

电子显微镜下的病毒

高 尚 荫

科 学 出 版 社

579

2

1

电子显微镜下的病毒

(第二版)

高 尚 荫

(武汉大学生物系微生物教研室)
(中国科学院武汉微生物研究所)

科 学 出 版 社

1 9 6 5

内 容 简 介

本书以病毒的电镜照片为主。照片共分三类：噬菌体（细菌病毒）、植物病毒和动物病毒。通过这些照片对病毒的大小、形态、结构以及感染过程等有一个比较深刻的具体的概念。为了能更好地了解这些照片的意义，对每类病毒都作了简单扼要的说明。

本书借此次第二版的机会，增补了一些新的内容，并作了一些修改，同时还调换与新增插图二十八幅。

本书可供病毒学工作者参考。

电子显微镜下的病毒

（第二版）

高 尚 荫

*

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 117 号

北京市书刊出版业营业许可证出字第 061 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1965 年 7 月第 二 版 开本：850×1168 1/32

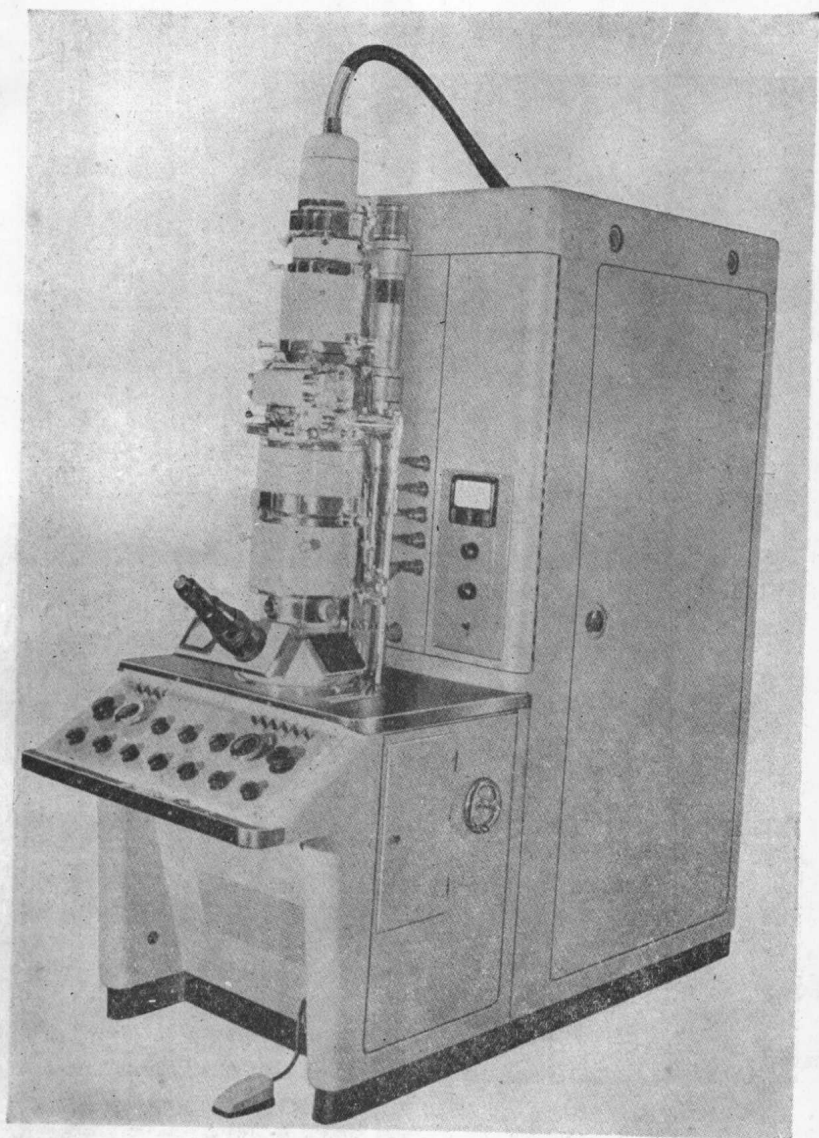
1965 年 7 月第三次印刷 印张：5 1/8 插页：1

印数：2,901—5,300 字数：118,000

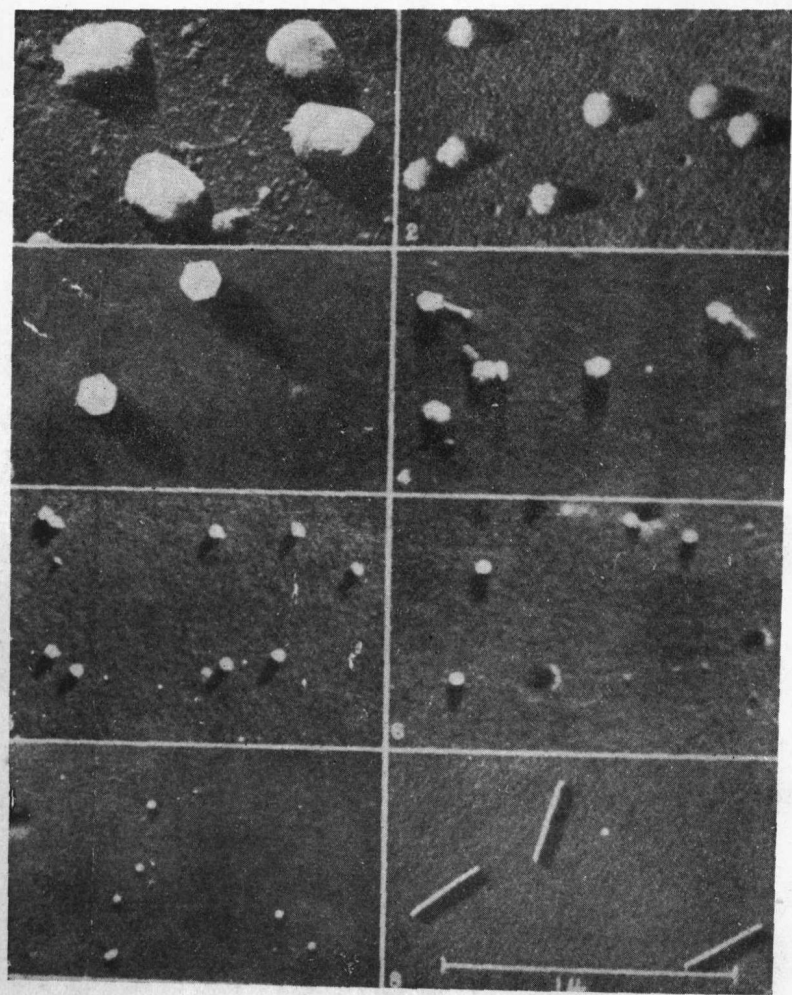
统一书号：13031·2145

本社书号：3271·13—9

定价：[科六] 0.80 元



电子显微镜
(日本出品 JEM-4Y 型)



各种病毒的形态
(Stanley, Lauffer and Williams, 1959)

第二版序

本书出版后的两年来,病毒研究有了进一步的发展,特别利用物理和化学技术的結合,在分子水平上探討病毒的结构組成部分,而电子显微术的不断改进和广泛应用,在这方面作出了新的貢獻。現在,科学出版社决定将本书再版,作者借此机会对本书內容作了一些必要的修改和补充,并增加了有关病毒形态结构的照片。

本书的絕大多数照片是从各专著和期刊中复制的。这复制工作由武汉微生物研究所邓海凡同志担任的,特此志謝。

高 尚 荫

武昌珞珈山, 1964 年 12 月。

序

二十余年来,学者們对于病毒的大小、形态和結構方面給予了充分的注意,因而在这方面的知識有了很大的进展。現今对病毒的了解已不再象发现病毒时期那样概念含糊,把病毒看作是一种过滤性的致病因子,而是认为病毒有着一定的物理构型。这方面的进展毫无疑问又在极大程度上取决于电子显微鏡本身放大或分辨力的提高,以及作为电子显微术的重要组成部分的制片、染色和新技术(如金属投影、超薄切片、快速冻干、負染色等)的改进和发明,而且在病毒的大小、形状,尤其是病毒亚結構方面研究的进展上近几年来电子显微鏡愈益显示其一定的独特作用。电子显微鏡已成为研究病毒的重要工具。

两年来从国内外的病毒学专著和期刊以及我們自己的工作中收集了几百张有关病毒各方面的电子显微鏡照片。这些照片在我們的教学工作、研究工作和培养青年同志工作中起了一定的作用,因为通过这些照片使我們对病毒的認識有一个比較深刻的具体的概念。現在我們把这些照片加以选择、整理和作必要的說明,編为专集出版。我們相信这样的专集对国内病毒学工作者可能有所帮助。

本集所收集的照片分为三类:噬菌体(細菌病毒)、植物病毒和动物病毒。在每一类照片之前作一簡單扼要的說明,目的不是全面地系統地介紹病毒而只是給讀者对这些照片提供必要的基础知識。有关病毒的系統知識必須参閱国内外已出版的病毒学专著和教材。

高 尚 蔭

武昌珞珈山, 1961 年 12 月。

目 录

第二版序.....	v
序.....	vi
緒論.....	1
第一部分 噬菌体(細菌病毒).....	7
1. 各种噬菌体.....	19
2. 噬菌体的結構.....	27
3. 噬菌体的感染过程.....	37
第二部分 植物病毒.....	59
1. 各种植物病毒.....	65
2. 植物病毒的結構.....	75
3. 植物病毒的結晶体.....	85
4. 其他.....	95
第三部分 动物病毒.....	101
1. 各种动物病毒.....	107
2. 动物病毒的結構.....	131
3. 动物病毒的結晶体.....	143
4. 其他.....	147
参考文献.....	153

緒 論

病毒是什么，不是一句話能够說清楚的。一般只以病毒的大小作为它們的特征显然是不全面的，仅依据在普通显微镜下能否見到或在細菌过滤器中能否通过，不能把病毒和細胞严格地区別开来。事实上，較小的細菌或其他微生物比病毒还小，并且很多一般大小的細菌在某些条件下能轉变为超显微的或超滤过性的个体。另一方面，較大的病毒，如痘类病毒（这类病毒也有认为不是真病毒），以适当的方法染色后也能在普通显微镜油鏡下見到。

病毒的最重要特征應該說在于它們是特异性宿主細胞內的絕對寄生物；換句話說，病毒只能在特异性宿主細胞內才能繁殖，但是这特性还不能完全說明什么是病毒。某些較小的細菌（如麻瘋分枝杆菌）也是細胞內的寄生物，到現在它們還不能在人工培养基中培养。

病毒和宿主細胞間的关系比一般的寄生物和宿主間的关系更密切。近几年来从有关病毒生化的研究發現病毒本身缺乏供能的和合成的系統，并且只有两种核酸中的任何一种（脫氧核糖核酸或核糖核酸），因而病毒需要一种特异性細胞內的环境，其重要意义是容易理解的。从这个观点說，病毒不是和細胞有区别而是和細胞內含物有区别。

研究或探討病毒和細胞內含物之間的区别也还存在着一定的困难。虽然病毒有致病能力（致病性），但严格地說，致病性并不是絕對的；例如，某些植物病毒在昆虫体内能繁殖而宿主不表現可認識的病症（Black, 1959），但是病毒必然在某一个时期从外界进入宿主細胞的，因此对宿主細胞來說，病毒是外来的。当然所謂外来的并不等于說病毒必須从外界进入每一个宿主，它們可以从宿主的一代传给下一代，甚至在細胞分裂或性細胞形成时在細胞內传

播。細菌病毒的所謂溶源現象是一個最突出的例子，病毒的遺傳性物質和宿主的遺傳性物質往往能聯結在一起，隨着宿主細菌的分裂繼續不斷地傳下去而不引起任何病理現象（只有在特殊條件下才能繁殖而產生子代病毒）。這樣，病毒的遺傳性物質幾乎不可能和宿主的遺傳性物質區別開來（Jacob and Wollman, 1957）。

近年來的重大進展表明病毒的組成在功能上分化為兩個主要部分：遺傳性部分和“外殼”部分（Hershey and Chase, 1952; Caspar and Klug, 1962）。進入宿主細胞的是病毒的遺傳性部分，而“外殼”則留在細胞外。“外殼”的作用在使病毒粒子吸附到宿主細胞表面，為遺傳性部分的進入細胞提供必要的條件。病毒的遺傳性部分進入細胞後在一般情況下使細胞的供能和合成的系統轉變為合成大量的非宿主細胞物質（指病毒物質）。這些物質將在子代病毒粒子中出現。最近研究證明，從煙草花葉病毒（Schramm and Gierer, 1957; Fraenkel-Conrat, 1957）、幾種動物病毒（Colter, 1960）以及一種細菌病毒（Guthrie and Sinsheimer, 1960）和一種病毒性腫瘤病的病毒（DiMayorca, Eddy, Stewart, Hunter, Friend and Benedich, 1959）分離出來的遺傳性物質〔核糖核酸（RNA）或脫氧核糖核酸（DNA）〕能引起感染。

根據現有的知識，許多病毒具有如下的性質：它們是超顯微的有感染性的粒子；它們本身無獨立的代謝系統，並且缺乏一個細胞基本組成的一部分；它們能侵入特异性的宿主細胞。這侵入過程往往意味着部分病毒組成的分解。病毒的遺傳性物質利用宿主細胞的合成能力最後產生更多的病毒。病毒的許多形態在某些情況下和其宿主在不同程度的“共生”形式下相互聯結，因此它們不容易和細胞內含物區別開來，但如果把病毒的各种特性綜合而從整體出發，病毒可以說是具有特殊性質的一種生物。

最後，為了有助於對病毒的認識，讓我們引用國際上兩位著名病毒學者的概括：“……病毒是具有遺傳性的、特异性的細胞內含物，含有 RNA 或 DNA。RNA 或 DNA 的功能之一，是能決定它們自己組合到一種特殊結構中去，以達到傳播給其細胞的目的。

的”(Luria, 1958)。“病毒是复杂的,有組織的感染性物质,它們只能依靠它們具有的遗传性的物质来繁殖”(Lwoff, 1959)。

病毒是以作为病原而发现的 (Iwanowski, 1892), 也就是說, 在某些宿主中引起病症, 因此, 很自然地根据它們的主要宿主分为細菌病毒(噬菌体)、植物病毒和动物病毒(包括昆虫病毒)。

除螺旋体、粘細菌、鉄細菌、硫細菌和硝化細菌到現在还没有发现有病毒外, 其他能培养的細菌都能被病毒所侵袭。細菌病毒的宿主范围比較严格, 一般不超出分类上的界綫; 例如, 小球菌病毒不能感染鏈球菌; 腸道細菌病毒不能侵袭假单胞菌。这界綫不但限制在“科”或“种”, 就是品系間也存在着特异性; 例如, 武昌地区分离出来的痢疾菌病毒和长沙地区的痢疾菌病毒不能交叉感染(江先觉, 1959)。

最近报告 (Pshenichnova and Batarova, 1964) 某些立克次体中也存在着病毒, 能使立克次体裂解。

放綫菌也同样地为病毒所侵袭, 品系間的特异性也很明显; 例如, 病毒能感染产生鏈霉素的灰色放綫菌而不能感染不产鏈霉素的放綫菌。

酵母菌的病毒性感染虽近年来曾有报导 (Lindegren, 1958; Lindegren and Bang, 1961; Hirano, Lindegren and Bang, 1962), 但尚未完全肯定。

在低等植物中, 发现三种淡水蓝綠藻对病毒是有感染性的, 并且已将病毒分离出来 (Safferman and Morris, 1963)。病毒病害最近也在真菌中发现 (Hollings, Gandy and Last, 1963)。至于苔蘚类和羊齿类植物的病毒病害到現在还没有报告过。在高等植物中只有种子植物发生病毒病害。

原生动物草履虫的所謂“Kappa 粒子”, 多年来以为是細胞质遗传性物质, 称之为細胞质基因, 但近年来証明它們具有感染性, 并且含有相当量的DNA, 因此也有以为它們是侵袭原生动物的一种病毒 (Smith, 1962)。

昆虫是无脊椎动物中唯一的病毒宿主, 但也只限于三个目: 鱗

翅目、膜翅目和双翅目。根据 Smith 氏的推测,病毒在昆虫中可能普遍存在 (Smith, 1955)。

脊椎动物中病毒已在鱼类(感染性肿瘤;鯉魚痘)和两栖类(蛙腎病毒性肿瘤)中发现,鳥类的病毒病害有經濟意义的有新城疫、喉头气管炎、鸡瘟等。至于鳥疫、鸚鵡病等是鳥类病毒而能传給人的病害。

哺乳动物的病毒存在于大多数的家畜和某些野生动物中,特别是兔的病毒性肿瘤(兔乳头瘤,兔纖維瘤)是研究病毒和新生質(neoplasm)的重要材料。人的病毒最近发现的就有 70 余种 (Huebner, 1959)。重要的病毒性流行病病原有天花、黄热症、脊髓灰白質炎、流行性感胃、各型脑炎、传染性肝炎、腮腺炎、麻疹等。

病毒存在的范围是相当广泛的,但是以过去研究情况說,大部分的研究工作集中在几个所謂模型病毒,那就是細菌病毒的大腸菌噬菌体 T 系統,植物病毒的烟草花叶病毒,动物病毒的流行性感胃病毒和脊髓灰白炎病毒以及昆虫病毒的家蚕多角体(核型)病毒。

病毒不但能引起人类、家畜和农作物很多危害性的疾病以及有可能毁坏几乎一切形式的生命物質,同时它們又代表着最简单的有机体,显著地体现了生命物質的主要特性,如生长繁殖,遺传变异以及和环境之間的相互反应,并且无疑地有它們的进化过程,因此,研究病毒不但要有效地消灭各种疾病为人們服务,同时通过对病毒的認識,使我們能进一步了解生命的本質。正因为如此,病毒学已成为生物科学中的一門重要的独立的学科。

第一部分 噬菌体(細菌病毒)

1. 各种噬菌体
2. 噬菌体的結構
3. 噬菌体的感染过程

第一部分 噬菌体 (細菌病毒)

噬菌体是侵袭細菌或放綫菌的病毒。它們在自然界分布广泛,因此分离噬菌体一般說并不困难。

在实验室中研究噬菌体的一般的操作技术比較容易,所要求的设备也比較简单,学者們往往把它們作为研究有关病毒基本理論問題的模型,但是我們必須認識到从噬菌体研究所获得的某些結論不能和植物病毒或动物病毒作直接的比較。近十多年来国际上对噬菌体的研究有意識地集中在一种大腸杆菌(“大腸杆菌 B”)的一类噬菌体,即所謂“T系”,包括七个株, $T_1, T_2, \dots, T_7$ (Demerec and Fano, 1945)。

噬菌体的复杂結構对研究生物学中一些基本問題提供了极其有利的条件,由于它們的大小接近化学分子,从結構上可以研究它們形成的机制以及探討它們特异性生物合成的途径。此外,噬菌体的結構又能反映当噬菌体粒子侵袭感受性宿主細胞时各組成部分的功能,更有利的条件是在电子显微鏡中能将噬菌体作个別的觀察就能觀察到噬菌体侵袭宿主細胞后宿主細胞与噬菌体本身在結構上的变化;另一方面,提純的噬菌体制备代表靜止的均一的羣体,对化学分析提供了生物体的基本物質条件,因此,近几年来在噬菌体的結構与功能、生长与繁殖、遺传与变异以及与宿主細胞間相互关系等研究都得到了很大的进展。可以肯定地說,在这个进展的过程中电子显微术的应用起了很大的作用。

噬菌体的形状一直認為是蝌蚪形的,包括一“头部”和一“尾部”。头部呈球状形或多角体形,直径最大的約 100 毫微米($m\mu$),最小的約 20 毫微米 (Thomas, 1959)。尾部的长度和寬度随着噬菌体类型的不同而异,如大腸杆菌噬菌体 T_3 和 T_7 的尾部很短,过去以为它們是沒有尾部的噬菌体。真正沒有尾部而呈球状形的噬

菌体到最近才发现,有“ΦX 174”(对埃希氏菌属和志贺氏菌属的细菌敏感的一种噬菌体)(Hall, Maclean and Tessman, 1959; Tromans, 1961),“P 22”(对沙门氏菌属细菌敏感的一种噬菌体)(Anderson, 1961),“fr”(感染“雄性”大肠杆菌 K 12 品系的一种噬菌体)(Marvin and Hoffmann-Berling, 1963)和放线菌噬菌体“Φ 17”(Bacq and Horne, 1962)。此外也曾有报告细长杆状体的噬菌体“fd”(感染“雄性”大肠杆菌 K 12 品系的一种噬菌体)(Marvin and Hoffmann-Berling, 1962)。表 1 示几种不同噬菌体的大小:

表 1 几种噬菌体的大小

噬 菌 体	粒 子 大 小 (mμ)		参考文献
	头 部	尾 部	
T ₁	40	160×10	Anderson, 1960
T ₂	90×60	100×20	同 上
T ₃	45	10×10	同 上
T ₄	90×60	100×20	同 上
T ₅	65	170×10	同 上
T ₆	90×60	100×20	同 上
T ₇	45	10×10	同 上
痢疾杆菌	65—70	150×—	Giuntini 等, 1947
灰色放线菌	50	150×15	Woodruff 等, 1947
分枝杆菌	80—90×35	160—190×20	Penso, 1949
葡萄球菌(甲型)	80×36	270×15	Seto 等, 1956
同上(乙型)	53×53	160×10	同 上
ΦX 174	22.5		Tromans and Horne, 1961
Φ17	62.5±3		Bacq and Horne, 1963
fr	20—22		Marvin and Hoffmann-Berling, 1962
fd	700×5		同 上

正如其他病毒一样,噬菌体是核蛋白,由核酸和蛋白质所组成。噬菌体的核酸为脱氧核糖核酸(DNA),占的比率比一般病毒较高(约 50%),那就是噬菌体含蛋白质和核酸几乎各半。近几年

来发现噬菌体的 DNA 结构不符合双链的 Watson-Crick 构型,而是单链的 DNA 有“ΦX 174”(Sinsheimer, 1959),“S13”(对沙门氏菌属,埃希氏菌属和志贺菌属细菌敏感的一种噬菌体)(Tessman, Tessman and Stent, 1957),“fd”(Marvin and Hoffmann-Berling, 1962)。过去一直以为噬菌体的核酸无例外地是 DNA,但最近报告有几种噬菌体的核酸不是 DNA 而是核糖核酸(RNA),它们是“f2”(感染“雄性”大肠杆菌)(Loeb and Zinder, 1961),“fr”(Marvin and Hoffmann-Berling, 1962),“MS2”(感染大肠杆菌“C 3000”的一种噬菌体)(Davis and Sinsheimer, 1963)和“R17”(感染大肠杆菌)(Fenwick, Erikson and Franklin, 1964)。从絕大多数的噬菌体說,一个完整的噬菌体粒子是一个 DNA 髓核被包围在蛋白質的外壳內,蛋白質外壳包括头膜及尾部。DNA 藏在头膜的內部。用所謂渗透休克实验(Anderson, 1949, 1953; Herriott, 1951)可以把核酸从噬菌体粒子中释放出来,留下蛋白質的外壳,包括空头膜及尾部。用离心法可将空头膜及其他蛋白質沉淀。这空头膜又稱謂“幻象”,在形态上与完整的噬菌体沒有区别,但已丧失了感染力,不再能感染宿主細胞。所释放出来的核酸(DNA)也不若完整噬菌体粒子的 DNA 对脱氧核糖核酸酶(DNAase)有敏感性。

噬菌体的蛋白質外壳也可以用简单的結冻和解冻方法分开(Williams and Eraser, 1956),区别出头膜和尾部。尾部的结构包括一个髓核和蛋白質尾鞘,接近头部的尾鞘称謂基部尾鞘,另一端则为末端尾鞘,末端尾鞘是噬菌体吸附于細菌的器官, T_2 噬菌体的末端尾鞘由几根細絲纏繞着的。由于电子显微术应用了反染色法(Brenner and Horne, 1959),对噬菌体(T_2)非仅証实了以前的观察并且有了进一步的認識。尾部包括被一伸縮的外鞘所包围的一个髓核。外鞘本身是一个空的圓柱体,由許多螺旋形排列的亚基所建成。这圓柱体似不与头部相連接。髓核是一个空的圓柱体,其长度和尾部相等,具有直径約 $25 \text{ \AA}$ 的軸孔。髓核的基端附着头部而末端为一六角形基板。从基板伸出六个短的尖釘和六根