Доклады Академии наук СССР
1955. Том 104, № 6

МИКРОБИОЛОГИЯ

С. ГЕРШЕНЗОН

О ПРИРОДЕ ВНУТРИЯДЕРНЫХ ВКЛЮЧЕНИЙ ПРИ ПОЛИЭДРЕННОЙ БОЛЕЗНИ НАСЕКОМЫХ

(Представлено академиком А. В. Палладиным 7 VI 1955)

Работами последних лет установлено, что полиэдры, образующиеся в клеточных ядрах насекомых при заражении вирусами из рода Borrelina (Paillot) состоят приблизительно на 95% из гомогенного неинфекционного белка, в который вкраплены палочковидные нуклеопротеиновые частицы вируса. Происхождение этого неинфекционного белка, из которого в основном построены полиэдры, остается до сих пор неясным. Очевидно, что он является либо продуктом вируса, либо реактивным продуктом клетки хозяина. К последней точке зрения, высказанной впервые почти полвека назад Провачеком ([1]), склоняется в своей недавней сводке по полиэдренным вирусам Бергольд ([2]). При этом он приводит три возражения против предположения о том, что полиэдренный белок является продуктом вируса: хотя белок вируса и полиэдренный белок состоят из одних и тех же аминокислот, но количественное содержание некоторых аминокислот у них различно ([3]); трудно допустить, чтобы в процессе репродукции или распада вируса образовалось такое большое (приблизительно в 20 раз превышающее вирус) количество неинфекционного белка; против вирусного происхождения полиэдренного белка говорит то обстоятельство, что полиэдры растут путем отложения белка на их поверхности.

Известно, что полиэдренная болезнь вызывается у разных видов насекомых разными вирусами, а также что средние размеры и форма полиэдров характерны для каждого вида насекомых и у разных видов часто весьма различны. Если бы можно было перекрестно заражать насекомых вирусами других видов, это позволило бы выяснить, определяются ли размеры и форма полиэдров видовой спецификой вируса или хозяина, что приблизило бы нас к решению вопроса о природе полиэдренного белка. Хотя в литературе имеются указания на отдельные случаи передачи полиэдренного вируса от одного вида насекомых другому, случаи эти могут быть истолкованы как провокация проявления собственного вируса, присутствовавшего у заражаемого насекомого в латентном состоянии, и большинство исследователей придерживается до настоящего времени представления о высокой видовой специфичности полиэдренных вирусов.

За последние 3 года нами были проведены обширные опыты по перекрестному заражению насекомых вирусами рода Borrelina. При этом изучалась возможность передачи (через рот и при интралимфальных впрыскиваниях) 5 разных полиэдренных вирусов более чем 60 видам чешуекрылых, принадлежащих к 18 семействам ([4]). В результате этих опытов было с определенностью установлено, что некоторые из изучавшихся вирусов могут заражать не только особей своего вида, но и представителей ряда других видов. В табл. 1 приведена сводка данных, полученных нами в опытах по искусственному заражению разных чешуекрылых полиэдренными вирусами китайского дубового шелкопряда (Antheraea pernyi Guér.), тутового шелкопряда (Bombyx mori L.), непарника (Ocneria

dispar L.), кольчатого коконопряда (Malacosoma neustria L.) и боярышницы (Aporia crataegi L). Больше всего видов удалось заразить вирусами дубового и тутового шелкопрядов. Так, к вирусу полиэдренной болезни дубового шелкопряда оказались восприимчивыми изученные нами виды семейств Attacidae, Nymphalidae, Sphingidae, Noctuidae, Arctiidae и некоторые виды Lasiocampidae и Orgyidae, а к вирусу полиэдренной болезни тутового шелкопряда (Bombyx mori L.) оказались восприимчивыми виды семейств Nymphalidae, Geometridae и некоторые другие виды Orgyidae. При этом во всех случаях, где удавалось заражение чужим вирусом, развивавшиеся в зараженном насекомом полиэдры своими средними разме-

Таблица 1

Результаты опытов по заражению чешуекрылых насекомых разными полиэдренными вирусами (цифры указывают число видов)

Семейства	Вирус									
	A. pernyi		B. mori		O. nispar		M. neustria		A. crataegi	
	восприимчив.	иммун.	восприимчив.	иммун.	восприимчив.	иммун.	восприимчив.	иммун.	восприимчив.	иммун.
Papilionidae . . .	—	1	1	—	—	—	—	—	—	1
Peiridae	—	3	—	2	—	1	—	1	1	1
Nymphalidae . .	6	—	4	—	4	—	—	2	—	3
Sphingidae . . .	4	—	—	4	—	3	—	—	—	—
Attacidae	3	—	—	2	—	2	—	1	—	1
Bombycidae . . .	—	1	1	—	—	1	—	1	—	1
Orgyidae	1	10	3	3		2	—	2	—	1
Notodontidae . .	—	4	—	2	—	2	—	1	—	1
Geometridae . .	—	2	2	—	—	—	—	—	—	—
Lasiocampidae . .	4	1	—	3	—	2	2	2	—	2
Noctuidae	2	1	—	3	—	—	—	—	—	1
Arctiidae	4	—	—	2	—	—	—	1	—	1
Cymatophoridae	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—
Hylophilidae . . .	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Heterogeneidae	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—
Cossidae	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—
Hyponomeutidae	—	2	—	1	—	1	—	1	—	1
Glyphipterigidae	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—
Итого видов . .	24	30	11	26	6	14	2	12	1	14

рами и формой были почти в точности похожи на полиэдры того вида, от которого был взят вирус. Так, у всех видов, которые удавалось заразить вирусом дубового шелкопряда, развивались мелкие полиэдры (средний размер около 1,5 μ) неправильной пятиугольной формы со сглаженными углами, типичные для дубового шелкопряда, а у всех видов, которые удавалось заразить вирусом тутового шелкопряда, развивались крупные полиэдры (средний размер около 4 μ) правильной шестиугольной формы с ясно выраженными углами, типичные для тутового шелкопряда. Таким образом было выяснено, что размеры и форма полиэдров определяются видовой принадлежностью вируса, а не хозяина.

Особенно четко этот вывод вытекает из тех случаев, когда полиэдры, развившиеся в результате заражения насекомого чужим вирусом, ясно отличались по размерам или форме от полиэдров, свойственных заражаемому виду, или когда один и тот же вид насекомого оказывался восприимчивым к двум разным вирусам, происходящим от видов, которым свойственны разные по размерам и форме полиэдры. Так например, у соснового коконопряда (Dendrolimus pini L.) обычно при полиэдренной болезни развиваются полиэдры, имеющие форму правильных кубов, но при

заражении этого вида вирусом дубового шелкопряда, у него образуются полиэдры совсем другой формы, а именно имеющие в оптическом разрезе вид неправильных пятиугольников, как это свойственно полиэдрам дубового шелкопряда. У представителей семейств Nymphalidae (Vanessa urticae L., V. io L., Pyrameis atalanta L., P. cardui L. и др.), которые восприимчивы как к вирусу дубового, так и к вирусу тутового шелкопряда, при заражении первым всегда развиваются мелкие неправильные пятиугольные полиэдры, а при заражении вторым — крупные правильные шестиугольные полиэдры, т. е. во всех случаях образуются такие полиэдры, какие характерны для вида насекомых, от которого был получен вирус (см. рис. 1 и 2).

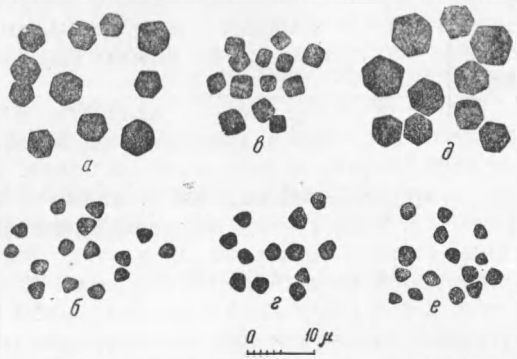


Рис. 1. Зрелые полиэдры из клеточных ядер жирового тела гусениц *а*, *б*, *в* — у гусениц, зараженных своими вирусами: *а* — Bombyx mori L.; *б* — Antheraea pernyi Guer.; *в* — Dendrolimus pini L.; *г*, *д*, *е* — у гусениц, зараженных чужими вирусами: *г* — Dendrolimus pini L., заражение вирусом A. pernyi, *д* — Vanessa urticae L., заражение вирусом B. mori, *е* — V. urticae L., заражение вирусом A. pernyi. Фиксация жидкостью Буэна, окраска железным гематоксилином, рисовальный аппарат Аббе

Видовой принадлежностью вируса определяются не только средние размеры и форма полиэдров, но и по крайней мере некоторые их физико-химические свойства. Все полиэдры трудно поддаются окрашиванию гистологическими красителями (оно обычно удается только после протравливания препарата щелочами или кислотами или при нагревании), но полиэдры тутового шелкопряда окрашиваются значительно легче, чем полиэдры дубового. Это различие наблюдается и у полиэдров, развивающихся при заражении других насекомых соответствующими вирусами.

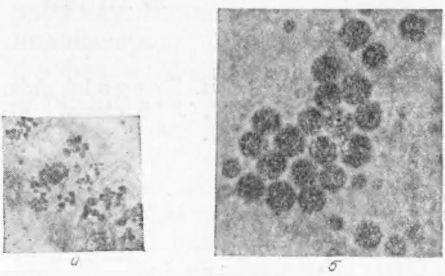


Рис. 2. Полиэдры у гусеницы крапивницы, зараженной вирусом дубового шелкопряда (*а*) и вирусом тутового шелкопряда (*б*). Микрофото, × 1330

Приведенные данные являются веским доводом в пользу того, что полиэдренный белок имеет вирусное происхождение, а не является реактивным продуктом клетки хозяина. В пользу этого предположения говорит и тот факт, что серологически полиэдренный белок имеет вирусное ясное родство с белком вируса и не обнаруживает такого родства с белками хозяина ([5]). Что же касается упомянутых выше возражений, приводимых Бергольдом против вирусного происхождения полиэдренного белка, то они не кажутся нам особенно убедительными. Так, некоторые отличия в процентном содержании разных аминокислот (при тождестве их набора) едва ли могут служить доказательством разного происхождения вирусного и полиэдренного белков, поскольку такие и даже более значительные различия часто имеются и между разными частями одной клетки. То обстоятельство, что при образовании полиэдров частицы вируса оказываются вкрапленными в окружающий их полиэдренный белок, чрезвычайно выгодно для сохранения и распространения вируса, так как вирус, заключенный в полиэдрах, несравненно более устойчив к неблагоприятным внешним условиям, чем нахо-

дящийся в свободном состоянии: образование вирусом большого количества неинфекционного полиэдренного белка может рассматриваться как защитное приспособление, выработанное в процессе эволюции вируса. Что же касается роста полиэдров путем отложения белка извне, то это не противоречит представлению о вирусном происхождении этого белка, так как мы в настоящее время знаем, что при репродукции вирусов образование составных частей нового вирусного белка происходит в клетке диффузно.

Таким образом, можно полагать, что полиэдренный белок является производным вируса, понимая под этим, что вирус определяет образование и специфику строения этого белка. По всей вероятности, полиэдренный белок пердставляет собой какие-то промежуточные продукты синтеза вируса, может быть не превращающиеся в полноценные вирусные частицы в силу нехватки в клетке достаточного для этого количества нуклеиновой кислоты, являющейся неотъемлемой составной частью этих частиц и отсутствующей в полиэдренном белке. Предположение о том, что полиэдренный белок представляет продукт распада вируса, маловероятно, так как образование полиэдров происходит на ранней стадии болезни, одновременно или непосредственно вслед за формированием готовых палочкообразных частиц размножившегося вируса.

Если изложенное выше представление правильно, то очевидно, что полиэдренный белок аналогичен по своей природе неинфекционным белкам, образуемым при репродукции вируса желтой мозаики турнепса или ротамстедского штамма вируса некроза табака, а также растворимым антигенам вирусов группы оспы, связывающему комплемент растворимому антигену вируса гриппа и «ультрафильтруемому фактору» фаговых лизатов. Способность вирусов образовывать в процессе своей репродукции белок, родственный белку вируса, но не связанный с нуклеиновой кислотой и неинфекционный, очевидно широко распространена и вероятно вытекает из общего для них всех механизма репродукции.

Институт зоологии
Академии наук УССР

Поступило
29 XII 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] S. Prowazek, Arch. Protistenkunde, **10**, 358 (1907). [2] G. H. Bergold, Adv. Virus Res., **1**, 91 (1953). [3] G. H. Bergold, E. F. Wellington, J. Bacteriol., **67**, 210 (1954). [4] С. М. Гершензон, Микробиология, **24**, 90 (1955). [5] G. H. Bergold, Zs. Naturforsch., **2b** 122 (1947).