

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
(МИНОБРНАУКИ РОССИИ)
ИНСТИТУТ БИООРГАНИЧЕСКОЙ ХИМИИ
им. академиков М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова
Российской академии наук
(ИБХ РАН)

На правах рукописи

Спеченкова Надежда Андреевна

Идентификация белков, придающих устойчивость растениям картофеля
к комбинированным (биотическим и абиотическим) стрессам, методом
протеомного анализа

1.5.6. Биотехнология

Диссертация на соискание ученой степени

кандидата химических наук

Научный руководитель:

Доктор биологических наук, профессор

Тальянский Михаил Эммануилович

Москва – 2021

Содержание

Список сокращений	4
Введение.....	6
1. Обзор литературы.....	13
1.1. Общие механизмы устойчивости растений к вирусной инфекции	13
1.1.1. Специфическая устойчивость растений к вирусам	13
1.1.2. Y вирус картофеля, как один из экономически важных патогенов: краткая характеристика, симптомы инфекции и способы распространения	15
1.1.3. Устойчивость растений картофеля к Y вирусу картофеля	17
1.2. Протеомное профилирование как способ изучения механизмов устойчивости растений	20
1.3. Метиониновый цикл играет важную роль при взаимодействии вирусов с растениями-хозяевами	25
1.3.1. Краткое описание метионинового цикла.....	25
1.3.2. Метиониновый цикл и РНК-интерференция	27
1.3.3. Метиониновый цикл и противовирусная устойчивость	28
2. Материалы и методы	30
3. Результаты и обсуждение.....	43
3.1. Динамика накопления вирусной РНК отличается у контрастных сортов картофеля.	43
3.2. Протеомное профилирование инфицированных Y вирусом картофеля растений картофеля на фоне нормальной и повышенной температуры.....	46
3.2.1. Изменения протеома сорта Чикаго в ответ на вирусную инфекцию при нормальной температуре (22°C).....	47
3.2.2. Изменения протеома сорта Чикаго в ответ на вирусную инфекцию при повышенной температуре (28°C)	49
3.2.3. Изменения протеома сорта Гала в ответ на вирусную инфекцию при нормальной температуре (22°C).....	53
3.2.4. Изменения протеома сорта Гала в ответ на вирусную инфекцию при повышенной температуре (28°C).....	57
3.2.5. Феномен разнонаправленного изменения экспрессии ферментов метионинового цикла у контрастных сортов картофеля в ответ на вирусную инфекцию в сочетании с тепловым стрессом	62
3.3. Роль ферментов метионинового цикла в формировании ответа растений на инфекцию, вызываемую Y вирусом картофеля	63

3.3.1. Изменение представленности основных ферментов МЦ в результате воздействия вирусной инфекции на фоне нормальной и повышенной температуры.....	63
3.3.2. Изменение уровней экспрессии РНК ключевых генов МЦ в результате воздействия вирусной инфекции на фоне нормальной и повышенной температуры.....	65
3.3.3. Изменение концентрации основных метаболитов МЦ в результате воздействия вирусной инфекции на фоне нормальной и повышенной температуры.....	70
3.3.4. Изменение индекса метилирования в результате воздействия вирусной инфекции на фоне повышенной температуры у контрастных сортов картофеля	74
3.3.5. Обработка метионином повышает устойчивость растений картофеля восприимчивого сорта Чикаго к инфекции PVY при повышенной температуре.....	76
3.3.6. Предполагаемые механизмы, лежащие в основе восприимчивости/устойчивости растений картофеля к вирусной инфекции на фоне повышенной температуры	79
Заключение	84
Выводы	88
Список работ, опубликованных по теме диссертации	90
Список цитированной литературы.....	92
Приложение 1. Список идентифицированных дифференциально экспрессируемых белков, метаболических путей и биологических процессов для сорта Чикаго.....	103
Приложение 2. Список идентифицированных дифференциально экспрессируемых белков, метаболических путей и биологических процессов для сорта Гала.....	115

Список сокращений

- ВТМ – вирус табачной мозаики
 дни/dpi – дни после инфицирования/days post infection
 дцРНК – двуцепочечная РНК
 ДЭБ – дифференциально экспрессируемые белки
 кДНК – комплементарная ДНК
 миРНК – малые интерферирующие РНК
 МЦ – метиониновый цикл
 оцРНК – одноцепочечная РНК
 ПЦР – полимеразная цепная реакция
 ПЦР-РВ – ПЦР в режиме реального времени
 РНК-и – РНК-интерференция
 СОД – супероксид дисмутаза
 АСН – ацетонитрил (acetonitrile)
 dH₂O – дистиллированная вода
 ER – сверхустойчивость (extreme resistance)
 ETI – иммунитет, индуцируемый эффекторами (effector-triggered immunity)
 FC – изменение представленности (fold change)
 GO term – анализ обогащения по функциональной принадлежности
 HC-Pro – вспомогательный компонент-протеиназа (helper component-proteinase)
 HR – гиперчувствительный ответ (hypersensitive response)
 HSP – белки теплового шока (Heat shock proteins)
 iTRAQ – изобарные метки для относительной и абсолютной квантификации (isobaric Tags for Relative and Absolute Quantitation)
 KEGG – анализ обогащения метаболических путей
 LRR – лейцин-богатый повтор (leucine-rich repeat)
 mQ – вода, очищенная от ионов и примесей, полученная на Системе очистки воды Milli-Q, Millipore
 PAMP – молекулярные паттерны ассоциированные с патогенами (pathogen-associated molecular pattern)
 PTI – иммунитет, индуцируемый патогенными молекулярными паттернами (patterns-triggered immunity)
 PVY – Y вирус картофеля (Potato virus Y)
 RISC – РНК-индуцируемый комплекс выключения гена (RNA-induced silencing complex)
 TFA – трифторуксусная кислота (trifluoroacetic acid)
 VPg – вирусный белок, связанный с геномом (viral protein genome linked)
- Названия ферментов и метаболитов метионинового цикла:**
- 5,10-MTHF – 5,10-метилентетрагидрофолат (5,10-methylenetetrahydrofolate)
 5-MTHF – 5-метилтетрагидрофолат (5-methyltetrahydrofolate)

CBL – цистатионин β-лиаза (cystathionine β-lyase)
HCY – гомоцистеин (homocysteine)
MET – метионин (methionine)
MS – метионин синтаза (methionine synthase)
MTs – метилтрансферазы (methyltransferases)
MTHFR – метилен тетрагидрофолат редуктаза (methylene tetrahydrofolate reductase)
SAH – S-аденозилгомоцистеин (S-adenosyl-homocysteine)
SAHH – S-аденозилгомоцистеин гидролаза (S-adenosyl-homocysteine hydrolase) или аденозилгомоцистеиназа (adenosylhomocysteinase)
SAM – S-аденозилметионин (S-adenosyl methionine)
SAMDM – S-аденозилметионин-зависимая метилтрансфераза (S-adenosylmethionine-dependent methyltransferase)
SAMS – S-аденозилметионин синтаза (S-adenosyl methionine synthase)
SHM – серин гидроксиметилтрансфераза (serine hydroxymethyltransferase)
THF – тетрагидрофолат (tetrahydrofolate)

Введение

На протяжении всего жизненного цикла сельскохозяйственные растения подвергаются различным типам биотических и абиотических стрессов, которые влияют на их нормальный рост и развитие и, следовательно, приводят к снижению урожайности культур и качества продовольственной продукции. Эти проблемы с большой долей вероятности ещё более усугубятся в будущем в связи с глобальными изменениями климата, которые повышают риск экологических стрессов и развития эпифитотий. Наблюдаемые изменения климатических условий, приводящие к общему повышению температуры, неравномерности засушливых и влажных периодов, повышению частоты экстремальных погодных явлений, будут все больше влиять на производство сельскохозяйственной продукции как в мире, так и в Российской Федерации.

Большинство ранее проведенных исследований было сосредоточено на изучении воздействия на растения отдельных типов стрессов. Однако сельскохозяйственные растения часто одновременно сталкиваются с множественными абиотическими и биотическими стрессами, что предполагает, что изучение каждого индивидуального ответа отдельно от других является весьма существенным упрощением. Необходимость комплексного исследования ответов растения (на физиологическом, биохимическом и молекулярно-биологическом уровне) на множественные комбинированные (биотические и абиотические) стрессы очевидна, чтобы в перспективе свести к минимуму влияние таких стрессов на урожайность сельскохозяйственных культур.

Цель работы:

Изучение методами протеомики и метаболомики влияния вирусной инфекции и повышенной температуры на защитный ответ сортов картофеля, контрастных по устойчивости к стрессам.

Задачи исследования:

1. Провести сравнительный количественный протеомный анализ устойчивого и восприимчивого сортов картофеля с использованием меточной протеомики (iTRAQ) в условиях комбинированного стресса (инфекция Y вирусом картофеля при повышенной температуре).

2. Выявить белки-кандидаты (и кодирующие их гены), вовлеченные в защитный ответ растений картофеля на комбинированный стресс.

3. Оценить содержание соответствующих метаболитов в контрастных по устойчивости к стрессам сортах картофеля в условиях вирусной инфекции и теплового стресса.

4. Выявить роль обработки растений экзогенным метионином на их устойчивость к комбинированному стрессу.

5. Провести анализ молекулярных ответов контрастных по устойчивости к стрессам сортов картофеля, определяющих устойчивость/восприимчивость растений картофеля к индивидуальным и комбинированным биотическим и абиотическим стрессам.

Предмет исследования – молекулярный ответ растений картофеля на вирусную инфекцию и тепловой стресс.

Объекты исследования – сорта картофеля (*Solanum tuberosum*) с различной устойчивостью к биотическим (инфекция Y вирусом картофеля) и абиотическим (повышение температуры) стрессам.

Актуальность исследования:

Картофель (*Solanum tuberosum* L.) является первой незерновой продовольственной культурой как в мире, так и в Российской Федерации. В полевых условиях картофель, как и другие сельскохозяйственные культуры, одновременно подвергается различным абиотическим и биотическим стрессам, которые значительно снижают его урожайность и качество

продукции.

Среди биотических факторов стресса вирусы являются основным классом патогенов, вызывающим около половины новых вспышек болезней растений. Важными для производства картофеля являются переносимые тлями потивирусы, такие как Y вирус картофеля (YVK/PVY). Поскольку картофель является холодолюбивой культурой, повышенные температуры представляют для него один из главных абиотических стрессов. Современные модели климата прогнозируют, что воздействие теплового стресса на картофель будет становиться все более распространенным, что может иметь разрушительные последствия для мирового производства картофеля. Кроме того, повышенные температуры могут значительно влиять на взаимодействия растений с патогенами и увеличить восприимчивость к вирусам, потенциально вызывающим дальнейшее снижение урожайности картофеля.

Для разработки эффективных подходов к защите растений от множественных стрессов определяющим является понимание механизмов формирования устойчивости. Растения картофеля как объект исследования, кроме очевидной экономической значимости этой культуры, имеют целый ряд преимуществ, а именно: наличие сортов, контрастных по устойчивости к патогенам и различным абиотическим факторам, полная последовательность генома, достаточно хорошая аннотация генома. Сравнение молекулярных ответов устойчивого и восприимчивого сортов на комбинированный стресс методами протеомики позволяет понять, какие стратегии, определяющие устойчивость сорта, реализуются в растениях этих генотипов и идентифицировать ключевые гены-мишени, перспективные для практического использования.

Настоящая работа посвящена изучению молекулярных механизмов, определяющих ответ растения картофеля на комбинированный стресс, вызванный биотическими (вирусная инфекция) и абиотическими (тепловое воздействие) факторами. Принимая во внимание ускорение процессов,

способствующих глобальным изменениям климата, исследование молекулярных и генетических основ комбинированной устойчивости растений картофеля к стрессам различной природы является актуальным и более чем своевременным.

Научная новизна.

Проведен количественный сравнительный анализ протеома контрастных по отношению к стрессам сортов (генотипов) картофеля в условиях индивидуальных и комбинированного стрессов. Выявлены группы дифференциально экспрессирующихся белков (ДЭБ). Для устойчивого сорта Гала в условиях нормальной температуры в ответ на вирусную инфекцию было выявлено 43 и 189 ДЭБ на 8 и 14 дни после заражения, соответственно. В условиях комплексного стресса количество ДЭБ возросло до 291 на 8 день и 399 на 14 день. Протеомный ответ восприимчивого сорта Чикаго был выражен слабее: так в результате вирусного воздействия на фоне нормальной температуры было идентифицировано 16 и 23 группы ДЭБ на 8 и 14 дни соответственно. При воздействии комбинированного стресса для этого сорта было выявлено 64 ДЭБ на 8 день и 152 ДЭБ на 14 день после заражения.

Впервые выявлена важная роль ферментов метионинового цикла (МЦ) и свободного метионина в устойчивости растений картофеля к инфекции Y вирусом картофеля (YVK). Показано, что в растениях устойчивого сорта Гала представленность основных ферментов, связанных с МЦ, повышается в ответ на вирусную инфекцию, независимо от температуры. Вместе с тем продемонстрировано, что значительное повышение восприимчивости растений картофеля сорта Чикаго (сорт, восприимчивый к биотическим и абиотическим стрессам) к вирусной инфекции при повышенной температуре коррелирует со снижением содержания основных ферментов МЦ и свободного метионина, а также снижением уровня экспрессии соответствующих генов. Обработка растений картофеля сорта Чикаго экзогенным метионином сопровождается восстановлением уровня

накопления метаболитов МЦ и приводит к заметному повышению устойчивости растений восприимчивого сорта к инфекции YBK в условиях теплового стресса.

Область применения и практическая значимость исследования.

Данные о роли белков метионинового цикла в формировании устойчивости растений картофеля к инфекции YBK расширяют наши знания о механизмах взаимодействия между вирусами и растениями.

Выявленные гены ферментов МЦ могут рассматриваться как перспективные мишени при создании устойчивых к биотическим и абиотическим стрессам сортов важных сельскохозяйственных культур (например, картофеля) с использованием методов классической селекции, а также с применением современных технологий геномного редактирования.

Личный вклад автора.

Личный вклад автора заключается в планировании и проведении экспериментов с применением методов протеомики, транскриптомики и метаболомики, а также обработке и анализе полученных экспериментальных данных. Автор принимал участие в подготовке публикаций и представлении результатов исследования на отечественных и международных конференциях.

Положения, выносимые на защиту:

1. Протеомные ответы контрастных по устойчивости к стрессам сортов картофеля заметно отличаются: у восприимчивого сорта ответ на вирусную инфекцию как на фоне нормальной, так и при повышенной температуре, количественно менее выражен, чем у устойчивого сорта.

2. Растения картофеля сорта Чикаго с повышенной восприимчивостью к инфекции Y вирусом картофеля в условиях комбинированного стресса (вирусная инфекция и тепловой стресс) демонстрируют снижение уровня основных ферментов, относящихся к метиониновому циклу (МЦ) и сопряженному с ним фолатному циклу.

3. Устойчивость картофеля сорта Гала к вирусной инфекции коррелирует с увеличением уровня ферментов МЦ и содержания основных метаболитов МЦ.

4. В результате разнонаправленного изменения количества ферментов МЦ у контрастных сортов меняется соотношение основных метаболитов МЦ – SAM:SAH, известное как индекс метилирования, который отражает эффективность реакций трансметилирования: у устойчивого сорта в условиях комплексного стресса этот индекс возрастает, в то время как у восприимчивого снижается.

5. Обработка восприимчивого сорта экзогенным метионином, одним из метаболитов МЦ, приводит к восстановлению уровня накопления S-аденозилметионина, увеличению соотношения SAM:SAH и способствует значительному повышению устойчивости растений к вирусной инфекции в условиях теплового стресса.

6. Существует функциональная связь между обусловленной температурой восприимчивостью растений к вирусной инфекции и функционированием МЦ: устойчивость растений картофеля к заражению Y вирусом картофеля может регулироваться уровнем внутриклеточных метаболитов МЦ, который определяет эффективность процессов метилирования.

Публикации и апробация результатов.

Материалы диссертации были опубликованы в 3 статьях в научных журналах, входящих в перечень рецензируемых научных изданий, рекомендованных Минобрнауки России для опубликования основных научных результатов диссертации. Результаты работы были представлены на 3 конференциях: 44-й конгресс FEBS (2019, Краков, Польша), XXXIII зимняя молодежная научная школа (2020, Москва, Россия), XX всероссийская конференция молодых учёных «Биотехнология в растениеводстве,

животноводстве и сельскохозяйственной микробиологии» (2020, Москва, Россия).

Структура и объем диссертационной работы.

Диссертация изложена на 141 странице машинописного текста и содержит следующие разделы: введение, обзор литературы, материалы и методы, результаты и обсуждение, заключение, выводы, список цитируемой литературы и приложения. Работа иллюстрирована 29 рисунками, 5 таблицами и 2 приложениями. Список литературы содержит 137 цитированных источников.

1. Обзор литературы

1.1. Общие механизмы устойчивости растений к вирусной инфекции

Картофель, как и все сельскохозяйственные культуры, на протяжении всего жизненного цикла подвергается воздействию со стороны различных патогенов, таких как грибы, бактерии, нематоды и вирусы. Заболевания, вызываемые этими патогенами, приводят к значительным потерям урожая, что в конечном счёте оборачивается ограничением производства продуктов питания во всём мире. Болезни вирусной природы могут составлять до 50% всех новых возникающих заболеваний картофеля. Новые штаммы вирусов, поражающих растения, обнаруживаются ежедневно [1]. Являясь облигатными внутриклеточными патогенами, вирусы отлично защищены от действия каких-либо химических средств защиты растений. В настоящее время химический контроль возможен только за насекомыми – переносчиками вирусов. Повышение устойчивости растений является наиболее эффективным и надёжным способом борьбы с вирусами. Для успешной работы по созданию устойчивых сортов требуется понимание молекулярных механизмов, лежащих в основе иммунитета растений [2].

1.1.1. Специфическая устойчивость растений к вирусам

В виду своего прикрепленного образа жизни растения не могут избегать изменчивых условий окружающей среды, поэтому у них в ходе эволюции развивались различные молекулярные и физиологические защитные механизмы, чтобы справляться как с биотическими, так и с абиотическими стрессовыми факторами [3]. Известно, что растительный иммунитет основан на узнавании растительными рецепторами паттернов патогенов (PAMP). Однако с развитием таких защитных путей у растений эволюционируют и патогены, избегая узнавания системным иммунитетом. В ответ на это растения научились распознавать авирулентные белки патогенов – эффекторы, используя для этого R белки – отвечающие за внутриклеточную устойчивость. Исходя из этого, у растений можно выделить 2 стратегии защиты в ответ на

проникновение патогенов:

1. PTI – первичный ответ, иммунитет, активируемый каким-либо молекулярным паттерном, ассоциированным с патогеном (PAMP) [4].

2. ETI – иммунитет, индуцированный эффектором патогена. Защитный ответ растения, индуцируемый ETI, является специфическим и часто сопровождается гиперчувствительным ответом (HR) для ограничения распространения патогена, что приводит к некрозу клеток – локальной программируемой клеточной смерти [4,5].

Распознающие эффекторы патогена R-белки представляют собой специфичные рецепторы растений и состоят из двух субкомпонентов: NBS (нуклеотид-связывающий домен) и LRRs (лейцин-богатые повторы) [6]. С-концевой домен LRR распознает эффектор, тогда как киназные домены в центральной части белка необходимы для фосфорилирования, которое активирует защитный сигнальный каскад через N-концевой Toll и интерлейкин-подобный рецептор (T1R) [7]. После запуска каскада активируется специфичный гиперчувствительный ответ (HR), и атака патогена подавляется. Индуцируемая патогеном устойчивость считается моногенной, соответствующая ей гипотеза «ген-против-гена» подтверждает специфичность в отношении определённого патогена и конкретного генотипа растения [8]. Как правило, гены NBS-LRRs являются материалом для создания устойчивых сортов различными методами селекции. Но при этом, гены, кодирующие R-белки, классифицируются как гены «слежения», так как во время патогенеза по-разному экспрессируются сотни генов устойчивости, из которых пока немногие гены хорошо изучены. Известно, что в активации гиперчувствительного ответа принимают участие гены, кодирующие каллозо-синтазу (PEN2 и PEN3), NADPH-оксидазу, рецепторы EF-Tu (EFR), транскрипционные факторы (TGA3 и WRKY53) и другие [9].

Выделяют следующие типы устойчивости к вирусам:

- Горизонтальная устойчивость. Устойчивость к инфекции в целом – растения слабо или не поражаются вирусом в естественных условиях.
- Вертикальная устойчивость. Зависит от условий окружающей среды и возраста растений – чем старше, тем устойчивее (устойчивость зрелых растений).
- Устойчивость к накоплению вируса.
- Толерантность. Вирус может накапливаться, но на жизнедеятельность растения и урожайность влияния не оказывает.
- Устойчивость к транспорту. Транспорт вируса по растению ограничен или заблокирован, в случае с картофелем, вирус не накапливается в клубнях [10].

1.1.2. Y вирус картофеля, как один из экономически важных патогенов: краткая характеристика, симптомы инфекции и способы распространения

Y вирус картофеля (PVY) является одним из наиболее известных патогенов большинства культур семейства Паслёновых. Особенное внимание уделяется распространению этого вируса на растениях картофеля. Поражение Y вирусом вызывает значительные потери урожая и отрицательно влияет на качество клубней, вызывая кольцевую гниль клубней. Основной проблемой является способность вируса сохраняться в клубнях, а значит и в семенном материале, что приводит к прогрессивному увеличению вирусной нагрузки в течение нескольких вегетаций и последующим потерям качества и количества урожая. Установлено, что потери продукции составляют до 45% в случае первичной инфекции, однако наибольшие потери урожая наблюдаются, когда картофель выращивают из материала, инфицированного вирусом (вторичная инфекция). Сообщается, что в этом случае потери урожая составляют до 70%, в зависимости от сорта, комбинации штаммов вирусов и климатических условий [11].

PVY принадлежит к семейству *Potyviridae* и роду *Potyvirus*. Это гибкий палочковидный вирус, геном которого представлен (+)оцРНК размером 9,7

тысяч пар нуклеотидов, где 5'-конец РНК ковалентно связан с VPg белком, а на 3'-конце расположена последовательность полиА. Геном содержит две открытые рамки считывания, которые кодируют всего 11 белков. Одна большая открытая рамка считывания кодирует полипротеин, являющийся предшественником десяти функциональных белков [12,13]. Вторая небольшая открытая рамка считывания, называемая PIPO (Pretty Interesting Potyiviridae ORF), кодирует РЗN-PIPO белок через механизм проскальзывания РНК-полимеразы в области кодирования РЗ [14]. PVY, как и все растительные вирусы, является облигатным внутриклеточным патогеном, использующим рибосомы клетки-хозяина. Известно, что вирусные РНК эффективно рекрутируют рибосомы растения-хозяина для осуществления трансляции своих структурных и неструктурных белков [15].

Вирус существует в виде комплекса штаммов, которые вызывают у картофеля широкий спектр симптомов на листьях и клубнях, характер проявления которых зависит от многих факторов, таких, как сорт, время инфицирования, особенности окружающей среды [16]. В результате поражения PVY снижается качество клубней, а следовательно и урожайность в целом. При этом PVY демонстрирует типичную для вирусов способность изменяться за счёт накопления мутаций и более быстро, за счёт рекомбинации между различными штаммами, тем самым быстро адаптируясь к новым сортам картофеля в различных условиях [12].

Наиболее известные штаммы вируса: PVY^O (O – «обыкновенный» штамм), PVY^N (штамм, приводящий к некрозу жилок табака) и PVY^{NTN}, полученный в результате рекомбинации первых двух штаммов, который представляет собой наибольшую опасность для картофеля. Если PVY^O и PVY^N штаммы проявляются в виде слабой мозаичности листьев, то вирус штамма PVY^{NTN} вызывает кольцевую гниль клубней, тем самым приводя к потерям урожая. Наиболее распространённые симптомы – хлороз и некроз жилок у механически заражённых листьев. На молодых листьях, куда вирус проникает

системно, также развиваются хлорозы, а кроме того, ярко выражена морщинистость и волнистость краёв [17–19].

PVY обычно распространяется через заражённый посадочный материал и с помощью насекомых-переносчиков (как правило, тлём). Хотя тли и сами по себе непосредственно повреждают растения картофеля, именно их роль в качестве векторов в итоге оказывает наибольшее воздействие на продуктивность. При этом вирус не может размножаться в организме насекомого, поэтому заражение возможно только после непосредственного контакта с инфицированным растением и в течение короткого промежутка времени [20].

1.1.3. Устойчивость растений картофеля к Y вирусу картофеля

Дикорастущие разновидности картофеля имеют большое количество генов устойчивости к PVY. Селекционеры на протяжении многих лет используют эти гены для получения устойчивых сортов [21–23]. Защита в виде гиперчувствительного ответа от PVY контролируется N-генами, например Nu, Nc и Nz, которые специфичны к соответствующим штаммам вируса: PVY^o, PVY^c и PVY^z. В настоящее время появляются новые рекомбинантные штаммы, особенно опасны те, которые способны преодолевать устойчивость, скомбинированную всеми тремя генами HR. Как правило, это штаммы PVY^N и рекомбинантные PVY^{NTN}, исследователи выделяют их в новую группу под названием PVY^E [12,24].

Помимо гиперчувствительного ответа, приводящего к некрозу в месте инфекции, выделяют сверхустойчивость (ER), при которой не происходит накопления вируса в заражённом растении [25]. Ru – гены, ингибирующие репликацию PVY и отвечающие за развитие сверхустойчивости. В борьбе с новыми рекомбинантными штаммами такой тип устойчивости считается наиболее эффективным. Кроме того, было показано, что гены, отвечающие за сверхустойчивость, начинают действовать на более ранней стадии инфекции, чем HR гены, таким образом избегая некротических симптомов на растениях

[7].

Следует отметить, что на работу некоторых генов устойчивости тепловое воздействие оказывает негативное влияние. Повышенная температура может снижать эффективность защитного ответа, что приводит к быстрому распространению вируса, развитию некрозов и серьёзным потерям в урожайности картофеля [26]. На картофеле сорта Pito, устойчивом к PVY⁰ при температуре 16/18°C, было отмечено быстрое распространение вируса из инокулированных листьев, сопровождаемое мозаичностью и опаданием листьев при повышении температуры до 19/24°C. Таким образом, механизмы устойчивости могут срабатывать против растения [7]. Подробности такого процесса ещё предстоит выяснить, однако аллельная изменчивость дополнительных генов, участвующих помимо R-генов в распознавании вируса или передачи сигналов по каскаду для индукции защитного ответа, может вызывать генотип-зависимые фенотипические изменения в ходе ответных реакций, запускаемых R-генами [7].

1.1.4. Зависимость вирусной инфекции от температуры

Глобальное изменение климата приводит к повышению средних значений температуры, и соответственно изменению условий выращивания сельскохозяйственных культур. Также оно оказывает влияние на взаимодействия между растениями и патогенами, что потенциально может привести к значительному снижению качества и урожайности культур [27]. Поэтому крайне важно изучать влияние повышенных температур на защитный ответ растений против патогенных инфекций, особенно вирусной природы. В недавнем исследовании нами было показано, что повышение температуры до 28°C резко увеличивает восприимчивость растений картофеля к инфекции PVY [28]. Схожий эффект наблюдался и для многих других вирусов [29,30].

Известно, что в растениях существует многоступенчатая система распознавания и защиты от вирусной инфекции. Однако повышенная температура может оказывать негативное влияние на ряд защитных реакций,

в результате чего растение становится более чувствительным к вирусной инфекции. Такое явление наблюдалось при изучении ответа растения, опосредованного R-генами, на вирусную инфекцию. К примеру, у табака устойчивость к вирусу табачной мозаики (ВТМ), опосредованная функционированием N гена (R ген, кодирующий белок с NB-LRR доменом), обеспечивает защиту только при температурах ниже 28°C. При соблюдении этих условий ВТМ провоцирует запуск гиперчувствительного ответа (HR), который характеризуется образованием некроза в месте проникновения вируса, что сдерживает дальнейшее распространение патогена по соседним клеткам. При увеличении температуры выше 28°C система резистентности не запускается и ВТМ распространяется по всему растению. Наблюдаемый сбой регуляции защитного ответа предположительно происходит в результате изменения конформации белкового домена NB-LRR, вызванного повышением температуры, вследствие чего домен не может взаимодействовать с эффекторным белком вируса р50 TMV [31].

У разных видов картофеля было идентифицировано несколько R генов, участвующих в развитии гиперчувствительного ответа после заражения PVY. Многие из этих генов, включая Ny гены из *S. sparsipilum* и *S. sucrense*, или Ny-1 ген из сорта картофеля Райвел, придают растению устойчивость только при пониженных температурах (16-20°C). При повышении температуры (24-28°C) устойчивость снижается и вирус системно поражает растения [32]. Напротив, такие R гены, как Rysto из *S. stoloniferum* и Rychc из *S. chacoense*, придающие экстремальную устойчивость (ингибируя репликацию вируса без явного гиперчувствительного ответа) к штамму PVY^N, функционируют как при пониженных (16-20°C), так и при повышенных (выше 24°C) температурах [33,34].

На совместимые вирусные инфекции, для которых характерно системное распространение вируса по растению, повышение температуры также оказывает влияние [29,30,35]. К примеру, повышение температуры

усиливает восприимчивость растений рода *Arabidopsis* к вирусу мозаики турнепса [30]. Аналогичным образом, растения томата, подвергнутые воздействию высокой температуры, были более восприимчивы к вирусу жёлтой курчавости листьев томата [29]. В случае с Y вирусом картофеля, нами было показано, что восприимчивость растений картофеля сорта Чикаго к системной инфекции (накопление вируса и проявление симптомов в системно инфицированных листьях) значительно увеличивается при повышении температуры, в сравнении с нормальными условиями [28]. Интересно, что такое повышение чувствительности коррелировало со сниженной экспрессией генов, кодирующих белки, связанные с патогенезом (PR-белки), которые являются классическими участниками сигнального пути, опосредованного салициловой кислотой. Также было показано, что обработка салициловой кислотой повышает устойчивость растений картофеля сорта Чикаго при повышенной температуре [28]. Известно, что салициловая кислота выступает как ключевой регулятор механизмов, определяющих восприимчивость/устойчивость растений картофеля [36–41].

1.2. Протеомное профилирование как способ изучения механизмов устойчивости растений

Быстрое развитие протеомных и биоинформатических технологий в последние годы привело к постоянно возрастающему количеству исследований по сравнительному количественному анализу взаимодействий растений с вирусами. В настоящее время наблюдаются значительные успехи в высокопроизводительном секвенировании (HTS) для профилирования РНК при изучении механизмов патогенеза [42–44]. Тем не менее, одним из ограничений транскрипционного метода является невозможность всесторонне проанализировать сложные процессы, происходящие в растительной клетке на уровне молекул белка, такие как посттранскрипционные модификации, экспрессия, сборка и деградация белка, его субклеточная локализация [45–47].

В нескольких работах были продемонстрированы успешные подходы с

использованием протеомики для раскрытия механизмов устойчивости растений к вирусным инфекциям. Появляется всё больше информации, подтверждающей, что изменения, происходящие на уровне протеома и посттрансляционных модификаций, непосредственно участвуют в формировании иммунного ответа растений. Например, было показано, что вирусная инфекция оказывает негативное воздействие на фотосинтез, снижая его интенсивность, вызывает изменения в метаболизме углеводов и влияет на синтез некоторых патоген-ассоциированных белков [20].

Протеомика, основанная на масс-спектрометрии, является мощным и высокопроизводительным подходом для характеристики целых вирусных интерактомов [48]. Применение масс-спектрометрического анализа позволило расширить горизонт знаний о взаимодействиях вирусов и белков растений, выходящих далеко за пределы возможностей, предоставляемых молекулярной биологией [49,50]. Высокопроизводительный протеомный анализ позволяет не только идентифицировать белки, но и проводить количественное профилирование [51] и выявлять посттрансляционные модификации [52].

Применение изобарных меток для относительного и абсолютного количественного анализа (iTRAQ) – это технология количественной протеомики с использованием изотопной маркировки, которая была разработана в 2004 году [53]. Этот метод широко применяется в последние годы при профилировании протеома с высокой точностью и воспроизводимостью [54]. Кроме того, опубликовано много работ об использовании метода iTRAQ для изучения изменений метаболизма растений в ответ как на абиотические стрессы (низкая температура [55–57], повышенная температура [58–60] и засоление [61]); так и на биотические стрессы, включая заболевания, вызываемые грибами [62,63], бактериями [64,65] и вирусами [2,66,67].

Как правило, iTRAQ анализ проводят в сочетании с последующей жидкостной хроматографией и тандемной масс-спектрометрией (LC-MS/MS).

С помощью этих методов можно получить информацию о фрагментах белка, например, триптических пептидах. Для идентификации белков используют алгоритмы, основанные на выравниваниях фрагментов с известными аннотациями из баз данных (UniProt, Phytozome). В результате количественного протеомного анализа получают информацию о дифференциально экспрессирующихся, то есть изменяющихся относительно контроля, белках [68]. В ответ на разные стимулы экспрессия белков может понижаться или расти, задачей исследователя становится постановка гипотезы, как эти изменения связаны с патогенезом и механизмами устойчивости. Расширение количества вариантов эксперимента за счёт включения контрастных по устойчивости сортов может облегчить эту задачу. Таким образом, самым важным для идентификации белков становится наличие хорошо аннотированной базы данных. Используя базу данных Gene Ontology, или GO, можно определить, локализацию белка в клетке, к какому биологическому процессу он относится и за какие молекулярные функции отвечает [69]. Информацию о метаболических путях, например, передачи сигналов, можно найти в базе данных KEGG [70].

В 2011 году был опубликован геном диплоидного гомозиготного картофеля *Solanum tuberosum phureja*, однако он отличается от коммерческих выращиваемых сортов, которые являются гетерозиготными автотетраплоидами ($2n = 4x = 48$) *Solanum tuberosum tuberosum*. Недавно стала доступной полная последовательность генома картофеля, основанная на двух генотипах: гомозиготной дигамплоидной формы, полученной из генотипа *S. tuberosum* group Phureja DM1-3 516 R44 и гетерозиготной диплоидной селекционной линии *S. tuberosum* group Tuberosum RH89-039-16; опубликованная глобальным Консорциумом секвенирования генома картофеля [71]. Принимая во внимание также специфичные для сорта вариации генома, референсные последовательности могут значительно отличаться от последовательностей в конкретном экспериментальном

материале. В таких случаях могут быть полезными альтернативные библиотеки белков, основанные на последовательностях геномов, дополненных с помощью RNAseq.

В недавнем исследовании влияния Y вируса картофеля, Stare с коллегами обнаружили, что изменения в протеоме заражённых растений картофеля касались таких процессов, как фотосинтез (световая фаза, фотореспирация, цикл Кальвина) и гликолиз [2]. Идентифицированные белки были задействованы в таких процессах, как синтез, сборка и протеолиз белков, а также при репликации ДНК, регуляции транскрипции и регулировании окислительно-восстановительного потенциала [2]. Сравнение протеомов разных толерантных сортов картофеля в ответ на инфекцию PVY, выполненное с использованием 2D электрофореза, позволило выявить изменения в содержании белков первичного метаболизма и нескольких антиоксидантных белков, но изменения на уровне каких-либо специфических защитных белков обнаружено не было [72].

Протеомные исследования *Nicotiana tabacum* показали, что в ходе вирусной инфекции в зараженных растениях происходят структурные и функциональные изменения. Метаболизм углеводов и фотосинтез замедляются, что приводит к накоплению активных форм кислорода и неправильно свернутых белков. Этот процесс приводит к накоплению тиоредоксина Н-типа, который детектируется в больших количествах в табаке, зараженном вирусом (TuMV). Этот белок защищает зараженные растения от окислительного повреждения и позволяет им выживать. Вирус влияет на структуру и функциональность хлоропластов, что еще больше снижает общую фотосинтетическую активность [73]. В целом, у табака было обнаружено 407 дифференциально экспрессирующихся белков, включая белки теплового шока, белки кислород-выделяющего комплекса, АТФазы, и белки, участвующие в репликации вирусов [74]. Исследования репликативного комплекса, состоящего из взаимодействующих белков растений и вирусов,

представляют особый интерес. Белки синтазы жирных кислот и ацетил-КоА ацилтрансферазы синтезируются при высоких и низких уровнях вирусной инфекции, соответственно. Это указывает на то, что быстрая регуляция ферментов, участвующих в метаболизме жирных кислот хозяина, обеспечивает образование дополнительных молекул липидов для конструирования каркасов репликационных комплексов для усиления репликации вируса. Дифференциальная экспрессия многих белков в инфицированных ВТМ растениях *N. tabacum* обусловлена их участием в жизненном цикле и репликации вируса [75].

Rajamäki с коллегами показали, что растительные вирусы могут вызывать накопление рибосомальных белков, в частности белка S6 [76]. Предполагается, что такое накопление может быть формой общего ответа на РНК-содержащие вирусы [76]. Известно, что рибосомальный белок S6 (RPS6), который фосфорилируется в ответ на физиологические и патологические изменения, может регулироваться рибосомальной протеинкиназой S6 (S6K). В свою очередь, S6K является ключевым регулятором реакции растений на стресс. В клетках инфицированного табака *Nicotiana benthamiana* экспрессия RPS6 была повышенной. Выключение генов *RPS6* и *S6K* у табака изменило уровень накопления вируса картофеля А (PVA) [76]. Ранее было показано, что потивирусы активируют транскрипцию генов, кодирующих большинство растительных R-белков [77]. Результаты, полученные Rajamäki с коллегами показывают, что, хотя многие вирусы, по-видимому, увеличивают экспрессию RPS6 в растениях, зараженных вирусом, потребность в этих белках в основном зависит от вируса. Взаимодействие между вирусным белком VPg потивирусов и S6K также указывает на способность потивирусов рекрутировать S6K для последующей регуляции белков-мишеней, включая RPS6, в их пользу [76].

Дифференциальная экспрессия белков во время вирусной инфекции – достаточно сложный процесс, который, варьируется в зависимости от штамма вируса, сорта и возраста растения, стадии заражения, анализируемой ткани,

клеточного компартмента и условий окружающей среды. Известны случаи, когда два гомолога одного и того же белка могут детектироваться с пониженной или повышенной экспрессией в зависимости от штамма вируса, типа ткани или времени заражения [20]. Тем не менее, ясно, что вирусная инфекция оказывает большое влияние на основные процессы жизнедеятельности растений, включая фотосинтез, метаболизм углеводов и аминокислот [20]. Однако молекулярные детали влияния вирусной инфекции на протеом растений, подвергнутых воздействию повышенных температур, а также механизмы формирования иммунного ответа в этих условиях остаются неясными. Для получения данных об изменениях протеома растений картофеля в ответ на такое сочетание стрессов, нами было проведено протеомное профилирование с использованием меток iTRAQ. Этот метод позволяет определить количество меняющихся белков путем маркировки образцов мечеными ионами и оценить их дифференциальную экспрессию [56].

1.3. Метиониновый цикл играет важную роль при взаимодействии вирусов с растениями-хозяевами

В результате взаимодействия вирусных и растительных белков происходит перестройка многих процессов, связанных с первичным метаболизмом [78]. Один из таких метаболических путей – метиониновый цикл (МЦ), в ходе работы которого происходят различные изменения вследствие заражения растения вирусом [79].

1.3.1. Краткое описание метионинового цикла

Реакции, в которых образуется, потребляется и регенерируется S-аденозилметионин (SAM), называются циклом SAM/метиониновым циклом (Рисунок 1). Метиониновый цикл начинается с превращения S-аденозилметионин синтазой (SAMS) метионина (MET) и аденозинтрифосфата в SAM, который является универсальным донором метильной группы для многочисленных реакций метилирования. В результате переноса метильных

групп на молекулы-мишени различными метилтрансферазами, среди которых можно отметить SAM-зависимую метилтрансферазу (SAMDM), SAM преобразуется в S-аденозил-гомоцистеин (SAH). Известно, что SAH является сильным ингибитором почти всех SAM-зависимых метилтрансфераз [80]. Далее SAH гидролизуется с образованием гомоцистеина (HCY) и аденозина ферментом S-аденозилгомоцистеин гидролазой (SAHH). Альтернативный путь образования HCY связан с α,β -элиминацией цистатионина с участием цистатионин- β -лиазы [81]. Гомоцистеин является предшественником метионина в реакции с переносом метильной группы от 5-метилтетрагидрофолата (5-MTHF), катализируемой одной из метионинсинтаз (MS). Метилентетрагидрофолат редуктаза (MTHFR) катализирует восстановление 5,10-MTHF до 5-MTHF, образуя таким образом активную форму фолиевой кислоты, необходимую для реметилирования гомоцистеина до метионина [82]. В свою очередь, 5,10-MTHF образуется из тетрагидрофолата (THF) серин гидроксиметилтрансферазой (SHM) (Рисунок 1) [79].

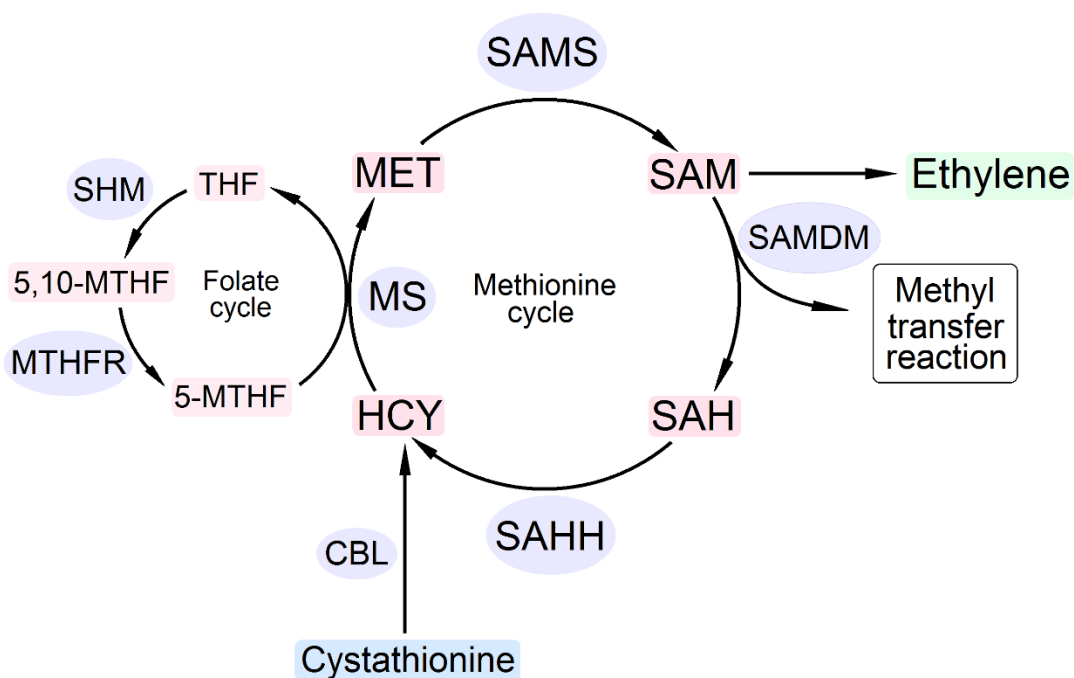


Рисунок 1 Схематическое изображение метионинового цикла и фолатного подцикла. Направление потока метаболитов (розовый цвет) показано стрелками, ферменты, участвующие в их превращении отмечены фиолетовым цветом.

Метилирование – процесс присоединения метильной группы ($-\text{CH}_3$) к субстрату. В качестве субстратов метилирования могут выступать различные соединения, начиная от нуклеиновых кислот, липидов и компонентов клеточной стенки до сравнительно простых аминов и спиртов [83]. SAM является классическим донором метильной группы, которая переносится с помощью специальных ферментов – метилтрансфераз (MTs) (EC 2.1.1.-). К настоящему времени описано более 230 различных ферментативных реакций метилтрансферазами, из которых более 220 используют SAM [84]. Общий механизм переноса метильной группы представляет собой $\text{S}_{\text{N}}2$ -подобную нуклеофильную атаку, при которой сера в составе метионина выполняет роль нуклеофила, который переносит метильную группу на субстрат. Разрыв связи между SAM и метильной группой и образование метильной связи с субстратом протекают почти одновременно [85]. Перенос $-\text{CH}_3$ группы от SAM к нуклеофильному акцептору, в качестве которого могут выступать азот, кислород, сера или углерод, приводит к образованию S-аденозилгомоцистеина и метилированной молекулы [86]. Учитывая разнообразную природу соединений-акцепторов метила, весьма вероятно, что потребность в синтезе SAM и удалении SAH изменяется по ходу роста и развития растений. Растения также используют SAM в качестве предшественника для синтеза этилена, полиаминов и биотина [83].

1.3.2. Метиониновый цикл и РНК-интерференция

Рассматривая взаимодействия между вирусами и растениями-хозяевами, важно отметить, что у растений МЦ тесно связан с РНК-интерференцией. Это универсальный сиквенс-специфичный механизм регуляции экспрессии генов, который может приводить к деградации чужеродной вирусной РНК. Защитные реакции растений, основанные на РНК-интерференции (РНК-и), включают в себя процессинг двуцепочечных РНК (дцРНК) вирусного происхождения в малые интерферирующие РНК (миРНК), которые затем в комплексе с некоторыми растительными белками запускают сиквенс-

специфичную инактивацию или деградацию вирусных РНК [87–91]. Одним из важных этапов РНК-и является метилирование миРНК для предотвращения уридилирования последних нуклеотидов малых РНК и их стабилизации [92]. У арабидопсиса за этот процесс отвечает метилтрансфераза *Hua enhancer 1* или HEN1 (EC 2.1.1.n8: Small RNA 2'-O-methyltransferase), которая использует продукт МЦ SAM в качестве донора метильной группы [92,93]. Кроме того, метильная группа может способствовать распознаванию микроРНК растительными белками Argonaute в составе РНК-белкового комплекса RISC [93]. Некоторые вирусы могут модулировать взаимодействие работы МЦ и HEN1-опосредованной активности сайленсинга РНК, например такие, как потивирусы, к которым относится Y вирус картофеля. Защитный ответ растения, основанный на РНК-интерференции, может подавляться вспомогательным компонентом-протеиназой HC-Pro потивирусов [94]. Было показано, что HC-Pro A-вируса картофеля (PVA) напрямую взаимодействует с SAMS и SANH, ингибируя их и лишая HEN1 его субстрата – SAM [94,95]. Таким образом, одним из механизмов подавления РНК-интерференции через воздействие HC-Pro, является ингибирование метилирования миРНК метилтрансферазой HEN1 вследствие недостатка SAM [79,94].

Примечательно, что эти защитные механизмы также могут быть зависимы от температурных условий. Иногда защитный ответ, основанный на РНК-и, усиливается при увеличении температуры, что может привести к повышению устойчивости к вирусной инфекции [96–98].

1.3.3. Метиониновый цикл и противовирусная устойчивость

Метиониновый цикл также связан и с другими метаболическими процессами, протекающими при взаимодействии вируса и растения. Например, преобразование гомоцистеина в метионин является ключевой точкой между двумя возможными направлениями: либо по пути биосинтеза метионина, либо в направлении биосинтеза полиаминов или этилена [79]. Этилен – это растительный гормон, который как и некоторые другие гормоны

играет важную роль в формировании ответа на вирусную инфекцию [99–101].

Метиониновый цикл и ассоциированные с ним пути занимают важное место в каскаде защитных реакций противовирусного ответа растений [102,103]. Вирусные белки в растениях могут рекрутировать ферменты МЦ для продвижения инфекции. Для этого они образуют фермент-содержащие мультипротеиновые комплексы. Примечательно, что такие комплексы образуются во время биотического и абиотического стресса и могут служить как для защиты растения, так и для функционирования вирусов [79]. Ввиду этого более детальное протеомное и метаболомное изучение влияния вирусной инфекции на растения с акцентом на компоненты МЦ имеет важное значение для установления регуляторных путей возникновения толерантности и подходов к созданию устойчивости к вирусам.

2. Материалы и методы

Растительный материал и условия выращивания

Растения картофеля (*Solanum tuberosum* L) выращивались путём микроразмножения и поддерживались в культуре столовых узлов *in vitro*. Для проведения опыта по заражению растений Y вирусом картофеля в условиях теплового стресса были отобраны контрастные по устойчивости к этим стрессам сорта: Гала (устойчивый) и Чикаго (восприимчивый). Сорта картофеля были предоставлены из коллекции ООО «Дока-Генные Технологии» (Рогачёво, Россия). Через две недели после сегментации узлов растения переносили в почву (горшки объёмом 1 л) и накрывали прозрачным материалом для их адаптации после условий *in vitro*.

В течение всего опыта растения содержались в контролируемых условиях климатической камеры (Pol-eko-aparatura), при 16-часовом световом периоде, круглосуточной температуре $22^{\circ}\text{C} \pm 1,0^{\circ}\text{C}$ и влажности 50-60%. Для варианта опыта с воздействием теплового стресса круглосуточная температура составляла $28^{\circ}\text{C} \pm 1,0^{\circ}\text{C}$. Полив производили по мере необходимости (подсыхания грунта), в поддоны. После 2-3 недель адаптации и роста, при развитии у саженцев 4-5 настоящих листьев, растения заражали инокулумом Y вируса картофеля (описано ниже), на 2 день после заражения половину растений подвергали температурному стрессу.

Образцы тканей листьев от инфицированных и контрольных растений собирали в разные временные точки: 2, 3, 5 и 8 dpi для инокулированных листьев и 8, 10, 14, 21 dpi для системно заражённых листьев верхнего яруса. В зависимости от проводимого анализа брали навеску от 0,5 г (для выделения белка или РНК) до 50 г (для исследования метаболома) листьев.

Каждый вариант опыта был представлен тремя (протеомный анализ) или четырьмя (анализ транскриптома, метаболома) биологическими повторами. В зависимости от характера анализа один биоповтор включал в себя одно (для

выделения РНК) или два растения (для выделения белка, ввиду небольшого количества растительной массы на ранних точках эксперимента). Для ИФА анализа содержания метаболитов брали 3 растения на 1 биоповтор. На каждый вариант опыта приходилось всего по 20 растений. Схема опыта указана в таблице 1.

Таблица 1. Схема опыта по заражению растений картофеля PVY на фоне нормальной и повышенной температуры.

Вариант	Нормальная температура (22°C)	Тепловой стресс (28°C)
Контроль (mock)	20 растений	20 растений
Заражение (PVY)	20 растений	20 растений

Экстракция вируса и заражение растений PVY

Для проведения опытов по заражению растений картофеля использовали обычный штамм Y вируса картофеля (O) (PVY^O) [104]. Вирус сохранялся в лиофилизированных листьях табака (*Nicotiana tabacum*, *Nicotiana bentamiana*) при 4°C. Предварительно вирусом заражали свежий растительный материал (*N. bentamiana*), листья которого по мере накопления вируса и проявления ярких симптомов инфекции использовали в качестве основы вирусного экстракта для инокуляции растений картофеля. Для получения вирусного экстракта инфицированные листья табака растирали в жидком азоте до состояния тонкой пудры, используя ступку с пестиком. Далее в растёртую массу, не допуская её нагрева, добавляли холодный калий-фосфатный/КР-буфер (0,131M K₂HPO₄; 0,01M KH₂PO₄; pH 7,5) в соотношении 1:3 (вес:объём) и растирали в нём растительную массу. Полученный гомогенат центрифугировали в течение 10 минут при 4°C на 16 000 g на центрифуге с охлаждением (Eppendorf 5418R, Германия), после чего отбирали супернатант, содержащий вирус. Супернатант использовали в качестве инокулума для заражения в течение часа после получения, сохраняя

его во льду.

Для заражения листья картофеля (2-3 нижних листа) припудривали абразивным порошком (целлитом), после чего наносили по 50-100 мкл инокулума и аккуратно распределяли каплю по поверхности листа. Контрольные здоровые растения обрабатывали целлитом и КР буфером – моск-инокуляция. Через 15-20 минут обработанные листья промывали дистиллированной водой (dH₂O).

На второй день после заражения половину растений переносили во вторую климатическую камеру с температурой 28°C для имитации условий теплового стресса; при этом другая половина растений оставалась при нормальной для картофеля температуре (22°C) согласно схеме опыта (Таблица 1).

Выделение тотального белка из растений

Тотальный белок из листьев картофеля выделяли методом фенольной экстракции. Отобранный растительный материал замораживали в жидком азоте и растирали в тонкую пудру при помощи ступки и пестика. Не допуская разморозки, переносили растёртый материал в 15 мл пробирки и добавляли по 3 мл экстракционного буфера (0,7М сахараза; 0,5М Tris-HCl, pH 8; 0,05М EDTA; 0,1М KCl; 1мМ DTT; 1мМ PMSF) на каждые 0,5 г растительной ткани. Образцы тщательно перемешивали на вортексе и инкубировали на качалке в течение 10 минут при температуре 4°C. Далее добавляли равный объём холодного фенола (pH 7), перемешивали и снова инкубировали на качалке в течение 10 минут при 4°C. Образцы центрифугировали на угловом роторе на центрифуге с охлаждением (Eppendorf 5408R, Германия) на скорости 5500 g в течение 10 минут при 4°C, после чего верхнюю фенольную фазу переносили в новые фальконы. Далее добавляли к образцам по 3 мл экстракционного буфера, хорошо перемешивали и центрифугировали на скорости 5500 g в течение 10 минут при 4°C. Снова переносили фенольную фазу в новые

фальконы и добавляли к ней 4 объёма преципитирующего раствора (0,1М ацетат аммония в холодном метаноле). После перемешивания в растворе выпадал осадок белка в виде хлопьев. Образцы инкубировали при -20°C в течение ночи, после чего тщательно перемешивали и центрифугировали на скорости 5500 g в течение 10 минут при 4°C . Далее проводили трёхкратную отмывку образцов: добавляли по 8 мл преципитирующего раствора, перемешивали и центрифугировали в течение 5 минут на скорости 5500 g при 4°C , после чего сливали раствор, не теряя осадок с белком. В конце отмывали образцы 4 мл ледяного ацетона и центрифугировали 5 минут на скорости 6500 g при 4°C , далее осадки белка сушили при комнатной температуре под вытяжкой. Сухой белок в пробирках хранили при -70°C . Перед определением качественного и количественного состава экстрагированных белков на масс-спектрометре проводили расщепление образцов на триптические пептиды (трипсинолиз) с последующим двукратным обессоливанием.

Трипсинолиз и обессоливание тотального белка из растений

Перед проведением трипсинолиза растворяли белки в мочеvine и измеряли их концентрацию. К каждому образцу добавляли по 200-300 мкл Sample буфера (8М мочеvine, 2М тиомочеvine, 10 мМ Tris-HCl pH 8), хорошо перемешивали и обрабатывали ультразвуком в течение 10 минут. Концентрацию белка измеряли по методу Брэдфорда [105] (Bio-Rad, Hercules, USA), в качестве стандарта для калибровки использовали бычий сывороточный альбумин. Далее все образцы выравнивали по концентрации 300 мкг и доводили до объёма 120 мкл Sample буфером. После этого восстанавливали дисульфидные связи 5 мМ DTT при 50°C в течение 30 мин и затем алкилировали SH-группы 10 мМ йодоацетамидом (IAA), инкубируя 20 мин в темноте.

Для трипсинолиза одного образца использовали 100 мкг белка. Реакцию проводили в 40 мМ растворе бикарбоната аммония, трипсин (Promega) брали из расчёта 1 мкг на 100 мкг белка. Трипсин специфически расщепляет

пептидные связи по карбоксильной группе лизина и аргинина: -Lys—X- и -Arg—X-. Объём реакционной смеси составлял 200 мкл, чтобы развести 8М мочевины в 5 раз. Реакция трипсинолиза проходила при 37°C в течение ночи, для её терминации добавляли трифторуксусную кислоту (TFA) до концентрации 1 % и убирали образцы на 4°C.

Полученные триптические пептиды обессоливали на колонках с мембраной C18 (Empore C18-SD 4mm/1mK Extraction Disc Cartridge, Supelco, USA) при помощи вакуумной камеры (давление 10кПА). Колонки предварительно кондиционировали метанолом и отмывали 0,1% TFA. Далее наносили образцы после трипсинолиза и аккуратно пропускали их через мембрану C18. Колонки дважды промывали 0,1% TFA, после чего элюировали триптические пептиды 150 мкл 80% ацетонитрила (ACN) с 0,1% TFA. Образцы высушивали на вакуумном концентраторе с охлаждением (SpeedVac) и растворяли в 100 мкл 5% ACN с 0,1%.TFA.

Подготовка образцов для протеомного анализа с использованием меток iTRAQ

При проведении количественного протеомного анализа с использованием изобарных меток iTRAQ, мечение полученных после трипсинолиза пептидов производили согласно протоколу производителя (8-plex iTRAQ kit, ABsciex Inc., USA), после чего от несвязанных меток избавлялись при помощи катионно-обменной хроматографии. Для проведения анализа были выбраны контрольные и опытные образцы в трёх биоповторах, всего 6 образцов. Соответственно, на один анализ брали 6 разных меток. Стандартный набор для анализа iTRAQ содержит 8 меток (113, 114, 115, 116, 117, 118, 119, 121). Перед использованием метки разводили в 50 мкл изопропанола. Для мечения брали 20 мкг пептидов после первого обессоливания, которые предварительно высушивали на вакуумном концентраторе. Сконцентрированные образцы разводили в 10 мкл буфера (0,5М HEPES, pH 7,65) и доводили изопропанолом до 25 мкл. Затем

распределяли метки по образцам (Таблица 2), к каждому образцу добавляли по 12 мкл своей метки и аккуратно перемешивали. Образцы с метками инкубировали в течение 2 часов при комнатной температуре. Далее объединяли образцы (по 3 мкг) в одну пробирку содержащую 100 мкл 1% TFA для создания кислой среды и терминации связывания меток.

Таблица 2. Распределение меток ITRAQ по образцам белков картофеля контрастных сортов

Сорт	Вариант опыта	Mock 22°C	PVY 22°C	Mock 22°C	PVY 28°C
Чикаго	8 dpi	118, 119, 121	113, 114, 117	115, 116, 117	118, 119, 121
	14 dpi	113, 114, 115	116, 117, 121	113, 114, 115	116, 117, 121
Гала	8 dpi	118, 119, 121	113, 114, 117	115, 116, 117	118, 119, 121
	14 dpi	113, 114, 115	116, 117, 121	113, 114, 115	116, 117, 121

Меченные пептиды были смешаны следующим образом: объединяли образцы Mock 22 °C (118, 119, 121) с PVY 22 °C (113, 114, 117) и Mock 22 °C (115, 116, 117) с PVY 28 °C (118, 119, 121) для 8 dpi; для образцов 14 dpi объединяли Mock 22 °C (113, 114, 115) с PVY 22 °C (116, 117, 121) или с PVY 28 °C (116, 117, 121).

Для того, чтобы избавиться от избытков метки и неспецифичных примесей проводили катионно-обменную хроматографию на мембранах Empore SCX (66-889-U). Использовали микроколонки с 3 слоями мембраны SCX и кондиционировали их 100% ACN. После этого наносили на колонку весь образец, содержащий меченные пептиды и пропускали его через мембраны. Далее промывали колонки 0,1% TFA и элюировали очищенный образец 80% ACN с 0,1% TFA.

Масс-спектрометрический анализ LC-MS/MS и идентификация белков

Обращенно-фазовую хроматографию выполняли с помощью системы UltiMate™ 3000 Nano LC System (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA),

которая была подключена к масс-спектрометру Q Exactive™ HF Hybrid Quadrupole-Orbitrap™ Mass spectrometer (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA) через источник наноэлектроспрея (Thermo Fisher Scientific, USA). Образец с мечеными пептидами растворяли в 5 мкл загрузочного буфера (3% ACN; 0,1% TFA) и пропускали через колонку RepMap™ 100 C18 (0,1 x 20 мм) (Thermo Fisher Scientific MA, USA) при скорости потока 5 мкл/мин в течение 6 мин. Использовали 2 фазы для системы Nano LC: буфер А – 2% ACN, 0,1% муравьиная кислота в деионизированной воде mQ; буфер В – 80% ACN, 0,1% муравьиная кислота, 19,9% mQ. Пептиды из колонки элюировали по линейному градиенту: 5–28% буфера В в течение 90 мин; 28–45% буфера В в течение 20 минут и 45–100% буфера В в течение 7 минут при скорости потока 350 нл/мин. После каждого градиента колонку промывали 100% буфером В в течение 5 минут и уравнивали буфером А в течение 10 минут. Пептиды анализировали на масс-спектрометре с одним полным сканированием (375–1400 m/z, R = 120,000 при 200 m/z) с мишенью из $3 \cdot 10^6$ ионов и максимальным временем заполнения ионов 50 мсек, с последующим проведением до 15 сканирований MS/MS в зависимости от данных методом высокоэнергетической диссоциации (HCD) (мишень 105 ионов, максимальное время заполнения ионов 100 мсек, окно изоляции 1,2 m/z, нормализованная энергия столкновения (NCE) 32%) с детекцией в Orbitrap (R = 30 000 при фиксированной первой массе 100 m/z).

Анализ полученных результатов проводили при помощи программного пакета PEAKS Studio версии 8.0 (Bioinform Inc., USA), с использованием белковой базы данных картофеля, загруженной из Phytozome 12.0 [106], совмещённой с последовательностями хлоропластных и митохондриальных белков. Поиск в базе данных производился со следующими параметрами: допуск по массе фрагментации (FMT) 0,05 Да; parent ion tolerance 10 ppm; фиксированная модификация – карбамидометилирование (carbamidomethylation); переменные модификации – окисление (M),

дезамидирование (NQ) и ацетилирование (Protein N-term). Порог допустимого уровня ложноположительных идентификаций (FDR/false discovery rate) для идентифицированных пептидов и белков был установлен в 1%. Пакет PEAKS Q использовался для количественной оценки результатов iTRAQ анализа. Нормализацию проводили путём усреднения количества всех пептидов, для усреднения использовались медианные значения. Полученные данные включали белковые и пептидные идентификации, а также значения изменения представленности белков (fold change) относительно контроля (образцы mock 22 °C).

Поскольку количественный протеомный анализ с использованием меток iTRAQ снижает величину реального изменения представленности белков между двумя образцами, мы использовали значения fold change ratio >1.20 или <0.83 для идентификации дифференциально экспрессирующихся белков (ДЭБ), содержащих как минимум два уникальных пептида.

Выделение тотальной РНК тризолом

Навеску листьев картофеля без средней жилки весом в 0,5 г растирали в жидком азоте с помощью ступки и пестика. Растёртую пудру переносили в 15 мл охлаждённые пробирки и добавляли тризол (Invitrogen™ TRIzol™ Reagent, ThermoFisher Scientific™, USA) из расчёта 1 мл на 0,1 г ткани. Смесь хорошо перемешивали на вортексе и инкубировали в течение 5 минут при комнатной температуре. Полученный лизат центрифугировали в течение 5 минут на 12 000g при 4°C. Супернатант переносили в новые пробирки, к нему добавляли хлороформ из расчёта 200 мкл на каждый 1 мл тризола и 2-3 минуты аккуратно перемешивали суспензию при комнатной температуре, не используя вортекс. Далее образцы снова центрифугировали в течение 15 минут на 12 000g при 4°C. Верхнюю фазу аккуратно переносили равными объёмами в новые пробирки меньшего размера (1,5-2 мл) с низкой сорбцией (Low Bind). К образцам добавляли изопропанол из расчёта 500 мкл на каждый 1 мл тризола, перемешивали и инкубировали 10 минут при -20°C. После инкубации

центрифугировали 10 минут на 12000g при 4°C. Далее сливали надосадочную жидкость и добавляли к осадкам ледяной 75% этанол из расчёта 1 мл на каждый 1 мл тризола, образцы аккуратно перемешивали. После центрифугировали ещё 5 минут на 7500g при 4°C, отбирали досуха спирт и сушили осадки РНК на льду около 10-20 минут. Полученные образцы РНК разводили в 30 мкл воды, свободной от нуклеаз (NFW, Thermo Fisher Scientific™, USA) и хранили при -70°C.

Концентрацию измеряли на спектрофотометре NanoDrop™One (Thermo Scientific™, USA), чистоту полученной РНК определяли по соотношению пиков 260/280, которое должно входить в диапазон [1,5-2,2]. Также измеряли концентрацию на флуориметре Qubit 3.0 (Thermo Scientific™, USA) с использованием коммерческого набора Qubit RNA HS Assay Kit (Thermo Scientific™, USA).

Целостность выделенной РНК проверяли электрофорезом в 1% агарозном геле в ТАЕ буфере (40 mM трис-ацетат; 1mM ЭДТА; pH = 7.6) с бромистым этидием в качестве флуоресцентного красителя.

Синтез кДНК на матрице РНК (обратная транскрипция)

Перед синтезом кДНК обрабатывали образцы выделенной тотальной РНК ДНКазой I (ThermoFisher, USA). На один образец брали 3 мкг РНК, к нему добавляли 0,3 мкл ДНКазы и 0,9 мкл транскрипционного буфера (10X Reaction Buffer with MgCl₂, ThermoFisher, USA), далее смесь доводили до 8 мкл стерильной водой. Инкубировали образцы в течение 20 минут при 37°C, после чего проводили терминацию при 75°C – 10 минут.

Для синтеза кДНК к подготовленным образцам РНК (7 мкл) добавляли 1 мкл случайного праймера (Random(dN)10 праймер, Евроген, Россия) или oligo-dT праймера для полиаденилированной РНК (Олиго(dT)15 праймер, Евроген, Россия), и 1 мкл 10mM дезоксинуклеотидов (dNTP, Евроген, Россия), после чего прогревали полученную смесь в течение 5 минут при 65°C для

плавления вторичной структуры РНК.

В это время готовили смесь с ревертазой SuperScript III RT (ThermoFisher, USA): 5x First-Strand Buffer (ThermoFisher, USA) 4 мкл; 0.1M DTT 1 мкл; стерильная вода 1 мкл, ревертаза 1 мкл.

После инкубации при 65°C, образцы охлаждали на льду и добавляли к ним подготовленную смесь с ревертазой. Инкубировали полученные образцы при 50°C в течение 30-60 минут, после чего терминировали обратную транскрипцию в течение 15 минут при 70°C.

Постановка ПЦР в режиме реального времени

Всю пробоподготовку проводили в стерильных условиях ламинар-бокса. Для проведения ПЦР-анализа использовали реакционную смесь с интеркалирующим красителем SYBR green, содержащую Taq ДНК-полимеразу с «горячим» стартом (БиоМастер HS-qPCR SYBR Blue (2×), Биолабмикс, Россия). На одну реакцию брали 12,5 мкл смеси SYBR green, 1 мкл матрицы (кДНК, предварительно разведённая в 5 раз) и по 0,4 мкМ обоих праймеров, полученную смесь доводили водой NFW до объёма 25 мкл и аккуратно перемешивали. Последовательности праймеров указаны в таблице 3. Стрипы объёмом 0,1 мл с реакционной смесью помещали в анализатор LightCycler 96 (ROCHE, Швейцария) и задавали следующую программу амплификации: первичная денатурация при 95°C в течение 5 минут, далее 35 циклов: денатурация: 95°C – 15 сек; отжиг праймеров: 60°C – 15 сек; элонгация: 72°C – 30 сек.

Первичные данные были получены с помощью программного обеспечения LightCycler® 96 software (ROCHE, Швейцария). Количественные значения проанализированной кДНК нормализовали с использованием референсных генов: гена, кодирующего транскрипционный фактор EF1a или гена, кодирующего субъединицу 1 цитохром с оксидазы (COX).

Для расчёта уровней мРНК использовали метод $\Delta\Delta C_t$, расчёты производили с помощью программы MS Excel. Все образцы были проанализированы в 4 биологических и трёх технических повторностях.

Таблица 3. Праймеры для анализа экспрессии методом ПЦР в режиме реального времени

Название праймера	5'-3' последовательность
StEF-1 α -F	CTTGACGCTCTTGACCAGATT
StEF-1 α -R	GAAGACGGAGGGGTTTGTCT
StCOX-F	GGTCGGACATACCTGAAAC
StCOX-R	CCAAAAGTATGAAAAGCTGGAG
PVY ⁰ -F	TATGATGGATTTGGCGACCACTTGT
PVY ⁰ -R	TAAACTAGGCAGCTCTGCATCATG
StMS-F	GTTAGTGAATACAAGGAGGCT
StMS-R	GCTGCTTTTGATAACAAGAGG
StSAMS-F	ATCACGACCAAGGCTATTGT
StSAMSR	CAGGACTTTGCTGCTCAATG
StSAHH-F	AACTTTGCTTTTCCCTGCT
StSAHH-R	CGGCAATAAGGGCAACC
StSHM-F	AGGTTGCTGATAAATGTGGG
StSHM-R	CTCTTGTGTGTGGTGGTAG
StMTHFR-F	GTGGATTTGCTTGTGCTCT
StMTHFR-R	TGTGCCTCTGGATAACCTG
StCBL-F	TCTGCCTACCAACACAACC
StCBL-R	TCCATCTCTTTGTCTCTTGAGC
StSAMDM-F	TGATGGAAAGGTTTTGCCAC
StSAMDM-R	AATTCACCATGAGACGACCA

Измерение уровня накопления растительных метаболитов

Для обнаружения и количественной оценки содержания основных метаболитов МЦ, а именно метионина, S-аденозилметионина, S-аденозил гомоцистеина и гомоцистеина, было отобрано около 50 г свежего растительного материала из заражённых вирусом (PVY) и моск-

инокулированных листьев картофеля. Для каждого биоповтора были собраны листья с трёх растений, всего было 4 биоповтора на каждый вариант опыта (mock 22°C; mock 28°C; PVY 22°C; PVY 28°C) Собранные листья растирали в натрий-фосфатном буфере (0.01 M, pH 7.2) и центрифугировали в течении 15 минут при 12 000 g. Полученные растительные экстракты использовали для дальнейших анализов.

Для определения уровней накопления S-аденозилметионина, S-аденозил гомоцистеина и гомоцистеина использовали коммерческие наборы для ИФА: «S-adenosylmethionine (SAM) and S-adenosylhomocysteine (SAH) ELISA Combo Kit» (Cell Biolabs, Inc.) и «Homocysteine (HCY) ELISA Kit» (Cell Biolabs, Inc.) в соответствии с инструкцией производителя. Для определения содержания MET использовали набор для флуоресцентного анализа «Methionine Assay Kit (Fluorometric)» (Abcam). Обработку полученных данных производили с помощью программы MS Excel.

Обработка растений метионином

Растения обрабатывали на второй день после заражения 1,5 mM раствором метионина (L-Methionine, Merck) путём опрыскивания из пульверизатора. Обрабатывали поверхность листовой пластинки заражённых вирусом или mock-инокулированных листьев. Контрольные растения обрабатывали дистиллированной водой. Повторную обработку метионином проводили каждые два дня в течение 3 недель.

Статистический анализ

Для двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) экспрессии генов и уровней накопления метаболитов был применён тест Тьюки с достоверно значимой разницей (HSD), основанный на множественных сравнениях средних значений, для определения статистически значимых парных сравнений. Статистический анализ и гистограммы были выполнены в Python v. 3.7.5 [107] и с использованием онлайн ресурса ANOVA [108].

Различие считалось достоверным, если значения P-value не превышали 0.05; использовали 3 степени достоверности: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$. Для анализа дифференциальной экспрессии белков использовали анализ ANOVA с поправкой на множественное сравнение Бенджамини-Хохберга, F-критерий однородности дисперсии и тест на нормальное распределение ($P\text{-value} < 0.05$).

3. Результаты и обсуждение

3.1. Динамика накопления вирусной РНК отличается у контрастных сортов картофеля.

На первых стадиях изучения влияния вирусной инфекции и теплового стресса нами были отобраны контрастные по устойчивости сорта картофеля, с которыми были проведены опыты по заражению Y вирусом картофеля на фоне нормальной и повышенной температуры.

Сорт Чикаго характеризуется повышенной восприимчивостью к вирусным заболеваниям и тепловому стрессу. Начиная со второй недели опыта, заражённые растения демонстрировали симптомы вирусного заболевания, такие как морщинистость листьев, а при воздействии повышенной температуры – волнистость краёв листовой пластинки (Рисунок 2А). Также для этого сорта, начиная с 14 дня после заражения, было отмечено значительное повышение уровня вирусной РНК в системно инфицированных листьях (Рисунок 3А).

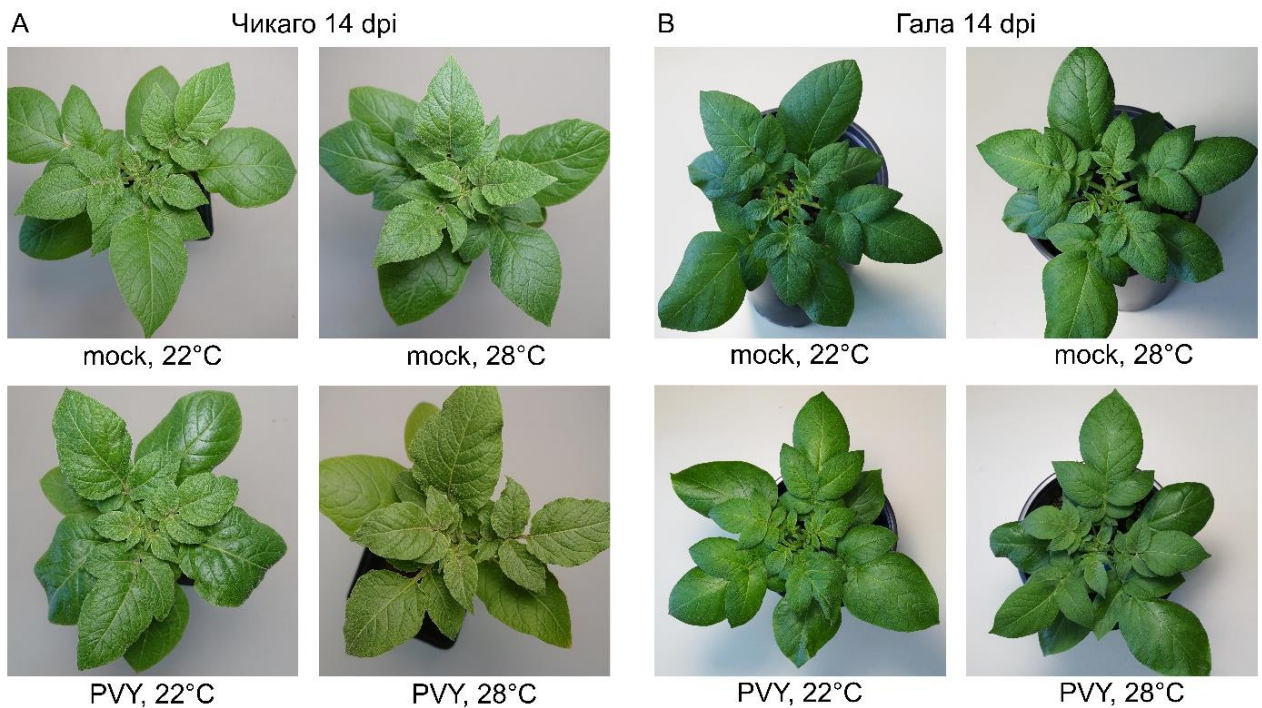


Рисунок 2. Внешний вид здоровых (mock) и заражённых (PVY) растений контрастных сортов картофеля (А – Чикаго, В – Гала) на 14 dpi при нормальной (22°C) и повышенной (28°C) температурах, вид сверху.

Сорт Гала характеризуется заметной устойчивостью к инфекции PVY как при нормальной, так и при повышенной температуре, что было показано в нашей ранней работе *Makarova et al.*, 2018. Начиная с 8 дня после заражения, вирус можно было детектировать в системных (неинокулированных) листьях на минимальном уровне. Динамика накопления вирусной РНК при нормальной температуре практически не изменялась на протяжении трёх недель, при повышенной температуре наблюдалось незначительное (менее чем в 2 раза) увеличение содержания РНК PVY во вновь образованных листьях (Рисунок 3В). Это свидетельствует о том, что сорт Гала обладает высокой толерантностью к инфекции PVY, при этом вирус, несмотря на его способность системно заражать растения, не вызывал никаких ярких симптомов (Рисунок 2В), но сохранял способность реплицироваться на низком уровне и в инокулированных, и в системно заражённых листьях [28].

Динамика накопления вирусной РНК была определена с помощью метода ПЦР в реальном времени (ПЦР-РВ). На ранних сроках, в инокулированных листьях, картина была схожей для обоих сортов: РНК вируса определялась, начиная с 3 дня, на низком уровне и независимо от температурного воздействия. Системно инфицированные листья, из которых можно было выделить достаточное для анализа количество РНК, появлялись к 8 дню, однако и в инокулированных и в системных листьях уровень вируса был небольшим у обоих сортов. Также на 8 dpi не было обнаружено значительной разницы в накоплении вируса между растущими при нормальной и повышенной температуре растениями (Рисунок 3В).

Начиная с 14 dpi становилась заметна разница между сортами: если у сорта Гала небольшой уровень вирусной РНК сохранялся на протяжении всего опыта, и незначительно различался на фоне разных температур, то для сорта Чикаго был отмечен значительный рост содержания РНК PVY к концу второй недели опыта. Кроме того, при нормальной температуре уровень накопления вирусной РНК после второй недели оставался примерно на одной позиции и

не изменялся, в то время как при тепловом стрессе вирусная нагрузка у сорта Чикаго увеличивалась в десятки раз (Рисунок 3А). Это свидетельствует о том, что повышение температуры значительно увеличивает восприимчивость растений сорта Чикаго к инфекции PVY [28].

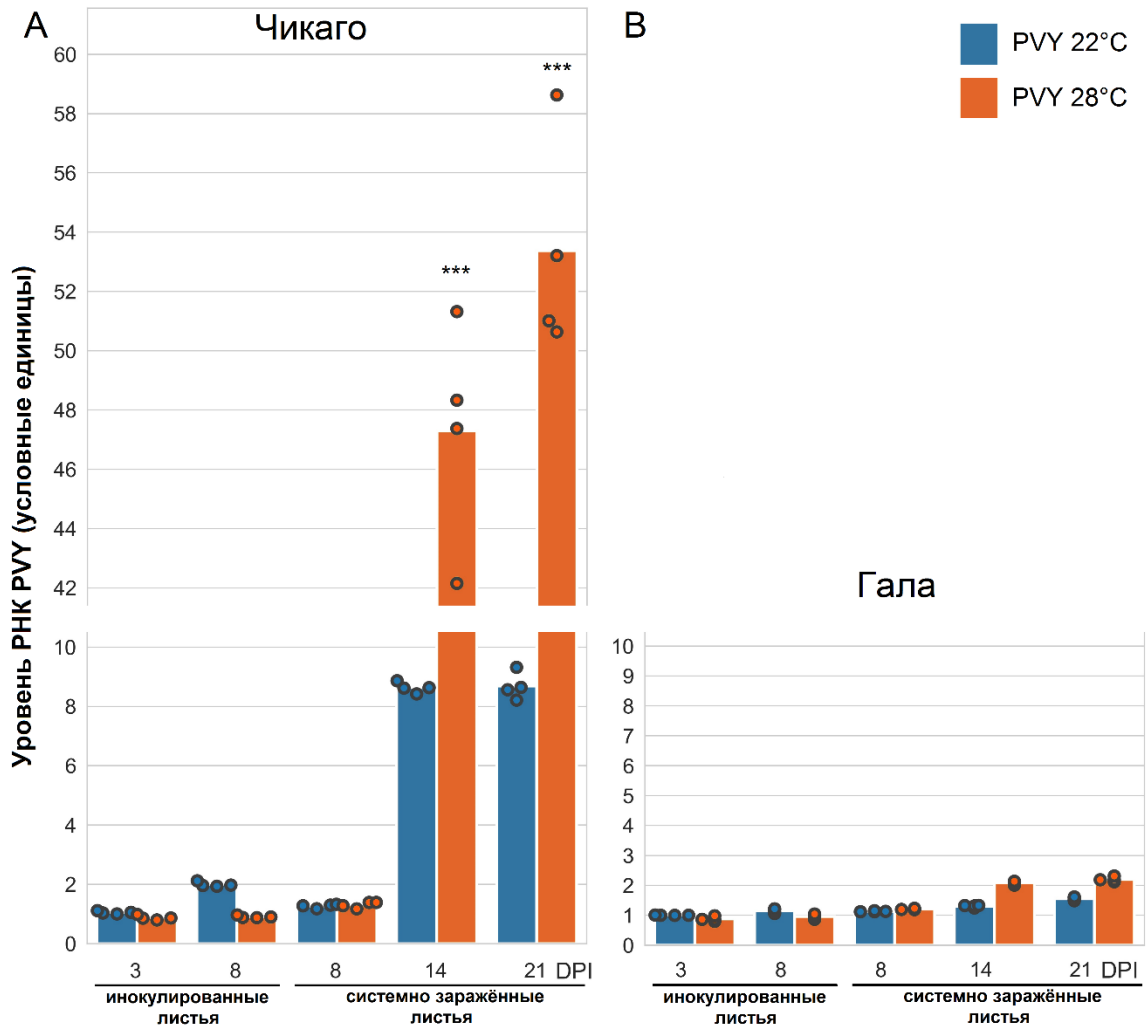


Рисунок 3. Уровни накопления РНК PVY в заражённых и системных листьях растений картофеля (А – Чикаго, В – Гала) на 3, 8, 14 и 21 дни опыта при нормальной (22°C) и повышенной (28°C) температурах.

Таким образом мы наблюдали, что у разных сортов устойчивость к вирусу может проявляться по-разному, а повышенная температура может оказывать влияние на увеличение восприимчивости к инфекции PVY у картофеля. Поэтому далее мы проанализировали ответы контрастных сортов на индивидуальный (вирусная инфекция) и комплексный (вирусная инфекция и повышенная температура) стрессы с использованием протеомных методов.

3.2. Протеомное профилирование инфицированных Y вирусом картофеля растений картофеля на фоне нормальной и повышенной температуры

Для изучения реакции протеома контрастных сортов картофеля на заражение PVY при повышенной (28°C) и нормальной (22°C) температуре нами был проведён количественный протеомный анализ с использованием iTRAQ меток для относительного и абсолютного количественного анализа. Опытные растения картофеля инокулировали экстрактом PVY, контрольные растения были обработаны буфером (mock-инокуляция). Для имитации теплового стресса половина растений была перенесена с 22°C (вариант с нормальной температурой) на 28°C (вариант с комплексным стрессом) через 2 дня после заражения. Мы сравнили изменения протеома на умеренно ранних (8 dpi) и поздних (14 dpi) сроках опыта. Сравнивались заражённые растения и контрольные, при нормальной и при повышенной температуре.

Для восприимчивого сорта Чикаго всего было идентифицировано 19 376 пептидов с коэффициентом ложноположительных результатов (FDR) 1%, которые относились к 5 057 белкам (Рисунок 4) по базе данных Phytozome v12 *Solanum tuberosum* (в сочетании с хлоропластными и митохондриальными белками) [103,106].

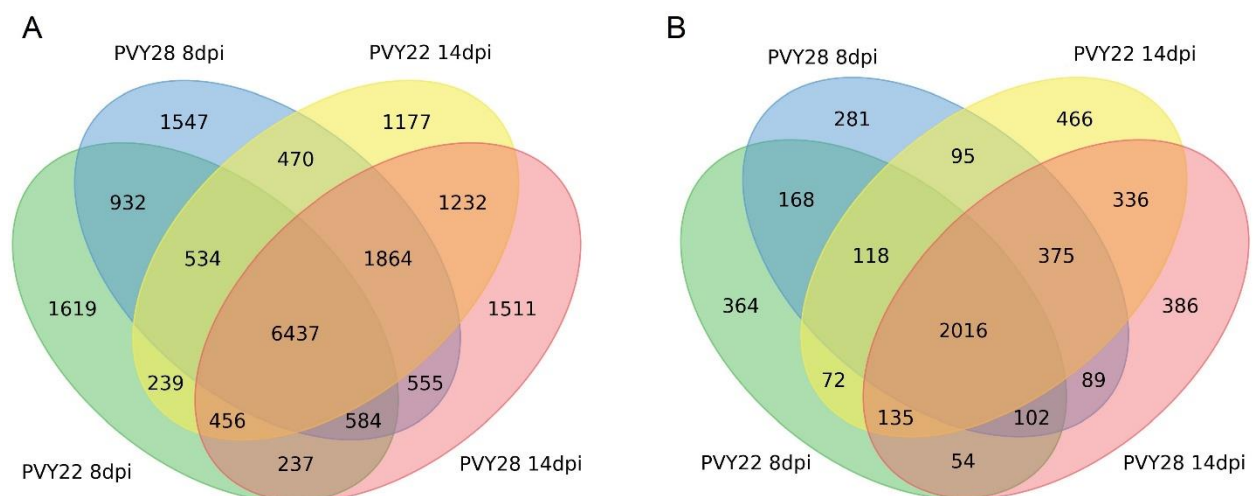


Рисунок 4. Диаграммы распределения идентифицированных пептидов (А) и белков (В) в образцах растений сорта Чикаго, заражённых вирусом при нормальной и повышенной температурах на 8 и 14 dpi

Для устойчивого сорта Гала было идентифицировано 5 939 белков, которым соответствует 22 741 пептид (Рисунок 5).

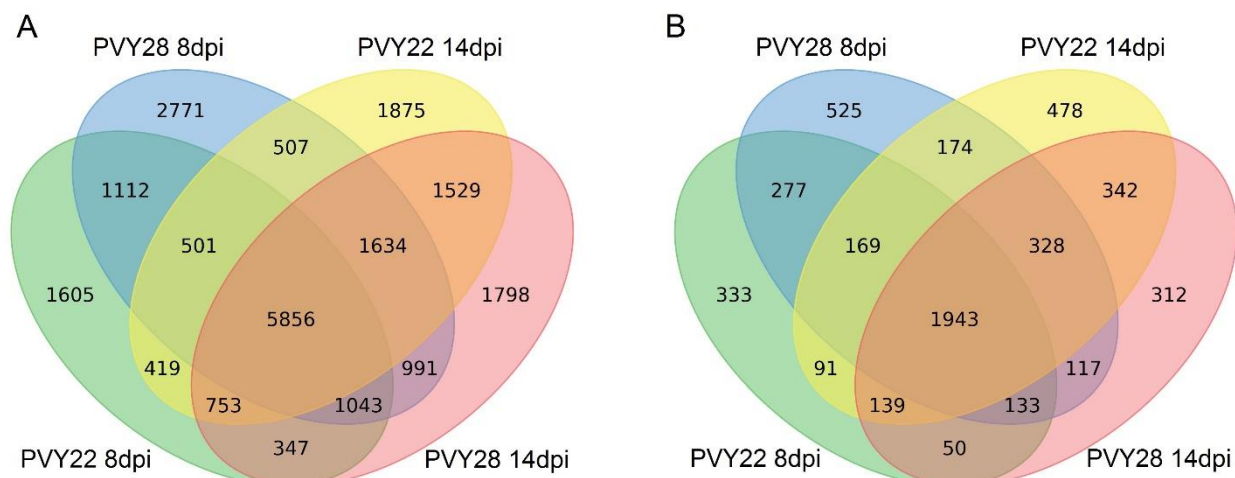


Рисунок 5. Диаграммы распределения идентифицированных пептидов (А) и белков (В) в образцах растений сорта Гала, заражённых вирусом при нормальной и повышенной температурах на 8 и 14 dpi

Количество пептидов и соответствующих им белков, идентифицированных с помощью метода жидкостной хроматографии и тандемной масс-спектрометрии (LC-MS/MS) для образцов растений, заражённых вирусом при нормальной и повышенной температурах, указано в Таблица 4.

Таблица 4. Количество пептидов и соответствующих им белков, идентифицированных с помощью LC-MS/MS

	PVY 22°C, 8dpi	PVY 28°C, 8dpi	PVY 22°C, 14dpi	PVY 28°C, 14dpi
Чикаго – пептиды	11 038	12 923	12 409	12 876
Чикаго – белки	3 029	3 244	3 613	3 493
Гала – пептиды	11 636	14 415	13 074	13 951
Гала – белки	3 135	3 666	3 664	3 364

Дифференциально экспрессирующиеся белки (ДЭБ) определяли соотношением изменений экспрессии в опытных и контрольных образцах, которое отражает изменение представленности данного белка (fold change).

3.2.1. Изменения протеома сорта Чикаго в ответ на вирусную инфекцию при нормальной температуре (22°C)

На 8 dpi в инфицированных растениях сорта Чикаго было

идентифицировано только 16 ДЭБ, включая 5 с растущей и 11 с пониженной представленностью (Приложение 1.1). Среди растущих на 8 день ДЭБ, мы обнаружили белки, вовлечённые в ответ на абиотический стресс, например такие как супероксид дисмутаза (PGSC0003DMP400047966), которая играет жизненно важную роль в защите растений от повреждений, вызываемых действием активных форм кислорода (АФК) [109]; или фибриллин 8 (PGSC0003DMP400050609), липид-связывающий белок ассоциированный с пластидами, индуцируемый абсцизовой кислотой [110].

Снижающиеся на 8 день ДЭБ включали в себя рибосомальные белки (PGSC0003DMP400031528, PGSC0003DMP400047050, PGSC0003DMP400034344), глутамин-циклотрансферазу (PGSC0003DMP400016806), монодегидроаскорбат редуктазу (PGSC0003DMP400000949). Известно, что последние два белка в растениях могут смягчать последствия повреждений, вызванных абиотическим стрессом [111,112].

К 14 dpi вирусная инфекция приводила к изменению представленности 23 белков. Среди растущих 18 ДЭБ можно отметить группу рибосомальных белков (PGSC0003DMP400047198, PGSC0003DMP400034108, PGSC0003DMP400034107), а также α -тубулин (PGSC0003DMP400002369), который входит в состав цитоскелета. Это согласуется с предыдущими исследованиями, где говорится о вовлечении цитоскелетных компонентов во внутри- и внеклеточный транспорт многих вирусов [113].

Среди снижающихся 5 белков были идентифицированы хлоропластные белки (PGSC0003DMP400038514, PGSC0003DMP400017746) и супероксид дисмутаза. Примечательно, что представленность последней была увеличена на ранних сроках. Это может свидетельствовать о том, что в растении на этой стадии заражения предположительно происходит снижение защиты от повреждений, вызываемых АФК [109].

Небольшое количество меняющихся белков позволяет сделать вывод о том, что при нормальной температуре реакция растений сорта Чикаго на

вирусную инфекцию была относительно умеренной.

3.2.2. Изменения протеома сорта Чикаго в ответ на вирусную инфекцию при повышенной температуре (28°C)

При повышенной температуре изменения протеома восприимчивого сорта в ответ на вирусную инфекцию были более выраженными. На 8 день было идентифицировано 64 ДЭБ, представленность 15 из которых повышалась, и, соответственно, 49 понижалась (Приложение 1.1). Среди растущих ДЭБ можно отметить белки, связанные с ответом на стресс, такие как кальретикулин (PGSC0003DMP400009493), белок солеустойчивости 4 (PGSC0003DMP400045324), кислая эндохитиназа (PGSC0003DMP400056271) и пататин 3 (PGSC0003DMP400017707).

Учитывая многообразие ДЭБ, представленность которых снижалась, для их характеристики были использованы дополнительные инструменты, такие как g:Profiler [114] для анализа обогащения по функциональной принадлежности (GO term). Согласно этому анализу были обнаружены группы белков, связанные с такими биологическими процессами, как трансляция (GO: 0006412), метаболический клеточный амидный процесс (GO: 0043603), биосинтетический амидный процесс (GO: 0043604) и многие другие (Рисунок 6, Приложение 1.2). Анализ обогащения метаболических путей (KEGG) показал, что снижающиеся белки были связаны с рибосомальными (KEGG:03010) и метаболическими (KEGG:01100) путями (Приложение 1.2). Также была использована база данных STRING для построения сетей белок-белковых взаимодействий [115]. С помощью этого ресурса можно получить представление обо всех известных и предсказанных связях между белками, включая как физические взаимодействия, так и функциональные связи. Среди снижающихся ДЭБ особо выделялись два кластера – рибосомальные и белки метионинового цикла (МЦ) и ассоциированных с ним путей (Рисунок 7).

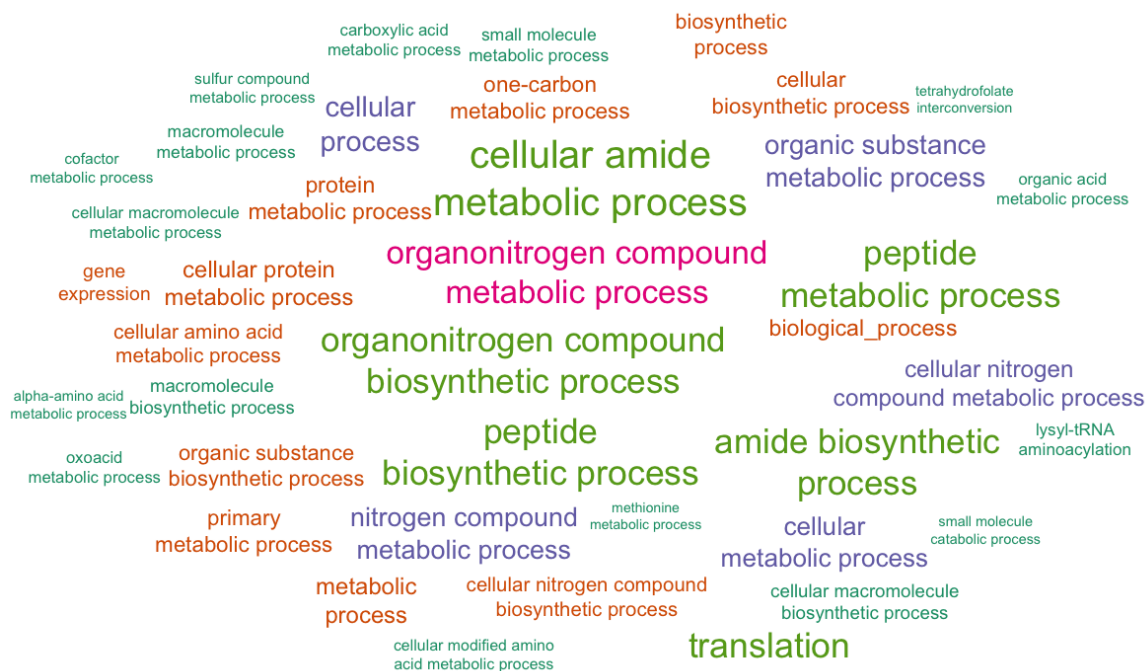


Рисунок 6. Облако слов из биологических процессов, в которые вовлечены белки сорта Чикаго, снижающие свою представленность в ответ на комплексный стресс на 8 dpi.

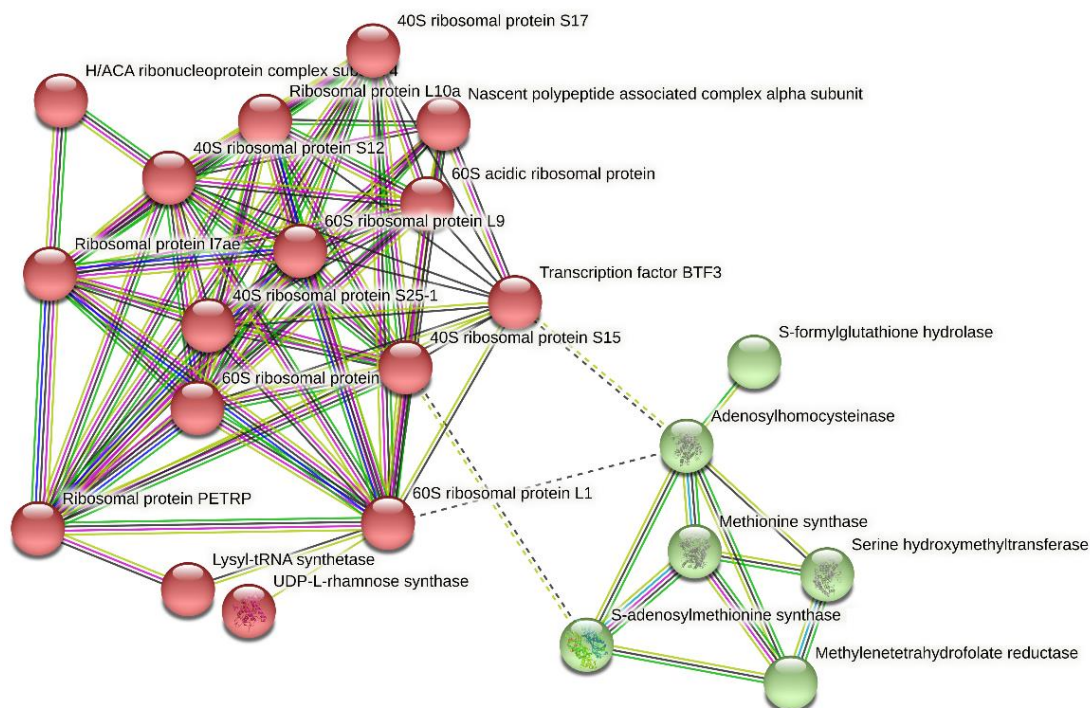


Рисунок 7. Функциональные сети белок-белковых взаимодействий снижающихся в ответ на комплексный стресс белков у сорта Чикаго на 8 dpi, построенные с использованием базы данных STRING. Белки обозначены узлами, а связи между белками представлены ребрами. Красным цветом окрашены рибосомальные белки, зелёным – белки МЦ.

Снижающие свою представленность метионин синтаза

(PGSC0003DMP400048869), S-аденозилметионин синтаза (PGSC0003DMP400031888) и аденозилгомоцистеиназа (PGSC0003DMP400008076, также известная как S-аденозилметионин гидролаза), являются основными ферментами МЦ, а серин гидроксиметилтрансфераза (PGSC0003DMP400027608) и метилентетрагидрофолат редуктаза (PGSC0003DMP400028247) относятся к ферментам фолатного подцикла МЦ (Рисунок 1). Известно, что МЦ может играть важную роль в защите растений от вирусной инфекции [79,94], и снижение представленности его ферментов, предположительно, приводит к нарушениям нормального функционирования МЦ, что в свою очередь может предшествовать усилению восприимчивости к PVY при повышенной температуре. Что касается снижения представленности группы рибосомальных белков, то это может свидетельствовать о том, что вирусная инфекция при повышенной температуре негативно воздействует на трансляционные процессы в растении.

На 14 день в условиях комбинированного стресса было идентифицировано 79 ДЭБ с растущей экспрессией (Приложение 1.1), из которых можно отметить защитные белки, такие как β -глюканаза (PGSC0003DMP400018566), патогенный и индуцируемый поранением противогрибковый белок (PGSC0003DMP400033771), кислая эндохитиназа (PGSC0003DMP400056271) и хитиназа II класса (PGSC0003DMP400002757). Известно, что хитиназы играют важную роль в защите от таких вредителей, как грибы и насекомые, но протеомные исследования показали, что их экспрессия меняется также и в ответ на вирусную инфекцию. Также было показано, что представленность β -глюканызы часто возрастает в ответ на вирусную инфекцию у некоторых культур, предполагается, что роль этого белка в защите от патогенов заключается в отложении каллозы и регуляции симплазматической проницаемости у растений [20,116]. Анализ обогащения по функциональной принадлежности показал обогащение по следующим биологическим процессам: реакции на стресс (GO:0006950), сборка белка

(GO:0006457), ответ на окислительный стресс (GO:0006979) и другие (Рисунок 8А, приложение 1.2). Согласно анализу обогащения метаболических путей, растущие ДЭБ были связаны с процессингом белков в эндоплазматическом ретикулуме (KEGG:04141) и метаболизмом глутатиона (KEGG:00480, Приложение 1.2).

Кроме того, в этих условиях было идентифицировано 73 ДЭБ с пониженной представленностью (Приложение 1.1). Более всего снижалась экспрессия хлоропластных белков (PGSC0003DMP400023744, PGSC0003DMP400046532, PGSC0003DMP400029202, PGSC0003DMP400013707, PGSC0003DMP400014555, PGSC0003DMP400064602), также были обнаружены некоторые связанные с МЦ белки: 2 типа S-аденозилметионин синтазы (PGSC0003DMP400059354, PGSC0003DMP400049183) и S-аденозил-L-метионин Mg-протопорфирин IX метилтрансфераза (PGSC0003DMP400025082) (Рисунок 9). Что касается биологических процессов, снижающиеся ДЭБ были связаны с фотосинтезом (GO:0015979), биосинтезом тетрапиррола (GO:0033014) и другими процессами (Рисунок 8В, приложение 1.2). Из метаболических путей можно отметить метаболизм порфирина и хлорофилла (KEGG:00860), а также биосинтез вторичных метаболитов (KEGG:01110, Приложение 1.2).

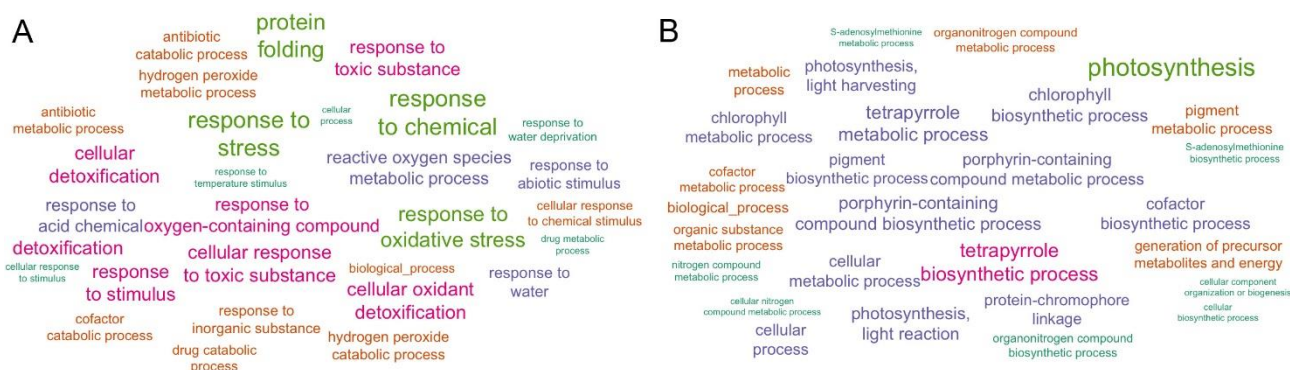


Рисунок 8. Облака слов из биологических процессов, в которые вовлечены белки сорта Чикаго, с растущей (А) и снижающейся (В) представленностью в ответ на комплексный стресс на 14 dpi.

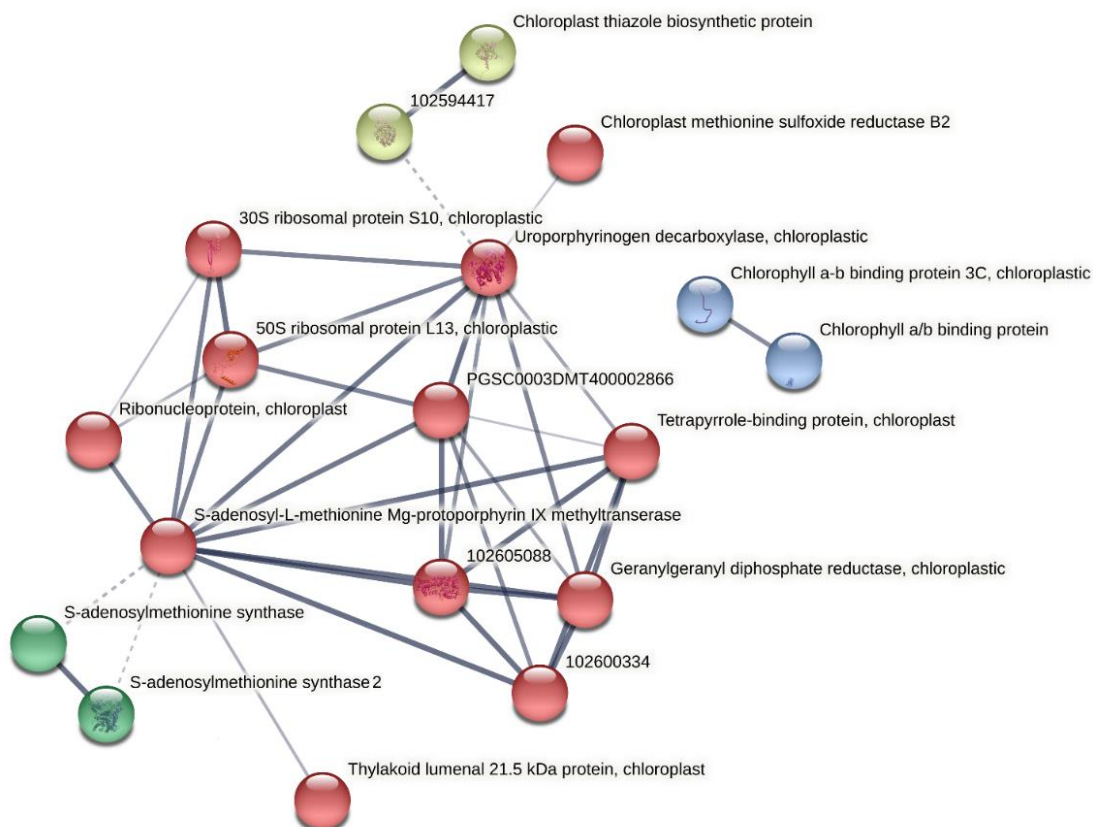


Рисунок 9. STRING сети взаимодействия снижающихся в ответ на комплексный стресс белков у сорта Чикаго на 14 dpi.

Можно сделать вывод о том, что протеом растений сорта Чикаго, восприимчивого как к вирусному заражению, так и тепловому стрессу, в целом слабо реагировал на стрессовые факторы, однако к 14 дню после начала инфекции количество меняющихся относительно контроля белков возрастало при воздействии комплексного стресса.

3.2.3. Изменения протеома сорта Гала в ответ на вирусную инфекцию при нормальной температуре (22°C)

В отличие от сорта Чикаго, ответ сорта Гала на вирусную инфекцию при нормальной температуре был намного интенсивнее. На 8 dpi было идентифицировано 43 ДЭБ, большинство из которых (32) были понижены (Приложение 2.1). Среди них такие белки, как глутатион S-трансфераза/пероксидаза (PGSC0003DMP400025812), индуцируемый поранением белок WIN1 (PGSC0003DMP400033767), профилин (PGSC0003DMP400044153). Про последний известно, что это актин-

связывающий белок, который ингибирует полимеризацию актина и способствует элонгации F-актина [117]. Также среди снижающихся ДЭБ можно отметить группу рибосомальных белков (PGSC0003DMP400008573, PGSC0003DMP400033477, PGSC0003DMP400042895, PGSC0003DMP400043246).

Из 11 растущих в ответ на вирусную инфекцию белков большинство относится к хлоропластным белкам: белок фотосистемы I P700 апопротеин A1 (ABB90041.1), белки фотосистем II D1 и D2 (ABB90023.1, ABB90038.1), хлорофилл a-b связывающий белок 6A (PGSC0003DMP400040595), белок фотосистемы II 22 kDa (PGSC0003DMP400030661). Известно, что гены, кодирующие белки фотосинтеза весьма чувствительны к биотическому стрессу [118,119]. Обычно наблюдается снижение экспрессии этих белков, однако есть исследования, в которых было показано повышение экспрессии хлоропластных белков. Так вирусные белки могут взаимодействовать с RuBisCO, повышенная продукция которого может способствовать отсутствию симптомов у картофеля [120]. Помимо хлоропластных белков нами был отмечен рост представленности белка семейства Armadillo/beta-catenin repeat (PGSC0003DMP400027863). Было описано, что эти белки вовлечены в ответы на стрессы у арабидопсиса и риса [121]. Кроме того, следует отметить повышение представленности S-аденозилметионин зависимой метилтрансферазы (PGSC0003DMP400010381), одного из ферментов метионинового цикла. Известно, что метиониновый цикл и ассоциированные с ним пути тесно связаны с противовирусным ответом растений [79,103].

На 14 dpi изменения протеома были более выражены: всего идентифицировано 189 ДЭБ в заражённых вирусом растениях сорта Гала при нормальной температуре (Приложение 2.1). Среди растущих 106 белков можно отметить такие белки, как фактор инициации трансляции 5A-4 (PGSC0003DMP400046584), метионин синтаза (PGSC0003DMP400015309), S-аденозилметионин синтаза 2 (PGSC0003DMP400059354), серин

рибосомальных белков (Рисунок 11), также, как и у восприимчивого сорта. Различные рибосомальные белки взаимодействуют с вирусной мРНК и вирусными белками. Большинство взаимодействий необходимы для вирусной трансляции и репликации, но есть сведения об участии рибосомальных белков в защитных противовирусных путях у растений [124]. Также снижалась представленность таких белков, как S protein (PGSC0003DMP400046458), дегидрин 10 (DHN10, PGSC0003DMP400047273), нуклеозид дифосфат киназа (PGSC0003DMP400054296). Более того, среди снижающихся белков была выявлена группа супероксид дисмутаз. Известно, что СОД регулирует содержание активных форм кислорода, которые появляются в ответ на биотический и абиотический стресс. В виду того, что фермент активируется субстратом, активация молекул СОД также может быть обусловлена увеличением продукции супероксидных радикалов в условиях стресса [125]. Также снижается представленность нескольких фотосинтетических белков (Рисунок 11).

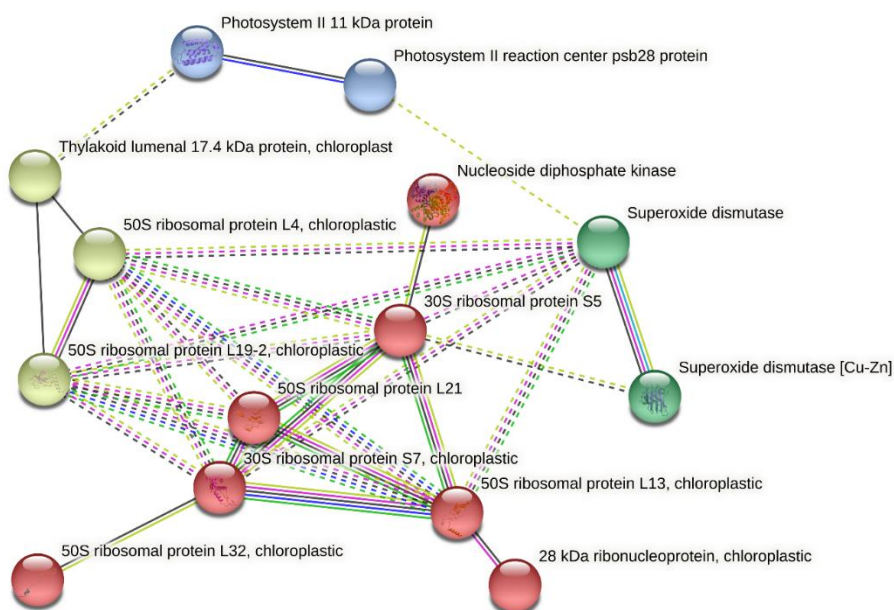


Рисунок 11. STRING сети взаимодействия снижающихся в ответ на вирусную инфекцию белков у сорта Гала на 8 dpi.

Анализ обогащения по функциональной принадлежности снижающихся белков показал, что большинство процессов было связано с защитой от окислительного стресса (GO:0071451, GO:0019430, GO:0034614, GO:0000303, GO:0000305, Рисунок 10В, приложение 2.2). KEGG-пути падающих ДЭБ были

обогащены по путям фотосинтеза (KEGG:00195) и путям передачи сигнала растительных гормонов (KEGG:04075, приложение 2.2).

3.2.4. Изменения протеома сорта Гала в ответ на вирусную инфекцию при повышенной температуре (28°C).

В условиях комплексного стресса протеомный ответ оказался намного более выраженным. На 8 dpi было идентифицировано 120 ДЭБ с растущей и 171 ДЭБ с пониженной представленностью (Приложение 2.1). Среди растущих белков было несколько представителей семейства белков теплового шока (PGSC0003DMP400016818, PGSC0003DMP400042657, PGSC0003DMP400040869, PGSC0003DMP400037679) (Рисунок 12). Это хорошо согласуется с нашим предыдущим исследованием, где мы показали, что при данных условиях экспрессия HSP растёт также и на уровне транскриптома, и достигает своего пика на 8 день [28]. Как и при нормальной температуре, был отмечен рост некоторых хлоропластных белков (Рисунок 12), например, белки фотосистемы II (PGSC0003DMP400068407,) и группа белков рубиско (PGSC0003DMP400019559, PGSC0003DMP400019560, PGSC0003DMP400019561). Было показано, что белок оболочки PVY взаимодействует с большой субъединицей рубиско, что может являться причиной возникновения симптомов хлороза и мозаики [126]. Также была повышена регуляция белка теплового шока, содержащего концевой домен DnaJ (PGSC0003DMP400048122). Известно, что белки DnaJ – шапероны, широко распространённые в растениях, могут реагировать на различные экологические стрессы. Было показано, что растения томата с гиперэкспрессией гена семейства DnaJ20 продемонстрировали повышенную устойчивость к абиотическим стрессам, в том числе и повышению температуры [127]. Ещё один примечательный растущий белок это цистатионин β-лиаза (PGSC0003DMP 400051984), который является вторым ферментом, катализирующим синтез гомоцистеина – предшественника метионина в реакциях МЦ.

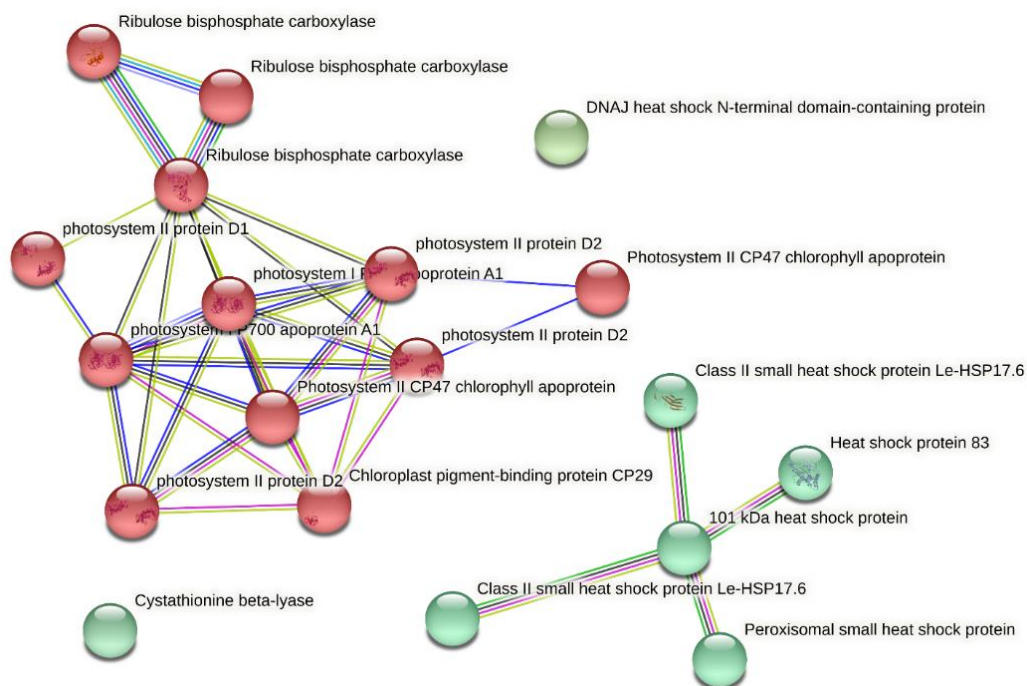


Рисунок 12. STRING сети взаимодействия растущих в ответ на комплексный стресс белков у сорта Гала на 8 dpi.

Согласно GO term анализу, среди растущих на 8 день ДЭБ были обнаружены группы белков, связанные с ответами на перекись водорода (GO:0042542), а также на тепловой (GO:0009408) и окислительный (GO:0000302) стрессы (Рисунок 13А, приложение 2.1). KEGG анализ показал связь с процессингом белка в эндоплазматическом ретикулуме (KEGG:04141) и биосинтезом вторичных метаболитов (KEGG: 01110, приложение 2.2).

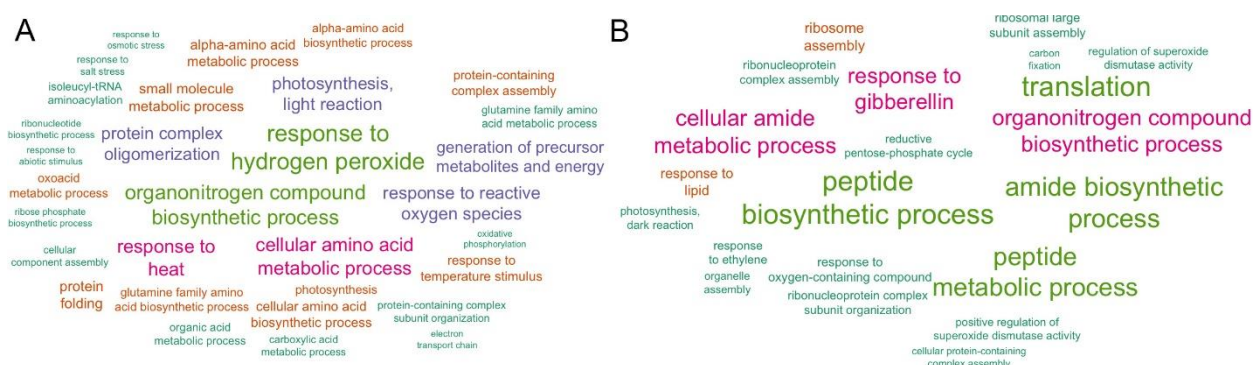


Рисунок 13. Облака слов из биологических процессов, в которые вовлечены белки сорта Гала, с растущей (А) и снижающейся (В) представленностью в ответ на комплексный стресс на 8 dpi.

Среди белков с пониженной представленностью можно отметить наиболее снижающиеся супероксид дисмутазу (PGSC0003DMP400047966), белок SGRP-1 (PGSC0003DMP400056300), фактор инициации трансляции

eIF1 (PGSC0003DMG400019258), гермин (PGSC0003DMG400014027). Известно, что последний играет важную роль в ответах на различные стрессы у растений [128]. Также, как и при нормальной температуре, нами было отмечено снижение группы рибосомальных белков (Рисунок 14). Интересно, что представленность метионин синтазы, которая возростала на 14 день в результате вирусного воздействия, была понижена в ответ на комплексное воздействие на 8 день. В результате анализа STRING сетей взаимодействия, выделяется целый кластер гистонов (Histone H2A, H2A.1, H3.2, H2B, H3.3, Рисунок 14). В недавнем обзоре сообщается о важности ремоделирования хроматина в регуляции ответа растения на патогены: различные модификации гистонов влияют на экспрессию защитных генов, что может приводить к индукции иммунного ответа растений [129].

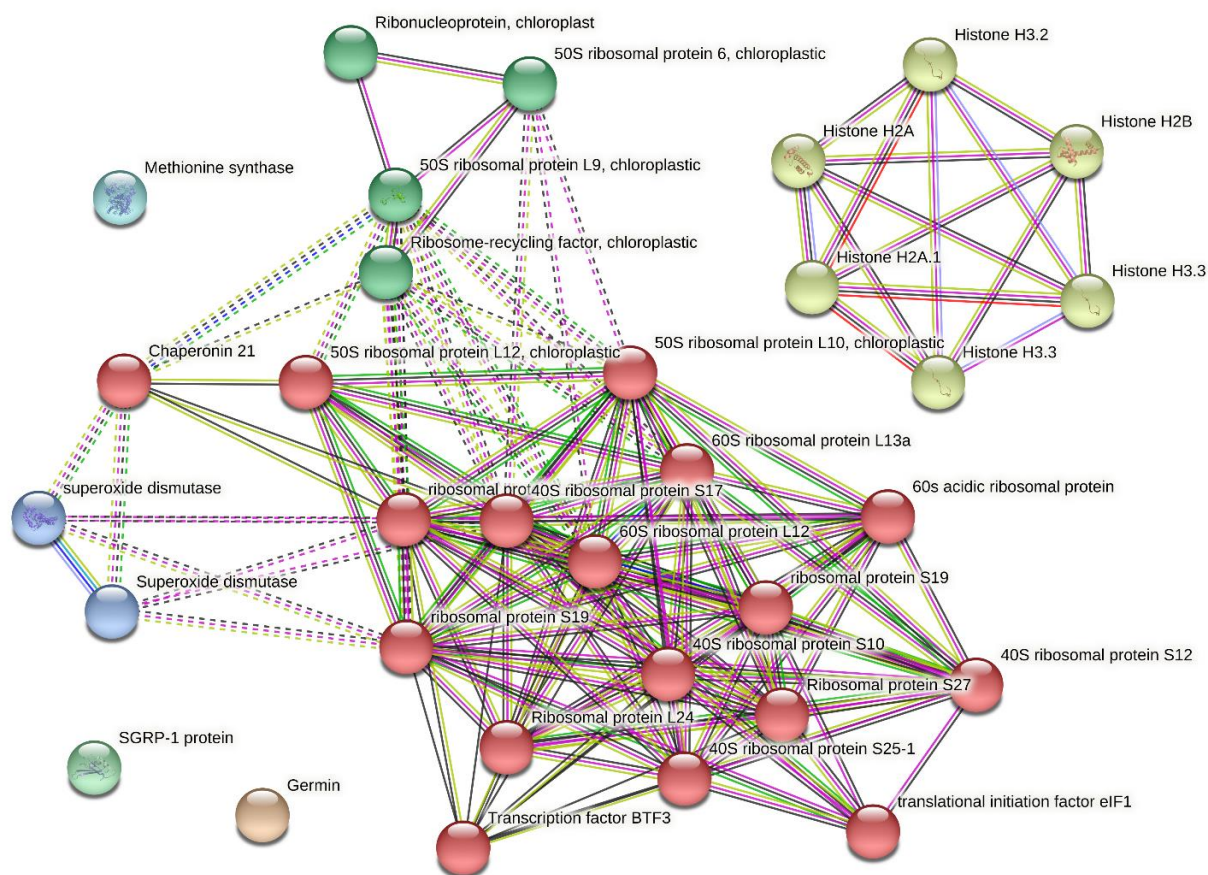


Рисунок 14. STRING сети взаимодействия снижающихся в ответ на комплексный стресс белков у сорта Гала на 8 dpi.

GO-анализ белков, представленность которых снижалась, показал обогащение по таким биологическим процессам, как трансляция

(GO:0006412), биосинтез пептидов (GO:0043043), биосинтетический амидный процесс (GO:0043604), и др (Рисунок 13В, приложение 2.2). KEGG -анализ показал, что снижающиеся белки были связаны с рибосомальными (KEGG:03010) и фотосинтетическими (KEGG:00195) путями (Приложение 2.2).

Наиболее обширный протеомный ответ устойчивого сорта в ответ на комплексный стресс был отмечен на 14 dpi – всего было идентифицировано 399 ДЭБ, включая 150 с растущей и 249 с пониженной представленностью (Приложение 2.1). Как и на раннем сроке, наибольший рост показала группа белков семейства HSP (Рисунок 15). В 3 раза была повышена представленность большой субъединицы рубиско (ABB90049.1). Также среди растущих белков можно отметить ингибитор трипсина Kunitz (PGSC0003DMP400046980), аргинил-тРНК синтетазу (PGSC0003DMP400000699), глутатион S-трансферазу (PGSC0003DMP400039215), липоксигеназу (PGSC0003DMP400055325). Ранее было показано, что ген липоксигеназы картофеля POTLX-3 участвует в защитных реакциях против патогенов [130]. Ещё один растущий белок – аннексин 11 (PGSC0003DMP400033805), относится к семейству кальций-зависимых фосфолипид-связывающих белков, которые индуцируются в ответ на различные абиотические стрессы [131]. Представленность некоторых белков, например таких как серин гидроксиметилтрансфераза или глутатион S-трансфераза/пероксидаза, повышались как на фоне нормальной, так и повышенной температуры в результате воздействия вирусной инфекции.

GO-анализ показал аналогичное с ответом на вирусную инфекцию при нормальной температуре обогащение по процессам: метаболизм малых молекул, карбоновых кислот, оксокислот и органических кислот (Рисунок 16А, приложение 2.2). Согласно анализу обогащения метаболических путей, растущие белки были задействованы в путях процессинга белков в углеродном метаболизме (KEGG:01200) и при метаболизме глиоксилатов и

дикарбоксилатов (KEGG:00630, приложение 2.2).

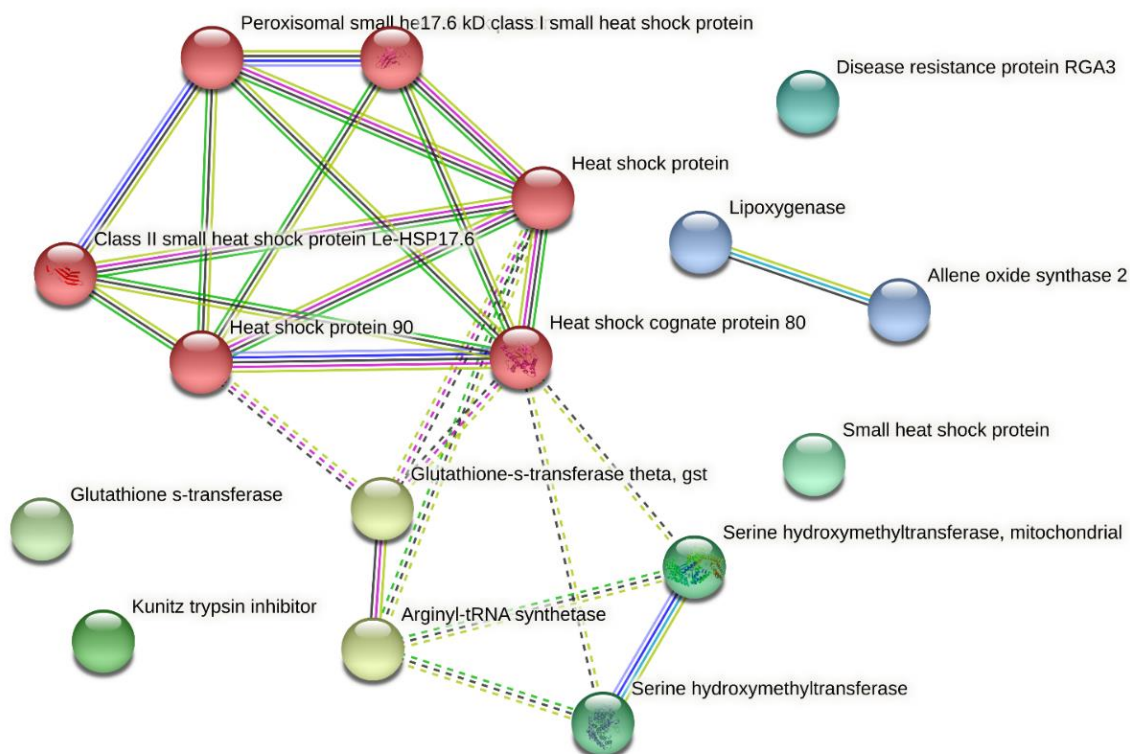


Рисунок 15. STRING сети взаимодействия растущих в ответ на комплексный стресс белков у сорта Гала на 14 dpi.

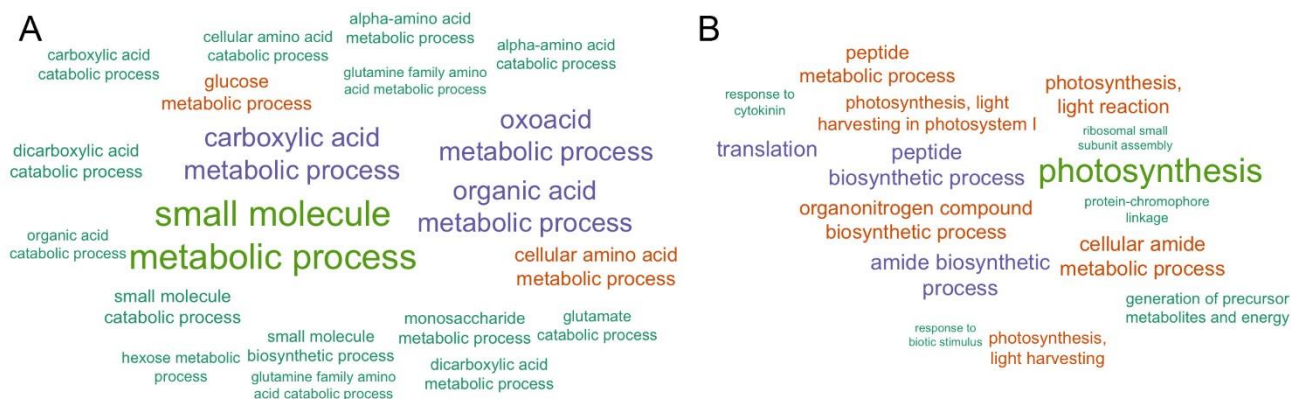


Рисунок 16 Облака слов из биологических процессов, в которые вовлечены белки сорта Гала, с растущей (А) и снижающейся (В) представленностью в ответ на комплексный стресс на 14 dpi.

Как и на раннем сроке была снижена представленность рибосомальных белков, супероксид дисмутазы и белка SGRP-1. Кроме них снижалась экспрессия транскрипционного фактора BTF3 (PGSC0003DMP400015547), глутамин циклотрансферазы (PGSC0003DMP400016806), церамидазы (PGSC0003DMP400017596) и др. Также было отмечено снижение некоторых белков, связанных с патогенезом, например MJ-индуцируемый PR-белок –

NtPRp27 (PGSC0003DMP400011122) и PR10 (PGSC0003DMP400002693).

Снижающиеся ДЭБ были связаны с такими биологическими процессами, как фотосинтез (GO:0015979) и световая фаза фотосинтеза (GO:0019684, GO:0009768, GO:0009765), а также трансляция (GO:0006412) и процесс биосинтеза пептидов (GO:0043043, Рисунок 16В, приложение 2.2). Соответственно, по KEGG-анализу снижающиеся ДЭБ были связаны с метаболическими путями фотосинтеза (KEGG:00195), рибосомальными путями (KEGG:03010) и путями окислительного фосфорилирования (KEGG:00196).

3.2.5. Феномен разнонаправленного изменения экспрессии ферментов метионинового цикла у контрастных сортов картофеля в ответ на вирусную инфекцию в сочетании с тепловым стрессом

Одним из наиболее интересных открытий, полученных в результате проведения протеомного анализа, был феномен разнонаправленного изменения представленности основных ферментов метионинового цикла и связанных с ним путей у контрастных сортов картофеля в ответ на вирусную инфекцию в сочетании с тепловым стрессом.

У восприимчивого сорта Чикаго было обнаружено снижение экспрессии всех ключевых ферментов МЦ и связанного с ним фолатного подцикла в ответ на вирусную инфекцию при повышении температуры. Напротив, у устойчивого сорта Гала практически те же самые ферменты МЦ оказались среди растущих ДЭБ.

Чтобы проверить, действительно ли протеомные изменения, связанные с МЦ, имеют отношение к формированию устойчивости/восприимчивости растений к вирусной инфекции и комплексному стрессу, мы провели детальный анализ выявленных изменений. В рамках данного исследования мы проанализировали динамику экспрессии генов ферментов, участвующих в метиониновом цикле, а также оценили накопление некоторых метаболитов

МЦ.

3.3. Роль ферментов метионинового цикла в формировании ответа растений на инфекцию, вызываемую Y вирусом картофеля

3.3.1. Изменение представленности основных ферментов МЦ в результате воздействия вирусной инфекции на фоне нормальной и повышенной температуры

Как уже было сказано ранее, в результате протеомного анализа заражённых PVY растений сорта Чикаго, нами было обнаружено изменение экспрессии для нескольких белков, участвующих в метиониновом цикле и сопутствующих путях (Рисунок 17А).

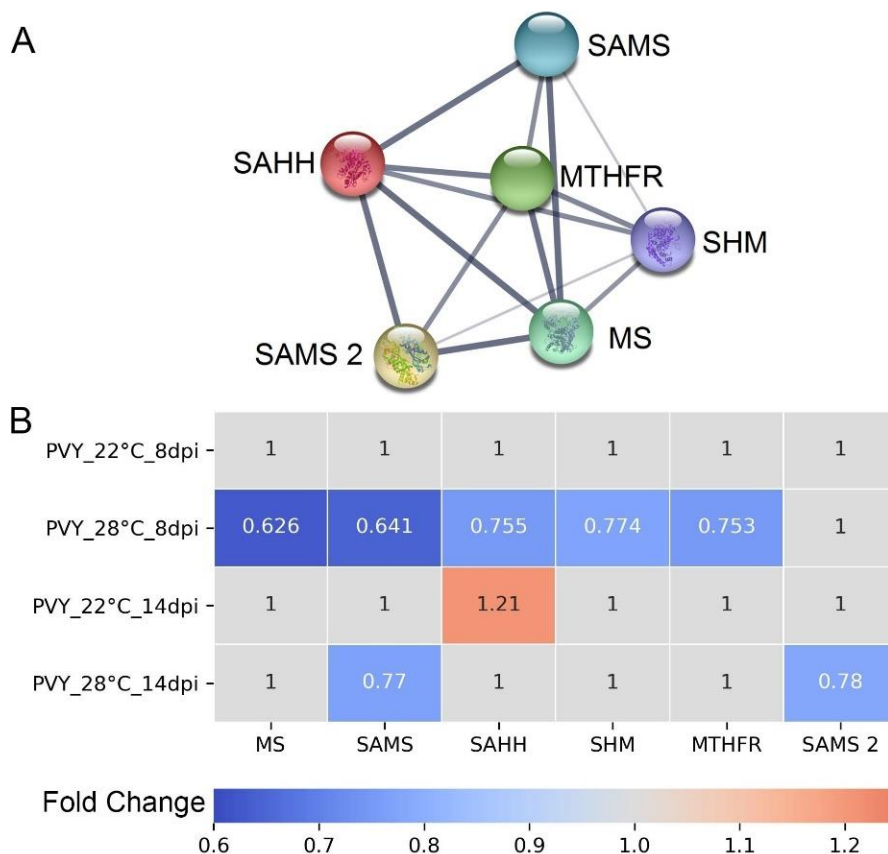


Рисунок 17. (А) STRING сети белок-белковых связей дифференциально экспрессируемых белков, связанных с МЦ в инфицированных PVY растениях сорта Чикаго. (В) Тепловая карта, отображающая изменения в представленности основных ферментов МЦ и связанного с ним фолатного подцикла в ответ на заражение PVY при 22°C и 28°C, на 8 и 14 dpi.

Наибольшие изменения были отмечены на 8 день опыта – там снижалась представленность целой группы ферментов: MS, SAMS, SAHH, SHM и

MTNFR, но только после воздействия повышенной температуры на заражённые растения. Однако, представленность одного из ферментов – SANN, на более позднем сроке (14 dpi), немного возросла на фоне нормальной температуры. Также на 14 день было отмечено снижение двух видов SAMS в ответ на воздействие комплексного стресса (Рисунок 17B). В целом, можно отметить взаимосвязь между снижением представленности ключевых ферментов МЦ и повышенной восприимчивостью растений картофеля сорта Чикаго к вирусной инфекции в условиях теплового стресса.

Примечательно, что при изучении протеома устойчивого сорта Гала мы также обнаружили изменение экспрессии некоторых белков метионинового цикла а также ассоциированных с ним путей (Рисунок 18.A). Так, на раннем сроке (8 день) в ответ на вирусную инфекцию индуцировалась экспрессия SAMDM, одной из метилтрансфераз, чья функция заключается в переносе метильной группы на молекулу субстрата в трансметилазных реакциях. При воздействии комплексного стресса росла представленность CBL – фермента, катализирующего превращение цистатинина в гомоцистеин. Интересно, как менялась динамика экспрессии MS – на 8 день она понижалась в ответ на комплексный стресс, однако на 14 день этот белок был обнаружен среди растущих в ответ на вирусную инфекцию при нормальной температуре. Метионин синтазы отвечают за преобразование гомоцистеина в метионин, и играют важную роль в нормальном функционировании МЦ [79]. Кроме MS на 14 день была повышена представленность SAMS в ответ на вирусную инфекцию. Представленность фермента SHM была повышена как при воздействии только вирусной инфекции, так и при комбинированном стрессе на 14 день (Рисунок 18.B). Примечательно, что SHM – один из нескольких ферментов МЦ, которые ассоциированы с потивирусными полипротеиновыми комплексами. В частности, была обнаружена связь SHM 1 с потивирусным полипротеином VPg-N1a [132].

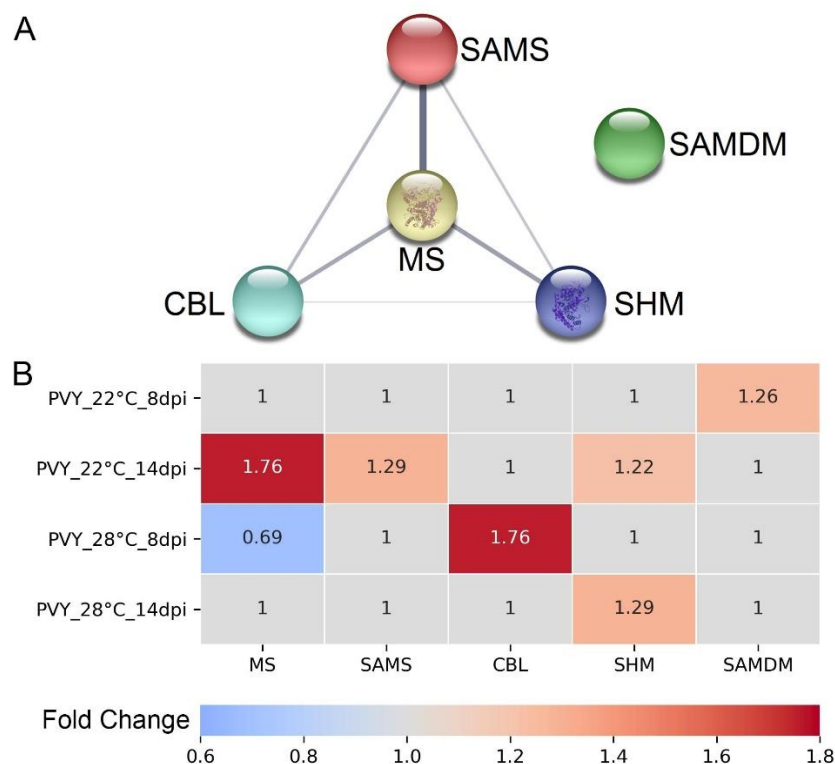


Рисунок 18. (А) STRING сети белок-белковых связей дифференциально экспрессируемых белков, связанных с МЦ в инфицированных PVY растениях сорта Гала. (В) Тепловая карта, отображающая изменения в представленности основных ферментов МЦ и связанного с ним фолатного подцикла в ответ на заражение PVY при 22°C и 28°C, на 8 и 14 dpi.

Таким образом, в отличие от согласованного снижения представленности ферментов МЦ у сорта Чикаго, представленность этих ферментов у сорта Гала была выражена по-разному при разных температурах и на разных стадиях инфекции, но преимущественно росла (Рисунок 18.В).

3.3.2. Изменение уровней экспрессии РНК ключевых генов МЦ в результате воздействия вирусной инфекции на фоне нормальной и повышенной температуры

Чтобы проверить, были ли обнаруженные ранее протеомные изменения в представленности ферментов МЦ обусловлены регуляцией транскрипции, мы исследовали влияние инфекции PVY на экспрессию генов МЦ. Для сорта Чикаго мы проверили уровни транскрипции генов *MS*, *SAMS*, и *SAHH*, а также генов ферментов фолатного подцикла *SHM* и *MTHFR*. Так как основные

изменения протеома были отмечены на 8 день, для анализа транскриптома были выбраны более ранние точки: 3, 5 и 8 день, поскольку известно, что изменения на уровне транскриптома предшествуют изменениям протеома и проявляются несколько ранее.

Метод количественной ПЦР в режиме реального времени (ПЦР-РВ) показал, что системная инфекция PVY при повышенной температуре значительно, но временно снижает транскрипцию генов *MS*, *SAMS*, *SAHH*, *SHM*, и *MTHFR* на сроках с 5 по 8 dpi (Рисунок 19). Кроме того, эти транскрипционные изменения предшествовали росту накопления вирусной РНК на фоне повышенной температуры, что, предположительно, совпадает с началом снижения представленности ферментов на 8 день.

Напротив, при нормальной температуре, вирусная инфекция не оказывала влияния на транскрипцию генов *SAMS*, *SAHH*, *SHM*, и *MTHFR*, хотя накопление транскрипта *MS* на 5 день умеренно возрастало. Таким образом, наблюдалось несоответствие между транскрипцией гена *MS* и его трансляцией (Рисунок 18В; Рисунок 19). Несоответствие между транскриптомом и протеомом у растений отмечено в разных исследованиях [57,133], и отчасти может быть обусловлено тем, что помимо транскрипции на окончательный уровень накопления белка могут влиять дополнительные факторы, такие как посттранскрипционные модификации или селективная деграция мРНК.

Интересно, что повышенная температура не оказала значительного влияния на экспрессию генов ферментов МЦ у контрольных, mock-инокулированных растений по сравнению с нормальной температурой. Это свидетельствует о том, что изменения на уровне транскрипции этих генов являются следствием интегрированного ответа растений картофеля как на инфекцию PVY, так и на повышение температуры.

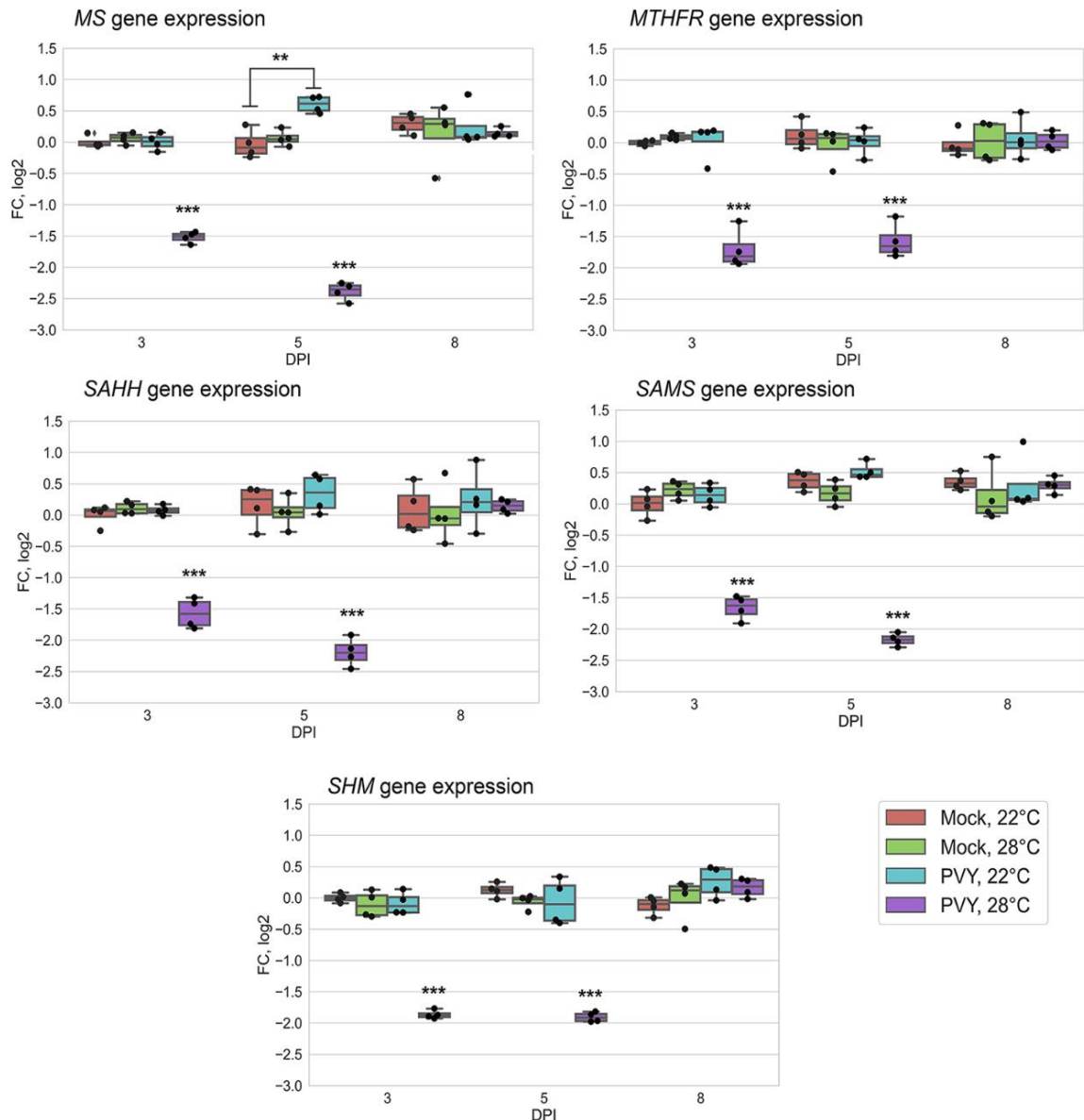


Рисунок 19. Уровни экспрессии генов ферментов метионинового цикла, измеренные с помощью метода количественной ПЦР-РВ в заражённых PVY листьях растений картофеля сорта Чикаго при 22°C и 28°C на 3, 5 и 8 дни после инокуляции PVY/мок-инокуляции.

В совокупности, эти данные предполагают, что снижение экспрессии генов основных ферментов метионинового и фолатного циклов, а именно *MS*, *SAMS*, *SAHH*, *SHM*, и *MTHFR*, в ответ на комплексный стресс, влечёт за собой последовательное снижение уровня накопления ключевых метаболитов МЦ, что может привести к нарушению широкого спектра процессов трансметилирования. Это, в свою очередь, может повлиять на

восприимчивость растений картофеля к PVY в условиях температурного стресса.

При изучении транскриптома сорта Гала, мы проанализировали экспрессию генов *MS*, *SAMS*, *SAHH*, *CBL*, *SHM* и *SAMDM*, изменения которых нам удалось определить на протеомном уровне. Помимо 8 и 14 дня нами был проанализирован и 5 день опыта, чтобы уловить ранние изменения транскриптома. Анализ ПЦР-РВ четко продемонстрировал, что инфекция PVY вызвала изменения экспрессии для генов *MS*, *SAMS*, *CBL* и *SHM*, но не *SAHH* (Рисунок 20). Более того, эти изменения хорошо коррелировали со скоростью накопления белка, определенной в результате протеомного анализа, и сильно зависели от температурных условий и стадии заражения.

В частности, вирусная инфекция при нормальной температуре вызывала стойкое повышение уровней транскриптов *MS* и *SAMS* от 8 dpi до конечной экспериментальной точки (14 dpi), а также *SHM* на всех исследуемых сроках. Эти транскрипционные изменения совпали с повышенным накоплением ферментов *MS*, *SAMS* и *SHM*, что особенно заметно на 14 dpi (Рисунок 18В, Рисунок 20). Интересно, что уровни экспрессии гена *SAMDM* также увеличивались на ранней стадии инфекции PVY при 22°C (с 5 по 8 dpi), и это также коррелировало с повышенным накоплением белка *SAMDM* на ранних сроках (Рисунок 18В, Рисунок 20).

При повышенной температуре наблюдалось увеличение уровня экспрессии генов *CBL* и *SHM* на ранней (с 5 по 8 dpi) и только *SHM* на поздней (14 dpi) стадиях инфекции PVY (Рисунок 20). Эти транскрипционные изменения также соответствовали увеличению представленности ферментов *CBL* и *SHM* (Рисунок 18В). Между тем, экспрессия гена *MS* при этих условиях была понижена на 5 день, что привело к снижению представленности фермента *MS* на ранних стадиях инфекции (8 dpi). Так же, как и в случае с образцами сорта Чикаго, повышенная температура не оказала влияния на экспрессию какого-либо из этих генов в моск-инокулированных растениях по

сравнению с нормальной температурой (Рисунок 20). Можно сделать предположение о том, что индивидуальные изменения в уровнях транскрипции мРНК генов МЦ вызваны комплексными реакциями растений сорта Гала на совместное вирусное воздействие и тепловой стресс.

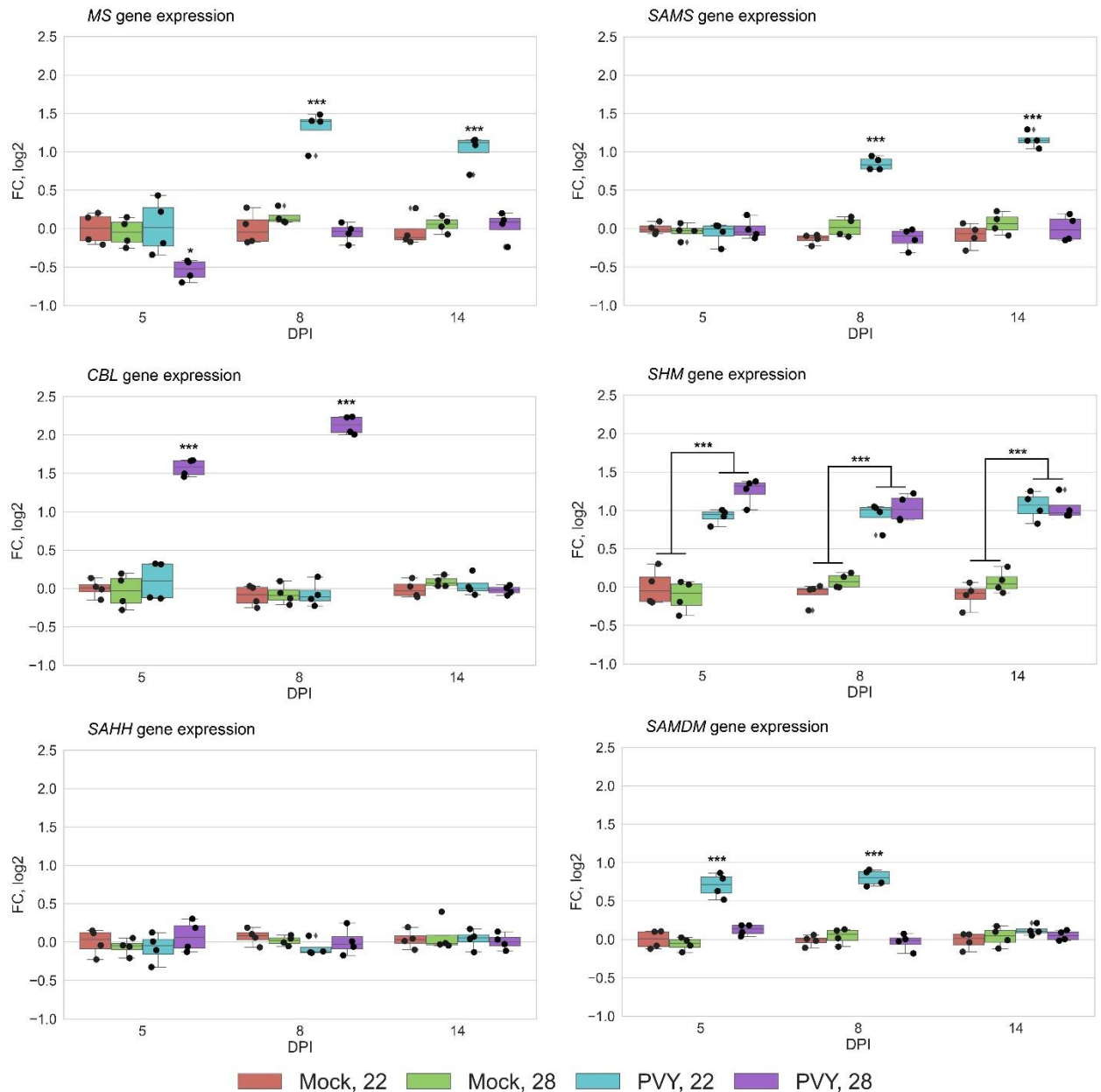


Рисунок 20. Уровни экспрессии генов ферментов метионинового цикла, измеренные с помощью метода количественной ПЦР-РВ в заражённых PVY листьях растений картофеля сорта Гала при 22°C и 28°C на 5, 8 и 14 дни после инокуляции PVY/мокс-инокуляции

В совокупности эти данные говорят о том, что в отличие от растений сорта Чикаго, у которого все ключевые ферменты МЦ согласованно

подавлялись в результате воздействия PVY при высокой температуре, у сорта Гала различные ферменты МЦ и связанных с ним путей экспрессировались по-разному в зависимости от температурных условий и стадии заражения, но при этом независимо друг от друга.

3.3.3. Изменение концентрации основных метаболитов МЦ в результате воздействия вирусной инфекции на фоне нормальной и повышенной температуры

Принимая во внимание протеомные и транскрипционные изменения ферментов МЦ, наблюдаемые для контрастных сортов в ответ на вирусное и температурное воздействие, мы исследовали влияние этих стрессов на накопление ключевых метаболитов цикла для дальнейшего выяснения возможных связей между активностью метилирования и устойчивостью к вирусу. Изменения в концентрациях метаболитов или их соотношениях могут затрагивать широкий спектр реакций трансметилирования и оказывать влияние на исход вирусной инфекции.

Уровень накопления метионина (MET)

В заражённых вирусом растениях сорта Чикаго снижение уровня транскрипции гена MS и генов, контролирующих фолатный подцикл (MTHFR, SHM), при повышенной температуре может приводить к ингибированию синтеза метионина. Это предположение было подтверждено с помощью измерения уровня содержания MET. Мы наблюдали трёхкратное снижение концентрации метионина на всех измеряемых временных точках в результате воздействия комплексного стресса. При этом воздействие одной вирусной инфекции или одной повышенной температуры не приводило к изменениям в накоплении этого метаболита по сравнению с контролем (Рисунок 21А).

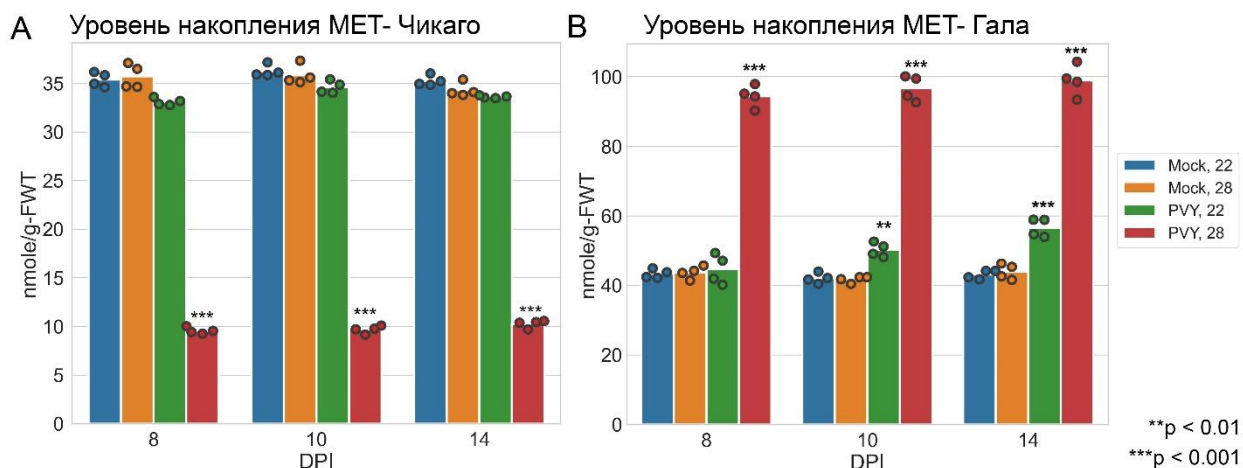


Рисунок 21. Содержание метионина (МЕТ) в системно инфицированных листьях растений картофеля сорта Чикаго (А) и Гала (В) при 22°С и 28°С на 8,10 и 14 дни после заражения PVY/мокк-инокуляции

Что касается сорта Гала, то для него было показано увеличение содержания МЕТ в заражённых растениях, чему могла способствовать повышенная экспрессия генов MS и SHM. Особенно это было заметно для варианта с комплексным стрессом, что свидетельствует об активации синтеза метионина в этих условиях (Рисунок 21В). Как и у сорта Чикаго, здесь не было отмечено разницы между уровнями метионина у здоровых растений на фоне нормальной и повышенной температуры (Рисунок 21В).

Уровень накопления гомоцистеина (НСУ)

Как известно, метионин является предшественником гомоцистеина в реакциях МЦ, поэтому нами было предположено последовательное изменение этого метаболита в результате воздействия комплексного стресса на растения картофеля. Действительно, мы наблюдали чёткое снижение уровня гомоцистеина у сорта Чикаго (Рисунок 22А) и его увеличение для сорта Гала (Рисунок 22В) в ответ на вирусное воздействие на фоне повышенной температуры.

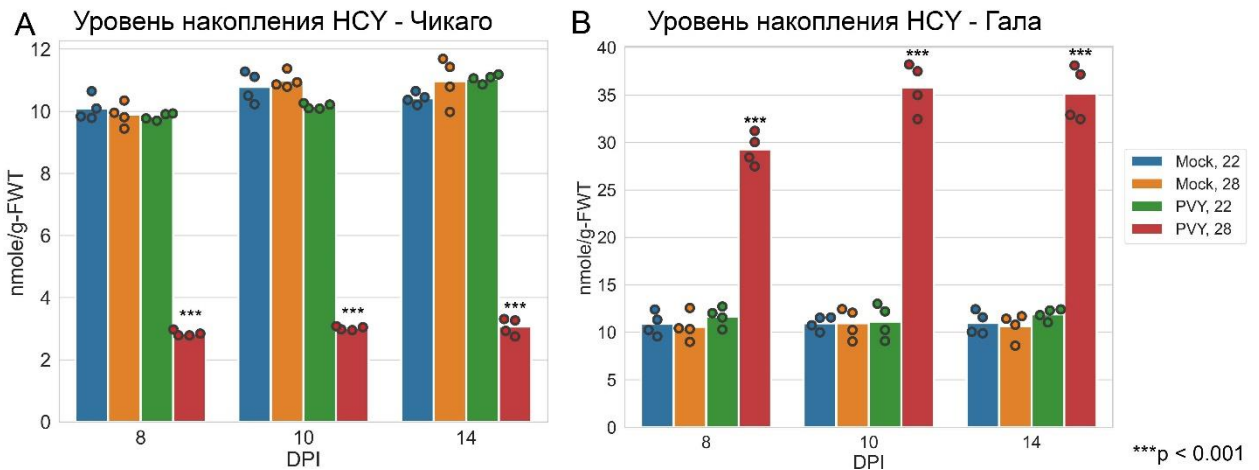


Рисунок 22 Содержание гомоцистеина (HCY) в системно инфицированных листьях растений картофеля сорта Чикаго (А) и Гала (В) при 22°C и 28°C на 8,10 и 14 дни после заражения PVY/mock-инокуляции

Вирусная инфекция на фоне нормальной температуры не приводила к изменениям в уровне накопления HCY, также не было отмечено изменений в вариантах со здоровыми растениями.

Уровень накопления S-аденозилметионина (SAM)

S-аденозилметионин является основным донором метильной группы в реакциях трансметилирования различных субстратов, поэтому нам важно было изучить влияние инфекции PVY на накопление этого метаболита при нормальной и повышенной температуре. Мы показали, что после воздействия комплексного стресса на растения сорта Чикаго, содержание SAM значительно снизилось, по сравнению с воздействием одной лишь вирусной инфекции, а также по сравнению с контролем (Рисунок 23А). Такое снижение концентрации согласуется с пониженным уровнем экспрессии фермента SAMS (Рисунок 18В). При этом не было зафиксировано никаких различий между контрольными и заражёнными растениями при нормальной температуре (Рисунок 23А).

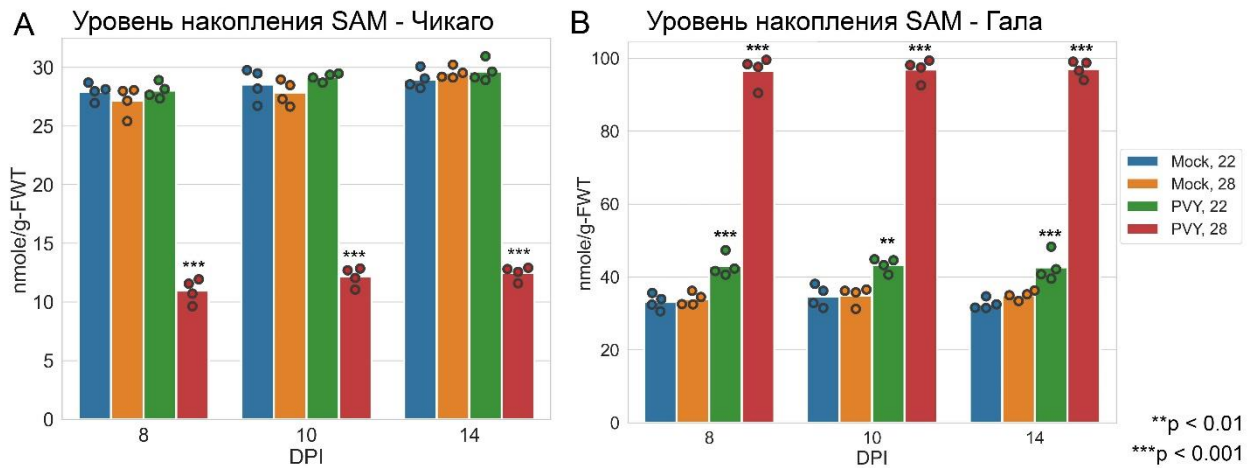


Рисунок 23. Содержание S-аденозилметионина (SAM) в системно инфицированных листьях растений картофеля сорта Чикаго (А) и Гала (В) при 22°C и 28°C на 8,10 и 14 дни после заражения PVY/mock-инокуляции.

В свою очередь для устойчивого сорта Гала было показано, что PVY значительно увеличивал содержание SAM как при нормальной (22°C), так и при повышенной (28°C) температуре по сравнению с незаражённым контролем. При этом увеличение уровня накопления SAM при 22°C было слабее, чем при 28°C в заражённых растениях (Рисунок 23В). И для сорта Гала, и для сорта Чикаго не было отмечено разницы в накоплении SAM между нормальной и повышенной температурой для контрольных растений (Рисунок 23).

Уровень накопления S-аденозил гомоцистеина (SAH)

Для метаболита SAH, который известен как ингибитор метилирования, было отмечено значительное увеличение после воздействия вирусной инфекции в сочетании с повышенной температурой у сорта Чикаго. На фоне нормальной температуры такого увеличения не наблюдалось ни у заражённых, ни у контрольных растений (Рисунок 24А). У сорта Гала содержание SAH также увеличивалось в инфицированных PVY растениях при 28°C (по сравнению с контролем), но не при 22°C, и на более поздних стадиях инфекции (Рисунок 24В). При этом уровень накопления SAH был ниже, чем у сорта Чикаго почти в 2 раза (Рисунок 24).

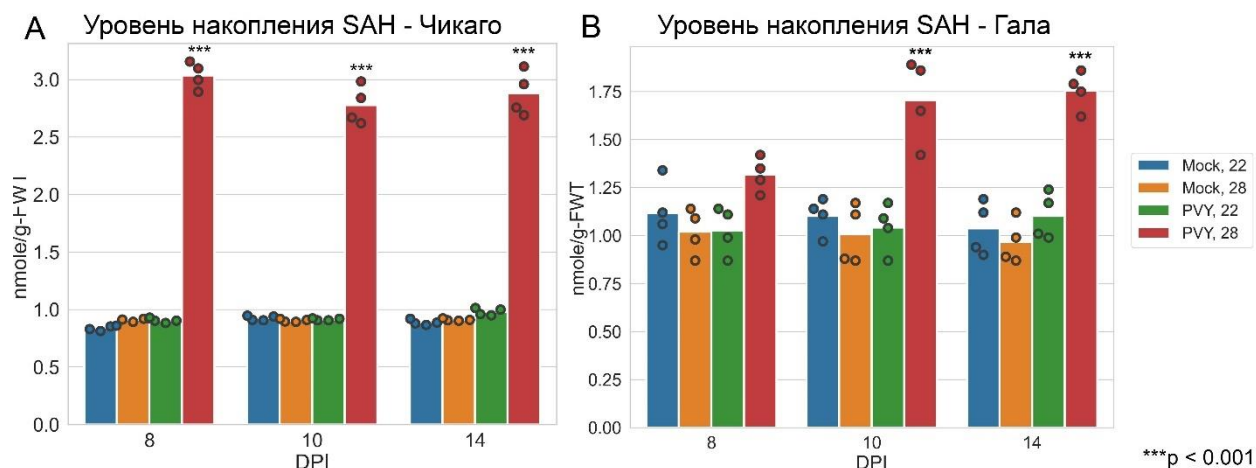


Рисунок 24 Содержание S-аденозил гомоцистеина (SAM) в системно инфицированных листьях растений картофеля сорта Чикаго (А) и Гала (В) при 22°C и 28°C на 8,10 и 14 дни после заражения PVY/мок-инокуляции

Также как и в случае с SAM, не было зафиксировано достоверной разницы между контрольными образцами при нормальной и повышенной температуре для обоих сортов (Рисунок 24).

3.3.4. Изменение индекса метилирования в результате воздействия вирусной инфекции на фоне повышенной температуры у контрастных сортов картофеля

Поскольку SAM является основным донором метильных групп в реакциях трансметилирования, а SAM является сильным ингибитором SAM-зависимых метилтрансфераз, соотношение содержания SAM к SAM обычно рассматривается как индекс метилирования, при этом уменьшение этого соотношения свидетельствует о снижении процессов метилирования в клетке [83]. Рассмотренное ранее резкое увеличение накопления вирусной РНК при повышенной температуре у заражённых PVY растений сорта Чикаго коррелировало со снижением концентрации SAM и увеличением концентрации SAM. В результате это приводило к уменьшению соотношения SAM:SAM (Рисунок 25А), что может указывать на то, что устойчивость к вирусу нарушается в связи со снижением активности метилирования [103].

Полученные данные для устойчивого сорта Гала по протеомным и транскрипционным изменениям экспрессии ферментов МЦ в ответ на

комплексный стресс кардинально отличались от таковых у восприимчивого сорта. Такие изменения приводили к увеличению всех исследуемых метаболитов МЦ, а особенно – SAM. При этом даже несмотря на то, что уровень SAH также возрастал в результате комплексного стресса на поздних стадиях (Рисунок 24B), соотношение SAM:SAH также увеличивалось как при нормальной (на 8 dpi), так и при высоких температурах по сравнению с незаражёнными растениями (Рисунок 25B).

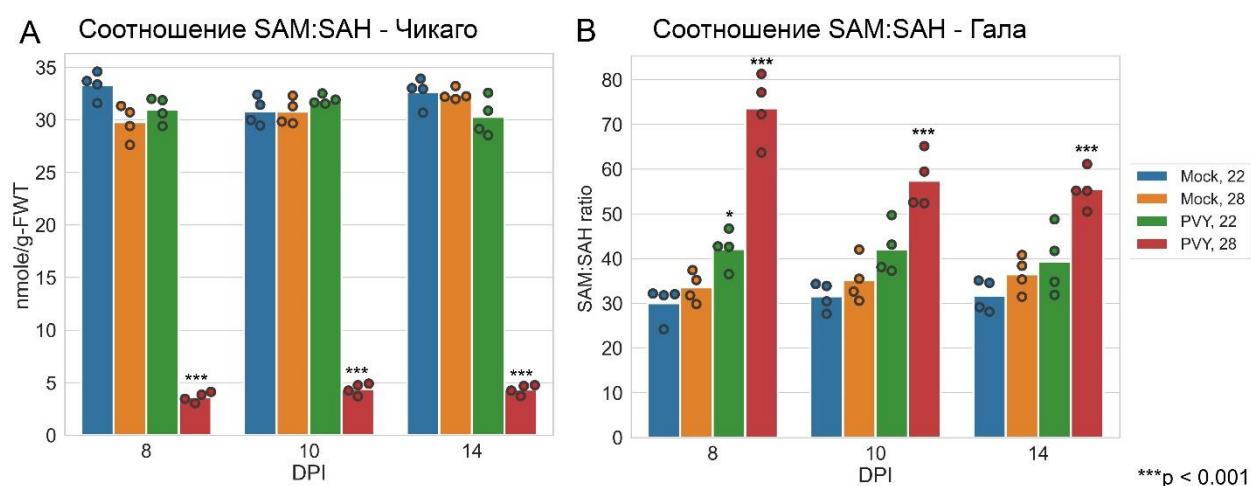


Рисунок 25. Соотношение S-аденозилметионина (SAM) к S-аденозил гомоцистеину (SAH) или индекс метилирования на 8, 10 и 14 дни после заражения PVY/мокк-инокуляции при 22°C и 28°C (A) – сорт Чикаго, (B) – сорт Гала.

Рост индекса метилирования у заражённых растений сорта Гала при воздействии повышенной температуры может свидетельствовать об усилении процессов метилирования, что вероятно определяло резистентность растений к вирусной инфекции [102].

Сравнивая между собой реакцию контрастных сортов на 8 день опыта, можно отметить, что содержание SAM в заражённых растениях сорта Чикаго при 28°C было значительно понижено по сравнению с нормальной температурой и незаражёнными контролями (Таблица 5). Напротив, у сорта Гала количество SAM заметно увеличивалось в заражённых растениях, особенно при повышенной температуре по сравнению со здоровыми контролями и значительно превышало таковое в растениях Чикаго (Таблица 5).

Таблица 5. Уровни накопления SAM и соотношение SAM:SAH для контрастных сортов картофеля на 8 день опыта

	SAM		SAM:SAH	
	Гала	Чикаго	Гала	Чикаго
Mock 22	33.15 ± 1.07	27.94 ± 0.36	30.13 ± 1.98	33.32 ± 0.63
Mock 28	33.95 ± 0.89	27.16 ± 0.61	37.42 ± 1.33	29.78 ± 0.82
PVY 22	42.99 ± 1.49	28.02 ± 0.34	42.16 ± 2.10	30.98 ± 0.61
PVY 28	96.349 ± 2.05	10.96 ± 0.51	73.61 ± 3.78	3.62 ± 0.23

Соотношение SAM:SAH у инфицированных растений сорта Гала также было выше, чем у сорта Чикаго, при обоих температурах, причём наиболее выраженная разница наблюдалась при повышенной температуре. У заражённых растений сорта Чикаго индекс метилирования был снижен почти в 10 раз при повышенной температуре, но не изменялся при нормальной температуре и в контрольных растениях при 22°C и 28°C (Таблица 5).

В результате эти данные ясно показывают, что контрастные по устойчивости сорта совершенно по-разному реагируют на инфекцию PVY, что влияет на изменения уровней накопления SAM, SAH и их соотношения в противоположных направлениях. Устойчивость к PVY у растений сорта Гала, вероятно, связана с увеличением содержания SAM и индекса метилирования, тогда как резкое повышение восприимчивости к PVY у растений Чикаго при высокой температуре сопровождается снижением этих показателей. Это указывает на то, что модуляция метилирования, регулируемая соотношением SAM:SAH, играет важную роль в определении стратегии устойчивости или восприимчивости растений во взаимодействиях вирус-растение.

3.3.5. Обработка метионином повышает устойчивость растений картофеля восприимчивого сорта Чикаго к инфекции PVY при повышенной температуре

Исходя из полученных данных по метаболиту, мы предположили, что изменения уровней накопления SAM и других метаболитов МЦ могут влиять на восприимчивость растений картофеля к инфекции PVY, по крайней мере

при повышенной температуре. Для проверки этого предположения мы решили экзогенно нанести один из метаболитов МЦ на растения и проверить, повлияет ли искусственное увеличение уровня одного из участников МЦ на концентрации других метаболитов, а также на восприимчивость к вирусу. Было решено обработать растения восприимчивого сорта Чикаго экзогенным L-метионином, непосредственным предшественником SAM. Листья картофеля опрыскивали 1,5 мМ раствором L-метионина каждые два дня в течение 3 недель. Контрольную группу заражённых растений опрыскивали водой.

В результате, при повышенной температуре уровень накопления вирусной РНК в системно инфицированных листьях, обработанных метионином, резко снизился по сравнению с контрольными растениями, обрабатываемыми водой. Напротив, при нормальной температуре обработка метионином не оказала значительного влияния на накопление РНК PVY (Рисунок 26).

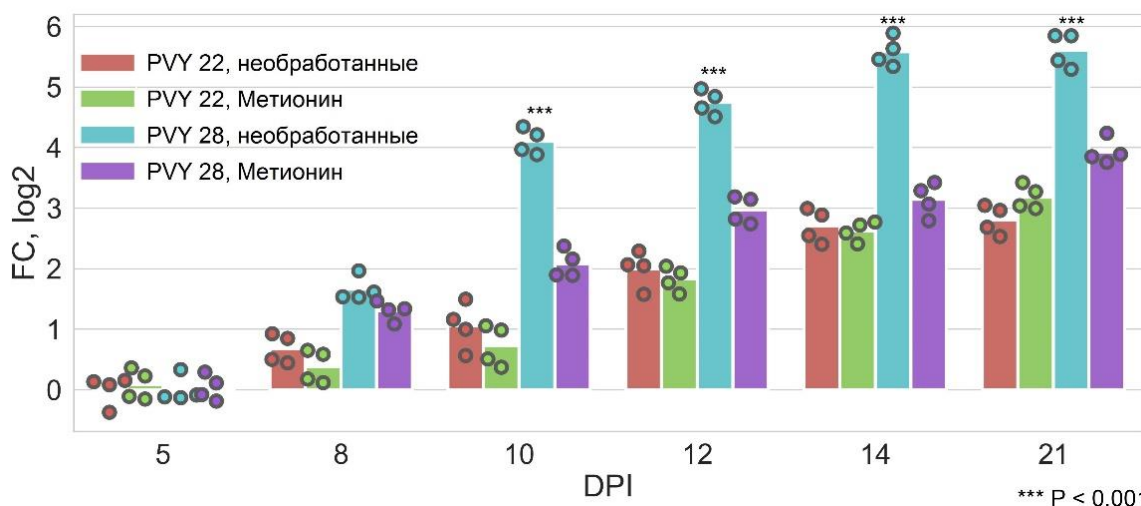


Рисунок 26. Влияние обработки L-метионином (MET) на уровень РНК PVY измеренный с помощью ПЦР-РВ в системно инфицированных листьях растений картофеля сорта Чикаго при 22°C и 28°C на 5, 8, 10, 12, 14 и 21 дни после заражения PVY.

В результате обработки метионином также увеличивалось содержание SAM в заражённых вирусом растениях по сравнению с необработанными, на фоне повышенной температуры. Однако на уровень накопления SAM такая

обработка не оказала значимого влияния. В результате соотношение SAM:SAH, которое отражает скорость метилирования, было повышено у обработанных метионином заражённых растений при 28°C, по сравнению с необработанными контролями (Рисунок 27).

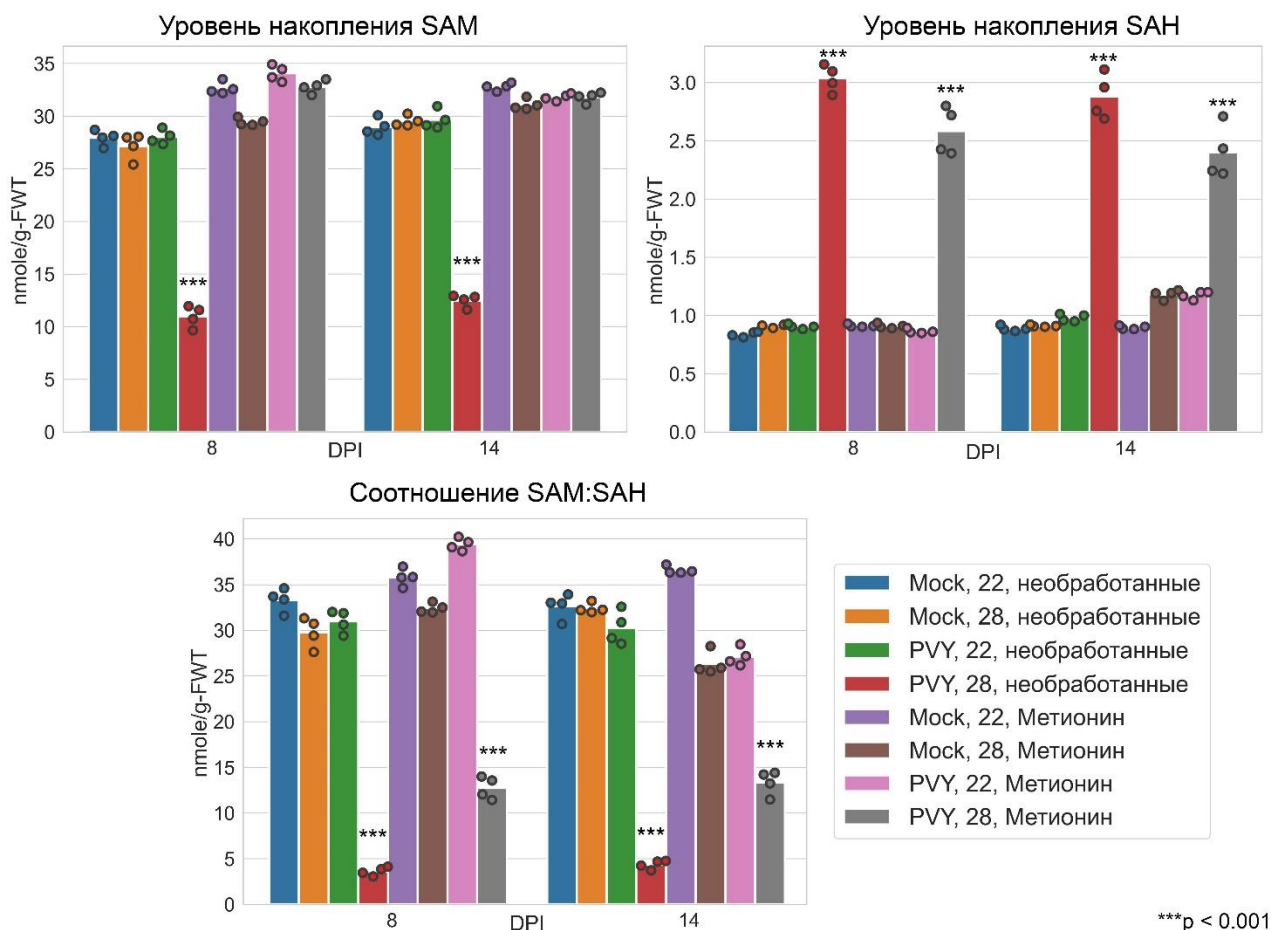


Рисунок 27. Влияние обработки L-метионином (MET) на уровни накопления S-аденозилметионина (SAM), S-аденозил гомоцистеина (SAH) и их соотношение в системно инфицированных листьях растений картофеля сорта Чикаго при 22°C и 28°C на 8 и 14 дни после инокуляции PVY /mock-инокуляции

Это свидетельствует о том, что поступающий извне метионин может компенсировать снижение экспрессии ключевых ферментов МЦ и возобновлять процессы метилирования в растениях на нормальном уровне. Интересно, что обработка метионином контрольных здоровых растений и заражённых растений при нормальной температуре не оказала значительного влияния на уровни накопления метаболитов МЦ (Рисунок 27), что говорит о том, что в данных условиях МЦ работает на оптимальном уровне и не может

быть улучшен извне.

В совокупности эти данные подтверждают роль метионинового цикла в модулировании восприимчивости растений картофеля к заражению PVY при повышенной температуре.

Таким образом, мы предполагаем, что снижение экспрессии основных ферментов МЦ и последующее нарушение его функционирования, по крайней мере частично, приводит к усилению восприимчивости растений картофеля сорта Чикаго к PVY при повышенной до 28°C температуре. В соответствии с этим, обработка растений экзогенным метионином приводила к восстановлению уровня накопления метаболитов МЦ и повышению резистентности к PVY в условиях повышенной температуры. Все это позволяет предполагать, что МЦ играет важную роль в качестве ключевого компонента противовирусной защиты.

3.3.6. Предполагаемые механизмы, лежащие в основе восприимчивости/устойчивости растений картофеля к вирусной инфекции на фоне повышенной температуры

Скоординированное снижение представленности ключевых ферментов МЦ (MS, SAMS, SAHH) и ферментов связанного с ним фолатного цикла (SHM, MTHFR) в системно инфицированных PVY листьях картофеля сорта Чикаго в условиях теплового стресса на 8 день является одним из значимых результатов нашего исследования. На Рисунок 28 представлена модель возможных механизмов ответа растений картофеля восприимчивого сорта Чикаго на комплексный стресс.

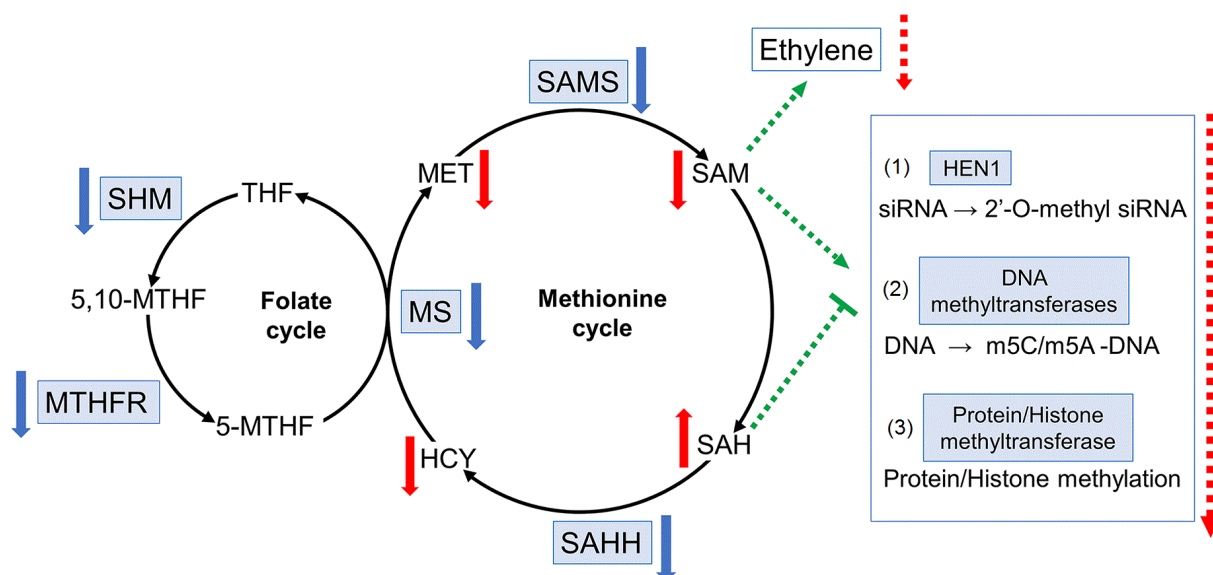


Рисунок 28. Модель предполагаемых механизмов, лежащих в основе ответа растений картофеля сорта Чикаго на инфекцию PVY при 28°C: в результате подавления активности ферментов МЦ (синие стрелки) происходят изменения в уровнях содержания метаболитов (красные стрелки). Это может приводить к усилению восприимчивости растений к вирусу через следующие механизмы: (1) Подавление SAM-зависимых реакций метилирования, включая HEN1-направленное метилирование миРНК, и как следствие снижение стабильности противовирусных миРНК. (2) Ингибирование метилтрансфераз, метилирующих ДНК и белки. (3) Ингибирование метилирования белков/гистонов.

Известно, что SAM-опосредованное трансметилирование тесно связано с путями РНК-интерференции, в которых миРНК стабилизируются с помощью ассоциированной с МЦ метилтрансферазы HEN1, которая 2'-О-метирует 3'-концевые нуклеотиды миРНК, используя SAM в качестве донора метильной группы [92,93]. Одним из возможных механизмов, посредством которого тепловой стресс усиливает восприимчивость растений картофеля к PVY, может быть истощение метилирования миРНК с помощью HEN1 вследствие уменьшения соотношения SAM:SAH (Рисунок 28.1).

Ещё один путь, на который могут влиять изменения в МЦ – метилирование ДНК у растений (Рисунок 28.2), которое является одним из эпигенетических факторов, регулирующих экспрессию генов. Метилирование ДНК контролируется несколькими SAM-зависимыми метилтрансферазами растений и поэтому на него могут влиять нарушения в функционировании МЦ

[134,135]. Это очень сложный и тонкий процесс, который выполняет различные функции в развитии растений и ответе на абиотические и биотические стрессовые условия, при этом эпигенетическая активность различных метилтрансфераз может быть по-разному восприимчива к изменениям индекса метилирования [134,135]. Кроме метилирования ДНК, в формирование ответа растений картофеля на вирусную инфекцию при 28°C может быть вовлечено метилирование белков или гистонов (Рисунок 28.3).

Дополнительным фактором, способствующим повышению восприимчивости растений картофеля к вирусной инфекции при повышенной температуре, может быть нарушение синтеза этилена, который также связан с МЦ. Этилен, как и другие фитогормоны, играет важную роль в формировании ответа растений на различные патогены, включая вирусы. Более того, хорошо известно, что этилен может занимать ключевое место при запуске различных путей иммунитета растений [100,101]. Таким образом, возрастающая восприимчивость растений картофеля в этих условиях, может быть определена, например, отсутствием метаболитов МЦ, необходимых для синтеза этилена.

Характер изменений в МЦ для устойчивого сорта Гала сильно отличался от такового у сорта Чикаго. В отличие от Чикаго, представленность ферментов МЦ и экспрессия соответствующих им генов не подавлялась, а во многих случаях наоборот увеличивалась. Более того, различные наборы ферментов МЦ у сорта Гала в зависимости от температуры (22°C или 28°C) увеличивали свою экспрессию (Рисунок 29). Однако несмотря на то, что на фоне разных температур росла представленность различных наборов ферментов МЦ: при 22°C – MS, SAMS, SHM, при 28°C – CBL и SHM (Рисунок 29), увеличение накопления MET и SAM наблюдалось для заражённых PVY растений в обоих случаях. В результате этих изменений соотношение SAM:SAH также увеличилось на фоне обеих температур (Рисунок 29, Таблица 5), причем наиболее заметное увеличение было отмечено при 28°C.

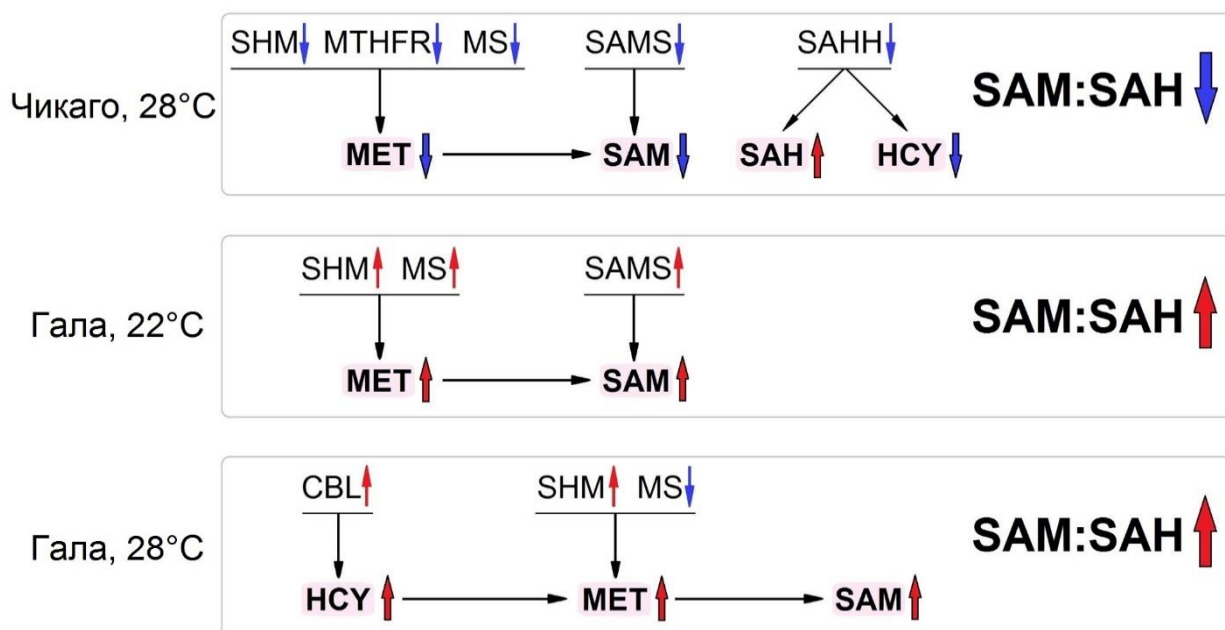


Рисунок 29 Схематическое изображение изменений экспрессии ключевых ферментов и накопления метаболитов МЦ в ответ на PVY. Черные стрелки показывают направления потока ферментов и метаболитов. Синие и красные стрелки указывают соответственно на снижение и рост активности.

Интересно, что в условиях комплексного стресса соотношение SAM:SAH в Чикаго напротив резко снижалось, что приводило к большой разнице между сортами Гала ($73,61 \pm 3,78$) и Чикаго ($3,62 \pm 0,23$) (Таблица 5). При 22°C накопление SAM, а также соотношение SAM:SAH также были выше (хотя и в меньшей степени) у заражённых вирусом растений сорта Гала, чем у растений сорта Чикаго ($42,99 \pm 1,49$ против $28,02 \pm 0,34$ для SAM; и $42,16 \pm 2,10$ против $30,98 \pm 0,61$ для SAM: SAH) (Таблица 5). Таким образом, представленные здесь данные показывают четкую взаимосвязь между устойчивостью к PVY, накоплением SAM и соотношением SAM:SAH, предполагая положительную регуляторную роль МЦ и трансметилирования в создании устойчивости к вирусам картофеля.

Один из возможных вариантов развития такой устойчивости заключается в том, что защитный механизм, основанный на РНК-и, может быть усилен за счёт стабилизации вирусспецифичных миРНК через процессы метилирования с привлечением SAM-зависимой метилтрансферазы HEN1. Другой возможный механизм может быть связан с эпигенетическим

метилованием ДНК или гистонов хозяина, которое, как известно, может быть задействовано в реакциях на биотические и абиотические стрессы [134,135]. Дополнительным фактором роли МЦ в формировании устойчивости является один из его продуктов – этилен, растительный гормон, который играет важную роль в противовирусном ответе растений [99]. Повышенное накопление SAM, который является ключевым компонентом синтеза этилена, может привести к повышению уровня этилена, а следовательно, и к повышению устойчивости к вирусам.

Устойчивость картофеля к PVY также может быть связана и с другими защитными реакциями растений, например защитный ответ растения, опосредованный салициловой кислотой [39,104]. Некоторые исследования указывают на тесное взаимодействие между защитными путями салициловой кислоты и сигнальными путями, регулируемые этиленом [136], который синтезируется под контролем МЦ.

Таким образом, вероятность того, что контроль восприимчивости растений к вирусам опирается на какой-либо один регуляторный механизм, крайне мала. Более того, повышение температуры может по-разному модулировать различные реакции растений на вирусные инфекции у разных сортов, как показано в этой работе. Взаимодействие между различными механизмами может быть интегрировано в специфичные объединённые пути, что может способствовать тонкой настройке защитных реакций растений в зависимости от температуры окружающей среды или генотипа.

Заключение

Цель настоящей работы заключалась в изучении влияния стрессов биотической и абиотической природы на защитный ответ растений картофеля с использованием методов протеомики и метаболомики. Для анализа были отобраны контрастные по устойчивости сорта картофеля, а именно, сорт Гала – устойчивый к вирусной инфекции и воздействию умеренно высоких температур (28°C) и сорт Чикаго, восприимчивый к этим стрессам. Известно, что устойчивость к вирусам часто зависит от температуры и при её повышении растение хуже сопротивляется вирусной инфекции. Нами было проведено комплексное исследование ответов контрастных сортов на инфекцию вызываемую Y вирусом картофеля на фоне нормальной и повышенной температуры.

В целом протеомный ответ на вирусную инфекцию у устойчивого сорта Гала был более выражен, чем у сорта Чикаго. При нормальной температуре (22°C) у растений сорта Гала, инфицированных PVY, мы идентифицировали 43 группы ДЭБ, включая 11 белков с повышенной и 32 с пониженной представленностью на 8 dpi, и 189 групп (106 с повышенной и 83 с пониженной представленностью) на 14 dpi, по сравнению с контрольными растениями. В отличие от сорта Гала, у растений сорта Чикаго при тех же условиях было обнаружено всего лишь 16 и 23 ДЭБ на 8 и 14 dpi соответственно. Среди растущих у сорта Гала ДЭБ, которые потенциально могут способствовать повышению устойчивости к PVY, можно отметить HSP, которые, как известно, способствуют устойчивости к вирусам [137]; также росла представленность различных стрессовых белков, белков хлоропластов (некоторые из которых являются ключевыми компонентами ранних иммунных ответов) и несколько МЦ-ассоциированных ферментов (а именно MS, SAMS, SHM). Интересно, что ни один из этих белков не встречался среди растущих во время инфекции PVY у сорта Чикаго. Снижающие свою представленность ДЭБ сорта Гала включали в себя белки, участвующие в

фотосинтезе и трансляции. При повышенной температуре также была повышена представленность белков, ассоциированных с МЦ путей – CBL и SHM. Что касается белков с пониженной представленностью, можно отметить PR-белки, хлоропластные и рибосомальные белки. Примечательно, что хлоропластные белки, которые росли у устойчивого сорта, подавлялись в сорте Чикаго, тогда как представленность PR-белков снижалась у сорта Гала, но росла у сорта Чикаго.

В результате протеомного профилирования было установлено, что синтез белков, участвующих в цикле метилирования – основных ферментов метионинового цикла, был подавлен в восприимчивом сорте Чикаго в условиях теплового стресса и вирусной инфекции. Этому предшествовало снижение экспрессии генов соответствующих ферментов МЦ. Напротив, у устойчивого сорта Гала представленность основных белков МЦ, а также экспрессия соответствующих им генов были повышены в ответ на вирусное заражение независимо от температуры.

Снижение представленности основных ферментов МЦ в заражённых PVY растениях картофеля сорта Чикаго при воздействии повышенной температуры приводило к последовательному снижению содержания основных метаболитов МЦ, в том числе универсального донора метильных групп – SAM. При этом, вследствие подавления экспрессии гена *SAHH* происходило увеличение содержания SAH, сильного ингибитора SAM-зависимого метилирования. В итоге это приводило к снижению соотношения SAM:SAH, которое отражает потенциал клеточного метилирования, что может говорить о том, что в клетке происходит подавление процессов трансметилирования.

Корреляция между возрастающей восприимчивостью растений картофеля сорта Чикаго к PVY при 28°C и снижающейся экспрессией ферментов, связанных с МЦ, как на протеомном, так и на транскриптомном уровнях, в сочетании с соответствующими изменениями темпов накопления

метаболизм МЦ даёт представление о функциональной связи между обусловленной температурой восприимчивостью растений картофеля к вирусу и функционированием МЦ. Это предположение подтвердилось благодаря способности экзогенного метионина восстанавливать функционирование МЦ (восстанавливать нормальные уровни содержания его метаболитов) и снижать восприимчивость растений картофеля к PVY при повышенной температуре. В связи с этим стоит отметить, что обработка экзогенным метионином может представлять собой мощный инструмент в регуляции защитного ответа растений на (а)биотические стрессы.

Примечательно, что значительные изменения в экспрессии ферментов МЦ были обнаружены и у заражённых PVY растений устойчивого сорта Гала. Однако набор ферментов несколько отличался от такового у сорта Чикаго, а также различался в зависимости от температуры, но изменения экспрессии были направлены в положительную сторону и приводили в итоге к увеличению концентрации SAM и его непосредственных предшественников – метионина и гомоцистеина. В результате этих изменений соотношение SAM:SAH также увеличилось при обеих температурах, но при тепловом стрессе намного сильнее. Всё это подтверждает предположения, сделанные на основе опытов на восприимчивом сорте, о том, что существует чёткая взаимосвязь между устойчивостью к PVY, накоплением SAM и соотношением SAM:SAH. Таким образом, метиониновый цикл, а в частности – реакции трансметилирования, играют важную регуляторную роль в создании устойчивости к вирусной инфекции.

Результаты, полученные в диссертационной работе, свидетельствуют о том, что устойчивость к Y вирусу картофеля может регулироваться внутриклеточными количествами метаболитов МЦ, которые определяют скорость метилирования. В свою очередь, метилирование может оказывать влияние на защитный механизм основанный на РНК-интерференции, где успешный исход во многом зависит от метилирования вирусспецифичных

миРНК. Соответственно, уменьшение или увеличение количества SAM, который метилтрансферазы используют в качестве донора метильной группы, может усиливать или снижать восприимчивость растений к вирусам. Кроме того, в формирование ответа растений картофеля на инфекцию PVY может быть вовлечено метилирование ДНК, белков или гистонов, на которое могут влиять нарушения в нормальной работе МЦ.

С точки зрения биотехнологии, идентифицированные гены ферментов МЦ представляют большой интерес в качестве генов-мишеней, которые могут привести к повышению устойчивости растений при использовании методов классической селекции, а также с применением современных технологий геномного редактирования.

Выводы

1. Проведён сравнительный количественный протеомный анализ с использованием меточной протеомики (iTRAQ) устойчивого (Гала) и восприимчивого (Чикаго) сортов картофеля в условиях индивидуального (инфекция Y вирусом картофеля, YVK) и комбинированного стресса (вирусная инфекция при повышенной до 28°C температуре).

2. Выявлены группы дифференциально экспрессирующихся белков (ДЭБ), вовлеченных в различные клеточные процессы. Для устойчивого сорта Гала при инфекции YVK и нормальной температуре обнаружены 43 и 189 группы ДЭБ на 8 и 14 дни после заражения, соответственно, тогда как в условиях комбинированного стресса идентифицированы 291 и 399 групп ДЭБ на тех же сроках инфекции. Протеомный ответ восприимчивого сорта Чикаго менее выражен: при инфекции YVK и нормальной температуре идентифицированы 16 и 23 группы ДЭБ, а в условиях комбинированного стресса – 64 и 152 группы ДЭБ на 8 и 14 дни после заражения, соответственно.

3. Показано, что повышенная восприимчивость сорта Чикаго к инфекции PVY на фоне теплового стресса сопровождается снижением уровня основных ферментов метионинового цикла (метионин синтаза (MS), S-аденозилметионин синтаза (SAMS), S-аденозил гомоцистеин гидролаза (SAHH)) и связанного с ним фолатного цикла (серин гидроксиметилтрансфераза (SHM) и метилен тетрагидрофолат редуктаза (MTHFR)) и предшествующим изменением уровня экспрессии соответствующих генов. В результате наблюдается снижение концентрации SAM – донора метильной группы и увеличение накопления SAH, ингибитора SAM-зависимых метилтрансфераз, что приводит к снижению соотношения SAM:SAH, известного как индекс метилирования.

4. Обработка инфицированных растений сорта Чикаго экзогенным метионином, непосредственным предшественником SAM, в условиях теплового стресса значительно ингибирует накопление вирусной РНК в

системных листьях растений по сравнению с контролем и сопровождается увеличением индекса метилирования.

5. Устойчивый к стрессам сорт Гала демонстрирует противоположный сорту Чикаго характер изменений протеома и метаболома для ферментов и метаболитов метионинового цикла. В зависимости от температуры содержание различных ферментов возрастает в ответ на вирусную инфекцию. Показано, что концентрация SAM и соотношение SAM:SAH (индекс метилирования) увеличиваются независимо от температуры.

6. Предполагается, что устойчивость/восприимчивость растений к инфекции PVY в условиях теплового стресса у разных сортов картофеля может регулироваться на уровне метионинового цикла, определяющего эффективность реакций трансметилирования.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи:

Spechenkova N., Fesenko I. A., Mamaeva A., Suprunova T. P., Kalinina N. O., Love A. J., & Taliansky M. (2021). The Resistance Responses of Potato Plants to Potato Virus Y Are Associated with an Increased Cellular Methionine Content and an Altered SAM: SAH Methylation Index. *Viruses*, 13(6), 955. DOI: 10.3390/v13060955.

Fesenko I., Spechenkova N., Mamaeva A., Makhotenko A., Love A., Kalinina N. & Taliansky M. (2020). Role of the methionine cycle in the temperature-sensitive responses of potato plants to potato virus Y. *Molecular Plant Pathology*, 22, 77–91. DOI: 10.1111/mpp.13009.

Makarova S., Makhotenko A., Spechenkova N., Love A., Kalinina N. & Taliansky M. (2018). Interactive Responses of Potato (*Solanum tuberosum* L.) Plants to Heat Stress and Infection with Potato Virus Y. *Frontiers in Microbiology*, 9, 2582. DOI: 10.3389/fmicb.2018.02582.

Материалы конференций:

Спеченкова Н.А., Фесенко И.А., Князев А.Н., Махотенко А.В., Глушкевич А.И., Мамаева А.С., Калинина Н.О., Тальянский М.Э. (2020) Роль метионинового цикла в формировании ответа растений картофеля на Y вирус картофеля в условиях повышенной температуры. XX всероссийская конференция молодых учёных «Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и сельскохозяйственной микробиологии» – 2020. – С. 31-32. Москва, 27-29 октября 2020 г. DOI: 10.48397/ARRIAB.2020.20.014.

Спеченкова Н.А., Фесенко И.А., Мамаева А.С., Тальянский М.Э. Поиск белковых маркеров устойчивости картофеля *Solanum tuberosum* к комплексным стрессам методом протеомного профилирования. XXXII Зимняя молодёжная научная школа «Перспективные направления физико-химической биологии и биотехнологии» – 2020. – С. 31-31. Москва 10-13 февраля 2020 г.

eLIBRARY ID: 42516413.

Spechenkova N., Mamaeva A., Fesenko I., Kalinina N., Zgoda V., & Taliansky M. (2019). Comparative proteomic analysis of two potato varieties under biotic and complex stresses. In FEBS OPEN BIO, Vol. 9(S1): P. 308-308. The 44th FEBS Congress. Краков, Польша, 6-11 июля 2019 г. DOI: 10.1002/2211-5463.12675.

Список цитированной литературы

1. Whitfield AE, Falk BW, Rotenberg D. Insect vector-mediated transmission of plant viruses. *Virology*. 2015 May 1;479–480:278–89.
2. Stare T, Stare K, Weckwerth W, Wienkoop S, Gruden K. Comparison between Proteome and Transcriptome Response in Potato (*Solanum tuberosum* L.) Leaves Following Potato Virus Y (PVY) Infection. *Proteomes*. 2017 Sep;5(3):14.
3. Fujita M, Fujita Y, Noutoshi Y, Takahashi F, Narusaka Y, Yamaguchi-Shinozaki K, et al. Crosstalk between abiotic and biotic stress responses: a current view from the points of convergence in the stress signaling networks. *Curr Opin Plant Biol*. 2006 Aug 1;9(4):436–42.
4. Pruitt RN, Gust AA, Nürnberger T. Plant immunity unified. *Nat Plants*. 2021 Apr;7(4):382–3.
5. Jones JDG, Dangl JL. The plant immune system. *Nature*. 2006 Nov;444(7117):323–9.
6. Sekhwal MK, Li P, Lam I, Wang X, Cloutier S, You FM. Disease Resistance Gene Analogs (RGAs) in Plants. *Int J Mol Sci*. 2015 Aug 14;16(8):19248–90.
7. Valkonen JPT. Elucidation of virus-host interactions to enhance resistance breeding for control of virus diseases in potato. *Breed Sci*. 2015 Mar;65(1):69–76.
8. Flor HH. Current Status of the Gene-For-Gene Concept. *Annu Rev Phytopathol*. 1971;9(1):275–96.
9. Lewis LA, Polanski K, de Torres-Zabala M, Jayaraman S, Bowden L, Moore J, et al. Transcriptional Dynamics Driving MAMP-Triggered Immunity and Pathogen Effector-Mediated Immunosuppression in *Arabidopsis* Leaves Following Infection with *Pseudomonas syringae* pv *tomato* DC3000. *Plant Cell*. 2015 Nov 1;27(11):3038–64.
10. Barker H, Dale MFB. Resistance to Viruses in Potato. In: Loebenstein G, Carr JP, editors. *Natural Resistance Mechanisms of Plants to Viruses* [Internet]. Dordrecht: Springer Netherlands; 2006 [cited 2021 Aug 19]. p. 341–66. Available from: https://doi.org/10.1007/1-4020-3780-5_15
11. Gray S, De Boer S, Lorenzen J, Karasev A, Whitworth J, Nolte P, et al. Potato virus Y: An Evolving Concern for Potato Crops in the United States and Canada. *Plant Dis*. 2010 Dec 1;94(12):1384–97.
12. Karasev AV, Gray SM. Continuous and emerging challenges of Potato virus Y in potato. *Annu Rev Phytopathol*. 2013;51:571–86.
13. Ivanov KI, Eskelin K, Lõhmus A, Mäkinen K. Molecular and cellular mechanisms underlying potyvirus infection. *J Gen Virol*. 2014 Jul;95(Pt 7):1415–29.

14. Moyo L, Ramesh SV, Kappagantu M, Mitter N, Sathuvalli V, Pappu HR. The effects of potato virus Y-derived virus small interfering RNAs of three biologically distinct strains on potato (*Solanum tuberosum*) transcriptome. *Virol J*. 2017 Jul 17;14(1):129.
15. Newburn LR, White KA. Cis-acting RNA elements in positive-strand RNA plant virus genomes. *Virology*. 2015 May;479–480:434–43.
16. Visser JC, Bellstedt DU, Pirie MD. The Recent Recombinant Evolution of a Major Crop Pathogen, Potato virus Y. *PLOS ONE*. 2012 Nov 30;7(11):e50631.
17. Piche LM, Singh RP, Nie X, Gudmestad NC. Diversity Among Potato virus Y Isolates Obtained from Potatoes Grown in the United States. *Phytopathology*. 2004 Dec;94(12):1368–75.
18. Baldauf PM, Gray SM, Perry KL. Biological and Serological Properties of Potato virus Y Isolates in Northeastern United States Potato. *Plant Dis*. 2006 May 1;90(5):559–66.
19. Kogovšek P, Kladnik A, Mlakar J, Znidarič MT, Dermastia M, Ravnikar M, et al. Distribution of Potato virus Y in potato plant organs, tissues, and cells. *Phytopathology*. 2011 Nov;101(11):1292–300.
20. Alexander MM, Cilia M. A molecular tug-of-war: Global plant proteome changes during viral infection. *Curr Plant Biol*. 2016 Apr 1;5:13–24.
21. Cockerham G. Genetical studies on resistance to potato viruses X and Y. *Heredity*. 1970 Aug;25(3):309–48.
22. Ross H. Potato Breeding - problems and perspectives. *Fortschritte Pflanzenzuechtung Ger* [Internet]. 1986 [cited 2021 Aug 19]; Available from: https://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Potato+Breeding+-+problems+and+perspectives&author=Ross%2C+H.+%28Max-Planck-Inst.+fuer+Zuechtungsforschung%2C+Koeln+-+Vogelsang+%28Germany%29%29&publication_year=1986
23. Zimnoch-Guzowska E, Yin Z, Chrzanowska M, Flis B. Sources and Effectiveness of Potato PVY Resistance in IHAR's Breeding Research. *Am J Potato Res*. 2013 Feb 1;90(1):21–7.
24. Galvino-Costa SBF, Figueira A dos R, Camargos VV, Geraldino PS, Hu X-J, Nikolaeva OV, et al. A novel type of Potato virus Y recombinant genome, determined for the genetic strain PVYE. *Plant Pathol*. 2012;61(2):388–98.
25. Solomon-Blackburn RM, Barker H. A review of host major-gene resistance to potato viruses X, Y, A and V in potato: genes, genetics and mapped locations. *Heredity*. 2001 Jan;86(1):8–16.
26. Valkonen JPT. Novel resistances to four potyviruses in tuber-bearing potato species, and temperature-sensitive expression of hypersensitive resistance to potato virus Y. *Ann Appl Biol*. 1997;130(1):91–104.

27. Pandey P, Irulappan V, Bagavathiannan MV, Senthil-Kumar M. Impact of Combined Abiotic and Biotic Stresses on Plant Growth and Avenues for Crop Improvement by Exploiting Physio-morphological Traits. *Front Plant Sci* [Internet]. 2017 [cited 2020 Nov 18];8. Available from: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2017.00537/full>
28. Makarova S, Makhotenko A, Spechenkova N, Love AJ, Kalinina NO, Taliansky M. Interactive Responses of Potato (*Solanum tuberosum* L.) Plants to Heat Stress and Infection With Potato Virus Y. *Front Microbiol* [Internet]. 2018 [cited 2020 Nov 17];9. Available from: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2018.02582/full>
29. Anfoka G, Moshe A, Fridman L, Amrani L, Rotem O, Kolot M, et al. Tomato yellow leaf curl virus infection mitigates the heat stress response of plants grown at high temperatures. *Sci Rep*. 2016 Jan 21;6(1):19715.
30. Prash CM, Sonnewald U. Simultaneous Application of Heat, Drought, and Virus to Arabidopsis Plants Reveals Significant Shifts in Signaling Networks. *Plant Physiol*. 2013 Aug;162(4):1849–66.
31. Zhu Y, Qian W, Hua J. Temperature Modulates Plant Defense Responses through NB-LRR Proteins. *PLoS Pathog* [Internet]. 2010 Apr 1 [cited 2020 Nov 16];6(4). Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2848567/>
32. Szajko K, Chrzanowska M, Witek K, Strzelczyk-Żyta D, Zagórska H, Gebhardt C, et al. The novel gene Ny-1 on potato chromosome IX confers hypersensitive resistance to Potato virus Y and is an alternative to Ry genes in potato breeding for PVY resistance. *TAG Theor Appl Genet Theor Angew Genet*. 2008 Jan;116(2):297–303.
33. Bradshaw JE, Ramsay G. Utilisation of the Commonwealth Potato Collection in potato breeding. *Euphytica*. 2005 Nov 1;146(1):9–19.
34. Solomon-Blackburn RM, Bradshaw JE. Resistance to Potato virus Y in a Multitrait Potato Breeding Scheme without Direct Selection in Each Generation. *Potato Res*. 2007 Jan 1;50(1):87–95.
35. Obrepalska-Stęplowska A, Renaut J, Planchon S, Przybylska A, Wiczorek P, Barylski J, et al. Effect of temperature on the pathogenesis, accumulation of viral and satellite RNAs and on plant proteome in peanut stunt virus and satellite RNA-infected plants. *Front Plant Sci* [Internet]. 2015 [cited 2020 Nov 17];6. Available from: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2015.00903/full>
36. Lewsey MG, Murphy AM, MacLean D, Dalchau N, Westwood JH, Macaulay K, et al. Disruption of Two Defensive Signaling Pathways by a Viral RNA Silencing Suppressor. *Mol Plant-Microbe Interactions®*. 2010 Jun 3;23(7):835–45.

37. Vlot AC, Dempsey DA, Klessig DF. Salicylic Acid, a Multifaceted Hormone to Combat Disease. *Annu Rev Phytopathol.* 2009;47(1):177–206.
38. Love AJ, Yun BW, Laval V, Loake GJ, Milner JJ. Cauliflower mosaic virus, a Compatible Pathogen of Arabidopsis, Engages Three Distinct Defense-Signaling Pathways and Activates Rapid Systemic Generation of Reactive Oxygen Species. *Plant Physiol.* 2005 Oct 1;139(2):935–48.
39. Baebler Š, Stare K, Kovač M, Blejec A, Prezelj N, Stare T, et al. Dynamics of Responses in Compatible Potato - Potato virus Y Interaction Are Modulated by Salicylic Acid. *PLOS ONE.* 2011 Dec 14;6(12):e29009.
40. Kogovšek P, Ravnikar M. Physiology of the Potato–Potato Virus Y Interaction. In: Lüttge U, Beyschlag W, Francis D, Cushman J, editors. *Progress in Botany: Vol 74* [Internet]. Berlin, Heidelberg: Springer; 2013 [cited 2020 Nov 17]. p. 101–33. (Progress in Botany). Available from: https://doi.org/10.1007/978-3-642-30967-0_3
41. Carr JP, Donnelly R, Tungadi T, Murphy AM, Jiang S, Bravo-Cazar A, et al. Chapter Seven - Viral Manipulation of Plant Stress Responses and Host Interactions With Insects. In: Palukaitis P, Roossinck MJ, editors. *Advances in Virus Research* [Internet]. Academic Press; 2018 [cited 2020 Nov 17]. p. 177–97. Available from: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065352718300381>
42. Wu C, Li X, Guo S, Wong S-M. Analyses of RNA-Seq and sRNA-Seq data reveal a complex network of anti-viral defense in TCV-infected Arabidopsis thaliana. *Sci Rep.* 2016 Oct 26;6(1):36007.
43. Sun F, Fang P, Li J, Du L, Lan Y, Zhou T, et al. RNA-seq-based digital gene expression analysis reveals modification of host defense responses by rice stripe virus during disease symptom development in Arabidopsis. *Virology.* 2016 Dec 2;13(1):202.
44. Zheng Y, Wang Y, Ding B, Fei Z. Comprehensive Transcriptome Analyses Reveal that Potato Spindle Tuber Viroid Triggers Genome-Wide Changes in Alternative Splicing, Inducible trans-Acting Activity of Phased Secondary Small Interfering RNAs, and Immune Responses. *J Virol.* 2017 Jun 1;91(11):e00247-17.
45. Di Carli M, Benvenuto E, Donini M. Recent insights into plant-virus interactions through proteomic analysis. *J Proteome Res.* 2012 Oct 5;11(10):4765–80.
46. Vogel C, Marcotte EM. Insights into the regulation of protein abundance from proteomic and transcriptomic analyses. *Nat Rev Genet.* 2012 Mar 13;13(4):227–32.
47. Zhou Y, Xu Z, Duan C, Chen Y, Meng Q, Wu J, et al. Dual transcriptome analysis reveals insights into the response to Rice black-streaked dwarf virus

- in maize. *J Exp Bot.* 2016 Aug;67(15):4593–609.
48. Miteva YV, Budayeva HG, Cristea IM. Proteomics-Based Methods for Discovery, Quantification, and Validation of Protein–Protein Interactions. *Anal Chem.* 2013 Jan 15;85(2):749–68.
 49. DeBlasio SL, Johnson R, Mahoney J, Karasev A, Gray SM, MacCoss MJ, et al. Insights Into the Poliovirus–Plant Interactome Revealed by Coimmunoprecipitation and Mass Spectrometry. *Mol Plant-Microbe Interactions®.* 2015 Apr 1;28(4):467–81.
 50. Mittapelly P, Rajarapu SP. Applications of Proteomic Tools to Study Insect Vector-Plant Virus Interactions. *Life Basel Switz.* 2020 Aug 7;10(8):E143.
 51. Gupta R, Lee SJ, Min CW, Kim SW, Park K-H, Bae D-W, et al. Coupling of gel-based 2-DE and 1-DE shotgun proteomics approaches to dig deep into the leaf senescence proteome of *Glycine max.* *J Proteomics.* 2016 Oct 4;148:65–74.
 52. Ghatak A, Chaturvedi P, Paul P, Agrawal GK, Rakwal R, Kim ST, et al. Proteomics survey of Solanaceae family: Current status and challenges ahead. *J Proteomics.* 2017 Oct 3;169:41–57.
 53. Ross PL, Huang YN, Marchese JN, Williamson B, Parker K, Hattan S, et al. Multiplexed protein quantitation in *Saccharomyces cerevisiae* using amine-reactive isobaric tagging reagents. *Mol Cell Proteomics MCP.* 2004 Dec;3(12):1154–69.
 54. Li X, Bi X, An M, Xia Z, Wu Y. iTRAQ-Based Proteomic Analysis of Watermelon Fruits in Response to Cucumber green mottle mosaic virus Infection. *Int J Mol Sci.* 2020 Jan;21(7):2541.
 55. Neilson KA, Mariani M, Haynes PA. Quantitative proteomic analysis of cold-responsive proteins in rice. *Proteomics.* 2011 May;11(9):1696–706.
 56. Yang Y, Qiang X, Owsiany K, Zhang S, Thannhauser TW, Li L. Evaluation of Different Multidimensional LC–MS/MS Pipelines for Isobaric Tags for Relative and Absolute Quantitation (iTRAQ)-Based Proteomic Analysis of Potato Tubers in Response to Cold Storage. *J Proteome Res.* 2011 Oct 7;10(10):4647–60.
 57. Zheng X, Fan S, Wei H, Tao C, Ma Q, Ma Q, et al. iTRAQ-Based Quantitative Proteomic Analysis Reveals Cold Responsive Proteins Involved in Leaf Senescence in Upland Cotton (*Gossypium hirsutum L.*). *Int J Mol Sci.* 2017 Sep 16;18(9):E1984.
 58. Guo Y, Wang Z, Guan X, Hu Z, Zhang Z, Zheng J, et al. Proteomic analysis of *Potentilla fruticosa L.* leaves by iTRAQ reveals responses to heat stress. *PLOS ONE.* 2017 Aug 22;12(8):e0182917.
 59. Liu G-T, Ma L, Duan W, Wang B-C, Li J-H, Xu H-G, et al. Differential proteomic analysis of grapevine leaves by iTRAQ reveals responses to heat

- stress and subsequent recovery. *BMC Plant Biol.* 2014 Apr 28;14(1):110.
60. Ding H, Mo S, Qian Y, Yuan G, Wu X, Ge C. Integrated proteome and transcriptome analyses revealed key factors involved in tomato (*Solanum lycopersicum*) under high temperature stress. *Food Energy Secur.* 2020;9(4):e239.
 61. Gong B, Zhang C, Li X, Wen D, Wang S, Shi Q, et al. Identification of NaCl and NaHCO₃ stress responsive proteins in tomato roots using iTRAQ-based analysis. *Biochem Biophys Res Commun.* 2014 Mar 28;446(1):417–22.
 62. Chatterjee M, Gupta S, Bhar A, Chakraborti D, Basu D, Das S. Analysis of root proteome unravels differential molecular responses during compatible and incompatible interaction between chickpea (*Cicer arietinum* L.) and *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceri* Race1 (Foc1). *BMC Genomics.* 2014 Nov 3;15(1):949.
 63. Zhang M, Cheng S-T, Wang H-Y, Wu J-H, Luo Y-M, Wang Q, et al. iTRAQ-based proteomic analysis of defence responses triggered by the necrotrophic pathogen *Rhizoctonia solani* in cotton. *J Proteomics.* 2017 Jan 30;152:226–35.
 64. Chen Q, Guo W, Feng L, Ye X, Xie W, Huang X, et al. Transcriptome and proteome analysis of *Eucalyptus* infected with *Calonectria pseudoreteauidii*. *J Proteomics.* 2015 Feb 6;115:117–31.
 65. Fan J, Chen C, Yu Q, Brlansky RH, Li Z-G, Gmitter FG. Comparative iTRAQ proteome and transcriptome analyses of sweet orange infected by ‘*Candidatus Liberibacter asiaticus*’. *Physiol Plant.* 2011 Nov;143(3):235–45.
 66. Lyu S, Gao L, Zhang R, Zhang C, Hou X. Correlation Analysis of Expression Profile and Quantitative iTRAQ-LC-MS/MS Proteomics Reveals Resistance Mechanism Against TuMV in Chinese Cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*). *Front Genet.* 2020;11:963.
 67. Chen H, Cao Y, Li Y, Xia Z, Xie J, Carr JP, et al. Identification of differentially regulated maize proteins conditioning Sugarcane mosaic virus systemic infection. *New Phytol.* 2017;215(3):1156–72.
 68. Gawron D, Gevaert K, Van Damme P. The proteome under translational control. *Proteomics.* 2014 Dec;14(23–24):2647–62.
 69. Gene Ontology Consortium. The Gene Ontology resource: enriching a Gold mine. *Nucleic Acids Res.* 2021 Jan 8;49(D1):D325–34.
 70. Kanehisa M, Furumichi M, Sato Y, Ishiguro-Watanabe M, Tanabe M. KEGG: integrating viruses and cellular organisms. *Nucleic Acids Res.* 2021 Jan 8;49(D1):D545–51.
 71. Xu X, Pan S, Cheng S, Zhang B, Mu D, Ni P, et al. Genome sequence and analysis of the tuber crop potato. *Nature.* 2011 Jul;475(7355):189–95.
 72. Szajko K, Strzelczyk-Żyta D, Marczewski W. Comparison of leaf proteomes of potato (*Solanum tuberosum* L.) genotypes with ER- and HR-mediated

- resistance to PVY infection. *Eur J Plant Pathol.* 2018 Feb;150(2):11–385.
73. Manfre A, Glenn M, Nuñez A, Moreau RA, Dardick C. Light quantity and photosystem function mediate host susceptibility to Turnip mosaic virus via a salicylic acid-independent mechanism. *Mol Plant-Microbe Interact MPMI.* 2011 Mar;24(3):315–27.
 74. Ishibashi K, Nishikiori M, Ishikawa M. Interactions between tobamovirus replication proteins and cellular factors: their impacts on virus multiplication. *Mol Plant-Microbe Interact MPMI.* 2010 Nov;23(11):1413–9.
 75. Das PP, Lin Q, Wong S-M. Comparative proteomics of Tobacco mosaic virus-infected *Nicotiana tabacum* plants identified major host proteins involved in photosystems and plant defence. *J Proteomics.* 2019 Mar 1;194:191–9.
 76. Rajamäki M-L, Xi D, Sikorskaite-Gudziuniene S, Valkonen JPT, Whitham SA. Differential Requirement of the Ribosomal Protein S6 and Ribosomal Protein S6 Kinase for Plant-Virus Accumulation and Interaction of S6 Kinase with Potyviral VPg. *Mol Plant-Microbe Interact MPMI.* 2017 May;30(5):374–84.
 77. Dardick C. Comparative expression profiling of *Nicotiana benthamiana* leaves systemically infected with three fruit tree viruses. *Mol Plant-Microbe Interact MPMI.* 2007 Aug;20(8):1004–17.
 78. Llave C. Dynamic cross-talk between host primary metabolism and viruses during infections in plants. *Curr Opin Virol.* 2016 Aug 1;19:50–5.
 79. Mäkinen K, De S. The significance of methionine cycle enzymes in plant virus infections. *Curr Opin Plant Biol.* 2019 Aug 1;50:67–75.
 80. CLARKE S. S-Adenosylmethionine-dependent methyltransferases. *Homocysteine Health Dis.* 2001;63–78.
 81. Droux M, Ravanel S, Douce R. Methionine Biosynthesis in Higher Plants .II. Purification and Characterization of Cystathionine β -Lyase from Spinach Chloroplasts. *Arch Biochem Biophys.* 1995 Jan 1;316(1):585–95.
 82. Födinger M, Hörl WH, Sunder-Plassmann G. Molecular biology of 5,10-methylenetetrahydrofolate reductase. *J Nephrol.* 2000 Feb;13(1):20–33.
 83. Moffatt BA, Weretilnyk EA. Sustaining S-adenosyl-l-methionine-dependent methyltransferase activity in plant cells. *Physiol Plant.* 2001;113(4):435–42.
 84. ENZYME class: 2.1.1 [Internet]. [cited 2021 Oct 28]. Available from: <https://enzyme.expasy.org/EC/2.1.1.->
 85. O’Hagan D, Schmidberger JW. Enzymes that catalyse SN2 reaction mechanisms. *Nat Prod Rep.* 2010;27(6):900.
 86. SAM-dependent O-methyltransferase class I-type profile (PS51682) - PROSITE profiles entry - InterPro [Internet]. [cited 2021 Oct 28]. Available from: <https://www.ebi.ac.uk/interpro/entry/profile/PS51682/>

87. Baulcombe D. RNA silencing. *Trends Biochem Sci.* 2005 Jun 1;30(6):290–3.
88. Ding S-W. RNA-based antiviral immunity. *Nat Rev Immunol.* 2010 Sep;10(9):632–44.
89. Guo Z, Li Y, Ding S-W. Small RNA-based antimicrobial immunity. *Nat Rev Immunol.* 2019 Jan;19(1):31–44.
90. Mlotshwa S, Pruss GJ, Vance V. Small RNAs in viral infection and host defense. *Trends Plant Sci.* 2008 Jul 1;13(7):375–82.
91. Yang Z, Li Y. Dissection of RNAi-based antiviral immunity in plants. *Curr Opin Virol.* 2018 Oct 1;32:88–99.
92. Li J, Yang Z, Yu B, Liu J, Chen X. Methylation Protects miRNAs and siRNAs from a 3'-End Uridylation Activity in Arabidopsis. *Curr Biol.* 2005 Aug 23;15(16):1501–7.
93. Yu B, Yang Z, Li J, Minakhina S, Yang M, Padgett RW, et al. Methylation as a Crucial Step in Plant microRNA Biogenesis. *Science.* 2005 Feb 11;307(5711):932–5.
94. Ivanov KI, Eskelin K, Bašić M, De S, Lõhmus A, Varjosalo M, et al. Molecular insights into the function of the viral RNA silencing suppressor HCPro. *Plant J.* 2016;85(1):30–45.
95. Cañizares MC, Lozano-Durán R, Canto T, Bejarano ER, Bisaro DM, Navas-Castillo J, et al. Effects of the Crinivirus Coat Protein–Interacting Plant Protein SAHH on Post-Transcriptional RNA Silencing and Its Suppression. *Mol Plant-Microbe Interactions®.* 2013 May 22;26(9):1004–15.
96. Szittyá G, Silhavy D, Molnár A, Havelda Z, Lovas Á, Lakatos L, et al. Low temperature inhibits RNA silencing-mediated defence by the control of siRNA generation. *EMBO J.* 2003 Feb 3;22(3):633–40.
97. Chellappan P, Vanitharani R, Ogbe F, Fauquet CM. Effect of Temperature on Geminivirus-Induced RNA Silencing in Plants. *Plant Physiol.* 2005 Aug 1;138(4):1828–41.
98. Tuttle JR, Idris AM, Brown JK, Haigler CH, Robertson D. Geminivirus-Mediated Gene Silencing from Cotton Leaf Crumple Virus Is Enhanced by Low Temperature in Cotton. *Plant Physiol.* 2008 Sep 1;148(1):41–50.
99. Müller M, Munné-Bosch S. Ethylene Response Factors: A Key Regulatory Hub in Hormone and Stress Signaling. *Plant Physiol.* 2015 Sep 1;169(1):32–41.
100. Alazem M, Lin N-S. Roles of plant hormones in the regulation of host–virus interactions. *Mol Plant Pathol.* 2015;16(5):529–40.
101. van Loon LC, Geraats BPJ, Linthorst HJM. Ethylene as a modulator of disease resistance in plants. *Trends Plant Sci.* 2006 Apr 1;11(4):184–91.
102. Spechenkova N, Fesenko IA, Mamaeva A, Suprunova TP, Kalinina NO, Love

- AJ, et al. The Resistance Responses of Potato Plants to Potato Virus Y Are Associated with an Increased Cellular Methionine Content and an Altered SAM:SAH Methylation Index. *Viruses*. 2021 Jun;13(6):955.
103. Fesenko I, Spechenkova N, Mamaeva A, Makhotenko AV, Love AJ, Kalinina NO, et al. Role of the methionine cycle in the temperature-sensitive responses of potato plants to potato virus Y. *Mol Plant Pathol*. 2021;22(1):77–91.
 104. Gibson RW, Pehu E, Woods RD, Jones MGK. Resistance to potato virus Y and potato virus X in *Solanum brevidens*. *Ann Appl Biol*. 1990;116(1):151–6.
 105. Bradford MM. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal Biochem*. 1976 May 7;72(1):248–54.
 106. Goodstein DM, Shu S, Howson R, Neupane R, Hayes RD, Fazo J, et al. Phytozome: a comparative platform for green plant genomics. *Nucleic Acids Res*. 2012 Jan 1;40(D1):D1178–86.
 107. G. van Rossum. Python tutorial, Technical Report CS-R9526. CWI, Amsterdam: Centrum voor Wiskunde en Informatica; 1995 May.
 108. Vasavada V. One-way ANOVA (ANalysis Of VAriance) with post-hoc Tukey HSD (Honestly Significant Difference) Test Calculator for comparing multiple treatments [Internet]. *Biometrics*. 2021 [cited 2021 Aug 23]. Available from: https://astatsa.com/OneWay_Anova_with_TukeyHSD/
 109. Younus H. Therapeutic potentials of superoxide dismutase. *Int J Health Sci*. 2018 Jun;12(3):88–93.
 110. Yang Y, Sulpice R, Himmelbach A, Meinhard M, Christmann A, Grill E. Fibrillin expression is regulated by abscisic acid response regulators and is involved in abscisic acid-mediated photoprotection. *Proc Natl Acad Sci*. 2006 Apr 11;103(15):6061–6.
 111. Johnston EJ, Rylott EL, Beynon E, Lorenz A, Chechik V, Bruce NC. Monodehydroascorbate reductase mediates TNT toxicity in plants. *Science*. 2015 Sep 4;349(6252):1072–5.
 112. Paulose B, Chhikara S, Coomey J, Jung H, Vatamaniuk O, Dhankher OP. A γ -Glutamyl Cyclotransferase Protects Arabidopsis Plants from Heavy Metal Toxicity by Recycling Glutamate to Maintain Glutathione Homeostasis. *Plant Cell*. 2013 Nov 1;25(11):4580–95.
 113. Pitzalis N, Heinlein M. The roles of membranes and associated cytoskeleton in plant virus replication and cell-to-cell movement. *J Exp Bot*. 2018 Jan 1;69(1):117–32.
 114. Raudvere U, Kolberg L, Kuzmin I, Arak T, Adler P, Peterson H, et al. g:Profiler: a web server for functional enrichment analysis and conversions of gene lists (2019 update). *Nucleic Acids Res*. 2019 Jul 2;47(W1):W191–8.

115. Szklarczyk D, Gable AL, Nastou KC, Lyon D, Kirsch R, Pyysalo S, et al. The STRING database in 2021: customizable protein-protein networks, and functional characterization of user-uploaded gene/measurement sets. *Nucleic Acids Res.* 2021 Jan 8;49(D1):D605–12.
116. Levy A, Guenoune-Gelbart D, Epel BL. β -1,3-Glucanases. *Plant Signal Behav.* 2007 Sep 1;2(5):404–7.
117. Sun T, Li S, Ren H. Profilin as a regulator of the membrane-actin cytoskeleton interface in plant cells. *Front Plant Sci* [Internet]. 2013 [cited 2021 Mar 12];4. Available from: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2013.00512/full>
118. Berry JO, Yerramsetty P, Zielinski AM, Mure CM. Photosynthetic gene expression in higher plants. *Photosynth Res.* 2013 Nov 1;117(1):91–120.
119. Bilgin DD, Zavala JA, Zhu J, Clough SJ, Ort DR, DeLUCIA EH. Biotic stress globally downregulates photosynthesis genes. *Plant Cell Environ.* 2010;33(10):1597–613.
120. Stare T, Ramšak Ž, Blejec A, Stare K, Turnšek N, Weckwerth W, et al. Bimodal dynamics of primary metabolism-related responses in tolerant potato-Potato virus Y interaction. *BMC Genomics.* 2015 Sep 19;16:716.
121. Sharma M, Pandey A, Pandey GK. β -catenin in plants and animals: common players but different pathways. *Front Plant Sci* [Internet]. 2014 [cited 2021 Mar 12];5. Available from: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2014.00143/full>
122. Bozhkov PV, Suarez MF, Filonova LH, Daniel G, Zamyatnin AA, Rodriguez-Nieto S, et al. Cysteine protease mcII-Pa executes programmed cell death during plant embryogenesis. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2005 Oct 4;102(40):14463–8.
123. Islam S, Rahman IA, Islam T, Ghosh A. Genome-wide identification and expression analysis of glutathione S-transferase gene family in tomato: Gaining an insight to their physiological and stress-specific roles. *PloS One.* 2017;12(11):e0187504.
124. Li S. Regulation of Ribosomal Proteins on Viral Infection. *Cells.* 2019 May 27;8(5).
125. Baranenko VV. [Superoxide dismutase in plant cells]. *Tsitologiya.* 2006;48(6):465–74.
126. Feki S, Loukili MJ, Triki-Marrakchi R, Karimova G, Old I, Ounouna H, et al. Interaction between tobacco Ribulose-1,5-biphosphate Carboxylase/Oxygenase large subunit (RubisCO-LSU) and the PVY Coat Protein (PVY-CP). *Eur J Plant Pathol.* 2005 Jul 1;112(3):221–34.
127. Wang G, Cai G, Xu N, Zhang L, Sun X, Guan J, et al. Novel DnaJ Protein Facilitates Thermotolerance of Transgenic Tomatoes. *Int J Mol Sci.* 2019

- Jan;20(2):367.
128. Ilyas M, Rasheed A, Mahmood T. Functional characterization of germin and germin-like protein genes in various plant species using transgenic approaches. *Biotechnol Lett.* 2016 Sep;38(9):1405–21.
 129. Ramirez-Prado JS, Piquerez SJM, Bendahmane A, Hirt H, Raynaud C, Benhamed M. Modify the Histone to Win the Battle: Chromatin Dynamics in Plant–Pathogen Interactions. *Front Plant Sci* [Internet]. 2018 [cited 2021 Mar 12];9. Available from: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2018.00355/full>
 130. Kolomiets MV, Chen H, Gladon RJ, Braun EJ, Hannapel DJ. A Leaf Lipoxygenase of Potato Induced Specifically by Pathogen Infection. *Plant Physiol.* 2000 Nov 1;124(3):1121–30.
 131. Saad RB, Ben Romdhane W, Ben Hsouna A, Mihoubi W, Harbaoui M, Brini F. Insights into plant annexins function in abiotic and biotic stress tolerance. *Plant Signal Behav.* 2020;15(1):1699264.
 132. Martínez F, Rodrigo G, Aragónés V, Ruiz M, Lodewijk I, Fernández U, et al. Interaction network of tobacco etch potyvirus NIa protein with the host proteome during infection. *BMC Genomics.* 2016 Feb 1;17(1):87.
 133. Li X, Huang L, Hong Y, Zhang Y, Liu S, Juan ZH, et al. Co-silencing of tomato S-adenosylhomocysteine hydrolase genes confers increased immunity against *Pseudomonas syringae* pv. tomato DC3000 and enhanced tolerance to drought stress. *Front Plant Sci* [Internet]. 2015 [cited 2020 Nov 18];6. Available from: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2015.00717/full>
 134. Corrêa RL, Sanz-Carbonell A, Kogej Z, Müller SY, Ambrós S, López-Gomollón S, et al. Viral Fitness Determines the Magnitude of Transcriptomic and Epigenomic Reprogramming of Defense Responses in Plants. *Mol Biol Evol.* 2020 Jul 1;37(7):1866–81.
 135. Kuźnicki D, Meller B, Arasimowicz-Jelonek M, Braszewska-Zalewska A, Drozda A, Floryszak-Wieczorek J. BABA-Induced DNA Methylome Adjustment to Intergenerational Defense Priming in Potato to *Phytophthora infestans*. *Front Plant Sci* [Internet]. 2019 [cited 2020 Nov 18];10. Available from: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2019.00650/full>
 136. Li N, Han X, Feng D, Yuan D, Huang L-J. Signaling Crosstalk between Salicylic Acid and Ethylene/Jasmonate in Plant Defense: Do We Understand What They Are Whispering? *Int J Mol Sci.* 2019 Jan;20(3):671.
 137. Foong S-L, Paek K-H. *Capsicum annum* Hsp26.5 promotes defense responses against RNA viruses via ATAF2 but is hijacked as a chaperone for tobamovirus movement protein. *J Exp Bot.* 2020 Oct 7;71(19):6142–58.

Приложение 1. Список идентифицированных дифференциально экспрессируемых белков, метаболических путей и биологических процессов для сорта Чикаго

1.1 Дифференциально экспрессируемые белки (ДЭБ), идентифицированные в результате воздействия вирусной инфекции при нормальной и повышенной температуре, на 8 и 14 дни после инфицирования.

Phytozome protein ID: Индивидуальный номер белка согласно базе данных Phytozome V12 Solanum tuberosum.

Phytozome Gene ID: Индивидуальный номер гена согласно базе данных Phytozome V12 Solanum tuberosum.

Description – описание идентифицированного белка согласно базе данных Phytozome V12 Solanum tuberosum.

FC PVY/mock – изменение представленности (соотношение уровней экспрессии опытных и контрольных образцов)

ДЭБ, идентифицированные в результате воздействия вирусной инфекции при 22°C на 8 dpi			
Phytozome protein ID	Phytozome Gene ID	Description	FC PVY22/mock
PGSC0003DMP400028022	PGSC0003DMG400016015	Conserved gene of unknown function	0,376354319
PGSC0003DMP400051014	PGSC0003DMG401029299	Eukaryotic initiation factor 4A-2	0,606511254
PGSC0003DMP400055051	PGSC0003DMG400031808	ATP binding protein	0,637928571
PGSC0003DMP400055052	PGSC0003DMG400031808	ATP binding protein	0,637928571
PGSC0003DMP400055053	PGSC0003DMG400031808	ATP binding protein	0,637928571
PGSC0003DMP400000949	PGSC0003DMG400000486	Monodehydroascorbate reductase	0,728597176
PGSC0003DMP400000948	PGSC0003DMG400000486	Monodehydroascorbate reductase	0,728597176
PGSC0003DMP400031528	PGSC0003DMG400018094	Ribosomal protein L41	0,739011642
PGSC0003DMP400047050	PGSC0003DMG400027086	Ribosomal protein L41	0,739011642
PGSC0003DMP400034344	PGSC0003DMG400019764	Ribosomal protein L41	0,739011642
PGSC0003DMP400034062	PGSC0003DMG400019606	Nucleic acid binding protein	0,777473854
PGSC0003DMP400016806	PGSC0003DMG400009500	Glutamine cyclotransferase	0,782777347
PGSC0003DMP400016805	PGSC0003DMG400009500	Glutamine cyclotransferase	0,782777347
PGSC0003DMP400010795	PGSC0003DMG400006084	Conserved gene of unknown function	0,808051463
PGSC0003DMP400010794	PGSC0003DMG400006084	Conserved gene of unknown function	0,808051463
PGSC0003DMP400055850	PGSC0003DMG400033080	60S ribosomal protein L34	0,823754789
PGSC0003DMP400008492	PGSC0003DMG400004789	Multicopper oxidase	0,825745683
PGSC0003DMP400028983	PGSC0003DMG400016576	ATGCN5	0,826297914
PGSC0003DMP400048035	PGSC0003DMG400027630	Heme-binding protein	1,214487832
PGSC0003DMP400050609	PGSC0003DMG400029047	Fibrillin 8	1,270218301
PGSC0003DMP400050608	PGSC0003DMG400029047	Fibrillin 8	1,270218301
PGSC0003DMP400050607	PGSC0003DMG400029047	Fibrillin 8	1,270218301
PGSC0003DMP400047966	PGSC0003DMG400027577	Superoxide dismutase	1,280725779
PGSC0003DMP400028845	PGSC0003DMG401016495	Stem 28 kDa glycoprotein	1,424123616
PGSC0003DMP400037778	PGSC0003DMG400021806	Histone H2A	1,783477077

ДЭБ, идентифицированные в результате воздействия вирусной инфекции при 28°C на 8 dpi			
Phytozome protein ID	Phytozome Gene ID	Description	FC PVY28/mock
PGSC0003DMP400003634	PGSC0003DMG400002027	Cytoplasmic small heat shock protein class I	2,065228401
PGSC0003DMP400003635	PGSC0003DMG400002028	Cytoplasmic small heat shock protein class I	2,065228401
PGSC0003DMP400003636	PGSC0003DMG400002029	Cytoplasmic small heat shock protein class I	2,065228401
PGSC0003DMP400009493	PGSC0003DMG400005361	Calreticulin	1,825426945
PGSC0003DMP400009494	PGSC0003DMG400005361	Calreticulin	1,825426945
PGSC0003DMP400008519	PGSC0003DMG400004808	Mitochondrial small heat shock protein	1,656176471
PGSC0003DMP400003027	PGSC0003DMG401001686	PDE320	1,563360123
PGSC0003DMP400003026	PGSC0003DMG402001686	Conserved gene of unknown function	1,563360123
PGSC0003DMP400003872	PGSC0003DMG400002167	Glutathion S-transferase	1,503887269
PGSC0003DMP400056271	PGSC0003DMG400033882	Acidic endochitinase	1,460225273
PGSC0003DMP400045324	PGSC0003DMG400026119	Salt tolerance protein 4	1,435248296
PGSC0003DMP400044199	PGSC0003DMG400025492	Peroxidase	1,398577718
PGSC0003DMP400008192	PGSC0003DMG400004630	Glyoxysomal fatty acid beta-oxidation multifunctional protein	1,300844104
PGSC0003DMP400017707	PGSC0003DMG400010022	Patatin 3	1,296980622
PGSC0003DMP400046827	PGSC0003DMG400026978	NAD-dependent glyceraldehyde 3-P dehydrogenase	1,287191726
PGSC0003DMP400007104	PGSC0003DMG400003986	Structural molecule	1,273855577
PGSC0003DMP400027707	PGSC0003DMG401015792	Short-chain dehydrogenase	1,237875289
PGSC0003DMP400012540	PGSC0003DMG400007073	Epidermis-specific secreted glycoprotein EPI	1,233757062
PGSC0003DMP400015437	PGSC0003DMG400008785	Short chain alcohol dehydrogenase	1,204417293
PGSC0003DMP400015434	PGSC0003DMG400008785	Short chain alcohol dehydrogenase	1,204417293
PGSC0003DMP400048694	PGSC0003DMG400028020	Short chain alcohol dehydrogenase	1,204417293
PGSC0003DMP400048693	PGSC0003DMG400028020	Short chain alcohol dehydrogenase	1,204417293
PGSC0003DMP400048692	PGSC0003DMG400028020	Short chain alcohol dehydrogenase	1,204417293
PGSC0003DMP400033157	PGSC0003DMG400019077	Primary amine oxidase	0,833108655
PGSC0003DMP400055355	PGSC0003DMG400032166	Lysyl-tRNA synthetase	0,831199198
PGSC0003DMP400018424	PGSC0003DMG400010424	Rubisco subunit binding-protein alpha subunit, ruba	0,825276939
PGSC0003DMP400018425	PGSC0003DMG400010424	Rubisco subunit binding-protein alpha subunit, ruba	0,825276939
PGSC0003DMP400018426	PGSC0003DMG400010424	Rubisco subunit binding-protein alpha subunit, ruba	0,825276939
PGSC0003DMP400007654	PGSC0003DMG400004301	Chlorophyll a,b binding protein type I	0,823824451
PGSC0003DMP400022975	PGSC0003DMG400012971	Protein phosphatase 2A	0,821214143
PGSC0003DMP400020519	PGSC0003DMG400011558	Transcription factor LIM	0,816017316
PGSC0003DMP400020520	PGSC0003DMG400011558	Transcription factor LIM	0,816017316
PGSC0003DMP400018749	PGSC0003DMG400010609	Transcription factor LIM	0,816017316
PGSC0003DMP400003565	PGSC0003DMG400001985	DnaJ	0,81092437
PGSC0003DMP400003564	PGSC0003DMG400001985	DnaJ	0,81092437
PGSC0003DMP400040462	PGSC0003DMG400023400	DnaJ	0,81092437
PGSC0003DMP400008364	PGSC0003DMG401004716	Parvulin-type peptidyl prolyl cis/trans isomerase	0,809937888
PGSC0003DMP400015547	PGSC0003DMG400008855	Transcription factor BTF3	0,809785756

PGSC0003DMP400041974	PGSC0003DMG400024264	Ribosomal protein 17ae	0,807869094
PGSC0003DMP400045860	PGSC0003DMG400026414	Ribosomal protein 17ae	0,807869094
PGSC0003DMP400013023	PGSC0003DMG400007354	Heterogeneous nuclear ribonucleoprotein	0,805395249
PGSC0003DMP400013022	PGSC0003DMG400007354	Heterogeneous nuclear ribonucleoprotein	0,805395249
PGSC0003DMP400026922	PGSC0003DMG400015356	NADPH:protochlorophyllide oxidoreductase	0,802298851
PGSC0003DMP400022504	PGSC0003DMG401012699	S-formylglutathione hydrolase	0,802159827
PGSC0003DMP400017273	PGSC0003DMG400009782	Brg-1 associated factor	0,801465201
PGSC0003DMP400040147	PGSC0003DMG400023191	Brg-1 associated factor	0,801465201
PGSC0003DMP400012953	PGSC0003DMG400007315	H/ACA ribonucleoprotein complex subunit 4	0,800970874
PGSC0003DMP400029941	PGSC0003DMG400017144	Succinic semialdehyde dehydrogenase	0,799079755
PGSC0003DMP400029942	PGSC0003DMG400017144	Succinic semialdehyde dehydrogenase	0,799079755
PGSC0003DMP400029943	PGSC0003DMG400017144	Succinic semialdehyde dehydrogenase	0,799079755
PGSC0003DMP400048518	PGSC0003DMG400027903	60S ribosomal protein L1	0,79599141
PGSC0003DMP400028517	PGSC0003DMG400016318	40S ribosomal protein S15	0,795648185
PGSC0003DMP400002095	PGSC0003DMG400001128	40S ribosomal protein S15	0,795648185
PGSC0003DMP400001168	PGSC0003DMG400000579	Nascent polypeptide associated complex alpha subunit	0,793762376
PGSC0003DMP400046713	PGSC0003DMG400026910	60S ribosomal protein L9	0,789232807
PGSC0003DMP400046843	PGSC0003DMG400026983	Ribosomal protein	0,784167289
PGSC0003DMP400046842	PGSC0003DMG400026983	Ribosomal protein	0,784167289
PGSC0003DMP400046844	PGSC0003DMG400026983	Ribosomal protein	0,784167289
PGSC0003DMP400002952	PGSC0003DMG400001630	Peptidyl-prolyl cis-trans isomerase	0,776437189
PGSC0003DMP400027608	PGSC0003DMG400015745	Serine hydroxymethyltransferase	0,774489077
PGSC0003DMP400026740	PGSC0003DMG400015245	Ribosomal protein PETRP	0,773471308
PGSC0003DMP400036694	PGSC0003DMG400021164	Conserved gene of unknown function	0,773014992
PGSC0003DMP400037633	PGSC0003DMG400021708	DAG protein, chloroplastic	0,770916804
PGSC0003DMP400012993	PGSC0003DMG400007336	40S ribosomal protein S15	0,76378866
PGSC0003DMP400004865	PGSC0003DMG400002711	Conserved gene of unknown function	0,760471442
PGSC0003DMP400048952	PGSC0003DMG400028170	Conserved gene of unknown function	0,760471442
PGSC0003DMP400020747	PGSC0003DMG400011702	60S acidic ribosomal protein	0,758290495
PGSC0003DMP400020746	PGSC0003DMG400011702	60S acidic ribosomal protein	0,758290495
PGSC0003DMP400020748	PGSC0003DMG400011702	60S acidic ribosomal protein	0,758290495
PGSC0003DMP400008076	PGSC0003DMG400004572	Adenosylhomocysteinase	0,754550793
PGSC0003DMP400028247	PGSC0003DMG400016168	Methylenetetrahydrofolate reductase	0,753300493
PGSC0003DMP400006171	PGSC0003DMG400003468	Actin depolymerizing factor 3	0,751579596
PGSC0003DMP400005193	PGSC0003DMG400002880	Proline-rich protein	0,741910632
PGSC0003DMP400005194	PGSC0003DMG400002880	Proline-rich protein	0,741910632
PGSC0003DMP400010417	PGSC0003DMG401005881	Ribosomal protein L10a	0,740619137
PGSC0003DMP400010418	PGSC0003DMG401005881	Ribosomal protein L10a	0,740619137
PGSC0003DMP400036738	PGSC0003DMG400021189	40S ribosomal protein S25-1	0,734911792
PGSC0003DMP400006029	PGSC0003DMG400003368	60S ribosomal protein L12	0,733277939
PGSC0003DMP400014216	PGSC0003DMG400008079	60S ribosomal protein L12	0,733277939
PGSC0003DMP400055987	PGSC0003DMG400033341	60S ribosomal protein L12	0,733277939
PGSC0003DMP400043246	PGSC0003DMG400024929	40S ribosomal protein S12	0,71906311
PGSC0003DMP400046711	PGSC0003DMG400026909	Lysyl-tRNA synthetase	0,715917202

PGSC0003DMP400046710	PGSC0003DMG400026909	Lysyl-tRNA synthetase	0,715917202
PGSC0003DMP400000854	PGSC0003DMG400000431	Glucosyltransferase	0,705679702
PGSC0003DMP400018071	PGSC0003DMG400010221	Phospholipase A1	0,704046806
PGSC0003DMP400041097	PGSC0003DMG400023751	Basic blue copper protein	0,689393939
PGSC0003DMP400039420	PGSC0003DMG402022737	UDP-L-rhamnose synthase	0,681963034
PGSC0003DMP400023744	PGSC0003DMG400013416	Chlorophyll a-b binding protein 3C, chloroplastic	0,673733195
PGSC0003DMP400031888	PGSC0003DMG400018292	S-adenosylmethionine synthase 1	0,641010101
PGSC0003DMP400031887	PGSC0003DMG400018292	S-adenosylmethionine synthase 1	0,641010101
PGSC0003DMP400048869	PGSC0003DMG400028127	Methionine synthase	0,625717888
PGSC0003DMP400042657	PGSC0003DMG400024644	101 kDa heat shock protein	0,618969747
PGSC0003DMP400040450	PGSC0003DMG400023394	40S ribosomal protein S17	0,618047097
PGSC0003DMP400040451	PGSC0003DMG400023394	40S ribosomal protein S17	0,618047097
PGSC0003DMP400040452	PGSC0003DMG400023394	40S ribosomal protein S17	0,618047097
PGSC0003DMP400056300	PGSC0003DMG400033903	SGRP-1 protein	0,58360515
PGSC0003DMP400046584	PGSC0003DMG400026829	Eukaryotic translation initiation factor 5A-4	0,556143445
ДЭБ, идентифицированные в результате воздействия вирусной инфекции при 22°C на 14 dpi			
Phytozome protein ID	Phytozome Gene ID	Description	FC PVY22/mock
ABB90049.1		ribulose-1 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase large subunit ABB90049.1	1,51717983
PGSC0003DMP400008292	PGSC0003DMG400004682	50S ribosomal protein L18, chloroplast	1,421279655
PGSC0003DMP400051621	PGSC0003DMG400029633	26S proteasome subunit RPN2a	1,343915344
PGSC0003DMP400027644	PGSC0003DMG400015761	26S proteasome subunit RPN2a	1,343915344
PGSC0003DMP400027643	PGSC0003DMG400015761	26S proteasome subunit RPN2a	1,343915344
PGSC0003DMP400034108	PGSC0003DMG400019631	50S ribosomal protein L27, chloroplastic	1,269005848
PGSC0003DMP400034107	PGSC0003DMG400019631	50S ribosomal protein L27, chloroplastic	1,269005848
PGSC0003DMP400047198	PGSC0003DMG400027161	60S ribosomal protein L29	1,257848217
PGSC0003DMP400018202	PGSC0003DMG400010304	Sulfite reductase	1,252573075
PGSC0003DMP400038185	PGSC0003DMG400022088	Transketolase, chloroplastic	1,249493671
ABB90069.1		cytochrome b6 ABB90069.1	1,238698011
PGSC0003DMP400027577	PGSC0003DMG400015726	Glutathione s-transferase	1,227402474
PGSC0003DMP400037351	PGSC0003DMG400021550	Adenosine kinase isoform 1T	1,223899775
PGSC0003DMP400003323	PGSC0003DMG400001856	Placental protein 11	1,223263076
PGSC0003DMP400044958	PGSC0003DMG401025908	Methylketone synthase Ib	1,22172493
PGSC0003DMP400002369	PGSC0003DMG400001320	Alpha-tubulin	1,212604707
PGSC0003DMP400016338	PGSC0003DMG400009264	40S ribosomal protein S29	1,211097561
PGSC0003DMP400046892	PGSC0003DMG401027007	40S ribosomal protein S29	1,211097561
PGSC0003DMP400008076	PGSC0003DMG400004572	Adenosylhomocysteinase	1,210741688
PGSC0003DMP400042007	PGSC0003DMG400024281	Gamma aminobutyrate transaminase isoform2	1,205943691
PGSC0003DMP400010396	PGSC0003DMG400005865	Conserved gene of unknown function	1,202679091
PGSC0003DMP400008235	PGSC0003DMG400004652	Serine-pyruvate aminotransferase	1,200520269
PGSC0003DMP400017746	PGSC0003DMG400010035	Oxygen-evolving enhancer protein 1, chloroplastic	0,833434282
PGSC0003DMP400038514	PGSC0003DMG400022241	Photosystem II 10 kDa polypeptide, chloroplastic	0,820153061
PGSC0003DMP400029881	PGSC0003DMG400017096	Ripening regulated protein	0,775181724

PGSC0003DMP400055487	PGSC0003DMG400032277	Protein translocase	0,710974778
PGSC0003DMP400000819	PGSC0003DMG400000417	Superoxide dismutase [Cu-Zn]	0,496868979
ДЭБ, идентифицированные в результате воздействия вирусной инфекции при 28°C на 14 dpi			
Phytozome protein ID	Phytozome Gene ID	Description	FC PVY28/mock
PGSC0003DMP400018566	PGSC0003DMG401010492	Acidic class II 1,3-beta-glucanase	3,201598579
PGSC0003DMP400018565	PGSC0003DMG402010492	Acidic class II 1,3-beta-glucanase	3,201598579
PGSC0003DMP400051976	PGSC0003DMG400029830	Glucan endo-1,3-beta-D-glucosidase	2,506522874
PGSC0003DMP400016313	PGSC0003DMG400009244	Gibberellin-regulated protein 1	2,501737318
PGSC0003DMP400016314	PGSC0003DMG400009244	Gibberellin-regulated protein 1	2,501737318
PGSC0003DMP400033771	PGSC0003DMG400019437	Pathogen-and wound-inducible antifungal protein CBP20	2,436226749
PGSC0003DMP400002757	PGSC0003DMG400001528	Class II chitinase	2,36910213
PGSC0003DMP400056271	PGSC0003DMG400033882	Acidic endochitinase	2,328015316
PGSC0003DMP400003875	PGSC0003DMG400002169	Glutathione-S-transferase	2,039529647
PGSC0003DMP400052950	PGSC0003DMG400030427	Hsp20.1 protein	2,017824216
PGSC0003DMP400018564	PGSC0003DMG401010492	Acidic class II 1,3-beta-glucanase	1,934756245
PGSC0003DMP400018567	PGSC0003DMG401010492	Acidic class II 1,3-beta-glucanase	1,934756245
PGSC0003DMP400040869	PGSC0003DMG400023622	Peroxisomal small heat shock protein	1,880872483
PGSC0003DMP400018562	PGSC0003DMG400010490	Acidic class II 1,3-beta-glucanase	1,779821628
PGSC0003DMP400008519	PGSC0003DMG400004808	Mitochondrial small heat shock protein	1,745037682
PGSC0003DMP400052288	PGSC0003DMG400030009	Leucine-rich repeat protein	1,681626581
PGSC0003DMP400038468	PGSC0003DMG400022217	Inducible plastid-lipid associated protein	1,652470187
PGSC0003DMP400048494	PGSC0003DMG400027888	Cysteine proteinase 3	1,636948063
PGSC0003DMP400038003	PGSC0003DMG400021945	Disease resistance response protein	1,622032867
PGSC0003DMP400052949	PGSC0003DMG400030426	17.6 kD class I small heat shock protein	1,619138756
PGSC0003DMP400048035	PGSC0003DMG400027630	Heme-binding protein	1,572278912
PGSC0003DMP400024227	PGSC0003DMG400013701	Kunitz trypsin inhibitor	1,562600752
PGSC0003DMP400016823	PGSC0003DMG400009512	Kunitz-type proteinase inhibitor	1,557387057
PGSC0003DMP400017933	PGSC0003DMG400010128	Serine protease inhibitor 7	1,557387057
PGSC0003DMP400003227	PGSC0003DMG400001804	Glutathione s-transferase	1,55988529
PGSC0003DMP400003228	PGSC0003DMG400001804	Glutathione s-transferase	1,55988529
PGSC0003DMP400054218	PGSC0003DMG400031124	Myosin XI-F	1,525646071
PGSC0003DMP400054217	PGSC0003DMG400031124	Myosin XI-F	1,525646071
PGSC0003DMP400054216	PGSC0003DMG400031124	Myosin XI-F	1,525646071
PGSC0003DMP400054220	PGSC0003DMG400031124	Myosin XI-F	1,525646071
PGSC0003DMP400017707	PGSC0003DMG400010022	Patatin 3	1,508111356
PGSC0003DMP400017553	PGSC0003DMG400009940	Endoplasmic homolog	1,477232925
PGSC0003DMP400021199	PGSC0003DMG400011977	Small heat shock protein	1,484162896
PGSC0003DMP400005467	PGSC0003DMG400003044	Osmotin	1,465721819
PGSC0003DMP400029248	PGSC0003DMG400016727	Light-induced protein, chloroplastic	1,462943901
PGSC0003DMP400003634	PGSC0003DMG400002027	Cytoplasmic small heat shock protein class I	1,446414803
PGSC0003DMP400003635	PGSC0003DMG400002028	Cytoplasmic small heat shock protein class I	1,446414803
PGSC0003DMP400003636	PGSC0003DMG400002029	Cytoplasmic small heat shock protein class I	1,446414803
PGSC0003DMP400040462	PGSC0003DMG400023400	DnaJ	1,452385023

PGSC0003DMP400009589	PGSC0003DMG400005426	Dirigent 1	1,435253054
PGSC0003DMP400023006	PGSC0003DMG400012987	Threonine dehydratase biosynthetic, chloroplastic	1,427453341
PGSC0003DMP400023864	PGSC0003DMG400013494	Conserved gene of unknown function	1,427692308
PGSC0003DMP400023863	PGSC0003DMG400013494	Conserved gene of unknown function	1,427692308
PGSC0003DMP400003869	PGSC0003DMG400002165	Glutathione S-transferase	1,400528169
PGSC0003DMP400017481	PGSC0003DMG400009906	Catalase isozyme 3	1,394719758
PGSC0003DMP400011268	PGSC0003DMG400006351	Fk506 binding protein	1,38079096
PGSC0003DMP400016841	PGSC0003DMG400009532	F-box family protein	1,36256448
PGSC0003DMP400050372	PGSC0003DMG401028907	Heat shock protein 83	1,346193952
PGSC0003DMP400025062	PGSC0003DMG400014232	Calnexin	1,309722222
PGSC0003DMP400009493	PGSC0003DMG400005361	Calreticulin	1,310122879
PGSC0003DMP400009494	PGSC0003DMG400005361	Calreticulin	1,310122879
PGSC0003DMP400054457	PGSC0003DMG402031249	Conserved gene of unknown function	1,308076603
PGSC0003DMP400054458	PGSC0003DMG402031249	Conserved gene of unknown function	1,308076603
PGSC0003DMP400041438	PGSC0003DMG401023974	Amino acid binding protein	1,286614173
PGSC0003DMP400002748	PGSC0003DMG403001521	Disease resistance response protein	1,293286219
PGSC0003DMP400024245	PGSC0003DMG400013715	Chilling-responsive protein	1,268855657
PGSC0003DMP400052341	PGSC0003DMG400030056	Cytosolic ascorbate peroxidase 1	1,271087533
ABB90041.1		photosystem I P700 apoprotein A1 ABB90041.1	1,268147234
PGSC0003DMP400014394	PGSC0003DMG400008187	Class II small heat shock protein Le-HSP17.6	1,271831203
PGSC0003DMP400029175	PGSC0003DMG400016686	Conserved gene of unknown function	1,265861428
PGSC0003DMP400029176	PGSC0003DMG400016686	Conserved gene of unknown function	1,265861428
PGSC0003DMP400029177	PGSC0003DMG400016686	Conserved gene of unknown function	1,265861428
PGSC0003DMP400051216	PGSC0003DMG400029408	Catalase	1,260795936
PGSC0003DMP400028660	PGSC0003DMG400016403	Transferase, transferring glycosyl groups	1,260742188
PGSC0003DMP400051974	PGSC0003DMG400029828	EF hand family protein	1,261114237
PGSC0003DMP400053996	PGSC0003DMG400031000	Nucleoredoxin	1,259871932
PGSC0003DMP400043521	PGSC0003DMG402025083	Peroxidase	1,253348214
PGSC0003DMP400014152	PGSC0003DMG400008034	Protein Z	1,252983988
PGSC0003DMP400023807	PGSC0003DMG400013456	Heterogeneous nuclear ribonucleoprotein 27C	1,250399574
PGSC0003DMP400017597	PGSC0003DMG400009968	25 kDa protein dehydrin	1,251980333
PGSC0003DMP400051667	PGSC0003DMG400029659	60S ribosomal protein L13a	1,247648903
PGSC0003DMP400043115	PGSC0003DMG400024876	Cytochrome c	1,249406176
PGSC0003DMP400001286	PGSC0003DMG400000650	Conserved gene of unknown function	1,253271028
PGSC0003DMP400038210	PGSC0003DMG400022109	Conserved gene of unknown function	1,253271028
PGSC0003DMP400025769	PGSC0003DMG400014627	Glutathione S-transferase	1,235812947
PGSC0003DMP400040504	PGSC0003DMG400023416	Dehydroascorbate reductase	1,241995074
PGSC0003DMP400045978	PGSC0003DMG400026473	Cystatin	1,241539482
PGSC0003DMP400025336	PGSC0003DMG400014388	Constitutive plastid-lipid associated protein	1,243487699
PGSC0003DMP400035283	PGSC0003DMG400020319	Conserved gene of unknown function	1,242239102
PGSC0003DMP400014991	PGSC0003DMG400008535	Binding protein	1,240391861
PGSC0003DMP400014993	PGSC0003DMG400008535	Binding protein	1,240391861
PGSC0003DMP400014992	PGSC0003DMG400008535	Binding protein	1,240391861

PGSC0003DMP400008460	PGSC0003DMG400004766	GEM 5	1,230846169
PGSC0003DMP400008459	PGSC0003DMG400004766	GEM 5	1,230846169
PGSC0003DMP400013392	PGSC0003DMG400007572	Hydroxyphenylpyruvate reductase	1,231927711
PGSC0003DMP400011943	PGSC0003DMG400006755	Germin 12	1,225025747
PGSC0003DMP400006709	PGSC0003DMG400003756	Cysteine protease	1,224674022
PGSC0003DMP400044947	PGSC0003DMG402025903	N-acetyl-gamma-glutamyl-phosphate reductase	1,226666667
PGSC0003DMP400018842	PGSC0003DMG400010660	Superoxide dismutase [Cu-Zn] 2	1,224017232
PGSC0003DMP400034881	PGSC0003DMG400020107	Peptidylprolyl isomerase	1,219269103
PGSC0003DMP400021375	PGSC0003DMG400012093	Calcyclin-binding protein	1,221428571
PGSC0003DMP400022105	PGSC0003DMG400012494	PGR5 1A, chloroplastic	1,223802268
PGSC0003DMP400022103	PGSC0003DMG400012494	PGR5 1A, chloroplastic	1,223802268
PGSC0003DMP400022106	PGSC0003DMG400012494	PGR5 1A, chloroplastic	1,223802268
PGSC0003DMP400022104	PGSC0003DMG400012494	PGR5 1A, chloroplastic	1,223802268
PGSC0003DMP400051894	PGSC0003DMG400029787	Molecular chaperone Hsp90-1	1,205963377
PGSC0003DMP400028336	PGSC0003DMG400016223	Peroxidase 17	1,211265408
PGSC0003DMP400066346	PGSC0003DMG400044242	Leucine-rich repeat family protein	1,211671612
PGSC0003DMP400004729	PGSC0003DMG400002639	NMDA receptor-regulated protein	1,213888889
PGSC0003DMP400030587	PGSC0003DMG400017513	Acetylornithine deacetylase	1,203203203
PGSC0003DMP400026402	PGSC0003DMG400015011	Immunophilin	1,200768492
PGSC0003DMP400033461	PGSC0003DMG400019257	Chloroplast thiazole biosynthetic protein	0,828929068
PGSC0003DMP400025699	PGSC0003DMG400014590	High mobility group protein	0,829376855
PGSC0003DMP400025698	PGSC0003DMG400014590	High mobility group protein	0,829376855
PGSC0003DMP400001009	PGSC0003DMG400000508	Metal ion binding protein	0,832655827
PGSC0003DMP400000488	PGSC0003DMG400000231	Aspartic proteinase nepenthesin-1	0,827509951
PGSC0003DMP400033459	PGSC0003DMG402019255	Pectinesterase	0,827104723
PGSC0003DMP400025570	PGSC0003DMG400014509	BURP domain-containing protein	0,827691087
PGSC0003DMP400011021	PGSC0003DMG400006214	Caffeoyl-CoA O-methyltransferase 5	0,828409805
PGSC0003DMP400022582	PGSC0003DMG400012749	Fasciclin-like arabinogalactan protein 13	0,830679233
PGSC0003DMP400026922	PGSC0003DMG400015356	NADPH:protochlorophyllide oxidoreductase	0,818365288
PGSC0003DMP400026990	PGSC0003DMG400015392	50S ribosomal protein L13, chloroplastic	0,822757112
PGSC0003DMP400003396	PGSC0003DMG400001904	Non-specific lipid-transfer protein 1	0,823954984
PGSC0003DMP400042816	PGSC0003DMG400024725	Deoxyuridine 5'-triphosphate nucleotidohydrolase	0,820435003
PGSC0003DMP400050507	PGSC0003DMG400028985	Calcium ion binding protein	0,823976361
PGSC0003DMP400055381	PGSC0003DMG400032182	Non-specific lipid-transfer protein	0,822767419
PGSC0003DMP400045850	PGSC0003DMG400026409	Ribulose biphosphate carboxylase small chain 2B, chloroplastic	0,807803006
PGSC0003DMP400045851	PGSC0003DMG400026409	Ribulose biphosphate carboxylase small chain 2B, chloroplastic	0,807803006
PGSC0003DMP400045852	PGSC0003DMG400026409	Ribulose biphosphate carboxylase small chain 2B, chloroplastic	0,807803006
PGSC0003DMP400045853	PGSC0003DMG400026409	Ribulose biphosphate carboxylase small chain 2B, chloroplastic	0,807803006
PGSC0003DMP400022437	PGSC0003DMG400012666	Ribulose biphosphate carboxylase small chain 2C, chloroplastic	0,807803006
PGSC0003DMP400022436	PGSC0003DMG400012666	Ribulose biphosphate carboxylase small chain 2C, chloroplastic	0,807803006
PGSC0003DMP400022438	PGSC0003DMG400012666	Ribulose biphosphate carboxylase small chain 2C, chloroplastic	0,807803006

PGSC0003DMP400022435	PGSC0003DMG400012666	Ribulose biphosphate carboxylase small chain 2C, chloroplastic	0,807803006
PGSC0003DMP400048001	PGSC0003DMG400027602	Uroporphyrinogen decarboxylase, chloroplastic	0,810126582
PGSC0003DMP400048000	PGSC0003DMG400027602	Uroporphyrinogen decarboxylase, chloroplastic	0,810126582
PGSC0003DMP400033908	PGSC0003DMG400019510	Geranylgeranyl diphosphate reductase, chloroplastic	0,810211946
PGSC0003DMP400018890	PGSC0003DMG400010682	Thylako110uminalnal 21.5 kDa protein, chloroplast	0,806972639
PGSC0003DMP400018889	PGSC0003DMG400010682	Thylako110uminalnal 21.5 kDa protein, chloroplast	0,806972639
PGSC0003DMP400018888	PGSC0003DMG400010682	Thylako110uminalnal 21.5 kDa protein, chloroplast	0,806972639
PGSC0003DMP400018887	PGSC0003DMG400010682	Thylako110uminalnal 21.5 kDa protein, chloroplast	0,806972639
PGSC0003DMP400051636	PGSC0003DMG400029637	Peptidoglycan binding domain containing protein	0,808705194
PGSC0003DMP400051637	PGSC0003DMG400029637	Peptidoglycan binding domain containing protein	0,808705194
PGSC0003DMP400046267	PGSC0003DMG400026627	Sulfur	0,804104478
PGSC0003DMP400053725	PGSC0003DMG400030840	Ribonucleoprotein, chloroplast	0,804327375
PGSC0003DMP400056295	PGSC0003DMG400033902	RNA-binding gricine-rich protein-1c	0,800176445
PGSC0003DMP400056292	PGSC0003DMG400033902	RNA-binding gricine-rich protein-1c	0,800176445
PGSC0003DMP400056298	PGSC0003DMG400033902	RNA-binding gricine-rich protein-1c	0,800176445
PGSC0003DMP400056318	PGSC0003DMG400033915	RNA-binding gricine-rich protein-1c	0,800176445
PGSC0003DMP400055751	PGSC0003DMG400033020	RNA-binding gricine-rich protein-1c	0,800176445
PGSC0003DMP400045407	PGSC0003DMG400026170	Nuc-1 negative regulatory protein preg	0,794942529
PGSC0003DMP400012953	PGSC0003DMG400007315	H/ACA ribonucleoprotein complex subunit 4	0,801629583
PGSC0003DMP400017746	PGSC0003DMG400010035	Oxygen-evolving enhancer protein 1, chloroplastic	0,79286927
PGSC0003DMP400038248	PGSC0003DMG400022126	Porphobilinogen deaminase	0,790243902
ABB90078.1		ribosomal protein S19 ABB90078.1	0,788188529
PGSC0003DMP400037236	PGSC0003DMG400021476	l-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase	0,793643375
PGSC0003DMP400053939	PGSC0003DMG400030971	Conserved gene of unknown function	0,791988613
PGSC0003DMP400053938	PGSC0003DMG400030971	Conserved gene of unknown function	0,791988613
PGSC0003DMP400025319	PGSC0003DMG400014378	30S ribosomal protein S10, chloroplastic	0,785714286
PGSC0003DMP400040600	PGSC0003DMG400023464	V-type proton ATPase subunit G 2	0,786574531
PGSC0003DMP400040601	PGSC0003DMG400023464	V-type proton ATPase subunit G 2	0,786574531
PGSC0003DMP400007778	PGSC0003DMG400004379	Esterase	0,792097489
PGSC0003DMP400053078	PGSC0003DMG400030509	Ribose-5-phosphate isomerase	0,79133574
PGSC0003DMP400007654	PGSC0003DMG400004301	Chlorophyll a,b binding protein type I	0,783748015
PGSC0003DMP400020007	PGSC0003DMG400011293	Plasma membrane polypeptide	0,780896828
PGSC0003DMP400020006	PGSC0003DMG400011293	Plasma membrane polypeptide	0,780896828
PGSC0003DMP400046584	PGSC0003DMG400026829	Eukaryotic translation initiation factor 5A-4	0,776291793
PGSC0003DMP400059354	PGSC0003DMG400037250	S-adenosylmethionine synthase 2	0,778503046
PGSC0003DMP400002930	PGSC0003DMG400001616	Ribosome-binding factor A	0,777631331
PGSC0003DMP400002931	PGSC0003DMG400001616	Ribosome-binding factor A	0,777631331
PGSC0003DMP400052954	PGSC0003DMG400030431	Beta-tubulin 2	0,772149725
PGSC0003DMP400049183	PGSC0003DMG400028287	S-adenosylmethionine synthase	0,767231099

PGSC0003DMP400030598	PGSC0003DMG400017519	Ribonucleoprotein, chloroplast	0,767826087
PGSC0003DMP400021455	PGSC0003DMG400012136	Structural constituent of ribosome	0,769009217
PGSC0003DMP400005015	PGSC0003DMG400002790	Conserved gene of unknown function	0,760710685
PGSC0003DMP400012649	PGSC0003DMG402007138	Conserved gene of unknown function	0,757173795
PGSC0003DMP400025082	PGSC0003DMG400014243	S-adenosyl-L-methionine Mg-protoporphyrin IX methyltransferase	0,74851092
PGSC0003DMP400005277	PGSC0003DMG400002929	Chaperonin 21	0,750712251
PGSC0003DMP400014250	PGSC0003DMG400008101	KiTH-2	0,749528005
PGSC0003DMP400030347	PGSC0003DMG400017376	Fasciclin-like arabinogalactan protein 19	0,748835112
PGSC0003DMP400023744	PGSC0003DMG400013416	Chlorophyll a-b binding protein 3C, chloroplastic	0,738259669
PGSC0003DMP400046904	PGSC0003DMG400027013	Tetrapyrrole-binding protein, chloroplast	0,737105263
PGSC0003DMP400023756	PGSC0003DMG401013422	GDGL-lipase protein	0,738513261
PGSC0003DMP400035872	PGSC0003DMG400020645	Conserved gene of unknown function	0,742437964
PGSC0003DMP400027874	PGSC0003DMG400015910	Ubiquinol-cytochrome c reductase iron-sulfur subunit	0,737373737
PGSC0003DMP400001464	PGSC0003DMG400000757	Salicylic acid-binding protein 2	0,738168631
PGSC0003DMP400001891	PGSC0003DMG400000997	Zinc finger protein	0,72840828
PGSC0003DMP400031983	PGSC0003DMG400018351	NADPH:protochlorophyllide oxidoreductase	0,732986563
PGSC0003DMP400025102	PGSC0003DMG400014250	Serine carboxypeptidase	0,730633803
PGSC0003DMP400046532	PGSC0003DMG400026788	Chloroplast methionine sulfoxide reductase B2	0,732255166
PGSC0003DMP400022228	PGSC0003DMG400012559	Copper-transporting atpase paa1	0,728265435
PGSC0003DMP400029202	PGSC0003DMG400016695	Chlorophyll a-b binding protein 50, chloroplastic	0,71922821
PGSC0003DMP400042888	PGSC0003DMG400024755	Xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase 1	0,720186542
PGSC0003DMP400008394	PGSC0003DMG400004734	Conserved gene of unknown function	0,697665056
PGSC0003DMP400046973	PGSC0003DMG400027047	UPF0497 membrane protein	0,701034208
PGSC0003DMP400037085	PGSC0003DMG400021398	Xyloglucan endotransglucosylase-hydrolase XTH7	0,694605809
PGSC0003DMP400056300	PGSC0003DMG400033903	SGRP-1 protein	0,692685007
PGSC0003DMP400037385	PGSC0003DMG400021562	Single-stranded DNA binding protein	0,673526863
PGSC0003DMP400013707	PGSC0003DMG400007787	Chlorophyll a-b binding protein 8, chloroplastic	0,666978485
PGSC0003DMP400048544	PGSC0003DMG400027916	Inositol-3-phosphate synthase	0,666505617
PGSC0003DMP400014555	PGSC0003DMG400008298	Chlorophyll a/b binding protein	0,661928934
PGSC0003DMP400015466	PGSC0003DMG400008804	Chlorophyll a/b binding protein	0,661928934
PGSC0003DMP400014556	PGSC0003DMG400008299	Chlorophyll a/b binding protein	0,661928934
PGSC0003DMP400064602	PGSC0003DMG400042498	Chlorophyll a/b binding protein	0,661928934
PGSC0003DMP400014557	PGSC0003DMG400008300	Chlorophyll a/b binding protein	0,652826413
PGSC0003DMP400041545	PGSC0003DMG400024029	Histone H2A	0,654694392
PGSC0003DMP400015906	PGSC0003DMG400009042	CP12	0,615121951
PGSC0003DMP400046458	PGSC0003DMG400026738	S protein	0,422055288

1.2 Результаты анализа обогащения по функциональной принадлежности к биологическим процессам и обогащения метаболических путей для сорта Чикаго

Term name – название биологического процесса.

Term id – индивидуальный номер, где GO – результат анализа обогащения по функциональной принадлежности к биологическим процессам, KEGG – результат анализа обогащения метаболических путей.

Adjusted p-value – скорректированное на множественное сравнение p-значение.

Negative log₁₀ of adjusted p-value – отрицательный логарифм от Adjusted p-value, отражающий степень обогащения.

Биологические процессы и метаболические пути, идентифицированные для снижающих свою представленность ДЭБ в результате воздействия вирусной инфекции при 28°C на 8 dpi			
Term name	Term id	Adjusted p-value	Negative log₁₀ of adjusted p-value
cellular amide metabolic process	GO:0043603	7,89572E-15	14,10260831
translation	GO:0006412	7,50544E-13	12,12462378
peptide biosynthetic process	GO:0043043	8,73208E-13	12,05888207
peptide metabolic process	GO:0006518	1,1759E-12	11,92963126
organonitrogen compound biosynthetic process	GO:1901566	1,32297E-12	11,87844876
amide biosynthetic process	GO:0043604	1,69009E-12	11,77208986
organonitrogen compound metabolic process	GO:1901564	1,36113E-11	10,86610022
cellular process	GO:0009987	1,87566E-09	8,726846752
organic substance metabolic process	GO:0071704	7,35714E-09	8,133291154
nitrogen compound metabolic process	GO:0006807	1,73496E-08	7,760709768
cellular metabolic process	GO:0044237	4,63412E-08	7,334032713
cellular nitrogen compound metabolic process	GO:0034641	3,69949E-07	6,431858535
metabolic process	GO:0008152	5,61406E-07	6,25072307
cellular protein metabolic process	GO:0044267	6,51882E-07	6,185830822
biological_process	GO:0008150	1,33616E-06	5,874142815
protein metabolic process	GO:0019538	1,34053E-06	5,872723425
one-carbon metabolic process	GO:0006730	2,43302E-06	5,613853511
primary metabolic process	GO:0044238	3,54181E-06	5,450774235
cellular biosynthetic process	GO:0044249	4,39747E-06	5,35679684
organic substance biosynthetic process	GO:1901576	5,66469E-06	5,246823751
biosynthetic process	GO:0009058	1,05485E-05	4,976809995
cellular amino acid metabolic process	GO:0006520	2,12628E-05	4,672379989
cellular nitrogen compound biosynthetic process	GO:0044271	3,44176E-05	4,463219329
gene expression	GO:0010467	0,000111605	3,952317234
cellular macromolecule biosynthetic process	GO:0034645	0,000230618	3,63710758
macromolecule biosynthetic process	GO:0009059	0,000288846	3,539333647
small molecule metabolic process	GO:0044281	0,000788888	3,10298462
macromolecule metabolic process	GO:0043170	0,000942292	3,025814676
lysyl-tRNA aminoacylation	GO:0006430	0,001434958	2,843160772
carboxylic acid metabolic process	GO:0019752	0,002113395	2,675019319

oxoacid metabolic process	GO:0043436	0,002386841	2,622176545
organic acid metabolic process	GO:0006082	0,002439588	2,612683505
cellular macromolecule metabolic process	GO:0044260	0,002475578	2,606323435
cellular modified amino acid metabolic process	GO:0006575	0,005756076	2,239873485
sulfur compound metabolic process	GO:0006790	0,00645805	2,189898621
cofactor metabolic process	GO:0051186	0,009044904	2,043596027
alpha-amino acid metabolic process	GO:1901605	0,025043017	1,601313355
small molecule catabolic process	GO:0044282	0,031362375	1,503591052
tetrahydrofolate interconversion	GO:0035999	0,037020214	1,431561076
methionine metabolic process	GO:0006555	0,049757575	1,303140791
KEGG root term	KEGG:00000	9,61506E-15	14,01704794
Ribosome	KEGG:03010	1,61375E-10	9,792164527
Metabolic pathways	KEGG:01100	0,00018089	3,742584285
One carbon pool by folate	KEGG:00670	0,003530894	2,452115336
Aminoacyl-tRNA biosynthesis	KEGG:00970	0,011019232	1,957848692
Carbon metabolism	KEGG:01200	0,029405296	1,531574447
Glycine, serine and threonine metabolism	KEGG:00260	0,036511497	1,437570362
Ribosome biogenesis in eukaryotes	KEGG:03008	0,045492053	1,342064467
Биологические процессы и метаболические пути, идентифицированные для снижающих свою представленность ДЭБ в результате воздействия вирусной инфекции при 28°C на 14 dpi			
Term name	Term id	Adjusted p-value	Negative log₁₀ of adjusted p-value
photosynthesis	GO:0015979	3,37762E-15	14,47138895
tetrapyrrole biosynthetic process	GO:0033014	9,94254E-11	10,00250286
tetrapyrrole metabolic process	GO:0033013	6,61558E-10	9,179432266
porphyrin-containing compound biosynthetic process	GO:0006779	4,32288E-09	8,36422671
chlorophyll biosynthetic process	GO:0015995	7,20131E-09	8,142588672
photosynthesis, light reaction	GO:0019684	9,46433E-09	8,023910145
cofactor biosynthetic process	GO:0051188	2,80889E-08	7,551464716
porphyrin-containing compound metabolic process	GO:0006778	3,43958E-08	7,46349499
cellular metabolic process	GO:0044237	4,45884E-08	7,350778056
photosynthesis, light harvesting	GO:0009765	4,68758E-08	7,329051299
cellular process	GO:0009987	8,22094E-08	7,085078392
chlorophyll metabolic process	GO:0015994	1,12607E-07	6,948436278
pigment biosynthetic process	GO:0046148	1,40412E-07	6,852594289
protein-chromophore linkage	GO:0018298	1,58911E-07	6,798846036
pigment metabolic process	GO:0042440	5,34128E-07	6,272354765
biological_process	GO:0008150	8,27144E-07	6,082418806
metabolic process	GO:0008152	1,39029E-06	5,856893098
generation of precursor metabolites and energy	GO:0006091	2,13132E-06	5,67135235
organic substance metabolic process	GO:0071704	8,03176E-06	5,095189226
cofactor metabolic process	GO:0051186	1,87357E-05	4,727329148
organonitrogen compound metabolic process	GO:1901564	8,14384E-05	4,089170788
organonitrogen compound biosynthetic process	GO:1901566	0,000143108	3,844335134
nitrogen compound metabolic process	GO:0006807	0,002763612	2,558522987
S-adenosylmethionine biosynthetic process	GO:0006556	0,006765765	2,169683071
S-adenosylmethionine metabolic process	GO:0046500	0,02359811	1,627122771

cellular component organization or biogenesis	GO:0071840	0,029326176	1,532744562
cellular nitrogen compound metabolic process	GO:0034641	0,036222781	1,441018212
cellular biosynthetic process	GO:0044249	0,043044365	1,366083692
Metabolic pathways	KEGG:01100	1,58E-12	11,80035
Porphyrin and chlorophyll metabolism	KEGG:00860	4,15E-12	11,38162
KEGG root term	KEGG:00000	1,2E-10	9,920107
Biosynthesis of secondary metabolites	KEGG:01110	1,45E-07	6,838707
Photosynthesis - antenna proteins	KEGG:00196	1,57E-06	5,803868
Cysteine and methionine metabolism	KEGG:00270	0,006192	2,208163
Биологические процессы и метаболические пути, идентифицированные для растущих ДЭБ в результате воздействия вирусной инфекции при 28°C на 14 dpi			
Term name	Term id	Adjusted p-value	Negative log₁₀ of adjusted p-value
response to chemical	GO:0042221	3,65685E-07	6,436892913
response to stress	GO:0006950	4,29982E-07	6,36655019
protein folding	GO:0006457	7,36226E-07	6,132988658
response to oxidative stress	GO:0006979	2,93723E-06	5,532062238
cellular oxidant detoxification	GO:0098869	1,457E-05	4,836539529
cellular detoxification	GO:1990748	1,51727E-05	4,818938004
cellular response to toxic substance	GO:0097237	1,51727E-05	4,818938004
detoxification	GO:0098754	1,57963E-05	4,801445531
response to stimulus	GO:0050896	1,80159E-05	4,744344897
response to toxic substance	GO:0009636	2,80986E-05	4,551315567
response to oxygen-containing compound	GO:1901700	3,35083E-05	4,474848099
response to acid chemical	GO:0001101	6,01626E-05	4,22067327
reactive oxygen species metabolic process	GO:0072593	6,02381E-05	4,22012906
response to water	GO:0009415	0,000265781	3,575475718
response to abiotic stimulus	GO:0009628	0,000384383	3,415236344
hydrogen peroxide catabolic process	GO:0042744	0,000535395	3,271325846
antibiotic catabolic process	GO:0017001	0,000591167	3,22828976
response to inorganic substance	GO:0010035	0,000620968	3,206931116
hydrogen peroxide metabolic process	GO:0042743	0,000683302	3,165387592
antibiotic metabolic process	GO:0016999	0,001074698	2,96871363
cofactor catabolic process	GO:0051187	0,00112188	2,950053484
drug catabolic process	GO:0042737	0,001322413	2,878632947
biological_process	GO:0008150	0,002308708	2,636630964
cellular response to chemical stimulus	GO:0070887	0,00258403	2,587702524
response to water deprivation	GO:0009414	0,006095647	2,214980195
response to temperature stimulus	GO:0009266	0,025269847	1,597397395
cellular response to stimulus	GO:0051716	0,02817303	1,550166439
drug metabolic process	GO:0017144	0,031754865	1,498189732
cellular process	GO:0009987	0,049868183	1,302176459
Protein processing in endoplasmic reticulum	KEGG:04141	1,45641E-12	11,83671606
KEGG root term	KEGG:00000	2,64041E-08	7,578328599
Glutathione metabolism	KEGG:00480	8,38427E-06	5,076534519
Metabolic pathways	KEGG:01100	0,002527712	2,597272352

Приложение 2. Список идентифицированных дифференциально экспрессируемых белков, метаболических путей и биологических процессов для сорта Гала

2.1 Дифференциально экспрессируемые белки (ДЭБ), идентифицированные в результате воздействия вирусной инфекции при нормальной и повышенной температуре, на 8 и 14 дни после инфицирования.

Phytozome protein ID: Индивидуальный номер белка согласно базе данных Phytozome V12 Solanum tuberosum.

Phytozome Gene ID: Индивидуальный номер гена согласно базе данных Phytozome V12 Solanum tuberosum.

Description – описание идентифицированного белка согласно базе данных Phytozome V12 Solanum tuberosum.

FC PVY/mock – изменение представленности (соотношение уровней экспрессии опытных и контрольных образцов)

ДЭБ, идентифицированные в результате воздействия вирусной инфекции при 22°C на 8 dpi			
Phytozome protein ID	Phytozome Gene ID	Description	FC PVY22/mock
ABB90041.1		photosystem I P700 apoprotein A1 ABB90041.1	1,834847234
PGSC0003DMP400036639	PGSC0003DMG400021135	Ribose 5-phosphate isomerase	1,828875282
ABB90038.1		photosystem II protein D2 ABB90038.1	1,724652087
PGSC0003DMP400026520	PGSC0003DMG400015104	WRKY transcription factor	1,468018018
ABB90023.1		photosystem II protein D1 ABB90023.1	1,455993732
PGSC0003DMP400040595	PGSC0003DMG400023461	Chlorophyll a-b binding protein 6A, chloroplastic	1,412708601
PGSC0003DMP400061121	PGSC0003DMG400039017	Gene of unknown function	1,371671991
ABB90069.1		cytochrome b6 ABB90069.1	1,303646564
PGSC0003DMP400030661	PGSC0003DMG400017556	Photosystem II 22 kDa protein, chloroplastic	1,301236963
PGSC0003DMP400010381	PGSC0003DMG400005855	S-adenosylmethionine-dependent methyltransferase	1,255647263
PGSC0003DMP400027863	PGSC0003DMG400015903	Armadillo/beta-catenin repeat family protein	1,205690119
PGSC0003DMP400025812	PGSC0003DMG400014657	Glutathione S-transferase/peroxidase	0,829039813
PGSC0003DMP400008574	PGSC0003DMG400004838	Ribosomal protein L28	0,828277764
PGSC0003DMP400033477	PGSC0003DMG400019266	50S ribosomal protein L24, chloroplastic	0,811531308
PGSC0003DMP400002882	PGSC0003DMG400001591	Glycine-rich protein 2	0,798314607
PGSC0003DMP400026754	PGSC0003DMG400015254	Nucleoside diphosphate kinase 2, chloroplastic	0,798165138
PGSC0003DMP400044153	PGSC0003DMG400025460	Profilin	0,784854369
PGSC0003DMP400016376	PGSC0003DMG400009282	Protein MYG1	0,778342184
PGSC0003DMP400015834	PGSC0003DMG400009004	Chaperone protein dnaJ	0,775857485
PGSC0003DMP400017507	PGSC0003DMG400009918	Conserved gene of unknown function	0,775681342
PGSC0003DMP400042895	PGSC0003DMG400024757	40S ribosomal protein S10	0,765772299
PGSC0003DMP400052395	PGSC0003DMG400030085	Imidazoleglycerol-phosphate dehydratase	0,759589248
PGSC0003DMP400010903	PGSC0003DMG401006147	Heat shock protein	0,758270361

PGSC0003DMP40002052	PGSC0003DMG400001108	Gene of unknown function	0,748825642
PGSC0003DMP400015572	PGSC0003DMG400008863	Conserved gene of unknown function	0,746478873
PGSC0003DMP400043246	PGSC0003DMG400024929	40S ribosomal protein S12	0,745686275
PGSC0003DMP400024933	PGSC0003DMG400014178	GDP-mannose 4,6-dehydratase	0,731268313
PGSC0003DMP400068059	PGSC0003DMG400045955	Gag-pol polyprotein	0,717114094
PGSC0003DMP400011847	PGSC0003DMG400006701	ABI3-interacting protein 3	0,688706691
PGSC0003DMP400021281	PGSC0003DMG400012031	Major latex	0,670058357
PGSC0003DMP400015097	PGSC0003DMG400008591	O-methyltransferase	0,650017712
PGSC0003DMP400005393	PGSC0003DMG400002998	Conserved gene of unknown function	0,62298091
PGSC0003DMP400008070	PGSC0003DMG401004570	Ubiquitin-associated /TS-N domain-containing protein	0,619435554
PGSC0003DMP400010377	PGSC0003DMG400005851	2,4-dihydroxyhept-2-ene-1,7-dioic acid aldolase	0,606543837
PGSC0003DMP400025072	PGSC0003DMG400014238	Electron transporter	0,592790387
PGSC0003DMP400055608	PGSC0003DMG400032551	FGFR1 oncogene partner	0,572845156
PGSC0003DMP400055814	PGSC0003DMG400033054	Biotin carboxyl carrier protein subunit	0,548917402
PGSC0003DMP400002432	PGSC0003DMG400001350	RRNA methylase	0,54377261
PGSC0003DMP400052345	PGSC0003DMG400030058	MAP kinase	0,54278291
PGSC0003DMP400002885	PGSC0003DMG400001593	Protein translocase	0,534482759
PGSC0003DMP400051014	PGSC0003DMG401029299	Eukaryotic initiation factor 4A-2	0,471474617
PGSC0003DMP400033767	PGSC0003DMG400019435	Wound-induced protein WIN1	0,403719055
PGSC0003DMP400014579	PGSC0003DMG400008311	50 kDa ketoavyl-ACP synthase	0,248866592
ДЭБ, идентифицированные в результате воздействия вирусной инфекции при 28°C на 8 dpi			
Phytozome protein ID	Phytozome Gene ID	Description	FC PVY28/mock
PGSC0003DMP400048239	PGSC0003DMG400027741	Cytochrome P450	1,990087041
PGSC0003DMP400016818	PGSC0003DMG400009509	Heat shock protein 83	1,973571306
PGSC0003DMP400030700	PGSC0003DMG400017573	Ribosomal protein L15	1,776602776
PGSC0003DMP400051984	PGSC0003DMG400029836	Cystathionine beta-lyase	1,756306521
PGSC0003DMP400048122	PGSC0003DMG400027673	DNAJ heat shock N-terminal domain-containing protein	1,659199237
ABB90095.1		ycf1 protein ABB90095.1	1,655096012
ABB90065.1		photosystem II 47 kDa protein ABB90065.1	1,642406599
PGSC0003DMP400068407	PGSC0003DMG400046303	Photosystem II CP47 chlorophyll apoprotein	1,642406599
PGSC0003DMP400019559	PGSC0003DMG400011072	Ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase activase 1, chloroplastic	1,61011011
PGSC0003DMP400049773	PGSC0003DMG401028572	Chaperonin containing t-complex protein 1, epsilon subunit, tcpe	1,596091205
PGSC0003DMP400049762	PGSC0003DMG402028569	Phosphoglycerate/bisphosphoglycerate mutase	1,596091205
PGSC0003DMP400007232	PGSC0003DMG400004052	Serine/threonine protein phosphatase 2a regulatory subunit A	1,569454205
PGSC0003DMP400008369	PGSC0003DMG400004717	Signal recognition particle 9 kDa protein	1,558572537
PGSC0003DMP400018261	PGSC0003DMG400010339	Vesicle-associated membrane protein	1,557153127
PGSC0003DMP400025872	PGSC0003DMG400014681	Pantothenate kinase	1,548484848
PGSC0003DMP400038804	PGSC0003DMG400022388	TSJT1	1,538421867
PGSC0003DMP400055585	PGSC0003DMG400032541	Histidinol-phosphate aminotransferase, chloroplastic	1,532186295
PGSC0003DMP400042818	PGSC0003DMG400024727	WD-repeat protein	1,519170443
PGSC0003DMP400017124	PGSC0003DMG400009698	Ferredoxin-dependent glutamate synthase 1	1,513457861

PGSC0003DMP400006155	PGSC0003DMG400003454	ATP/GTP/Ca++ binding protein	1,510156853
PGSC0003DMP400000170	PGSC0003DMG400000072	24 kDa seed maturation protein	1,505959476
PGSC0003DMP400021793	PGSC0003DMG402012314	VIRB2-interacting protein 2	1,505959476
PGSC0003DMP400036951	PGSC0003DMG402021320	Coatomer subunit beta-1	1,491610738
PGSC0003DMP400049214	PGSC0003DMG400028311	Fructokinase 2	1,476320583
PGSC0003DMP400056079	PGSC0003DMG400033584	Fructose-1,6-bisphosphatase	1,472727273
PGSC0003DMP400020520	PGSC0003DMG400011558	Transcription factor LIM	1,466011466
PGSC0003DMP400031748	PGSC0003DMG402018223	Translation-initiation factor 3 subunit	1,46394052
PGSC0003DMP400008775	PGSC0003DMG400004937	Poly(RC)-binding protein	1,463167587
PGSC0003DMP400000680	PGSC0003DMG400000344	Splicing factor U2af large subunit B	1,460846085
PGSC0003DMP400042657	PGSC0003DMG400024644	101 kDa heat shock protein	1,458260216
PGSC0003DMP400041353	PGSC0003DMG400023919	Arginine/serine-rich splicing factor	1,457730388
PGSC0003DMP400031615	PGSC0003DMG400018144	Vacuolar protein sorting	1,454062666
PGSC0003DMP400022301	PGSC0003DMG400012591	Chlorophyll a-b binding protein CP24 10A, chloroplastic	1,453578337
PGSC0003DMP400009695	PGSC0003DMG400005500	GTP binding protein	1,452933917
PGSC0003DMP400021640	PGSC0003DMG400012232	Hydrolase	1,447310648
PGSC0003DMP400011730	PGSC0003DMG400006635	Conserved gene of unknown function	1,442811633
PGSC0003DMP400049162	PGSC0003DMG400028277	Glutamate-ammonia ligase	1,438118494
PGSC0003DMP400025599	PGSC0003DMG400014532	Conserved gene of unknown function	1,433196874
PGSC0003DMP400040349	PGSC0003DMG400023340	Ribophorin	1,430500397
PGSC0003DMP400059964	PGSC0003DMG400037860	Eukaryotic initiation factor 4A-15	1,42756017
ABB90039.1		photosystem II 44 kDa protein ABB90039.1	1,427521008
PGSC0003DMP400009639	PGSC0003DMG400005459	Progesterone 5 beta-reductase	1,415393013
PGSC0003DMP400002845	PGSC0003DMG400001570	Catalase isozyme 2	1,413967422
PGSC0003DMP400038618	PGSC0003DMG400022291	C2 domain-containing protein	1,407740774
PGSC0003DMP400026954	PGSC0003DMG400015372	Zinc binding dehydrogenase	1,404224326
PGSC0003DMP400041556	PGSC0003DMG400024033	Transport inhibitor response 1	1,394736842
PGSC0003DMP400040869	PGSC0003DMG400023622	Peroxisomal small heat shock protein	1,379647374
PGSC0003DMP400039411	PGSC0003DMG400022731	PGR5 1A, chloroplastic	1,373706004
PGSC0003DMP400013565	PGSC0003DMG400007677	Starch-granule-bound R1 protein	1,361417586
ABB90038.1		photosystem II protein D2 ABB90038.1	1,359313078
PGSC0003DMP400039374	PGSC0003DMG402022708	NAD dependent epimerase/dehydratase family protein	1,354191263
PGSC0003DMP400037679	PGSC0003DMG400021737	Class II small heat shock protein Le-HSP17.6	1,349693252
PGSC0003DMP400015312	PGSC0003DMG400008710	Aldehyde oxidase	1,339475549
ABB90041.1		photosystem I P700 apoprotein A1 ABB90041.1	1,337686567
PGSC0003DMP400015761	PGSC0003DMG402008955	Conserved gene of unknown function	1,337562146
ABB90057.1		cytochrome b559 alpha chain ABB90057.1	1,334983979
PGSC0003DMP400009416	PGSC0003DMG400005310	Cytochrome b559 subunit alpha	1,334983979
PGSC0003DMP400024854	PGSC0003DMG400014140	Prli-interacting factor 1	1,333182844
PGSC0003DMP400048567	PGSC0003DMG400027936	Sucrose-phosphate-synthase	1,332055215
PGSC0003DMP400020469	PGSC0003DMG400011537	Alpha-tubulin	1,327088949
PGSC0003DMP400014131	PGSC0003DMG400008029	Sorting and assembly machinery (Sam50) protein	1,317024463
PGSC0003DMP400002319	PGSC0003DMG400001292	NADH dehydrogenase	1,314091681

PGSC0003DMP400010905	PGSC0003DMG402006147	Short-chain alcohol dehydrogenase	1,313533835
PGSC0003DMP400040972	PGSC0003DMG400023683	Adenylosuccinate synthetase, chloroplastic	1,312364425
PGSC0003DMP400052154	PGSC0003DMG400029938	Glycine dehydrogenase [decarboxylating], mitochondrial	1,311624156
PGSC0003DMP400017506	PGSC0003DMG400009917	Ribophorin	1,310339384
PGSC0003DMP400055355	PGSC0003DMG400032166	Lysyl-tRNA synthetase	1,30746888
PGSC0003DMP400040455	PGSC0003DMG400023397	Conserved gene of unknown function	1,306316174
PGSC0003DMP400052808	PGSC0003DMG400030340	17.6 kD class I small heat shock protein	1,301767677
PGSC0003DMP400046503	PGSC0003DMG402026767	Delta 1-pyrroline-5-carboxylate synthetase	1,297263682
PGSC0003DMP400023691	PGSC0003DMG400013389	37kDa chloroplast inner envelope membrane polypeptide	1,294585678
PGSC0003DMP400019830	PGSC0003DMG401011206	Vacuolar ATP synthase subunit h	1,29331972
PGSC0003DMP400032614	PGSC0003DMG401018708	Aldehyde oxidase	1,288748565
PGSC0003DMP400043104	PGSC0003DMG402024871	Conserved gene of unknown function	1,285837332
ABB90049.1		ribulose-1 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase large subunit ABB90049.1	1,284671533
PGSC0003DMP400053197	PGSC0003DMG400030560	ATP synthase subunit beta	1,281423804
PGSC0003DMP400019159	PGSC0003DMG400010841	Eukaryotic translation initiation factor 3 subunit 6-interacting protein	1,281015756
PGSC0003DMP400047047	PGSC0003DMG402027084	Anthranilate phosphoribosyltransferase	1,280670103
PGSC0003DMP400041700	PGSC0003DMG400024107	GT2 protein	1,28024911
PGSC0003DMP400043775	PGSC0003DMG400025217	6,7-dimethyl-8-ribityllumazine synthase	1,276241451
PGSC0003DMP400004662	PGSC0003DMG400002609	Clavaminic synthase	1,276093089
PGSC0003DMP400052023	PGSC0003DMG400029857	Strictosidine synthase	1,274125133
PGSC0003DMP400014163	PGSC0003DMG400008050	GcpE	1,273945605
PGSC0003DMP400044015	PGSC0003DMG400025374	Arogenate dehydratase 2	1,273690524
PGSC0003DMP400040538	PGSC0003DMG400023436	IBR3 (IBA-RESPONSE 3)	1,271013354
PGSC0003DMP400024950	PGSC0003DMG402014186	ATP binding protein	1,269858946
PGSC0003DMP400031620	PGSC0003DMG400018148	ATPANK2 (PANTOTHENATE KINASE 2); pantothenate kinase	1,268081003
PGSC0003DMP400037945	PGSC0003DMG400021910	Chitinase	1,26168991
PGSC0003DMP400049899	PGSC0003DMG400028642	Cytochrome c1-1, heme protein, mitochondrial	1,26152035
ABB90069.1		cytochrome b6 ABB90069.1	1,257486172
PGSC0003DMP400043495	PGSC0003DMG400025068	One-helix protein	1,255935148
PGSC0003DMP400023294	PGSC0003DMG400013161	Transducin family protein	1,252788541
ABB90091.1		NADH dehydrogenase subunit I ABB90091.1	1,249479631
PGSC0003DMP400020075	PGSC0003DMG401011339	NADH-plastoquinone oxidoreductase subunit 4	1,249479631
PGSC0003DMP400006555	PGSC0003DMG400003666	Senescence-associated protein	1,247626978
PGSC0003DMP400014894	PGSC0003DMG400008488	Chloroplast pigment-binding protein CP29	1,246412884
PGSC0003DMP400044761	PGSC0003DMG400025823	Nitrite reductase	1,244858612
PGSC0003DMP400056216	PGSC0003DMG400033698	Structural molecule	1,243816254
ABB90075.1		ribosomal protein L14 ABB90075.1	1,238664323
PGSC0003DMP400035467	PGSC0003DMG400020422	Phosphoenolpyruvate carboxylase	1,237651445
PGSC0003DMP400013290	PGSC0003DMG400007504	Carbamoyl phosphate synthase large subunit	1,233576642
PGSC0003DMP400039774	PGSC0003DMG400022933	Auxin-induced beta-glucosidase	1,232526882
PGSC0003DMP400045965	PGSC0003DMG400026463	Aquaporin TIP2;3	1,231629743

PGSC0003DMP400043893	PGSC0003DMG400025299	Alpha-galactosidase/alpha-n-acetylgalactosaminidase	1,230994152
PGSC0003DMP400048035	PGSC0003DMG400027630	Heme-binding protein	1,230992035
ABB90023.1		photosystem II protein D1 ABB90023.1	1,230679612
PGSC0003DMP400034084	PGSC0003DMG400019619	OJ991214_12.13 protein	1,229306488
PGSC0003DMP400055325	PGSC0003DMG400032155	Lipoxygenase	1,223750631
PGSC0003DMP400047363	PGSC0003DMG400027247	Insulin degrading enzyme	1,223744292
PGSC0003DMP400002885	PGSC0003DMG400001593	Protein translocase	1,221839872
PGSC0003DMP400054865	PGSC0003DMG400031524	Glycine-rich protein	1,220532319
PGSC0003DMP400029652	PGSC0003DMG400016971	Conserved gene of unknown function	1,217264509
PGSC0003DMP400049298	PGSC0003DMG400028348	Ribulose-1,5 bisphosphate carboxylase/oxygenase large subunit N-methyltransferase, chloroplastic	1,214355949
PGSC0003DMP400011153	PGSC0003DMG400006289	Isoleucyl-tRNA synthetase	1,213114754
ABB90032.1		ribosomal protein S2 ABB90032.1	1,212987013
PGSC0003DMP400023622	PGSC0003DMG400013343	Isoleucyl tRNA synthetase	1,21005456
PGSC0003DMP400040637	PGSC0003DMG400023478	ATVPS33 (Arabidopsis thaliana vacuolar protein sorting 33); protein transporter	1,206470029
PGSC0003DMP400012614	PGSC0003DMG400007119	60s acidic ribosomal protein	1,206193969
PGSC0003DMP400028363	PGSC0003DMG400016240	Beta-hexosaminidase	1,200865801
PGSC0003DMP400037633	PGSC0003DMG400021708	DAG protein, chloroplastic	0,831151035
PGSC0003DMP400038431	PGSC0003DMG400022200	Plastid-dividing ring protein	0,830725462
PGSC0003DMP400009182	PGSC0003DMG400005175	Conserved gene of unknown function	0,830020562
PGSC0003DMP400040866	PGSC0003DMG400023620	Glutamine synthetase	0,829410136
PGSC0003DMP400053748	PGSC0003DMG400030853	Ubiquitin-fold modifier 1	0,826637314
PGSC0003DMP400053196	PGSC0003DMG400030559	Fruit protein PKIWI502	0,826165522
PGSC0003DMP400030789	PGSC0003DMG400017627	DNA-binding protein p24	0,826157595
PGSC0003DMP400025107	PGSC0003DMG400014253	Acyl carrier protein	0,825934066
PGSC0003DMP400028604	PGSC0003DMG400016367	Ribosomal protein S27	0,823938224
PGSC0003DMP400030492	PGSC0003DMG400017453	Oligopeptidase	0,823529412
PGSC0003DMP400000951	PGSC0003DMG400000487	50S ribosomal protein L12, chloroplastic	0,823375205
PGSC0003DMP400012204	PGSC0003DMG400006896	Mitochondrial outer membrane protein porin of 34 kDa	0,823311748
PGSC0003DMP400047601	PGSC0003DMG400027374	ATP synthase D chain, mitochondrial	0,82108339
PGSC0003DMP400035870	PGSC0003DMG400020645	Conserved gene of unknown function	0,819568345
PGSC0003DMP400003446	PGSC0003DMG400001932	6-phosphogluconate dehydrogenase, decarboxylating	0,818825195
PGSC0003DMP400005654	PGSC0003DMG401003132	Gene of unknown function	0,818370987
PGSC0003DMP400026927	PGSC0003DMG400015360	Thioredoxin m(Mitochondrial)-type	0,817889908
PGSC0003DMP400041178	PGSC0003DMG400023797	Embryo-specific 3	0,81486178
PGSC0003DMP400051667	PGSC0003DMG400029659	60S ribosomal protein L13a	0,814662085
PGSC0003DMP400025135	PGSC0003DMG400014266	Splicing factor	0,814360373
PGSC0003DMP400053725	PGSC0003DMG400030840	Ribonucleoprotein, chloroplast	0,813953488
PGSC0003DMP400006613	PGSC0003DMG400003707	Pre-pro-cysteine proteinase	0,813821138
PGSC0003DMP400001286	PGSC0003DMG400000650	Conserved gene of unknown function	0,812871097
PGSC0003DMP400038210	PGSC0003DMG400022109	Conserved gene of unknown function	0,812871097
PGSC0003DMP400046904	PGSC0003DMG400027013	Tetrapyrrole-binding protein, chloroplast	0,809756098
PGSC0003DMP400055635	PGSC0003DMG400032570	50S ribosomal protein L10, chloroplastic	0,808134546
PGSC0003DMP400009124	PGSC0003DMG400005140	GYF domain-containing protein	0,807486631

PGSC0003DMP400002693	PGSC0003DMG402001494	PR10	0,80741231
PGSC0003DMP400004865	PGSC0003DMG400002711	Conserved gene of unknown function	0,806808511
PGSC0003DMP400048952	PGSC0003DMG400028170	Conserved gene of unknown function	0,806808511
PGSC0003DMP400028621	PGSC0003DMG400016382	Ubiquitin-conjugating enzyme family protein	0,80661052
PGSC0003DMP400045977	PGSC0003DMG400026473	Cystatin	0,806462821
PGSC0003DMP400053669	PGSC0003DMG400030814	14-3-3 protein	0,804969486
ABB90077.1		ribosomal protein L22 ABB90077.1	0,804891015
PGSC0003DMP400000900	PGSC0003DMG400000456	50S ribosomal protein L9, chloroplastic	0,803712365
PGSC0003DMP400025343	PGSC0003DMG400014394	Conserved gene of unknown function	0,803495311
PGSC0003DMP400040199	PGSC0003DMG400023236	Sn-1 protein	0,80136652
PGSC0003DMP400037385	PGSC0003DMG400021562	Single-stranded DNA binding protein	0,799651061
PGSC0003DMP400038791	PGSC0003DMG400022381	Conserved gene of unknown function	0,794953485
PGSC0003DMP400048001	PGSC0003DMG400027602	Uroporphyrinogen decarboxylase, chloroplastic	0,794744122
PGSC0003DMP400053992	PGSC0003DMG400030998	Alcohol dehydrogenase	0,791698113
PGSC0003DMP400001384	PGSC0003DMG400000708	Glycine-rich RNA binding protein	0,791503633
PGSC0003DMP400026117	PGSC0003DMG400014836	Steroid binding protein	0,789973333
PGSC0003DMP400019877	PGSC0003DMG400011235	Steroid binding protein	0,789973333
PGSC0003DMP400019101	PGSC0003DMG400010809	21kD protein	0,789620627
PGSC0003DMP400047293	PGSC0003DMG402027210	Glucosyltransferase	0,789406672
PGSC0003DMP400003838	PGSC0003DMG400002146	PTAC16	0,789399459
PGSC0003DMP400015506	PGSC0003DMG400008830	NAD-dependent epimerase/dehydratase	0,788601909
PGSC0003DMP400037085	PGSC0003DMG400021398	Xyloglucan endotransglucosylase-hydrolase XTH7	0,78839779
PGSC0003DMP400008774	PGSC0003DMG400004936	50S ribosomal protein 6, chloroplastic	0,786276083
PGSC0003DMP400025263	PGSC0003DMG400014339	Remorin	0,78493764
PGSC0003DMP400037174	PGSC0003DMG400021448	Pom30 protein	0,784582133
PGSC0003DMP400043466	PGSC0003DMG400025052	ATP synthase 24 kDa subunit, mitochondrial	0,784554004
PGSC0003DMP400049253	PGSC0003DMG400028327	Conserved gene of unknown function	0,784380834
PGSC0003DMP400033822	PGSC0003DMG400019454	GDP-mannose 3',5'-epimerase	0,78172079
PGSC0003DMP400049140	PGSC0003DMG400028266	Peroxiredoxin	0,780978509
PGSC0003DMP400053710	PGSC0003DMG400030834	Thylakoid luminal 29 kDa protein, chloroplastic	0,77693041
PGSC0003DMP400016183	PGSC0003DMG400009178	Pectinesterase	0,776722925
PGSC0003DMP400047128	PGSC0003DMG400027131	LIM domain protein WLIM2	0,775979557
PGSC0003DMP400032980	PGSC0003DMG400018943	Sulfate adenyltransferase	0,767899292
ABB90078.1		ribosomal protein S19 ABB90078.1	0,766884532
PGSC0003DMP400002695	PGSC0003DMG400001496	Ras-GTPase-activating protein-binding protein	0,766201805
PGSC0003DMP400015035	PGSC0003DMG400008564	Chlorophyll a-b binding protein 13, chloroplastic	0,765895954
PGSC0003DMP400040663	PGSC0003DMG400023492	Copper chaperone	0,76256
PGSC0003DMP400002817	PGSC0003DMG400001555	Aspartyl/glutamyl-tRNA(Asn/Gln) amidotransferase subunit B	0,759467333
PGSC0003DMP400009959	PGSC0003DMG401005658	ArcA2 protein	0,757451182
PGSC0003DMP400036701	PGSC0003DMG400021168	Katanin p60 ATPase-containing subunit	0,757176718
PGSC0003DMP400020579	PGSC0003DMG400011587	NADH-ubiquinone oxidoreductase B16.6 subunit	0,756865709
PGSC0003DMP400031071	PGSC0003DMG400017783	Bg55 protein	0,756479482

PGSC0003DMP400053707	PGSC0003DMG400030832	Histone H3.3	0,752870421
PGSC0003DMP400028214	PGSC0003DMG400016151	Histone H3.3	0,752870421
PGSC0003DMP400006732	PGSC0003DMG400003769	Histone H3.3	0,752870421
PGSC0003DMP400029337	PGSC0003DMG400016793	Histone H3.3	0,752870421
PGSC0003DMP400033827	PGSC0003DMG400019456	Tha4 protein	0,751523358
PGSC0003DMP400050038	PGSC0003DMG400028726	Transcription factor BTF3	0,748006645
PGSC0003DMP400037875	PGSC0003DMG400021865	OB-fold nucleic acid binding domain containing protein	0,74738783
PGSC0003DMP400036738	PGSC0003DMG400021189	40S ribosomal protein S25-1	0,747302158
PGSC0003DMP400011268	PGSC0003DMG400006351	Fk506 binding protein	0,7465
PGSC0003DMP400020747	PGSC0003DMG400011702	60S acidic ribosomal protein	0,746268657
PGSC0003DMP400011772	PGSC0003DMG400006661	ASR4	0,744390244
PGSC0003DMP400015091	PGSC0003DMG400008589	RNA helicase	0,744081172
PGSC0003DMP400005581	PGSC0003DMG400003103	Inorganic pyrophosphatase	0,743186919
PGSC0003DMP400041818	PGSC0003DMG400024182	Ribulose biphosphate carboxylase small chain C, chloroplastic	0,741622931
PGSC0003DMP400010461	PGSC0003DMG400005907	DNA-directed RNA polymerase II	0,735955851
PGSC0003DMP400014952	PGSC0003DMG400008513	Acidic ribosomal protein P3	0,734609177
PGSC0003DMP400023864	PGSC0003DMG400013494	Conserved gene of unknown function	0,733564356
PGSC0003DMP400033807	PGSC0003DMG400019448	Ribose-5-phosphate isomerase	0,729839529
PGSC0003DMP400026892	PGSC0003DMG400015336	Multiprotein bridging factor 1b	0,728854519
PGSC0003DMP400012592	PGSC0003DMG400007099	Multiprotein bridging factor 1c	0,728854519
PGSC0003DMP400008394	PGSC0003DMG400004734	Conserved gene of unknown function	0,726510965
PGSC0003DMP400050964	PGSC0003DMG402029274	40S ribosomal protein S10	0,726123886
PGSC0003DMP400020595	PGSC0003DMG400011603	Germin	0,724637681
PGSC0003DMP400013127	PGSC0003DMG400007410	60s acidic ribosomal protein	0,723196881
PGSC0003DMP400018071	PGSC0003DMG400010221	Phospholipase A1	0,723127404
PGSC0003DMP400040514	PGSC0003DMG400023424	P0 ribosomal protein	0,722931705
PGSC0003DMP400038231	PGSC0003DMG400022119	Phosphoglycerate kinase	0,722919042
PGSC0003DMP400031997	PGSC0003DMG400018360	Photosystem II 11 kDa protein	0,715684355
PGSC0003DMP400033644	PGSC0003DMG400019363	Ribosome-recycling factor, chloroplastic	0,714521679
PGSC0003DMP400028601	PGSC0003DMG400016367	Ribosomal protein S27	0,706706982
PGSC0003DMP400017325	PGSC0003DMG401009818	Disease resistance protein BS2	0,705118962
PGSC0003DMP400039501	PGSC0003DMG401022784	Resistance protein PSH-RGH6	0,705118962
PGSC0003DMP400013416	PGSC0003DMG400007579	Conserved gene of unknown function	0,704895105
PGSC0003DMP400006584	PGSC0003DMG400003691	Phenylcoumaran benzylic ether reductase	0,70446393
PGSC0003DMP400001761	PGSC0003DMG400000926	Oxygen-evolving enhancer protein 2, chloroplastic	0,702874877
PGSC0003DMP400027842	PGSC0003DMG400015887	Light-inducible protein ATLS1	0,702647658
PGSC0003DMP400015906	PGSC0003DMG400009042	CP12	0,702341463
PGSC0003DMP400015547	PGSC0003DMG400008855	Transcription factor BTF3	0,699175258
PGSC0003DMP400033854	PGSC0003DMG400019472	Copper chaperone	0,697750363
PGSC0003DMP400012365	PGSC0003DMG400006976	Structural constituent of ribosome	0,697689076
PGSC0003DMP400040450	PGSC0003DMG400023394	40S ribosomal protein S17	0,697023256
PGSC0003DMP400049884	PGSC0003DMG400028631	40S ribosomal protein S12	0,696565357
PGSC0003DMP400035536	PGSC0003DMG400020460	Conserved gene of unknown function	0,696222791
PGSC0003DMP400004255	PGSC0003DMG400002389	Chaperonin 21	0,695590471

PGSC0003DMP400034517	PGSC0003DMG400019882	UDP-glucose:glucosyltransferase	0,692531876
PGSC0003DMP400015309	PGSC0003DMG400008708	Methionine synthase	0,691985646
PGSC0003DMP400017913	PGSC0003DMG400010115	C2 domain-containing protein	0,690498589
PGSC0003DMP400005015	PGSC0003DMG400002790	Conserved gene of unknown function	0,686922885
PGSC0003DMP400035579	PGSC0003DMG400020484	ATP synthase subunit b', chloroplastic	0,686532863
PGSC0003DMP400049374	PGSC0003DMG400028384	Conserved gene of unknown function	0,684306201
PGSC0003DMP400015097	PGSC0003DMG400008591	O-methyltransferase	0,683830492
PGSC0003DMP400040423	PGSC0003DMG400023375	Histone H2B	0,683700914
PGSC0003DMP400006029	PGSC0003DMG400003368	60S ribosomal protein L12	0,681639086
PGSC0003DMP400014216	PGSC0003DMG400008079	60S ribosomal protein L12	0,681639086
PGSC0003DMP400055987	PGSC0003DMG400033341	60S ribosomal protein L12	0,681639086
PGSC0003DMP400055010	PGSC0003DMG400031778	Histone H3.2	0,681451613
PGSC0003DMP400011232	PGSC0003DMG401006333	Histone H3.2	0,681451613
PGSC0003DMP400043844	PGSC0003DMG400025261	Histone H3.2	0,681451613
PGSC0003DMP400011206	PGSC0003DMG402006315	Histone H3.2	0,681451613
PGSC0003DMP400039599	PGSC0003DMG400022836	Histone H3.2	0,681451613
PGSC0003DMP400055218	PGSC0003DMG400032112	Histone H3.2	0,681451613
PGSC0003DMP400043824	PGSC0003DMG400025246	Histone H3.2	0,681451613
PGSC0003DMP400063655	PGSC0003DMG400041551	DNA binding protein	0,679767234
PGSC0003DMP400032599	PGSC0003DMG400018702	I-box binding factor	0,679767234
PGSC0003DMP400035338	PGSC0003DMG400020344	DIV3B protein	0,679767234
PGSC0003DMP400043899	PGSC0003DMG400025303	MYBR domain class transcription factor	0,679767234
PGSC0003DMP400047120	PGSC0003DMG400027126	DIV2B protein	0,679767234
PGSC0003DMP400016919	PGSC0003DMG400009570	MYB transcription factor	0,679767234
PGSC0003DMP400036053	PGSC0003DMG400020730	DIV2B protein	0,679767234
PGSC0003DMP400000665	PGSC0003DMG400000340	MYB transcription factor	0,679767234
PGSC0003DMP400040666	PGSC0003DMG400023495	I-box binding factor	0,679767234
PGSC0003DMP400045919	PGSC0003DMG400026442	MYBR domain class transcription factor	0,679767234
PGSC0003DMP400013453	PGSC0003DMG400007603	I-box binding factor	0,679767234
PGSC0003DMP400032443	PGSC0003DMG400018620	Myb family transcription factor	0,679767234
PGSC0003DMP400003408	PGSC0003DMG400001913	Transcription factor	0,679767234
PGSC0003DMP400037448	PGSC0003DMG400021599	DNA binding protein	0,679767234
PGSC0003DMP400033233	PGSC0003DMG400019129	DIV3B protein	0,679767234
PGSC0003DMP400055764	PGSC0003DMG400033030	DNA binding protein	0,679767234
PGSC0003DMP400052826	PGSC0003DMG400030348	MYB-like transcription factor DIVARICATA	0,679767234
PGSC0003DMP400042525	PGSC0003DMG400024572	MYB transcription factor	0,679767234
PGSC0003DMP400045544	PGSC0003DMG400026241	MybSt1	0,679767234
PGSC0003DMP400004905	PGSC0003DMG400002729	Ribosomal protein L24	0,673014146
PGSC0003DMP400038870	PGSC0003DMG400022418	NADPH quinone oxidoreductase	0,667752443
PGSC0003DMP400042879	PGSC0003DMG400024748	Histone H2A.1	0,662561576
PGSC0003DMP400047966	PGSC0003DMG400027577	Superoxide dismutase	0,659621529
PGSC0003DMP400005279	PGSC0003DMG400002929	Chaperonin 21	0,658333333
PGSC0003DMP400023400	PGSC0003DMG400013235	Glutamine synthetase	0,65665543
PGSC0003DMP400034002	PGSC0003DMG400019584	Ribulose biphosphate carboxylase small chain 1, chloroplastic	0,656204832
PGSC0003DMP400030711	PGSC0003DMG400017584	29 kDa ribonucleoprotein B, chloroplastic	0,64792176

PGSC0003DMP40000952	PGSC0003DMG40000488	50S ribosomal protein L12, chloroplastic	0,639395723
PGSC0003DMP400047881	PGSC0003DMG400027535	40S ribosomal protein S25	0,635098983
PGSC0003DMP400033462	PGSC0003DMG400019258	Translational initiation factor eIF1	0,586975524
PGSC0003DMP400025425	PGSC0003DMG400014429	Gene of unknown function	0,586975524
PGSC0003DMP400015710	PGSC0003DMG400008930	Histone H2A	0,5761079
PGSC0003DMP400024701	PGSC0003DMG400014027	Germin	0,564229657
PGSC0003DMP400043407	PGSC0003DMG400025012	Histone H2A	0,536249039
PGSC0003DMP400035577	PGSC0003DMG400020480	Conserved gene of unknown function	0,496573209
PGSC0003DMP400056300	PGSC0003DMG400033903	SRP-1 protein	0,490087598
ДЭБ, идентифицированные в результате воздействия вирусной инфекции при 22°C на 14 dpi			
Phytozome protein ID	Phytozome Gene ID	Description	FC PVY2/mock
PGSC0003DMP400008292	PGSC0003DMG400004682	50S ribosomal protein L18, chloroplast	2,015673981
PGSC0003DMP400046584	PGSC0003DMG400026829	Eukaryotic translation initiation factor 5A-4	1,84287132
PGSC0003DMP400015309	PGSC0003DMG400008708	Methionine synthase	1,761207685
PGSC0003DMP400052341	PGSC0003DMG400030056	Cytosolic ascorbate peroxidase 1	1,563795853
PGSC0003DMP400028235	PGSC0003DMG400016162	2-deoxyglucose-6-phosphate phosphatase	1,540889883
PGSC0003DMP400015035	PGSC0003DMG400008564	Chlorophyll a-b binding protein 13, chloroplastic	1,53402965
PGSC0003DMP400017915	PGSC0003DMG400010117	Gene of unknown function	1,532955716
PGSC0003DMP400051895	PGSC0003DMG400029788	Farnesyl pyrophosphate synthase	1,515881913
PGSC0003DMP400046064	PGSC0003DMG400026516	Conserved gene of unknown function	1,507454924
PGSC0003DMP400046065	PGSC0003DMG400026516	Conserved gene of unknown function	1,507454924
PGSC0003DMP400032229	PGSC0003DMG400018498	F-box family protein	1,504649197
PGSC0003DMP400004893	PGSC0003DMG402002721	Enolase	1,465294118
PGSC0003DMP400043907	PGSC0003DMG400025309	Homoserine kinase	1,466774716
PGSC0003DMP400042007	PGSC0003DMG400024281	Gamma aminobutyrate transaminase isoform2	1,446143155
PGSC0003DMP400026356	PGSC0003DMG400014989	Importin alpha 2	1,407059585
PGSC0003DMP400000602	PGSC0003DMG400000302	Lactoylglutathione lyase / glyoxalase I, putative	1,396124193
PGSC0003DMP400042001	PGSC0003DMG400024275	Gamma aminobutyrate transaminase isoform3	1,388718953
PGSC0003DMP400022975	PGSC0003DMG400012971	Protein phosphatase 2A	1,388702929
PGSC0003DMP400001124	PGSC0003DMG400000560	Catechol O-methyltransferase	1,381027668
PGSC0003DMP400029634	PGSC0003DMG400016961	Oxidoreductase	1,377478754
PGSC0003DMP400055621	PGSC0003DMG400032557	Proteasome subunit beta type-3-A	1,369021739
PGSC0003DMP400010972	PGSC0003DMG400006186	Hydroxypyruvate reductase	1,359452326
PGSC0003DMP400025049	PGSC0003DMG400014229	Ebna2 binding protein P100	1,347011597
PGSC0003DMP400006368	PGSC0003DMG402003567	Ferredoxin--NADP reductase, leaf-type isozyme, chloroplastic	1,336104513
PGSC0003DMP400018878	PGSC0003DMG400010677	Heat shock 70 kDa protein, mitochondrial	1,342521008
PGSC0003DMP400006359	PGSC0003DMG400003563	Flavanone 3 beta-hydroxylase	1,340504648
PGSC0003DMP400027577	PGSC0003DMG400015726	Glutathione s-transferase	1,337587747
PGSC0003DMP400049611	PGSC0003DMG400028502	Prolyl-tRNA synthetase	1,335820896
PGSC0003DMP400008235	PGSC0003DMG400004652	Serine-pyruvate aminotransferase	1,328947368
PGSC0003DMP400051119	PGSC0003DMG400029355	Allyl alcohol dehydrogenase	1,329731744
PGSC0003DMP400025811	PGSC0003DMG400014657	Glutathione S-transferase/oxidase	1,330409998
PGSC0003DMP400021101	PGSC0003DMG400011909	Metacaspase 1	1,324960754

PGSC0003DMP400017652	PGSC0003DMG400009992	Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase B subunit	1,324622746
PGSC0003DMP400037351	PGSC0003DMG400021550	Adenosine kinase isoform 1T	1,319541693
PGSC0003DMP400047202	PGSC0003DMG401027165	Chaperonin-60kD, ch60	1,310686016
PGSC0003DMP400010377	PGSC0003DMG400005851	2,4-dihydroxyhept-2-ene-1,7-dioic acid aldolase	1,305012944
PGSC0003DMP400052530	PGSC0003DMG400030158	50 kDa ketoavyl-ACP synthase	1,298592621
PGSC0003DMP400045714	PGSC0003DMG400026336	N-carbamoylputrescine amidase	1,302841573
PGSC0003DMP400005193	PGSC0003DMG400002880	Proline-rich protein	1,304064617
PGSC0003DMP400030463	PGSC0003DMG400017433	Glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase	1,286965351
PGSC0003DMP400038314	PGSC0003DMG400022159	Heat shock cognate protein 80	1,294065282
PGSC0003DMP400059354	PGSC0003DMG400037250	S-adenosylmethionine synthase 2	1,293456033
PGSC0003DMP400010903	PGSC0003DMG401006147	Heat shock protein	1,287066246
PGSC0003DMP400024854	PGSC0003DMG400014140	Prli-interacting factor 1	1,285500747
PGSC0003DMP400051586	PGSC0003DMG400029618	3-ketoacyl CoA thiolase 2	1,286672255
PGSC0003DMP400006150	PGSC0003DMG400003449	Thioredoxin	1,286290323
PGSC0003DMP400026694	PGSC0003DMG400015215	Asparaginyl-tRNA synthetase, chloroplastic/mitochondrial	1,294776119
PGSC0003DMP400025374	PGSC0003DMG400014405	Heat shock cognate protein 80	1,280513919
PGSC0003DMP400040626	PGSC0003DMG400023474	Translation initiation factor	1,282364279
PGSC0003DMP400034783	PGSC0003DMG400020064	Histone H1	1,280829596
PGSC0003DMP400021497	PGSC0003DMG400012166	Translation initiation factor IF-2	1,278106509
PGSC0003DMP400004779	PGSC0003DMG400002671	Protein G10	1,277810477
PGSC0003DMP400020813	PGSC0003DMG400011740	SGA	1,279821628
PGSC0003DMP400024300	PGSC0003DMG400013747	Conserved gene of unknown function	1,282465892
PGSC0003DMP400002952	PGSC0003DMG400001630	Peptidyl-prolyl cis-trans isomerase	1,27397093
PGSC0003DMP400033445	PGSC0003DMG400019248	Chlorophyll a-b binding protein 13, chloroplastic	1,265306122
PGSC0003DMP400006171	PGSC0003DMG400003468	Actin depolymerizing factor 3	1,272907927
PGSC0003DMP400008364	PGSC0003DMG401004716	Parvulin-type peptidyl prolyl cis/trans isomerase	1,2692
PGSC0003DMP400029481	PGSC0003DMG400016870	Beta-subunit of K ⁺ channels	1,266362253
PGSC0003DMP400038511	PGSC0003DMG401022238	ATP synthase subunit alpha, mitochondrial	1,274254822
PGSC0003DMP400022361	PGSC0003DMG400012624	Mitochondrial succinate dehydrogenase iron sulfur subunit	1,273981824
PGSC0003DMP400040333	PGSC0003DMG400023335	Calreticulin	1,270376176
PGSC0003DMP400010303	PGSC0003DMG400005810	Conserved gene of unknown function	1,267636684
PGSC0003DMP400036694	PGSC0003DMG400021164	Conserved gene of unknown function	1,271995559
PGSC0003DMP400041210	PGSC0003DMG400023822	Isoamyl acetate-hydrolyzing esterase	1,266882516
PGSC0003DMP400013527	PGSC0003DMG400007646	Eukaryotic initiation factor 4A-3	1,264719848
PGSC0003DMP400033204	PGSC0003DMG400019110	Chalcone synthase 2	1,263205215
PGSC0003DMP400058581	PGSC0003DMG400036477	Tetratricopeptide repeat-containing protein	1,257594937
PGSC0003DMP400052356	PGSC0003DMG400030063	Ascorbate peroxidase	1,245682889
PGSC0003DMP400023594	PGSC0003DMG400013331	Glutamate decarboxylase isoform2	1,248782863
PGSC0003DMP400029000	PGSC0003DMG400016589	4-alpha-glucanotransferase	1,251975764
PGSC0003DMP400003323	PGSC0003DMG400001856	Placental protein 11	1,25164557
PGSC0003DMP400063871	PGSC0003DMG400041767	Elongation factor TuB, chloroplastic	1,239173718
PGSC0003DMP400020414	PGSC0003DMG400011530	Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase A, chloroplastic	1,239037433

PGSC0003DMP400017551	PGSC0003DMG400009938	Beta-tubulin	1,236637734
PGSC0003DMP400019951	PGSC0003DMG400011264	Coproporphyrinogen-III oxidase, chloroplastic	1,235735736
PGSC0003DMP400022802	PGSC0003DMG400012875	Protein disulfide isomerase L-2	1,242314647
PGSC0003DMP400002753	PGSC0003DMG400001524	Phosphoserine aminotransferase, chloroplastic	1,242550967
PGSC0003DMP400000968	PGSC0003DMG400000496	Formate dehydrogenase, mitochondrial	1,243271222
PGSC0003DMP400019154	PGSC0003DMG400010836	Lupus la ribonucleoprotein	1,24042131
PGSC0003DMP400010643	PGSC0003DMG400005994	ATP synthase subunit beta, mitochondrial	1,22967424
PGSC0003DMP400013800	PGSC0003DMG400007831	Neutral leucine aminopeptidase preprotein	1,226168792
PGSC0003DMP400028189	PGSC0003DMG401016141	14-3-3 protein	1,232737152
PGSC0003DMP400029941	PGSC0003DMG400017144	Succinic semialdehyde dehydrogenase	1,227196183
PGSC0003DMP400036658	PGSC0003DMG400021145	CbbY protein	1,231240876
PGSC0003DMP400039216	PGSC0003DMG400022624	Glutathione s-transferase	1,234597729
PGSC0003DMP400053197	PGSC0003DMG400030560	ATP synthase subunit beta	1,220736196
PGSC0003DMP400028271	PGSC0003DMG400016181	4-nitrophenylphosphatase	1,224299065
PGSC0003DMP400035369	PGSC0003DMG400020363	Fructose-1,6-bisphosphatase	1,222929936
PGSC0003DMP400038572	PGSC0003DMG400022263	Fructose-bisphosphate aldolase	1,220706022
PGSC0003DMP400009956	PGSC0003DMG400005656	Beta-mannosidase	1,217825075
PGSC0003DMP400013764	PGSC0003DMG400007807	14-3-3 protein	1,215564202
PGSC0003DMP400046726	PGSC0003DMG400026916	Fructokinase	1,22266858
PGSC0003DMP400003925	PGSC0003DMG400002200	Serine hydroxymethyltransferase	1,223910291
PGSC0003DMP400032650	PGSC0003DMG400018735	Dihydrolipoamide acetyltransferase component of pyruvate dehydrogenase	1,216216216
PGSC0003DMP400020363	PGSC0003DMG400011500	CDC5	1,220689655
PGSC0003DMP400006334	PGSC0003DMG400003548	Fructose-bisphosphate aldolase	1,208506224
PGSC0003DMP400004986	PGSC0003DMG400002779	Disulfide-isomerase	1,208982036
PGSC0003DMP400039306	PGSC0003DMG400022678	Pale-green and chlorophyll B reduced 2	1,208051948
PGSC0003DMP400037844	PGSC0003DMG400021844	Universal stress protein	1,210810811
PGSC0003DMP400051975	PGSC0003DMG400029829	Eukaryotic initiation factor 3E subunit	1,212855638
PGSC0003DMP400050240	PGSC0003DMG400028839	Vacuolar H ⁺ -ATPase A1 subunit isoform	1,202425373
PGSC0003DMP400039178	PGSC0003DMG400022607	Pyruvate dehydrogenase E1 component subunit alpha, mitochondrial	1,203135206
PGSC0003DMP400005578	PGSC0003DMG400003102	L-galactose dehydrogenase	1,202020202
PGSC0003DMP400052941	PGSC0003DMG400030420	Sorting and assembly machinery (Sam50) protein	1,20134621
PGSC0003DMP400026567	PGSC0003DMG400015138	Diacylglycerol kinase	1,200485605
PGSC0003DMP400003340	PGSC0003DMG400001865	2-deoxyglucose-6-phosphate phosphatase	1,202080624
PGSC0003DMP400038800	PGSC0003DMG400022386	Allantoinase	1,20489727
PGSC0003DMP400026939	PGSC0003DMG400015364	CT099	0,832980076
PGSC0003DMP400003838	PGSC0003DMG400002146	PTAC16	0,823240589
ABB90054.1		cytochrome f ABB90054.1	0,823566085
ABB90039.1		photosystem II 44 kDa protein ABB90039.1	0,821209644
PGSC0003DMP400011566	PGSC0003DMG400006539	GrpE protein homolog	0,82136341
PGSC0003DMP400046973	PGSC0003DMG400027047	UPF0497 membrane protein	0,817905647
PGSC0003DMP400023158	PGSC0003DMG400013080	GTP-binding protein	0,821305842
PGSC0003DMP400000414	PGSC0003DMG400000191	Conserved gene of unknown function	0,81646204
PGSC0003DMP400017526	PGSC0003DMG400009928	Conserved gene of unknown function	0,818280909

PGSC0003DMP40002601	PGSC0003DMG400001437	Blue (Type 1) copper domain	0,815545455
PGSC0003DMP400013700	PGSC0003DMG400007778	Protein yippee	0,818298309
PGSC0003DMP400036066	PGSC0003DMG400020743	Protein yippee	0,818298309
PGSC0003DMP400021140	PGSC0003DMG400011933	Protein yippee	0,818298309
PGSC0003DMP400067225	PGSC0003DMG400045121	Basic 7S globulin 2 small subunit	0,822519084
PGSC0003DMP400042456	PGSC0003DMG400024537	Basic 7S globulin 2 small subunit	0,822519084
PGSC0003DMP400042457	PGSC0003DMG400024538	Basic 7S globulin 2 small subunit	0,822519084
PGSC0003DMP400065696	PGSC0003DMG400043592	Basic 7S globulin 2 small subunit	0,822519084
ABB90023.1		photosystem II protein D1 ABB90023.1	0,811495373
PGSC0003DMP400041249	PGSC0003DMG401023851	EMB2394 (EMBRYO DEFECTIVE 2394)	0,813579799
PGSC0003DMP400016620	PGSC0003DMG400009400	Fasciclin-like arabinogalactan protein 1	0,809329446
PGSC0003DMP400025107	PGSC0003DMG400014253	Acyl carrier protein	0,813459716
PGSC0003DMP400025108	PGSC0003DMG400014253	Acyl carrier protein	0,813459716
PGSC0003DMP400045566	PGSC0003DMG400026253	50S ribosomal protein L19-2, chloroplastic	0,814445097
PGSC0003DMP400032458	PGSC0003DMG401018633	Axoneme-associated protein mst101	0,809723386
PGSC0003DMP400039993	PGSC0003DMG400023086	Superoxide dismutase [Cu-Zn]	0,812842713
PGSC0003DMP400038732	PGSC0003DMG400022353	DAG	0,811041991
PGSC0003DMP400046332	PGSC0003DMG400026667	Isoform 2 of PsbP 2, chloroplastic	0,800356506
PGSC0003DMP400021009	PGSC0003DMG400011846	Rhodanese-like family protein	0,798751779
PGSC0003DMP400047733	PGSC0003DMG400027440	Conserved gene of unknown function	0,801965674
PGSC0003DMP400033827	PGSC0003DMG400019456	Tha4 protein	0,795967355
PGSC0003DMP400043894	PGSC0003DMG400025300	Conserved gene of unknown function	0,799612403
PGSC0003DMP400032278	PGSC0003DMG400018522	Thylakoid luminal 17.4 kDa protein, chloroplast	0,793925413
PGSC0003DMP400036885	PGSC0003DMG400021288	Conserved gene of unknown function	0,792440463
PGSC0003DMP400023906	PGSC0003DMG400013516	Polygalacturonase	0,788656937
PGSC0003DMP400063324	PGSC0003DMG400041220	DUF26 domain-containing protein 1	0,788483685
PGSC0003DMP400032575	PGSC0003DMG400018685	High mobility group protein 2 HMG2	0,79295447
PGSC0003DMP400050553	PGSC0003DMG400029016	Conserved gene of unknown function	0,791522062
PGSC0003DMP400051744	PGSC0003DMG400029704	30S ribosomal protein S5	0,784095427
PGSC0003DMP400012646	PGSC0003DMG401007138	Conserved gene of unknown function	0,777157911
PGSC0003DMP400009317	PGSC0003DMG400005247	Superoxide dismutase	0,780157031
PGSC0003DMP400045249	PGSC0003DMG400026078	50S ribosomal protein L21	0,776575905
PGSC0003DMP400047551	PGSC0003DMG402027350	E24 ASN	0,780049261
ABB90041.1		photosystem I P700 apoprotein A1 ABB90041.1	0,771065494
PGSC0003DMP400014264	PGSC0003DMG400008109	Beta-galactosidase	0,769382911
PGSC0003DMP400003609	PGSC0003DMG400002015	Conserved gene of unknown function	0,768055556
ABB90040.1		photosystem I P700 apoprotein A2 ABB90040.1	0,75534614
PGSC0003DMP400026589	PGSC0003DMG400015155	28 kDa ribonucleoprotein, chloroplastic	0,76184739
PGSC0003DMP400026402	PGSC0003DMG400015011	Immunophilin	0,763623978
PGSC0003DMP400026892	PGSC0003DMG400015336	Multiprotein bridging factor 1b	0,758941878
PGSC0003DMP400012592	PGSC0003DMG400007099	Multiprotein bridging factor 1c	0,758941878
PGSC0003DMP400005581	PGSC0003DMG400003103	Inorganic pyrophosphatase	0,748056995
PGSC0003DMP400001661	PGSC0003DMG400000875	Peptidyl-prolyl cis-trans isomerase cyclophilin-type family protein	0,74902311
PGSC0003DMP400012666	PGSC0003DMG400007147	Conserved gene of unknown function	0,749019608

PGSC0003DMP40004981	PGSC0003DMG400002775	Pyrophosphate-energized vacuolar membrane proton pump	0,735276136
PGSC0003DMP400053435	PGSC0003DMG400030682	Inorganic pyrophosphatase	0,735276136
ABB90086.1		ribosomal protein L32 ABB90086.1	0,7345187
PGSC0003DMP400025343	PGSC0003DMG400014394	Conserved gene of unknown function	0,725568942
PGSC0003DMP400001663	PGSC0003DMG400000878	50S ribosomal protein L32, chloroplastic	0,7345187
PGSC0003DMP400030239	PGSC0003DMG400017304	Conserved gene of unknown function	0,72579761
PGSC0003DMP400004144	PGSC0003DMG400002324	Plastid high chlorophyll fluorescence 136	0,724351051
ABB90084.1		ribosomal protein S7 ABB90084.1	0,715547264
ABB90096.1		ribosomal protein S7 ABB90096.1	0,715547264
PGSC0003DMP400012499	PGSC0003DMG400007051	50S ribosomal protein L4, chloroplastic	0,722113821
PGSC0003DMP400020958	PGSC0003DMG400011820	30S ribosomal protein S7, chloroplastic	0,715547264
ABB90070.1		cytochrome b6/f complex subunit IV ABB90070.1	0,712466488
PGSC0003DMP400015087	PGSC0003DMG400008585	Photosystem II reaction center psb28 protein	0,709170676
PGSC0003DMP400012147	PGSC0003DMG400006858	Subunit A of ferredoxin-thioredoxin-reductase	0,71336346
PGSC0003DMP400051870	PGSC0003DMG400029774	Basic-leucine zipper	0,713246554
PGSC0003DMP400044913	PGSC0003DMG400025889	Phi-2	0,713246554
PGSC0003DMP400011014	PGSC0003DMG400006211	BZIP	0,713246554
PGSC0003DMP400014087	PGSC0003DMG400008011	ABRE binding factor	0,713246554
PGSC0003DMP400043561	PGSC0003DMG400025106	ATP synthase epsilon chain, chloroplastic	0,695858721
PGSC0003DMP400031997	PGSC0003DMG400018360	Photosystem II 11 kDa protein	0,702790015
PGSC0003DMP400056409	PGSC0003DMG400034309	Non-specific lipid-transfer protein	0,698030635
PGSC0003DMP400047966	PGSC0003DMG400027577	Superoxide dismutase	0,688018086
PGSC0003DMP400054525	PGSC0003DMG400031295	4F5 protein family protein	0,691326531
PGSC0003DMP400054296	PGSC0003DMG400031166	Nucleoside diphosphate kinase	0,682218845
PGSC0003DMP400026990	PGSC0003DMG400015392	50S ribosomal protein L13, chloroplastic	0,677689092
PGSC0003DMP400040708	PGSC0003DMG400023515	Sulfate transporter	0,682702703
PGSC0003DMP400047273	PGSC0003DMG400027197	DHN10	0,640896092
PGSC0003DMP400046458	PGSC0003DMG400026738	S protein	0,383758503
ДЭБ, идентифицированные в результате воздействия вирусной инфекции при 28°C на 14 dpi			
Phytozome protein ID	Phytozome Gene ID	Description	FC PVY28/mock
ABB90049.1		ribulose-1 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase large subunit ABB90049.1	3,144243895
PGSC0003DMP400008292	PGSC0003DMG400004682	50S ribosomal protein L18, chloroplast	2,467749211
PGSC0003DMP400052949	PGSC0003DMG400030426	17.6 kD class I small heat shock protein	1,80833872
PGSC0003DMP400014394	PGSC0003DMG400008187	Class II small heat shock protein Le-HSP17.6	1,793744193
PGSC0003DMP400046980	PGSC0003DMG400027052	Kunitz trypsin inhibitor	1,770604396
PGSC0003DMP400000699	PGSC0003DMG400000355	Arginyl-tRNA synthetase	1,730769231
PGSC0003DMP400055325	PGSC0003DMG400032155	Lipoxygenase	1,690577743
PGSC0003DMP400022558	PGSC0003DMG400012727	T-complex protein 1 subunit beta	1,693772517
PGSC0003DMP400048494	PGSC0003DMG400027888	Cysteine proteinase 3	1,669272106
PGSC0003DMP400007746	PGSC0003DMG400004355	Glutamine synthetase	1,656675749
PGSC0003DMP400043799	PGSC0003DMG400025228	Gamma aminobutyrate transaminase isoform2	1,655942219
PGSC0003DMP400038511	PGSC0003DMG401022238	ATP synthase subunit alpha, mitochondrial	1,604542807

PGSC0003DMP400010972	PGSC0003DMG400006186	Hydroxypyruvate reductase	1,592028577
PGSC0003DMP400048035	PGSC0003DMG400027630	Heme-binding protein	1,545636243
PGSC0003DMP400014664	PGSC0003DMG400008356	NADH-glutamate dehydrogenase	1,55210643
PGSC0003DMP400000965	PGSC0003DMG400000493	Carbonic anhydrase	1,534834045
PGSC0003DMP400055931	PGSC0003DMG400033143	60S ribosomal protein L15	1,495915986
PGSC0003DMP400051368	PGSC0003DMG400029485	60S ribosomal protein L15	1,495915986
PGSC0003DMP400012775	PGSC0003DMG400007203	Arabinosidase ARA-1	1,496678967
PGSC0003DMP400008235	PGSC0003DMG400004652	Serine-pyruvate aminotransferase	1,493221913
PGSC0003DMP400002845	PGSC0003DMG400001570	Catalase isozyme 2	1,491282051
PGSC0003DMP400003107	PGSC0003DMG401001731	Ascorbate peroxidase	1,488768397
PGSC0003DMP400034783	PGSC0003DMG400020064	Histone H1	1,486807388
PGSC0003DMP400011213	PGSC0003DMG400006319	Beta-glucosidase 01	1,492377641
PGSC0003DMP400019559	PGSC0003DMG400011072	Ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase activase 1, chloroplastic	1,480694981
PGSC0003DMP400050120	PGSC0003DMG400028777	Salicylic acid-binding protein 2	1,480118694
PGSC0003DMP400058864	PGSC0003DMG400036760	Salicylic acid-binding protein 2	1,480118694
PGSC0003DMP400032448	PGSC0003DMG400018622	AlaT1	1,472639485
PGSC0003DMP400026606	PGSC0003DMG400015165	2-deoxyglucose-6-phosphate phosphatase	1,469396742
PGSC0003DMP400040869	PGSC0003DMG400023622	Peroxisomal small heat shock protein	1,460600375
PGSC0003DMP400033691	PGSC0003DMG400019395	Ubiquitin carrier protein	1,457100592
PGSC0003DMP400005404	PGSC0003DMG400003003	Ubiquitin carrier protein	1,457100592
PGSC0003DMP400000383	PGSC0003DMG400000177	Ubiquitin carrier protein	1,457100592
PGSC0003DMP400043891	PGSC0003DMG400025298	Pyruvate kinase, cytosolic isozyme	1,465254798
PGSC0003DMP400028271	PGSC0003DMG400016181	4-nitrophenylphosphatase	1,447788008
PGSC0003DMP400013848	PGSC0003DMG400007859	Ketol-acid reductoisomerase	1,429098966
PGSC0003DMP400021497	PGSC0003DMG400012166	Translation initiation factor IF-2	1,433585073
PGSC0003DMP400021200	PGSC0003DMG400011977	Small heat shock protein	1,428263848
PGSC0003DMP400043492	PGSC0003DMG402025066	Short-chain dehydrogenase/reductase	1,41804377
PGSC0003DMP400015880	PGSC0003DMG400009029	Ran GTPase-activating protein 2	1,421792619
PGSC0003DMP400036451	PGSC0003DMG400020999	Lipoxygenase	1,422087746
PGSC0003DMP400006368	PGSC0003DMG402003567	Ferredoxin--NADP reductase, leaf-type isozyme, chloroplastic	1,415342466
PGSC0003DMP400017652	PGSC0003DMG400009992	Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase B subunit	1,406914894
PGSC0003DMP400047193	PGSC0003DMG400027156	Dihydrolipoyl dehydrogenase	1,404641424
PGSC0003DMP400052238	PGSC0003DMG400029983	Conserved gene of unknown function	1,401370022
PGSC0003DMP400041818	PGSC0003DMG400024182	Ribulose biphosphate carboxylase small chain C, chloroplastic	1,388734995
PGSC0003DMP400054154	PGSC0003DMG400031091	Glutathione S-transferase	1,388714734
PGSC0003DMP400047980	PGSC0003DMG400027589	Glutamate dehydrogenase A	1,386927122
PGSC0003DMP400028005	PGSC0003DMG400016001	Glutamate dehydrogenase A	1,386927122
PGSC0003DMP400014634	PGSC0003DMG400008344	Glutamate dehydrogenase A	1,386927122
PGSC0003DMP400051213	PGSC0003DMG400029406	Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase B subunit	1,378898129
PGSC0003DMP400010903	PGSC0003DMG401006147	Heat shock protein	1,377130291
PGSC0003DMP400013800	PGSC0003DMG400007831	Neutral leucine aminopeptidase preprotein	1,371447239
PGSC0003DMP400009278	PGSC0003DMG400005222	Aminocarboxymuconate-semialdehyde decarboxylase	1,365483319

PGSC0003DMP400054026	PGSC0003DMG400031020	Allyl alcohol dehydrogenase	1,360852197
PGSC0003DMP400016630	PGSC0003DMG400009407	Dead box ATP-dependent RNA helicase	1,364672365
PGSC0003DMP400029239	PGSC0003DMG400016720	Dead box ATP-dependent RNA helicase	1,364672365
PGSC0003DMP400052080	PGSC0003DMG400029897	Aspartate aminotransferase	1,350078493
PGSC0003DMP400016416	PGSC0003DMG401009305	Disease resistance protein RGA3	1,351883449
PGSC0003DMP400033265	PGSC0003DMG400019149	Ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase activase, chloroplastic	1,339057751
PGSC0003DMP400036658	PGSC0003DMG400021145	CbbY protein	1,339025933
PGSC0003DMP400054156	PGSC0003DMG400031093	Glutathione S-transferase/peroxidase	1,337056958
PGSC0003DMP400004893	PGSC0003DMG402002721	Enolase	1,330105634
PGSC0003DMP400046824	PGSC0003DMG400026976	Nucleoside diphosphate kinase 2, chloroplastic	1,328371673
PGSC0003DMP400041707	PGSC0003DMG400024109	Fructose-1,6-bisphosphatase, cytosolic	1,330422499
PGSC0003DMP400055355	PGSC0003DMG400032166	Lysyl-tRNA synthetase	1,331417625
PGSC0003DMP400039216	PGSC0003DMG400022624	Glutathione s-transferase	1,33463035
PGSC0003DMP400045108	PGSC0003DMG400026006	3-phosphoshikimate 1- carboxyvinyltransferase, chloroplastic	1,316313505
PGSC0003DMP400055421	PGSC0003DMG400032208	Oxidoreductase, 2OG-Fe(II) oxygenase family protein	1,324568966
PGSC0003DMP400036851	PGSC0003DMG401021263	Peptide N-glycanase	1,324115258
PGSC0003DMP400041522	PGSC0003DMG400024011	Chaperonin-60 beta subunit	1,30745098
PGSC0003DMP400050240	PGSC0003DMG400028839	Vacuolar H ⁺ -ATPase A1 subunit isoform	1,306822938
PGSC0003DMP400025374	PGSC0003DMG400014405	Heat shock cognate protein 80	1,305655836
PGSC0003DMP400002889	PGSC0003DMG400001595	Triosephosphate isomerase, chloroplastic	1,310968715
PGSC0003DMP400035369	PGSC0003DMG400020363	Fructose-1,6-bisphosphatase	1,314465409
PGSC0003DMP400000602	PGSC0003DMG400000302	Lactoylglutathione lyase / glyoxalase I, putative	1,305252847
PGSC0003DMP400015541	PGSC0003DMG400008852	Arginine biosynthesis bifunctional protein ArgJ beta chain	1,309318378
PGSC0003DMP400012672	PGSC0003DMG400007149	Phosphoglycerate mutase	1,307975726
PGSC0003DMP400040626	PGSC0003DMG400023474	Translation initiation factor	1,313020013
PGSC0003DMP400043893	PGSC0003DMG400025299	Alpha-galactosidase/alpha-n- acetylgalactosaminidase	1,311336717
PGSC0003DMP400042723	PGSC0003DMG401024691	Lipoxygenase	1,308366534
PGSC0003DMP400008869	PGSC0003DMG400004977	Glutathione-s-transferase theta, gst	1,302538071
PGSC0003DMP400047293	PGSC0003DMG402027210	Glucosyltransferase	1,304253394
PGSC0003DMP400028766	PGSC0003DMG400016444	Aminomethyltransferase, mitochondrial	1,286605349
PGSC0003DMP400023006	PGSC0003DMG400012987	Threonine dehydratase biosynthetic, chloroplastic	1,287066246
PGSC0003DMP400027608	PGSC0003DMG400015745	Serine hydroxymethyltransferase	1,290766823
PGSC0003DMP400053396	PGSC0003DMG400030653	Fructokinase 3	1,286336418
PGSC0003DMP400006182	PGSC0003DMG402003479	Oxidoreductase, 2OG-Fe(II) oxygenase family protein	1,289296407
PGSC0003DMP400024854	PGSC0003DMG400014140	Prli-interacting factor 1	1,287961947
PGSC0003DMP400019066	PGSC0003DMG400010788	Fructose-1,6-bisphosphatase, cytosolic	1,292857143
PGSC0003DMP400029634	PGSC0003DMG400016961	Oxidoreductase	1,294777427
PGSC0003DMP400033805	PGSC0003DMG400019446	Annexin 11	1,294421154
PGSC0003DMP400037644	PGSC0003DMG400021716	Thioredoxin h	1,290642202
PGSC0003DMP400029983	PGSC0003DMG400017170	Malate dehydrogenase	1,276404494
PGSC0003DMP400023594	PGSC0003DMG400013331	Glutamate decarboxylase isoform2	1,276384405

PGSC0003DMP400017580	PGSC0003DMG400009956	CDSP32 protein (Chloroplast Drought-induced Stress Protein of 32kDa)	1,284934829
PGSC0003DMP400024895	PGSC0003DMG400014158	Conserved gene of unknown function	1,284150405
PGSC0003DMP400001694	PGSC0003DMG400000894	Thylakoid-bound ascorbate peroxidase 6	1,278256462
PGSC0003DMP400027476	PGSC0003DMG400015678	10-hydroxygeraniol oxidoreductase	1,281366791
PGSC0003DMP400060020	PGSC0003DMG400037916	Integrase core domain containing protein	1,277361319
PGSC0003DMP400034134	PGSC0003DMG400019647	Heat shock protein 90	1,26934216
PGSC0003DMP400030948	PGSC0003DMG400017714	Annexin p34	1,269740069
PGSC0003DMP400013835	PGSC0003DMG400007849	Enoyl-CoA hydratase, mitochondrial	1,266759131
PGSC0003DMP400029941	PGSC0003DMG400017144	Succinic semialdehyde dehydrogenase	1,267826087
PGSC0003DMP400009092	PGSC0003DMG400005120	Glyoxisomal malate dehydrogenase	1,2558835
PGSC0003DMP400027526	PGSC0003DMG400015691	Dehydroascorbate reductase	1,258006662
PGSC0003DMP400026061	PGSC0003DMG401014805	3-beta hydroxysteroid dehydrogenase/isomerase family protein	1,258823529
PGSC0003DMP400020414	PGSC0003DMG400011530	Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase A, chloroplastic	1,253753027
PGSC0003DMP400063871	PGSC0003DMG400041767	Elongation factor TuB, chloroplastic	1,246124031
PGSC0003DMP400019951	PGSC0003DMG400011264	Coproporphyrinogen-III oxidase, chloroplast.	1,247965534
PGSC0003DMP400010820	PGSC0003DMG400006097	GDP-mannose 3',5'-epimerase	1,245530828
PGSC0003DMP400049298	PGSC0003DMG400028348	Ribulose-1,5 bisphosphate carboxylase/oxygenase large subunit N-methyltransferase, chloroplastic	1,247034401
PGSC0003DMP400025812	PGSC0003DMG400014657	Glutathione S-transferase/oxidase	1,251924216
PGSC0003DMP400053067	PGSC0003DMG400030501	Quinolinate phosphoribosyltransferase	1,248192235
PGSC0003DMP400045186	PGSC0003DMG401026044	Palmitoyl-protein thioesterase	1,245760796
PGSC0003DMP400048247	PGSC0003DMG400027745	Triosephosphate isomerase	1,237030411
PGSC0003DMP400048033	PGSC0003DMG400027630	Heme-binding protein	1,237818651
PGSC0003DMP400009292	PGSC0003DMG400005232	Peptidyl-prolyl cis-trans isomerase	1,236421243
PGSC0003DMP400004564	PGSC0003DMG400002559	D-glycerate 3-kinase, chloroplast	1,240916955
PGSC0003DMP400029000	PGSC0003DMG400016589	4-alpha-glucanotransferase	1,24095064
PGSC0003DMP400043458	PGSC0003DMG400025041	Enolase-phosphatase E1	1,243031179
PGSC0003DMP400034881	PGSC0003DMG400020107	Peptidylprolyl isomerase	1,239382239
PGSC0003DMP400049899	PGSC0003DMG400028642	Cytochrome c1-1, heme protein, mitochondrial	1,243128574
PGSC0003DMP400027098	PGSC0003DMG400015463	Ornithine carbamoyltransferase	1,243519246
PGSC0003DMP400049439	PGSC0003DMG400028417	Dihydroorotase, mitochondrial	1,242727557
PGSC0003DMP400048099	PGSC0003DMG400027654	Glycolate oxidase	1,232218559
PGSC0003DMP400001780	PGSC0003DMG400000935	Phosphoglycerate mutase	1,230146782
PGSC0003DMP400015875	PGSC0003DMG400009026	Glucose-1-phosphate adenylyltransferase	1,230876996
PGSC0003DMP400013123	PGSC0003DMG400007408	Aldo-keto reductase	1,230879199
PGSC0003DMP400030382	PGSC0003DMG400017394	Glucose-6-phosphate 1-dehydrogenase, chloroplastic	1,231874145
PGSC0003DMP400000855	PGSC0003DMG400000432	Glucosyltransferase	1,230306346
PGSC0003DMP400000066	PGSC0003DMG400000021	Carbonyl reductase	1,229661017
PGSC0003DMP400051844	PGSC0003DMG400029753	GTP-binding nuclear protein Ran2	1,234015345
PGSC0003DMP400011487	PGSC0003DMG400006478	GTP-binding nuclear protein Ran1	1,234015345
PGSC0003DMP400034968	PGSC0003DMG400020149	Succinyl CoA ligase beta subunit	1,229249012
PGSC0003DMP400050504	PGSC0003DMG400028982	Citrate synthase	1,232063264
PGSC0003DMP400005193	PGSC0003DMG400002880	Proline-rich protein	1,227009114

PGSC0003DMP400040504	PGSC0003DMG400023416	Dehydroascorbate reductase	1,215801887
PGSC0003DMP400020835	PGSC0003DMG400011751	2-oxoglutarate-dependent dioxygenase	1,215332031
PGSC0003DMP400021803	PGSC0003DMG400012322	Monodehydroascorbate reductase	1,216976127
PGSC0003DMP400036865	PGSC0003DMG400021272	DAG protein	1,215717216
PGSC0003DMP400016256	PGSC0003DMG400009217	Conserved gene of unknown function	1,220741728
PGSC0003DMP400017466	PGSC0003DMG400009900	FtsH	1,205505668
PGSC0003DMP400050159	PGSC0003DMG400028795	LeArcA1 protein	1,208219924
PGSC0003DMP400002125	PGSC0003DMG400001149	Allene oxide synthase 2	1,205657492
PGSC0003DMP400041438	PGSC0003DMG401023974	Amino acid binding protein	1,209498893
PGSC0003DMP400048550	PGSC0003DMG400027919	Aspartate aminotransferase	1,213208528
PGSC0003DMP400053311	PGSC0003DMG400030612	Serine hydroxymethyltransferase, mitochondrial	1,204581779
PGSC0003DMP400051119	PGSC0003DMG400029355	Allyl alcohol dehydrogenase	1,20398482
PGSC0003DMP400044013	PGSC0003DMG400025373	Cinnamoyl-CoA reductase	1,202673566
PGSC0003DMP400048151	PGSC0003DMG402027687	Wound-inducible carboxypeptidase	0,832555144
PGSC0003DMP400048314	PGSC0003DMG400027787	Eukaryotic translation initiation factor 3f, eif3f	0,832520325
PGSC0003DMP400014027	PGSC0003DMG400007973	Sterol carrier protein 2 (SCP-2) family protein	0,828520919
PGSC0003DMP400044937	PGSC0003DMG402025899	Serine carboxypeptidase	0,828603859
PGSC0003DMP400038791	PGSC0003DMG400022381	Conserved gene of unknown function	0,825391423
PGSC0003DMP400056198	PGSC0003DMG400033685	Calmodulin	0,825129534
PGSC0003DMP400044962	PGSC0003DMG400025911	Methylketone synthase Ib	0,831067502
PGSC0003DMP400050564	PGSC0003DMG400029027	Mitochondrial prohibitin 1	0,832093518
PGSC0003DMP400006459	PGSC0003DMG400003615	Thioredoxin H-type 2	0,828984157
PGSC0003DMP400011445	PGSC0003DMG400006449	Acireductone dioxygenase	0,833211054
PGSC0003DMP400011262	PGSC0003DMG400006348	Gene of unknown function	0,832565741
PGSC0003DMP400027398	PGSC0003DMG400015641	Gene of unknown function	0,824080094
PGSC0003DMP400042979	PGSC0003DMG400024802	Serine carboxypeptidase	0,824686192
PGSC0003DMP400053451	PGSC0003DMG400030692	Conserved gene of unknown function	0,82348367
PGSC0003DMP400047617	PGSC0003DMG400027382	EF hand family protein	0,82369403
PGSC0003DMP400039337	PGSC0003DMG400022691	Gene of unknown function	0,821154623
PGSC0003DMP400027713	PGSC0003DMG400015795	60S ribosomal protein L36	0,817056396
PGSC0003DMP400025799	PGSC0003DMG400014645	Arginine/serine-rich splicing factor	0,82251438
PGSC0003DMP400043115	PGSC0003DMG400024876	Cytochrome c	0,821140639
PGSC0003DMP400032319	PGSC0003DMG400018546	PDE225/PTAC7	0,817369988
PGSC0003DMP400009314	PGSC0003DMG400005246	Pterin-4-alpha-carbinolamine dehydratase	0,81850176
PGSC0003DMP400038442	PGSC0003DMG400022206	Thioredoxin HCF164, chloroplastic	0,820506108
PGSC0003DMP400021853	PGSC0003DMG400012344	Phospholipid hydroperoxide glutathione peroxidase	0,824060694
PGSC0003DMP400002930	PGSC0003DMG400001616	Ribosome-binding factor A	0,818636364
PGSC0003DMP400017510	PGSC0003DMG400009921	Cysteine protease 14	0,823834197
PGSC0003DMP400006611	PGSC0003DMG402003705	GTP-dependent nucleic acid-binding protein engD	0,820063694
ABB90063.1		ribosomal protein L20 ABB90063.1	0,810845588
PGSC0003DMP400046529	PGSC0003DMG400026784	Inorganic pyrophosphatase	0,80638953
PGSC0003DMP400037857	PGSC0003DMG400021855	PHB2	0,81194907
PGSC0003DMP400011990	PGSC0003DMG400006781	Subtilase	0,811900733
PGSC0003DMP400012992	PGSC0003DMG400007335	Apyrase 3	0,810506208

PGSC0003DMP400052007	PGSC0003DMG400029847	Dihydroneopterin aldolase	0,806182739
PGSC0003DMP400042806	PGSC0003DMG400024719	60S ribosomal protein L22	0,809275664
PGSC0003DMP400023466	PGSC0003DMG400013268	Brain protein	0,806451613
PGSC0003DMP400033355	PGSC0003DMG400019201	Mitochondrial import inner membrane translocase subunit Tim9	0,807129964
PGSC0003DMP400008241	PGSC0003DMG400004654	Conserved gene of unknown function	0,804851557
PGSC0003DMP400053771	PGSC0003DMG400030867	Acyl-CoA-binding protein	0,813910921
PGSC0003DMP400040663	PGSC0003DMG400023492	Copper chaperone	0,806097806
PGSC0003DMP400043894	PGSC0003DMG400025300	Conserved gene of unknown function	0,807333333
PGSC0003DMP400001323	PGSC0003DMG400000672	PTAC18	0,81246182
PGSC0003DMP400002463	PGSC0003DMG400001367	Rapid alkalization factor 4	0,812087912
PGSC0003DMP400019508	PGSC0003DMG400011045	Cc-nbs-lrr resistance protein	0,81465821
PGSC0003DMP400023782	PGSC0003DMG400013437	Sulfate adenyltransferase	0,803790804
PGSC0003DMP400029965	PGSC0003DMG400017156	Heterogeneous nuclear ribonucleoprotein 27C	0,795574796
PGSC0003DMP400026990	PGSC0003DMG400015392	50S ribosomal protein L13, chloroplastic	0,795719844
PGSC0003DMP400030492	PGSC0003DMG400017453	Oligopeptidase	0,798245614
PGSC0003DMP400025263	PGSC0003DMG400014339	Remorin	0,799191054
PGSC0003DMP400006613	PGSC0003DMG400003707	Pre-pro-cysteine proteinase	0,798887859
PGSC0003DMP400048470	PGSC0003DMG400027873	Dihydrolipoamide succinyltransferase component of 2-oxoglutarate dehydrogenase	0,800772532
PGSC0003DMP400046295	PGSC0003DMG400026653	Conserved gene of unknown function	0,796166951
PGSC0003DMP400028636	PGSC0003DMG400016393	Pre-mRNA branch site protein p14	0,798011844
PGSC0003DMP400025107	PGSC0003DMG400014253	Acyl carrier protein	0,802439024
PGSC0003DMP400025108	PGSC0003DMG400014253	Acyl carrier protein	0,802439024
PGSC0003DMP400039763	PGSC0003DMG400022930	Why2 protein	0,800709449
PGSC0003DMP400005901	PGSC0003DMG400003288	Conserved gene of unknown function	0,799901064
PGSC0003DMP400043985	PGSC0003DMG400025355	Why2 protein	0,800709449
PGSC0003DMP400009237	PGSC0003DMG400005200	Cyclase/dehydrase	0,804475043
PGSC0003DMP400006856	PGSC0003DMG400003861	Conserved gene of unknown function	0,802951192
PGSC0003DMP400056409	PGSC0003DMG400034309	Non-specific lipid-transfer protein	0,802451395
PGSC0003DMP400040941	PGSC0003DMG400023667	60S ribosomal protein L21	0,797835036
PGSC0003DMP400019948	PGSC0003DMG400011262	Conserved gene of unknown function	0,799342937
PGSC0003DMP400046332	PGSC0003DMG400026667	Isoform 2 of PsbP 2, chloroplastic	0,792457362
PGSC0003DMP400000488	PGSC0003DMG400000231	Aspartic proteinase nepenthesin-1	0,793033427
PGSC0003DMP400026771	PGSC0003DMG400015264	Thylakoid luminal 17.9 kDa protein, chlor.	0,789637953
PGSC0003DMP400042192	PGSC0003DMG400024389	ATPase	0,794843664
PGSC0003DMP400042879	PGSC0003DMG400024748	Histone H2A.1	0,786123033
PGSC0003DMP400052308	PGSC0003DMG400030029	Peptide-N4-(N-acetyl-beta-glucosaminy)asparagine amidase A	0,785609398
PGSC0003DMP400050741	PGSC0003DMG401029142	Acid phosphatase 1	0,791423671
PGSC0003DMP400033375	PGSC0003DMG402019209	ALY protein	0,786401327
PGSC0003DMP400045729	PGSC0003DMG400026342	Cytochrome b-c1 complex subunit 9	0,786877158
PGSC0003DMP400041179	PGSC0003DMG400023798	Embryo-specific 3	0,787055016
PGSC0003DMP400044890	PGSC0003DMG400025879	Conserved gene of unknown function	0,787462687
PGSC0003DMP400038408	PGSC0003DMG401022191	Protein translocase	0,79346211
PGSC0003DMP400033763	PGSC0003DMG400019432	Calcium ion binding protein	0,790814722
PGSC0003DMP400040020	PGSC0003DMG400023103	SUMO protein	0,788285868

PGSC0003DMP400046035	PGSC0003DMG400026503	Fiber protein Fb15	0,785903668
PGSC0003DMP400020851	PGSC0003DMG400011763	Structural molecule	0,788109075
PGSC0003DMP400022319	PGSC0003DMG400012601	RNA binding protein	0,780026397
PGSC0003DMP400012646	PGSC0003DMG401007138	Conserved gene of unknown function	0,777206976
PGSC0003DMP400037085	PGSC0003DMG400021398	Xyloglucan endotransglucosylase-hydrolase XTH7	0,779280883
PGSC0003DMP400005712	PGSC0003DMG400003159	Nucleic acid binding protein	0,775891341
PGSC0003DMP400012143	PGSC0003DMG400006856	Conserved gene of unknown function	0,784384695
PGSC0003DMP400039442	PGSC0003DMG401022752	Glucose-methanol-choline (Gmc) oxidoreductase	0,777840588
PGSC0003DMP400052297	PGSC0003DMG400030019	Non-green plastid inner envelope membrane protein	0,77921875
PGSC0003DMP400014161	PGSC0003DMG400008049	Glutaredoxin-C4	0,781343284
PGSC0003DMP400043471	PGSC0003DMG400025056	Conserved gene of unknown function	0,776080957
PGSC0003DMP400007597	PGSC0003DMG400004273	Serine/arginine-rich protein	0,78125
PGSC0003DMP400002601	PGSC0003DMG400001437	Blue (Type 1) copper domain	0,776242282
PGSC0003DMP400049636	PGSC0003DMG402028512	TRAPP subunit	0,775931747
PGSC0003DMP400008702	PGSC0003DMG400004888	Conserved gene of unknown function	0,784615385
PGSC0003DMP400000752	PGSC0003DMG400000377	Pollen-specific kinase partner protein	0,783291139
PGSC0003DMP400036732	PGSC0003DMG400021186	Kinase	0,775958639
ABB90057.1		cytochrome b559 alpha chain ABB90057.1	0,772948822
PGSC0003DMP400014118	PGSC0003DMG400008026	26S proteasome non-ATPase regulatory subunit	0,774447472
PGSC0003DMP400011772	PGSC0003DMG400006661	ASR4	0,771273611
PGSC0003DMP400023744	PGSC0003DMG400013416	Chlorophyll a-b binding protein 3C, chloroplastic	0,765088757
PGSC0003DMP400018645	PGSC0003DMG400010543	Proteasome subunit alpha type	0,770217729
PGSC0003DMP400038088	PGSC0003DMG400022022	Photosystem I reaction center subunit IV B isoform 2	0,770973451
PGSC0003DMP400009416	PGSC0003DMG400005310	Cytochrome b559 subunit alpha	0,772948822
PGSC0003DMP400023993	PGSC0003DMG400013556	Conserved gene of unknown function	0,7696793
PGSC0003DMP400037998	PGSC0003DMG400021941	Disease resistance response protein	0,7696793
PGSC0003DMP400051744	PGSC0003DMG400029704	30S ribosomal protein S5	0,758532819
PGSC0003DMP400015341	PGSC0003DMG400008723	Fk506-binding protein	0,754983076
PGSC0003DMP400047963	PGSC0003DMG400027577	Superoxide dismutase	0,756710775
PGSC0003DMP400043407	PGSC0003DMG400025012	Histone H2A	0,764857051
PGSC0003DMP400019688	PGSC0003DMG400011147	Translation initiation factor IF-3	0,755183061
PGSC0003DMP400046294	PGSC0003DMG400026652	Major latex	0,756066411
PGSC0003DMP400025379	PGSC0003DMG400014408	Fasciclin-like arabinogalactan protein 10	0,760481366
PGSC0003DMP400016620	PGSC0003DMG400009400	Fasciclin-like arabinogalactan protein 1	0,75893429
PGSC0003DMP400053748	PGSC0003DMG400030853	Ubiquitin-fold modifier 1	0,759275237
PGSC0003DMP400051000	PGSC0003DMG400029291	Ubiquitin-fold modifier 1	0,759275237
PGSC0003DMP400003095	PGSC0003DMG400001722	Eukaryotic translation initiation factor 4g	0,756899589
PGSC0003DMP400018966	PGSC0003DMG400010727	Heat-and acid-stable phosphoprotein	0,76215437
PGSC0003DMP400018182	PGSC0003DMG400010293	Nucleolar RNA-binding Nop10p	0,75988566
PGSC0003DMP400040088	PGSC0003DMG400023144	41 kD chloroplast nucleoid DNA binding protein (CND41)	0,761200522
PGSC0003DMP400004732	PGSC0003DMG402002640	Conserved gene of unknown function	0,764285714
ABB90070.1		cytochrome b6/f complex subunit IV ABB90070.1	0,751048387

PGSC0003DMP400029632	PGSC0003DMG400016959	ATP synthase delta chain, chloroplastic	0,750819672
PGSC0003DMP400030421	PGSC0003DMG402017409	Heterogeneous nuclear ribonucleoprotein A1	0,753930978
PGSC0003DMP400000952	PGSC0003DMG400000488	50S ribosomal protein L12, chloroplastic	0,748120301
PGSC0003DMP400020262	PGSC0003DMG400011436	Enoyl-acyl-carrier-protein reductase	0,748350923
PGSC0003DMP400035552	PGSC0003DMG400020466	ATP synthase subunit b', chloroplastic	0,751412429
PGSC0003DMP400048709	PGSC0003DMG401028027	FK506 binding protein	0,754200672
PGSC0003DMP400048708	PGSC0003DMG401028027	FK506 binding protein	0,754200672
PGSC0003DMP400020595	PGSC0003DMG400011603	Germin	0,745729403
PGSC0003DMP400003940	PGSC0003DMG400002210	F17H15.1/F17H15.1	0,745327511
PGSC0003DMP400012512	PGSC0003DMG400007056	Chalcone isomerase	0,747096189
PGSC0003DMP400039765	PGSC0003DMG400022930	Why2 protein	0,745098039
PGSC0003DMP400036885	PGSC0003DMG400021288	Conserved gene of unknown function	0,746952084
PGSC0003DMP400023784	PGSC0003DMG400013439	Aspartic proteinase oryzasin-1	0,749235474
PGSC0003DMP400008368	PGSC0003DMG400004717	Signal recognition particle 9 kDa protein	0,75330251
PGSC0003DMP400053163	PGSC0003DMG400030543	Gene of unknown function	0,746136865
PGSC0003DMP400030313	PGSC0003DMG400017346	Ribose-phosphate pyrophosphokinase 4	0,746860674
PGSC0003DMP400047198	PGSC0003DMG400027161	60S ribosomal protein L29	0,750549309
PGSC0003DMP400020337	PGSC0003DMG400011493	TAFII21	0,752952381
PGSC0003DMP400038231	PGSC0003DMG400022119	Phosphoglycerate kinase	0,739130435
PGSC0003DMP400029502	PGSC0003DMG400016883	Ribosomal protein S9	0,737919025
PGSC0003DMP400033827	PGSC0003DMG400019456	Tha4 protein	0,735922836
PGSC0003DMP400045652	PGSC0003DMG400026299	Conserved gene of unknown function	0,743559442
PGSC0003DMP400053155	PGSC0003DMG400030537	60S ribosomal protein L31	0,741776316
PGSC0003DMP400017167	PGSC0003DMG402009727	Calcium ion binding protein	0,741323346
PGSC0003DMP400026673	PGSC0003DMG402015205	Protein yrdA	0,738634322
PGSC0003DMP400026136	PGSC0003DMG400014846	Conserved gene of unknown function	0,738399708
PGSC0003DMP400028950	PGSC0003DMG400016552	Conserved gene of unknown function	0,738399708
PGSC0003DMP400055487	PGSC0003DMG400032277	Protein translocase	0,738658147
PGSC0003DMP400037769	PGSC0003DMG400021802	Scarecrow	0,741655076
PGSC0003DMP400014557	PGSC0003DMG400008300	Chlorophyll a/b binding protein	0,725613234
PGSC0003DMP400056206	PGSC0003DMG400033691	50S ribosomal protein L29, chloroplastic	0,729732727
PGSC0003DMP400048826	PGSC0003DMG400028104	Nascent polypeptide associated complex alpha	0,728430805
PGSC0003DMP400025343	PGSC0003DMG400014394	Conserved gene of unknown function	0,727037516
PGSC0003DMP400034978	PGSC0003DMG400020154	Photosystem I reaction center subunit IV A isoform 2	0,734251147
PGSC0003DMP400003461	PGSC0003DMG400001940	Peptidyl-prolyl cis-trans isomerase E	0,727691537
PGSC0003DMP400043522	PGSC0003DMG401025083	Peroxidase 12	0,734124629
PGSC0003DMP400026892	PGSC0003DMG400015336	Multiprotein bridging factor 1b	0,726364692
PGSC0003DMP400022521	PGSC0003DMG400012711	Conserved gene of unknown function	0,725277497
PGSC0003DMP400038895	PGSC0003DMG400022430	Polyphenoloxidase	0,729288215
PGSC0003DMP400026559	PGSC0003DMG400015130	Defensin P322	0,734315789
PGSC0003DMP400059908	PGSC0003DMG400037804	Gene of unknown function	0,733916624
PGSC0003DMP400036982	PGSC0003DMG400021339	Lymphoid organ expressed yellow head virus receptor protein	0,731843575
PGSC0003DMP400003838	PGSC0003DMG400002146	PTAC16	0,72406181
PGSC0003DMP400005581	PGSC0003DMG400003103	Inorganic pyrophosphatase	0,718343195
PGSC0003DMP400004255	PGSC0003DMG400002389	Chaperonin 21	0,717420213

PGSC0003DMP400026410	PGSC0003DMG400015016	Aspartic protease	0,723607038
PGSC0003DMP400032278	PGSC0003DMG400018522	Thylakoid lumenal 17.4 kDa protein, chloroplast	0,717075439
PGSC0003DMP400012499	PGSC0003DMG400007051	50S ribosomal protein L4, chloroplastic	0,716422661
PGSC0003DMP400012147	PGSC0003DMG400006858	Subunit A of ferredoxin-thioredoxin-reductase	0,723207687
PGSC0003DMP400002519	PGSC0003DMG400001392	Protein CREG1	0,722693727
PGSC0003DMP400038514	PGSC0003DMG400022241	Photosystem II 10 kDa polypeptide, chloroplastic	0,716039157
PGSC0003DMP400000789	PGSC0003DMG400000402	Osmotin	0,723395088
PGSC0003DMP400025238	PGSC0003DMG400014328	Steroid binding protein	0,715904233
PGSC0003DMP400052129	PGSC0003DMG400029924	Steroid binding protein	0,715904233
PGSC0003DMP400030537	PGSC0003DMG400017482	Transferase, transferring glycosyl groups	0,721875
PGSC0003DMP400013224	PGSC0003DMG400007460	Sn-1 protein	0,724637681
PGSC0003DMP400017566	PGSC0003DMG400009947	Subtilisin-type protease	0,720805711
PGSC0003DMP400035579	PGSC0003DMG400020484	ATP synthase subunit b', chloroplastic	0,71419994
PGSC0003DMP400055858	PGSC0003DMG400033084	Chlorophyll a/b-binding protein (cab-12)	0,706690297
PGSC0003DMP400035577	PGSC0003DMG400020480	Conserved gene of unknown function	0,705508475
PGSC0003DMP400046904	PGSC0003DMG400027013	Tetrapyrrole-binding protein, chloroplast	0,709398008
PGSC0003DMP400059680	PGSC0003DMG400037576	Conserved gene of unknown function	0,714629451
PGSC0003DMP400009045	PGSC0003DMG400005079	RNA polymerase	0,708038278
PGSC0003DMP400011949	PGSC0003DMG400006759	Conserved gene of unknown function	0,70845481
PGSC0003DMP400042212	PGSC0003DMG400024399	Conserved gene of unknown function	0,70938695
PGSC0003DMP400055381	PGSC0003DMG400032182	Non-specific lipid-transfer protein	0,709099632
ABB90084.1		ribosomal protein S7 ABB90084.1	0,697907188
ABB90096.1		ribosomal protein S7 ABB90096.1	0,697907188
PGSC0003DMP400026589	PGSC0003DMG400015155	28 kDa ribonucleoprotein, chloroplastic	0,70473029
PGSC0003DMP400009317	PGSC0003DMG400005247	Superoxide dismutase	0,696569359
PGSC0003DMP400001168	PGSC0003DMG400000579	Nascent polypeptide associated complex alpha subunit	0,702136573
PGSC0003DMP400060304	PGSC0003DMG400038200	30S ribosomal protein S7, chloroplastic	0,697907188
PGSC0003DMP400020958	PGSC0003DMG400011820	30S ribosomal protein S7, chloroplastic	0,697907188
PGSC0003DMP400003396	PGSC0003DMG400001904	Non-specific lipid-transfer protein 1	0,695118207
PGSC0003DMP400026939	PGSC0003DMG400015364	CT099	0,704172527
PGSC0003DMP400003634	PGSC0003DMG400002027	Cytoplasmic small heat shock protein class I	0,700057132
PGSC0003DMP400003635	PGSC0003DMG400002028	Cytoplasmic small heat shock protein class I	0,700057132
PGSC0003DMP400003636	PGSC0003DMG400002029	Cytoplasmic small heat shock protein class I	0,700057132
PGSC0003DMP400008774	PGSC0003DMG400004936	50S ribosomal protein 6, chloroplastic	0,704389575
PGSC0003DMP400021009	PGSC0003DMG400011846	Rhodanese-like family protein	0,701248993
PGSC0003DMP400048001	PGSC0003DMG400027602	Uroporphyrinogen decarboxylase, chloroplastic	0,691394659
PGSC0003DMP400002693	PGSC0003DMG402001494	PR10	0,69
PGSC0003DMP400027633	PGSC0003DMG400015754	RNA binding protein	0,693739158
PGSC0003DMP400053728	PGSC0003DMG400030842	PTP-1	0,689917355
PGSC0003DMP400007449	PGSC0003DMG400004165	Thylakoid soluble phosphoprotein	0,680381471
PGSC0003DMP400011488	PGSC0003DMG400006479	SAM domain family protein	0,680666948
PGSC0003DMP400039282	PGSC0003DMG400022665	F-box family protein	0,684109273
PGSC0003DMP400031997	PGSC0003DMG400018360	Photosystem II 11 kDa protein	0,674188222

PGSC0003DMP400035536	PGSC0003DMG400020460	Conserved gene of unknown function	0,675171065
PGSC0003DMP400013391	PGSC0003DMG400007571	PSI-H	0,670022097
PGSC0003DMP400004699	PGSC0003DMG400002626	Photosystem I psaH protein	0,670022097
PGSC0003DMP400028862	PGSC0003DMG400016504	PSI-H	0,670022097
PGSC0003DMP400002460	PGSC0003DMG400001364	SPIL	0,672024624
PGSC0003DMP400003375	PGSC0003DMG400001888	Conserved gene of unknown function	0,672734574
PGSC0003DMP400005147	PGSC0003DMG400002845	Nucleotide pyrophosphatase/phosphodiesterase	0,674242424
PGSC0003DMP400037385	PGSC0003DMG400021562	Single-stranded DNA binding protein	0,658598013
PGSC0003DMP400013127	PGSC0003DMG400007410	60s acidic ribosomal protein	0,664904164
PGSC0003DMP400046623	PGSC0003DMG400026854	Endochitinase 2	0,654886405
PGSC0003DMP400032758	PGSC0003DMG400018793	One-helix protein	0,664855424
PGSC0003DMP400016825	PGSC0003DMG400009514	Kunitz-type protease inhibitor	0,661884451
PGSC0003DMP400017325	PGSC0003DMG401009818	Disease resistance protein BS2	0,659617321
PGSC0003DMP400050235	PGSC0003DMG400028835	Heterogeneous nuclear ribonucleoprotein 27C	0,664358316
PGSC0003DMP400024701	PGSC0003DMG400014027	Germin	0,654299929
PGSC0003DMP400012614	PGSC0003DMG400007119	60s acidic ribosomal protein	0,654294032
PGSC0003DMP400033768	PGSC0003DMG400019435	Wound-induced protein WIN1	0,650442478
PGSC0003DMP400042599	PGSC0003DMG401024610	Conserved gene of unknown function	0,64865693
PGSC0003DMP400007919	PGSC0003DMG400004458	Light-harvesting complex I protein Lhca5	0,64772093
PGSC0003DMP400050553	PGSC0003DMG400029016	Conserved gene of unknown function	0,647742218
PGSC0003DMP400008394	PGSC0003DMG400004734	Conserved gene of unknown function	0,641025641
PGSC0003DMP400054296	PGSC0003DMG400031166	Nucleoside diphosphate kinase	0,635566038
PGSC0003DMP400028783	PGSC0003DMG400016455	Conserved gene of unknown function	0,639358748
PGSC0003DMP400004464	PGSC0003DMG400002519	Zinc finger protein	0,630238139
PGSC0003DMP400041178	PGSC0003DMG400023797	Embryo-specific 3	0,628849271
PGSC0003DMP400041545	PGSC0003DMG400024029	Histone H2A	0,627856207
PGSC0003DMP400055320	PGSC0003DMG400032152	Enoyl-acyl-carrier-protein reductase	0,623416027
PGSC0003DMP400061404	PGSC0003DMG400039300	Conserved gene of unknown function	0,618145229
PGSC0003DMP400043928	PGSC0003DMG400025320	Conserved gene of unknown function	0,618145229
PGSC0003DMP400022300	PGSC0003DMG400012590	Chlorophyll a-b binding protein CP24 10B, chloroplastic	0,607300441
PGSC0003DMP400050007	PGSC0003DMG401028709	Conserved gene of unknown function	0,608910891
PGSC0003DMP400003609	PGSC0003DMG400002015	Conserved gene of unknown function	0,607168718
PGSC0003DMP400041426	PGSC0003DMG400023967	AMME syndrome candidateprotein 1 protein	0,606363214
PGSC0003DMP400001009	PGSC0003DMG400000508	Metal ion binding protein	0,600979192
PGSC0003DMP400007183	PGSC0003DMG400004027	CBS domain containing protein	0,585329341
PGSC0003DMP400017596	PGSC0003DMG400009967	Ceramidase	0,580345286
PGSC0003DMP400013707	PGSC0003DMG400007787	Chlorophyll a-b binding protein 8, chloropl.	0,566990291
PGSC0003DMP400056300	PGSC0003DMG400033903	SRP-1 protein	0,568660207
PGSC0003DMP400011122	PGSC0003DMG400006276	NtPRp27	0,573454246
PGSC0003DMP400014649	PGSC0003DMG402008350	28 kDa small subunit ribosomal protein	0,55599711
PGSC0003DMP400037969	PGSC0003DMG400021927	28 kDa small subunit ribosomal protein	0,55599711
PGSC0003DMP400015547	PGSC0003DMG400008855	Transcription factor BTF3	0,553235908
PGSC0003DMP400016806	PGSC0003DMG400009500	Glutamine cyclotransferase	0,548605682

2.2 Результаты анализа обогащения по функциональной принадлежности к биологическим процессам и обогащения метаболических путей для сорта Гала

Term name – название биологического процесса.

Term id – индивидуальный номер, где GO – результат анализа обогащения по функциональной принадлежности к биологическим процессам, KEGG – результат анализа обогащения метаболических путей.

Adjusted p-value – скорректированное на множественное сравнение р-значение.

Negative log₁₀ of adjusted p-value – отрицательный логарифм от Adjusted p-value, отражающий степень обогащения.

Биологические процессы и метаболические пути, идентифицированные для растущих ДЭБ в результате воздействия вирусной инфекции при 28°C на 8 dpi			
Term name	Term id	Adjusted p-value	Negative log₁₀ of adjusted p-value
response to hydrogen peroxide	GO:0042542	3,04841E-06	5,515925971
organonitrogen compound biosynthetic process	GO:1901566	2,26973E-05	4,64402571
cellular amino acid metabolic process	GO:0006520	6,79284E-05	4,167948806
response to heat	GO:0009408	8,23070E-05	4,084563008
response to reactive oxygen species	GO:0000302	2,13867E-04	3,669856334
photosynthesis, light reaction	GO:0019684	2,18998E-04	3,659560633
protein complex oligomerization	GO:0051259	2,58440E-04	3,587639709
generation of precursor metabolites and energy	GO:0006091	5,62585E-04	3,249811758
protein folding	GO:0006457	1,95733E-03	2,708335954
small molecule metabolic process	GO:0044281	2,11677E-03	2,674326715
alpha-amino acid metabolic process	GO:1901605	2,96325E-03	2,528231222
cellular amino acid biosynthetic process	GO:0008652	4,25828E-03	2,370765712
response to temperature stimulus	GO:0009266	5,23588E-03	2,281010272
protein-containing complex assembly	GO:0065003	6,48239E-03	2,188264974
photosynthesis	GO:0015979	9,03522E-03	2,044061195
oxoacid metabolic process	GO:0043436	9,19821E-03	2,03629684
alpha-amino acid biosynthetic process	GO:1901607	1,05112E-02	1,978349102
glutamine family amino acid biosynthetic process	GO:0009084	1,09773E-02	1,959503283
glutamine family amino acid metabolic process	GO:0009064	1,76388E-02	1,753531359
organic acid metabolic process	GO:0006082	1,76640E-02	1,75290979
isoleucyl-tRNA aminoacylation	GO:0006428	1,92378E-02	1,715845458
protein-containing complex subunit organization	GO:0043933	2,73094E-02	1,563688321
carboxylic acid metabolic process	GO:0019752	3,15193E-02	1,501422824
cellular component assembly	GO:0022607	3,73973E-02	1,427159731
response to salt stress	GO:0009651	5,01285E-02	1,299915034
ribonucleotide biosynthetic process	GO:0009260	6,21722E-02	1,206403974
response to abiotic stimulus	GO:0009628	7,75806E-02	1,110247052
ribose phosphate biosynthetic process	GO:0046390	7,95472E-02	1,099375187
electron transport chain	GO:0022900	8,40466E-02	1,075479903
response to osmotic stress	GO:0006970	9,67904E-02	1,014167566

oxidative phosphorylation	GO:0006119	1,03638E-01	0,984482331
Protein processing in endoplasmic reticulum	KEGG:04141	1,90384E-02	1,720370405
Various types of N-glycan biosynthesis	KEGG:00513	7,29130E-02	1,137195036
Glycosphingolipid biosynthesis - globo and isoglobo series	KEGG:00603	1,11884E-01	0,951232393
Биологические процессы и метаболические пути, идентифицированные для снижающих свою представленность ДЭБ в результате воздействия вирусной инфекции при 28°C на 8 dpi			
Term name	Term id	Adjusted p-value	Negative log10 of adjusted p-value
translation	GO:0006412	1,19626E-10	9,922173901
peptide biosynthetic process	GO:0043043	1,51335E-10	9,820059807
amide biosynthetic process	GO:0043604	8,47079E-10	9,072076257
peptide metabolic process	GO:0006518	1,95131E-09	8,70967439
cellular amide metabolic process	GO:0043603	5,39121E-08	7,26831373
organonitrogen compound biosynthetic process	GO:1901566	8,86069E-08	7,052532382
response to gibberellin	GO:0009739	1,50650E-07	6,82203183
ribosome assembly	GO:0042255	0,00058762	3,230903456
response to lipid	GO:0033993	0,001045605	2,980632381
response to oxygen-containing compound	GO:1901700	0,005484818	2,260837757
ribosomal large subunit assembly	GO:0000027	0,005747292	2,24053673
ribonucleoprotein complex assembly	GO:0022618	0,00843678	2,073823257
ribonucleoprotein complex subunit organization	GO:0071826	0,009931292	2,002994239
response to ethylene	GO:0009723	0,010580667	1,975486936
reductive pentose-phosphate cycle	GO:0019253	0,01662109	1,779340503
photosynthesis, dark reaction	GO:0019685	0,01662109	1,779340503
positive regulation of superoxide dismutase activity	GO:1901671	0,023510375	1,628740447
regulation of superoxide dismutase activity	GO:1901668	0,023510375	1,628740447
organelle assembly	GO:0070925	0,02743836	1,561641856
carbon fixation	GO:0015977	0,091256636	1,039735545
cellular protein-containing complex assembly	GO:0034622	0,092366995	1,034483185
Ribosome	KEGG:03010	7,51333E-08	7,124167483
Oxidative phosphorylation	KEGG:00190	0,476912702	0,321561111
Photosynthesis	KEGG:00195	0,528885177	0,276638605
Биологические процессы и метаболические пути, идентифицированные для растущих ДЭБ в результате воздействия вирусной инфекции при 22°C на 14 dpi			
Term name	Term id	Adjusted p-value	Negative log10 of adjusted p-value
small molecule metabolic process	GO:0044281	7,58486E-12	11,1200524
carboxylic acid metabolic process	GO:0019752	7,01796E-07	6,15378917
oxoacid metabolic process	GO:0043436	8,93771E-07	6,048773677
organic acid metabolic process	GO:0006082	2,31080E-06	5,636238266
monosaccharide metabolic process	GO:0005996	0,000564468	3,248360844
ATP metabolic process	GO:0046034	0,000851875	3,069624323
purine-containing compound metabolic process	GO:0072521	0,001036406	2,984470032
hexose metabolic process	GO:0019318	0,001591255	2,798260101
organonitrogen compound biosynthetic process	GO:1901566	0,00159674	2,796765737
cellular amino acid metabolic process	GO:0006520	0,00177841	2,749968063
purine ribonucleotide metabolic process	GO:0009150	0,002253749	2,64709454

glucose metabolic process	GO:0006006	0,002652056	2,57641734
purine nucleotide metabolic process	GO:0006163	0,004432756	2,353326199
ribonucleotide metabolic process	GO:0009259	0,004726669	2,325444803
ribose phosphate metabolic process	GO:0019693	0,006075441	2,216422226
monocarboxylic acid metabolic process	GO:0032787	0,007270539	2,138433381
protein folding	GO:0006457	0,010081061	1,996493772
alpha-amino acid metabolic process	GO:1901605	0,014531318	1,837694994
purine ribonucleotide biosynthetic process	GO:0009152	0,015936188	1,797615548
purine nucleotide biosynthetic process	GO:0006164	0,021519304	1,667171781
nucleobase-containing small molecule metabolic process	GO:0055086	0,02249463	1,647921139
nucleotide metabolic process	GO:0009117	0,026252283	1,580832927
purine-containing compound biosynthetic process	GO:0072522	0,02857446	1,544021969
nucleoside phosphate metabolic process	GO:0006753	0,030410752	1,516972835
cellular amide metabolic process	GO:0043603	0,033978239	1,468799129
ribonucleotide biosynthetic process	GO:0009260	0,042517166	1,371435691
generation of precursor metabolites and energy	GO:0006091	0,043290276	1,36360964
Metabolic pathways	KEGG:01100	9,50643E-03	2,021982739
Carbon metabolism	KEGG:01200	1,38079E-02	1,859873482
Glycine, serine and threonine metabolism	KEGG:00260	2,62009E-02	1,581683729
Alanine, aspartate and glutamate metabolism	KEGG:00250	4,48276E-02	1,348454306
Биологические процессы и метаболические пути, идентифицированные для снижающих свою представленность ДЭБ в результате воздействия вирусной инфекции при 22°C на 14 dpi			
Term name	Term id	Adjusted p-value	Negative log10 of adjusted p-value
cellular response to superoxide	GO:0071451	2,90878E-03	2,536289502
removal of superoxide radicals	GO:0019430	2,90878E-03	2,536289502
superoxide metabolic process	GO:0006801	2,90878E-03	2,536289502
cellular response to oxygen radical	GO:0071450	2,90878E-03	2,536289502
response to superoxide	GO:0000303	3,86953E-03	2,412341464
response to oxygen radical	GO:0000305	3,86953E-03	2,412341464
cellular response to reactive oxygen species	GO:0034614	1,18248E-02	1,927207163
proton transmembrane transport	GO:1902600	4,88444E-02	1,311185349
translation	GO:0006412	1,35168E-01	0,869125126
peptide biosynthetic process	GO:0043043	1,46142E-01	0,835224498
Ribosome	KEGG:03010	2,23393E-02	1,650929924
Photosynthesis	KEGG:00195	6,45085E-02	1,190383132
Plant hormone signal transduction	KEGG:04075	3,87909E-01	0,411269734
Биологические процессы и метаболические пути, идентифицированные для растущих ДЭБ в результате воздействия вирусной инфекции при 28°C на 14 dpi			
Term name	Term id	Adjusted p-value	Negative log10 of adjusted p-value
small molecule metabolic process	GO:0044281	2,25897E-27	26,6460891
carboxylic acid metabolic process	GO:0019752	6,87562E-19	18,16268794
organic acid metabolic process	GO:0006082	8,88376E-19	18,05140301
oxoacid metabolic process	GO:0043436	1,12441E-18	17,94907529
cellular amino acid metabolic process	GO:0006520	3,64928E-12	11,437793
glucose metabolic process	GO:0006006	3,55770E-11	10,4488312
small molecule catabolic process	GO:0044282	3,24945E-10	9,488189538

dicarboxylic acid catabolic process	GO:0043649	9,21013E-10	9,03573434
monosaccharide metabolic process	GO:0005996	4,52682E-09	8,344206996
small molecule biosynthetic process	GO:0044283	7,90692E-09	8,101992876
dicarboxylic acid metabolic process	GO:0043648	1,25485E-08	7,90140705
alpha-amino acid metabolic process	GO:1901605	1,42208E-08	7,847075855
carboxylic acid catabolic process	GO:0046395	2,49625E-08	7,602711731
cellular amino acid catabolic process	GO:0009063	2,94980E-08	7,53020797
glutamate catabolic process	GO:0006538	3,31340E-08	7,47972662
alpha-amino acid catabolic process	GO:1901606	3,57333E-08	7,446927168
hexose metabolic process	GO:0019318	7,50433E-08	7,124688225
organic acid catabolic process	GO:0016054	8,97153E-08	7,047133523
glutamine family amino acid catabolic process	GO:0009065	7,64908E-07	6,116390659
glutamine family amino acid metabolic process	GO:0009064	1,07316E-06	5,969333813
glutamate metabolic process	GO:0006536	1,86744E-06	5,728752384
organic acid biosynthetic process	GO:0016053	1,48755E-05	4,827528147
carboxylic acid biosynthetic process	GO:0046394	3,13136E-05	4,504267017
cellular amino acid biosynthetic process	GO:0008652	9,81526E-05	4,008098117
oxidation-reduction process	GO:0055114	2,65425E-04	3,576057436
gluconeogenesis	GO:0006094	5,12367E-04	3,290418811
monocarboxylic acid metabolic process	GO:0032787	6,30009E-04	3,200653507
hexose biosynthetic process	GO:0019319	6,50619E-04	3,186673372
photorespiration	GO:0009853	8,16723E-04	3,087925264
fructose metabolic process	GO:0006000	9,07560E-04	3,042124856
cellular catabolic process	GO:0044248	1,01740E-03	2,992506226
carbohydrate metabolic process	GO:0005975	1,12171E-03	2,950117819
alpha-amino acid biosynthetic process	GO:1901607	1,43357E-03	2,843582538
cellular metabolic compound salvage	GO:0043094	1,72113E-03	2,764186972
organonitrogen compound biosynthetic process	GO:1901566	1,87035E-03	2,728076428
catabolic process	GO:0009056	2,00601E-03	2,697666793
ribonucleotide metabolic process	GO:0009259	3,61345E-03	2,442077434
monosaccharide biosynthetic process	GO:0046364	4,31161E-03	2,365360964
protein folding	GO:0006457	4,86514E-03	2,312904347
ribose phosphate metabolic process	GO:0019693	4,86918E-03	2,312544077
nucleotide metabolic process	GO:0009117	4,95683E-03	2,304796077
nucleoside phosphate metabolic process	GO:0006753	6,00947E-03	2,22116368
organophosphate metabolic process	GO:0019637	7,39825E-03	2,130871247
glycine metabolic process	GO:0006544	8,06723E-03	2,093275827
response to temperature stimulus	GO:0009266	9,42742E-03	2,025607134
purine ribonucleotide metabolic process	GO:0009150	1,03626E-02	1,984532029
response to heat	GO:0009408	1,36557E-02	1,864684471
cellular modified amino acid metabolic process	GO:0006575	1,74692E-02	1,757726127
organic substance catabolic process	GO:1901575	1,84683E-02	1,733571948
ATP metabolic process	GO:0046034	1,93860E-02	1,712512627
nucleoside diphosphate phosphorylation	GO:0006165	2,10114E-02	1,67754592
purine nucleotide metabolic process	GO:0006163	2,12710E-02	1,672211666
nucleotide phosphorylation	GO:0046939	2,26681E-02	1,644584817

generation of precursor metabolites and energy	GO:0006091	2,99913E-02	1,523004365
response to reactive oxygen species	GO:0000302	3,03778E-02	1,517443017
energy derivation by oxidation of organic compounds	GO:0015980	3,27020E-02	1,485425417
nucleobase-containing small molecule metabolic process	GO:0055086	3,76469E-02	1,424270372
purine-containing compound metabolic process	GO:0072521	4,08504E-02	1,388803972
nucleoside diphosphate metabolic process	GO:0009132	5,20761E-02	1,283361273
organonitrogen compound catabolic process	GO:1901565	5,85300E-02	1,232621744
metabolic process	GO:0008152	5,88270E-02	1,230423209
sucrose biosynthetic process	GO:0005986	5,94958E-02	1,225513724
response to inorganic substance	GO:0010035	6,04536E-02	1,218578175
carbohydrate derivative metabolic process	GO:1901135	7,16995E-02	1,144483651
Carbon metabolism	KEGG:01200	4,48463E-12	11,34827367
Glyoxylate and dicarboxylate metabolism	KEGG:00630	4,41001E-08	7,355560118
Metabolic pathways	KEGG:01100	4,93128E-06	5,307040754
Arginine biosynthesis	KEGG:00220	5,45804E-06	5,262963479
Alanine, aspartate and glutamate metabolism	KEGG:00250	8,30993E-06	5,0804025
Glycine, serine and threonine metabolism	KEGG:00260	2,24284E-04	3,649200739
Biosynthesis of amino acids	KEGG:01230	2,13828E-03	2,669934707
Biosynthesis of secondary metabolites	KEGG:01110	8,99525E-03	2,045986789
Carbon fixation in photosynthetic organisms	KEGG:00710	1,20816E-02	1,917874763
Nitrogen metabolism	KEGG:00910	2,03626E-02	1,691166439
Glutathione metabolism	KEGG:00480	3,30116E-02	1,481332841
Биологические процессы и метаболические пути, идентифицированные для снижающих свою представленность ДЭБ в результате воздействия вирусной инфекции при 28°C на 14 dpi			
Term name	Term id	Adjusted p-value	Negative log₁₀ of adjusted p-value
photosynthesis	GO:0015979	4,54420E-10	9,342542561
translation	GO:0006412	2,19883E-05	4,657808627
peptide biosynthetic process	GO:0043043	2,68091E-05	4,571717594
amide biosynthetic process	GO:0043604	2,78392E-05	4,555342681
cellular amide metabolic process	GO:0043603	7,97226E-05	4,098418434
organonitrogen compound biosynthetic process	GO:1901566	1,23229E-04	3,909287602
photosynthesis, light reaction	GO:0019684	1,58516E-04	3,799926832
peptide metabolic process	GO:0006518	2,26147E-04	3,645608223
photosynthesis, light harvesting in photosystem I	GO:0009768	7,74071E-04	3,111219303
photosynthesis, light harvesting	GO:0009765	1,98481E-03	2,702281125
generation of precursor metabolites and energy	GO:0006091	6,11976E-03	2,213265775
protein-chromophore linkage	GO:0018298	5,00051E-02	1,300986065
response to cytokinin	GO:0009735	5,79610E-02	1,236863861
ribosomal small subunit assembly	GO:0000028	1,58399E-01	0,800246294
response to biotic stimulus	GO:0009607	2,49093E-01	0,603638466
Photosynthesis	KEGG:00195	6,95367E-06	5,157786216
Ribosome	KEGG:03010	1,64140E-04	3,784785981
Photosynthesis - antenna proteins	KEGG:00196	1,53938E-02	1,812655158
Oxidative phosphorylation	KEGG:00190	1,67404E-01	0,776233153
Folate biosynthesis	KEGG:00790	8,23620E-01	0,084272868