

Л.Н. Гумилев атындағы
Еуразия ұлттық университетінің

ХАБАРШЫ

ҒЫЛЫМИ ЖУРНАЛЫ



НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

ВЕСТНИК

Евразийского национального
университета имени Л.Н. Гумилева

SCIENTIFIC JOURNAL

HERALD

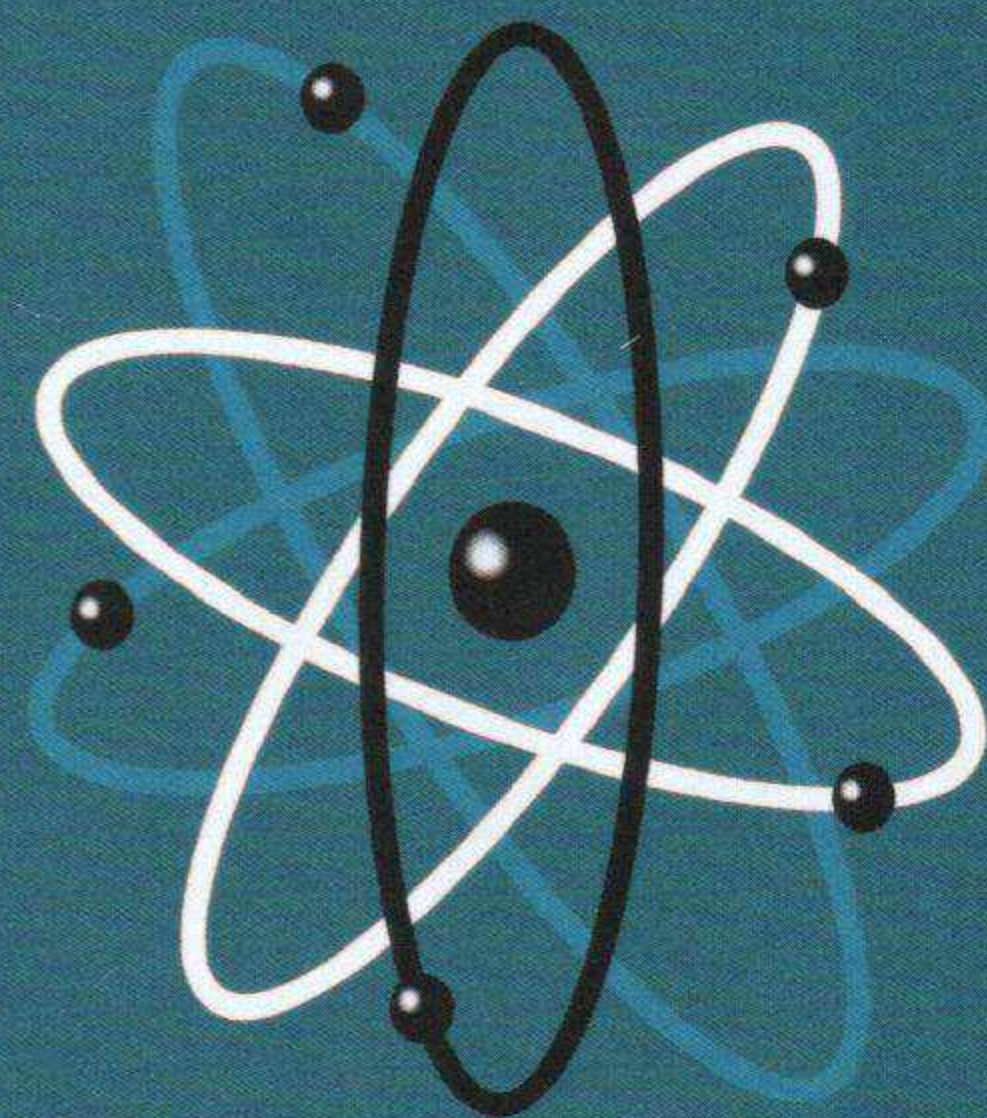
L.N. Gumilyov Eurasian
national University

1995 жылдан шыға бастады ■

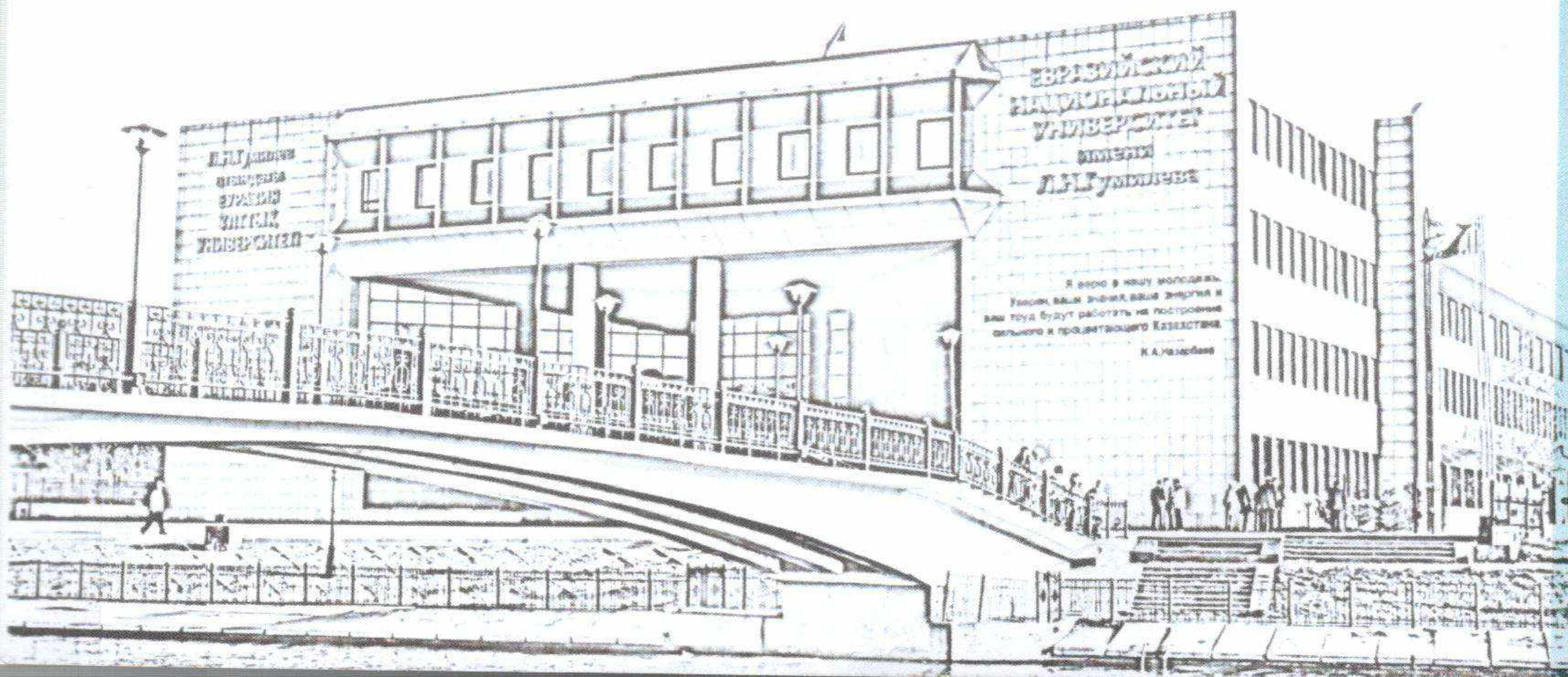
Основан в 1995 г. ■

Since 1995 ■

ISSN 1028-9364



№ 2 (111) 2016



II
БӨЛІМ

ҚАЗАҚСТАН РЕСПУБЛИКАСЫ БІЛІМ ЖӘНЕ ҒЫЛЫМ МИНИСТРЛІГІ
МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РЕСПУБЛИКИ КАЗАХСТАН
MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF THE REPUBLIC OF KAZAKHSTAN

Л.Н. ГУМИЛЕВ АТЫНДАҒЫ
ЕУРАЗИЯ ҰЛТТЫҚ
УНИВЕРСИТЕТІ



L.N. GUMILYOV EURASIAN
NATIONAL UNIVERSITY

ЕВРАЗИЙСКИЙ
НАЦИОНАЛЬНЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ
ИМ. Л.Н. ГУМИЛЕВА

ХАБАРШЫ

1995 жылдың қаңтарынан жылына 6 рет шығады

II бөлім

№2(111) · 2016

ВЕСТНИК

выходит 6 раз в год с января 1995г.

II часть

HERALD

Since 1995

II part

Астана

Жаратылыстану және техникалық
ғылымдар сериясы
Серия естественно-технических наук
Natural and technical Series

Жылына 3 рет шығады
Выходит 3 раза в год
Published 3 times a year

Бас редактор: **Е.Б. Сыдықов**

ҚР ҰҒА академигі, тарих ғылымдарының докторы, профессор

Редакция **Р.І. Берсімбаев** (жауапты редактор)

алқасы:

*ҚР ҰҒА академигі,
биология ғылымдарының
докторы, профессор, Қазақстан*

Н.Т. Темірғалиев

*физика-математика ғылымдарының
докторы, профессор, Қазақстан*

Л.К. Құсайынова

*физика-математика ғылымдарының
докторы, профессор, Қазақстан*

Н.Ә. Боқаев

*физика-математика ғылымдарының
докторы, профессор, Қазақстан*

Н.Ж. Джайчибеков

*физика-математика ғылымдарының
докторы, профессор, Қазақстан*

А.А. Адамов

*техника ғылымдарының
докторы, профессор, Қазақстан*

Қ.А. Кутербек

*физика-математика ғылымдарының
докторы, профессор, Қазақстан*

Р.М. Мырзакулов

*физика-математика ғылымдарының
докторы, профессор, Қазақстан*

А.Т. Ақылбеков

*физика-математика ғылымдарының
докторы, профессор, Қазақстан*

И.С. Іргебаева

*химия ғылымдарының
докторы, профессор, Қазақстан*

К.М. Джаналеева

*география ғылымдарының
докторы, профессор, Қазақстан*

Т.М. Байтасов

*техника ғылымдарының
докторы, профессор, Қазақстан*

Н.Л. Шапекова

*медицина ғылымдарының
докторы, профессор, Қазақстан*

С.А. Абиев

*биология ғылымдарының
докторы, профессор, Қазақстан*

М.Р. Хантурин

*биология ғылымдарының
докторы, профессор, Қазақстан*

М.Ә. Бейсенби

*техника ғылымдарының
докторы, профессор, Қазақстан*

Л. Н. Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университетінің баспасы

Конкабаева А.Е., Тыкезжанова Г.М., Sirman D.Y. Influence of oil pollution on the elements of biogeocoenose	8
Каниболоцкая Ю. М., Толеужанова А. Т., Рахметова А. М. Павлодар облысындағы доминантты өсімдік түрлерінде және топырағында кейбір ауыр металдардың мөлшері.....	18
Байсеитова Н.М., Мамытова А.Ы. Ауыр металл тұздарының фитотоксинді әсері...	23
Байхожаева Б.У., Абсеитов Е.Т., Джумадилова Н.М. Разработка нового молочного продукта для профилактического питания.....	29
Батыршина Ж.С., Керимбаева Ж.М., Нұрбекова Ж.А., Омаров Р.Т. Арпа өсімдігіндегі альдегидоксидаза және ксантиндегидрогеназа ферменттері белсенділігіне тұзданудың әсері.....	34
Бексеитов Е.К., Мыңбай А.М., Адильбаева А.Б. Артрит буын сарысуының адам және тышқан фибробласттар миграциясына әсері.....	39
Бостанова А.М., Исаев Г.И., Тойчибекова Г.Б. Биоэкологические особенности видов грибов, поражающих семена бобовых культур в зернохранилищах южного Казахстана	43
Бостанова А.М., Исаев Г.И., Абдимуталип Н.А. Биоэкологические особенности видов грибов, поражающих семена зерновых культур в зернохранилищах южного Казахстана	51
Демжанова Г.С., Укбаева Т.Д. Мультипотентные мезенхимальные стволовые клетки, свойства и перспективы их применения в медицине.....	59
Есімова Ә.Б. De novo жағдайында құтыру вирусының нуклеопротеинінің генін синтездеу	67
Джакашева М.А., Кедельбаев Б.Ш., Есімова А.М. Культивирование штамма <i>Aspergillus awamori</i> 56-2-53-85-375 – продуцента пектиназы	77
Жакупова Г.Н., Букеева А.Т. Современное состояние и перспективы развития технологии кисломолочных продуктов.....	85
Жакупова Г.Н., Тоғызбаева А.С. Емдік-профилактикалық бағыттағы сүтқышқылды өнімдерін өндірудің теориялық негіздемесі	91
Жамекова А.М., Ботаева М.Б., Бекқожина С.С. In vivo және in vitro жағдайында салицил қышқылының иммуномодулятор ретінде бидай дақылғына әсер етуі.....	97
Жангазин С.Б., Акбасова А.Ж., Ергалиев Т.М., Нурбекова Ж.А., Сутула М.Ю., Мукиянова Г.С., Амангелді А.Қ., Батыршина Ж.С. Молекулалық биологиядағы соңғы тенденциялар	105
Жумадина Ш.М., Бектемирова А.Р., Жумадина М. Г., Каримова Б.Е. Физико-химическая характеристика алкалоидов красного корня вида <i>Hedysarum Theinun</i> , произрастающего в Восточно-Казахстанской области	125
Кадирбаева Д.А., Абиева Г.Б., Кенетаева Ж.К. Влияние промышленных и бытовых отходов, сбросов и выбросов на экологическую обстановку Карагандинской области	130
Кадирбаева Д.А., Кенетаева Ж.К. Состояние загрязнения атмосферного воздуха и химический состав атмосферных осадков города Караганда	137

Жангазин С.Б.¹, Акбасова А.Ж.², Ергалиев Т.М.², Нурбекова Ж.А.²,
Сутула М.Ю.², Мукиянова Г.С.², Амангелді А.Қ.², Батыршина Ж.С.²

Молекулалық биологиядағы соңғы тенденциялар

¹ С. Торайғыров атындағы Павлодар мемлекеттік университеті, Павлодар қ, Қазақстан,

² Л. Н. Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті, Астана қ, Қазақстан)

Мақалада РНК интерференциясы, РНК интерференцияның әсер ету механизмі туралы, гендердің пост-транскрипционды, транскрипционды үндемеуі және оның өсімдік бойына таралуы мен өсімдіктердің антивирустық қорғауы туралы, қысқа интерферирлейтін РНК, миРНК, RISC-кешені, миРНК әсерінен туындайтын эндогенді мРНК-ның үндемеуі туралы мәліметтер берілген. Сонымен қатар гендердің үндемеуінің вирустық ақуыздар-супрессорлары, *retrovirus* текті HC-Pro вирустарының ақуызы, *Tombusvirus* текті вирустарының ақуызы қарастырылады.

Түйін сөздер: РНК интерференция, қиРНК, гендердің пост-транскрипционды үндемеуі, миРНК, RISC-кешені, гендердің транскрипционды үндемеуі, вирустық ақуыздар-супрессорлар.

РНК интерференциясы

Соңғы уақытта РНК интерференциясы (RNA interference, RNAi) РНК зат алмасуына қатысатын маңызды механизмдердің бірі болып табылатыны анықталды. РНК интерференциясы вирустарға [1], транспозондарға [2, 3] қарсы қорғау, геномның экспрессиясын реттеу [4, 5] үдерістерінде ғана маңызды рөл атқарып қоймай, сонымен қатар мРНК трансляциялау, гендерді транскрипциялау үдерістерін реттеуде, хроматиннің құрылымын және геномның тұтастығын қолдауда да маңызды болып табылады [6-9].

РНК интерференциясы гендердің посттранскрипционды үндемеуіне (Post-Transcriptional Gene Silencing, PTGS) әкелетін феномен. РНК интерференциясы құбылысы *Caenorabditis elegans*-та антимағыналы РНК (амРНК) көмегімен гендердің экспрессиясының бетін қайтару тәжірибелері барысында ашылды. Антимағыналы РНК мРНК-мен комплементарлы табылғаннан кейін оның трансляциялануына жол бермейді деп жорамалданған болатын. Дегенмен кейбір тәжірибелерде бақылайтын мағыналы РНК ине салуы, антимағыналы РНК ине салу кезіндегідей геннің экспрессиясының бетін қайтару эффектісін тудыратыны бақыланды [10]. Мүқияттал талдау экспрессияны бұзатын агент жеке мағыналы немесе антимағыналы РНК емес, ал осы екі препараттың құрамында қоспа түрінде кездесетін екі тізбекті (ет) РНК болатыны анықтады.

Жануарлардың жасушаларында етРНК-ның өте төмен концентрациялары (10^{-8} – 10^{-7} г/мл, бірақ 10^{-5} г/мл емес), Ser-53 аминқышқыл қалдығын трансляция 2 (meIF2 α P) инициациясын ақуыз факторының альфа-субъбірлігінде өте ерекше фосфорлайтын PKR протеинкиназасын белсендендіретіні бұрын да белгілі болатын [11, 12]. Фосфорлау кезінде жасушадағы meIF2 молекулаларының жалпы санының meIF2 α P шамамен 30%-да жасушалық барлық дерлік мРНК трансляциясының спецификалық емес тежелуі бақыланады [12].

етРНК-ның бұл құбылысымен салыстырғанда РНК-интерференция енгізілген етРНК нуклеотидті бірізділік бойынша ұқсастық дәрежесі жеткілікті жоғары болатын (немесе бірдей болатын) гендердің ғана экспрессиясының спецификалық бұзылуын жорамалдайды. Кейінірек бұл феноменнің эукариотты ағзалардың, солардың ішінде қарапайымдар, жануарлар, саңырауқұлақтар мен өсімдіктердің арасында кең таралғаны анықталды. РНК интерференциясы, комплементарлы РНК тану үшін «нысана» және оларды функционалды емес фрагменттерге кесу рөлін атқаратын, етРНК-ның қысқа фрагменттеріне (20-26 нт) негізделген [13].

РНК интерференциясы ашыла сала мақсатты эукариотты гендер экспрессиясының бетін қайтарудың қуатты және қолайлы әдісі ретінде қолданыла басталды. Бір мезгілде гендік және биохимиялық тәсілдерді қолданумен РНК интерференциясы механизмін өзін зерттеулер басталды [14-16].

етРНК-ның жәндіктер жасушаларындағы әсерін анықтай келе, РНК интерференциясы феноменінің бұған дейін бірнеше жыл бұрын өсімдіктерде ашылған басқа құбылыспен – «косупрессиямен» көп ұқсастығы бар екені анықталды [17, 18]. Өсімдіктерде косупрессия гендердің экспрессиясын ұлғайту және соның нәтижесінде қажетті фенотип алу үмітімен гендердің қосымша көшірмелерін енгізу (трансгеноз жолымен) тәжірибелерін жүргізу кезінде

табылды. Зерттеушілердің күтулеріне қарама-қайшы түрде трансгенді өсімдіктерде жиі жағдайларда гендердің экспрессиясының ұлғаюының орнына керісінше төмендеуі байқалды, сонымен қатар бұл жағдайларда енгізілген трансгендермен қатар, енгізілген трансгендермен нуклеотидтік бірізділік көп ұқсас болатын осы уақытқа дейін қалыпты экспрессияланатын жасушалық геннің де күйзелуі байқалды [19].

Қазір РНК интерференциясы мен өсімдіктердің косупрессиясы гомологияға тәуелді гендер экспрессиясының күйзелуі (HDGS homology-dependent gene silencing дегеннен) деп аталатын құбылыстардың кең аумағына кіретіні айқын болып келеді. Бұнда гендер бірізділігінің әрекеттесулерінің арасындағы ұқсастықтың жоғары деңгейінің болуын талап ететін транскрипционды және посттранскрипционды деңгейде гендердің экспрессиясын басу бақыланатын барлық құбылыстар жатады [20].

РНК интерференциясы әртүрлі жолдары вирустарды жұқтырудан және геномдағы жылжымалы элементтердің экспансиясынан қорғаумен қатар, гендердің белсенділіктерінің маңызды реттегіштері де болатыны белгілі. Сонымен, өсімдіктерде РНК интерференциясы бөтен РНК-н анықтайтын және жылдам жоюға мүмкіншілік беретін өзіндік «жасушаішілік иммунитеттің» маңызды түйіні болып табылады. РНК интерференциясы үдерісінің негізінде жатқан молекулалық механизмдер гаметогенез, эмбриогенез және көпжасушалы ағзалардың дифференциациясымен байланысқан ірі үдерістерді реттейді.

Жұмыстың тәжірибелік маңызы РНК интерференциясының жасушаішілік үдерісін жасанды түрде индуциялап, фитопатогенді вирустарға толық иммунды болатын ауылшаруашылық өсімдіктерін алу мүмкіншілігі.

РНК интерференциясы геномдары РНК молекулалары (бір-тізбекті оң- және теріс-полярылы, сонымен қатар екібұралған) болатын вирустардың, молекулалық паразиттердің кіруінен қорғайды [21]. Вирусты РНК репликациясы кезінде қожайынның жасушасында әрдайым екітізбектелген репликативтік түр пайда болады, оған жауап ретінде жасушада РНК интерференциясы механизмі іске қосылады (индуцияланады), ол біртіндеп реплицирленетін етРНК қатар, РНК вирусты молекулаларының бір-тізбекті көшірмелерін, соның ішінде олардан вирусты ақуыздар синтезделетін мРНК молекулаларын да бұзады [22, 23].

Дегенмен, вирустардың эволюциясы бір орнында тұрған жоқ, олар жасушалық қорғауға қарсы тұру қабілетіне ие болды [24]. Мысалы, RVY кодталатын HC-Pro ақуызы РНК интерференциясы механизмін қатыстырылатын ақуызды кешендердің жұмысын тежейтіні анықталды. РНК интерференциясы жасушалық механизмін бұзатын және (немесе) блоктайтын осындай вирусты ақуыздар РНК интерференциясы супрессорлар деген атауға ие болды. РНК интерференциясының ақуыздар-супрессорлары өсімдік вирустарының көптеген геномдарымен кодталады және олардың кейбіреулері құрылымы мен тежелуі механизмі бойынша жақсы зерттелген [24].

Сонымен қатар РНК интерференциясы жылжымалы элементтердің белсенділігін бақылауда қолданылады. Жылжымалы элемент немесе транспозон ағзаның өзін-өзі көшіруге және геномның әрбір бөлігіне орналасуға қабілетті РНК-ның ішіндегі бөлігі. Егер жасушадағы барлық транспозондар белсенді күйде болса, онда олар геномның кодталмайтын бөлімдеріне ретсіз орналасар еді, (мүмкін бұл сондай қауіпті емес), сонымен қатар олар кодталатын бөлімдерге де орналасар еді, ал бұл ақуыздар мен ДНК-ды кодтайтын гендер жұмысының бұзылуына және оның нәтижесінде ағзаның апат болуына міндетті түрде әкелер еді [3, 25].

РНК интерференциясы механизмі транспозондардың белсенденуіне және олардың геном бойында таралуына жол бермейді деп жорамалданады. Сонымен, РНК интерференциясы мен транспозонды белсенділіктің әрекеттесуі көптеген ағзалардың геномдарының құрылымының қалыптасуына ықпал етуі мүмкін. Транспозондар бір кезде геномға орналасқан және ішкі паразиттер ретінде өмір сүретін ретровирустардың ұрпағы болуы мүмкін деп саналады. Жоғарыдағыдан РНК интерференциясы сыртқы жақтан да – вирустар, ішкі жақтан да – транспозондар қорғаушы болып табылатыны айқын.

РНК интерференциясы жүйесінің рибонуклеинді құрауышы эндогенді және экзогенді қысқа (20-25 нт) екі тізбекті екі түрлі олигонуклеотидтер: микро (ми)РНК (miRNA) және қысқа интерферлейтін (қи)РНК (short interfering RNA, siRNA) болуы мүмкін.

терде жиі байқалды, гендермен аяланатын а тәуелді ннен) деп да гендер ын талап асын басу

еномдағы ліктерінің денциясы, ұшаишілік негізінде залардың

үдерісін болатын

полярылы, кіруінен әрдайым да РНҚ рленетін н ішінде

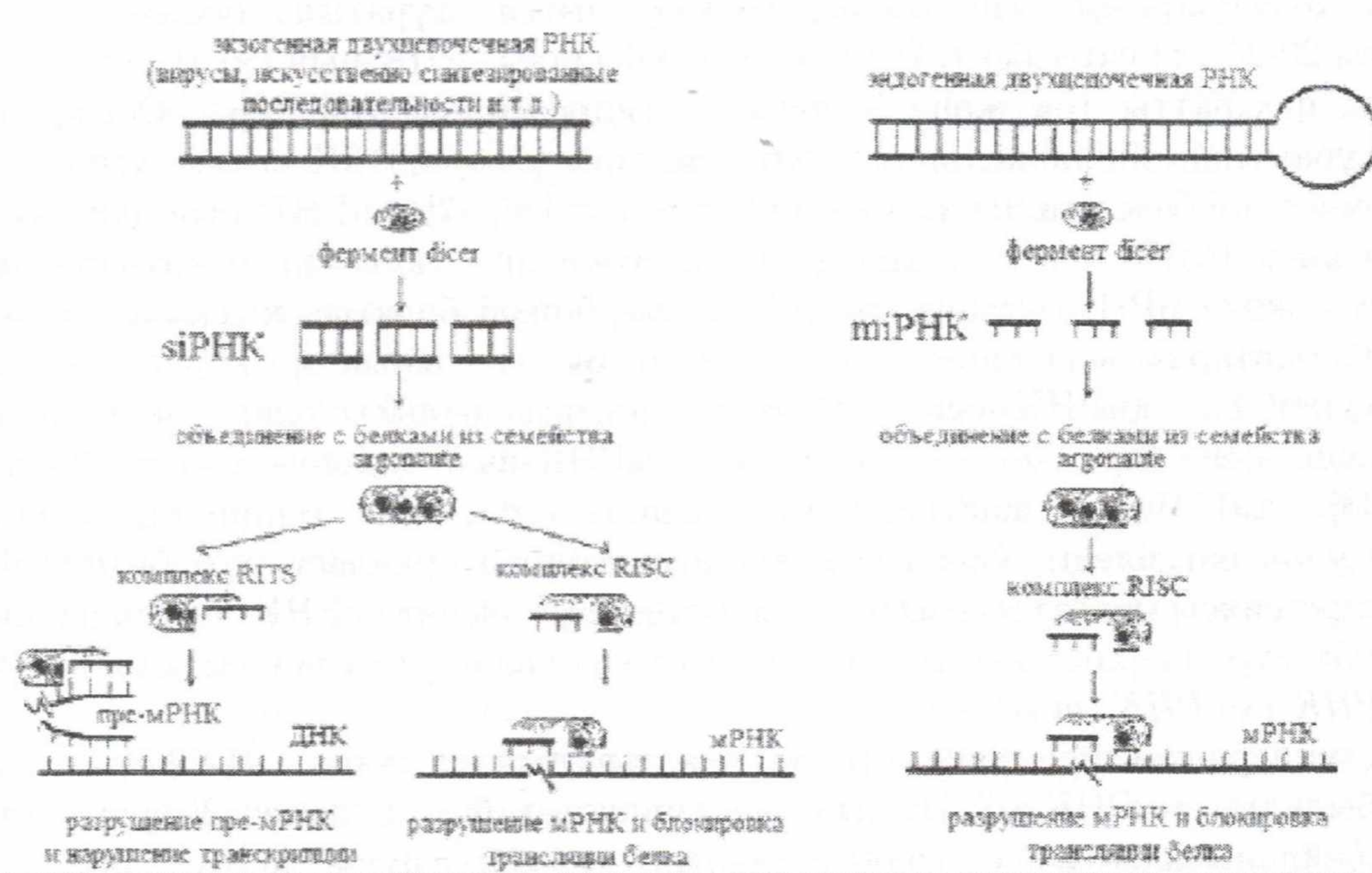
қорғауға зы РНҚ ежейтіні (немесе) тауға ие көптеген еханизмі

қылауда ге және шадағы імдеріне галатын ысының [3, 25].

ң геном ысы мен ымының әне ішкі налады. ан да –

і қысқа е қысқа

РНҚ-интерференциясы RISC-кешенімен (RNA-induced silencing complex) бақыланатын гендердің «үндемеу» РНҚ-тәуелді үдерісі болып табылады. Ұзын екітізбекті РНҚ (экзогендімен қатар эндогенді) Dicer немесе Dicer-like (DCL) ақуызымен 21-26-нуклеотидті қиРНК-ға кесіледі. Бұл қысқа интерферленетін РНҚ RISC деп аталатын протеинді кешенге орналасады. RISC белсенділігі нәтижесінде РНҚ-ның біртізбекті фрагменті мРНҚ-ына молекуласымен комплементарлы ретпен қосылады және Argonaute ақуызымен мРНҚ-ның кесілуіне әкеледі, сонымен қатар трансляцияның тежелуіне және/немесе мРНҚ-ның деградациялануына әкеледі (сурет 1) [26-29].



Сурет 1 – В.В. Оберемек мәліметтеріне сай РНҚ интерференциясының схемасы [29]

Қазіргі заманғы түсініктерге сай [30, 31] өсімдіктерде гендердің үндемеуінің үш механизмі белгілі: трансгенді және вирусты РНҚ пост-транскрипционды үндемеуі (VIGS), эндогенді мРНҚ үндемеуі (PTGS), гендердің транскрипционды үндемеуі (TGS).

Гендердің пост-транскрипционды үндемеуі

Трансгеннен транскрибирилген біртізбекті мРНҚ екітізбектіге (ет)РНҚ-на жасушалық ферменттің РНҚ-тәуелді РНҚ-полимеразаның (RdRp - RNA-dependent RNA-polymerase) қатысуында ауысады. Бұл фермент көптеген түрлі өсімдіктерде табылған. RdRp I кодтайтын геннің төмен экспрессиясы Samsun NN сұрыпты темекі өсімдіктерінде картоптың Y-вирусының интенсивті жиналуына және вирусты репликация мен транскрипциялық фактордың ERF5 ингибиторы болатын альтернативті митохондриялды оксидазаның мөлшерінің төмендеуіне әкеледі [32]. Өсімдіктердің РНҚ-құрамды вирустармен зақымдануы кезінде жасушаларда вирусты RdRp синтезделеді, ол вирусты репликативті етРНҚ-ны түзеді. Бұл етРНҚ бірізділігіне қатаң тәуелділікте болатын РНҚ деградациялану механизмі бар, ол етРНҚ-ны гидролиздейтін спецификалық РНҚаза III белсенділігінің артуын индукциялайды. Бұл фермент алғаш рет *Drosophila* жасушаларында табылды және Dicer деген атауға ие болды [33]. Өсімдіктердегі ұқсас фермент Dicer-like деп аталды [34].

Адам, тышқандар және нематодалар геномдарында Dicer-дің бір гені бар, құжынақтар мен саңырауқұлақтарда – екі гені бар. Өсімдіктерде DCL гендері көбірек: *A. thaliana* – төрт ген, терек *Populus trichocarpa* Torr. & A. Gray – бес, күріш *Oryza sativa* L. – алты [35]. Өсімдіктерде *A. thaliana* DCL1 – миРНҚ, DCL2 қиРНК түзілуіне қатысады, DCL3 хроматиннің модификациясына жауапты, ал DCL4 – транс-әсер етуші қиРНК модификациясына жауапты. Екі комплементарлы емес 3'-соңғы нуклеотидтері бар ұзындығы 21-25 нт болатын миРНҚ – етРНҚ жасушалық шпилькалы РНҚ кесу кезінде түзіледі. Екі комплементарлы емес 3'-соңғы нуклеотидтері және 5'-соңында монофосфаты бар ұзындығы 21-25 нт болатын қиРНК – етРНҚ ұзын трансгенді және вирусты етРНҚ кесу кезінде түзіледі. Транс-әсерлі қиРНК миРНҚ тәрізді басқа локустың миРНҚ-мен комплементарлы әрекеттеседі [34].

DCL ферменттері көпқұрауышты ақуыздар болып табылады және етРНК-ға байланыстыратын бір немесе бірнеше доменге, ядролық орналасу сигналына, екідоменді хеликаза, екідоменді РНКаза III, сонымен қатар екі қосақталмаған 3'-нуклеотидтермен спецификалық әрекеттесуді қамтамасыз ететін PIWI, Argonaute, Zwillе (PAZ) домендеріне ие болады. Сонымен қатар, DCL-дің барлық белгілі ферменттерінде қызметі белгісіз болатын Duf283 домені бар. етРНК-ның DCL2-мен әрекеттесуі нәтижесінде етРНК-ның әрбір тізбегі бір-бірінен 2 нуклеотидке алшақ орналасқан екі жерден кесіледі және қиРНК түзіледі.

Қысқа интерферлейтін РНК (қиРНК, siRNA)

қиРНК 3'-соңдарында екі қосақталмаған шығып тұратын нуклеотидтері бар қысқа (ұзындығы 20-25 нт) екітізбекті РНК болып табылады. РНК-ның екі тізбегінің әрқайсысында 5'-соңында фосфатты топ және 3'-соңында гидроксильді топ бар. Осындай құрылымды қиРНК, құрамында шпилькалар бар субстраттары ұзын етРНК немесе қысқа РНК болатын, Dicer ферментінің белсенділігі нәтижесінде түзіледі [36, 37]. қиРНК-ның дуплекстері әрі қарай каталитикалық RISC кешеніне келеді, онда Argonaute ақуызының қатысуымен дуплекстің тарқатылуы және мРНК-нысана спецификалық бірізді болатын қысқа антимағыналы РНК-ның комплементарлы кешенінің түзілуі жүреді, бұл соңғының әрі қарай деградациялануына әкеледі (сурет 1). қиРНК-ның миРНК-нан айырмашылығы олар әдетте нысанамен тура гибридтеледі және бір ғана спецификалық мРНК-ның эндонуклеолитикалық ыдырауына әкеледі [38]. қиРНК-лар жасушаларға жасанды түрде жеке геннің «нокдауны» (уақытша үндемеуі) үшін енгізіледі. Сол кезде нуклеотидтердің орналасу реті белгілі болатын әрбір геннің экспрессиясы мақсатты өзгертілуі мүмкін. Бұл қасиет қиРНК-ды гендердің қызметтерін және дәрілік құралдардың нысаналарын зерттеуде қолайлы құрал қылады [39, 40].

МикроРНК (миРНК, miRNA)

миРНК гендердің экспрессиясын реттеуге қатысатын, ұзындығы 21-22 нт кодтамайтын РНК болып табылады. миРНК мРНК-ның спецификалық бірізділігімен 3'-трансляцияланбайтын аймақта байланысады және трансляцияның ингибирленуіне немесе поли(А)-құйрықтың жойылуына әкеледі (сурет 1). миРНК молекулалары ұзын гендердің біріншілік транскрипттері түріндегі II РНК полимеразасымен (Pol II) транскрипттеледі, олар миРНК негізін салушыларын кодтайды (ағылш. pri-miRNA, primary miRNA) және құрамында кәп-құрылым мен 5'- және 3'-соңдарында poly(A)-бірізділік бар. Жасушаның ядросындағы DCL1 қатысуымен жүретін процессингтен кейін ұзындығы шамамен 70 нт болатын сабақ-ілмек түріндегі pre-miRNA-құрылым болады. pre-miRNA-дағы pri-miRNA процессингінің кешені Drosha деп аталатын РНКазы III белсенділікті ферментке және екітізбекті РНК-ын байланыстыратын ақуызға - Pasha ие болады. pre-miRNA-ның екітізбекті бөлігі Dicer ақуызымен байланысады және кесіледі. Сол кезде RISC-ке келе алатын микроРНК-ның толған молекуласы түзіледі [41-43]. *A. thaliana* өсімдігінде 100-ден аса миРНК теңдестірілді. Өсімдіктердің әр түрлерінің миРНК-н салыстыру, олардың көбінің консервативті болатынын көрсетті [44]. Жануарларда миРНК әдетте мРНК-нысанамен толық емес комплементарлы болады және көптеген ұқсас бірізділікті мРНК-н трансляциялануын тежеуі мүмкін. Өсімдіктерде көп жағдайларда комплементарлық толық болуы мүмкін [45].

RISC-кешені

RISC - мультиақуызды кешен, оның құрамына Argonaute тұқымдасының ақуызының бірі және эндонуклеазамен Dicer алдын ала процессингке ұшыратылған қиРНК кіреді. Dicer РНК-ның екітізбекті молекуласы түрінде болатын, қиРНК негізін салушыны қысқа фрагменттерге ыдыратқан кезде, RISC құрамына әрдайым тізбектердің бірі ғана кіреді [46, 47]. Артықшылық небары термодинамикалық тұрақсыз 5'-соңына ие болатын фрагментке беріледі [48]. «Жолаушы» деп аталатын қалған тізбек RISC-кешен үшін субстракт ретінде деградацияланады [49]. Сонан соң RISC мРНК-нысанамен кешен түзеді, бұл толық емес комплементарлық жағдайында оның трансляциясының репрессиясына немесе толық немесе толық дерлік комплементарлық жағдайында гибридизациялану бөлімінің шамамен ортасында оның бірізділігінің ыдырауына әкеледі (сурет 1). Argonaute (Ago) ақуызы RISC-тің негізгі құрауышы РНК-нысананы қиРНК-мен комплементарлы әрекеттесу аймағында кеседі. Ago

етРНК-н
екідоменді
гидтермен
деріне ие
з болатын
бір тізбегі
еді.

ар қысқа
йсысында
рылымды
болатын,
әрі қарай
уплекстің
лы РНК-
ялануына
мен тура
дырауына
уақытша
ын әрбір
зметтерін

тын РНК
анбайтын
йрықтың
рипттері
пыларын
5'- және
жүретін
-miRNA-
талатын
ақуызға
ды және
і [41-43].
миРНК-
миРНК
ізділікті
нтарлық

ызының
кіреді.
ы қысқа
реді [46,
агментке
ретінде
ық емес
қ немесе
тасында
н негізгі
ді. Ago

ақуыздары барлық зерттелген ағзалардың RISC құрамында табылды. Қазіргі уақытта өсімдіктерде 10 Ago ақуызы теңдестірілді [34].

Қазіргі уақытта RISC-пен жасушаның ішінде комплементарлы мРНК-ны табу механизмі жеткіліксіз зерттелген. мРНК-ның siRISC кешенімен жетістікті деградациясы үшін трансляция қажет емес екені көрсетілген [50]. РНК интерференциясы жолы осы мезгілде трансляция орындалмайтын мРНК-нысанаға қарсы небары тиімді болатыны одан да артық көрсетілген [51].

Бұл үдеріс миРНК көмегімен гендердің белсенділігін реттеуде де, вирусты инфекциялардан қорғауда да маңызды болады, себебі вирустар жиі етРНК-н инфекциялық вектор ретінде қолданады [21, 47].

МикроРНК әсерінен туындайтын эндогенді мРНК-ның үндемеуі

В.И. Малиновскийдің мәліметтеріне сай [34], өсімдіктер геномының экспрессиясын миРНК-ға көмегімен реттеу механизмі. Өсімдіктерде миРНК DCL1 қатысуымен үш сатыда пайда болады. Алдымен РНК-полимераза II синтезделетін pri-miРНК pre-miРНК-на айналады, ол небары қысқа болатын негізін салушыға өзгереді. Сонан соң толық миРНК қалыптасады [52]. *A.thaliana* өсімдіктерінде ядродан цитоплазмаға толық миРНК-н немесе миРНК-DCL1 кешенін тасымалдауға қажетті HASTY ақуызы теңдестірілді [53, 54]. МиРНК-ның пісіп жетілуінің барлық сатыларында етРНК-HYL1 байланыстыратын ақуыз қатысады, ол DCL1 және Ago-мен кешенге кіруге қабілетті [55]. Сонан соң миРНК қиРНК тәрізді RISC-пен әрекеттеседі, онда ол эндогенді мРНК-мен комплементарлы байланысады және Ago ақуызы РНК-нысананы кеседі. Спецификалық микроРНК-серіктестері бар теңдестірілген өсімдікті мРНК саны әрдайым артып келеді.

Гендердің транскрипционды үндемеуі

Алғаш рет бұл механизм картоп түйнегі ұршық тәрізділігінің кДНК виroidінің кіргізілген бірізділік темекінің трансгенді өсімдіктерінде анықталды. Ол виroidпен зақымданудан кейін метилирленді [34]. Авторлар (Wassenegger et al [56]) реплицирленетін виroidті РНК өсімдік геномында гомологиялық бірізділіктің спецификалық метилирленуді тудырады деген қорытындыға келді. Бұл феномен ДНК-ның РНК-тәуелді метилденуі деген атауға ие болды. Кейінірек промотордың бірізділігіне сәйкес келетін етРНК-ның геннің әрі қарай транскрипционды үндемеуімен осы промотордың спецификалық метилдену экспрессиясы бірізділікке қатаң тәуелді болатыны анықталды [57]. Бұл үдеріс спецификалық киРНК-ның және модификацияланған гистонның қатысуында орындалады [58]. ДНК-ның РНК-тәуелді *de novo* метилденуіне ДНК метилтрансфераза 1 және 2 қатысады, ал гистон деацетилаза 6 олардың белсенділіктерін арттырады, бұл локус-нысана аймағындағы гетерохроматиннің өзгеруіне әкеледі [59].

Гендердің үндемеуінің өсімдік бойымен таралуы

Көптеген жұмыстарда (Palauqui et al., 1997; Voinnet et al., 1997; Tournier et al., 2006) қандай да бір жасушада пайда болатын гендердің үндемеуі ген-нысананың жүйелік үндемеуін тудырып, өсімдік бойымен таралатыны көрсетілген [60-62].

Үндемеу сигналы бір жасушадан басқа жасушаға индукциялану орнынан 10-15 жасуша қашықтыққа плазмодесмалармен (жақын тасу) және басқа органдарға флоэмамен (алыс тасу) тасымалданады. Мүмкін, бұл екі тасымалдау түрі әртүрлі механизмдерге ие болады, себебі олар кадмий тұздарымен, вирусты ақуыздармен және гендік мутациялармен әртүрлі тежеледі [63-65]. Тасымалдау үдерісінде гендердің үндемеу сигналы күшті бәсеңдеуі (басылуы) мүмкін болғандықтан, оның жасуша-реципиенттерде амплификациялануы қажет. Ол RdRp және хеликазаның қатысуымен жүзеге асады [64, 66, 67].

Гендердің үндемеуінің сигналы өсімдіктің бойымен үстіне қарай да, астына қарай да жылжиды, бірақ үстіне қарай тасымалдануы небары белсенді болады [68, 69]. Дегенмен сабақ пен тамырдың меристемаларының шеткі аймақтарының жасушаларында гендердің үндемеуі бақыланбайды, бұл сигналдың осы аймақтарға тасымалданбауын немесе бұл жасушалардың сигналға жауап беру қабілетінің болмауын көрсетеді [68].

Гендердің үндемеуі сигналының табиғаты әзірше белгісіз. Үндемеуінің таралуы әрдайым РНК-нысананың бірізділігіне тиісті әрдайым қатаң спецификалық болатыны көрсетілген, бұл

таралатын сигнал етРНҚ немесе киРНҚ болатынын көрсетеді [64, 70, 71]. Өсімдіктердің флэмалық шырынында РНҚ-ның қысқа молекулаларымен қатар [72], көбірек ұзын молекулалары да бар екені анықталды [73, 74]. Шырында сонымен қатар 25-нуклеотидті біртізбекті РНҚ-н байланыстыруға қабілетті төменмолекулалы ақуыз болатыны және оның етРНҚ емес, осы РНҚ-н жақын тасымалдануына ықпал ететіні айқындалды [34, 72].

Гендердің үндемеуі және өсімдіктердің антивирусты қорғаныш механизмі

Өсімдіктердің вируспен зақымдалуынан кейін қалпына келу феномені осыдан 80 жыл бұрын сипатталған. Алғашында індетке ұшыраған жапырақтарда ауруға шалдыққан белгі бар. Дегенмен үстіңгі жапырақтарда аурудың белгісі жоқ және олар вирусқа иммунды болады. Осының нәтижесінде өсімдік осы вируспен және жақынтұысты патогендермен қайта зақымдалуға төзімді бола бастады. Бұл факт айқасқан қорғау (cross protection) концепциясының дамуына әкелді. Айқасқан қорғау – индукциялық тұрақтылықтың түрі, ол бір вирустен індет жұқтыру басқа жақын туысты вирусқа тұрақты болуға әкеледі деген тұжырымға негізделеді. Өсімдіктердің аурудан кейін орнына келуі және айқасқан қорғау бұрыннан бері белгілі болғанымен, соңғы уақытқа дейін олардың әсер ету механизмі белгісіз болып келді. Осыған қарамастан айқасқан қорғау фактісі өсімдіктерде өздік адаптациялық антивирусты қорғау жүйесінің бар екенін көрсетті.

Гендердің үндемеу құбылысын (RNAi) ашу осы екі үдерістің күрделілігін көрсетті, себебі РНҚ интерференциясы вирустарға қарсы табиғи қорғау жүйесі ретінде әсер етеді.

Өсімдіктердегі сәтті вирустық індет індет жұқтырған жасушаларда репликация үдерістерін, вирустың бір жасушадан екінші жасушаға жылжуын және өсімдік бойымен алыс тасымалдануын қажет етеді. Осыған қарамастан өсімдіктер өздерін қорғауға талпынады, РНҚ интерференциясы үдерісі осы бағытта дамыды және эволюцияланды, яғни РНҚ бөгде молекулаларын іздеу және деградациялау. Фитовирустардың басым бөлігі геном ретінде, РНҚ интерференциясы тудыра алатын РНҚ молекулаларына ие болады.

Дегенмен вирустар өсімдіктермен бірге ұзақ эволюциядан кейін РНҚ интерференциясы жасушалық үдерісіне қарсы өздерінің қорғау механизмін – ақуыздар-супрессорлар жасады [44].

Гендердің үндемеуінің вирустық ақуыздар-супрессорлары

Өсімдіктерде вирустық РНҚ-н, олардың РНҚ-ның бірізділігін тура тану арқасында тануға және деградациялауға негізделген тиімді қорғау механизмінің (RNAi) болуына қарамастан, көптеген вирустар өсімдіктерді зақымдайды. Бұл эволюция барысында вирустар жасушалық қорғауды жеңу қабілетіне ие болды. Ю.Л. Дорохов [31] айтуы бойынша, екі әдіс – вириондардың тез жиналуы мен компартиментализация гендердің үндемеуінің ашылуынан көп бұрын белгілі болған. Вириондардың жиналуы (вирусты нуклеин қышқылының ақуызды қабықшамен «кинінуі») және компартиментализация (вирустық материалдың оқшауланған, әдетте, мембраналарлармен қоршалған жасушалардың бөлімдерінде орналасуы) вирустық геномның әртүрлі әсерлерге тиімді қорғауы болып табылады. Сонымен қатар кейбір вирустарда гендердің үндемеуінің ақуыздар-супрессорларын кодтайтын гендер бар. Алғаш белгілі болған және небары зерттелген супрессорларға потивирустармен кодталатын спецификалық протеиназа (helper component-proteinase, HC-Pro) жатады. Сонымен еңгізілген HC-Pro генін экспрессиялайтын трансгенді темекі өсімдіктерінде ТМВ және қияр мозаика вирусының шоғырлануы артты [75, 76]. Сондай әсердің болуының шарты HC-Pro ақуызының гендердің үндемеуін тежеуі болып табылады [77-79]. HC-Pro супрессор ретінде белсенділігі аминқышқылдарының қалдықтары 180, 205 және 396 орындарында орналасумен анықталады [80].

Қазіргі уақытта супрессорлар өсімдіктер мен жануарлардың шамамен 30 вирустарында теңдестірілді. Вирусты супрессорлар қиРНҚ жиналуын тежейді, сонымен қатар олардың кейбіреулері киРНҚ және миРНҚ-н байланысуға және оларды маскалауға қабілетті [30, 31]. Сонымен қатар, гендердің үндемеуін басуға қабілетті емес картоптың Х-вирусының мутанттары жасушадан жасушаға тасымалдана алмайтыны анықталды [81]. Вирусты супрессорлар өсімдіктердің дамуына және аурудың белгілерінің қалыптасуына әсер етеді [45, 82, 83].

Ақуыздар-супрессорлар әртүрлі вирусты топтарда бір-біріне тәуелсіз дамуы мүмкін, себебі олар құрылымы жағынан және функционалды бір-бірінен айырылады, сонымен қатар жеке супрессорлардың құрылымында ешбір гомология байқалмайды [34, 44].

Potyvirus текті НС-Pro вирустарының ақуызы

Potyvirus текті вирустардың геномы супрессор РНҚ интерференциясы НС-Pro кодтайды, ол аурулы ағзада осы тұқымдастың вирустарының сәтті жүйелі таралуына жауапты болатын, вирусты мультифункционалды ақуыздың классикалық мысалы болып табылады [85]. НС-Pro ақуызы функционалды түрде қатысатын қыруар биологиялық үдерістер: вирусты репликация, вирусты полипротеиннің жүйелі және жасушааралық жылжуы және транскриптикалық ыдырауы [86-88]. Дегенмен, НС-Pro-ның небары маңызды биологиялық функциясына оның РНҚ интерференциясы супрессиясына қатысуы болып табылады. НС-Pro-ның РНҚ интерференциясы супрессиясына қатысуының бірінші белгіленген, бірақ жанама әдісмен сегмент Р1/НС-Pro-ны кодтайтын *Tobacco etch virus* (TEV) геномның 5'-соңғы сегментін экспрессиялайтын трансгенді өсімдіктерде басқа вирустармен зақымдануы кезінде аурудың белгілерінің артуы болады [89]. Кейінгі тәуелсіз зерттеулер НС-Pro ақуызы ауруға шалдыққан өсімдіктерде РНҚ интерференциясы супрессиясында негізгі фактор болатынын көрсетті [77, 90]. Вирусты әрі қарай мутациялық талдау НС-Pro ақуызының супрессорлық белсенділігі үшін орталық аудан қажет болатынын көрсетті, ал сол кезде оның N-соңғы бөлігі осы функция үшін міндетті болмайды [79]. НС-Pro-ның өсімдіктерде РНҚ интерференциясы эндогенді супрессоры болып табылатын ggsCaM ақуызымен әрекеттесуін бақылау небары қызықты болып табылады [91].

Кейінірек НС-Pro әсерінің механизмі DCL тежеу болады деген жорамал пайда болды, себебі өсімдіктерде вирусты ақуыздың трансгенді экспрессиясы ұзын өңделмеген етРНҚ аккумулярленуімен байланысты болады [92, 93]. Сонымен қатар, НС-Pro экспрессиясы өсу дефектілерінің болуымен және *Arabidopsis* өсімдіктерінің дифференциалдануымен байланысты және бұл жорамал бойынша мРНҚ транскрипциялық факторларының миРНҚ-ассоциирленген гидролизді тежейді [94]. Сонымен, бір жағынан өсу және дифференциалдау үдерістеріне, ал екінші жағынан антивирусті РНҚ интерференциясы қатысатын молекулалық факторлар арасында функционалды байланыс алғаш рет анықталды. Сонымен қатар, алғаш рет ауруға шалдыққан өсімдіктерде аурудың белгілерінің пайда болуының салдары вирусты РНҚ интерференциясы супрессорлы ақуыз экспрессиясы болатыны ұсынылды [82].

НС-Pro-ны биохимиялық зерттеулер оның димерлер және мультимерлер қалыптастыру қабілеті супрессор РНҚ интерференциясы ретіндегі функциясы үшін сынды болатынын көрсетті [95]. Ерттеректегі жұмыстарда НС-Pro-ның киРНҚ-ның түзілуін блоктайтынын көрсетілген болатын [96]. Әрі қарайғы жұмыстардың барысында НС-Pro-ның белгілі мөлшерлі киРНҚ-ның түзілуіне жол бермейтіні анықталды [97]. Сонымен қатар НС-Pro-ның супрессорлық функциясы киРНҚ-ның тұрақтылығының төмендеуімен де байланысты болуы мүмкін, себебі ақуыздың трансгенді экспрессиясы вирусты 21-нт киРНҚ едлеулі кшірейген 3'-соңғы модификациясына әкеледі [98]. Сонымен қатар НС-Pro ми/киРНҚ-ның функционалды метилирленуіне [99] және киРНҚ дуплекстерінің байланысуына жол бермейтіні анықталды [100]. Жақындағы зерттеулер киРНҚ-ны байланыстыру үшін НС-Pro ақуызының құрылымында FRNK бөлімінің функционалды рөлін анықтады және бұл функцияның миРНҚның селективтік байланысуымен және вирусты аурудың белгілерінің байқалу дәрежесімен байланысты болатынын көрсетті [101].

Tombusvirus текті вирустарының ақуызы

Tombusviridae вирустарының геномымен кодталатын Р19 ақуызының ерте генетикалық зерттеулері ақуыздың репродукция, қозғалу, РНҚ-н қаптау және вирустың векторлы трансмиссиясы үдерістеріне қатысатынын көрсетілді [102]. Кейінірек Р19 ауруға шалдығу белгілерінің дамуы үшін қажетті болатын маңызды патогенді фактор болатыны анықталды [103]. Мысалы, қызанақтың (*Tomato bushy stunt virus*, TBSV) түптілігі мен өсуінің баяулауының Р19 вирусы *Nicotiana benthamiana* өсімдіктерінде індеттің бастапқы сатыларына елеулі әсерін тигізбейді, бірақ ол бұрыш (*Capsicum annuum*) және саумалдық (*Spinacia oleracea*) тәрізді басқа өсімдіктерге жүйелі түрде өну үшін қажет [104, 105]. Р19-дың РНҚ

интерференциясы супрессиясына қатысуы алғаш рет жасыл флуоресцентті ақуызды (green fluorescent protein, GFP) экспрессиялайтын, P19 экспрессиясы үшін вектор ретінде қолданылған картоптың X-вирусын жұқтырған, трансгенді өсімдіктерде көрсетілді [106]. Әрі қарап жүргізілген зерттеулер *N. benthamiana* өсімдіктерінде жүйелі індет барысында вирусты РНҚ-н қорғауда TBSV P19-дың шешуші рөлін көрсетті [106, 107]. Ақуыздың биологиялық белсенділігі оның мөлшеріне тәуелді болды, немесе жетістікті індет, белгілердің байқалу дәрежесі, сонымен қатар РНҚ-н вирусты тұрақтылығы P19-дың экспрессиясының деңгейінің жеткілікті жоғары болуын талап етеді [108, 109].

Мүмкін, P19 ақуызының супрессорлы функциясының небары салмақты түсіндірмесі оның құрылымын анықтау болады. екі тәуелсіз ғылыми топтармен жүргізілген және рентгендік кристаллография әдісімен алынған нәтижелер P19 димерлері мен қиРНҚ-ның екітізбекті молекулалары арасында кешеннің бар екенін көрсетті [110, 111]. Бұл құрылымдық зерттеулер РНҚ интерференциясы блоктау үдерісінде вирусты супрессордың жұмыс істеуінің мүмкін молекулалық механизмінің бірінші түсініктемесін алға тартты. Сонымен қатар, P19 және вирусты қиРНҚ арасындағы тура физикалық әрекеттесу *in planta*, немесе ауруға шалдыққан өсімдіктерде бақыланады [112, 113]. Бұл зерттеулер P19-дың қиРНҚ-ны тиімді байланыстыруы мен кейбір өсімдіктер-қожайындарда вирусты аурудың пайда болуы арасында корреляцияның болатынын көрсетті [114].

Сонымен, P19-дың вирусты супрессор ретіндегі функциясы індет кезінде ақуыз P19 белсенділігі вирусты РНҚ-н бұзуға бағытталған RISC-пен программалауға қол жетпестей етіп, циркуляцияланатын вирусты қиРНҚ жеткілікті байланыстырады. Осының нәтижесінде РНҚ-ның вирусты молекулаларының ауруға шалдыққан ағзада аккумуляциялануы жүреді [84, 85]. Осы модельді қолдаудың дәлелі ретінде *N. benthamiana*-ның P19 бойынша дефектті болатын мутанттары құрамында вирусты қиРНҚ бар және спецификалық рибонуклеазалық белсенділікке ие болатын RISC кешенінің болуымен ассоциацияланады [115, 116]. Сонымен қатар P19-дың миРНҚ-ның қорғаушы метилдену үдерісіне жол бермейтіні көрсетілді [99].

Сонымен, P19-дың қиРНҚ-ны байланыстыру қабілеті қиРНҚ-ның метилденуіне жауапты болатын, HEN1 ферментінің жұмысына жол бермеуі мүмкін екенін болжауға негіз бар (бұл кейбір басқа вирусты супрессорлар үшін көрсетілген).

Әдебиет

1. Voinnet O., RNA silencing as a plant immune system against viruses // *TRENDS in Genetics*.-2001.-Vol.17, №8.-P.449-459.
2. Ketting R., Haverkamp T., van Luenen H., Plasterk R. *mut-7* of *C.elegans*, required for transposon silencing and RNA interference, is a homolog of Werner syndrome helicase and RNaseD // *Cell*.-1999.-Vol.99.-P.133-141.
3. Wu-Scharf D., Jeong B.-R., Zhang C., Cerutti H. Transgene and Transposon Silencing in *Chlamydomonas reinhardtii* by a DEAH-Box RNA Helicase // *Science*.-2000.-Vol.290.-P.1159-1162.
4. Grishok A., Pasquinelli A.E., Conte D., Na Li, Parrish S., Ilho Ha, Baillie D.L., Fire A., Ruvkun G., Mello C.C. Genes and Mechanisms Related to RNA Inteeference Regulate Expression of the Small Temporal RNAs that Control *C.elegans* Developmental Timing // *Cell*.-2001.-Vol.106.-P.23-24.
5. Hutvagner G. McLachlan J., Pasquinelli A.E., Balint E., Tuschl T., Zamore P.D. A cellular function for the RNA-interference enzyme Dicer in the maturation of the *let-7* small temporal RNA // *Science*.-2001.-Vol.293.-P.834-838.
6. Baulcombe D. RNA silencing in plants // *Nature*.-2004.-Vol. 431.-P. 356-363.
7. Hamilton A., Voinnet O., Chappell L., Baulcombe D. Two classes of short interfering RNA in RNA silencing // *The EMBO Journal*.-2002.-Vol.21, №17.-P.4671-4679.
8. Bagasra O., Prilliman K.R. RNA interference: The molecular immune system // *Journal of Molecular Histology*.-2004.-Vol.35.-P.545-553.
9. Zhang B., Pan X., Cobb G.P., Anderson T.A. Plant microRNA: A small regulatory molecule with big impact // *Developmental Biology*.-2006.-Vol.289. P.3-16.

10. Fire A., Xu S., Montgomery M.K., Kostas S.A., Driver S.E., Mello C.C. Potent and specific genetic interference by double-stranded RNA in *Caenorhabditis elegans* // *Nature*.-1998.-Vol.391.-P.806-11.
11. Proud C.G. PKR: a new name and new roles // *Trends in Biochemical Sciences*.-1995.-Vol.20.-P.241-246.
12. Clemens M.J. PKR – a protein kinase regulated by double-stranded RNA // *The international journal of biochemistry and cell biology*.-1997.-Vol.29.-P.945-949.
13. Brodersen P., Voinnet O. The diversity of RNA silencing pathways in plants // *TRENDS in Genetics*.-2006.-Vol.22, №5.-P.268-280.
14. Jorgensen R.A., Atkinson R.G., Forster R.L., Lucas W.J. An RNA based information superhighway in plants // *Science*.-1998.-Vol.279.-P.1486-1487.
15. Marano M.R., Baulcombe D. Pathogen-derived resistance targeted against the negative-strand RNA of tobacco mosaic virus: RNA strand-specific gene silencing? // *The Plant Journal*.-1998.-Vol.13(4).-P.537-546.
16. Tang G., Reinhart B.J., Bartel D.P., Zamore P.D. A biochemical framework for RNA silencing in plants // *Genes and Development*.-2003.-Vol.17.-P.49-63.
17. van Blockland R., van der Geest N., Mol J.N.M., Kooter J.M. Transgene-mediated suppression of chalcone synthase expression in *Petunia* hybrid results from an increase in RNA turnover // *The Plant Journal*.-1994.-Vol.6.-P.861-877.
18. Antisense Nucleic Acids and Proteins: Fundamentals and Applications // ed. by Mol J.N.M., van der Krol A.R.-1991, New York.-248P.
19. van der Krol A.R., Mur L.A., Beld M., Mol J.N., Stuitje A.R. Flavonoid genes in *Petunia*: addition of a limited number of gene copies may lead to a suppression of gene expression // *Plant Cell*.-1990.-Vol.2.-P.291-299.
20. Matzke M., Matzke A.J., Kooter J.M. RNA: guiding gene silencing // *Science*.-2001.-Vol.293.-P.1080-1083.
21. Cao X., Zhou P., Zhang X., Zhu S., Zhong X., Xiao Q., Ding B., Li Y. Identification of an RNA Silencing Suppressor from a Plant Double-Stranded RNA Virus // *Journal of Virology*.-2005.-Vol.79, №20.-P.13018-13027.
22. Goldbach R., Bucher E., Prins M. Resistance mechanisms to plant viruses: an overview // *Virus Research*.-2003.-Vol.92.-P.207-212.
23. Lecellier Ch.-H., Voinnet O. RNA silencing: no mercy for viruses? // *Immunological Reviews*.-2004.-Vol.198.-P.285-303
24. Moissiard G., Voinnet O. Viral suppression of RNA silencing in plants // *Molecular Plant Pathology*.-2004.-Vol.5.-P.71-82.
25. Stram Y., Kuzntzova L. Inhibition of Viruses by RNA Interference // *Virus Genes*.-2006.-Vol.32.-P.299-308.
26. Kim V.N. RNA interference in functional genomics and medicine // *Journal of Korean Medical Science*.-2003.-Vol.18(3)-P.309-318.
27. Wall N.R., Shi Y. Small RNA: can RNA interference be exploited for therapy? // *The Lancet*.-2003.-Vol.362.-P.1401-1403.
28. Campbell T.N., Choy F.Y.M. RNA Interference: Past, Present and Future // *Current Topics in Molecular Biology*.-2005.-Vol.7.-P.1-6.
29. Генетики, молекулярные биологи и их открытия, сост. Оберемок В.В.-Симферополь, 2008.-35с.
30. Bucher E., Prins M. RNA silencing: a natural resistance mechanism in plants // *Natural resistance mechanisms of plants to viruses*. 2006. Springer. Printed in the Netherlands. Ed. Loebenstein G., Carr J. P. P. 45-72.
31. Дорохов Ю.Л. «Умолкание» генов у растений // *Молекулярная биология*.-2007.-Т. 41, № 4.-С. 579-592.
32. Rakhshandehroo F., Takeshita M., Squires J., Palukaitis P., The influence of RNA-dependent RNA polymerase 1 on potato virus Y infection and on other antiviral response genes // *Molecular Plant-Microbe Interactions*.-2009.-Vol.22, №10.-P.1312-1318.

33. Пересыпкин В.Ф. Сельскохозяйственная фитопатология.-М.: Агропромиздат, 1989.-480с.
34. Малиновский В.И. Механизмы устойчивости растений к вирусам.-Владивосток: Дальнаука, 2010.-324с.
35. Margis R., Fusaro A.F., Smith N.A., Curtin S.J., Watson J.M., Finnegan E.J., Waterhouse P.M. The evolution and diversification of Dicers in plants // FEBS Letters.-2006.-Vol.580.-P.2442-2450.
36. Bernstein E., Caudy A.A., Hammond S.M., Hannon G.J. Role for a bidentate ribonuclease in the initiation step of RNA interference // Nature. -2001. -Vol.409. -P.363-366.
37. Hamilton A.J., Baulcombe D.C. A Species of Small Antisense RNA in Posttranscriptional Gene Silencing in Plants // Science.-1990.-Vol.286, №5441.-P.950-952.
38. Pillai R.S., Bhattacharyya S.N., Filipowicz W. Repression of protein synthesis by miRNA: how many mechanisms? // Trends in Cell Biology.-2007.-Vol.17.-P.118-126.
39. Summerton J.E. Morpholino, siRNA, and S-DNA Compared: Impact of Structure and Mechanism of Action on Off-Target Effects and Sequence Specificity // Current Topics in Medicinal Chemistry.-2007.-Vol.7.-P.651-660.
40. Ding S.-W., Voinnet O. Antiviral Immunity Directed by Small RNAs // Cell.-2007.-Vol.130.-P.413-426.
41. Gregory R.I., Chendrimada T.P., Shiekhattar R. MicroRNA biogenesis: isolation and characterization of the microprocessor complex // Methods in Molecular Biology. -2006.-Vol.342.-P.33-47.
42. Wang Q.-L., Li Z.-H. The functions of microRNAs in plants // Frontiers in Bioscience.-2007.-Vol.12.-P.3975-3982.
43. Zhao Y., Srivastava D. A developmental view of microRNA function // Trends in Biochemical Sciences.-2007.-Vol.32.-P.189-197.
44. Szittya G., Dalmay T., Burgyan J. Plant Antiviral Defense: Gene Silencing Pathway // Desk Encyclopedia of plant and fungal virology, ed. Mahy B.W.J., van Regenmortel M.H.V.-Elsevier.-2008.-P.30-38.
45. Bartel D.P. MicroRNAs: Genomics, Biogenesis, Mechanism, and Function // Cell.-2004.-Vol.116.-P.281-297.
46. Zamore P.D., Tuschl T., Sharp P.A., Bartel D.P. RNAi: Double-Stranded RNA Directs the ATP-Dependent Cleavage of mRNA at 21 to 23 Nucleotide Intervals // Cell.-2000.-Vol.101.-P.25-33.
47. Vermeulen A., Behlen L., Reynolds A., Wolfson A., Marshall W.S., Karpilow J., Khvorova A. The contributions of dsRNA structure to Dicer specificity and efficiency // RNA.-2005.-Vol.11.-P.674-682.
48. Siomi H., Siomi M.C. On the road to reading the RNA-interference code // Nature.-2009.-Vol.457.-P.396-404.
49. Gregory R.I., Chendrimada T.P., Cooch N., Shiekhattar R. Human RISC couples microRNA biogenesis and posttranscriptional gene silencing // Cell.-2005.-Vol.123(4).-P.631-640.
50. Sen G.L., Wehrman T.S., Blau H.M. mRNA translation is not a prerequisite for small interfering RNA-mediated mRNA cleavage // Differentiation. -2005. -Vol.73. -P.287-293.
51. Gu S., Rossi J.J. Uncoupling of RNAi from active translation in mammalian cells // RNA.-2005.-Vol.11.-P.38-44.
52. Kurihara Y., Watanabe Y. Arabidopsis micro-RNA biogenesis through Dicer-like 1 protein function // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA.-2004.-Vol.101, №34.-P.12753-12758.
53. Bollman K.M., Aukerman M.J., Park M.-Y., Hunter C., Berardini T.Z., Poethig R.S. HASTY, the Arabidopsis ortholog of exportin 5/MSN5, regulates phase change and morphogenesis // Development.-2003.-Vol.130, №8.-P.1493-1504.
54. Park M., Wu G., Gonzalez-Sulser A., Vaucheret H., Poethig R.S. Nuclear processing and export of microRNAs in Arabidopsis // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA.-2005.-Vol.102, №10.-P.3691-3696.
55. Kurihara Y., Takashi Y., Watanabe Y. The interaction between DCL1 and HYL1 is important for efficient and precise processing of pri-miRNA in plant microRNA biogenesis // RNA.-2006.-Vol.12.-P.206-212.

- 89.-480с.
ивосток:
Letters.-
elease in
riptional
miRNA:
nd Mech-
Medicinal
Vol.130.-
d charac-
-P.33-47.
ce.-2007.-
chemical
r // Desk
Elsevier.-
ll.-2004.-
irects the
-P.25-33.
Khvorova
i.-Vol.11.-
re.-2009.-
microRNA
all inter-
// RNA.-
1 protein
01, №34.-
thig R.S.
orphogen-
ssing and
ces of the
important
IA.-2006.-
56. Wassenegger M., Heimes S., Riedel L., Sdnger H.L. RNA-directed de novo methylation of genomic sequences in plants // *Cell*.-1994.-Vol.76.-P.567-576.
57. Mette M.F., Aufsatz W., van der Winden J., Matze M.A., Matzke A.J.M. Transcriptional silencing and promoter methylation triggered by double-stranded RNA // *The EMBO Journal*.-2000.-Vol.19, №19.-P.5194-5201.
58. Zilberman D., Cao X., Jacobsen S.E. ARGONAUTE4 control of locus-specific siRNA accumulation and DNA and histone methylation // *Science*.-2003.- Vol.299, №5607.-P.716-719.
59. Matzke M., Aufsatz W., Kanno T., Daxinger L., Papp I., Mette M.F., Matzke A.J.M. Genetic analysis of RNA-mediated transcriptional gene silencing // *Biochimica et Biophysica Acta*.-2004.-Vol.1677.-P.129-141.
60. Palauqui J.-C., Elmayan T., Pollien J.-M., Vaucheret H. Systemic acquired silencing: transgene-specific post-transcriptional silencing is transmitted by grafting from silenced stocks to non-silenced scions // *The EMBO Journal*.-1997.-Vol.16, №15.-P.4738-4745.
61. Voinnet O., Baulcombe D.C. Systemic signaling in gene silencing // *Nature*.-1997.-Vol.389, №6651.-P.553.
62. Tournier B., Tabler M., Kalantidis K. Phloem flow strongly influences the systemic spread of silencing in GFP *Nicotiana benthamiana* plants // *Plant Journal*. -2006. -Vol.47, №3.-P.383-394.
63. Ueki S., Citovsky V. RNA commutes to work: regulation of plant gene expression by systemically transported RNA molecules // *BioEssays*.-2001.-Vol.23, №12.-P.1087-1090.
64. Himber C., Dunoyer P., Moissiard G., Ritzenthaler C., Voinnet O. Transitivity-dependent and -independent cell-to-cell movement of RNA silencing // *The EMBO Journal*.-2003.-Vol.22, №17.-P.4523-4533.
65. Schwach F., Vaistij F.E., Jones L., Baulcombe D.C. An RNA-Dependent RNA Polymerase prevents meristem invasion by Potato Virus X and is required for the activity but not the production of a systemic silencing signal // *Plant Physiology*.-2005.-Vol.138, №4.-P.1842-1852.
66. Palauqui J.C., Vaucheret H. Transgenes are dispensable for the RNA degradation step of cosuppression // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*.-1998.-Vol.95.-P.9675-9680.
67. Garcia-Perez R.D., van Houdt H., Depicker A. Spreading of post-transcriptional gene silencing along the target gene promote systemic silencing // *The Plant Journal*.-2004.-Vol.38.-P.594-602.
68. Voinnet O., Vain P., Angel S., Baulcombe D.C. Systemic spread of sequence-specific transgene RNA degradation in plants is initiated by localized introduction of ectopic promoterless DNA // *Cell*.-1998.-Vol.95.-P.177-187.
69. Sonoda S., Nishiguchi M. Graft transmission of post-transcriptional gene silencing: target specificity for RNA degradation is transmissible between silenced and non-silenced plants, but not between silenced plants // *The Plant Journal*.-2000.-Vol.21, №1.-P.1-8.
70. Mallory A.C., Mlotshwa S., Bowman L.H., Vance V.B. The capacity of transgenic tobacco to send a systemic RNA silencing signal depends on the nature of the inducing transgene locus // *The Plant Journal*.-2003.-Vol.35.-P.82-92.
71. Dunoyer P., Himber C., Voinnet O. DICER-LIKE 4 is required for RNA interference and produces the 21-nucleotide small interfering RNA component of the plant cell-to-cell silencing signal // *Nature Genetics*.-2005.-Vol.37.-P.1356-1360.
72. Yoo B.-, Kragler F., Varkonyi-Gasic E., Haywood V., Archer-Evans S., Lee Y.M., Lough T.J., Lucas W.J. A systemic small RNA signaling system in plants // *The Plant Cell*.-2004.-Vol.16.-P.1979-2000.
73. Ruiz-Medrano R., Xoconostle-Cazares B., Lucas W.J. Phloem long-distance transport of CmNACP mRNA: implication supracellular regulation in plants // *Development*.-1999.-Vol.126.-P.4405-4419.
74. Haywood V., Yu T.-S., Huang N.-C., Lucas W.J. Phloem long-distance trafficking of GIBBERELIC ACID-INSENSITIVE RNA regulates leaf development // *The Plant Journal*.-2005.-Vol.42.-P.49-68.

75. Pruss G., Ge X., Shi X.M., Carrington J.C., Vance V.B. Plant viral synergism: the potyvirus genome encodes a broad-range pathogenicity enhancer that transactivates replication of heterologous viruses // *The Plant Cell*.-1997.-Vol.9.-P.859-868.
76. Shams-Bakhsh M., Canto T., Palukaitis P. Enhanced resistance and neutralization of defense responses by suppressors of RNA silencing // *Virus Research*.-2007.-Vol.130, №1-2.-P.103-109.
77. Anandalakshmi R., Pruss G.J., Ge X., Marathe R., Mallory A.C., Smith T.H., Vance V.B. A viral suppressor of gene silencing in plants // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*.-1998.-Vol.95.-P.13079-13084.
78. Brigneti G., Voinnet O., Li W.-X., Ji L.H., Ding S.-W., Baulcombe D.C. Viral pathogenicity determinants are suppressors of transgene silencing in *Nicotiana benthamiana* // *The EMBO Journal*.-1998.-Vol.17, №22.-P.6739-6746.
79. Kasschau K.D., Carrington J.C. Long-distance movement and replication maintenance functions correlate with silencing suppression activity of potyviral HC-Pro // *Virology*.-2001.-Vol.285.-P.71-81.
80. Wu H.-W., Lin S.-S., Chen K.-C., Yeh S.-D., Chua N.-H. Discriminating mutations of HC-Pro of Zucchini yellow mosaic virus with differential effects on small RNA pathways involved in viral pathogenicity and symptom development // *Molecular Plant-Microbe Interactions*.-2010.-Vol.23, №1.-P.17-28.
81. Bayne E.H., Rakitina D.V., Morozov S.Y., Baulcombe D.C. Cell-to-cell movement of Potato Potexvirus X is dependent on suppression of RNA silencing // *The Plant Journal*.-2005.-Vol.42.-P.471-482.
82. Chapman E.J., Prokhnevsky A.I., Gopinath K., Dolja V.V., Carrington J.C. Viral RNA silencing suppressors inhibit the microRNA pathway at an intermediate step // *Genes and Development*.-2004.-Vol.18.-P.1179-1186.
83. Jones-Rhoades M.W., Bartel D.P., Bartel B. MicroRNAs and their regulatory roles in plants // *Annual Review of Plant Biology*.-2006.-Vol.57.-P.19-53.
84. Омаров Р.Т., Берсимбай Р.И. Биохимические механизмы супрессии РНК-интерференции вирусами растений // *Биохимия*.-2010.-Т.75, вып.8.-С. 1062-1069.
85. Омаров Р.Т., Scholthof H.B. Biological chemistry of virus-encoded suppressors of RNA silencing: an overview // *Methods in molecular biology*.-2012.-Vol.894.-P.39-56.
86. Verchot J., Herndon K.L., Carrington J.C. Mutational analysis of the tobacco etch potyviral 35-kDa proteinase: identification of essential residues and requirements for autoproteolysis // *Virology*.-1992.-Vol.190, №1.-P.298-306.
87. Cronin S., Verchot J., Haldeman-Cahill R., Schaad M.C., Carrington J.C. Long-distance movement factor: a transport function of the potyvirus helper component proteinase // *The Plant Cell*.-1995.-Vol.7.-P.549-559.
88. Kasschau K.D., Carrington J.C. Requirement for HC-Pro processing during genome amplification of Tobacco Etch potyvirus // *Virology*.-1995.-Vol.209.-P.268-273.
89. Vance V.B., Berger P.H., Carrington J.C., Hunt A.G., Shi X.M. 5' Proximal potyviral sequences mediate potato virus X/potyviral synergistic disease in transgenic tobacco // *Virology*.-1995.-Vol.206.-P.583-590.
90. Kasschau K.D., Carrington J.C. A counterdefensive strategy of plant viruses: suppression of posttranscriptional gene silencing // *Cell*.-1998.-Vol.95.-P.461-470.
91. Anandalakshmi R., Marathe R., Ge X., Herr J.M., Mau C., Mallory A., Pruss G., Bowman L., Vance V.B. A calmodulin-related protein that suppress posttranscriptional gene silencing in plants // *Science*.-2000.-Vol.290, №5489.-P.142-144.
92. Dunoyer P., Lecellier C.-H., Parizotto E.A., Himber C., Voinnet O. Probing the microRNA and small interfering RNA pathways with virus-encoded suppressor of RNA silencing // *The Plant Cell*.-2004.-Vol.16.-P.1235-1250.
93. Mallory A.C., Reinhart B.J., Bartel D., Vance V.B., Bowman L.H. A viral suppressor of RNA silencing differentially regulates the accumulation of short interfering RNAs and microRNAs in tobacco // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*.-2002.-Vol.99, №27.-P.15228-15233.

94. Kasschau K.D., Xie Z., Allen E., Llave C., Chapman E.J., Krizan K.A., Carrington J.C. P1/HC-Pro, a viral suppressor of RNA silencing, interferes with Arabidopsis development and miRNA function // *Developmental Cell*.-2003.-Vol.4.-P.205-217.
95. Plisson C., Drucker M., Blanc S., German-Retana S., Le Gall O., Thomas D., Bron P. Structural characterization of HC-Pro, a plant virus multifunctional protein // *The Journal of Biological Chemistry*.-2003.-Vol.278, №26.-P.23753-23761.
96. Mallory A.C., Ely L., Smith T.H., Marathe R., Anandalakshmi R., Fagard M., Vaucheret H., Pruss G., Bowman L., Vance V.B. HC-Pro suppression of transgene silencing eliminates the small RNAs but not transgene methylation or the mobile signal // *The Plant Cell*.-2001.-Vol.13.-P.571-583.
97. Miller W.A., Waterhouse P.M., Brown J.W.S., Browning K.S. Meeting report: the RNA world in plants: post-transcriptional control // *Plant Cell*.-2001.- Vol.13.-P.1710-1717.
98. Ebhardt H.A., Thi E.P., Wang M.-B., Unrau P.J. Extensive 3' modification of plant small RNAs is modulated by helper component-proteinase expression // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*.-2005.-Vol.102, №38.-P.13398-13403.
99. Yu B., Chapman E.J., Yang Z., Carrington J.C., Chen X. Transgenically expressed viral RNA silencing suppressors interfere with microRNA methylation in Arabidopsis // *FEBS Letters*.-2006.-Vol.580.-P.3117-3120.
100. Lakatos L., Csorba T., Pantaleo V., Chapman E.J., Carrington J.C., Liu Y.-P., Dolja V.V., Calvino L.F., Lopez-Moya J.J., Burgyan J. Small RNA binding is a common strategy to suppress RNA silencing by several viral suppressors // *The EMBO Journal*.-2006.-Vol.25.-P.2768-2780.
101. Shibolet Y.M., Haronsky E., Leibman D., Arazi T., Wassenegger M., Whitham S.A., Gaba V., Gal-On A. The conserved FRNK box in HC-Pro, a plant viral suppressor of gene silencing, is required for small RNA binding and mediates symptom development // *Journal of Virology*.-2007.-Vol.81.-P.13135-13148.
102. Russo M., Burgyan J., Martelli G.P. Molecular biology of tombusviridae // *Advances in virus research*.-1994.-Vol.44.-P.381-428.
103. Scholthof H.B. The Tombusvirus-encoded P19: from irrelevance to elegance // *Nature reviews. Microbiology*.-2006.-Vol.4, №5.-P.405-411.
104. Chu M., Desvoyes B., Turina M., Noad R., Scholthof H.B. Genetic dissection of Tomato bushy stunt virus p19-protein-mediated host-dependent symptom induction and systemic invasion // *Virology*.-2000.-Vol.266.-P.79-87.
105. Turina M., Omarov R., Murphy J.F., Bazaldua-Hernandez C., Desvoyes B., Scholthof H.B. A newly identified role for Tomato bushy stunt virus P19 in short distance spread // *Molecular plant pathology*.-2003.-Vol.4, №1.-P.67-72.
106. Voinnet O., Pinto Y.M., Baulcombe D.C. Suppression of gene silencing: A general strategy used by diverse DNA and RNA viruses of plants // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*.-1999.-Vol.96, №24.-P.14147-14152.
107. Qu F., Morris T.J. Efficient infection of *Nicotiana benthamiana* by Tomato bushy stunt virus is facilitated by the coat protein and maintained by p19 through suppression of gene silencing // *Molecular Plant-Microbe Interactions*.-2002.-Vol.15, №3.-P.193-202.
108. 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, №3.-P.269-280.
109. 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, №8.-P.670-679.
110. Ye K., Malinina L., Patel D.J. Recognition of small interfering RNA by a viral suppressor of RNA silencing // *Nature*.-2003.-Vol.426, №6968.-P.874-878.
111. Vargason J.M., Szitty G., Burgyan J., Tanaka Hall T.M. Size selective recognition of siRNA by an RNA silencing suppressor // *Cell*.-2003.-Vol.115.-P.799-811.
112. Lakatos L., Szitty G., Silhavy D., Burgyan J. Molecular mechanism of RNA silencing suppression mediated by p19 protein of tombusviruses // *The EMBO Journal*.-2004.-Vol.23.-P.876-884.

113. Omarov R., Sparks K., Smith L., Zindovic J., Scholthof H.B. Biological relevance of a stable biochemical interaction between the Tombusvirus-encoded P19 and short interfering RNAs // *Journal of Virology*.-2006.-Vol.80.-P.3000-3008.
114. Hsieh Y.-C., Omarov R.T., Scholthof H.B. Diverse and newly recognized effects associated with short interfering RNA binding site modifications on the Tomato bushy stunt virus P10 silencing suppressor // *Journal of Virology*.-2009.-Vol.83.-P.2188-2200.
115. Pantaleo V., Szittyá G., Burgyan J. Molecular basis of viral RNA targeting by viral small interfering RNA-programmed RISC // *Journal of Virology*.-2007.-Vol.81.-P.3797-3806.
116. Omarov R.T., Ciomperlik J.J., Scholthof H.B. RNAi-associated ssRNA-specific ribonucleases in Tombusvirus P19 mutant-infected plants and evidence for a discrete siRNA-containing effector complex // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*.-2007.-Vol.104, №5.-P.1714-1719.

References

1. Voinnet O., RNA silencing as a plant immune system against viruses // *TRENDS in Genetics*.-2001.-Vol.17, №8.-P.449-459.
2. Ketting R., Haverkamp T., van Luenen H., Plasterk R. mut-7 of *C.elegans*, required for transposon silencing and RNA interference, is a homolog of Werner syndrome helicase and RNaseD // *Cell*.-1999.-Vol.99.-P.133-141.
3. Wu-Scharf D., Jeong B.-R., Zhang C., Cerutti H. Transgene and Transposon Silencing in *Chlamydomonas reinhardtii* by a DEAH-Box RNA Helicase // *Science*.-2000.-Vol.290.-P.1159-1162.
4. Grishok A., Pasquinelli A.E., Conte D., Na Li, Parrish S., Ilho Ha, Baillie D.L., Fire A., Ruvkun G., Mello C.C. Genes and Mechanisms Related to RNA Inteeference Regulate Expression of the Small Temporal RNAs that Control *C.elegans* Developmental Timing // *Cell*.-2001.-Vol.106.-P.23-24.
5. Hutvagner G. McLachlan J., Pasquinelli A.E., Balint E., Tuschl T., Zamore P.D. A cellular function for the RNA-interference enzyme Dicer in the maturation of the let-7 small temporal RNA // *Science*.-2001.-Vol.293.-P.834-838.
6. Baulcombe D. RNA silencing in plants // *Nature*.-2004.-Vol. 431.-P. 356-363.
7. Hamilton A., Voinnet O., Chappell L., Baulcombe D. Two classes of short interfering RNA in RNA silencing // *The EMBO Journal*.-2002.-Vol.21, №17.-P.4671-4679.
8. Bagasra O., Prilliman K.R. RNA interference: The molecular immune system // *Journal of Molecular Histology*.-2004.-Vol.35.-P.545-553.
9. Zhang B., Pan X., Cobb G.P., Anderson T.A. Plant microRNA: A small regulatory molecule with big impact // *Developmental Biology*.-2006.-Vol.289. P.3-16.
10. Fire A., Xu S., Montgomery M.K., Kostas S.A., Driver S.E., Mello C.C. Potent and specific genetic interference by double-stranded RNA in *Caenorhabditis elegans* // *Nature*.-1998.-Vol.391.-P.806-11.
11. Proud C.G. PKR: a new name and new roles // *Trends in Biochemical Sciences*.-1995.-Vol.20.-P.241-246.
12. Clemens M.J. PKR – a protein kinase regulated by double-stranded RNA // *The international journal of biochemistry and cell biology*.-1997.-Vol.29.-P.945-949.
13. Brodersen P., Voinnet O. The diversity of RNA silencing pathways in plants // *TRENDS in Genetics*.-2006.-Vol.22, №5.-P.268-280.
14. Jorgensen R.A., Atkinson R.G., Forster R.L., Lucas W.J. An RNA based information super-highway in plants // *Science*.-1998.-Vol.279.-P.1486-1487.
15. Marano M.R., Baulcombe D. Pathogen-derived resistance targeted against the negative-strand RNA of tobacco mosaic virus: RNA strand-specific gene silencing? // *The Plant Journal*.-1998.-Vol.13(4).-P.537-546.
16. Tang G., Reinhart B.J., Bartel D.P., Zamore P.D. A biochemical framework for RNA silencing in plants // *Genes and Development*.-2003.-Vol.17.-P.49-63.
17. van Blockland R., van der Geest N., Mol J.N.M., Kooter J.M. Transgene-mediated suppression of chalcone synthase expression in *Petunia* hybrid results from an increase in RNA turnover // *The Plant Journal*.-1994.-Vol.6.-P.861-877.

18. Antisense Nucleic Acids and Proteins: Fundamentals and Applications // ed. by Mol J.N.M., van der Krol A.R.-1991, New York.-248P.
19. van der Krol A.R., Mur L.A., Beld M., Mol J.N., Stuitje A.R. Flavonoid genes in Petunia: addition of a limited number of gene copies may lead to a suppression of gene expression // *Plant Cell*.-1990.-Vol.2.-P.291-299.
20. Matzke M., Matzke A.J., Kooter J.M. RNA: guiding gene silencing // *Science*.-2001.-Vol.293.-P.1080-1083.
21. Cao X., Zhou P., Zhang X., Zhu S., Zhong X., Xiao Q., Ding B., Li Y. Identification of an RNA Silencing Suppressor from a Plant Double-Stranded RNA Virus // *Journal of Virology*.-2005.-Vol.79, №20.-P.13018-13027.
22. Goldbach R., Bucher E., Prins M. Resistance mechanisms to plant viruses: an overview // *Virus Research*.-2003.-Vol.92.-P.207-212.
23. Lecellier Ch.-H., Voinnet O. RNA silencing: no mercy for viruses? // *Immunological Reviews*.-2004.-Vol.198.-P.285-303
24. Moissiard G., Voinnet O. Viral suppression of RNA silencing in plants // *Molecular Plant Pathology*.-2004.-Vol.5.-P.71-82.
25. Stram Y., Kuzntzova L. Inhibition of Viruses by RNA Interference // *Virus Genes*.-2006.-Vol.32.-P.299-308.
26. Kim V.N. RNA interference in functional genomics and medicine // *Journal of Korean Medical Science*.-2003.-Vol.18(3)-P.309-318.
27. Wall N.R., Shi Y. Small RNA: can RNA interference be exploited for therapy? // *The Lancet*.-2003.-Vol.362.-P.1401-1403.
28. Campbell T.N., Choy F.Y.M. RNA Interference: Past, Present and Future // *Current Topics in Molecular Biology*.-2005.-Vol.7.-P.1-6.
29. Genetiki, molekularnyye biologii i ih otkrytija, sost. Oberemok V.V.-Simferopol', 2008.-35s.
30. Bucher E., Prins M. RNA silencing: a natural resistance mechanism in plants // *Natural resistance mechanisms of plants to viruses*. 2006. Springer. Printed in the Netherlands. Ed. Loebenstein G., Carr J. P. P. 45-72.
31. Dorohov Ju.L. «Umolkanie» genov u rastenij // *Molekularnaja biologija*.-2007.-T. 41, № 4.-S. 579-592.
32. Rakhshandehroo F., Takeshita M., Squires J., Palukaitis P., The influence of RNA-dependent RNA polymerase 1 on potato virus Y infection and on other antiviral response genes // *Molecular Plant-Microbe Interactions*.-2009.-Vol.22, №10.-P.1312-1318.
33. Peresypkin V.F. Sel'skhozjajstvennaja fitopatologija.-M.: Agropromizdat, 1989.-480s.
34. Malinovskij V.I. Mehanizmy ustojchivosti rastenij k virusam.-Vladivostok: Dal'nauka, 2010.-324s.
35. Margis R., Fusaro A.F., Smith N.A., Curtin S.J., Watson J.M., Finnegan E.J., Waterhouse P.M. The evolution and diversification of Dicers in plants // *FEBS Letters*.-2006.-Vol.580.-P.2442-2450.
36. Bernstein E., Caudy A.A., Hammond S.M., Hannon G.J. Role for a bidentate ribonuclease in the initiation step of RNA interference // *Nature*.-2001.-Vol.409.-P.363-366.
37. Hamilton A.J., Baulcombe D.C. A Species of Small Antisense RNA in Posttranscriptional Gene Silencing in Plants // *Science*.-1990.-Vol.286, №5441.-P.950-952.
38. Pillai R.S., Bhattacharyya S.N., Filipowicz W. Repression of protein synthesis by miRNA: how many mechanisms? // *Trends in Cell Biology*.-2007.-Vol.17.-P.118-126.
39. Summerton J.E. Morpholino, siRNA, and S-DNA Compared: Impact of Structure and Mechanism of Action on Off-Target Effects and Sequence Specificity // *Current Topics in Medicinal Chemistry*.-2007.-Vol.7.-P.651-660.
40. Ding S.-W., Voinnet O. Antiviral Immunity Directed by Small RNAs // *Cell*.-2007.-Vol.130.-P.413-426.
41. Gregory R.I., Chendrimada T.P., Shiekhattar R. MicroRNA biogenesis: isolation and characterization of the microprocessor complex // *Methods in Molecular Biology*.-2006.-Vol.342.-P.33-47.

42. Wang Q.-L., Li Z.-H. The functions of microRNAs in plants // *Frontiers in Bioscience*.-2007.-Vol.12.-P.3975-3982.
43. Zhao Y., Srivastava D. A developmental view of microRNA function // *Trends in Biochemical Sciences*.-2007.-Vol.32.-P.189-197.
44. Szittyá G., Dalmay T., Burgyan J. Plant Antiviral Defense: Gene Silencing Pathway // *Desk Encyclopedia of plant and fungal virology*, ed. Mahy B.W.J., van Regenmortel M.H.V.-Elsevier.-2008.-P.30-38.
45. Bartel D.P. MicroRNAs: Genomics, Biogenesis, Mechanism, and Function // *Cell*.-2004.-Vol.116.-P.281-297.
46. Zamore P.D., Tuschl T., Sharp P.A., Bartel D.P. RNAi: Double-Stranded RNA Directs the ATP-Dependent Cleavage of mRNA at 21 to 23 Nucleotide Intervals // *Cell*.-2000.-Vol.101.-P.25-33.
47. Vermeulen A., Behlen L., Reynolds A., Wolfson A., Marshall W.S., Karpilow J., Khvorova A. The contributions of dsRNA structure to Dicer specificity and efficiency // *RNA*.-2005.-Vol.11.-P.674-682.
48. Siomi H., Siomi M.C. On the road to reading the RNA-interference code // *Nature*.-2009.-Vol.457.-P.396-404.
49. Gregory R.I., Chendrimada T.P., Cooch N., Shiekhattar R. Human RISC couples microRNA biogenesis and posttranscriptional gene silencing // *Cell*.-2005.-Vol.123(4).-P.631-640.
50. Sen G.L., Wehrman T.S., Blau H.M. mRNA translation is not a prerequisite for small interfering RNA-mediated mRNA cleavage // *Differentiation*.-2005.-Vol.73.-P.287-293.
51. Gu S., Rossi J.J. Uncoupling of RNAi from active translation in mammalian cells // *RNA*.-2005.-Vol.11.-P.38-44.
52. Kurihara Y., Watanabe Y. Arabidopsis micro-RNA biogenesis through Dicer-like 1 protein function // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*.-2004.-Vol.101, №34.-P.12753-12758.
53. Bollman K.M., Aukerman M.J., Park M.-Y., Hunter C., Berardini T.Z., Poethig R.S. HASTY, the Arabidopsis ortholog of exportin 5/MSN5, regulates phase change and morphogenesis // *Development*.-2003.-Vol.130, №8.-P.1493-1504.
54. Park M., Wu G., Gonzalez-Sulser A., Vaucheret H., Poethig R.S. Nuclear processing and export of microRNAs in Arabidopsis // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*.-2005.-Vol.102, №10.-P.3691-3696.
55. Kurihara Y., Takashi Y., Watanabe Y. The interaction between DCL1 and HYL1 is important for efficient and precise processing of pri-miRNA in plant microRNA biogenesis // *RNA*.-2006.-Vol.12.-P.206-212.
56. Wassenegger M., Heimes S., Riedel L., Sdnger H.L. RNA-directed de novo methylation of genomic sequences in plants // *Cell*.-1994.-Vol.76.-P.567-576.
57. Mette M.F., Aufsatz W., van der Winden J., Matze M.A., Matzke A.J.M. Transcriptional silencing and promoter methylation triggered by double-stranded RNA // *The EMBO Journal*.-2000.-Vol.19, №19.-P.5194-5201.
58. Zilberman D., Cao X., Jacobsen S.E. ARGONAUTE4 control of locus-specific siRNA accumulation and DNA and histone methylation // *Science*.-2003.-Vol.299, №5607.-P.716-719.
59. Matzke M., Aufsatz W., Kanno T., Daxinger L., Papp I., Mette M.F., Matzke A.J.M. Genetic analysis of RNA-mediated transcriptional gene silencing // *Biochimica et Biophysica Acta*.-2004.-Vol.1677.-P.129-141.
60. Palauqui J.-C., Elmayan T., Pollien J.-M., Vaucheret H. Systemic acquired silencing: transgene-specific post-transcriptional silencing is transmitted by grafting from silenced stocks to non-silenced scions // *The EMBO Journal*.-1997.-Vol.16, №15.-P.4738-4745.
61. Voinnet O., Baulcombe D.C. Systemic signaling in gene silencing // *Nature*.-1997.-Vol.389, №6651.-P.553.
62. Tournier B., Tabler M., Kalantidis K. Phloem flow strongly influences the systemic spread of silencing in GFP *Nicotiana benthamiana* plants // *Plant Journal*.-2006.-Vol.47, №3.-P.383-394.
63. Ueki S., Citovsky V. RNA commutes to work: regulation of plant gene expression by systemically transported RNA molecules // *BioEssays*.-2001.-Vol.23, №12.-P.1087-1090.

64. Himber C., Dunoyer P., Moissiard G., Ritzenthaler C., Voinnet O. Transitivity-dependent and -independent cell-to-cell movement of RNA silencing // *The EMBO Journal*.-2003.-Vol.22, №17.-P.4523-4533.
65. Schwach F., Vaistij F.E., Jones L., Baulcombe D.C. An RNA-Dependent RNA Polymerase prevents meristem invasion by Potato Virus X and is required for the activity but not the production of a systemic silencing signal // *Plant Physiology*.-2005.-Vol.138, №4.-P.1842-1852.
66. Palauqui J.C., Vaucheret H. Transgenes are dispensable for the RNA degradation step of co-suppression // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*.-1998.-Vol.95.-P.9675-9680.
67. Garcia-Perez R.D., van Houdt H., Depicker A. Spreading of post-transcriptional gene silencing along the target gene promote systemic silencing // *The Plant Journal*.-2004.-Vol.38.-P.594-602.
68. Voinnet O., Vain P., Angel S., Baulcombe D.C. Systemic spread of sequence-specific transgene RNA degradation in plants is initiated by localized introduction of ectopic promoterless DNA // *Cell*.-1998.-Vol.95.-P.177-187.
69. Sonoda S., Nishiguchi M. Graft transmission of post-transcriptional gene silencing: target specificity for RNA degradation is transmissible between silenced and non-silenced plants, but not between silenced plants // *The Plant Journal*.-2000.-Vol.21, №1.-P.1-8.
70. Mallory A.C., Mlotshwa S., Bowman L.H., Vance V.B. The capacity of transgenic tobacco to send a systemic RNA silencing signal depends on the nature of the inducing transgene locus // *The Plant Journal*.-2003.-Vol.35.-P.82-92.
71. Dunoyer P., Himber C., Voinnet O. DICER-LIKE 4 is required for RNA interference and produces the 21-nucleotide small interfering RNA component of the plant cell-to-cell silencing signal // *Nature Genetics*.-2005.-Vol.37.-P.1356-1360.
72. Yoo B.-., Kragler F., Varkonyi-Gasic E., Haywood V., Archer-Evans S., Lee Y.M., Lough T.J., Lucas W.J. A systemic small RNA signaling system in plants // *The Plant Cell*.-2004.-Vol.16.-P.1979-2000.
73. Ruiz-Medrano R., Xoconostle-Cazares B., Lucas W.J. Phloem long-distance transport of CmNACP mRNA: implication supracellular regulation in plants // *Development*.-1999.-Vol.126.-P.4405-4419.
74. Haywood V., Yu T.-S., Huang N.-C., Lucas W.J. Phloem long-distance trafficking of GIBBERELLIC ACID-INSENSITIVE RNA regulates leaf development // *The Plant Journal*.-2005.-Vol.42.-P.49-68.
75. Pruss G., Ge X., Shi X.M., Carrington J.C., Vance V.B. Plant viral synergism: the potyviral genome encodes a broad-range pathogenicity enhancer that transactivates replication of heterologous viruses // *The Plant Cell*.-1997.-Vol.9.-P.859-868.
76. Shams-Bakhsh M., Canto T., Palukaitis P. Enhanced resistance and neutralization of defense responses by suppressors of RNA silencing // *Virus Research*.-2007.-Vol.130, №1-2.-P.103-109.
77. Anandalakshmi R., Pruss G.J., Ge X., Marathe R., Mallory A.C., Smith T.H., Vance V.B. A viral suppressor of gene silencing in plants // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*.-1998.-Vol.95.-P.13079-13084.
78. Brigneti G., Voinnet O., Li W.-X., Ji L.H., Ding S.-W., Baulcombe D.C. Viral pathogenicity determinants are suppressors of transgene silencing in *Nicotiana benthamiana* // *The EMBO Journal*.-1998.-Vol.17, №22.-P.6739-6746.
79. Kasschau K.D., Carrington J.C. Long-distance movement and replication maintenance functions correlate with silencing suppression activity of potyviral HC-Pro // *Virology*.-2001.-Vol.285.-P.71-81.
80. Wu H.-W., Lin S.-S., Chen K.-C., Yeh S.-D., Chua N.-H. Discriminating mutations of HC-Pro of Zucchini yellow mosaic virus with differential effects on small RNA pathways involved in viral pathogenicity and symptom development // *Molecular Plant-Microbe Interactions*.-2010.-Vol.23, №1.-P.17-28.
81. Bayne E.H., Rakitina D.V., Morozov S.Y., Baulcombe D.C. Cell-to-cell movement of Potato Potexvirus X is dependent on suppression of RNA silencing // *The Plant Journal*.-2005.-Vol.44.-P.471-482.

82. Chapman E.J., Prokhnevsky A.I., Gopinath K., Dolja V.V., Carrington J.C. Viral RNA silencing suppressors inhibit the microRNA pathway at an intermediate step // *Genes and Development*.-2004.-Vol.18.-P.1179-1186.
83. Jones-Rhoades M.W., Bartel D.P., Bartel B. MicroRNAs and their regulatory roles in plants // *Annual Review of Plant Biology*.-2006.-Vol.57.-P.19-53.
84. Omarov R.T., Bersimbaj R.I. Biohimicheskie mehanizmy supressii RNK-interferencii virusov rastenij // *Biohimija*.-2010.-T.75, vyp.8.-S. 1062-1069.
85. Omarov R.T., Scholthof H.B. Biological chemistry of virus-encoded suppressors of RNA silencing: an overview // *Methods in molecular biology*.-2012.-Vol.894.-P.39-56.
86. Verchot J., Herndon K.L., Carrington J.C. Mutational analysis of the tobacco etch potyvirus 35-kDa proteinase: identification of essential residues and requirements for autoproteolysis // *Virology*.-1992.-Vol.190, №1.-P.298-306.
87. Cronin S., Verchot J., Haldeman-Cahill R., Schaad M.C., Carrington J.C. Long-distance movement factor: a transport function of the potyvirus helper component proteinase // *The Plant Cell*.-1995.-Vol.7.-P.549-559.
88. Kasschau K.D., Carrington J.C. Requirement for HC-Pro processing during genome amplification of Tobacco Etch potyvirus // *Virology*.-1995.-Vol.209.-P.268-273.
89. Vance V.B., Berger P.H., Carrington J.C., Hunt A.G., Shi X.M. 5' Proximal potyviral sequences mediate potato virus X/potyviral synergistic disease in transgenic tobacco // *Virology*.-1995.-Vol.206.-P.583-590.
90. Kasschau K.D., Carrington J.C. A counterdefensive strategy of plant viruses: suppression of posttranscriptional gene silencing // *Cell*.-1998.-Vol.95.- P.461-470.
91. Anandalakshmi R., Marathe R., Ge X., Herr J.M., Mau C., Mallory A., Pruss G., Bowman L., Vance V.B. A calmodulin-related protein that suppress posttranscriptional gene silencing in plants // *Science*.-2000.-Vol.290, №5489.-P.142-144.
92. Dunoyer P., Lecellier C.-H., Parizotto E.A., Himber C., Voinnet O. Probing the microRNA and small interfering RNA pathways with virus-encoded suppressor of RNA silencing // *The Plant Cell*.-2004.-Vol.16.-P.1235-1250.
93. Mallory A.C., Reinhart B.J., Bartel D., Vance V.B., Bowman L.H. A viral suppressor of RNA silencing differentially regulates the accumulation of short interfering RNAs and micro-RNAs in tobacco // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*.-2002.-Vol.99, №23.-P.15228-15233.
94. Kasschau K.D., Xie Z., Allen E., Llave C., Chapman E.J., Krizan K.A., Carrington J.C. P1/HC-Pro, a viral suppressor of RNA silencing, interferes with Arabidopsis development and miRNA function // *Developmental Cell*.-2003.-Vol.4.-P.205-217.
95. Plisson C., Drucker M., Blanc S., German-Retana S., Le Gall O., Thomas D., Bron P. Structural characterization of HC-Pro, a plant virus multifunctional protein // *The Journal of Biological Chemistry*.-2003.-Vol.278, №26.-P.23753-23761.
96. Mallory A.C., Ely L., Smith T.H., Marathe R., Anandalakshmi R., Fagard M., Vaucheret H., Pruss G., Bowman L., Vance V.B. HC-Pro suppression of transgene silencing eliminates the small RNAs but not transgene methylation or the mobile signal // *The Plant Cell*.-2001.-Vol.13.-P.571-583.
97. Miller W.A., Waterhouse P.M., Brown J.W.S., Browning K.S. Meeting report: the RNA world in plants: post-transcriptional control // *Plant Cell*.-2001.- Vol.13.-P.1710-1717.
98. Ebhardt H.A., Thi E.P., Wang M.-B., Unrau P.J. Extensive 3' modification of plant small RNAs is modulated by helper component-proteinase expression // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*.-2005.-Vol.102, №38.-P.13398-13403.
99. Yu B., Chapman E.J., Yang Z., Carrington J.C., Chen X. Transgenically expressed viral RNA silencing suppressors interfere with microRNA methylation in Arabidopsis // *FEBS Letters*.-2006.-Vol.580.-P.3117-3120.
100. Lakatos L., Csorba T., Pantaleo V., Chapman E.J., Carrington J.C., Liu Y.-P., Dolja V.V., Calvino L.F., Lopez-Moya J.J., Burgyan J. Small RNA binding is a common strategy to suppress RNA silencing by several viral suppressors // *The EMBO Journal*.-2006.-Vol.25.-P.2768-2780.

101. Shibolet Y.M., Haronsky E., Leibman D., Arazi T., Wassenegger M., Whitham S.A., Gaba V., Gal-On A. The conserved FRNK box in HC-Pro, a plant viral suppressor of gene silencing, is required for small RNA binding and mediates symptom development // *Journal of Virology*.-2007.-Vol.81.-P.13135-13148.
102. Russo M., Burgyan J., Martelli G.P. Molecular biology of tombusviridae // *Advances in virus research*.-1994.-Vol.44.-P.381-428.
103. Scholthof H.B. The Tombusvirus-encoded P19: from irrelevance to elegance // *Nature reviews. Microbiology*.-2006.-Vol.4, №5.-P.405-411.
104. Chu M., Desvoyes B., Turina M., Noad R., Scholthof H.B. Genetic dissection of Tomato bushy stunt virus p19-protein-mediated host-dependent symptom induction and systemic invasion // *Virology*.-2000.-Vol.266.-P.79-87.
105. Turina M., Omarov R., Murphy J.F., Bazaldua-Hernandez C., Desvoyes B., Scholthof H.B. A newly identified role for Tomato bushy stunt virus P19 in short distance spread // *Molecular plant pathology*.-2003.-Vol.4, №1.-P.67-72.
106. Voinnet O., Pinto Y.M., Baulcombe D.C. Suppression of gene silencing: A general strategy used by diverse DNA and RNA viruses of plants // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*.-1999.-Vol.96, №24.-P.14147-14152.
107. Qu F., Morris T.J. Efficient infection of *Nicotiana benthamiana* by Tomato bushy stunt virus is facilitated by the coat protein and maintained by p19 through suppression of gene silencing // *Molecular Plant-Microbe Interactions*.-2002.-Vol.15, №3.-P.193-202.
108. 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, №3.-P.269-280.
109. 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, №8.-P.670-679.
110. Ye K., Malinina L., Patel D.J. Recognition of small interfering RNA by a viral suppressor of RNA silencing // *Nature*.-2003.-Vol.426, №6968.-P.874-878.
111. Vargason J.M., Szitty G., Burgyan J., Tanaka Hall T.M. Size selective recognition of siRNA by an RNA silencing suppressor // *Cell*.-2003.-Vol.115.-P.799-811.
112. Lakatos L., Szitty G., Silhavy D., Burgyan J. Molecular mechanism of RNA silencing suppression mediated by p19 protein of tombusviruses // *The EMBO Journal*.-2004.-Vol.23.-P.876-884.
113. Omarov R., Sparks K., Smith L., Zindovic J., Scholthof H.B. Biological relevance of a stable biochemical interaction between the Tombusvirus-encoded P19 and short interfering RNAs // *Journal of Virology*.-2006.-Vol.80.-P.3000-3008.
114. Hsieh Y.-C., Omarov R.T., Scholthof H.B. Diverse and newly recognized effects associated with short interfering RNA binding site modifications on the Tomato bushy stunt virus P19 silencing suppressor // *Journal of Virology*.-2009.-Vol.83.-P.2188-2200.
115. Pantaleo V., Szitty G., Burgyan J. Molecular basis of viral RNA targeting by viral small interfering RNA-programmed RISC // *Journal of Virology*.-2007.-Vol.81.-P.3797-3806.
116. Omarov R.T., Ciomperlik J.J., Scholthof H.B. RNAi-associated ssRNA-specific ribonucleases in Tombusvirus P19 mutant-infected plants and evidence for a discrete siRNA-containing effector complex // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*.-2007.-Vol.104, №5.-P.1714-1719.

Жангазин С.Б., Акбасова А.Ж., Ергалиев Т.М., Нурбекова Ж.А., Сутула М.Ю., Мукиянова Г.С., Амангелді А.Қ., Батыршина Ж.С.

Последние тенденции в молекулярной биологии.

В статье приведена информация о РНК интерференции, механизмов действия РНК интерференции, пост-транскрипционном, транскрипционном замолкании генов и его распространении по растению и антивирусной защите растений, о коротких интерферирующих РНК, микроРНК, RISC-комплекс, замолкании эндогенных мРНК, вызванных микроРНК. А также рассмотрены вирусные белки - супрессоры замолкания генов, белок HC-Pro вирусов рода Potyvirus, белок P19 вирусов рода Tombusvirus.

Ключевые слова: РНК интерференция, кРНК, пост-транскрипционное замолкание генов, мРНК, RISC-комплекс, транскрипционное замолкание генов, вирусные белки-супрессоры.

Zhangazin S.B., Akbasova A.Zh., Ergaliyev T.M., Nurbekova Zh.A., Sutula M.U., Mukiyanova G.S. Amangeldy A.K., Batirshyna Zh.S.

Last trends of molecular biology.

This article contains information about RNA interference, RNA interference mechanisms, post-transcriptional, transcriptional silencing of genes and propagation through the plants, anti-virus protection of plants, short interfering RNA, miRNA, RISC complex, silencing of endogenous mRNA, induced with help microRNA. Also, considered viral proteins - gene silencing suppressor protein HC-Pro of viruses of Potyvirus, protein P19 of Tombusvirus.

Keywords: RNA interference, siRNA, post-transcriptional silencing of genes, miRNA, RISC-complex, transcriptional silencing of genes, viral suppressor proteins.

Редакцияға 14.01.2016 қабылданды