - |
| 27 | 570 | Nascent polypeptide-associated complex subunit beta | bradi3g29087.1 | - | -2.27878 |
| 27 | 787 | CP33; RNA binding | bradi1g57190.1 | -5.77674 | 3.386512 |
| Protein (29) | | | | | |
| 29 | 684 | Alanine--tRNA ligase | bradi3g22760.1 | - | - |
| 29 | 296 | Ribosomal protein S7 | bradi1g05710.1 | - | - |

| | | | | | |
|----|-----|--|----------------|----------|---|
| 29 | 151 | ribosomal protein L1 family protein | bradi2g26940.1 | - | - |
| 29 | 404 | a chloroplast ribosomal protein L14 | bradi3g27300.1 | - | - |
| 29 | 297 | 50S ribosomal protein L24, chloroplast (CL24) | bradi1g33030.1 | - | - |
| 29 | 701 | 50S ribosomal protein L33, chloroplastic | bradi1g05754.1 | - | - |
| 29 | 224 | 40S ribosomal protein S10 (RPS10A) | bradi2g61560.1 | - | - |
| 29 | 421 | 40S ribosomal protein S16 (RPS16A) | bradi4g26140.1 | - | - |
| 29 | 709 | RPS18C (S18 RIBOSOMAL PROTEIN) | bradi1g05670.1 | - | - |
| 29 | 329 | 40S ribosomal protein S19 (RPS19B) | bradi3g56527.1 | - | - |
| 29 | 411 | 40S ribosomal protein S2 (RPS2D) | bradi1g04660.1 | - | - |
| 29 | 459 | structural constituent of ribosome | bradi1g62690.2 | - | - |
| 29 | 284 | 40S ribosomal protein S23 (RPS23B) | bradi2g54210.1 | - | - |
| 29 | 365 | 40S ribosomal protein S9 (RPS9C) | bradi4g07120.1 | - | - |
| 29 | 449 | 60S ribosomal protein L10 (RPL10C) | bradi2g34440.6 | - | - |
| 29 | 197 | 60S ribosomal protein L12 (RPL12A) | bradi5g20330.1 | - | - |
| 29 | 350 | 60S ribosomal protein L13 | bradi3g16170.3 | - | - |
| 29 | 121 | 60S ribosomal protein L4/L1 (RPL4A) | bradi1g05510.1 | - | - |
| 29 | 662 | Ribosomal protein L19 | bradi1g63010.2 | - | - |
| 29 | 483 | 60S ribosomal protein L26 (RPL26B) | bradi2g06250.1 | - | - |
| 29 | 307 | 60S ribosomal protein L27 | bradi1g30210.1 | - | - |
| 29 | 657 | 60S ribosomal protein L32 (RPL32A) | bradi4g34340.2 | - | - |
| 29 | 254 | 60S ribosomal protein L34 (RPL34A) | bradi3g16620.1 | - | - |
| 29 | 369 | 60S ribosomal protein L36 | bradi2g54600.2 | - | - |
| 29 | 229 | RPL5A | bradi5g09500.1 | - | - |
| 29 | 519 | Ribosomal protein | bradi4g38510.1 | - | - |
| 29 | 393 | 60S ribosomal protein L13A (RPL13aD) | bradi1g08260.1 | - | - |
| 29 | 330 | 60S ribosomal protein L17 (RPL17A) | bradi4g08667.1 | - | - |
| 29 | 285 | 60S ribosomal protein L21 (RPL21C) | bradi1g75620.1 | - | - |
| 29 | 534 | 60S ribosomal protein L35a (RPL35aC) | bradi4g16690.3 | - | - |
| 29 | 237 | 60S ribosomal protein L7A (RPL7aA) | bradi4g34750.1 | - | - |
| 29 | 232 | 60S ribosomal protein L6 | bradi3g08900.1 | - | - |
| 29 | 372 | 60S ribosomal protein L8 (RPL8C) | bradi4g04120.2 | - | - |
| 29 | 56 | Elongation factor Tu | bradi3g47690.1 | - | - |
| 29 | 138 | Elongation factor G, chloroplastic | bradi5g16980.1 | - | - |
| 29 | 415 | elongation factor 1B alpha-subunit 2 (eEF1Balpha2) | bradi1g18710.1 | - | - |
| 29 | 351 | mitochondrial processing peptidase beta subunit | bradi1g70180.1 | - | - |
| 29 | 178 | translocon at the inner envelope membrane of chloroplasts | bradi3g29750.1 | - | - |
| 29 | 441 | TIC55 (TRANSLOCON AT THE INNER ENVELOPE MEMBRANE OF CHLOROPLASTS 55) | bradi3g53860.1 | - | - |
| 29 | 740 | protein transport protein SEC61 gamma subunit | bradi1g31180.1 | - | - |
| 29 | 189 | protein serine/threonine kinase | bradi1g08287.1 | - | - |
| 29 | 473 | ATP-dependent Clp protease proteolytic subunit | bradi1g05750.1 | - | - |
| 29 | 435 | aspartyl protease family protein | bradi2g16160.1 | - | - |
| 29 | 605 | serine carboxypeptidase S28 family protein | bradi3g30640.1 | - | - |
| 29 | 190 | CPN20 (CHAPERONIN 20) | bradi4g31220.1 | - | - |
| 29 | 377 | GrpE protein homolog | bradi3g48540.1 | - | - |
| 29 | 446 | CPN20 (CHAPERONIN 20) | bradi1g46596.1 | - | - |
| 29 | 733 | GrpE protein homolog | bradi4g27270.1 | - | - |
| 29 | 812 | PDF6 (PREFOLDIN 6) | bradi3g09300.1 | - | - |
| 29 | 111 | photosystem II stability/assembly factor | bradi1g29500.1 | - | - |
| 29 | 691 | photosystem I assembly and stability | bradi2g13078.1 | - | - |
| 29 | 717 | Eukaryotic translation initiation factor 5A | bradi1g59110.1 | - | - |
| 29 | 352 | Proteasome subunit alpha type | bradi3g49610.2 | - | - |
| 29 | 210 | RD21 (responsive to dehydration 21) | bradi5g24027.1 | - | - |
| 29 | 727 | cysteine-type peptidase | bradi4g31440.3 | - | - |
| 29 | 889 | aspartyl protease family protein | bradi4g36720.2 | - | - |
| 29 | 338 | protein.synthesis.ribosomal.prokaryotic.chloroplast.30S.subunit.S18 | bradi1g05752.1 | -2.23136 | - |
| 29 | 230 | protein.synthesis.ribosomal.protein.eukaryotic.40S | bradi3g16150.1 | 2.411518 | - |

| | | | | | |
|----|-----|---|----------------|----------|----------|
| | | subunit.S3 | | | |
| 29 | 629 | protein.synthesis.ribosomal protein.eukaryotic.40S subunit.S24 | bradi3g08680.1 | -2.39151 | - |
| 29 | 852 | protein.synthesis.ribosomal protein.eukaryotic.40S subunit.S27 | bradi3g43475.1 | 1.504212 | - |
| 29 | 531 | protein.synthesis.ribosomal protein.eukaryotic.40S subunit.S28 | bradi4g13910.1 | 3.582534 | - |
| 29 | 193 | protein.synthesis.ribosomal protein.eukaryotic.40S subunit.SA | bradi1g23780.1 | 1.68777 | - |
| 29 | 182 | protein.synthesis.ribosomal protein.eukaryotic.40S subunit.S4 | bradi2g35620.1 | 3.034154 | - |
| 29 | 544 | protein.synthesis.ribosomal protein.eukaryotic.40S subunit.S6 | bradi1g21320.2 | 2.8355 | - |
| 29 | 220 | protein.synthesis.ribosomal protein.eukaryotic.60S subunit.L3 | bradi4g41680.1 | 1.704351 | - |
| 29 | 510 | protein.synthesis.ribosomal protein.eukaryotic.60S subunit.P1 | bradi3g13750.1 | new | - |
| 29 | 205 | protein.synthesis.ribosomal protein.eukaryotic.60S subunit.L9 | bradi3g00640.1 | 3.250718 | - |
| 29 | 567 | protein.synthesis.initiation | bradi3g53970.2 | -9.61453 | - |
| 29 | 81 | protein.synthesis.elongation | bradi1g06860.8 | 4.58633 | - |
| 29 | 223 | protein.synthesis.elongation | bradi1g37490.1 | 2.980046 | - |
| 29 | 462 | protein.targeting.mitochondria | bradi2g05710.1 | 1.776368 | - |
| 29 | 690 | protein.targeting.chloroplast | bradi2g03350.1 | 3.249885 | - |
| 29 | 825 | protein.targeting.chloroplast | bradi2g35587.1 | -2.37673 | - |
| 29 | 899 | protein.targeting.chloroplast | bradi1g66820.1 | new | - |
| 29 | 635 | protein.degradation | bradi3g60550.1 | 2.113161 | - |
| 29 | 880 | protein.degradation | bradi3g35350.1 | new | - |
| 29 | 488 | protein.degradation.ubiquitin.proteasom | bradi5g24960.1 | -2.50597 | - |
| 29 | 551 | protein.degradation.ubiquitin.proteasom | bradi2g33390.2 | 3.12345 | - |
| 29 | 588 | protein.degradation.ubiquitin.proteasom | bradi3g07370.4 | 1.920749 | - |
| 29 | 631 | protein.degradation.ubiquitin.proteasom | bradi5g13800.1 | 2.800021 | - |
| 29 | 688 | protein.degradation.ubiquitin.proteasom | bradi4g35156.2 | -4.48593 | - |
| 29 | 705 | protein.degradation.ubiquitin.proteasom | bradi3g03720.1 | 3.223939 | - |
| 29 | 751 | protein.degradation.ubiquitin.proteasom | bradi4g34620.1 | new | - |
| 29 | 794 | protein.degradation.ubiquitin.proteasom | bradi1g49140.1 | 1.612003 | - |
| 29 | 140 | protein.degradation.serine protease | bradi4g39880.1 | 1.828929 | - |
| 29 | 43 | protein.folding | bradi1g50270.1 | 2.110535 | - |
| 29 | 116 | protein.folding | bradi1g00730.1 | 1.5706 | - |
| 29 | 260 | protein.folding | bradi3g41800.1 | -2.35206 | - |
| 29 | 312 | protein.folding | bradi1g75520.1 | 3.384791 | - |
| 29 | 334 | protein.folding | bradi3g00480.2 | 4.186734 | - |
| 29 | 392 | protein.folding | bradi1g54970.1 | -2.12366 | - |
| 29 | 558 | protein.folding | bradi5g02990.2 | -3.7227 | - |
| 29 | 595 | protein.assembly and cofactor ligation | bradi1g63380.1 | -2.01256 | - |
| 29 | 261 | protein.synthesis.ribosomal protein.prokaryotic.chloroplast.30S subunit.S4 | bradi2g13104.1 | - | -2.03547 |
| 29 | 98 | protein.synthesis.ribosomal protein.prokaryotic.chloroplast.50S subunit.L12 | bradi2g45730.1 | - | -2.92665 |
| 29 | 253 | protein.synthesis.ribosomal protein.prokaryotic.chloroplast.50S subunit.L15 | bradi1g69650.1 | - | -2.46165 |
| 29 | 810 | protein.synthesis.ribosomal protein.eukaryotic.40S subunit.S11 | bradi5g21630.1 | - | 1.93791 |
| 29 | 790 | protein.synthesis.ribosomal protein.unknown.small subunit.S19 | bradi1g71472.1 | - | -2.20875 |
| 29 | 247 | protein.synthesis.elongation | bradi3g05950.1 | - | -2.51345 |
| 29 | 675 | protein.degradation.ubiquitin.proteasom | bradi2g27390.1 | - | D |
| 29 | 442 | tRNA synthetase class II | bradi4g07854.1 | -3.03675 | - |
| 29 | 769 | aminoacyl-tRNA ligase | bradi1g56640.2 | new | - |
| 29 | 827 | aminoacyl-tRNA ligase | bradi1g56890.1 | 3.537549 | - |
| 29 | 868 | 30S ribosomal protein S15, chloroplastic | bradi3g27272.1 | D | - |
| 29 | 768 | chloroplast 30S ribosomal protein S20 | bradi2g46520.1 | -4.30738 | - |

| | | | | | |
|----|-----|---|----------------|----------|---|
| 29 | 471 | 30S ribosomal protein | bradi1g00980.2 | -2.1138 | - |
| 29 | 492 | emb1473 (embryo defective 1473); structural constituent of ribosome | bradi2g49850.1 | -8.66322 | - |
| 29 | 487 | ribosomal protein L17 family protein | bradi1g04130.2 | -2.17765 | - |
| 29 | 355 | chloroplast ribosomal protein L23 | bradi5g05656.1 | -3.37007 | - |
| 29 | 256 | RIBOSOMAL PROTEIN LARGE SUBUNIT 27 | bradi2g59210.1 | -3.21803 | - |
| 29 | 659 | 50S ribosomal protein L28 | bradi2g40040.1 | -2.23672 | - |
| 29 | 416 | ribosomal protein L29 | bradi3g58780.1 | -26.5967 | - |
| 29 | 147 | RPL4; poly(U) binding / structural constituent of ribosome | bradi1g67170.1 | -2.2007 | - |
| 29 | 612 | structural constituent of ribosome | bradi3g13810.1 | -2.14668 | - |
| 29 | 258 | 40S ribosomal protein S14 | bradi3g45000.1 | 2.432429 | - |
| 29 | 851 | 40S ribosomal protein S25 | bradi4g38580.1 | D | - |
| 29 | 514 | 40S ribosomal protein S26 | bradi1g04070.1 | 1.592593 | - |
| 29 | 477 | 40S ribosomal protein S15A | bradi2g54450.1 | -2.63185 | - |
| 29 | 400 | 40S ribosomal protein S8 | bradi3g43560.1 | 1.915357 | - |
| 29 | 246 | RPL16A; structural constituent of ribosome | bradi3g09030.1 | 1.6107 | - |
| 29 | 478 | 60S ribosomal protein L4/L1 (RPL4A) | bradi1g55510.1 | 2.129898 | - |
| 29 | 627 | 60S ribosomal protein L18 | bradi1g17970.1 | new | - |
| 29 | 272 | 60S ribosomal protein L18a | bradi2g50020.1 | -2.4449 | - |
| 29 | 304 | RPL23A | bradi5g14750.2 | -2.31178 | - |
| 29 | 590 | structural constituent of ribosome | bradi1g21630.1 | -7.97999 | - |
| 29 | 781 | 60S ribosomal protein L37a (RPL37aB) | bradi2g46580.1 | D | - |
| 29 | 216 | 60S ribosomal protein L7 (RPL7D) | bradi5g20900.1 | -2.13615 | - |
| 29 | 201 | 60S acidic ribosomal protein P0 (RPP0A) | bradi3g14340.1 | 1.82004 | - |
| 29 | 616 | protein ribosome-like protein | bradi3g06530.1 | -3.46813 | - |
| 29 | 288 | nascent polypeptide associated complex alpha chain protein | bradi2g27190.1 | -2.23281 | - |
| 29 | 460 | NACA2 (NASCENT POLYPEPTIDE-ASSOCIATED COMPLEX SUBUNIT ALPHA-LIKE PROTEIN 2) | bradi1g77100.1 | -2.24275 | - |
| 29 | 713 | translation elongation factor | bradi2g45070.1 | 4.073928 | - |
| 29 | 275 | RRF (RIBOSOME RECYCLING FACTOR, CHLOROPLAST PRECURSOR) | bradi1g24110.2 | -2.18245 | - |
| 29 | 131 | THF1 | bradi1g24860.3 | -8.94675 | - |
| 29 | 856 | NTF2A (NUCLEAR TRANSPORT FACTOR 2A) | bradi3g41310.1 | D | - |
| 29 | 860 | nuclear transport factor 2 (NTF2) | bradi5g07090.2 | -2.79283 | - |
| 29 | 658 | SCY1 (SecY Homolog 1); P-P-bond-hydrolysis-driven protein transmembrane transporter | bradi3g19100.1 | 2.785402 | - |
| 29 | 694 | Protein translocase subunit SecA | bradi2g12067.1 | 2.46328 | - |
| 29 | 380 | ARF1A1C | bradi1g53867.1 | -2.01653 | - |
| 29 | 809 | Protein transport protein Sec61 subunit beta | bradi4g45150.1 | -3.41711 | - |
| 29 | 805 | STN8 | bradi2g22210.1 | new | - |
| 29 | 234 | cytosol aminopeptidase | bradi3g54020.1 | 2.574428 | - |
| 29 | 323 | unknown protein | bradi3g47890.1 | -2.57418 | - |
| 29 | 376 | serine-type endopeptidase | bradi3g56280.1 | 4.450129 | - |
| 29 | 543 | acylaminoacyl-peptidase | bradi3g26780.4 | 2.260805 | - |
| 29 | 577 | peptidase M1 | bradi3g12520.2 | 1.59857 | - |
| 29 | 754 | Aminopeptidase | bradi3g08120.1 | new | - |
| 29 | 789 | ubiquitin activating enzyme | bradi1g65320.1 | 7.08464 | - |
| 29 | 402 | aspartyl protease | bradi2g36862.1 | -3.40828 | - |
| 29 | 580 | ubiquitin-protein ligase | bradi3g00340.1 | D | - |
| 29 | 782 | aspartyl aminopeptidase | bradi4g39590.1 | D | - |
| 29 | 150 | ATPREP1 (PRESEQUENCE PROTEASE 1) | bradi3g58166.1 | 2.217318 | - |
| 29 | 535 | membrane-associated zinc metalloprotease | bradi1g15560.1 | 2.090935 | - |
| 29 | 562 | aminopeptidase | bradi2g28680.2 | 1.624505 | - |
| 29 | 807 | protein.degradation.AAA type | bradi1g74922.1 | 2.626195 | - |
| 29 | 73 | CPN60A (CHAPERONIN-60ALPHA) | bradi5g02890.2 | 3.109458 | - |
| 29 | 385 | ERD1 (EARLY RESPONSIVE TO DEHYDRATION 1) | bradi3g44640.1 | 1.974712 | - |

| | | | | | |
|---|-----|--|----------------|----------|----------|
| 29 | 468 | HSP60 (HEAT SHOCK PROTEIN 60) | bradi3g28070.1 | new | - |
| 29 | 563 | Peptidylprolyl isomerase | bradi1g27190.5 | 2.284253 | - |
| 29 | 578 | mitochondrial import inner membrane translocase subunit Tim17 | bradi1g64590.1 | 6.100464 | - |
| 29 | 608 | 50S ribosomal protein L35 | bradi0007s0021 | - | -2.18939 |
| 29 | 801 | protein 50S ribosomal | bradi2g52710.1 | - | 2.215075 |
| 29 | 772 | Small ubiquitin-related modifier | bradi2g58830.1 | - | 1.882823 |
| 29 | 623 | Proteasome subunit alpha type | bradi4g13740.2 | - | -2.20083 |
| 29 | 646 | Peptidylprolyl isomerase | bradi3g01630.1 | - | -4.58092 |
| 29 | 395 | protein.synthesis.ribosomal protein.eukaryotic.40S subunit.S7 | bradi3g23310.1 | 1.610313 | -2.44371 |
| 29 | 571 | protein.synthesis.ribosomal protein.eukaryotic.60S subunit.L3 | bradi4g24610.1 | 2.850109 | D |
| 29 | 879 | protein.synthesis.elongation | bradi1g01580.1 | 2.100885 | new |
| 29 | 871 | 60S ribosomal protein L22-2 (RPL22B) | bradi1g62830.1 | D | D |
| 29 | 865 | nascent polypeptide associated complex alpha chain protein | bradi1g62360.1 | D | new |
| 29 | 209 | TIC110 (TRANSLOCON AT THE INNER ENVELOPE MEMBRANE OF CHLOROPLASTS 110) | bradi3g29760.1 | D | -2.52611 |
| 29 | 461 | ribosomal protein L18 family protein | bradi1g03220.1 | -2.11487 | -4.62525 |
| 29 | 696 | 40S ribosomal protein S15 | bradi2g20390.1 | 1.587623 | -2.31671 |
| 29 | 367 | GrpE protein homolog | bradi5g10250.1 | -5.0556 | -6.50321 |
| 29 | 493 | Peptidylprolyl isomerase | bradi3g59057.2 | -3.3064 | -2.96201 |
| Cell/signaling/development (30, 31, 33) | | | | | |
| 30 | 270 | NAD(P)-binding Rossmann-fold superfamily protein | bradi3g09010.2 | - | - |
| 30 | 861 | leucine-rich repeat transmembrane protein kinase | bradi2g43110.1 | - | - |
| 30 | 484 | GTP binding | bradi2g12510.1 | - | - |
| 30 | 498 | Obg-like ATPase 1 | bradi1g06772.1 | - | - |
| 30 | 440 | GTP-binding nuclear protein | bradi2g15730.1 | - | - |
| 30 | 554 | Obg-like ATPase 1 | bradi3g17680.1 | - | - |
| 30 | 305 | GF14b protein | bradi3g38640.2 | - | - |
| 31 | 206 | plastid-lipid associated protein PAP | bradi4g14630.1 | - | - |
| 31 | 302 | Annexin | bradi3g58830.1 | - | - |
| 31 | 830 | Annexin | bradi4g29680.2 | - | - |
| 31 | 432 | peptidyl-prolyl cis-trans isomerase | bradi1g24500.1 | - | - |
| 31 | 829 | Peptidylprolyl isomerase | bradi2g58640.1 | - | - |
| 33 | 670 | cupin family protein | bradi2g37470.1 | - | - |
| 30 | 463 | signalling.light | bradi4g33940.1 | D | - |
| 30 | 231 | signalling.calcium | bradi2g57537.1 | -2.94629 | - |
| 30 | 831 | signalling.calcium | bradi1g68010.1 | -11.0203 | - |
| 30 | 343 | signalling.G-proteins | bradi2g41180.1 | 2.376508 | - |
| 30 | 344 | signalling.G-proteins | bradi2g19750.2 | 1.980871 | - |
| 30 | 914 | signalling.G-proteins | bradi5g13000.1 | 2.588728 | - |
| 30 | 410 | signalling.14-3-3 proteins | bradi4g16640.1 | 9.589595 | - |
| 31 | 96 | cell.organisation | bradi3g30710.2 | 1.806944 | - |
| 31 | 674 | cell.organisation | bradi2g39590.1 | 1.67949 | - |
| 31 | 470 | cell.cycle.peptidylprolyl isomerase | bradi2g11060.1 | -2.12336 | - |
| 31 | 664 | cell.cell death.plants | bradi1g75270.1 | 7.349729 | - |
| 33 | 850 | development.late embryogenesis abundant | bradi1g02090.2 | -3.61818 | - |
| 33 | 437 | development.unspecified | bradi3g14650.1 | -2.30059 | - |
| 33 | 702 | development.unspecified | bradi3g41430.1 | D | - |
| 33 | 874 | development.unspecified | bradi2g47940.1 | 3.735882 | - |
| 30 | 379 | CRT1 (CALRETICULIN 1) | bradi1g02940.2 | -3.59889 | - |
| 30 | 405 | sodium/calcium exchanger family protein | bradi2g06830.1 | 3.676624 | - |
| 30 | 869 | CAM5 (CALMODULIN 5) | bradi2g52940.1 | -2.65477 | - |
| 30 | 480 | GTP binding | bradi3g47240.1 | 3.362543 | - |

| | | | | | |
|----------------|-----|--|----------------|----------|----------|
| 30 | 573 | GTP binding | bradi1g03490.1 | 4.664529 | - |
| 30 | 839 | GTP binding | bradi2g23120.1 | 1.805323 | - |
| 30 | 292 | 14-3-3-like protein | bradi5g12510.2 | -2.75354 | - |
| 30 | 846 | RALFL33 (ralf-like 33) | bradi4g05500.1 | D | - |
| 31 | 345 | Tubulin beta chain | bradi1g06800.1 | 2.332958 | - |
| 31 | 778 | plastid-lipid associated protein PAP | bradi3g30740.2 | 1.568683 | - |
| 31 | 808 | Peptidylprolyl isomerase | bradi4g34370.1 | -5.90996 | - |
| 31 | 888 | Clathrin heavy chain | bradi4g26877.1 | new | - |
| 30 | 419 | CAM5 (CALMODULIN 5) | bradi2g21460.1 | - | 1.557196 |
| Transport (34) | | | | | |
| 34 | 837 | (NON-INTRINSIC ABC PROTEIN 6) | bradi2g01870.1 | - | - |
| 34 | 828 | PIP2B (PLASMA MEMBRANE INTRINSIC PROTEIN 2); water channel | bradi5g15970.1 | - | - |
| 34 | 181 | antiporter/ triose-phosphate transmembrane transporter | bradi2g08340.1 | - | - |
| 34 | 154 | transport.p- and v-ATPases | bradi5g24690.1 | 3.163213 | - |
| 34 | 104 | transport.p- and v-ATPases.H+-transporting two-sector ATPase | bradi1g31690.2 | 1.997175 | - |
| 34 | 652 | transport.ABC transporters and multidrug resistance systems | bradi2g01610.1 | -3.74029 | - |
| 34 | 134 | transport.Major Intrinsic Proteins.PIP | bradi1g28760.2 | 2.271713 | - |
| 34 | 167 | transport.Major Intrinsic Proteins.PIP | bradi3g56020.1 | 1.997584 | - |
| 34 | 669 | transport.calcium | bradi4g45030.1 | 2.553294 | - |
| 34 | 602 | transport.metabolite transporters at the mitochondrial membrane | bradi1g71410.2 | - | 2.005531 |
| 34 | 268 | transport.misc | bradi3g48590.1 | - | 1.762503 |
| 34 | 132 | transport.unspecified anions.arsenite-transporting ATPase | bradi3g59400.1 | - | -2.20085 |
| 34 | 540 | V-type proton ATPase subunit a | bradi1g67960.1 | 3.025514 | - |
| 34 | 784 | V-type proton ATPase subunit G | bradi5g20650.1 | 3.338263 | - |
| 34 | 389 | VHA-E3 (VACUOLAR H+-ATPASE SUBUNIT E ISOFORM 3) | bradi2g45580.1 | 1.768395 | - |
| 34 | 575 | V-type proton ATPase subunit | bradi2g42100.1 | 2.642825 | - |
| 34 | 613 | non-intrinsic ABC protein 8 | bradi1g28416.2 | 7.906712 | - |
| 34 | 438 | PIP2B (PLASMA MEMBRANE INTRINSIC PROTEIN 2); water channel | bradi3g49360.1 | 2.440507 | - |
| 34 | 530 | PIP1;4 (PLASMA MEMBRANE INTRINSIC PROTEIN 1;4); water channel | bradi5g18170.1 | 3.03425 | - |
| 34 | 763 | TMT2 (TONOPLAST MONOSACCHARIDE TRANSPORTER2) | bradi3g32210.2 | new | - |
| 34 | 909 | SUT4 (SUCROSE TRANSPORTER 4) | bradi4g00320.1 | 5.386176 | - |
| 34 | 233 | (Pyrophosphate-energized inorganic pyrophosphatase) (H(+)-PPase) | bradi1g47767.1 | 5.257463 | - |
| 34 | 841 | amino acid transporter family protein | bradi3g53740.1 | new | - |
| 34 | 813 | ADP,ATP carrier protein | bradi3g07830.1 | new | - |
| 34 | 863 | antiporter/ triose-phosphate transmembrane transporter | bradi4g27550.1 | 1.999915 | - |
| 34 | 217 | dicarboxylate/tricarboxylate carrier (DTC) | bradi2g32600.2 | 1.864631 | - |
| 34 | 221 | mitochondrial phosphate transporter | bradi3g57890.1 | 2.900163 | - |
| 34 | 474 | oxoglutarate:malate antiporter | bradi3g38580.1 | 2.261047 | - |
| 34 | 517 | TEMPERATURE-INDUCED LIPOCALIN | bradi3g36970.1 | 5.162512 | - |
| 34 | 450 | transport.metabolite transporters at the mitochondrial membrane | bradi3g34077.1 | -2.06711 | -2.33428 |