

фермента в активации окислительного взрыва в ответ на действие вирусного патогена [6].

Используя супрессор-дефективный мутант вируса TBSV нами показана ключевая роль белка P19 в активации изоформ альдегидоксидазы. Обсуждается мультифункциональная роль вирусного супрессора в активации защитных систем растений.

Список литературы

1. The involvement of ROS producing aldehyde oxidase in plant response to Tombusvirus infection / T.M. Yergaliyev, Z. Nurbekova, G. Mukiyanova et al. // *Plant Physiol Biochem.* 2016. Vol. 109. P. 36–44.
2. *Omarov R. T., Scholthof H. B.* Biological chemistry of virus-encoded suppressors of RNA silencing: an overview // *Methods Mol. Biol.* 2012. Vol. 894. P. 39–56.
3. *Qiu W., Park J. W., Scholthof H. B.* Tombusvirus P19-mediated suppression of virus-induced gene silencing is controlled by genetic and dosage features that influence pathogenicity // *Molecular Plant-Microbe Interactions.* 2002. Vol. 15. P. 269–280.
4. *Bittner F., Mendel R-R.* Cell biology of molybdenum // *Cell Biology of Metals and Nutrients, Plant Cell Monographs.* 2010. Vol. 17. P. 119–143.
5. Purification and properties of flavin- and molybdenum-containing aldehyde oxidase from coleoptiles of maize / T. Koshihara, E. Saito, N. Ono, N. Yamamoto, M. Sato // *Plant Physiology.* 1996. Vol. 110. P. 781–789.
6. *Omarov R. T., Sagi M., Lips S. H.* Regulation of aldehyde oxidase and nitrate reductase in roots of barley (*Hordeum vulgare* L.) by nitrogen source and salinity // *J. of Experimental Botany.* 1998. Vol. 49. P. 897–902.

УДК 581.19:57.084.1

М. Ю. Шейн, И. В. Максимов

Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра РАН, 450054, Россия, г. Уфа, пр. Октября, 71, maksimov@ufaras.ru

РНК-ИНТЕРФЕРЕНЦИЯ В ИММУНИТЕТЕ РАСТЕНИЙ

Ключевые слова: РНК-интерференция, супрессия генов-мишеней, вирусные супрессоры.

РНК-интерференция – одно из самых выдающихся открытий в биологии, сделанное в 1998 году двумя учеными – Эндрю Файром и Крейгом Мелло. Однако фактически в царстве растений этот феномен был обнаружен гораздо раньше. Если попытаться внедрить какой-то конкретный ген в клетки расте-

ний, этот ген зачастую будет не только не экспрессироваться, но даже подавлять экспрессию связанных генов. Файр и Мелло нашли связь этого процесса с аберрантной РНК, которая, как оказалось, создает двухцепочечную структуру и подавляет экспрессию в растениях.

На сегодняшний день изучение малых регуляторных РНК является одной из наиболее бурно развивающихся областей молекулярной биологии. Обнаружено, что все короткие РНК выполняют свои функции на основе РНК-интерференции. РНК-интерференция – это процесс управления активностью генов посредством коротких двухцепочечных РНК и специальных белковых комплексов, приводящих к селективной деградации определенных мРНК или ингибированию трансляции мРНК в клетке на стадии транскрипции, трансляции, деаденилирования или деградации. Механизм РНК-интерференции состоит в том, что присутствующая в клетке двухцепочечная РНК, как правило, представленная РНК вирусов, разрезается на короткие фрагменты ферментом Dicer. Одна из двух цепей РНК-фрагмента включается в белковый комплекс RISC (RNA-induced silencing complex) и взаимодействует с комплементарной вирусной мРНК, которая затем расщепляется RISC комплексом. РНК-интерференция является РНК-зависимым процессом сайленсинга генов, который контролируется RISC. В случае, когда двухцепочечная РНК является экзогенной, РНК оказывается непосредственно в цитоплазме, где разрезается на короткие фрагменты (siRNA) белком Dicer, и образующийся siRNA-содержащий функциональный комплекс называется siRISC. В случае пре-микроРНК, экспрессирующихся с генов некодирующих РНК, RNAi запускается эндогенной двухцепочечной РНК. Первичные транскрипты таких генов сначала процессируются в ядре с образованием пре-микроРНК, содержащих специфические структуры «стебель – петля». Пре-микроРНК затем экспортируются в цитоплазму и разрезаются белком Dicer с образованием микроРНК, которые включаются в состав микроРНК-содержащего комплекса, называемого miRISC. МикроРНК процессируются аналогично двухцепочечным РНК вирусов и подавляют синтез клеточных белков за счет деградации мРНК либо путем создания препятствий на мРНК для работы рибосомы. Таким образом, RISC является местом, где пересекаются два пути РНК-интерференции, индуцированные экзогенными и эндогенными двухцепочечными РНК, а микроРНК являются частью клеточной системы управления активностью генов [1].

Данный процесс играет важную роль в иммунитете растений, особенно против вирусной инфекции. Антивирусная RNAi инициируется с генерации коротких интерферирующих РНК, которые используются в последующем распознавании и деградации вирусных молекул РНК [2]. В ответ на защитную реакцию растений, большинство вирусов кодируют специфические белки, способные противодействовать RNAi, и данный процесс общеизвестен как супрессия RNAi. Вирусные супрессоры действуют на различных этапах RNAi и обладают биохимическими свойствами, которые позволяют им эффективно противодействовать защитной системе растений. Вирусы семейства Potyviridae, например, кодируют супрессор HC-Pro, который участвует в супрессии RNAi и позволяет вирусам успешно распространяться. Генетические исследования белка P19, который кодируется геномом вирусов семейства Tombusviridae, выявили решающую роль P19 в защите вирусной РНК в ходе системной инфекции в растениях *N. Benthamiana* [3, 4]. Аналогичные данные были получены при изучении белка P21 у Beet yellows virus (BYV). Биохимические экспери-

менты по изучению взаимодействия Tobacco mosaic virus (TMV) репликазы с молекулами РНК указывают, что данный белок имеет способность связывать короткие молекулы siRNA. Также имеются данные о ключевой роли белка 16К в аккумуляции Tobravirus (TRV) за счет блокировки RNAi до момента образования dsRNA. Наконец имеются данные о том, что белок *Hordeivirus* ψ вируса Barley stripe mosaic virus (BSMV) хотя и не является обязательным для репликации и движения вируса, но существенно воздействует на процесс патогенеза, а взаимодействие вирусного белка с РНК является ключевой функцией ψ в супрессии RNAi [2].

Современные молекулярные и биохимические исследования вирусных супрессоров значительно расширили наше понимание всей сложности природы супрессии RNAi, а также заметно углубили наше понимание всей сложности природы взаимодействия между вирусами и растениями. Кроме того, на сегодняшний день идентифицированы уже тысячи коротких регуляторных РНК, а сам механизм РНК-интерференции подробно изучен. Однако бесспорно и то, что очень многое в этой области еще предстоит исследовать.

Список литературы

1. *Bagasra O., Prilliman K.R.* RNA interference: the molecular immune system // *J. Mol. Biol.* 2004. Vol. 35 (6). P. 545–553.
2. *Омаров Р.Т., Берсимбай Р.И.* Биохимические механизмы супрессии РНК-интерференции вирусами растений // *Биохимия.* 2010. Т. 75 (8). С. 1062–1069.
3. *Qiu W., Park J. W., Scholthof H. B.* Tombusvirus P19-mediated suppression of virus-induced gene silencing is controlled by genetic and dosage features that influence pathogenicity // *Molecular Plant-Microbe Interactions.* 2002. Vol. 15. P. 269–280.
4. *Scholthof H. B., Desvoyes, B., Kuecker J., Whitehead E.* Biological activity of two tombusvirus proteins translated from nested genes is influenced by dosage control via context-dependent leaky scanning // *Molecular Plant-Microbe Interactions.* 1999. Vol. 12. P. 670–679.

УДК 632: 632.914

С. В. Станкевич

*Харьковский национальный аграрный университет им. В. В. Докучаева,
62483, Украина, Харьковская область,
Харьковский район, с. Докучаевское, уч. городок ХНАУ,
sergejstankevich1986@gmail.com,*

НЕЛИНЕЙНАЯ ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ НАСЕКОМЫХ. РЕЖИМЫ С ОБОСТРЕНИЕМ И ВОЗМОЖНОСТИ ПРОГНОЗИРОВАНИЯ

Ключевые слова: динамика популяций, режимы с обострением, мотылек луговой, черепашка вредная.