

**З.Б. Стамгалиева, Б.Б. Ильясова, А.Б. Ділдабек, Ж.Б. Тлеукулова,
Г. С.Мукиянова, А.Ж. Акбасова, Р.Т. Омаров**

*Евразийский национальный университет им. Л.Н. Гумилева, Астана, Казахстан
(E-mail: zukhra.stamgaliyeva@gmail.com, bayansulu.ilyasova@gmail.com)*

Биологическая роль сатиллетного вируса в развитии патогенеза

Аннотация: Современная наука насчитывает огромное количество вирусов. Вирус — это небольшого размера инфекционный агент, который размножается внутри живых клеток других организмов. Вирусы могут заражать все типы форм жизни, от животных и растений до микроорганизмов. Они встречаются почти в каждой экосистеме на Земле.

Вирусы-сатиллеты (англ. Satellite viruses) — субвирусные агенты, неспособные строить капсиды самостоятельно, так как их геномы не содержат все необходимые для этого гены. Для размножения вирусу-сатиллету необходимо заражение клетки-хозяина другим вирусом, после чего вирус-сатиллет, используя белки (ферменты или структурные белки), производимые другим вирусом, заставляет клетку-хозяина создавать свои новые вирионы.

Некоторые вирусы-сатиллеты в процессе размножения частично подавляют производство вирионов другого вируса, являясь по сути сверхпаразитами, за что были названы вирофагами (по аналогии с бактериофагами).

В данной статье представлены результаты, проведенного исследования влияния капсидного белка сатиллетного вируса мозаики проса (Satellite panicum mosaic virus, SPMV) на его системное распространение и взаимодействия с вспомогательным вирусом мозаики проса (panicum mosaic virus, PMV). Работа включает в себя описание взаимоотношений сатиллетных вирусов с хелперными вирусами, способы репликации сатиллетных вирусов, их свойства, биохимия строения и молекулярная биология функций капсидного белка в инфицировании растения. В частности, здесь рассматривался эффект инфицирования растений диким типом и мутантом, с измененным капсидным белком сатиллетного вируса SPMV. Цель работы заключалась в изучении биосинтеза CP вируса SPMV, трансляцию его гена и эффекта от CP и 5'-UTR в заражении SPMV.

Ключевые слова: сатиллетный вирус, вспомогательный вирус, капсидный белок, вирионы, экспрессия белков, дикий тип вируса.

Сатиллетный вирус (satellite panicum mosaic virus [SPMV]) зависит от его вспомогательного вируса (panicum mosaic virus [PMV]) для репликации и распространения в растениях-хозяевах. РНК SPMV кодирует капсидный белок (coat protein [CP]) - 17 кДа, который необходим для образования его 16-нм вирионов. Результаты этого исследования показывают, что в дополнение к экспрессии полноразмерного SPMV CP из 5' стартового кодона AUG, РНК SPMV также экспрессирует С-концевой белок (9,4 кДа) из третьего стартового кодона. Наблюдались различия в растворимости между полноразмерным и С-концевым белками. Субклеточное фракционирование инфицированных растительных тканей показало, что SPMV CP накапливается в цитозоле, мембранных фракциях и фракциях, обогащенных клеточной стенкой. Однако белок 9,4 кДа кофракционирован исключительно с клеточными и мембранными фракциями. Более ранние исследования показали, что 5'-нетранслируемая область (5'-UTR) из нуклеотидов с 63 по 104 ассоциируется с системной инфекцией в растениях проса. Это исследование показывает, что нуклеотидные делеции и инсерции в 5'-UTR плюс одновременное сокращение N-концевой части CP замедляет распространение SPMV в могоаре (foxtail millet), но не в обыкновенном просо. Напротив, экспрессия полноразмерного SPMV CP эффективно компенсировало негативный эффект 5'-UTR делеции в могоаре. Иммунопреципитационные анализы выявили наличие специфического взаимодействия между капсидным белком (CP) SPMV и его вспомогательным вирусом (PMV). Результаты показывают, что SPMV CP имеет несколько биологических функций, включая продвижение сатиллетной вирусной инфекции и движение в растениях проса [1].

Сатиллетные вирусы и нуклеиновые кислоты сатиллетов (сатиллетные РНК и ДНК) представляют собой группу субвирусных молекул нуклеиновой кислоты, которые нуждаются в вспомогательном вирусе для репликации и движения [2,3]. Сатиллетные вирусы отличаются от сатиллетных РНК и сатиллетных ДНК в их способности напрямую транслировать собственный капсидный белок [СР], структурный компонент, необходимый для упаковки РНК через сборку вириона [1]. Сатиллетные вирусы не имеют существенного сходства последовательностей с их вспомогательным вирусом. Однако специфическое распознавание белками, кодируемыми вспомогательным вирусом, такими как репликаза и белки движения, диктует вовлечение действующих элементов в РНК сатиллетного вируса; вторичные структуры в конечном итоге ответственны за такие взаимодействия. На сегодняшний день четыре сатиллетных вируса были охарактеризованы в растениях в специфических отношениях со вспомогательным вирусом [2,3,4]. Сатиллетный вирус в беспозвоночном хозяине недавно был отмечен в коинфекции с вирусом «*Macrobrachium rosenbergii*» [5].

Сатиллетный вирус (satellite panicum mosaic virus [SPMV]) полностью зависит от его вспомогательного вируса (panicum mosaic virus [PMV], род *Panicovirus*, семейства *Tombusviridae*) для репликации, а также локального и системного распространения в растениях [6,7,8]. Нет существенного сходства последовательностей между SPMV и PMV [8]. Вирионы PMV заключают в себе смысловую, одноцепочечную геномную РНК [9,10]. 4,326-нуклеотидная (nt) геномная РНК кодирует шесть открытых рамок считывания [7,8] и является матрицей для экспрессии белков р48 и р112, которые необходимы для репликации PMV и SPMV [11]. СР-26 кДа и три белка (р6.6, р8 и р15) транслируются из полицистронной субгеномной РНК. Эти белки были функционально вовлечены в локальную и системную транслокацию PMV [7]. Смешанные инфекции PMV и SPMV являются синергетическими, вызывая серьезные симптомы на растениях проса, включая застой [6]. 17-кДа СР экспрессируется из 824-нт смысловой, одноцепочечной РНК SPMV [9,10]. СР используется для сборки сферических частиц сатиллетного вируса размером 16 нм [10,12]. Как и ожидалось, SPMV СР имеет высокое сродство к связыванию РНК SPMV [13]. В дополнение к инкапсидации РНК SPMV СР участвует в обострении симптомов в растениях проса [6,14,15]. Капсидный белок также вызывает симптомы на растении *Nicotiana benthamiana* [16], особенность, которая может быть связана с нетрадиционной ролью SPMV СР в регуляции супрессора генного сайленсинга [16]. SPMV СР не является существенным для репликации и системного перемещения РНК сатиллетного вируса в растениях проса [17]. Однако отсутствие СР-экспрессии стимулировало накопление SPMV-дефектных интерферирующих РНК, что указывает на дополнительную роль СР в поддержании целостности РНК SPMV [15]. Несколько цис-активных элементов РНК SPMV необходимы для репликации SPMV и трансляции капсидного белка [17]. В частности, нт 63-104 на 5'-нетранслируемой области (UTR) были связаны с хозяино-специфичным распространением SPMV. Однако удаление этого сегмента уничтожило экспрессию СР дикого типа [17]. Целью этого исследования было изучить трансляцию гена SPMV СР и проанализировать вклад СР и 5'-UTR в инфекции SPMV [1].

Определили, что 5'-UTR делеции имели специфичные для организма эффекты движения, но эти эффекты могли быть нейтрализованы наличием полноразмерного SPMV СР с 17 кДа. Результаты также показали, что РНК SPMV может направлять трансляцию белка 9,4 кДа. Субклеточное фракционирование зараженных растительных тканей показало, что 17 кДа СР накапливается в цитозоле. А белок 9,4 кДа был обнаружен только в клеточных и мембранных фракциях. Было показано, что СР также обладает способностью к специфическому взаимодействию с капсидным белком вспомогательного вируса. Коллективные результаты показывают, что уникальные свойства SPMV СР повышают жизнеспособность сатиллетного вируса, включая его распространение и накопление [1].

Начало трансляции в эукариот регулируется несколькими факторами, включая длину мРНК, 5'-UTR, структуру связи и нуклеотидным окружением старт-кодона AUG [18,19,20,21,22]. В целом, трансляция эукариотической мРНК идет по правилу связывания с первым AUG-кодоном, который гласит, что в большинстве случаев ближайший к 5'-концу кодон AUG и является уникальным сайтом инициации трансляции. (MARILYN KozAK)

Согласно, сканирующей модели инициации трансляции у эукариот, 40s рибосомальная субъединица с ассоциированными факторами связывается с m7GpppG кэпом на 5'-конце мРНК и затем продвигается по 3' направлению вдоль цепи до тех пор, пока не встретится с первым AUG-кодоном. В этот момент, фактор инициации трансляции 2 (eIF2) сопровождает комплекс тРНК-Met к кодону AUG, связывает с 60s рибосомальной субъединицей и начинается синтез полипептидной цепи. (S. P. Dinesh-Kumar and W. Allen Miller)

Однако, описаны случаи, отличающиеся от данной модели, когда кодон AUG находится в субоптимальном контексте (окружении), инициация трансляции может так же начаться со второго кодона AUG, тем самым синтезируется два белка [23]. Сообщалось о том, что как клеточные, так и вирусные мРНК продуцируют два отдельно иницированных белка с помощью контекстно-зависимого пути сканирования [24]. Результаты работы (1-Омаров) показывают, что ген капсидного белка (CP) вируса SPMV направляет трансляцию белка с первого (AUG1) и третьего (AUG3) стартовых кодонов, которые оба находятся в одной и той же трансляционной рамке считывания. Нуклеотидная последовательность, окружающая AUG1 (CUCCUGAUGG), является субоптимальной; оптимальным контекстом последовательности для инициации трансляции является GCCRCCAUGG, где R – это пурин.

Результаты экспериментальных работ показывают, что области богатые G-нуклеотидами, расположенные непосредственно выше и ниже от AUG2, способны направлять рибосому сканировать до кодона AUG3. Хотя работы проводились *in planta*, тем не менее AUG3-кодируемый белок был слабо транслирован *in vitro*. С-терминальный конец капсидного белка SPMV вызывает тяжелую симптоматику зараженного растения проса [15]. В общей сложности, результаты данного исследования показали, что отсутствие экспрессии С-терминального продукта массой 9,4 кДа, в случае мутанта SPMV/UAA-234, приводило к легкой мозаике на растениях проса по сравнению с SPMV/U-91 и диким типом SPMV, экспрессирующие С-конец, которые вызывали тяжелую симптоматику в растениях. Это может также указывать на отдельную роль усеченного CP белка с массой 9,4 кДа в SPMV-ассоциированной модуляции симптомов. Более того, это явление может быть следствием биохимических свойств С-концевой части SPMV CP, поскольку белок 9,4 кДа, связан исключительно с обогащенной клеточной стенкой и мембраной фракцией PMV+SPMV-инфицированных растений. Искажение мембраны клетки-хозяина может играть ключевую роль в механизме сильной индукции симптомов, связанной с заражением и PMV и SPMV, по сравнению с образованием легкой мозаики, связанной с инфекцией только PMV. Более подробные исследования по субклеточной локализации белка необходимы, чтобы точно определить механизм опосредованной SPMV CP-модуляции симптомов на растениях-хозяинах проса [1].

Недавние исследования указывают на то, что сатиллет вируса *Macrobrachium rosenbergii* – нодавирус, который поражает пресноводные креветки, транслирует два белка, CP массой 17-кДа и N-терминальный усеченный белок массой 16-кДа [5], с его одноцепочечного, смыслового РНК-генома. Хотя биологическая значимость этого явления остается неясной, Видада и Бонами (Widada and Bonami) [5] отметили, что N-концевой домен всех белков капсидного белка сатиллетного вируса имеет общий мотив, содержащий гидрофильные аминокислоты и положительно заряженный аргинин. Это наблюдение, наряду с данными, представленными в настоящей работе, предполагает, что N-концевой домен CP облегчает растворимость белка и, как результат, локализуется в цитоплазме, где собираются вирионы.

В дополнение к функции сборке вирионов капсидные белки могут способствовать другим вирус-ассоциированным биологическим функциям, в том числе и репликация, модуляция симптомов, движение от клетки в клетку (cell to cell movement) и системное заражение [25,26,27]. Например, капсидный белок мозаичный вирус костра (Brome mosaic virus) необходим для системного и межклеточного передвижения, что является специфичным для определенного хозяина [28,29,30]. Капсидный белок родственного вируса мозаичной пятнистости коровьего гороха (Cowpea chlorotic mottle virus) не связан с его межклеточным передвижением [31]. Тем не менее, капсидный белок CSMV вируса имеет важное значение для системного распространения, несмотря на отсутствие образования вирионов. Палочкообразные вирусы, такие как вирус картофеля X и вирус некротического пожелтения жилок свёклы

[32], также нуждаются в функциональном капсидном белке для системного распространения в растениях.

Представленные в этой статье данные показывают, что капсидный белок SPMV облегчает системное распространение этого сатиллетного вируса. Подавление трансляции СР в мутантах, с измененными рамками считывания и делецией, значительно уменьшало накопление молекул РНК SPMV в верхних, неинкулированных листьях растений. Более того, также было указано, что капсидный белок SPMV в сочетании с небольшой частью 5'-UTR облегчает системное накопление молекул РНК вируса SPMV. Субклеточное кофракционирование капсидного белка SPMV на мембранные фракции и фракции, обогащенные клеточной стенкой предполагает функциональное участие белка в системном распространении сатиллетного вируса [1].

Остается решить, почему в проростках могоара экспрессия N-концевого домена капсидного белка вируса SPMV компенсировала делеции и вставки нуклеотидов в позиции 5'-UTR, тогда как в просо те же мутации не нарушали системного распространения SPMV независимо от наличия капсидного белка. Взаимодействие с вирусной РНК является еще одним характерным биохимическим признаком, связанным транспортным белком вирусов, который так же сообщался как капсидный белок. Возможно, системное распространение SPMV в растениях могоара требует взаимодействия между 5'-UTR и N-терминальным доменом капсидного белка. Напротив, отсутствие такого взаимодействия в просо может быть обеспечено еще неидентифицированным хостом, биохимическими и физиологическими факторами [1].

Альтернативно (или дополнительно) компенсаторный эффект СР на системное распространение SPMV в могоаре может включать специфическое СР-взаимодействие с капсидным белком вспомогательного-вируса (PMV), тогда как такое взаимодействие не является существенным для системного перемещения в растениях. В подтверждение этой гипотезы были получены данные о ко-преципитации капсидного белка PMV с использованием антисыворотки к СР SPMV, которая наблюдалась, исключительно, когда полноразмерный капсидный белок SPMV был экспрессирован в инфицированных растениях. Отсутствие взаимодействия между укороченным белком SPMV с массой в 9.4-кДа и капсидным белком PMV может объяснять эффект уменьшения количества молекул РНК SPMV в верхних листьях просо и лишайника, инфицированных мутантами SPMV/AUC по сравнению с диким типом. СР дикого типа может также защищать РНК от деградации посредством эффективной упаковки РНК и образования вирионов. В целом, механизм хост-специфического системного заражения SPMV, вероятно, включает в себя сложное кросс-специфическое взаимодействие между РНК SPMV, факторами хозяина и транспортными белками хелперного вируса. РНК SPMV может направлять синтез N-терминальных усеченных белков в качестве дополнительных факторов для усиления активности SPMV, включая репликацию и передвижение, с помощью направления молекул РНК на клеточную стенку и мембраны [1].

Таким образом, результаты исследования показывают, что многофункциональные особенности капсидного белка SPMV необходимы для поддержания его устойчивости при помощи хелперного вируса PMV в растении-хозяине. Определенные ассоциации между капсидными белками PMV и SPMV свидетельствуют о том, что между сатиллетным вирусом и вспомогательным вирусом в растении происходят важные молекулярные взаимодействия. Следует отметить, что ранее документированная картина субклеточной локализации капсидного белка PMV поразительно похожа на результаты, представленные в данном исследовании на фракционирование капсидного белка SPMV на субклеточном уровне [7].

Список литературы

- 1 Rustem T. Omarov, Dong Qi, and Karen-Beth G. Scholthof. The Capsid Protein of Satellite Panicum Mosaic Virus Contributes to Systemic Invasion and Interacts with Its Helper Virus // *Journal of virology* - 2005. – Vol. 79. №15. – P. 9756 – 9764.
- 2 Scholthof, K.-B. G., R. W. Jones, and A. O. Jackson. Biology and structure of plant satellite viruses activated by icosahedral helper viruses. –M.: *Curr. Top. Microbiol. Immunol.*, 1999. – 123-143 pp.
- 3 Simon, A. E., M. J. Roossinck, and Z. Havelda. Plant virus satellite and defective interfering RNAs: new paradigms for a new century // *Annu. Rev. Phytopathol.* - 2004. – Vol. 42. № 42. – P. 415-437.
- 4 Dodds, J. A. Satellite tobacco mosaic virus // *Annu. Rev. Phytopathol.* -1998. – Vol. 36. № 36. – P. 295-310.

- 5 Widada, J. S., and J. R. Bonami. Characteristics of the monocistronic genome of extra small virus, a virus-like particle associated with *Macrobrachium rosenbergii* nodavirus: possible candidate for a new species of satellite virus // J. Gen. Virol. - 2004. - Vol. 85. № 3. - P. 643-646.
- 6 Scholthof, K.-B. G. A synergism induced by satellite panicum mosaic virus // Mol. Plant-Microbe Interact. - 1999. - Vol. 12. № 2. - P. 163-166.
- 7 Turina, M., B. Desvoyes, and K.-B. G. Scholthof. A gene cluster encoded by panicum mosaic virus is associated with virus movement // Virology. - 2000. - Vol. 266. № 1. - P. 120-128.
- 8 Turina, M., M. Maruoka, J. Monis, A. O. Jackson, and K.-B. G. Scholthof. Nucleotide sequence and infectivity of a full-length cDNA clone of panicum mosaic virus // Virology. - 1998. - Vol. 241. № 1. - P. 141-155.
- 9 Buzen, F. G., C. L. Niblett, G. R. Hooper, J. Hubbard, and M. A. Newman. Further characterization of panicum mosaic virus and its associated satellite virus. M.: AGRIS, 2012. - 28 p.
- 10 Masuta, C., D. Zuidema, B. G. Hunter, L. A. Heaton, D. S. Sopher, and A. O. Jackson. Analysis of the genome of satellite panicum mosaic virus // Virology. - 1987. - Vol. 159. № 2. - P. 329-338.
- 11 Batten, J. S. Replication and translation of panicum mosaic virus. M.: Texas A&M University, College Station, 2004. - 230 p.
- 12 Qiu, W., and K.-B. G. Scholthof. In vitro- and in vivo-generated defective RNAs of satellite panicum mosaic virus define *cis*-acting RNA elements required for replication and movement // J. Virol. - 2000. - Vol. 74. № 5. - P. 2247-2254.
- 13 Desvoyes, B., and K.-B. G. Scholthof. RNA:protein interactions associated with satellites of panicum mosaic virus // FEBS Lett. - 2000. - Vol. 485. № 1. - P. 25-28.
- 14 Qiu, W. P., and K.-B. G. Scholthof. Defective interfering RNAs of a satellite virus // J. Virol. - 2001. - Vol. 75. № 11. - P. 5429-5432.
- 15 Qiu, W. P., and K.-B. G. Scholthof. Genetic identification of multiple biological roles associated with the capsid protein of satellite panicum mosaic virus // Mol. Plant-Microbe Interact. - 2001. - Vol. 14. № 1. - P. 21-30.
- 16 Qiu, W., and K.-B. G. Scholthof. Satellite panicum mosaic virus capsid protein elicits symptoms on a nonhost plant and interferes with a suppressor of virus-induced gene silencing // Mol. Plant-Microbe Interact. - 2004. - Vol. 17. № 3. - P. 263-271.
- 17 Qiu, W., and K.-B. G. Scholthof. 2000. In vitro- and in vivo-generated defective RNAs of satellite panicum mosaic virus define *cis*-acting RNA elements required for replication and movement // Journal of virology - 2000. - Vol. 74. № 5. - P. 2247-2254.
- 18 Dinesh-Kumar, S. P., and W. A. Miller. 1993. Control of start codon choice on a plant viral RNA encoding overlapping genes // The Plant Cell - 1993. - Vol. 5. № 6. - P. 679-692.
- 19 Hinton, T. M., F. Li, and B. S. Crabb. 2000. Internal ribosomal entry site-mediated translation initiation in equine rhinitis A virus: similarities to and differences from that of foot-and-mouth disease virus // Journal of virology. - 2000. - Vol. 74. № 24. - P. 11708-11716. [in Russian]
- 20 Kozak, M. 1995. Adherence to the first-AUG rule when a second AUG codon follows closely upon the first // Proc. Nati. Acad. Sci. USA - 1995. - Vol. 92. № 7. - P. 2662-2666.
- 21 Liu, J., G. Prolla, A. Rostagno, R. Chiarle, H. Feiner, and G. Inghirami. 2000. Initiation of translation from a downstream in-frame AUG codon on BRCA1 can generate the novel isoform protein DeltaBRCA1(17aa) // Oncogene -2000. - Vol. 19. № 23. - P. 2767-2773.
- 22 Slusher, L. B., E. C. Gillman, N. C. Martin, and A. K. Hopper. 1991. mRNA leader length and initiation codon context determine alternative AUG selection for the yeast gene MOD5 // Proc. Nati. Acad. Sci. USA - 1991. - Vol. 88. № 21. - P. 9789-9793.
- 23 Kozak, M. 1996. Interpreting cDNA sequences: some insights from studies on translation // Mamm. Genome - 1993. - Vol. 7. № 8. - P. 563-574.
- 24 Kozak, M. 2002. Pushing the limits of the scanning mechanism for initiation of translation. // Gene - 2002. - Vol. 299. №1-2 - P.1-34.
- 25 Callaway, A., D. Giesman-Cookmeyer, E. T. Gillock, T. L. Sit, and S. A. Lommel. 2001. The multifunctional capsid proteins of plant RNA viruses // Annual Review of Phytopathology - 2001. - Vol. 39. № 12. - P.419-460.
- 26 Guogas, L. M., D. J. Filman, J. M. Hogle, and L. Gehrke. 2004. Cofolding organizes alfalfa mosaic virus RNA and coat protein for replication // Science -2004.- Vol. 306. № 5704 -P.2108-2111.
- 27 Vaewhongs, A. A., and S. A. Lommel. 1995. Virion formation is required for the long-distance movement of red clover necrotic mosaic virus in movement protein transgenic plants // Virology -1995.- Vol. 212. № 2.-P.607-613.
- 28 Flasiniski, S., A. Dzianott, S. Pratt, and J. J. Bujarski. 1995. Mutational analysis of the coat protein gene of brome mosaic virus: effects on replication and movement in barley and in *Chenopodium hybridum* // Molecular Plant-Microbe Interactions -1995.- Vol. 8. №1.-P.23-31.
- 29 Okinaka, Y., K. Mise, E. Suzuki, T. Okuno, and I. Furusawa. 2001. The C terminus of brome mosaic virus coat protein controls viral cell-to-cell and long-distance movement // Journal of Virology -2001.- Vol. 75. № 11.- P.5385-5390.
- 30 Schmitz, I., and A. L. N. Rao. 1996. Molecular studies on bromovirus capsid protein I. Characterization of cell-to-cell movement-defective RNA3 variants of brome mosaic virus // Virology -1996.- Vol. 226. № 2. - P. 281-293.
- 31 Rao, A. L. 1997. Molecular studies on bromovirus capsid protein. III. Analysis of cell-to-cell movement competence of coat protein defective variants of cowpea chlorotic mottle virus // Virology -1997.- Vol. 232. № 2. - P.385-395.

32 Quillet, L., H. Guillely, G. Jonard, and K. Richards. 1989. In vitro synthesis of biologically active beet necrotic yellow vein virus RNA // Virology –1989.— Vol. 172. № 1.– P.293-301.

З.Б. Стамғалиева, Б.Б. Ильясова, А.Б. Ділдабек, Ж.Б. Тлеуқұлова, Г.С. Мукиянова, А.Ж. Ақбасова, Р.Т. Омаров

Л. Н. Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті, Астана, Қазақстан

Патогенезді дамытуда сатиллеттердің вирусының биологиялық рөлі

Аннотация: Қазіргі ғылымда көптеген вирустар бар. Вирус - бұл басқа ағзалардың тірі жасушаларында көбейетін шағын мөлшердегі жұқпалы агент. Вирустар жануарлар мен өсімдіктерден микроорганизмдерге дейінгі барлық тіршілік нысандарын жұқтыруы мүмкін. Олар жердегі әрбір дерлік экожүйеде кездеседі.

Сатиллет вирустар (Satellite viruses) өздерінің капсидтерін құруға қабілетсіз субвиральді агенттер болып табылады, өйткені олардың геномдары осы үшін барлық қажетті гендерді қамтымайды. Вирустарды сатиллетке көбейту үшін басқа вируспен хирургиялық клеткадан зарарсыздандыру керек, содан кейін басқа вирус шығаратын белоктар (ферменттер немесе құрылымдық ақуыздар) қолданатын вирустық сатиллет хостердің жаңа вириондарын құруға себеп болады.

Осы мақалада сатиллетті вирустың капсидті ақузының жүйелік таралуы мен қатар мозаик прос вирусының көмекшісімен өзара әрекеттесуі жайлы зерттеу нәтижесі келтірілген. Бұл жұмыс өсімдікті инфекциялау кезіндегі капсидті ақуыздың қалыптасу биохимиясы және молекулярлық биология функциялары мен қатар, сатиллетті вирустардың желперлі вирустармен ара-қатынасы, сатиллетті вирустардың репликациялану жолдары және олардың ерекшеліктері туралы сипатамадан тұрады. Атап айтқанда, мұнда, мутантты және жабайы типті SPMV сатиллетті вирусының өзгертілген капсидті ақуызы кезіндегі өсімдіктердің инфекциялану әсері қарастырылады. Жұмыстың мақсаты SPMV вирусының CP биосинтезі, SPMV вирусының CP және 5'-UTR ден инфекциялану кезіндегі әсері мен оның геніне трансляциясын зерттеу болды.

Түйін сөздер: сатилитикалық вирус, көмекші вирус, капсидті ақуыз, вириондар, ақуызды білдіру, вирустың жабайы түрі.

Z.B. Stamgalieva, B.B. Pyasova, A.B. Dildabek, Z.B. Tleukulova, G.S. Mukiyanova, A.Z. Akbasova, R.T. Omarov

L.N. Gumilyov Eurasian National University, Astana, Kazakhstan

Biological role of the satellite virus in the development of pathogenesis

Abstract: Modern science has a huge number of viruses. A virus is a small-sized infectious agent that multiplies within the living cells of other organisms. Viruses can infect all types of life forms, from animals and plants to microorganisms. They are found in almost every ecosystem on Earth.

Satellite viruses are subviral agents that are unable to build capsids on their own, their genomes do not contain all the necessary genes for this. To multiply the virus-satellite it is necessary to infect the host cell with another virus, after which the virus-satellite, using proteins (enzymes or structural proteins) produced by another virus, causes the host cell to create its new virions. Some virus-satellites in the process of reproduction partially suppress the production of virions of another virus, being in fact super-parasites, for which they were called virosophagi (by analogy with bacteriophages). This article presents the results of a study of the effect of the capsid protein of the satellite panicum mosaic virus (SPMV) on its systemic distribution and interaction with panicum mosaic virus (PMV).

The work includes a description of the relationship between satellite viruses with helper viruses, methods of replication of satellite viruses, their properties, the biochemistry of the structure, and the molecular biology of capsid protein functions in plant infection. In particular, the effect of infection of plants with a wild type and a mutant, with a modified capsid protein of the SPMV, was considered here. The aim of the study was to study the biosynthesis of CP of SPMV, the translation of its gene and the effect of CP and 5'-UTR in the infection of SPMV.

Keywords: satellite virus, helper virus, capsid protein, virions, protein expression, wild type of virus.

References

- 1 Rustem T. Omarov, Dong Qi, and Karen-Beth G. Scholthof. Kapsidnyj belok (SPMV) sposobstvuet sistemnomu vtorzeniju i vzaimodejstvuet s virusom-pomoshnikom [The Capsid Protein of Satellite Panicum Mosaic Virus Contributes to Systemic Invasion and Interacts with Its Helper Virus], Zhurnal virusologii [Journal of virology], **79** (15), 9756 – 9764 (2005). [in Russian]
- 2 Scholthof, K.-B. G., R. W. Jones, and A. O. Jackson. Biologija i struktura rastitel'nyh sputnikovyh virusov, aktivirovannyh ikosajedricheskimi vspomogatel'nymi virusami [Biology and structure of plant satellite viruses activated by icosahedral helper viruses] (Curr. Top. Microbiol. Immunol., Texas, 1999).
- 3 Simon, A. E., M. J. Roossinck, and Z. Havelda. Rastitel'nyj virus satillet i defektnye interferirujushhie RNK: novye paradigmy novogo veka [Plant virus satellite and defective interfering RNAs: new paradigms for a new century], Ezhegodnyj obzor fitopatologii [Annu. Rev. Phytopathol.], **42** (42), 415-437 (2004). [in Russian]
- 4 Dodds, J. A. Satil. tabachnyj mozaichnyj virus [Satellite tobacco mosaic virus], Ezhegodnyj obzor fitopatologii [Annu. Rev. Phytopathol.], **36** (36), 295-310 (1998). [in Russian]
- 5 Widada, J. S., and J. R. Bonami. Harakteristiki monocistronnogo genoma sverhmalogo virusa, virusopodobnoj chasticy, svjazannoju s *Macrobrachium rosenbergii*: vozmozhnyj kandidat na novyj vid satilletnogo virusa [Characteristics of the monocistronic genome of extra small virus, a virus-like particle associated with *Macrobrachium*

- rosenbergii* nodavirus: possible candidate for a new species of satellite virus], Zhurnal obshej virusologii [J. Gen. Virol.], **85** (3), 643-646 (2004). [in Russian]
- 6 Scholthof, K.-B. G. Sinergizm, vyzvannyj SPMV [A synergism induced by satellite panicum mosaic virus], Molekuljarnye vzaimodejstvija rastenij i mikrobov [Mol. Plant-Microbe Interact.], **12** (2), 163-166 (1999). [in Russian]
 - 7 Turina, M., B. Desvoyes, and K.-B. G. Scholthof. Klaster genov, kodiruemyj PMV, svjazan s dvizheniem virusa [A gene cluster encoded by panicum mosaic virus is associated with virus movement], Virusologija [Virology], **266** (1), 120-128 (2000). [in Russian]
 - 8 Turina, M., M. Maruoka, J. Monis, A. O. Jackson, and K.-B. G. Scholthof. Nukleotidnaja posledovatel'nost' i infekcionnost' polnorazmernogo kDNK-klona PMV [Nucleotide sequence and infectivity of a full-length cDNA clone of panicum mosaic virus], Virusologija [Virology], **241** (1), 141-155 (1998). [in Russian]
 - 9 Buzen, F. G., C. L. Niblett, G. R. Hooper, J. Hubbard, and M. A. Newman. Dal'nejshaja harakteristika PMV i svjazannogo s nim satiljetnogo virusa [Further characterization of panicum mosaic virus and its associated satellite virus] (AGRIUS, USA, 2012).
 - 10 Masuta, C., D. Zuidema, B. G. Hunter, L. A. Heaton, D. S. Sopher, and A. O. Jackson. Analiz genoma SPMV [Analysis of the genome of satellite panicum mosaic virus], Virusologija [Virology], **159** (2), 329-338 (1987). [in Russian]
 - 11 Batten, J. S. Replikacija i transljacija PMV [Replication and translation of panicum mosaic virus] (A&M University, College Station, Texas, 2004).
 - 12 Qiu, W., and K.-B. G. Scholthof. V in vitro i in vivo defektnyh RNK SPMV opredeleny cis-dejstvujushhie RNK-jelementy, neobhodimye dlja replikacii i dvizhenija [In vitro- and in vivo-generated defective RNAs of satellite panicum mosaic virus define cis-acting RNA elements required for replication and movement], Zhurnal virusologii [J. Virol.], **74** (5), 2247-2254 (2000). [in Russian]
 - 13 Desvoyes, B., and K.-B. G. Scholthof. RNK: proteinovye vzaimodejstvija, svjazannye s satiljetami PMV [RNA:protein interactions associated with satellites of panicum mosaic virus], FEBS PRESS nauchnye publikacii uchenyh [FEBS PRESS science publishing by scientists], **485** (1), 25-28 (2000). [in Russian]
 - 14 Qiu, W. P., and K.-B. G. Scholthof. Defektnye interferirujushhie RNK satiljetov [Defective interfering RNAs of a satellite virus], Zhurnal virusologii [J. Virol.], **75** (11), 5429-5432 (2001). [in Russian]
 - 15 Qiu, W. P., and K.-B. G. Scholthof. Geneticheskaja identifikacija mnozhestvennyh biologicheskikh rolej, svjazannyh s kapsidnym belkom SPMV [Genetic identification of multiple biological roles associated with the capsid protein of satellite panicum mosaic virus], Molekuljarnye vzaimodejstvija rastenij i mikrobov [Mol. Plant-Microbe Interact.], **14** (1), 21-30 (2001). [in Russian]
 - 16 Qiu, W., and K.-B. G. Scholthof. SPMV Capsid Protein vyjavljaet simptomny na Nonhost Plant i vmeshivaetsja s supressorom virus-inducirovannogo gennogo saj lensinga [Satellite panicum mosaic virus capsid protein elicits symptoms on a nonhost plant and interferes with a suppressor of virus-induced gene silencing], Molekuljarnye vzaimodejstvija rastenij i mikrobov [Mol. Plant-Microbe Interact.], **17** (3), 263-271 (2004). [in Russian]
 - 17 Cju V. i Shol'tof K.-B. G. Proizvodnye in vitro- i in vivo defektnye RNK virusa mozaiki prosa opredel'ajut cis-aktivnye RNK-jelementy, neobhodimye dlja replikacii i peredvizhenija [In vitro- and in vivo-generated defective RNAs of satellite panicum mosaic virus define cis-acting RNA elements required for replication and movement], Zhurnal virusologii [Journal of virology], **74** (5), 2247-2254 (2000). [in Russian]
 - 18 Dinesh-Kumar, S. P., I Miller W. A. Kontrol' vybora startovogo kodona na rastitel'noj virusnoj RNK, kodirujushhej perekryvajushiesja geny [Control of start codon choice on a plant viral RNA encoding overlapping genes], Kletki rastenij [The Plant Cell], **5** (6), 679-692 (1993). [in Russian]
 - 19 Hinton, T. M., Li F., and Krabb B. S. Vnutrennjaja iniciacija ribosomal'nogo vhoda, oposredovannogo iniciaciej transljaciji v viruse loshadinogo rinita: shodstva i otlichija ot virusa jashhura [Internal ribosomal entry site-mediated translation initiation in equine rhinitis A virus: similarities to and differences from that of foot-and-mouth disease virus], Zhurnal Virusologii [Journal of virology], **74** (24), 11708-11716 (2000). [in Russian]
 - 20 Kozak, M. Sobljudenie pravila pervogo AUG, kogda vtoroj kodon AUG sleduet za pervym [Adherence to the first-AUG rule when a second AUG codon follows closely upon the first], Trudy Nacional'noj akademii nauk, SShA [Proc. Nati. Acad. Sci. USA], **92** (7), 2662-2666 (1995). [in Russian]
 - 21 Liu, J., Prolla G., Rostagno A., Chiarle R., Feiner H., i Inghirami G. Inicirovanie transljaciji iz nishodjashhego vnutrikadrovogo kodona AUG na BRCA1 mozhet generirovat' novuju izoformu belka DeltaBRCA1 (17aa) [Initiation of translation from a downstream in-frame AUG codon on BRCA1 can generate the novel isoform protein DeltaBRCA1(17aa)], Onkogeni [Oncogene], **19** (23), 2767-2773 (2000). [in Russian]
 - 22 Slusher, L. B., Gillman E. C., Martin N. C., i Hopper A. K. Dlina napravljajushhej cepi mRNK i kontekst iniciacii kodona opredel'ajut al'ternativnyj vybor AUG dlja drozhzhevoogo gena MOD5 [mRNA leader length and initiation codon context determine alternative AUG selection for the yeast gene MOD5], Trudy Nacional'noj akademii nauk, SShA [Proc. Nati. Acad. Sci. USA], **88** (21), 9789-9793 (1991). [in Russian]
 - 23 Kozak, M. Interpretacija posledovatel'nostej kDNK: nekotorye svedenija iz issledovanij po transljaciji [Interpreting cDNA sequences: some insights from studies on translation], Genom mlekopitajushchih [Mamm. Genome], **7** (8), 563-574 (1993). [in Russian]
 - 24 Kozak, M. Nazhatiye granits mekhanizma skanirovaniya dlya initsirovaniya translyacii [Pushing the limits of the scanning mechanism for initiation of translation], Gen [Gene], **299** (1-2), 1-34 (2002). [in Russian]

- 25 Callaway, A., Giesman-Cookmeyer D., Gillock E. T., Sit T. L., i Lommel S. A. Multifunctional'nye kapsidnye belki rastitel'nyh RNK-virusov [The multifunctional capsid proteins of plant RNA viruses], *Ezhegodnyj obzor fitopatologii [Annual Review of Phytopathology]*, **39** (12), 419-460 (2001). [in Russian]
- 26 Guogas L. M., Filman D. J., Hogle J. M., i Gehrke L. Cofolding organizuet RNK virusa mozaiki ljucerny i belok obolochki dlja replikacii [Cofolding organizes alfalfa mosaic virus RNA and coat protein for replication], *Nauka [Science]*, **306** (5704), 2108-2111 (2004). [in Russian]
- 27 Vaewhongs, A. A., i Lommel S. A. Formirovanie virionov trebuetsja dlja dvizhenija na dal'nie rasstojanija virusa nekroticheskoj mozaiki krasnogo klevera v transportnyh belkah transgennyh rastenij [Virion formation is required for the long-distance movement of red clover necrotic mosaic virus in movement protein transgenic plants], *Virusologiya [Virology]*, **212** (2), 607-613 (1995). [in Russian]
- 28 Flasiniski, S., Dzanott A., Pratt S., and Bujarski J. J. Mutacionnyj analiz gena belka obolochki virusa mol'noj mozaiki: vlijanie na replikaciju i dvizhenie v jachmene i v gibride Chenopodium [Mutational analysis of the coat protein gene of brome mosaic virus: effects on replication and movement in barley and in Chenopodium hybridum], *Molekuljarnye vzaimodejstvija rastenij i mikrobov [Molecular Plant-Microbe Interactions]*, **8** (1), 23-31 (1995). [in Russian]
- 29 Okinaka, Y., Mise K., Suzuki E., Okuno T., and Furusawa I. S-konec belkovogo sloja virusa brom-mozaiki kontroliruet virusnuju svjaz' mezhdu kletkami i dal'nim dvizheniem [The C terminus of brome mosaic virus coat protein controls viral cell-to-cell and long-distance movement], *Zhurnal Virusologii [Journal of virology]*, **75** (11), 5385-5390 (2001). [in Russian]
- 30 Schmitz, I., i Rao A. L. N. Molekuljarnye issledovanija kapsidnogo belka bromovirusa I. Harakteristika defektnyh po mezhkletochnomu peredvizheniju RNK3 variantov mozaichnogo bromovirusa [Molecular studies on bromovirus capsid protein I. Characterization of cell-to-cell movement-defective RNA3 variants of brome mosaic virus], *Virusologiya [Virology]*, **226** (2), 281-293 (1996). [in Russian]
- 31 Rao, A. L. Molekuljarnye issledovanija na belke kapsida bromovirusa. III. Analiz kompetentnosti dvizhenija kletok-kletke defektov belka obolochki belka virusa hlortipicheskogo virusa vigny [Molecular studies on bromovirus capsid protein. III. Analysis of cell-to-cell movement competence of coat protein defective variants of cowpea chlorotic mottle virus], *Virusologiya [Virology]*, **232** (2), 385-395 (1997). [in Russian]
- 32 Quillet, L., Guillet H., Jonard G., and Richards K. Sintez in vitro biologicheskij aktivnoj svekly nekroticheskoj zheltoj zhil'noj virusnoj RNK [In vitro synthesis of biologically active beet necrotic yellow vein virus RNA], *Virusologiya [Virology]*, **172** (1), 293-301 (1989). [in Russian]

Сведения об авторах:

Стамгалиева З. Б. - Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университетінің төртінші курс студенті, Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті, Қажымұқан 13 (ғимарат 3, ЦИСИ), Астана, Қазақстан.

Ильасова Б. Б. - Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университетінің төртінші курс студенті, Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті, Қажымұқан 13 (ғимарат 3, ЦИСИ), Астана, Қазақстан.

Дилдабек А. Б. - Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университетінің төртінші курс студенті, Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті, Қажымұқан 13 (ғимарат 3, ЦИСИ), Астана, Қазақстан.

Тлеужұлова Ж. Б. - Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университетінің «Биотехнология және микробиология» кафедрасының оқытушысы, Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті, Қажымұқан 13 (ғимарат 3, ЦИСИ), Астана, Қазақстан.

Мукиязова Г.С. - Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университетінің «Биотехнология және микробиология» кафедрасының оқытушысы, Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті, Қажымұқан 13 (ғимарат 3, ЦИСИ), Астана, Қазақстан.

Ақбасова А. Ж. - Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университетінің «Биотехнология және микробиология» кафедрасының аға оқытушысы, Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті, Қажымұқан 13 (ғимарат 3, ЦИСИ), Астана, Қазақстан.

Омаров Р.Т. - Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университетінің «Биотехнология және микробиология» кафедрасының меңгерушісі, Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті, Қажымұқан 13 (ғимарат 3, ЦИСИ), Астана, Қазақстан.

Stamgalieva Z.B. - a student of the 4th course of the L. N. Gumilev Eurasian National University, L. N. Gumilev Eurasian National University, st. Kazhimukana, 13, building 3 (CISI), Astana, Kazakhstan.

Ilyasova B.B. - a student of the 4th course of the L. N. Gumilev Eurasian National University, L. N. Gumilev Eurasian National University, st. Kazhimukana, 13, building 3 (CISI), Astana, Kazakhstan.

Dildabek A.B. - a student of the 4th course of the L. N. Gumilev Eurasian National University, L. N. Gumilev Eurasian National University, st. Kazhimukana, 13, building 3 (CISI), Astana, Kazakhstan.

Tleukulova Z. B. - Teacher of the Department of "Biotechnology and Microbiology" of the L.N.Gumilyov Eurasian National University, st. Kazhimukana, 13, building 3 (CISI), Astana, Kazakhstan.

Mukiyanova G.S. - Teacher of the Department of "Biotechnology and Microbiology" of the L.N.Gumilyov Eurasian National University, st. Kazhimukana, 13, building 3 (CISI), Astana, Kazakhstan.

Akbasova A.Z. - The senior teacher of the Department of "Biotechnology and Microbiology" of the L.N.Gumilyov Eurasian National University, st. Kazhimukana, 13, building 3 (CISI), Astana, Kazakhstan.

Omarov R. T. - Head of the Department "Biotechnology and Microbiology" of the L.N.Gumilyov Eurasian National University, st. Kazhimukana, 13, building 3 (CISI), Astana, Kazakhstan.

Поступила в редакцию 29.04.2018