

植物病理学

问题和进展

第六分册

(第八部分 关于病毒结构的讨论集)
和
第九部分 关于植物病毒增殖的讨论集)

科学出版社

中文譯本的前記

本書是美國植物病理學會成立五十周年紀念學術討論會的專集，所討論的專題，實際上都是近代植物病理學上最主要的課題。如是，對植物病理學工作者來講，是一本有參考價值的科學資料。

集刊中所提出的論文，絕大部分是學術性的、和少數幾篇談到植物病理學的歷史、美國植物病理學會的歷史和組織機構以及其他非學術性的問題。為較好的了解討論內容的全貌，我們根據原書逐章逐譯，除在第一章、第三章和第二十三章內刪去幾節外，沒作其他的改訂，以期保存其原有面目。

每篇報告的執筆人都是對於該問題有長期工作經驗的專家，而且包括美國以外，其他國家的許多專家，所以報告的內容，一般的講來，可以認為比較豐富，相當權威性，頗為精簡扼要，盡量引用選擇性的資料以及時常提出個人的觀點。當然其中還有不少第一手的資料。這類學術性的專題報告，對植物病理學今后的工作，無疑的將起一定的作用。儘管如此，在論文中，看待問題時常表現主觀的看法，如是，我們在閱讀時，應該抱定自己的觀點，批判的取舍，這是極其重要的。

現在讓我們來分析集刊的內容。植物病理學既是一門理論的又是一門應用的科學。植物病原菌及寄主的變異性都是相差那樣的大，兩者在不同環境下相互作用的機制無疑是十分複雜的。因此植物病理學所牽涉的範圍極廣和有關的學科門類繁多，當然不可能通過這類的討論會，反映植物病理學的整個面貌和提出一切的問題。由於這些原因，所以討論集的總題是“植物病理學——問題和進展(1908—1958)”。這就是說，集刊中選擇了認為比較重要的和工作比較成熟的問題作為討論對象。

集刊分為十個部分。第一部分是所謂主題講演，包括植物病理學的歷史，美國植物病理學會的歷史及組織機構，國際合作和植物病理學的展望。主題講演作這樣的安排，還是有邏輯性的。其餘九部分，分別地討論寄生物的生理學，致病性及抗病性的遺傳機制，殺菌劑，殺菌劑化學，根病菌，錢蟲，病毒的結構，植物病毒的繁殖和植物病害流行學。在這九個討論會中，有四個專為討論致病性及抗病選種和農藥的問題。在主題講演的七篇報告中，有兩篇分別的討論抗病選種和農藥。由此可見，抗病選種和農藥是這個討論會中最重要問題。實際上這不僅反映了美國植物病理學的，同時也反映了國際間植物病理學的工作現況和發展前途。當然，抗病選種和農藥，無疑的是防治植物病害最有效的武器。在這些方面，在世界上大多數的國家內，都獲得驚人的成就，因此，在其基本理論方面進步也迅速。我個人認為當前的植物病理學工作者對於這兩個問題應予以特別重視並開展理論性的和實際的工作。討論集中介紹有相當豐富的具体資料可供參考。例如在農藥方面的化學分子結構與毒理的關係，幾乎

建立一門新的學科，化學治療劑的研究，無疑將會獲得成功並能在經濟基礎上達到实用的要求，有機化學劑在植物內的運輸以及自發性殺菌劑等等問題的研究，將大大地提高農藥的應用範圍和效價。世界各國對於抗病育種都進行有長期的研究，書內有關植物抗病性和寄生物致病性的討論都介紹有實際的和理論性的資料。我們應該作詳盡的閱讀，並批判的接受。

根病的防治一直是植物病理學的一個重要的問題，其理論及方法還需要提高。我們雖然已有一套辦法，減輕這類病害所致的損失，但達到經濟有效的防治措施確實還有一段距離。這個討論會，集中地討論了根病菌的區系、生態、根圍以及致病性的各个方面，並且指出研究技術還有待改進。這些都是根病菌研究的基本問題，也是尋找防治根病經濟有效措施的必由步驟。

絛蟲對農作物所致的傷害比我們以往所想象的要嚴重得多，特別是發現絛蟲和許多根病菌所引起的併發症以及外寄生絛蟲的為害性。近十多年來，曾舉行多次國際性的植物絛蟲學討論會，足見這個問題的重要性。閱讀這個專集的絛蟲討論會所提出的報告，可以對絛蟲的歷史、現狀和發展獲得一整體的輪廓。

預測預報在植物病害防治中所起的作用愈來愈大，由於有利於大面積的預防工作及節省農藥，勞動力和藥劑防治的成本，而且能提高防治的效果。當前在許多國家內均建立有植物病理預測預報網，充分發揮其作用。這個專集着重討論病原的傳布，小氣候，預測預報方法和典型的實例以及儀器使用。這些都是供建立和研究預測預報有價值的資料。

關於病毒的两个討論會，分別討論了病毒的結構及病毒的繁殖，對我們特別有興趣的是有關病毒活動性的問題，特別是核酸侵入寄主的問題。自從發現烟草花葉病毒的核酸能侵入烟草並誘發病害後，指出病毒的核酸是一種賦有侵染能力的核酸，因此使我們對於植物病害的看法有基本的改變。同時對於病毒的繁殖，近年來曾獲得許多試驗事證。這些研究結果將對於今後如何尋找有效的防治病毒的方法以及對於病毒的活動功能的認識打下基礎。植物病理學工作者應該了解這類研究工作的現狀和發展。當然，病毒不僅是動植物病害的重要問題，而且是整個生物科學的一個中心問題，其中包括病毒在生物進化中的地位，病毒和寄主間的特殊生理特性，病毒和遺傳性等方面。揭發有關這些方面任何的客觀規律，將改變對生物學的一些看法和提高理論性的及應用的生物科學。為探索和闡明這些問題，以及使理論能切合實用，植物病理學工作者，站在有利於工作的崗位上，似應負一大部分的責任。

第一部分第七章“對未來的展望——植物病理學在生物學和農業上的地位”，討論了許多問題，而對於理論結合實際的概念，雖費了冗長文筆，結果是糾纏不清，以至對於植物病理學的組織機構及教學和訓練似乎都得不到正確的結論。第四部分第二十三章“殺菌劑的商業發展”其主要的內容是如何追求利潤，特別在市場的競爭上耗費了大量人力和物力，這就充分地表現了在資本主義制度下，一種不可避免的不合理現象。然而他們企圖加強工廠管理和殺菌劑製造工程學以提高質量，降低成本還是值得重視的。

在各篇报告中，有不少前进的和正确的看法。許多笔者談到植物病理学展望大都抱乐观态度，鼓励敢想敢做的精神，这是好的一方面。也有同一笔者同时表达前进的和落后的思想，这在第一章内最为明显。

最后应该指出，許多专题論文均叙述有該問題研究的历史、現况和发展以及指出存在的問題和提出笔者个人的看法。这类比較全面的資料是有价值的。因此尽管在一些論文內，不免多少有罗列事实的缺点，但为一般閱讀，这个缺点似乎不太严重。在大多数的討論集內，附有主席的緒言和結束語，以及其他成員的补充或討論，值得參閱。

以上是我个人閱讀这本专集的一些浅陋的意見、希指正。

俞大猷
北京，1961。

总 目 录

中文譯本的前記.....	(ix)
第一部分 植物病理学历史和发展方面的主要演講.....	(1)
第一章 植物病理学在世界的科学和社会发展中所起的作用.....	
..... E. C. Stakman (明尼苏达大学,明尼苏达) (3)	
第二章 北美植物病理学的肇始.....	
..... John A. Stevenson (美国农业部,植物企业部,馬里兰) (15)	
第三章 美国植物病理学会——第一个五十年.....	
..... S. E. A. McCallan (波伊史湯普森植物研究所,紐約) (29)	
第四章 利用寄主抗病性防治植物病害的进展和問題.....	
..... J. C. Walker (威斯康辛大学,威斯康辛) (36)	
第五章 利用化学剂防治植物病害在一世紀进展中的重大事迹.....	
..... George L. McNew (波伊史湯普森植物研究所,紐約) (47)	
第六章 研究和防治植物病害的国际途径.....	
..... J. G. Harrar (洛氏基金委员会,紐約) (62)	
第七章 对未来的展望——植物病理学在生物学和农业上的地位.....	
..... James G. Horsfall (康内提克特农业試驗場,康内提克特) (71)	
第二部分 关于寄生現象的生理学討論集.....	主席: R. P. Scheffer (81)
第二部分的緒論.....	R. P. Scheffer (密歇根州立大学,密歇根) (83)
第八章 侵入和侵染的生理学.....	
..... N. T. Flentje (維特农业研究所,南澳大利亚) (87)	
第九章 病害生理学中的病原物因素——毒素和其他代謝产物.....	
Armin C. Braun 和 Ross B. Pringle (洛氏基金医学研究所,紐約) (101)	
第十章 病害生理学中的病原物因素——果胶酶.....	
..... R. K. S. Wood (皇家学院,英格兰) (116)	
第十一章 病害生理学中的寄主因素.....	
..... D. S. Kirkham (东梅林研究站,英格兰) (127)	
第十二章 专性寄生的代謝作用的重要性.....	
..... Paul J. Allen (威斯康辛大学,威斯康辛) (137)	
第十三章 生物化学原理在合理的門径中对研究寄生現象的应用.....	
..... D. W. Woolley (洛氏基金医学研究所,紐約) (150)	
第三部分 从遗传学方面来闡明控制致病性及抗病性机制的討論集.....	主席: William C. Snyder (157)

第十四章	在锈病中寄主-寄生物相互作用的遗传制约	H. H. Flor (美国农部, 农业试验场, 北达科塔) (159)
第十五章	在黑粉病中寄主-寄生物相互作用的遗传制约	C. S. Holton (美国农部, 华盛顿农业试验场, 华盛顿) (170)
第十六章	在苹果黑星病中寄主-寄生物相互作用的遗传及营养的制约	G. W. Keitt, D. M. Boone (威斯康辛大学, 威斯康辛) 和 J. R. Shay (普渡大学, 印第安纳) (186)
第十七章	在疫霉 (<i>Phytophthora</i>) 的晚疫病中, 寄主-寄生物相互作用的遗传制约	M. E. Gallegly (西弗吉尼亚大学, 西弗吉尼亚) 和 J. S. Niederhauser (洛氏基金委员会墨西哥农业计划, 墨西哥) (199)
第十八章	在尖孢镰刀菌 (<i>Fusarium oxysporum</i>) 中的变异机制与寄主-寄生物相互作用的关系	E. W. Buxton (罗森姆斯迭特试验场, 英格兰) (216)
第十九章	为研究寄主-寄生物相互作用在病原菌中的诱发突变	E. A. Schwinghamer (布洛克黑温国家试验室生物系, 纽约) (227)
第二十章	为研究寄主-寄生物相互作用在寄主植物中的诱发突变	C. F. Konzak (华盛顿州立专门学校, 华盛顿) (238)
第三部分的结束语		William C. Snyder (253)
第四部分	关于杀菌剂的讨论集	主席: L. Gordon Utter (257)
第二十一章	植物化学治疗	A. E. Dimond (康内提克特农业试验场, 康内提克特) (259)
第二十一章的讨论		David Pramer (新泽西州立大学, 新泽西) (268)
第二十二章	高等植物对有机化学物质的摄取和运输	S. H. Crowdy (皇家化学企业公司, 爵洛特山试验站, 英格兰) (271)
第二十三章	杀菌剂的商业发展	R. H. Wellman (联合碳化物化学公司, 纽约) (280)
第二十三章的讨论		Gordon A. Brandes (罗姆和赫斯公司, 宾夕法尼亚) (289)
第二十四章	杀菌剂的评价	S. E. A. McCallan (波伊斯汤普森植物研究所, 纽约), James M. Hamilton [纽约州立农业试验场 (康乃尔大学, 纽约) 和 W. D. Mills (康乃尔大学, 纽约) (291)
第四部分的结束语		L. Gordon Utter (钻石制碱公司, 俄亥俄) (309)
第五部分	关于杀菌剂化学的讨论集	主席: Hubert Martin (313)
第二十五章	化学结构和杀菌活动力的关系	D. Woodcock (布里斯托尔大学, 英格兰) (315)
第二十六章	二硫代氨基甲酸衍生物的化学结构和杀菌活动力	

.....G. J. M. van der Kerk (有机化学研究所, 荷兰) (332)	
第二十六章的討論..... Carroll E. Cox (馬里兰大学, 馬里兰) (345)	
第二十七章 杀菌作用的物理化学: 物理特性和化学反应对杀菌剂效果的关系.....	
..... H. P. Burchfield (波伊斯湯普森植物研究所, 紐約) (347)	
第二十七章的討論.....	
..... Saul Rich (康內提克特农业試驗場, 康內提克特) (359)	
第六部分 关于土壤微生物及根病菌的討論集 ... 主席: Kenneth F. Baker (363)	
第二十八章 根病菌的生物学和生态学.....	
..... S. D. Garrett (劍橋大学, 英格兰) (365)	
第二十九章 根病菌的分布和探索.....	
..... J. H. Warcup (維特农业研究所, 南澳大利亚) (374)	
第三十章 根围微生物与根病菌的关系.....	
..... A. G. Lochhead (加拿大农业部, 加拿大) (385)	
第三十一章 根病菌在土壤中的生长和生存.....	
..... R. H. Stover (鉄拉铁路公司, 洪都納斯) (398)	
第三十二章 根病菌的寄生性和发病.....	
..... Stephen Wilhelm (加利福尼亞大学, 加利福尼亞) (417)	
第三十三章 其他土壤微生物对根病菌的影响.....	
..... G. B. Sanford (加拿大农业部, 加拿大) (432)	
第六部分的結束語.....	
..... Kenneth F. Baker (加利福尼亞大学, 加利福尼亞) (444)	
第七部分 关于綫虫学的概念和問題的討論集 主席: J. N. Sasser (447)	
第七部分的緒論..... J. N. Sasser (北卡罗林州立專門学校, 北卡罗林) (449)	
第三十四章 綫虫学的历史重要时机.....	
..... D. J. Raski (加利福尼亞大学, 加利福尼亞) (451)	
第三十五章 綫虫的生态关系.....	
..... F. G. W. Jones (罗森姆斯迭特試驗場, 英格兰) (463)	
第三十六章 綫虫的变异.....	
Gerald Thorne (威斯康辛大学, 威斯康辛) 和 M. W. Allen (480)	
第三十七章 綫虫对植物伤害的机制.....	
..... J. R. Christie (佛罗里达农业試驗場, 佛罗里达) 和 V. G. Perry (威斯康辛农业試驗場, 威斯康辛) (489)	
第三十八章 綫虫化学防治的进展.....	
..... A. L. Taylor (美国农业部, 馬里兰) (500)	
第八部分 关于病毒结构的討論集 主席: W. M. Stanley (509)	
第三十九章 电子显微鏡下检定的病毒结构.....	

..... Robley C. Williams (加利福尼亚大学, 加利福尼亚) (511)	
第 四 十 章 X射线衍射下检定的病毒结构.....	
Rosalind E. Franklin (伦敦大学, 英格兰), D. L. D. Caspar	
(耶鲁大学, 康内提克特) 和 A. Klug (伦敦大学, 英格兰) (521)	
第三十九章和第四十章的讨论.....	
..... Paul Kaesberg (威斯康辛大学, 威斯康辛) (539)	
第四十一章 核酸在烟草花叶病毒侵染中的作用.....	
..... Gerhard Schramm (马克斯卜朗克病毒研究所, 德国) (542)	
第四十二章 化学组成和结构与病毒侵染和毒株差别的关系.....	
..... C. A. Knight (加利福尼亚大学, 加利福尼亚) (547)	
第四十一章和第四十二章的讨论.....	
..... H. S. Loring (斯坦福大学, 加利福尼亚) (554)	
第八部分的结束语.....	
..... W. M. Stanley (加利福尼亚大学, 加利福尼亚) (557)	
第九部分 关于植物病毒增殖的讨论集 主席: K. M. Smith (559)	
第四十三章 烟草普通花叶病毒的合成及其生物学活性的生物化学.....	
..... Barry Commoner (华盛顿大学, 密苏里) (561)	
第四十四章 病毒合成中非侵染性蛋白质的作用及其发生.....	
..... William N. Takahashi (加利福尼亚大学, 加利福尼亚) (572)	
第四十三章和第四十四章的讨论.....	
..... S. G. Wildman (加利福尼亚大学, 加利福尼亚) (582)	
第四十五章 侵染的立足和发展.....	
..... F. C. Bawden (罗森姆斯达特试验场, 英格兰) (584)	
第四十六章 在寄主中不同病毒间的相互作用.....	
..... A. F. Ross (康乃尔大学, 纽约) (592)	
第四十五章和第四十六章的讨论.....	
..... Francis O. Holmes (洛氏基金医学研究所, 纽约) (603)	
第九部分的结束语..... K. M. Smith (病毒研究室, 英格兰) (606)	
第十部分 关于植物病毒流行学的讨论集 主席: G. W. Keitt (609)	
第四十七章 孢子的释放与传播.....	
..... J. M. Hirst (罗森姆斯达特试验场, 英格兰) (611)	
第四十八章 媒介昆虫的习性与植物病毒在田间的传播.....	
..... L. Broadbent (罗森姆斯达特试验场, 英格兰) (622)	
第四十九章 小气候与侵染.....	
..... C. E. Yarwood (加利福尼亚大学, 加利福尼亚) (633)	
第 五 十 章 植物病害的预测预报.....	
..... Paul R. Miller (美国农业部, 马里兰) (644)	

第五十一章 系統侵染的某些流行學問題.....	J. E. van der Plank (656)
人名索引.....	(665)
學名索引.....	(676)

第八部分 关于病毒結構的討論集

主席: W. M. Stanley

第三十九章 电子顯微鏡下檢定的病毒結構.....	
..... Robley C. Williams (511)	
第四十章 X 射綫衍射下檢定的病毒結構..... Rosalind	
E. Franklin, D. L. D. Caspar 和 A. Klug (521)	
第三十九章和第四十章的討論..... Paul Kaesberg (539)	
第四十一章 核酸在烟草花叶病毒侵染中的作用.....	
..... Gerhard Schramm (542)	
第四十二章 化学組成和結構与病毒侵染和毒株差别的關係	
..... C. A. Knight (547)	
第四十一章和第四十二章的討論	H. S. Loring (554)
第八部分的結束語.....	W. M. Stanley (557)

第三十九章 电子显微镜下检定的病毒结构

Robley C. Williams

电子显微镜的光分辨率相当大,有足以揭露病毒结构中氨基酸和核酸大小的水平。用理想的样品,如白金胶体颗粒^[9],曾证明可分辨 6 埃($\text{\AA}$)近的两点。然而,尽管光能这样大,即使在 30 埃大小水平,病毒颗粒的细致结构仍然不很清楚。寻找有效分辨率的折扣所以这样大的原因,发现主要是由于准备病毒样品作电子显微镜检查的技术有缺点。

电子显微镜技术

提纯病毒的样品制备

为电子显微镜用的样品准备技术可大致分为提纯颗粒悬液和固定组织切片。前者有三个步骤对植物病毒的高分辨率电子显微技术是必需的。第一是消除足以模糊病毒颗粒表面或者足以附着在理应光滑的表面上引起不平正的某些微细不纯的东西。第二是把病毒颗粒从它的正常液体中分离出来成为完全干燥的适于电子显微镜中真空的条件。简单地使它干燥将不可避免地会引起畸形,因为表面张力的压力相当大。目前广泛应用两个方法以减少干燥过程中能引起的人为错误:临界点法^[1]和冰冻干燥法^[31]。用较低分辨率电子显微镜观察同一生物对象,两法的效果是相同的。虽然可以说,用冰冻干燥法保存三度空间形对较大的对象是好的,但没有理由说接近电子显微镜分辨限度的那些颗粒的细致结构从湿的情况移到干的情况的过程中仍然被保持着。

为小如植物病毒颗粒的高分辨率显微术最必要的准备步骤是在标本中引进电子衬度。由于组成病毒颗粒的有机物质,其电子散射率低,因此在电子显微技术中同一颗粒的两部分或者颗粒和颗粒所附着的膜的基质之间,仅有很小衬度。理论上衬度可用“染色”加强,即,在病毒颗粒上负荷某种密集物质以增加它的散射率。但,实际上,植物病毒对电子染色折射很强^[21],这个方法仅偶然被用过。一个有效地增加表面细微点衬度的方法,不管内部结构会被模糊,是用密的金属如白金或铀来投影^[36]。投影能将本来看不见的,在 50 埃大小或较大的表面不整形,显明地映画出来。注意病毒颗粒所投影的形状,用易于观察到的颗粒本身的廓影来校正,理论上可能决定它们的三度空间形。但,两种情况使这目的不能适用于大于 300 埃直径的颗粒。一种是,投影的金属在对象的“见光面”一边堆起来。把它的轮廓变畸形了;另一种是基质膜(如火棉胶)并不平正,把影子的外形弯曲了。有些例证^[50],投影法本身在任何被涂的表

面上引起不公正,形成所謂“多碇的”情况。

上述所有缺点使实际的光分辨率远远低于仪器本身所有的分辨率。所能見的病毒表面的細微結構小于 50 埃的可以认为是人为誤差,但不能看見的例如小至去氧核糖核酸的螺旋結構所預期的詳細規律性無論如何不能否定它的真实性。

感染了病毒的細胞的切片

簡介介紹超薄切片中觀察病毒的目前情况。由于小而且不能染色,至今仍然难于在薄片方法准备的材料中用平常觀察方法清楚地进行检查^[9]。在去掉了固定物質的切片中可以觀察到病毒顆粒^[10],但不能肯定是否完全去掉会損害了所觀察的結構之間的关系。無論如何,有一种切片法对植物病毒結構研究是有用的。在这个方法中^[11],在病毒顆粒水懸液所成的冰块上切出一面,稍加真空干燥处理,病毒顆粒能从冰面稍突出,就可用一个碳膜投影而复制。这方法証明对植物病毒結晶体的电子显微术特別有用。

棒状病毒的形态

除一二例外,所有相当确切鉴定了的病毒都是接近于棒状或球状。烟草花叶病毒(TMV)有可能被認為是棒状的典型,但从別的植物病毒的許多显微照片来看,烟草花叶病毒的硬而較短的棒是少有的。比較常見的是曲折形,长寬比例有时如此之大,成綫形状。

綫状的各种病毒

感病植物汁液中所見的曲折形顆粒被叫作病毒顆粒的程度显然决定于鉴定所采用的标准(見 Williams^[33]的討論)。某些情况并未试图作鉴定,但倘使是萵笋花叶^[12],小麦条纹花叶^[20],兰(*Cymbidium*)花叶^[26],以及威斯康辛豌豆条纹病毒看来有相当設想的证据指示植物病毒可以有曲折細棒(或綫状)的形态。倘使是馬鈴薯 X 病毒,一个形态相似的病毒,对它的鉴定是无疑的^[38]。目前,这些病毒除了一般形态而外,沒有任何結構的知識。它們的直径可以小至 100 埃,而顆粒之长有时可达 50,000 埃^[14]。

烟草花叶病毒(TMV)

唯一的有較詳細結構知識的棒状病毒是 TMV。过去二十年中有过关于这个病毒的几打电子显微鏡观察的报告,但由于上述的技术困难,我們从电子显微鏡照片中所獲得詳細結構的知識仍然是十分不完全的。

关于长度 TMV 顆粒的长度問題是爭論很多的,部分由于长度这字用在 TMV 不止有一个意义。不过是几种提純方法所得制备的电子显微鏡照相上的长度分布,另一方面又可能是有侵染性的顆粒的最短长度,或者是活細胞中存在的 TMV 顆粒的长度。如果在某一种試驗中对那一种适切的长度一致,那么对 TMV 的“长度”的討論就可以簡單些。

大多在电子显微镜下观察的TMV制备有相当宽的长度分布,高峰接近3,000埃。虽然长度分布曲线可以有几个最小的,但从未报告过最适的在3,000埃。提取,提纯和制备悬液的方法影响颗粒曲线分布形状很大,尤其对曲线宽度和倾斜度。虽然TMV经过化学的和物理的处理后的变化对物理化学家是有意义的,但更重要的生物学问题是能否制备均相分散的病毒悬液。如果可能,如果制备的方法的确并未排除复相分散部分,那么均相分散的存在就足以说明在细胞中的病毒颗粒是有一致长度了。

已有两个报告指出在一个TMV制备中病毒颗粒可以十分一致。Williams和Steere^[50]准备作电子显微镜检查用病毒的方法是将有病植物汁液加热到50℃ 5分钟,使植物的正常蛋白质凝固,之后将上层液喷出成微滴^[2],微滴中的病毒的长度是可以量的而且可以校正微滴在干燥过程中折断和聚集所产生的作用。他们发现校正之前约70%的颗粒长度是在2,900至3,100埃之间,校正后约97%在这幅度中了。Hall^[2]量离心法所提纯的制备中的长度分布和众数长度,几乎和Williams和Steere的未校正测定相同的。

上述二试验一致地揭示了TMV的均相分散,不管为电子显微镜用的悬液制备方法完全不同,我们必须承认这是TMV在提液中的情况,或者另作假设说这是由于两个不谋而合的选择作用,可能(甲)加热作用把短棒,而不是长棒,替代入凝固物中了;又可能(乙)离心作用排除了短棒。对前者并无正面或反面的证明,但计算和实验都指出离心很难分别对待3,000埃的和仅一半长的细棒。目前较合理的设想是这两个试验指出TMV的颗粒在病植汁液中以及在植物细胞中是高度均相分散的。

有几个关于叶毛细胞中常见的晶体包涵体内TMV长度的直接的电子显微镜的证明。用冰冻复制技术,Steere^[6]曾得晶体中病毒颗粒栅状排列的照片。这些棒是平行地排列在一起,而且都是3,000埃长。当然,可能仅有一致长度的棒排入晶体中;因此,这现象不一定能说明整个细胞中的颗粒是均相分散的。

借助于电子显微镜确定的一种重要关系是具有侵染性的颗粒的最小长度。过去许多试验都得到了同样的结论:有较高比例“短”棒的悬液,即,不到一半长,是比較不能侵染的。由于提取过程中某些未知原因,由于故意的声破坏^[50],或者由于冰冻干燥和再悬液^[7]而产生短棒时,似乎是有这样情况的。但长度和侵略性有无相关性的试验未能确切地指出是否有临界长度,短于此长度侵染性仓卒地就失去了。

关于颗粒的直径 自从Bernal和Fankuchen^[5]早期的X射线工作,他们在干燥了的取向凝胶中确定颗粒间距之后,TMV颗粒的直径就一直被接受为接近于150埃。经常在电子显微照相中找到紧密的二度空间排列的病毒。但关于单个颗粒的直径测定已有重要性了,半径密度分布的X射线测定^[12]强有力地指出各别棒的直径至少180埃。存在两个不同直径(150埃和180埃)可能由于病毒的螺旋形的外廓。不幸,很难用电子显微术确切地测量各别的TMV棒的直径。Kahler和Lloyd^[28]曾找到是150埃,但是我自己最近的(Williams,未发表)以及Kaesberg的测定(个人通信)是约180埃。有待于确切的测定。

关于表面结构 希望电子显微镜能提供比较完善的和确切的TMV颗粒表面结

构和切面形状,但此希望尚未能成为事实。小如 TMV 这样一个对象的表面结构到目前还不过借助于投影技术来增强衬度。虽然有过几个关于周期性的表面结构的报告^[3,11],例証至多还是边缘性质的。而且所报告的周期性的距离因人而异。我意,电子显微技术迄今还不能揭示空气干燥的或冰冻干燥的 TMV 颗粒的表面有任何周期性的结构。如果不是 X 射线分析所得结论^[19]指出螺旋结构有在相距 23 埃处的外槽,多砾外形也许是容易被接受的。为什么看不见槽,不知道;可能它们充满了很小的污染物质,或者棒干燥过程中脊和槽互相合并了,或者投影膜上的不平整遮蔽了表面上的周期性。

横切面的形状 TMV 的横切面的形状对电子显微术专家来说仍然不能肯定的。可以观察有影的整根棒,或者从“一端”径向地看棒的极小的一段的外面轮廓。前者尚无结论。TMV 颗粒肯定没有三角的或方的切面,是否有圆的或六角形的为主也不能肯定。辨明细如 TMV 棒的这两种形状确有困难,而且由于影膜上分布中所呈近似的非一致性,完整的棒并不能清楚地看出是那一形状。TMV 的短段,从“一端”看,常有六角形的轮廓^[20]。根据 X 射线分析,病毒结构不象是多角形的,因为 X 射线结构似乎排除了 TMV 螺旋的一圈有六个结构单位的可能性。很可能 TMV 的外廓并无有规则地到可以用任何简单的几何形状来命名;如果能在 10 埃大小看到,它会是多瘤的和有坑形的。

应提到 TMV 的两个常见结构现象。其一是用物理的或缓和化学试剂方法所得断棒,它的两端和颗粒的轴似乎是垂直的。极少见到断棒是带尖的或者碎片状的。这和螺旋结构相符合的,因为螺旋的螺距这样小,断裂就似乎垂直于颗粒轴上了。另一个现象是折断处可能又被“修补”完整了,譬如降低 pH 值,把短棒又聚集成长棒时,并不能见到棒端间的接头。

关于内部结构 在 TMV 的提纯制备中或切片中,电子显微照相显示某些内部结构。Huxley^[25]用简单的巧妙的“染色”法揭示 TMV 是一个空的管子。用具有高电子散射力的金属离子溶液处理病毒悬液,之后稍稍洗一下。金属离子显然进入空管中,当干燥时就被涂上了一层不挥发的金属。管子的轮廓在不投影的制备中就能看到。Huxley 估计它的直径是 30 埃。染有重金属化合物的病毒切片中在电子显微镜中也多少证明有这样的结构^[17]。

TMV 的结构中引起好奇的方面是约占整个病毒 6% 的核糖核酸(RNA)究竟在那里。RNA 较易裂开^[12]而又无损于侵染性^[16]说明它和蛋白质通过较弱的键接连着的,诸如盐键或氢键。而另一方面,完整病毒中的 RNA 抵抗核糖核酸酶的消化作用^[30],指出它在结构上是在病毒颗粒里面的而且立体化学上是被蛋白质保护的。从偶然冰冻干燥棒断面的形状第一次看到了 RNA 的部位,这些断段是成线状地排列的,有一根细的轴键相连,被认作是 RNA^[36]。之后在碱降解了的 TMV 的电子显微照相中揭示出细纤维,有时仍和尚未被降解的病毒颗粒小段接连着,它的直径接近 RNA 的预期数^[41]。Hart^[23]在控制条件下用去污剂降解 TMV 所做成的水悬液,鉴定了这些纤维。每一段未降解的病毒有一根位于其轴上的比较粗的纤维伸出来。这些纤维只

可用核糖核酸酶溶解。但是这观察还不能十分确切地区别 RNA 在軸及共軸間的位置；从 X 射綫分析中看很象是共軸的。近来 Hart^[20] 发现，RNA 纖維的外形决定于部分降解了的物质在水中抑或在一種离子溶媒中如醋酸鉍中成悬液。在后者情况下，RNA 似乎是不捲的，极細的纖維从病毒降解了的一端伸出有 30,000 埃长。RNA 纖維最高长度和病毒棒被降解的量似有一大致的比例（假定一般 TMV 顆粒原始长度是 3,000 埃），說明 RNA 原初是在病毒結構整体中以一条多核甦酸鏈沿着病毒螺旋的螺距存在的。

当 TMV 被局部降解时，可得較大而不勻性的蛋白質碎片，叫作“A-蛋白質”^[40]。可以綫状地聚集或聚合，形态上和原 TMV 棒相似（除了有較寬的长度分布）。在电子显微鏡中 A-蛋白質顆粒常看到它的一端，直径約似病毒棒，厚不超过 30—50 埃。它們的特点是有有一个至少有 60 埃直径的中心腔。因为比完整病毒顆粒的中心腔显然大些，洞外被認為是原初病毒 RNA 的部位。应注意，局部围合的“X-蛋白質”^[47]——感病植物中所找到的一個非侵染性部分——在形态上和“A-蛋白質”相同的，而且可能从各方面看都相同的（除了它們的早期历史不同而外）。

“球形”植物病毒的形态

一般观察

上面曾指出，烟草花叶病毒在形态的研究的詳細程度而言，在棒状病毒中占有独一无二的位置。虽然好多别的近似 TMV 形态的以及更长而有波状的病毒在文献中有过描述，但仅有长度分布和直径估計。至于非綫状的植物病毒，普通所謂“球形”的，不是一个合适的描述的名語，情况就不同了。沒有一个球形病毒曾被透彻如 TMV 那样在形态上检查过，但有几个曾被同样地注意过。因此，在綜合地讲到球形病毒的現状时，提出三个病毒談談是有好处的，番茄丛矮，烟草环斑，和蕪菁黄花叶。

任何球形植物病毒突出的結構特点是形状和大小的高度均匀性。最显著的是在去水干燥之后，在电子显微鏡的标本欄板上极易形成小結晶体^[29]。这些結晶体的行列如此完善，不能不認為球形植物病毒顆粒間的确很均匀，远远小于电子显微鏡术所能揭示的大小。換言之，在任何提純了的球形病毒中并无顆粒不整齐的事例。綫形病毒情况一样，但由于結構上的脆性（也許和它們的长寬比例大有关系），更易于在提取和工作过程中折断又重新聚集了。

关于球形病毒可以有另一个概括，和 TMV 相反，难于把它們分开成形态上显然的亚結構。几个球形病毒的核酸和蛋白質部分已被分开过，但对分开的部分未曾做过显微观察。

关于球形病毒的第三个一般性注意点，下面会詳細談到，它們在合式的制备中并不是圓的。最常見的顆粒的輪廓是六角形的，显然立体状态是多面形的。不幸，植物病毒如此之小，仅依靠現有的唯一的投影法难于确切測定它們的三度空間形态的。

番茄从矮病毒(BSV)

这个病毒的颗粒是电子显微术初期鉴定的对象之一^[43]，虽然当时仅看到不很清楚的圆点。用投影法之后，病毒颗粒去水干燥后的轮廓是圆的，多少是扁平的^[33]。挤在一起，一个颗粒的直径是 300 埃，但一个扁平颗粒的直径当然比较大。如用冰冻干燥，扁平的情况就会消失，一个颗粒的直径就和挤在一起的同样是 300 埃了。冰冻干燥的颗粒是最常见的六角形的^[52, 27]。

Kaesberg^[27] 曾报告南瓜花叶病毒，野黄瓜花叶病毒以及雀麦草花叶病毒的冰冻干燥颗粒有六角形轮廓，与番茄从矮病毒相似。因为这些观察仅是二度空间形状，必须借助于投影法来探索三度空间形状。如果和胶棉膜上所投影的不规则形状比较，病毒较大，而且如果病毒的多面形是规则的，那么影子的轮廓无疑地能揭示这个形状的。但是，就上述小病毒而言，基膜上影子的不规则轮廓是不分明的。只有三种简单的多面体有六面轮廓：一个是八面体，一个是菱形的十二面体，和一个二十面体。第一个马上可以从影子的形状中排除掉的；它从来不能形成一个多于三面的影子，而所見影子常是四面或五面形的。细微辨别，所观察的影子不象是一个十二面体的影子，但容易辨出是一个二十面体的影子（一个整齐的 platonic 固体有二十个相同面，每一面是一个等边三角）。因此 Kaesberg 作出结论，上述三个冰冻干燥的病毒，以及很可能番茄从矮病毒，都是二十面体。这个结论后来得到了一种大蚊（*Tipula paludosa*）的“球形”昆虫病毒所支持^[44]。这个鉴定的肯定性是病毒颗粒的直径（1,300 埃）大于基膜上的不规则性。在这本书的别处将看到，一个二十面体各对称因素符合于植物病毒晶体的 X 射线图形。因此目前可以认为多面形的植物病毒是二十面体。

烟草环斑病毒(TRSV)

Desjardin 等^[16] 和 Steere^[44] 鉴定了这个病毒的形态。从水悬液中直接干燥，它的颗粒是稍带扁圆的。用福马林处理，之后在电子显微镜下检查，它们似有角。冰冻干燥显明地是六角^[44]。TRSV 颗粒的多面形最好在病毒结晶体内的平面上看^[45]，它们是紧紧地排列在一起的。它们的直径是 260 埃。

蕪菁黄花叶病毒(TYMV)

蕪菁黄花叶病毒曾经引起了对病毒结构有兴趣的人极大的注意，因为从感病植物的汁液中可以得到病毒和有关蛋白质两个不同组成部分^[32]。具侵染性部分的颗粒有约 35% RNA，能依其大小及核酸含量在正常速度沉淀。沉淀较慢的部分没有核酸而且没有侵染性。

Markham 首次假定^[31]这两个组成部分结构上的区别是在颗粒的“核心”中；有侵染性的部分有一个 RNA 核心而无侵染性的部分的核心部位仅有液体悬液。之后用小角度 X 射线分析^[39]的研究趋于证明此看法。这两个组成部分的冰冻干燥颗粒在电子显微镜下的外形是相似的^[44]。二者都是近圆形的，直径 260 埃，虽然无侵染性组成