

УДК: 577.2.04

## СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ УРОВНЯ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ *ARABIDOPSIS THALIANA* L. ПРИ ПАТОГЕНЕЗЕ И ТЕПЛОВОМ СТРЕССЕ

© *А.И. Перфильева*

*Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН,*

*Иркутск, Россия*

*e-mail: alla.light@mail.ru*

Приведены результаты статистического анализа данных по уровню экспрессии генов, кодирующих защитные белки арабидопсиса. Числовые значения экспрессии генов были взяты из базы данных AtGenExpress. С использованием языка программирования R провели кластерный анализ и построили цветограммы. С помощью анализа была проверена гипотеза о наличии в растительном организме двух разнонаправленных защитных программ, активизирующихся при тепловом и биотическом стрессах. Выявлено, что при заражении специфичным патогеном растения наблюдается подавление экспрессии PR-генов и проявление экспрессии Hsp-генов. При заражении растения неспецифичным патогеном экспрессия PR-генов повышается, в результате чего растению нет необходимости повышать экспрессию Hsp-генов.

**Ключевые слова:** статистика, R, экспрессия генов, белки теплового шока, PR-белки.

### **Введение**

Растения в силу своего прикрепленного образа жизни постоянно подвергаются влиянию различных стрессовых воздействий как абиотической (высокие и низкие температуры, засоление, УФ-облучение), так и биотической природы (патогенные бактерии, грибы, вирусы). Для сохранения гомеостаза и адаптации растения к стрессу, в его организме происходит перераспределение питательных веществ и энергии между процессами роста, развития и защитными реакциями растения на стресс (Тарчевский, 2001; Колупаев, Карпец, 2010). В естественных климатических условиях одновременно на растение влияют несколько экологических факторов, на которые растительный организм отвечает изменением активности антиоксидантных ферментов и липидного состава мембран. Важнейшими мессенджерами, участвующими в ответных реакциях растений на стрессовые воздействия являются гормоны (абсциссовая,

жасмоновая, салициловая кислоты), кальций, активные формы кислорода (Титов и др., 2006; Карпец, Колупаев, 2009). Такие события ведут к активации защитных белков клетки: протеаз, транспортеров, шаперонов. Среди защитных белков наиболее значимыми являются белки теплового шока (БТШ) и PR-белки. БТШ активируются в клетке при умеренном тепловом воздействии (Wang et al., 2004), а также при других видах стрессов. Эти белки способствуют временному связыванию и облегчению фолдинга незрелых пептидов в процессе трансляции, разборке олигомерных белковых комплексов, контролю биологической активности регуляторных белков (в том числе транскрипционных факторов), облегчению транспорта белков через мембраны растительной клетки, предотвращению агрегации частично денатурированных белков вследствие межмолекулярных взаимодействий (Vasha et al., 2004). Также БТШ участвуют в деградации токсических метаболитов

белков, обеспечивая транспортировку денатурированных белков к протеасомам и лизосомам. *In vitro* показана роль шаперонного механизма в восстановлении функциональной активности цитрат-синтазы,  $\beta$ -галактозидазы и других ферментов (Коржов и др., 2008). Известно, что БТШ образуются не только в ответ на воздействие высокой температуры, но и в ответ на широкий диапазон стрессовых факторов, например, в результате засоления, обезвоживания и т.п. (Viering, 1991).

При биотическом стрессе в клетках растений синтезируются патоген-зависимые белки (pathogenesis-related proteins, PR-белки), защищающие клетку от последствий биотического стресса (Малиновский, 2010). PR-белки (pathogenesis-related proteins) - экстраклеточные белки, синтезируемые в растительной клетке при атаке патогеном. Роль PR-белков при патогенезе значительна и разнообразна. Они являются участниками сигнальных систем (липооксигеназной, NO-синтазной), катализируют образование молекул - вторичных мессенджеров (салициловая, жасмоновая и абсцизовая кислота, этилен), являются антимикробными компонентами, укрепляют клеточные стенки растения (пероксидаза, каллоза) и способны вызывать повреждения клеточных стенок и цитоплазматических мембран патогенов (Тарчевский, 2002; Neill et al., 2002). PR-белки реализуют механизм защиты клеток, связанный с повышением образования активных форм кислорода (АФК) в растительной клетке (Удинцев и др., 2011). Показано, что многие PR-белки обладают фунгицидной и бактерицидной активностями *in vivo* (Van Loon et al., 2006; Третьякова, Евтушенков, 2011; Savidor et al., 2012).

Существует предположение, согласно которому развитие устойчивости растений к биотическому и абиотическому стрессам имеет разнонаправленный характер. По-видимому, если в клетке синтезируются PR-белки, то синтез БТШ подавляется (Vierling, 1991; Atkinson, Urwin, 2012). С другой стороны, белки теплового шока, как и белки семейства PR, относят к неспецифическим белкам, считая, что уровень их всех повышается при любых стрессовых воздействиях (Vierling, 1991; Малиновский, 2010). В базах данных по экспрессии генов в растении *Arabidopsis thaliana* при влиянии различных стрессовых факторов имеются числовые значения экспрессии генов, кодирующих PR-белки и БТШ, при воздействии стрессовых факторов различной природы (Killian et al., 2007).

*Arabidopsis thaliana* L. является чрезвычайно удобным модельным организмом для молекулярно-биологических, генетических и физиологических исследований (изучение онтогенеза растений, фототропизма). Малый размер генома (5 хромосом, около 157 миллионов пар нуклеотидов) арабидопсиса позволяет легко осуществлять картирование и секвенирование генов, исследования уровня экспрессии генов при стрессовых воздействиях (анализ концентрации матричной РНК белков в стрессе и в контроле) с помощью микроэлектронного анализа. В настоящее время существует множество баз данных (Geninvestigator, AtGenExpress) и on-line ресурсов (<http://arabidopsis.org>; The Arabidopsis Information Resource (TAIR)), содержащих полную информацию о генах и белках арабидопсиса. База данных TAIR содержит обширную информацию по генетическому, молекулярно-генетическому и физиологическому картированию генома арабидопсиса.

Образованы большие международные генетические центры коллекций арабидопсиса, в которых поддерживаются тысячи мутантов, а также кДНК-библиотеки, имеются генетические карты (Scholl et al., 2000).

Цель настоящей работы – биоинформационный анализ уровня экспрессии защитных белков *Arabidopsis thaliana* при различных стрессовых воздействия на основе информации из базы данных с применением языка программирования R.

Для реализации поставленной цели были определены следующие задачи:

1) Провести анализ литературных данных различных белков растений, участвующих в стрессовом воздействии. Провести выбор белков для анализа.

2) Осуществить извлечение информации из базы данных по выбранным белкам.

3) Провести подбор статистических методов для проведения анализа и получения выводов.

В результате статистического анализа данных по экспрессии исследуемых генов будет ясно, имеет ли место наличие двух взаимоподавляющих защитных программ при тепловом стрессе и патогенезе.

### Материал и методика

Объектом исследования является уровень экспрессии генов в клетках растений *Arabidopsis thaliana*. Для статистической обработки все числовые значения экспрессии генов были получены из базы данных AtGenExpress (<http://jsp.weigelworld.org/expviz/expviz.jsp>). Эта база данных содержит информацию об экспрессии практически всех генов арабидопсис (*Arabidopsis thaliana*). База данных содержит 24 000 белковых последовательностей, атлас экспрессии генов.

В работе анализировался уровень экспрессии некоторых генов в растениях арабидопсиса при стрессе. Исследованы следующие гены: 1) гены, кодирующие белки теплового шока: Hsp101 (кодирует белок БТШ101), Hsp17,6 (кодирует белок БТШ17,6); 2) гены, кодирующие патоген-зависимые: PR-1 (кодирует белок PR-1), PR-2 (кодирует белок PR-2), PR-4 (кодирует белок PR-4); 3) ген, кодирующий белок, входящий в группу, так называемых, «белков домашнего хозяйства» – 25SRNA (кодирует белок 25s рРНК). В базе данных имеется информация об уровне экспрессии перечисленных генов при следующих видах стрессов: тепловой стресс (38°C), биотический стресс (патогенез) нескольких видов – заражение авирулентным мутантным штаммом *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* avrRpm1, заражение арабидопсиса неспецифическим патогеном *Phytophthora*. Локусы (участок молекулы ДНК, кодирующей ген) интересующих нас генов были найдены с использованием Базы данных [www.arabidopsis.org.net](http://www.arabidopsis.org.net). Локусы генов следующие: At1g74310 (ген Hsp101), At1g53540 (ген Hsp17.6), At2g14610 (ген PR-1), At3g57260 (ген PR-2), At3g04720 (ген PR-4), At1g01040 (ген 25SRNA). Для извлечения числовых характеристик экспрессии генов, их локусы вносили в Базу данных AtGenExpress. В работе использовали следующие статистические методы: кластерный анализ, общий анализ уровня экспрессии генов и построение цветограмм. Графические изображения, полученные в программе R Studio 2.15.1, далее обрабатывались в графических редакторах Inkscape 0.48.4 и Adobe Photoshop CS4 Версия 11.0.

### Результаты и обсуждение

Данные по уровню экспрессии исследуемых генов для статистического анализа были получены из базы данных AtGenExpress, представлены в табл. 1.

Каждое число, представленное в таблице, характеризует уровень экспрессии гена в условных единицах (у.е.) при определенной стрессовой нагрузке на растение.

Таблица 1

Исходные данные по уровню экспрессии генов, у.е.

	PR1	PR2	PR4	HSP101	HSP17,6	25SRNA
t_k	71,27	39,66	902,83	368,53	93,11	276,61
t_0.25	64,83	23,27	194,67	122,56	22,93	277,81
t_0.5	46,09	13,01	317,94	4585,11	135,29	273,37
t_1	74,34	14,53	355,14	35517,47	27568,95	151,90
t_3	49,12	13,97	235,43	25211,86	37777,82	282,66
t_6	32,82	11,05	146,85	89,27	2148,64	355,73
t_12	35,19	10,23	361,11	317,89	1899,50	310,86
t_24	48,79	12,98	252,82	136,16	123,64	320,65
f_k	123,17	550,56	908,99	24,08	12,92	124,92
f_6	51,24	72,74	15586,53	45,22	21,77	129,11
f_12	196,92	187,08	23749,61	84,96	21,21	134,15
f_24	3088,79	335,87	17838,74	38,03	15,60	216,08
a_k	123,17	550,56	908,99	24,08	12,92	124,92
a_2	163,32	2112,11	748,75	2371,82	158,13	109,94
a_6	144,67	6333,62	1128,76	3110,78	1460,34	121,92
a_24	5677,30	4368,73	13419,51	362,92	785,36	102,49
p_k	123,17	550,56	908,99	24,08	12,92	124,92
p_2	94,50	1132,13	347,27	956,52	377,60	119,20
p_6	60,73	708,64	1152,64	44,48	52,93	128,32
p_24	709,54	4993,47	4845,48	672,87	810,55	117,97

**Примечание:** t – тепловое воздействие (38°C, продолжительность: 0; 0.25; 0.5; 1; 3; 6; 12; 24), f – заражение возбудителем фузариоза (продолжительность: 0; 2; 6; 24), а – заражение растений арабидопсиса авирулентными псевдомонадами (продолжительность: 0; 2; 6; 24), p – заражение растений арабидопсиса вирулентными псевдомонадами (продолжительность: 0; 2; 6; 24).

Для удобства проведения статистического анализа имеющиеся данные были переведены в доли по отношению к контролю и представлены в процентах к контролю (табл. 2).

Были проведены статистические исследования по определению среднего уровня экспрессии генов при стрессе, кластерный анализ, построены цветограммы, характеризующие измене-

ние экспрессии генов при стрессах. Данные свидетельствуют о том, что при воздействии повышенной температуры на растения арабидопсиса в течение 1 и 3 ч повышается экспрессия генов, кодирующих БТШ101 и БТШ17,6, в тоже время отмечается значительное подавление экспрессии генов, кодирующих белки PR-4 и PR-5, в меньшей степени это выражено у белка PR-1. Уровень экспрессии гена, кодирующего

Таблица 2

Нормализованные исходные данные по уровню экспрессии генов,  
доли к контролю

№	st	time	PR1	PR2	PR4	HSP101	HSP17.6	25SRNA
1	t	k	1	1	1	1	1	1
2	t	0,25	0,91	0,59	0,22	0,33	0,25	1,00
3	t	0,50	0,65	0,33	0,35	12,44	1,45	0,99
4	t	1,00	1,04	0,37	0,39	96,38	296,09	0,55
5	t	3,00	0,69	0,35	0,26	68,41	405,74	1,02
6	t	6,00	0,46	0,28	0,16	0,24	23,08	1,29
7	t	12,00	0,49	0,26	0,40	0,86	20,40	1,12
8	t	24,00	0,68	0,33	0,28	0,37	1,33	1,16
9	f	k	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
10	f	6,00	0,42	0,13	17,15	1,88	1,69	1,03
11	f	12,00	1,60	0,34	26,13	3,53	1,64	1,07
12	f	24,00	25,08	0,61	19,62	1,58	1,21	1,73
13	a	k	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
14	a	2,00	1,33	3,84	0,82	98,49	12,24	0,88
15	a	6,00	1,17	11,50	1,24	129,17	113,02	0,98
16	a	24,00	46,09	7,94	14,76	15,07	60,78	0,82
17	P	K	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
18	P	2,00	0,77	2,06	0,38	39,72	29,22	0,95
19	P	6,00	0,49	1,29	1,27	1,85	4,10	1,03
20	p	24,00	5,76	9,07	5,33	27,94	62,73	0,94

**Примечание:** t – тепловое воздействие, f – заражение возбудителем фузариоза, а – заражение растений арабидопсиса авирулентными псевдомонадами, p – заражение растений арабидопсиса вирулентными псевдомонадами.

белок «домашнего хозяйства» - белок, входящий в состав 25S РНК, не менялся (табл. 1).

Кластерный анализ изменения уровня экспрессии белков при каждом из этих стрессов показал наличие трех кластеров: кластер, содержащий в себе ген Hsp101; кластер, содержащий ген Hsp17,6, а также кластер со всеми оставшимися генами (рис. 1). Такоерасщепление генов представляется логичным и подтверждается результатами об уровне экспрессии данных генов при тепловом стрессе. Так, при тепловом стрессе наблюдалось значительное повышение уровня экспрессии гена Hsp17,6 (на 400 раз

по сравнению с контролем), повышение уровня экспрессии гена Hsp101 было ниже (до 100 раз по сравнению с контролем), уровень экспрессии остальных генов, объединенных в один клад, не изменялся в значительной степени. Отмечалось лишь небольшое снижение уровня экспрессии генов, кодирующих PR-белки.

Цветограмма также свидетельствует о том, что при тепловом стрессе на 2-6 час. стресса происходило повышение экспрессии генов, кодирующих БТШ. Экспрессия же других генов снижалась (рис. 2).

Таким образом, согласно результатам, подтверждается гипотеза, свидетельствующая о разнонаправленности защитных программ в растении при тепловом и биотическом стрессах. Отмечается (рис. 2), что при тепловом стрессе значительно усиливалась экспрессия генов, кодирующих БТШ и не наблюдалась индукция синтеза генов, кодирующих PR-белки.

При другом виде биотического стресса (заражение возбудителем фузариоза) наблюдалось незначительное изменение уровня экспрессии генов, кодирующих БТШ. Уровень экспрессии генов, кодирующих PR-белки (PR-1 и PR-4) повышался в 25 раз. Уровень экспрессии генов, кодирующих PR-2 и белок, входящий в состав 25S РНК, не менялся при данном виде стресса (табл. 1).

Результаты кластерного анализа показали наличие трех кластеров: кластер экспрессии гена PR-1, кластер экспрессии гена PR-4, а также кластер экспрессии остальных генов (рис. 3). Такие кластеры выделились в результате различного

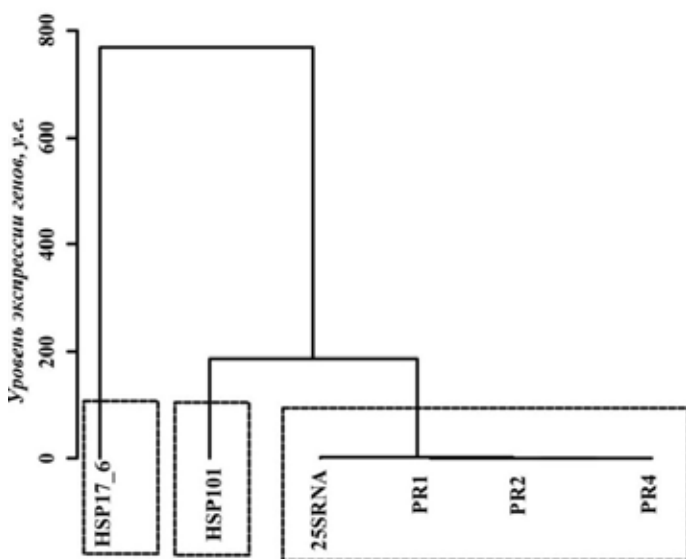


Рис. 1. Кластерный анализ экспрессии генов при тепловом стрессе

уровня экспрессии генов при данном стрессе. Так, экспрессия генов PR-2, 25SRNA, а также генов, кодирующих БТШ, значительно не изменялась по сравнению с контролем. Уровень экспрессии генов PR-1 и PR-4 увеличивался при стрессе, однако, сигнатура увеличения экспрессии была различной, чем, по-видимому, и обуславливается выделение их в разные кластеры.

Цветограмма (рис. 4) свидетельствует об индукции экспрессии гена PR-4 уже спустя 1 час обработки. Также на последнем этапе наблюдения резко повышалась экспрессия гена PR-1. В середине периода наблюдения также наблюдалось некоторое повышение экспрессии гена Hsp101.

Результаты по влиянию биотического стресса на экспрессию генов, кодирующих БТШ и PR-белки, показывают повышение экспрессии PR-генов при заражении, которое не сопровождается аналогичным повышением уровня генов, кодирующих БТШ. Возбудитель фузариоза является неспецифичным патогенным микроорганизмом для арабидопсиса,

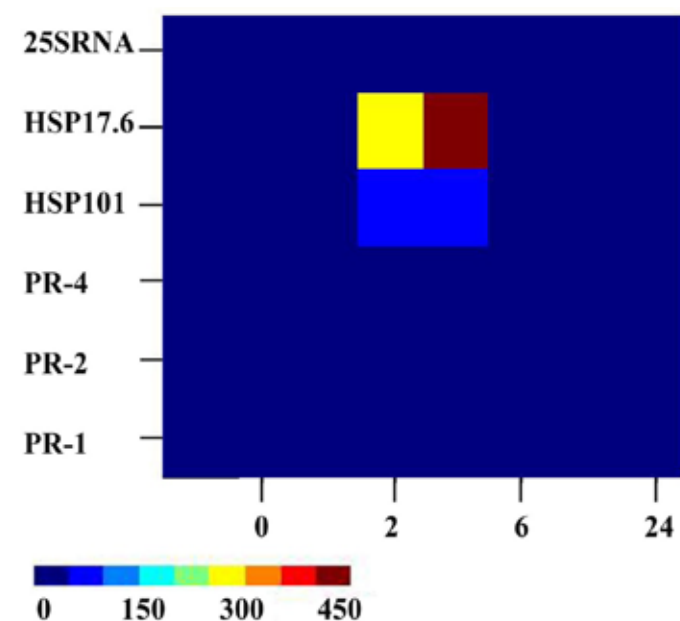


Рис. 2. Цветограмма экспрессии генов при тепловом стрессе (по оси абсцисс – время, час.; по оси ординат – гены)

который устойчив к возбудителю и при заражении реагирует реакцией СЧ. При заражении возбудителем фузариоза усиливается экспрессия PR-генов, в результате чего повышение экспрессии генов БТШ не требуется. По-видимому, именно благодаря активному включению защитных механизмов, в том числе экспрессии генов, кодирующих PR-белки, участвующих в СЧ реакции, арабидопсис проявляет устойчивость к данному патогену.

При заражении авирулентными псевдомонадами отмечалось повышение экспрессии гена Hsp101 на начальных этапах инфицирования, однако, позже (24 час. инкубации) уровень его экспрессии резко снижался, одновременно в этой точке наблюдалось значительное усиление экспрессии генов PR-1 и PR-4 (табл. 1). Возможно, это связано с тем, что нмБТШ, к которым относится БТШ17,6, способны синтезироваться в растении при биотическом стрессе (Vierling, 1991). Динамики изменения уровня экспрессии генов Hsp17.6 и PR-2 сходны. Уровень

экспрессии гена 25SRNA оставался неизменным.

Проведенный кластерный анализ показывает наличие четырех кластеров (рис. 5). В которых выделяется кластер экспрессии генов PR1, Hsp101, Hsp17.6, а также кластер оставшихся генов. В данном случае наблюдалось значительное повышение уровня экспрессии генов, кодирующих БТШ. Однако, их динамика различалась, чем, по-видимому, и объясняется выделение их в отдельные кластеры. Выделение гена PR-1 связано с его значительным повышением в конце периода наблюдения (24 час).

Цветограмма (рис. 6) демонстрирует повышение уровня экспрессии генов, кодирующих БТШ. На последних этапах наблюдения отмечается небольшая индукция экспрессии генов, кодирующих PR-белки.

Таким образом, полученные данные указывают, что при некоторых видах биотического стресса может происходить повышение экспрессии как генов, кодирующих PR-белки, так и генов,

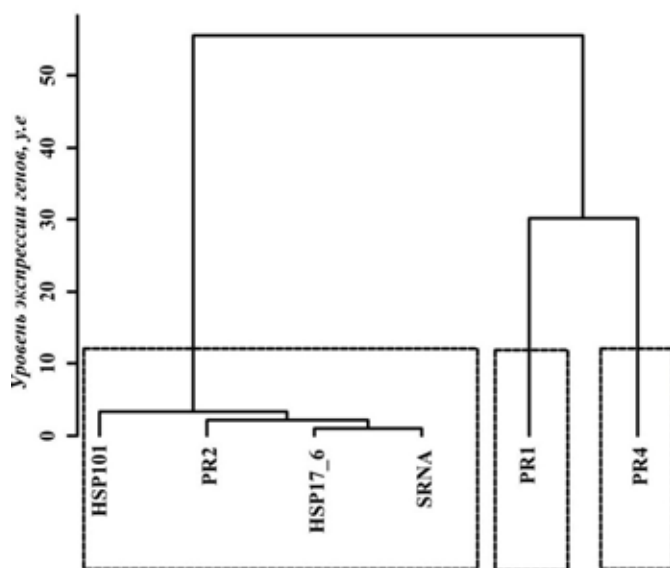


Рис. 3. Кластерный анализ экспрессии генов при заражении арабидопсиса возбудителем фузариоза

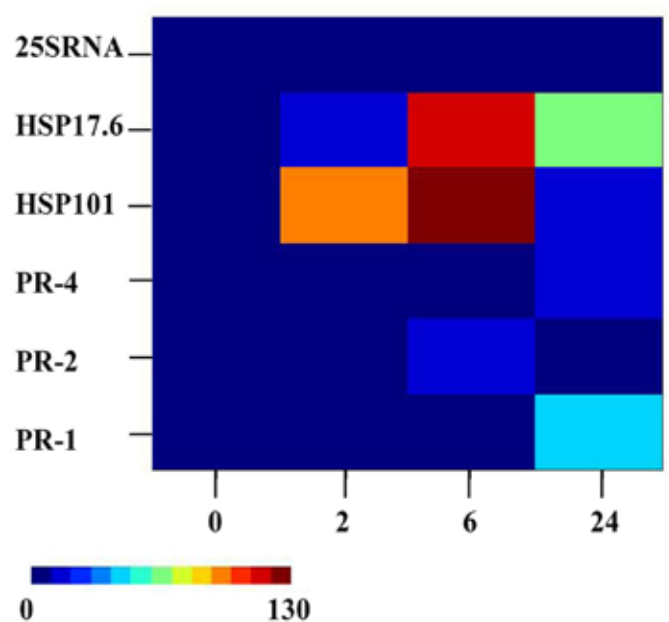
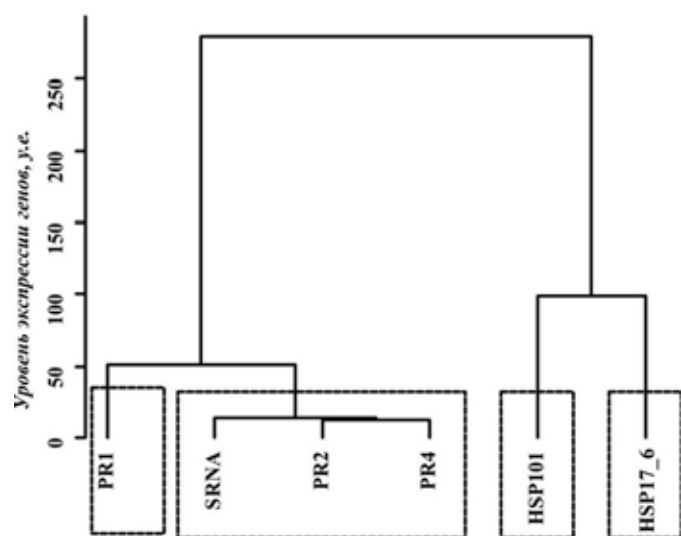


Рис. 4. Цветограмма экспрессии генов при заражении арабидопсиса возбудителем фузариоза (по оси абсцисс – время, ч; по оси ординат – гены)

кодирующих БТШ. По-видимому, при заражении специфичным патогеном, он вырабатывает определенные химические соединения, которые подавляют экспрессию PR-белков. В результате, растение вынуждено защищаться БТШ. При заражении авирулентным штаммом, патоген выделяет уже меньшее количество своих веществ и ген PR-1 усиливает экспрессию, в результате чего заражения не происходит и растению удается справиться с инфекцией.

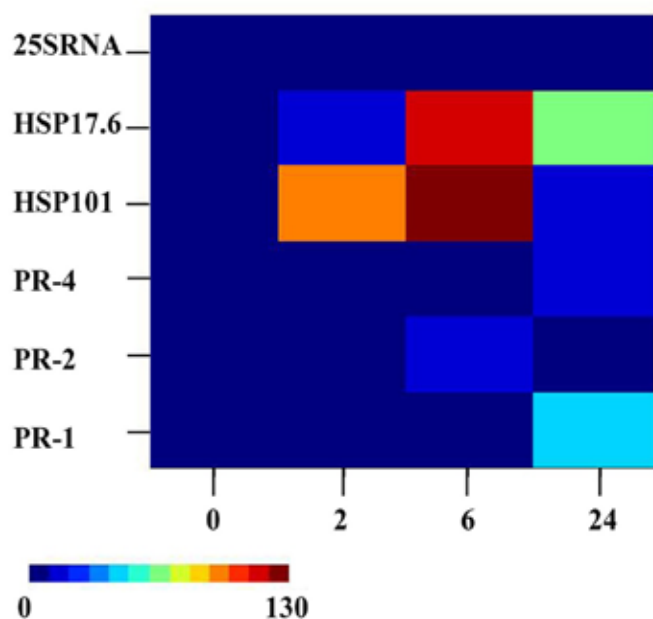
При заражении вирулентным штаммом *Pseudomonas syringae* отмечается значительное повышение экспрессии гена Hsp101 спустя 2 час. наблюдения и дальнейшее снижение. Однако картина изменения экспрессии генов PR была абсолютно противоположной, так спустя 2 час. эксперимента экспрессия ингибировалась, а в конце периода наблюдения (24 час.) отмечалась индукция этих генов. Причем экспрессия гена Hsp17.6 изменялась аналогично изменениям экспрессии генов PR (таб. 1).



**Рис. 5.** Кластерный анализ экспрессии генов при заражении арабидопсиса авирулентным штаммом *Pseudomonas syringae*

Проведенный кластерный анализ показывает наличие четырех кластеров (рис. 7), в которых выделяется кластер экспрессии генов PR, гена, кодирующего «белок домашнего хозяйства» и два кластера Hsp генов. Выделение этих генов в отдельные кластеры связано с различным изменением экспрессии генов при этом стрессе. Так, экспрессия гена 25SRNA не изменялась, экспрессия PR генов несколько повышалась (повышение до 10 раз по отношению к контролю), экспрессия Hsp генов значительно повышалась (в 30 - 60 раз по отношению к контролю).

Цветограмма (рис. 8) демонстрирует некоторое повышение уровня экспрессии генов, кодирующих БТШ, спустя 2 часа наблюдения и значительное - на последних этапах наблюдения. Также отмечается индукция экспрессии генов, кодирующих PR-белки. Интересно, что реакция на заражение в виде изменения экспрессии всех PR-белков происходила одинаково.



**Рис. 6.** Цветограмма экспрессии генов при заражении арабидопсиса авирулентным штаммом *Pseudomonas syringae* (по оси абсцисс – время, час; по оси ординат – гены)



Анализируя результаты изменения экспрессии генов при заражении арабидопсиса вирулентным штаммом псевдомонад, можно заключить следующее. БТШ реагируют на заражение патогенным вирулентным штаммом раньше, чем белки семейства патоген-зависимых белков. Это свидетельствует как о неспецифичности БТШ, так и о подавлении патогеном способности растения синтезировать патоген-зависимые белки, в результате чего растению приходится защищаться включением программы синтеза БТШ. Имеет место картина взаимоподавления экспрессии генов Hsp101 и генов PR, что подтверждает проверяемую гипотезу (Atkinson, Urwin, 2012; Lee et al., 2012).

### Заключение

Таким образом, представленные в настоящей работе исследования свидетельствуют о возможности и удобстве использования языка программирования R для статистического анализа био-

логических данных и проверки гипотез, выдвигаемых исследователями. Благодаря развитию приборной базы, применяемой в молекулярной биологии и молекулярной генетике, количество данных, получаемых в экспериментах очень интенсивно растет. Поэтому чрезвычайно важно использовать информационные технологии, в частности языки программирования, позволяющие исследователю самостоятельно создавать скрипты, для необходимых ему исследований.

В работе осуществлялась проверка гипотезы, согласно которой, в клетках растений имеется две разнонаправленные защитные программы при тепловом и биотическом стрессах. Согласно ей, если при тепловом стрессе происходит значительное увеличение экспрессии генов Hsp и одновременное подавление индукции PR-генов (Atkinson, Urwin, 2012; Lee et al., 2012). При биотическом же стрессе, наоборот, экспрессия PR-генов усиливается, а экспрессия генов, кодирующих БТШ,

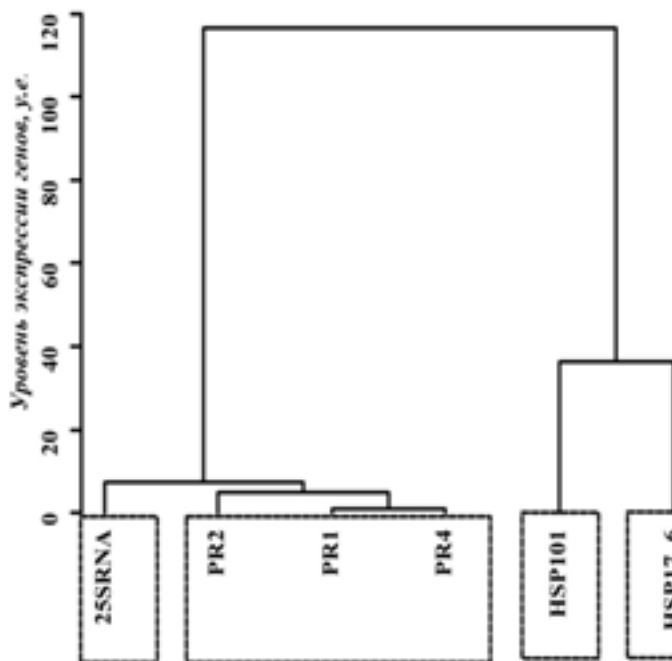


Рис. 7. Кластерный анализ экспрессии генов при заражении арабидопсиса авирулентным штаммом *Pseudomonas syringae*

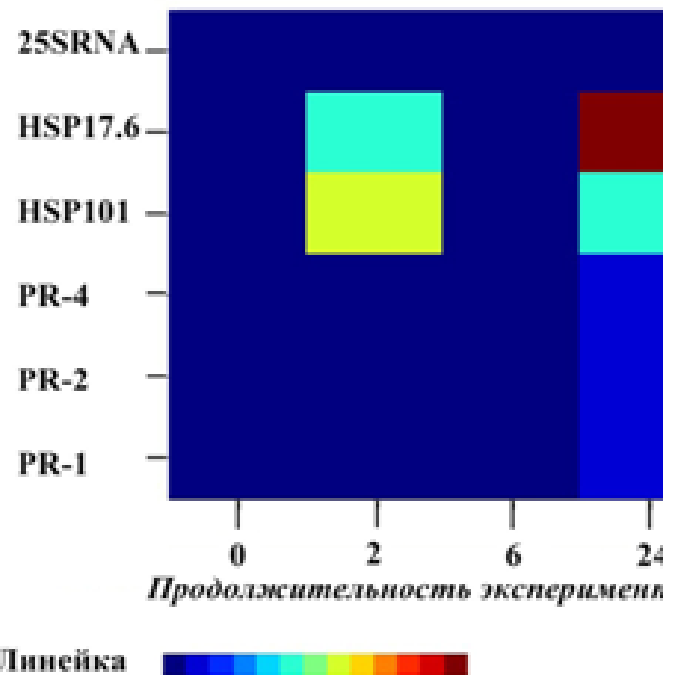


Рис. 8. Цветограмма экспрессии генов при заражении арабидопсиса авирулентным штаммом *Pseudomonas syringae* (по оси абсцисс – время, час; по оси ординат – гены)

значительно не изменяется. Был проведен статистический анализ экспрессии наиболее реакционно-изменчивых генов при тепловом стрессе и биотическом (3 вида: заражение специфическим патогеном - вирулентным штаммом псевдомонад, заражение специфическим патогеном - авирулентным штаммом псевдомонад, заражение неспецифическим патогеном - возбудителем фузариоза). Статистический анализ с применением кластерного анализа и построения цветограмм показал, что при тепловом стрессе наблюдается индукция БТШ, сопряженная с некоторым снижением уровня экспрессии PR-генов. Исследуемая гипотеза также подтвердилась - при заражении возбудителем фузариоза наблюдалось значительное усиление экспрессии генов, кодирующих PR-белки, уровень Hsp-генов существенно неменялся. Однако, по-видимому, такое правило соблюдается не всегда. Так, при заражении арабидопсиса авирулентным штаммом *Pseudomonas syringae* отмечалась усиление экспрессии как генов, кодирующих PR-белки, так и генов, кодирующих БТШ, причем динамика повышения экспрессии этих генов не совпадала, так индукция генов Hsp отмечалась в начале периода наблюдения, а индукция PR-генов - в конце периода наблюдения.

Согласно проведенным исследованиям можно заключить, что если патоген вирулентный, он способен подавлять экспрессию PR-генов растения и заражение происходит. Если патоген невирулентный, он не подавляет экспрессию PR-генов, инфицирования не происходит, таким образом растение противостоит патогену.

#### Л и т е р а т у р а

Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е. Ответ на гипертермию: молекулярно-клеточные аспекты // Вестник Харьковского нацио-

нального аграрного университета. Сер. Биология. 2009. – №16. – С. 19–38.

Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров. Киев, 2010. – 352 с.

Коржов В.И., Коржов М.В., Пуницкова Е.А., Сахненко А.С. Белки теплового шока (обзор литературы) // Журнал академии медицинских наук Украины. 2008. – Т. 14. – №1. – С. 26–43.

Малиновский В.И. Механизмы устойчивости растений к вирусам. – Владивосток, 2010. – 324 с.

Тарчевский И.А. Метаболизм растений при стрессе. – Казань, 2001. – 448 с.

Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. – М., 2002. – 294 с.

Титов А.Ф., Акимова Т.В., Таланова Л.В., Топчиева Л.В. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. – М., 2006. – 143 с.

Третьякова О.М., Евтушенков А.И. Экспрессия PR-генов при бактериальной инфекции // Труды БГУ. 2011. – Т. 6. – №1. – С. 163–167.

Удинцев С.Н., Бурмистрова Т.И., Заболотская А.В., Жиликова Т.П. Механизмы индукции резистентности растений к фитопатогенным гуминовым веществам // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2011. – №4 (16). – С. 100–107.

Atkinson N.J., Urwin P.E. The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field // J. of Experimental Botany. 2012. – V. 30. – P. 1–21.

Basha E., Lee G.J., Breci L.A., Hausrath A.C., Buan N.R., Giese K.C., Vierling E. The identity of proteins associated with a small heat shock protein during heat stress in vivo indicates that these chaperones protect a wide range of cellular functions // J. Biol Chem. 2004. – V. 279. – P. 7566–7575.

Kilian J., Whitehead D., Horak J., Wanke D., Weinl S., Batistic O., Angelo D., Bornberg-Bauer E., Kudla J., Harter K. The AtGenExpress global stress expression data set: protocols, evaluation and model data analysis of UV-B light, drought and cold stress responses // *Plant J.* 2007. – V.50. P. – 347–363.

Lee J.H., Yun H.S., Kwon C. Molecular Communications between Plant Heat Shock Responses and Disease Resistance // *Mol. Cells.* 2012. – V. 34. – P. 109–116.

Neill S.J., Desikan R., Clarke A. Hydrogen peroxide and nitric oxide as signaling molecules in plants // *J. Experm. Botany.* 2002. – V. 53. – P. 1237–1247.

Savidor D., Teper K.H., Gartemann R., Eichenlaub L., Chalupowicz S., Manulis-Sasson I., Barash H., Tews K., Mayer R.J., Giannone R.L., Hettich G., Sessa I. The *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis-tomato interactome* reveals the perception of pathogen by the host and suggests mechanisms of infection // *J. Proteome Res.* 2012. – V. 11. (2). – P. 736–750.

Scholl R.L., May S.T., Ware D.H. Seed and molecular resources for *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* 2000. – V. 124. – P. 1477–1480.

Van Loon L.C., Rep M., Pieterse C.M.J. Significance of Inducible defense-related proteins in infected plants // *Annu. Rev. Phytopathol.* 2006. – V.44. – P. 135–162.

Vierling E. The roles of heat shock proteins in plants // *Plant Mol. Biol.* 1991. – V. 42. – P. 579–620.

Wang W., Vinocur B., Shoseyov O., Altman A. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response // *Trends Plant Sci.* 2004. – V.9. – №5. – P. 244–252.

Статья поступила в редакцию 30 сентября 2014 г.

## STATISTICAL ANALYSIS OF THE EXPRESSION OF GENES OF *ARABIDOPSIS THALIANA* L.

A.I. Perfileva

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk, Russia

**Key words:** statistics, R, expression of genes, heat shock proteins, PR-proteins.

Results of statistical analysis of the genes this on an expression encoding protective proteins *Arabidopsis thaliana* are given. Numerical values of level of an expression of genes are taken from the AtGenExpress database. With use of a programming language R carried out cluster analysis and constructed colorgram. By means of the analysis the hypothesis testifying about existence in a vegetable organism of two multidirectional protective programs in case of thermal and biotic stresses was checked. It is revealed that in case of infection with a specific pathogen of a plant, suppression of an expression of PR genes is watched; the expression of Hsp-genes is watched. In case of plant infection with not specific pathogen the expression of PR genes raises therefore the plant doesn't have sense to raise an expression of Hsp-genes.

Tabl. 2. Il. 8. Bibl. 19.