

## ТРАНСПОРТ РНК ПО ФЛОЭМЕ: РОЛЬ В ВИРУСНОЙ ИНФЕКЦИИ И ЗАЩИТНОМ ОТВЕТЕ РАСТЕНИЙ

А.Г. Соловьев<sup>1</sup>, Е.А. Толстыко<sup>2</sup>, А.А. Лезжов<sup>3</sup>, А.В. Панкратенко<sup>2</sup>, Е.А. Лазарева<sup>2</sup>, С.Ю. Морозов<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Научно-исследовательский институт Физико-Химической Биологии имени А.Н. Белозерского Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия, [solovyev@belozersky.msu.ru](mailto:solovyev@belozersky.msu.ru)

<sup>2</sup>Биологический факультет Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования Московского Государственного Университета им. М.В.Ломоносова, Москва, Россия

<sup>3</sup>Факультет биоинженерии и биоинформатики Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования Московского Государственного Университета им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

**Аннотация.** Молекулы РНК, детектируемые во флоэме, включают мРНК, транспорт которых по проводящей системе необходим для морфогенеза. Другой тип флоэмных РНК представлен малыми РНК, siRNA и miRNA, участвующими в антивирусном ответе и регуляции генов растений в ответ на воздействие факторов окружающей среды. Данные о мобильных РНК будут представлены с точки зрения современного понимания их функций в обеспечении существования растения как единого организма.

**Ключевые слова:** стресс, защитный ответ, siRNA, miRNA, флоэма

**DOI:** 10.31255/978-5-94797-319-8-26-28

Транспорт белков и РНК по сосудистой системе является важнейшей частью комплексной системы межклеточной коммуникации, определяющей существование растения как единого организма. В частности, транспорт РНК по сосудам флоэмы необходим для морфогенеза и развития защитного ответа растений на патогены.

В настоящее время достаточно полно охарактеризован репертуар молекул РНК, обнаруживаемых в сосудах проводящей системы растений и способных к транспорту по флоэме [Kehr and Kragler, 2018].

К таким РНК относятся определенные мРНК, несущие, как предполагают, сигналы (специфические последовательности нуклеотидных остатков и/или элементы вторичной структуры), которые обеспечивают транспорт таких молекул по флоэме за счет взаимодействия с белками, способными связывать такого рода последовательности. В последнее время появились данные, что для некоторых мобильных мРНК сигналами транспорта могут служить последовательности тРНК, присутствующие в некодирующих областях этих транскриптов [Thieme et al., 2015].

Также во флоэмном соке обнаруживаются малые некодирующие РНК, которые представлены несколькими классами молекул длиной 21-24 нуклеотида. Они образуются при процессинге дуплексов РНК (дцРНК) с помощью фермента Dicer (DCL), который родственен РНКазе III. У всех эукариот найдены два главных класса малых РНК – микро-РНК (miRNA) и малые интерферирующие РНК (siRNA), которые отличаются по механизмам биогенеза и функционирования [Pumplin and Voinnet, 2013]. Оба класса малых РНК найдены во флоэме, но не в ксилемном соке [Kehr and Kragler, 2018]. Малые РНК могут подавлять экспрессию генов на уровне мРНК, вызывая посттранскрипционный сайленсинг генов (PTGS). Этот процесс, развиваясь в первичной клетке, может передаваться затем в соседние клетки и далее по флоэме в другие органы растения, вызывая специфический сайленсинг генов и там. Это может

приводить к подавлению экспрессии как генов самого растения, так и вирусных геномов.

В частности, транспорт по флоэме молекул siRNA, комплементарных вирусным РНК и являющихся производными дцРНК, которые представляют собой репликативные формы вирусных геномов, играет существенную роль в обеспечении устойчивости растений к вирусной инфекции. Имеются данные, говорящие о том, что такого рода вирус-специфические siRNA распространяются по флоэме существенно быстрее, чем происходит транспорт вирусной инфекции, в результате чего вирус достигает удаленные части растения, уже обладающие определенной степенью устойчивости к данному вирусу [Pumplin and Voinnet, 2013].

Обнаружено, что транспорт miRNA по флоэме может иметь существенную роль в ответе на стрессы и, в общем случае, на изменения условий окружающей среды. Показано, что, в сравнении с прочими тканями растения, флоэмный экссудат обогащен рядом miRNA, таких как miR156, miR168, miR169, miR390, miR395 и miR399 [Marín-González et al., 2012], и для некоторых таких miRNA выявлены физиологические эффекты, вызываемые их транспортом по флоэме. Так, например, miR399 имеет ключевую роль в ответе растений на стресс, вызванный недостатком неорганического фосфата. В условиях такого рода стресса происходит накопление зрелой miR399 в наземных частях растения и ее транспорт в корни, где данная miRNA подавляет экспрессию мРНК гена-мишени, кодирующего белок PHO2, что активирует поглощение неорганического фосфата корнями и его транспорт по растению [Buhtz et al., 2010; Marín-González et al., 2012]. Транспорт в корни в условиях стресса был также показан для miR395, miR827 и miR2111 [Buhtz et al., 2010; Huen et al., 2017].

Другой тип ответа на факторы окружающей среды опосредован miR156. Эта miRNA, способная к транспорту по флоэме, накапливается в столонах в условиях короткого светового дня и индуцирует формирование клубней [Bhogale et al., 2014].

В целом, имеющиеся данные показывают важную роль транспорта по флоэме РНК, и в первую очередь малых РНК, в защитных ответах растений на вирусную инфекцию и условия стресса.

*Работа поддержана грантом Российского Научного Фонда 17-14-01032.*

#### Литература

Bhogale S., Mahajan A.S., Natarajan B., Rajabhoj M., Thulasiram H.V., Banerjee A.K. MicroRNA156: a potential graft-transmissible microRNA that modulates plant architecture and tuberization in *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* // *Plant Physiology*. – 2014. – V. 164, № 2. – P. 1011–1027.

Buhtz A., Pieritz J., Springer F., Kehr J. Phloem small RNAs, nutrient stress responses, and systemic mobility // *BMC Plant Biology*. – 2010. – V. 10. – P. 64.

Huen A.K., Rodriguez-Medina C., Ho A.Y.Y., Atkins C.A., Smith P.M.C. Long-distance movement of phosphate starvation-responsive microRNAs in *Arabidopsis* // *Plant Biology*. – 2017. – V. 19, № 4. – P. 643–649.

Kehr J., Kragler F. Long distance RNA movement // *New Phytologist*. – 2018. – V. 218, № 1. – P. 29–40.

Marín-González E., Suárez-López P. "And yet it moves": cell-to-cell and long-distance signaling by plant microRNAs. // *Plant Science*. – 2012. – V. 196. – P. 18–30.

Pumplin N., Voinnet O. RNA silencing suppression by plant pathogens: defence, counter-defence and counter-counter-defence. // *Nature Reviews in Microbiology*. – 2013. – V. 11, № 11. – P. 745–760.

Thieme C.J., Rojas-Triana M., Stecyk E., Schudoma C., Zhang W., Yang L., Miñambres M., Walther D., Schulze W.X., Paz-Ares J., Scheible W.R., Kragler F.

Endogenous Arabidopsis messenger RNAs transported to distant tissues // Nature Plants. – 2015. – V. 1, № 4. – P. 15025.

## PHLOEM TRANSPORT OF RNA: ROLES IN VIRAL INFECTION AND PLANT DEFENSE RESPONSE

A.G. Solovyev<sup>1</sup>, E.A. Tolstyko<sup>2</sup>, A.A. Lezzhov<sup>3</sup>, A.V. Pankratenko<sup>2</sup>, E.A. Lazareva<sup>2</sup>, S.Y. Morozov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>A.N. Belozersky Institute of Physico-Chemical Biology, M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia, [solovyev@belozersky.msu.ru](mailto:solovyev@belozersky.msu.ru)

<sup>2</sup>Biological Faculty, M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

<sup>3</sup>Faculty of Bioengineering and Bioinformatics, M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

**Abstract.** RNA molecules detected in the phloem include mRNAs, and their transport via the plant conductive system is essential for the morphogenesis. Another type of phloem RNAs comprises small RNAs, either siRNA or miRNA, involved in antiviral defense and regulation of gene expression in response to stresses and changes in environmental conditions. Current data on mobile RNAs will be discussed in view of their roles in maintenance of the integrity of plant organism.

**Keywords:** *stress, defense response, siRNA, miRNA, phloem*