

УДК 578.324+578.346

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ИКОСАЭДРИЧЕСКИХ ВИРУСОВ

© 2022 г. Ю. Л. Войтеховский*

Геологический институт ФИЦ КНЦ РАН
Ферсмана, 14, Апатиты, 184209 Россия

*E-mail: woyt@geoksc.apatity.ru

Поступила в редакцию 01.07.2022 г.

После доработки 28.07.2022 г.

Принята к публикации 16.08.2022 г.

Статья посвящена морфологическому разнообразию икосаэдрических вирусов — отдельным капсидам и структуре многообразия в целом. Показано, что фиксация капсидов триангуляционными числами не различает изомеров. Описание капсидов с точечными группами симметрии I_h (с плоскостями симметрии) и I (без них) детализировано. В их многообразии выделены серии подобия, попарно связанные переходами к дуальным капсидам. В рамках общебиологической проблематики серии подобия интерпретированы как гомологические ряды, дуальные переходы между ними — как рефрены. Определено понятие капсидов-генераторов, порождающих гомологические ряды и рефрены и не сводимых к более простым формам. Высказаны гипотезы о том, что базовыми формами икосаэдрических вирусов могут быть не только икосаэдр и дуальный к нему додекаэдр, но все формы икосаэдро-додекаэдрической системы и их комбинации, а гомологические ряды и рефрены икосаэдрических вирусов могут указывать на их филогенетическое родство.

DOI: 10.31857/S0044459622050086

Мир вирусов весьма разнообразен. Как особая, пограничная форма жизни они поражают широтой экспансии в клетки живых и растительных организмов, а также бактерий. Проявляя вне клетки хозяина лишь признаки биополимеров, в клетке они показывают признаки живого — имея генетический материал (ДНК, РНК, иногда то и другое), копируют себя путем самосборки из тела хозяина и эволюционируют (мутируют) под влиянием внешних агентов. Не имея клеточного строения как фундаментального свойства живой материи, вирусы обладают рациональной конструкцией — свернутые в клубки (закономерна ли свертка — неизвестно) ДНК, РНК (или обе) упакованы в капсиды из белковых глобул, иногда еще и в липидные оболочки. Форма вирусов варьирует от спиральной, икосаэдрической и продолговатой до более сложной комплексной. Их высокая эргономичность доказывается тем, что все элементы конструкций использованы природой на разных уровнях иерархии неорганической и органической материи. Во всех формах, так или иначе, усматривается симметрия, подсказывающая математический аппарат описания.

Продолжающаяся пандемия COVID-19 заставила представителей разных наук говорить об икосаэдрических вирусах. Проблема их места в природе (Жданов и др., 2012) из теоретической быстро перешла в практическую. Сейчас важно

объединить усилия в исследовании этих совершенных механизмов, уничтожающих наш биологический вид. В части таксономии икосаэдрических вирусов далее мы базируемся на хорошо известном положении. “Номенклатура и классификация вирусов — трудная область вирусологии... Группировка может быть основана на морфологических и физиологических критериях. Идеал, к которому мы стремимся — это создать такую классификацию, которая отражала бы эволюционные и филогенетические взаимоотношения организмов, а также обеспечивала бы удобную и рациональную систему номенклатуры” (Лурия и др., 1981, с. 18–23). Форма капсида по-прежнему остается важным классификационным признаком, несмотря на смещение акцентов в детальное исследование генома (International Committee..., 2020).

Форма минеральных и биологических объектов — всегда компромисс между внутренним императивом (у первых — кристаллическая решетка, у вторых — генотип) и условиями среды. Для икосаэдрических вирусов хотелось бы иметь такую морфологическую классификацию, которая вскрывала бы их филогенетическое родство. Кристаллография биологических структур впервые и мощно заявила о себе расшифровкой ДНК и РНК Уотсоном и Криком в 1953 г. (Нобелевская премия 1962 г.). Но они занимались и сферическими вирусами (Crick, Watson, 1956). Экспонируя тени,

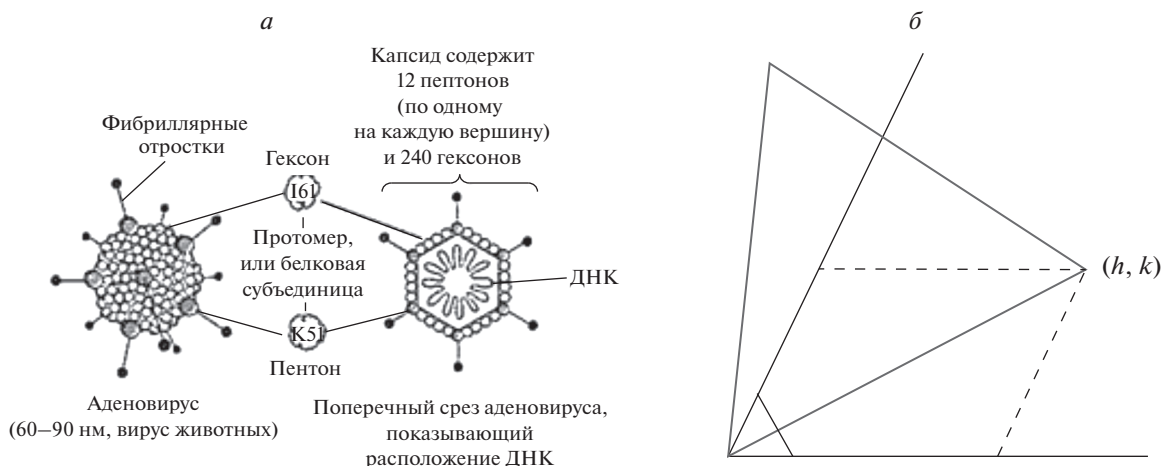


Рис. 1. а — аденовирус с т. г. с. I_h (по: Рис, Стернберг, 2002). б — разворот треугольной грани капсида с т. г. с. I относительно ряда глобул (горизонтальная ось h).

отбрасываемые вирусами в рентгеновских лучах, они увидели их полигональные контуры и догадались о полиэдрических формах. Вскоре для капсидов был подобран и базовый полиэдр — икосаэдр. Мы постараемся показать, что в уточнении существующей классификации и номенклатуры икосаэдрических капсидов, а также в более глубоком понимании внутренних связей в их многообразии помощь может оказать кристаллография. Ввиду гетерогенности популяций вирусов оговоримся, что в целом нами рассматриваются их идеальные модели. О плеоморфизме коронавирусов коротко сказано в конце статьи.

ПРИНЦИПЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ И НОМЕНКЛАТУРЫ КАПСИДОВ ИКОСАЭДРИЧЕСКИХ ВИРУСОВ

Принципы строения капсидов икосаэдрических вирусов из капсомеров (субъединиц, сферических белковых глобул) и их классификация предложены в статье Каспара и Клуга (Caspar, Klug, 1962). Всякий капсид построен из 20 равно-сторонних треугольных граней — фрагментов плоской сетки, образованной глобулами по принципу плотнейшей шаровой упаковки (рис. 1а). Если линии глобул параллельны ребрам икосаэдра, то капсиды имеют плоскости симметрии, а их точечная группа симметрии (т. г. с.) обозначается I_h ¹.

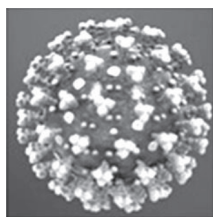
¹ Строго говоря, икосаэдрические т. г. с. не являются кристаллографическими. Поэтому Международный союз кристаллографов не установил для них обязательных символов. В литературе встречаются разные варианты. Важно, чтобы в одном из символов участвовали плоскости симметрии m (I_h , $-5-3m$), в другом — лишь поворотные оси (I , 532).

Линии глобул не всегда параллельны ребрами икосаэдра, что и создавало проблему отыскания общей формулы для их числа в капсиде (рис. 1б). Такие капсиды не имеют плоскостей симметрии, а их т. г. с. обозначается I . В статье Каспара и Клуга (Caspar, Klug, 1962) анонсирована формула для “триангуляционных чисел”: $T = Pf^2$, где $P = h^2 + hk + k^2$, $h \geq k \geq 0$ — любые пары целых чисел без общих делителей ($h > 0$, так как $h = 0$ влечет $k = 0$, что противоречит смыслу триангуляционного числа как площади грани капсида); $f = 1, 2, 3, \dots$; (h, k) — координаты вершины грани в косоугольной (60°) системе координат, согласованной с плотнейшей упаковкой глобул. Ее вывод впервые дан в статье Шмальца с соавт. (Schmalz et al., 1988) и сводится к отысканию площади грани капсида по теореме косинусов. При этом за элементарный принимается треугольник, в который вписана одна глобула.

Сегодня в основу описания икосаэдрических капсидов положены именно триангуляционные числа, сведенные в классификационную таблицу (табл. 1). В этом есть известное удобство. Число глобул в капсиде равно $M = 10T + 2$. Они образуют морфологические субъединицы: 12 пентамеров и $10(T - 1)$ гексамеров. При этом $T = (m - 1)^2$, где m — число глобул на ребре грани капсида с т. г. с. I_h (верхняя строка табл. 1), $20T$ — число элементарных треугольников на любом капсиде (Костюченко, Месянжинов, 2002; Rux et al., 2003; Simpson et al., 2003; Гнутова, 2011). Для многих вирусов эти характеристики известны: бактериофаг $\phi X174$: $T = 1$, $M = 12$, $m = 2$, $(h, k) = (1, 0)$; вирус желтой мозаики турнепса: $T = 3$, $M = 32$, $(h, k) = (1, 1)$; вирус полиомы: $T = 4$, $M = 42$, $m = 3$, $(h, k) = (2, 0)$; паповавирус: $T = 7$, $M = 72$, $(h, k) = (2, 1)$; реовирус: $T = 9$, $M = 92$, $m = 4$, $(h, k) = (3, 0)$; ротавирус: $T = 13$, $M = 132$, $(h, k) = (3, 1)$; вирусы

Таблица 1. Триангуляционные числа

$k \backslash h$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0	1	4	9	16	25	36	49	64	81	100
1	3	7	13	21	31	43	57	73	91	111
2		12	19	28	39	52	67	84	103	124
3			27	37	49	63	79	97	117	139
4				48	61	76	93	112	133	156
5					75	91	109	129	151	175
6						108	127	148	171	196
7							147	169	193	219
8								192	217	244
9									243	271
10										300



Примечание: выделены капсиды-изомеры, во врезке — коронавирус SARS-CoV-2.

герпеса и ветряной оспы: $T = 16$, $M = 162$, $m = 5$, $(h, k) = (4, 0)$; аденовирус и вирус собачьего гепатита: $T = 25$, $M = 252$, $m = 6$, $(h, k) = (5, 0)$; радужный вирус: $T = 81$, $M = 812$, $m = 10$, $(h, k) = (9, 0)$ и др. (Вайнштейн, Киселев, 1964; Мэтьюз, 1973). Триангуляционные числа сверены с международной базой данных (<https://ictv.global/report>).

Табл. 1 открыта в бесконечность, но для вирусов должна иметь естественное ограничение. Для гигантских икосаэдрических вирусов указывают размер 600 нм (Xiao et al., 2005; Claverie et al., 2006; Raoult et al., 2007; Van Etten, 2011; Forterre, Gaïa, 2016), что примерно в 6 раз больше вируса полиомы с $(h, k) = (2, 0)$. Следовательно, они находятся за пределами табл. 1. Анализ таблицы обнаруживает вирусы-изомеры с одинаковым триангуляционным числом. Для $T = 49$ их можно различить по симметрии: капсид $(h, k) = (7, 0)$ имеет т. г. с. I_h , капсид $(5, 3)$ — т. г. с. I . Но для $T = 91$ оба капсида $(9, 1)$ и $(6, 5)$ имеют т. г. с. I . Это говорит о недостаточности описания капсидов триангуляционными числами и т. г. с. В то же время символ (h, k) (рис. 1б) фиксирует структуру капсида однозначно. Его и следует использовать в номенклатуре икосаэдрических вирусов. Как будет показано далее, дело не только в однозначности описания.

СЕРИИ ПОДОБИЯ И ДУАЛЬНЫЕ ПЕРЕХОДЫ

В статье Каспара и Клуга (Caspar, Klug, 1962, р. 15) предложено деление икосаэдрических капсидов на три серии (табл. 1). Первая (верхняя строка табл. 1) порождена простейшим капсидом $(1, 0)$ — икосаэдром, в вершинах которого расположены белковые глобулы. Он отвечает бактериофагу фХ174. Остальные капсиды серии, все с

т. г. с. I_h , получают увеличением грани икосаэдра с помощью коэффициентов подобия $f = 2, 3, 4, \dots$ при той же ориентировке относительно плотнейшей упаковки глобул (рис. 1б). Эту серию подобия логично обозначить $(h, k) = (1, 0)$. Судя по публикациям (к сожалению, даются не снимки высокого разрешения, а раскрашенные модели), коронавирус SARS-CoV-2 имеет капсид $(2, 0)$, $T = 4$, аналогичный вирусу полиомы (табл. 1, врезка). (Еще одна, неожиданная модель рассмотрена в конце статьи). Это второй капсид в серии. Далее следуют: реовирус $(3, 0)$, вирус герпеса и ветряной оспы $(4, 0)$, аденовирус и вирус собачьего гепатита $(5, 0)$, радужный вирус $(9, 0)$.

Вторая серия подобия (диагональ табл. 1) порождается капсидом $(1, 1)$ — додекаэдром, над гранями которого построены пентагональные пирамиды. Капсиды этой серии тоже имеют т. г. с. I_h . Остальные капсиды в табл. 1 имеют т. г. с. I . Судя по тому, что в статье Каспара и Клуга (Caspar, Klug, 1962) они названы “skew classes” (скошенные классы), каждый капсид (h, k) означает отдельный класс. Но преобразование подобия любой такой капсид тоже порождает бесконечную серию. А все их многообразие состоит из серий подобия (лучей), начинающихся с (h, k) , у которых h и k не имеют общих делителей (табл. 2).

Табл. 1 и 2 содержат и другие связи. Капсид $(1, 1)$ получается из $(1, 0)$ как усеченный икосаэдр из додекаэдра — дуальным переходом² и последующим отсечением всех вершин. То есть капсиды бактериофага фХ174 и вируса желтой мозаики турнепса соотносятся, как додекаэдр и усеченный икосаэдр, т.е. нобелевский фуллерен C_{60} .

² При дуальном переходе в центрах граней полиэдра берутся точки. Затем отрезками соединяются точки, лежащие на соседних гранях. Они образуют реберную сеть дуального полиэдра. Так, куб дуален октаэдру, икосаэдр — додекаэдру (и наоборот), тетраэдр — другому тетраэдру.

Таблица 2. Серии подобия

$k \backslash h$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0	1	4	9	16	25	36	49	64	81	100
1	3	7	13	21	31					
2		12	19	28	39	52		84		124
3			27	37	49	63			117	
4				48	61	76		112		156
5					75				171	196
6						108		148		
7							147			
8								192		244
9									243	
10										300

Примечание: серии с началом (h, k) при $h > 5$ не показаны, так как уже второй член серии находится вне таблицы.

Таблица 3. Объединение серий (2, 1) и (4, 1)

$k \backslash h$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0										
1		7		21						
2				28				84		
3						63				
4								112		
5										175
6										
7										
8										
9										
10										

Следующие отсюда биоминеральные аналогии рассмотрены в нескольких статьях (Voytekhevsky, 2015; Voytekhevsky, Stepenshchikov, 2016).

Как выразить алгебраически дуальный переход? На целочисленной треугольной решетке (рис. 1) ребра (h_1, k_1) и (h_2, k_2) любых двух капсидов выражаются друг через друга линейно: $(h_1, k_1) \rightarrow (h_2, k_2) = (ah_1 + bk_1, ch_1 + dk_1)$. В статье Войтеховского (Voytekhevsky, 2016) показано, что дуальный переход утраивает триангуляционное число. Из условия $T_2 = 3T_1$ найдено, что для любого (h_1, k_1) оно разрешимо лишь в случае: $(h_1, k_1) \rightarrow (h_1 + 2k_1, h_1 - k_1)$. Легко убедиться в переходах между верхней строкой и диагональю табл. 1: $(f, 0) \rightarrow (f, f) \rightarrow (3f, 0) \rightarrow (3f, 3f) \dots$ Серии подобия (1, 0) и (1, 1), казавшиеся раздельными, дуальным переходом объединяются (рис. 2, зигзаги 16–48–..., 25–75–..., 49–147–... и др. опущены). Ничто не мешает соединить в пары и серии подобия (лучи), образованные “skew” капсидами. В табл. 3 показано объ-

единение серий, порожденных капсидами (2, 1) и (4, 1).

Легко видеть, что каждый капсид принадлежит некоторой серии подобия и некоторому зигзагу, связывающему ее с дуальной серией. В начале дуальных серий стоит капсид, названный нами генератором (h, k) . Его критерий: h и k взаимно просты, $(h - k)$ не делится на 3 (табл. 4). От любого капсида переход к генератору выполняется пошаговым алгоритмом: $(h, k) \rightarrow [(h + 2k)/3, (h - k)/3]$. Заметим, что изомеры существуют и среди генераторов. Простейшие – это (9, 1) и (6, 5) с $T = 91$ и т. г. с. I (табл. 1).

ОБЩЕЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЕ КАПСИДА

Между икосаэдрическими капсидами есть еще более глубокая связь. А именно, можно найти их общее преобразование друг в друга: $(h_1, k_1) \rightarrow (h_2, k_2)$. По сути, задача состоит в повороте вектора

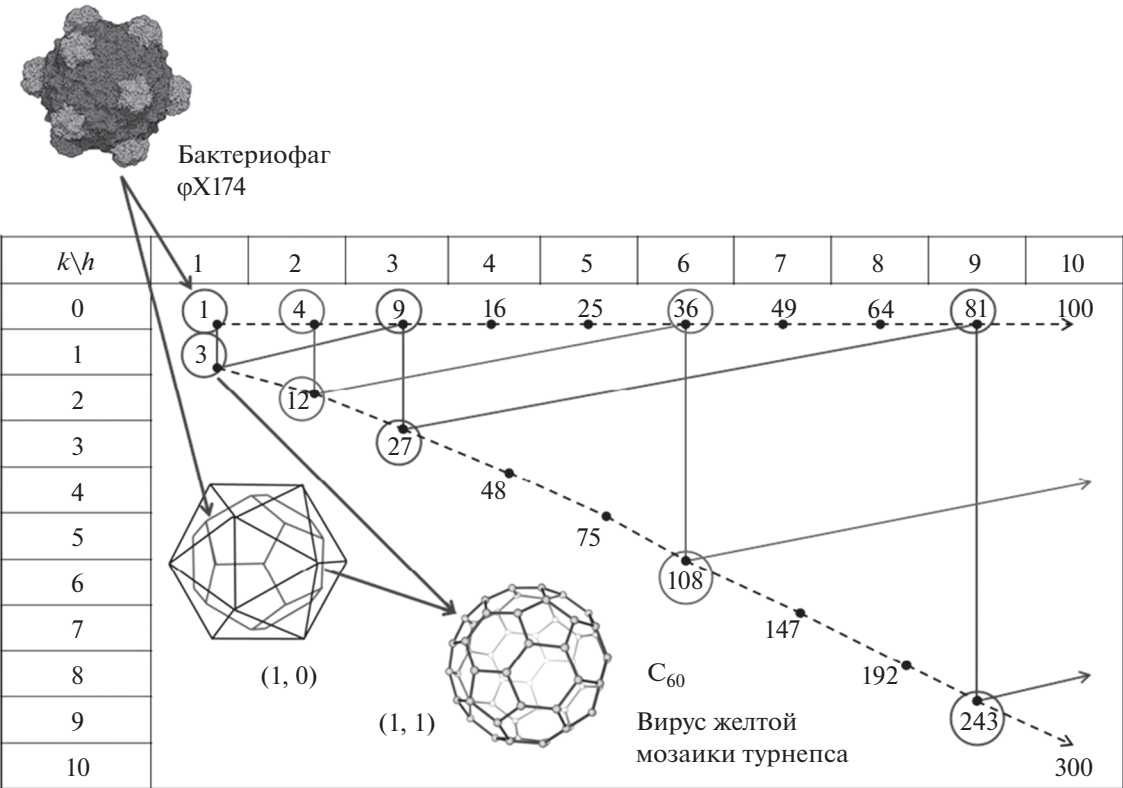


Рис. 2. Объединение серий (1, 0) и (1, 1).

(h_1, k_1) , образующего угол α_1 с осью h , до вектора (h_2, k_2) , образующего угол α_2 с осью h , и растяжении/сжатии (рис. 3). В ортогональной декартовой системе координат преобразование имеет вид:

$$(x_2, y_2) = (x_1, y_1) \begin{pmatrix} \cos \alpha & \sin \alpha \\ -\sin \alpha & \cos \alpha \end{pmatrix} \begin{pmatrix} t & 0 \\ 0 & t \end{pmatrix},$$

где $\alpha = \alpha_2 - \alpha_1$, коэффициент растяжения $t = (T_2/T_1)^{1/2}$. Переход к косоугольной (60°) системе координат: $x_1 = T_1^{1/2} \cos \alpha_1$, $y_1 = T_1^{1/2} \sin \alpha_1$, $x_2 = T_2^{1/2} \cos \alpha_2$, $y_2 = T_2^{1/2} \sin \alpha_2$. Выражая тригонометрические функции через стороны треугольников (рис. 3), после преобразований получим:

Таблица 4. Триангуляционные числа генераторов

$k \backslash h$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0	1									
1		7	13		31	43		73	91	
2			19				67		103	
3				37	49		79	97		139
4					61				133	
5						91	109		151	
6							127			
7								169	193	
8									217	
9										271
10										

Примечание: выделены генераторы-изомеры.

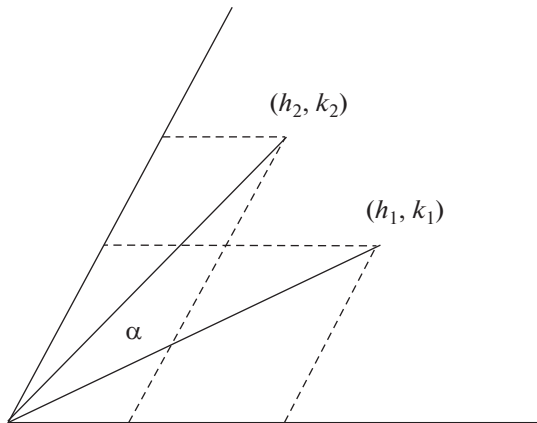


Рис. 3. Общее преобразование капсида.

$$\begin{aligned} & (2h_2 + k_2, \sqrt{3}k_2) = \\ & = (2h_1 + k_1, \sqrt{3}k_1) \begin{pmatrix} \cos \alpha & \sin \alpha \\ -\sin \alpha & \cos \alpha \end{pmatrix} \sqrt{T_2/T_1}. \end{aligned}$$

Зная (h_1, k_1) и (h_2, k_2) , находим коэффициент растяжения $(T_2/T_1)^{1/2}$ и угол $0 \leq \alpha \leq 60^\circ$.

Частные случаи следуют из этого уравнения. Для преобразований подобия $(h_1, k_1) \rightarrow (h_2, k_2) = (f h_1, f k_1)$ подстановкой получим единичную матрицу поворота: $\cos \alpha = 1$, $\sin \alpha = 0$, т.е. $\alpha = 0$. Действительно, серии подобия объединяют капсиды с одинаково ориентированными гранями. Для дуальных переходов $(h_1, k_1) \rightarrow (h_2, k_2) = (h_1 + 2k_1, h_1 - k_1)$ решение имеет вид: $\alpha = \arcsin [1/2 - 3k_1 \times (h_1 + k_1)/2T_1]$. При $k_1 = 0$ (верхняя строка табл. 1): $\alpha = 30^\circ$, при $k_1 = h_1$ (диагональ табл. 1): $\alpha = -30^\circ$ — в обоих случаях коэффициент растяжения равен $\sqrt{3}$. Последовательные дуальные переходы отличаются знаком поворота.

ПРОСТЫЕ ФОРМЫ ИКОСАЭДРИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ

Кристаллографический взгляд на икосаэдрические капсиды позволяет допустить, что ситуация может быть сложнее. Икосаэдр и додекаэдр (он особенно ощущается при дуальных переходах между сериями подобия) — лишь две простые формы³ в икосаэдрических т. г. с. I_h и I . Почему

³ В кристаллографии простой формой называют совокупность граней, получаемых размножением исходной грани всеми элементами данной т. г. с. Простые формы бывают открытыми и закрытыми (полиэдрическими), частными (исходная грань параллельна или ортогональна какому-либо элементу симметрии) и общими (исходная грань расположена косо ко всем элементам симметрии). Комбинация простых форм — их пересечение в пространстве. При этом грани одной простой формы срезают вершины и ребра другой.

икосаэдр использован вирусами в качестве формы капсида? Вероятно, при данной длине цепочки ДНК/РНК для строительства почти сферической оболочки нужно минимальное количество материала (белковых глобул) и, возможно, времени. А еще потому, что кодирование высокосимметричной формы проще, чем низкосимметричной. (Хотя мы еще плохо понимаем, как это происходит в геноме). И если вирусы прибегают к развороту плотнейшей упаковки белковых глобул относительно ребер икосаэдра, почему не допустить, что они используют все простые формы, разрешенные в т. г. с. I_h и I , и даже их комбинации? Некоторые из них заведомо сферичнее, чем икосаэдр и додекаэдр (рис. 4). Одна из форм — ромбический триаконтаэдр — уже зафиксирована (Pimonov et al., 2019). Не за горами и остальные. И для них придется создать таблицы аналогов триангуляционных чисел. Отдадим должное классикам кристаллографии (Федоров, 1915; Дольво-Добровольский, 1924), державшим все простые формы т. г. с. I_h и I в поле зрения, несмотря на то, что в решетчатых трансляционных структурах классической кристаллографии они запрещены. Пришло время — и в расширенной кристаллографии квазисферических полиэдрических оболочек они пригодились.

Отметим еще один подход к описанию капсидов, а именно — коронавируса. В статье Косцио с соавт. (Coscio et al., 2020) отмечено, что им свойственен плеоморфизм. Соглашаясь с правилами организации капсидов икосаэдрических вирусов (Crick, Watson, 1956; Caspar, Klug, 1962), авторы погружают его во “всеобъемлющий принцип дизайна” (Wolynes, 1996), согласно которому большая конструкция должна строиться из мелких с помощью операций симметрии. В биологических структурах тем самым экономится геном. Целесообразность видится в использовании максимально высоких т. г. с. Таких две — кубо-октаэдрическая (реализуемая в кристаллах трех из пяти видов симметрии кубической сингонии) и икосаэдро-додекаэдрическая (разрешенная для квазикристаллов, в природе найденная однажды и требующая подтверждения; реализуемая в капсидах икосаэдрических вирусов, скелетах радиоларий и других биологических объектах).

Для капсидов коронавируса указанные авторы неожиданно выбирают первый вариант и называют эту модель “усеченный октаэдр”. На первый взгляд, такая форма недостаточна сферична. Зато, как утверждают авторы, она удобна для прилегающих изнутри протеиновых димеров и тетрамеров. Если модель верна хотя бы для некоторых видов коронавируса, то для систематики таких капсидов придется ввести коэффициент K “глубины срезания вершин октаэдра гранями куба”, например, в виде отношения площадей граней

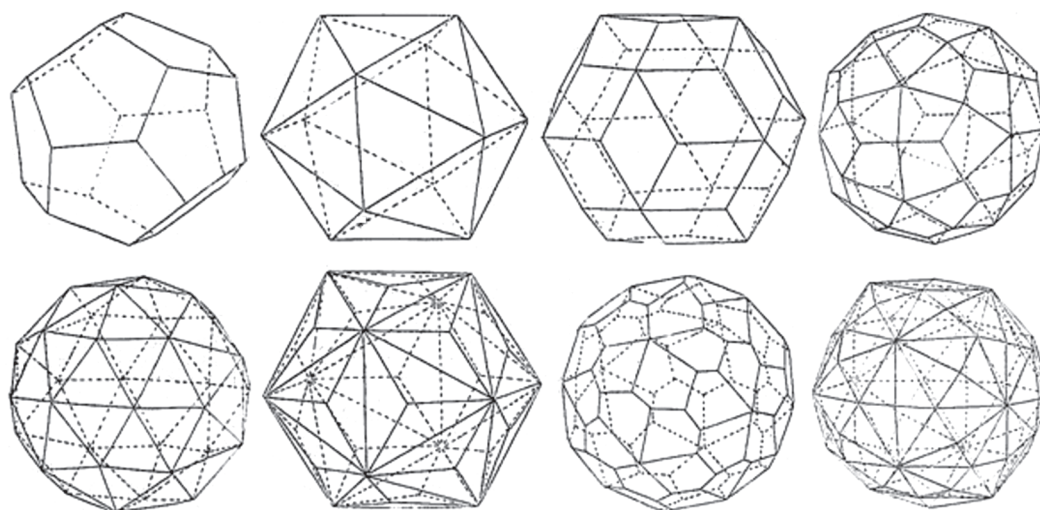


Рис. 4. Простые формы в т. г. с. I_h и I , в скобках — число граней. Верхний ряд: додекаэдр (12), икосаэдр (20), триаконтаэдр (30), тетрагонтрикосаэдр (60). Нижний ряд: тригонпентадодекаэдр (60), тригонтрикосаэдр (60), пентагонтрикосаэдр (60, общая форма в т. г. с. I), гексаикосаэдр (120, общая форма в т. г. с. I_h).

этих простых форм. Далее следует установить углы, образуемые линиями белковых глобул с ребрами кубо-октаэдра, и для каждого K вывести аналоги триангуляционных чисел. Задача интересная, но все же новая модель сначала требует подтверждения.

ОБСУЖДЕНИЕ

В науках о природе идеалом естественной системы в смысле А.А. Любищева (1923) считается периодическая таблица химических элементов Д.И. Менделеева. Ее уникальность состоит в том, что она сочетает в себе структуру (химические элементы строго упорядочены по заряду ядра, “минимальный” элемент — водород № 1, “максимальный” элемент на сегодня — оганесон № 118) и классификацию на периоды (по числу электронных оболочек) и группы (по сходству электронных конфигураций на валентных оболочках). Поэтому положение элемента в таблице очень много говорит о его свойствах.

Но система (таблица) икосаэдрических капсидов еще более совершенна. Символ (h, k) однозначно определяет его строение, в том числе т. г. с., принадлежность к той или иной серии подобия и ее дуальную серию. Уже очевидна важная роль генераторов $(1, 0)$, $(2, 1)$, $(3, 1)$ и $(3, 2)$, покрывающих сериями подобия и дуальными сериями большую часть известного многообразия капсидов. К ним следует присмотреться хотя бы ради поиска способов разрушения этих совершенных оболочек. По-видимому, не лишена смысла следующая гипотеза. Если капсиды отражают филогенетическое родство икосаэдрических вирусов, то филогенетические линии хотя бы фрагментарно должны

вкладываться в серии подобия и/или дуальные серии.

В логике устройства системы икосаэдрических капсидов угадывается мысль С.В. Мейена (2007а, с. 209): “Зная законы композиции, мы можем наметить пределы разнообразия отдельных форм и структур, заготовить необходимое и достаточное количество классификационных ячеек. Если же отдельные ячейки окажутся пустыми, мы будем целеустремленно искать отвечающие им объекты” или, добавим, искать причины запрета. О сходном пишет Г.Ю. Любарский (2011, с. 30), обсуждая концепцию биологического разнообразия: “Все-возможных зависимостей между разными показателями бесконечное количество. Среди них особо ценятся те, которые обозначают какую-то простую связь показателей, и при этом дают важную закономерность изучаемого разнообразия, “раскалывают” его, так что становится понятно, как это огромное разнообразие устроено”.

В контексте общепрограммной проблематики и терминологии интересно обсудить, чему соответствуют серии подобия и дуальные серии. По-видимому, первые вполне отвечают гомологическим рядам Н.И. Вавилова, хотя последний термин употребляется в разных контекстах. “Столь же проблематичны и многоплановы современные представления о гомологии структур: диапазон ее трактовок варьирует между признанием полной объективности и полной субъективности [...]”. В первом случае [...] подразумевается некий тип отношений между структурами, аналогичный родству между организмами [...]. Во втором случае [...] гомология нередко отождествляется со сходством: структуры гомологичны, если их сходство (подобие) существенно в некотором

фиксированном контексте” (Павлинов, 2011, с. 91). Наше понимание гомологии отвечает второму варианту, пока не доказано филогенетическое родство икосаэдрических вирусов в сериях подобия и дуальных сериях.

Дуальные переходы (зигзаги) в парах гомологичных серий подобия хочется связать с рефренами С.В. Мейена. “Члены рефрена сходны нетривиально. Это сходство сохраняется при условии сравнения с помощью (закона изменения — Ю.В.). Рефрен — это такое множество объектов, принадлежащих разным таксонам (разным сериям подобия — Ю.В.), которые могут быть сделаны неотличимыми посредством одного и того же преобразования (“изменения И”) (перехода $(h, k) \rightarrow (h + 2k, h - k)$ — Ю.В.). (...) Ряды Н.И. Вавилова — наиболее известный случай проявления рефрена. При введении понятия рефрена я специально подчеркивал, что самое интересное и важное в рядах Вавилова — не повторность отдельных форм от ряда к ряду, а одинаковая упорядоченность обоих рядов, т.е. инвариантность изменений в рядах” (Мейен, 2007б, с. 308).

Аналогичного взгляда на рефрены придерживается и Ю.В. Чайковский (2016, с. 32): “Первичным материалом и понятием диатропики служит ряд, а основными свойствами разнообразия являются параллелизм (сходство рядов) и комбинативность. Огромное разнообразие явлений создается не количеством элементов, а количеством их комбинаций. Мысль эта есть уже у Хэйла, затем у многих, а после Мейена можно сказать, что она проявляется в рефренах. Рефрен — это (в моем понимании) ряд направленных параллельных рядов. Самый простой пример: строки периодической таблицы — это ряды, а вся таблица — это рефрен”. Уточним лишь, что в нашем случае рефрены создаются зигзагами дуальных переходов между гомологичными сериями подобия.

ВЫВОДЫ

Все сказанное обосновывает следующие основные выводы и задачи дальнейших исследований:

Номенклатуру икосаэдрического капсида следует строить на символе (h, k) его грани, фиксирующем ее ориентацию относительно плотнейшей упаковки белковых глобул.

Систематика капсидов в первом приближении по т. г. с. I_h и I логична. Класс I_h состоит из дуальных серий подобия $(1, 0)$ и $(1, 1)$, связанных переходом $(h, k) \rightarrow (h + 2k, h - k)$.

Класс I также состоит из дуальных серий подобия, порождаемых генераторами (h, k) , узнаваемыми по критерию: h и k взаимно просты, $(h - k)$ не делится на 3. Поиск генератора выполняется пошаговым алгоритмом $(h, k) \rightarrow [(h + 2k)/3, (h - k)/3]$.

Коронавирус SARS-CoV-2, по-видимому, имеет капсид $(2, 0)$, т. г. с. I_h , $T = 4$, аналогичный вирусу полиомы, второй в серии подобия, порождаемой генератором $(1, 0)$ — капсидом бактериофага фХ174. Модель “усеченного октаэдра” требует подтверждения.

Найдено общее преобразование икосаэдрических капсидов $(h_1, k_1) \rightarrow (h_2, k_2)$. Это уникальный случай биологического (пограничного) многообразия, для которого получен столь общий результат, даже если он имеет чисто теоретическое значение.

Представляют интерес вопросы: о частоте встречаемости икосаэдрических вирусов в классах I_h и I , их различных видов (h, k) , изомеров и генераторов; о естественных границах многообразия. Все эти задачи имеют аналоги в кристаллографии ввиду разной встречаемости пространственных групп симметрии в минералах.

Наконец, фундаментален вопрос, имеют ли гомологические ряды подобия и рефрены (дуальные серии) икосаэдрических капсидов филогенетическую подоплеку.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит рецензента за квалифицированные рекомендации, способствовавшие лучшему изложению результатов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вайнштейн Б.К., Киселев Н.А., 1964. Строение вирусов // Основы молекулярной биологии. Вирусология и иммунология. Проблемы общей вирусологии, структура и биосинтез антител. М.: Наука. С. 7–48.
- Гнутова Р.В., 2011. Современные тенденции в таксономии и номенклатуре вирусов // Успехи современной биологии. Т. 131. № 6. С. 563–577.
- Доливо-Добровольский В.В., 1924. Исследование додекаэдро-икосаэдрической системы // Зап. РМО. № 1. С. 169–181.
- Жданов В.М., Львов Д.К., Забережный А.Д., 2012. Место вирусов в биосфере // Вопросы вирусологии. № 51. С. 21–32.
- Костюченко В.А., Месянжинов В.В., 2002. Архитектура сферических вирусов // Успехи биол. химии. Т. 42. С. 177–192.

- Лурия С., Дорнелл Дж., Балтимор Д., Кэмпбелл Э., 1981. Общая вирусология. М.: Мир. 680 с.
- Любарский Г.Ю., 2011. Рамочная концепция для теории биологического разнообразия // Зоол. исследования. № 10. С. 5–44.
- Любищев А.А., 1923. О форме естественной системы организмов // Изв. Бийск. НИИ при Перм. ун-те. Т. 2. № 3. С. 99–110.
- Мейен С.В., 2007а. Морфология растений в номотетическом аспекте // In memoriam. С.В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель. М.: ГЕОС. С. 162–222.
- Мейен С.В., 2007б. Заметки о теоретической биологии // In memoriam. С.В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель. М.: ГЕОС. С. 294–318.
- Мэттьюс Р., 1973. Вирусы растений. М.: Мир. 600 с.
- Павлинов И.Я., 2011. Как возможно выстраивать таксономическую теорию // Зоол. исследования. № 10. С. 45–100.
- Рис Э., Стернберг М., 2002. Введение в молекулярную биологию: от клеток к атомам. М.: Мир. 142 с.
- Федоров Е.С., 1915. Практикум по основным отделам кристаллографии. Петроград: Эконом. типо-лит. 20 с.
- Чайковский Ю.В., 2016. Заключительные мысли. М.: Т-во науч. изд. КМК. 175 с.
- Caspar D.L.D., Klug A., 1962. Physical principles in the construction of regular viruses // Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. V. 27. P. 1–24.
- Claverie J., Ogata H., Audic S., Abergel C., Suhre K., Fournier P., 2006. Mimivirus and the emerging concept of 'giant' virus // Virus Res. V. 117. P. 133–144.
- Coscio F., Nadra A.D., Ferreira D.U., 2020. A structural model for the coronavirus nucleocapsid // arXiv. <https://doi.org/10.48550/arXiv.2005.12165>
- Crick F.H.C., Watson J.D., 1956. The structure of small viruses // Nature. V. 177. P. 473–475.
- Forterre P., Gaia M., 2016. Giant viruses and the origin of modern eukaryotes // Curr. Opin. Microbiol. V. 31. P. 44–49.
- International Committee on Taxonomy of Viruses Executive Committee, 2020. The new scope of virus taxonomy: partitioning the virosphere into 15 hierarchical ranks // Nat. Microbiol. V. 5. P. 668–674.
- Pimonov V.V., Konevtsova O.V., Rochal S.B., 2019. Anomalous small viral shells and simplest polyhedra with icosahedral symmetry: the rhombic triacontahedron case // Acta Cryst. A. V. 75. P. 135–141.
- Raoult D., La Scola B., Birtles R., 2007. The discovery and characterization of *Mimivirus*, the largest known virus and putative pneumonia agent // Clin. Infect. Dis. V. 45. P. 95–102.
- Rux J., Kuser P., Burnett R., 2003. Structural and phylogenetic analysis of *Adenovirus hexons* by use of high-resolution X-ray crystallographic, molecular modeling, and sequence-based methods // J. Virol. V. 77. P. 9553–9566.
- Schmalz T.G., Seitz W.A., Klein D.J., Hite G.E., 1988. Elemental carbon cages // J. Am. Chem. Soc. V. 110. № 4. P. 1113–1127.
- Simpson A.A., Nandhagopal N., Van Etten J.L., Rossmann M.G., 2003. Structural analyses of *Phycodnaviridae* and *Iridoviridae* // Acta Cryst. D. V. 59. P. 2053–2059.
- Van Etten J., 2011. Giant viruses // Am. Sci. V. 99. № 4. P. 304–311.
- Voytekhovskiy Yu.L., 2015. Biomineral analogues in ontogeny and phylogeny // Paleontol. J. V. 49. № 14. P. 1691–1697.
- Voytekhovskiy Yu.L., 2016. Homological series of icosahedral viruses and fullerenes // Paleontol. J. V. 50. № 13. P. 1505–1509.
- Voytekhovskiy Yu.L., Stepenshchikov D.G., 2016. Fullerene transformations as analogues of radiolarian skeleton microevolution // Paleontol. J. V. 50. № 13. P. 1544–1548.
- Wolynes P.G., 1996. Symmetry and the energy landscapes of biomolecules // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 93. P. 14249–14255.
- Xiao C., Chipman P.R., Battisti A.J., Bowman V.D., Renesto P. et al., 2005. Cryo-electron microscopy of the giant *Mimivirus* // J. Mol. Biol. V. 353. P. 493–496.

Morphological diversity of the icosahedral viruses

Yu. L. Voytekhovskiy*

Geological Institute of FRC KSC RAS
Fersman str., 14, Apatity, 184209 Russia

*e-mail: woyt@geoksc.apatity.ru

The article is devoted to the morphological diversity of icosahedral viruses – a separate capsids and the structure of diversity in general. It is shown that the fixation of capsids with three-angulation numbers does not distinguish isomers. Description of capsids with symmetry point groups I_h (with symmetry planes) and I (without them) is detailed. In their diversity, the similarity series are highlighted, connected in pairs by transitions to dual capsids. In the framework of the general biological problems, the similarity series are interpreted as homological rows, while dual transitions between them – as refrains. The concept of capsids-generators is determined, which generate the homological series and refrains and cannot be reduced to simpler forms. Hypotheses have been expressed that not only icosahedron and dual dodecahedron can be the basic forms of icosahedral viruses, but all the forms of icosahedron-dodecahedron system and even their combinations, while the homological rows and refrains of icosahedral viruses may indicate their phylogenetic kinship.