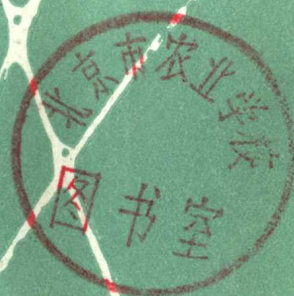




世界农业
丛刊

植物病理学译丛

(四)



农业出版社



植物病理学译丛

(四)

裘维蕃 主编

《世界农业》丛刊
植物病理学译丛
(四)

袁维善 主编

农业出版社出版 (北京朝内大街130号)
新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787×1092 毫米 16 开本 8.25 印张 200 千字
1982 年1月第1版 1982 年1月北京第1次印刷
印数 1—2,900 册

统一书号 16144·2396 定价 0.89 元

目 录

病毒的结构	R. W. Horne (1)
植物病毒的蚜虫非持久性传递	T. P. Pirone 等 (12)
通过组织培养选择无病毒植株	大村敏博等 (23)
水稻矮化病毒的一些特性及其在细胞内的状况	山下修一等 (28)
植物病原细菌产生的生理活性物质	胁本哲 (31)
行道树与观赏树木的病毒病与菌原体病	G. N. Agrios (40)
对具有不同基因型的抗稻瘟病的水稻品种田间抗性的大田试验	清泽茂久等 (45)
对具有不同基因型的抗稻瘟病的水稻品种于病圃进行田间抗性鉴定试验	清泽茂久等 (51)
RNA在寄主—寄生物专化性中的作用	A. K. Chakravorty (56)
气象因素对稻瘟病流行的影响	铃木穗积 (65)
用人工方法获得抗病突变体的遗传学分析	B. B. Xвостова (76)
水稻对白叶枯病抗病机制的研究 III	
——抗病及感病品种中细菌抑制物的产生速度与细菌增殖的关系	中西清人等 (83)
水稻对白叶枯病抗病机制的研究 IV	
——感病叶片中细菌抑制物质的提取和粗提纯	中西清人等 (86)
真菌毒素作为寄主专化性的决定因素	R. P. Scheffer (90)
燃烧与喷燃在植物病害防治中的作用	J. R. Hardison (94)
种子携带真菌区系的研究	G. Viennot-Bourgin (102)
一种快速引致小麦矮腥黑穗病的技术——皮下接种	J. A. Fernandez (111)
禾谷类作物抗病性的新概念	J. C. Zadoks (113)
寄主—病原菌的关系和多系谱对策	Y. Demarly (118)
植物病原真菌和细菌的毒素与保卫反应	
——第三届国际植物病理学会(慕尼黑)论文摘要	J. M. Daly等 (124)

病毒的结构

R. W. Horne

绪 言

病毒是由一种核酸，外面包着一层蛋白质或脂蛋白外壳而构成的，这是侵染性病毒粒体的现代概念。外壳的主要功能是保护侵染性的核酸或基因组，在许多实例中，病毒粒体开始吸附于寄主细胞，然后把病毒物质注入寄主细胞质，在这个过程中，外壳可能起着某些活性作用。病毒只能在活细胞内增殖，不能在细胞外的培养基上生长。用组织培养方法培养动物细胞的技术已完善地确立起来了，这对于病毒的研究和增殖起着重要的作用。当病毒从原先的寄主中提取出来后，能在适当的组织培养的细胞内复制，得到大量的子代病毒。在植物病毒方面，细胞培养和病毒生产的技术进展缓慢，但是最近的发展指出，不久的将来，植物病毒以类似于动物病毒的方法，令人满意地进行复制。

病毒颗粒是很微小的，除了一种类型之外，只有在电子显微镜下才能直接观察到。为此，

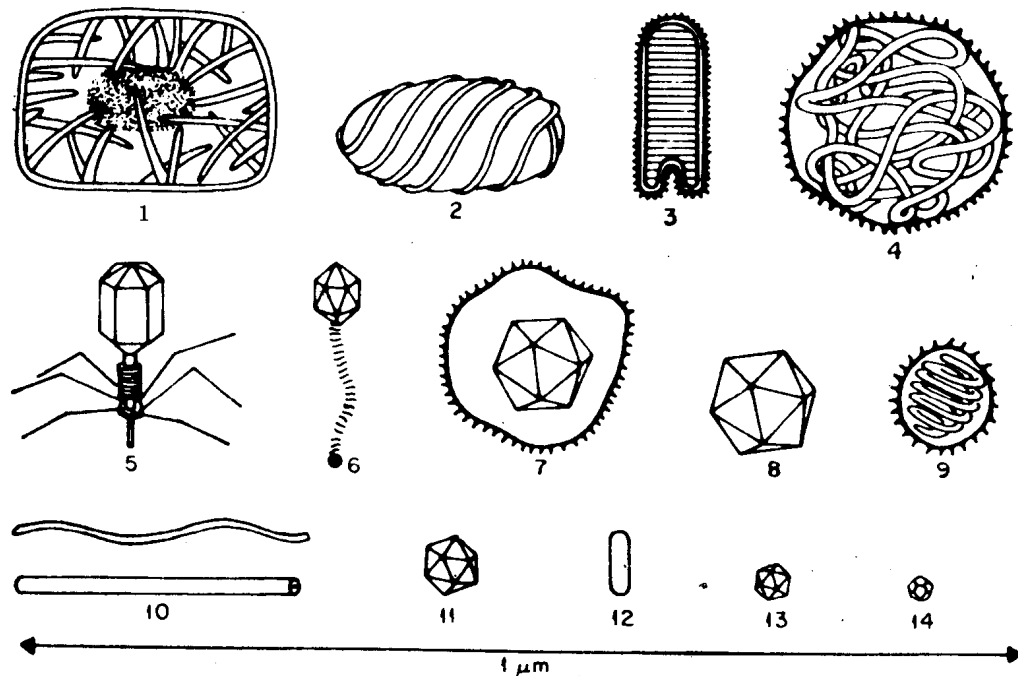


图1 病毒的各种外形和大小

1. 天花病毒 2. 脓性皮炎病毒 3. 水疱口炎病毒 4. 腮腺炎病毒 5. T-偶数噬菌体 6. 其它有尾噬菌体 7. 疱疹病毒 8. 腺病毒 9. 流感病毒 10. 纤维状和杆状病毒 11. 小病毒 12. 苜蓿花叶病毒 13. 脊髓灰质炎病毒 14. 小型DNA和RNA病毒

有关病毒大小、形态和对称性方面的大多数知识都来自电子显微镜对动物病毒、植物病毒和细菌病毒的研究。病毒的大小范围及其各种各样的外形观察，见图 1。

测 量 单 位

为了在电子显微镜下观察病毒及其组分，并在一定程度上符合 X 射线衍射法测得的病毒结构特征，要求电子显微镜有一定的分辨率和放大倍数。为此，适用于大分子和原子大小范围内的共同的结构尺度的一些测量单位是必不可少的。从电镜图和 X 射线衍射图测得的大小和距离是以埃或毫微米为单位。测量的通用标尺见表 1。

表 1 测量的通用标尺*

毫 (mm)	微 (μm 或 μ)	毫 ($\text{m}\mu$ 或 nm)	埃 ($\text{\AA}$)
1	10^{-3}mm	10^{-6}mm	10^{-7}mm

* 例：如果放大 100,000 倍电镜图所见到的病毒粒体的直径为 10 毫米，则实际直径为 1000 埃即 100 毫微米。

除了由电镜图确定病毒的形态特征外，有关病毒的结构、对称性和化学组成的重要知识，还来自开展多年的生物化学、流体动力学和 X 射线衍射的研究。用这些技术研究所得的资料不少，是可把病毒按其各种各样的生物学和结构的特征分门别类，但是限于本书的宗旨，必须把内容局限在超显微结构方面。虽然已发表的大量文献中，记述了取自各种不同寄主的许许多多的病毒，但限于篇幅，这里只谈典型的例子。

由病毒引起人类、动物、植物和细菌的病害的详情讨论，不可能列入本专著的内容。关于病毒病的临床和病理方面比较详细的说明，读者可参阅有关文献。

术 语

病毒及其组分的研究包含着应用生物化学、分子生物学、X 射线衍射和电子显微镜领域内的成熟的技术方法。不同学科记述病毒所用的术语是各不相同的，已引起一些混淆，这是不足为奇的，在已发表的文献中可举出不少实例。近几年来，用于病毒的术语大体上有了一些统一。图 2 所示的图形说明近几年来广泛应用于病毒方面的术语。本书谈到特殊病毒的较复杂的结构的术语，将在后面有关章节中讨论。

大量杆状或纤维状的简单病毒是由一股核酸包在一层蛋白质外壳之内。烟草花叶病毒 (TMV) 的螺旋棒便是一个很好的例子。包在包被内的其他螺旋状结构的一部分说明于图的左上角，完整的并具侵染性的病毒颗粒称为病毒粒体 (Virion)。包着盘曲的核酸的蛋白质外壳是由相同的称为结构单元的蛋白质分子组成。在这个特殊的例子中，结构单元就是化学单元。结构单元或化学单元与核酸组合或装配在一起，形成对称的或线性的结构，这种结构叫做核衣壳。

螺旋的核衣壳所取的外形可以是笔直的棒状，也可是柔性的纤维状。就某些病毒来说，核衣壳包在包膜内，如图 2 左下角所示的粒体。

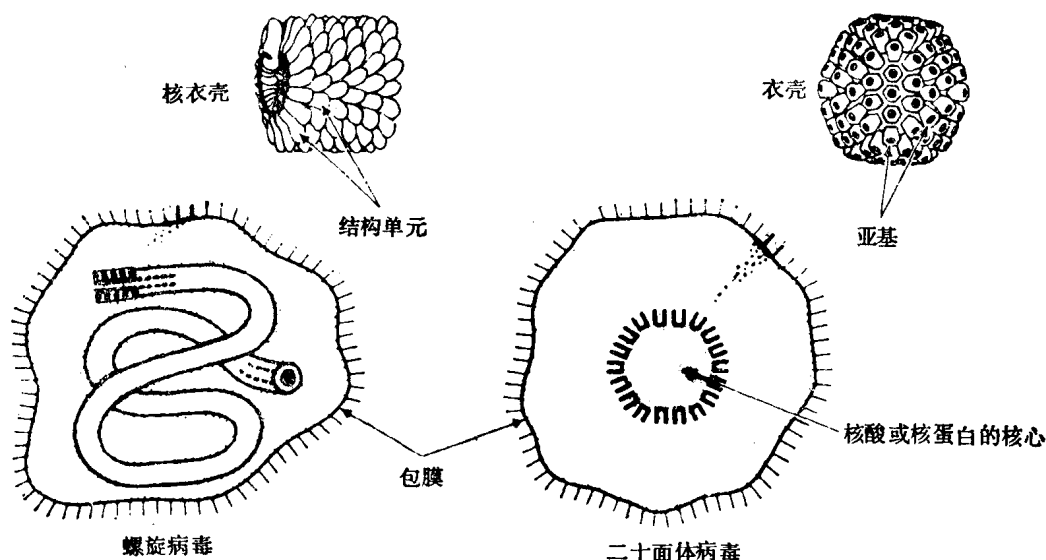


图2 螺旋和二十面体病毒的各种结构组分及其术语

近乎球状的病毒，显示于图2右上角，是由蛋白质外壳或衣壳组成，衣壳是由叫做亚基的形态单元装配而成。亚基本身又是由化学单元或结构单元组成的（图3）。衣壳包着一个核心，核心含有侵染性的核酸或核蛋白。在这里应该提一下，衣壳、亚基和结构单元参与病毒体的基本对称性，但是结构单元本身可能取非对称的组分形式（图9和12）。

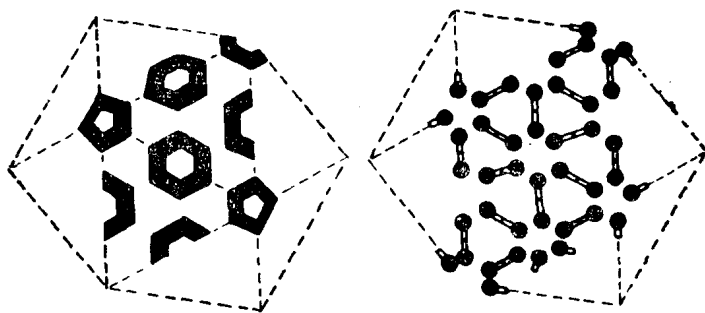


图3 左图所示的五磷体和六磷体组成的亚基的构形可由右图一群较小的结构单元的组成来说明

病毒粒体的对称性

各种实验方法所取得的日益增多的证据证明，在活细胞中的许多组分也许经由自装配过程而汇聚在一起。小型病毒的自装配便是一个明显的例子，这种粒体中所含的核酸量有限，只能编码少量蛋白质。这一点 Crick 和 Watson 曾经讨论过，他们认为，作为非对称单元的蛋白质分子多半是按几何的或对称的方案装配起来的。

借助各种各样的物理化学方法所进行的离体病毒粒体及其组分的研究，现已可能把这些侵染因子按三个主要的几何学 and 对称的方案分类。这些几何群包括：(a) 螺旋对称的病毒粒

体；(b) 二十面体对称的病毒粒体；(c) 多对称性即具复杂几何图案的病毒粒体。

螺旋 对 称

就说明病毒粒体中存在着螺旋对称的问题而论，棒状烟草花叶病毒是最好的例子。从X射线衍射的研究，并辅以生物化学的分析和电子显微镜的观察，已有可能建立起TMV结构的三维模型。电子显微镜下所见的棒状TMV的形状，X射线衍射研究所得的资料，一并说明于图2和17（图略）。核糖核酸深埋在蛋白质之中，前者排列成螺旋状。蛋白质是由呈有规则排列的相同的结构单元或非对称的化学单元组成。螺旋的螺距是2.3毫微米，每圈螺旋的结构单元数约 $16\frac{1}{3}$ 。因此，每三圈螺旋，轴向重复一次，结构重复距离约6.9毫微米，含有49个结构单元。应该注意，每一个结构单元周围有6个结构单元（位于棒端的结构单元除外），单元之间的关系完全一模一样。位于相邻结构单元的阶键使具有严格的螺旋结构形成刚性棒状结构。

因此，比较柔性的螺旋结构可能是由于位于结构单元之间的某一个方向上的特殊的结合力占优势所致，这样装配的结构尤如一只弹簧。也就是说，相邻的螺旋圈之间没有多少相互作用的阶键。在柑桔衰退病毒，马铃薯X病毒和粘病毒的组分形成核蛋白过程中，可以见到这种准螺旋结构。大量类棒状和纤维状的结构是按螺旋或准螺旋图案装配起来的。

二十面体对称

借助X射线衍射技术和高分辨率的电子显微镜，考察了大量不同的“球状”病毒，已经证实这些粒体的衣壳是按二十面体对称建立起来的。就前面提到过的，关于蛋白质经济地聚集成闭合空间的原因而论，还存在着这些结构怎样在受侵染的细胞内进行装配并形成受力最小的结构的问题。

二十面体是五个柏拉图体之一（见图4），为了讨论二十面体病毒的一些电镜图，有必要扼要地阐明二十面体的一些几何性质。五个柏拉图体是四面体、八面体、正方体、二十面体和十二面体。这五个多面体都可内接在一只球内，它们在球面上顶点之间的距离相等。它们还服从欧拉公式： $S + 2 = V + F$ ，其中 S = 边数， V = 顶点数， F = 面数。

正二十面体的对称性和外形的说明见图5，值得提一下，对称操作是旋转的。从图可见，二十面体具有5、3、2、旋转对称，这是特别关系到后面所要讨论的病毒衣壳。

这里要指出一个要点，把非对称单元即结构单元聚集成二十面体的外壳是可能的。一个简单的例子说明于图7，图示相同单元（六邻体和五邻体所形成的边）怎样根据二十面对称聚集起来，产生许多五邻体和六邻体图案。通过二十面体对称轴在球面的交点绘这个球的许多大圆，可以得出一系列相似的图案（图8）。这些图案属于描述几何学的内容，属于大地测量学和多对称性的多面体问题。数学家对这些图案要比病毒学家发生更大的兴趣。

作一系列晶体的模型，包括二十面体在平面上的投影，这是并不难办到的事。在适当的平面上绘出与模型相对应的一系列图案，以形成“网”或某种形状的小面。把网折叠或编织起来，就可得到三维结构的多面体。读者若对病毒有关的多面体结构感兴趣，最好参考Cundy

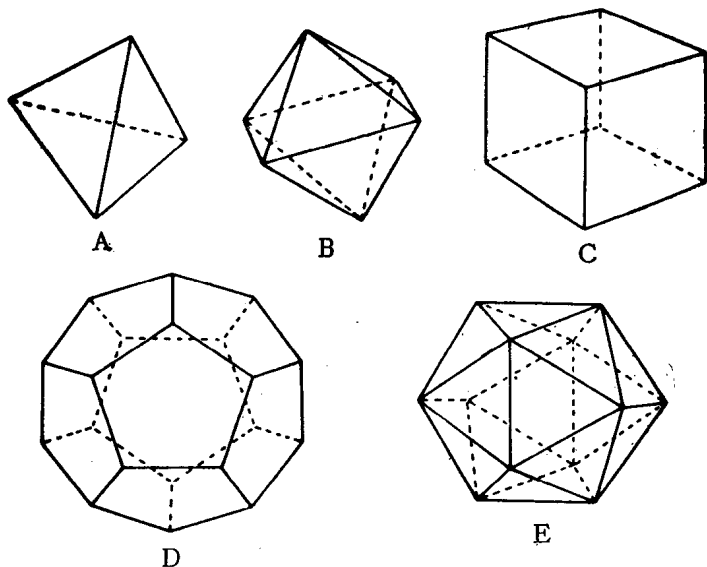


图 4 五个柏拉图体：(A)四面体，(B)八面体，(C)正方体，(D)二十面体，(E)十二面体。

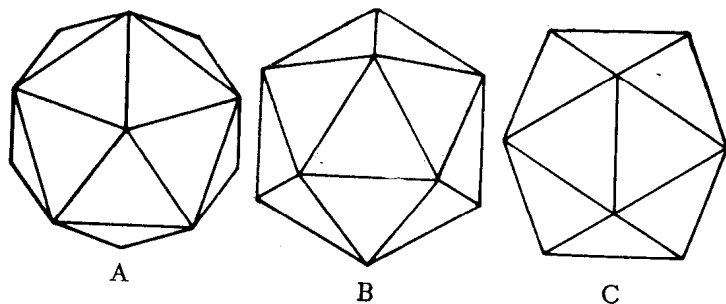


图 5 在三个位置观察的二十面体：(A)沿 5 度旋转对称轴（顶点），(B)沿 3 度旋转对称轴（面）；(C)沿 2 度旋转对称轴（边）。

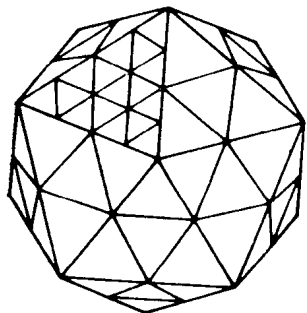


图 6 从图可见，二十面体的三角形小面可以再分成一系列小三角形。这些二十面体的面阵也可以投影在平面上，折叠起来便形成一系列三维的多面体。

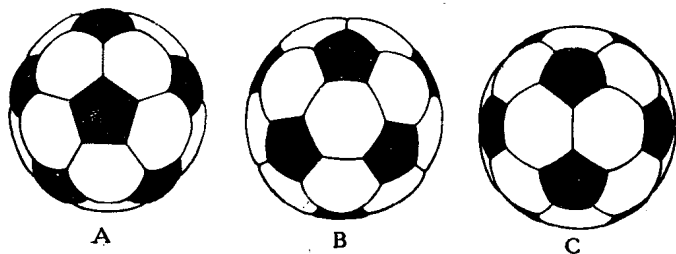


图 7 五邻体和六邻体按 5、3、2（二十面体的）旋转对称排列而构成的球体。在位置(A)观察时，物体是沿 5 度旋转轴来看的。在 (B)时，物体是沿 3 度旋转轴来看的；在 (C)时，沿 2 度对称轴观察。完全相同的单元是六邻体和五邻体的边所形成的线。

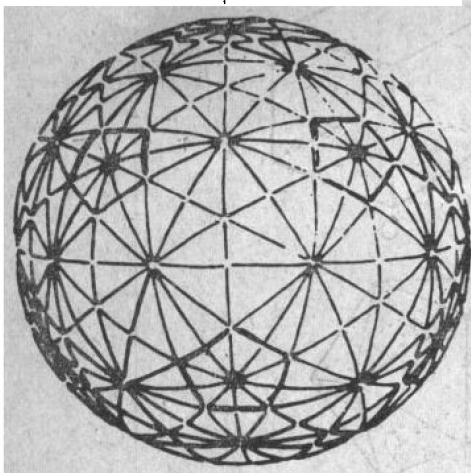


图8 图中的球显示，通过对称轴在球面上的交点所作的大圆，结果形成五邻体、六邻体和球面三角形。正二十面体(图5)可以放在球内，12个顶点将位于12个五邻体的中心，由球面上的黑点所示。

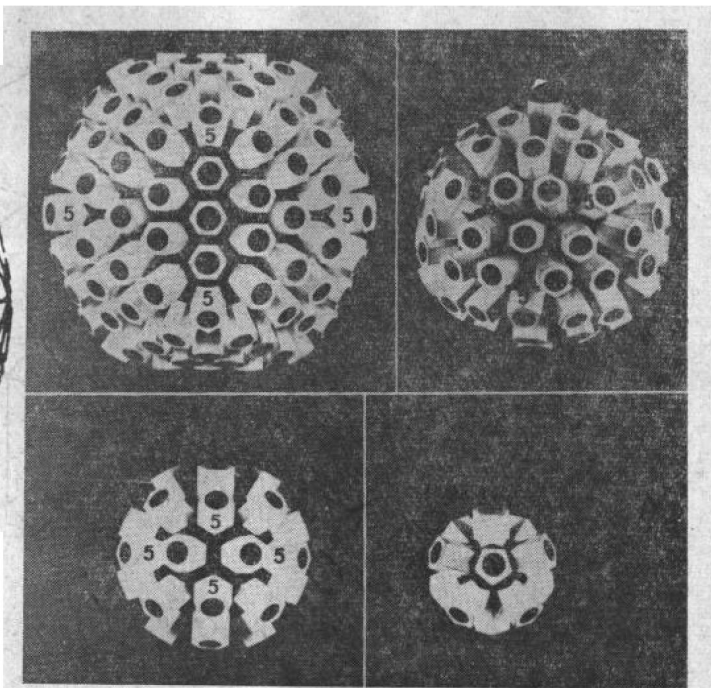


图9 由中空的五邻体棱柱和六邻体棱柱构成的二十面体模型，以代表可能存在的病毒衣壳。棱柱表示电子显微镜下拍摄的负染色样品照片中分辨出来的形态单元或亚基。(A)由162个亚基组成的模型，5度旋转对称的亚基面上标有字母。(B)所示的模型由92个亚基构成。从图可见，标有字母的五邻体之间的六邻体的数目从图(A)的3个减少到2个，衣壳的大小和形状发生了变化。(C)所示的模型由32个与图(A)及(B)同类型的亚基组成，但是衣壳外形更加接近球形了。最基本的病毒壁壳由12个亚基构成，见图(D)。五角形的棱柱见于二十面体的12个5度对称轴上。

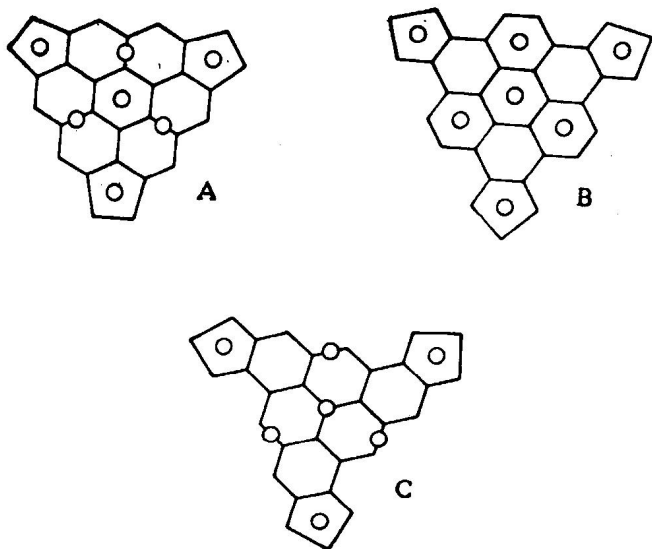


图10 五邻体和六邻体的相互聚集是可变的，但是二十面体的基本的对称性仍然不变。(A)五邻体位于二十面体的三角形小面的角上，它们的边对向排列，并由六邻体作相应的聚集。(B)图表示，转动五邻体，使它们的角对向，得出六邻体的不同的聚集结果。在(C)的聚集排列中，五邻体的位置倾斜了，结果形成第三种聚集图(见多型瘤病毒)。正如正文和表Ⅱ所讨论的那样，五邻体绕其轴旋转，显然将导致整个面单元或面格构的数目发生变化。

和Rollett 以及 Pargeter 所发表的文章。

为了认识和分析病毒衣壳及其组分结构, 我们不妨来谈谈图 9 和图 10, 这两张图概括了有关对称性和二十面体的基本的几何排列。根据二十面体的对称性, 还可能作一系列由 12 个五邻体(五邻亚基)和 x 个六邻体(六邻亚基)组成的简单模型, 这些模型代表着各种“球状”病毒中所观察到的衣壳。图 9D 所示的模型表示一个衣壳, 由 12 个象五邻体那样的大形态单元组成, 每一个位于二十面体的 12 个 5 度旋转对称轴上。该模型代表了最基本的而又是最小的衣壳。这种类型的粒子已在电子显微镜下有所观察, 请读者参看小型 DNA 病毒一节中记述的噬菌体 ϕ X174 的细节(图 11)。

对一定表面积和直径的粒子来说, 通过把六邻体单元放在五邻体单元之间并放在 2 度和 3 度旋转对称轴上, 形态单元的数目就增加了。而且, 随着六邻体单元的数目的增加, 粒体的形状从近乎球状的结构变成六角形(图 9A, B, C)。在二十面体表面上, 五邻体和六邻体聚集成一个稳定的闭合外壳, 与此有关的另一个有趣的特征是, 以五邻体和六邻体所在位置的对称轴旋转, 可得出不同的聚集排列(图

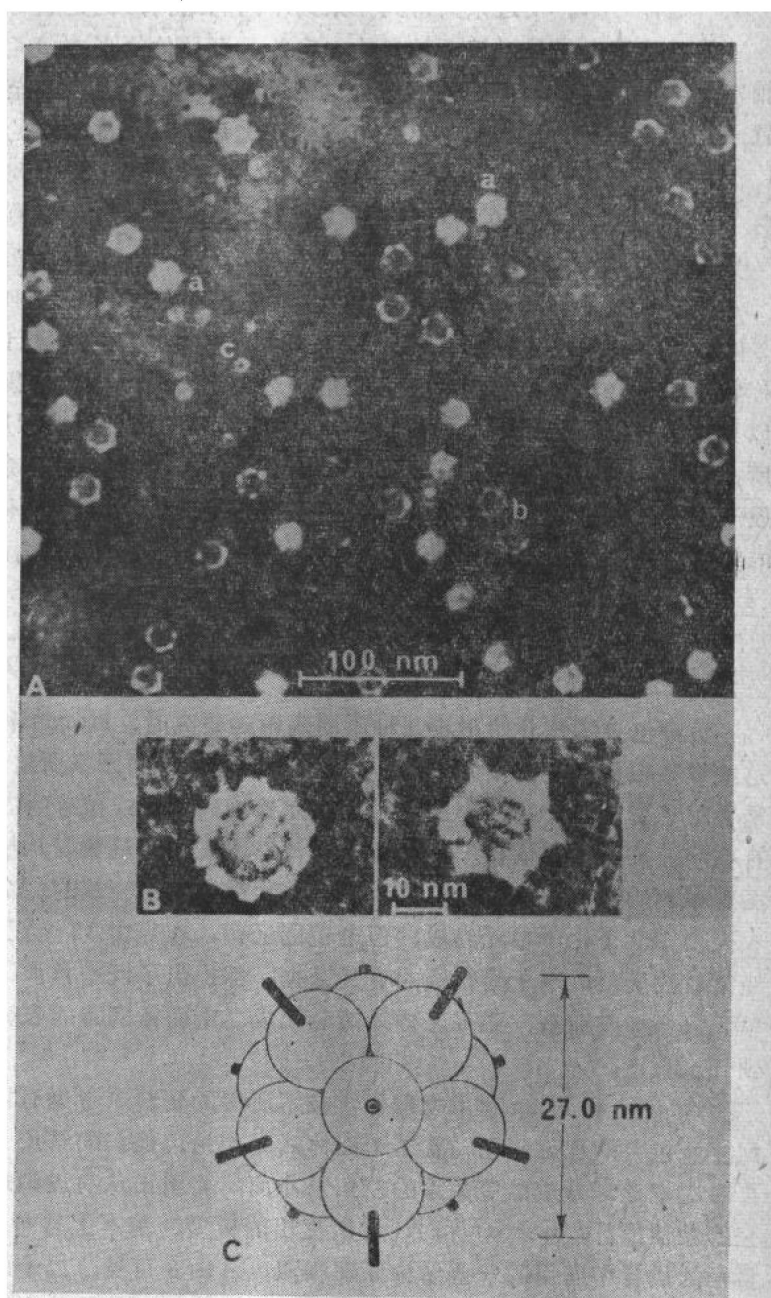


图 11 (A)负染色技术制备的噬菌体 ϕ X174。(a) 粒子是一个完整的病毒体, 沿 2 度旋转对称轴观察。(b) 表示若干“空”衣壳, 其核心区充满着染料。(c) 中的小而有角的结构, 是从破碎的病毒体中分离出来的亚基。(B) 高放大倍数下拍摄的两张 ϕ X174 粒体象。左图的粒体有 10 个亚基在其周围呈放射状排列, 与 12 个亚基组成的结构是一致的。右图的粒体表示有小的针状突起物。(C) 表示 ϕ X174 病毒细节的模型。亚基绘成球状, 但是近年来的实验指出, 它们可能是有角结构, 具有中心针状突起物, 从亚基的中心突出来。

10)。这样一来,反过来又得到一系列不同的结构,但是始终保持5、3、2旋转对称。

为了确定电子显微镜下拍摄的一定的病毒粒体的形态单元即亚基的数目,12个5度旋转轴中至少得识别2个对称轴的位置。借助大角度倾斜台,甚至可能确定3个5度对称轴的位置(见图14)。一旦衣壳的这些位置确定之后,则全部亚基的数目可从下列简单方程算出:

$$C_t = 10(N-1)^2 + 2 = 92 \quad (\text{聚集排列如图10A})$$

$$C_t = 30(N-1)^2 + 2 = 122 \quad (\text{聚集排列如图10B})$$

$$C_t = 10(N^2 + N) + 12 = 132 \quad (\text{聚集排列如图10C})$$

$$C_t = 30N^2 + 12 = 132 \quad (\text{聚集排列如图10C})$$

N的数值等于2度对称轴之间并包括2度对称轴上的亚基数目。就图10C而论,5度旋转对称轴的亚基并不相互对向,它们的角和边也不对向。这些聚集图是映面对称或倾斜排列,可以具左旋构形,也可以具右旋构形。图14所示的多型瘤病毒属于这一类多面体。正如前面所提的那样,可能存在着一系列闭合空间结构,有充分证据说明,二十面体病毒的形态单元属于上述聚集排列之一。请读者参阅本书列举的典型的病毒体,如噬菌体 ϕ X174,芜菁黄花叶病毒,多型瘤病毒和腺病毒,它们的亚基数目符合上述方程。

结构单元和衣壳三角形剖分数目

负染色技术一开始用于几种不同病毒的研究时,Horne和Wildy就提出了一系列模型,这些模型拟用于形态单元按图10所示和上述讨论的图案所进行的基本聚集。他们的讨论多数是着眼于形态较大的动物病毒,为在完整的病毒体或破碎的衣壳中观察到的作为结构单元而存在的亚基提供了依据。从上述方程计算出来的亚基数与从小型球状病毒晶体的X射线衍射图观察到的亚单元数,即结构或化学单元数,是不一致的。例如,芜菁黄花叶病毒的蛋白质衣壳由180个化学单元组成,但电镜图证明,衣壳由32个亚基组成。化学组成的分析,X射线衍射的资料,电子显微镜的有关证据,都提出了既中肯而又基本的问题:化学单元或结构单元怎样形成亚基,亚基怎样才能装配成二十面体病毒的衣壳。此外,病毒衣壳可能自装配到什么程度。

Caspar和Klug利用物理化学技术所得的资料来考虑有规则的小型病毒粒体的结构和装配中所包含的理论问题。就二十面体病毒而论,他们的结论是,一个具二十面体对称的球,再考虑把该球分成准等关系的三角形小面,将引出从有规则地结合相同的单元装配成闭合外壳的最佳设计。Caspar和Klug所提出的模型,基本上与Buckminster Fuller描述大地测量学的设计中所用的一些结构原理相似。从图6可见,二十面体或准二十面的20个相等的三角形或小面可以再分成若干较小的三角形,而结构的对称性保持不变。有人认为,从相同单元装配成闭合的外壳来说,这些结构或三角形单元提供了一系列代表最小能量设计的面阵。图6的几何排列表示,任何准二十面体将有 $20T$ 个小面,其中 T 定义为三角形的剖分数。从表I和图9可见,每一种二十面体模型将需 $60T$ 个结构单元。X射线衍射的资料结合生物化学的研究,为计算小型病毒外壳中的结构单元数提供了依据,计算出来的数目不是60,就是60的整倍数。电镜图所见到的图象只揭示了一群一群地群集结构单元的一部分,所以看起来好像是近乎球状的组分。某些病毒衣壳的电镜图中,群集的结构单元可看作五边形或六边形的亚基,如芜菁黄花叶病毒的电镜图所示。

这里必须强调一下,讨论到现在为止只涉及相当简单的病毒结构,实验证明,有些小型病毒能在体外与自己的核酸自装配,或不同自己的核酸自装配。然而,大而复杂的病毒体在它们侵染的细胞内的装配过程,认识尚肤浅。它们可能需要某些附加的机制,才允许其蛋白质组分的装配按正确的顺序进行。图 27 (图略) 和 28 所示的 T—偶数噬菌体是这些复杂病毒的一个例子。

病毒核酸和核心结构

到目前为止,虽已研究了病毒范围内形成保护性外壳的蛋白质衣壳,并已确定了它们的蛋白质结构,但是,关于含有侵染性核酸的核心区几乎未提。包含在侵染性病毒粒体内的核酸类型不外乎是 RNA 或 DNA。没有一种病毒在同一种粒体中同时包含两种核酸。从生物化学和物理学研究证明,在不同的病毒中所发现的核酸量十分悬殊。而且,在单个病毒粒体中出现的核酸可以是若干种分子量不同的片段。

关于核酸怎样装进衣壳结构,存在着一系列重要的问题。核酸—蛋白质之间的相互作用,怎样影响受侵染细胞内子代病毒的装配和稳定性呢?就小型球状病毒和棒状烟草花叶病毒而论,一般认为单股 RNA 能同有规则的蛋白质结构单元很好地相互配合。然而,当考虑较大的二十面体病毒时, DNA 在核心区内组织起来的方法就不是那么清楚了,必须要有更多的关于各种装配过程中核蛋白方面的知识。例如, T—偶数噬菌体的头部含有一根总长 $60\mu\text{m}$ 的双股 DNA, 这 DNA 必须紧缩和折叠起来,以致适合于装进已装配而成的蛋白质外壳的几何结构。这就自然而然产生一个问题, DNA 的折叠比头部蛋白质的装配得早呢,还是晚。近代形态学上的证据支持这样的概念:噬菌体的这一部分,头部结构的装配先于 DNA 的参入。关于 DNA 从头部释放出来,顺着通道,通过尾端,最后进入寄主细胞的细胞质的机制问题,同样也是很有意义的。

用超薄切片技术研究受病毒侵染的组织和细胞,揭示关于子代病毒的早期装配过程方面的知识并不多。但是,从某些离体小型病毒的蛋白质衣壳中分离和纯化核酸的实验已设计成功,以致能进行体外研究。该实验是这样安排的,当核酸分离出来后,衣壳仍保持得相当完整。更有意义的是,可能在体外把分离的病毒组分重新装配起来,形成有侵染性的病毒体。在不同的生理条件下,又仅发现病毒能重新装配,而且能从病毒基本的蛋白质形成其它各种各样的结构产物。借助电子显微镜,可以把这些蛋白质的装配过程一步一步地显示出来。如果试图了解在成核剂存在和不存在的条件下病毒的装配机制,则这些实验方法就显得格外重要了。

小型二十面体 DNA 病毒

自然界中存在着大量非常小的病毒,其中许多呈二十面体对称性,且含 DNA。它们分类在小型病毒的属名下,横截长约 20 到 30 毫微米。属于小型病毒群的一些病毒列于表 2。

试图确定这些小型 DNA 病毒的物理和化学的特征,会碰到一定的困难,因为它们的体积太小,蛋白质亚基聚集过密,有碍于各种化学和物理方法的处理。

有关某些小型 DNA 病毒的特性中,有一个生物特性很有意义,即它们也出现在一些较

表 2

病 毒 名 称	平 均 直 径 (毫微米)
ϕ X174 (细菌病毒)	27.0
AAV (腺病毒之一)	21.8
RV (鼠病毒)	19.1
Haden (血球吸附小病毒)	22.5
DNV (浓核症病毒)	21.9
MVM (小鼠小病毒)	19.3

大病毒侵染的细胞之中。噬菌体 ϕ X174 比其它一些小型病毒更引起人们的关注。它们的结构特征见图 11。

ϕ X174 病毒的特征和大小

图 11 A 的电镜图显示了 ϕ X174 粒体的外形, 样品用钨磷酸钾进行负染色。图 11 A 中的“a”表示若干完整的病毒粒体, 在适当的位置指示可能存在的 2 度旋转对称轴。“b”表示其它一些粒体, 这些粒体中渗入了电子致密染料, 染料占据着通常含有 DNA 的病毒的中心或内部。有几个区域显示小型环状结构“c”, 有人解释它们是分离的亚基, 其大小与致密的蛋白质组分同数量级, 致密的蛋白质组分呈放射状排列在“空”衣壳的周围, 见“b”。

图 11 B 是高放大倍数下粒体的电镜图, 它显示了亚基分布的细节, 与由 12 个亚基组成的衣壳结构一致。就示于图 11 B 之左的空衣壳而论, 周围可数出 10 个亚基, 也与 12 个亚基组成的二十面体的结构一致, 12 个亚基的中心都为染料所占据。图 11 B 左面所示的粒体 (及图 11 A 所示的粒体) 显示一些表面突起物存在的证据。这些微小的突起物不容易在电子显微镜下加以分辨, 它们的存在某种程度上取决于病毒物质纯化的方法。

图 11 C 所示的模型说明, 从生物化学和电子显微镜研究所确定的 ϕ X174 的结构特征和大小。虽然模型的亚基是球状的, 但是从图 11 A 所得的证据表明, 它们可能是中空的五边形结构 (见图 9 D)。下面列出 ϕ X 174 病毒结构的细节:

直径: 22.5 到 27.5 毫微米, 分子量 6.2×10^6

亚基数目: 12, 分子量 125,000

结构单元数目: 60, 分子量 25,000

DNA (单股): 分子量 1.6 到 1.8×10^6

三角形剖分级: $T = 1$

针状结构的功能还有待于进一步研究, 但是看起来好象是在寄主细胞被膜表面的受体部位起着接触的作用。

小型二十面体 RNA 病毒 (线虫能传播多面体 病毒和小型核糖核酸病毒)

这些病毒属于小型二十面体名目下的两组主要病毒, 横截距离约 25.0 到 30.0 毫微米, 已知含 RNA 型核酸。为了方便起见, 它们分成两个独立组: 线虫传播多面体病毒, 包括大量的植物病毒; 小型核糖核酸病毒, 涉及一系列小型动物病毒。上述两组有关病毒的典型例

子列于表 4 和表 5 (此二表略)。

芜菁黄花叶病毒 (TYMV) 之所以选来说明小型二十面体 RNA 病毒的结构, 可能是由于 1946 年 Markham 和 Smith 第一次记述 TYMV 后, 它比其它植物小病毒更引起生物化学家和电镜学家们关注。值得提一下, 这个特殊的病毒是最早用电子显微镜和 X 射线衍射研究的病毒结构之一。TYMV 粒体的大量提取和纯化, 以使有可能对其结构和化学组成进行详细的分析。而且, TYMV 结晶体已许可进行广泛的 X 射线衍射研究, 与生物化学的研究并驾齐驱。

TYMV 的基本特性是其蛋白质衣壳平均直径约 28.0 毫微米, 且含 RNA。除侵染性的病毒体外, 发现体内装配起来的衣壳并无它们自己的核酸。用分析的超速离心机进行分析时, 这些“空”衣壳称为“上部组分”, 它们具有与侵染性的完整的粒体相同的基本结构和对称性。从 X 射线衍射的分析和电子显微镜的研究, 目前都可能构建 TYMV 的正确模型, 如图 12 A, B, C 和 D (图略)。下面列出 TYMV 病毒体结构的基本内容:

病毒体的大小: 28.0 毫微米, 分子量 5.45×10^6

核酸: RNA, 分子量 1.9 到 2.3×10^6

结构单元: 180, 分子量 20,000

亚基: 32 (12 个五邻体和 20 个六邻体)

三角形剖分级: $T = 3$

用负染料制备 TYMV 粒体时, 它们的外形大致上呈球状, 见图 12 A (图略)。我们以前提出过, 某一定衣壳的结构特性的分析取决于 5 度旋转对称轴的识别和定位的正确解释。TYMV 衣壳的广泛研究过程中, 通过电子显微镜中样品的倾斜, 从各种不同角度观察一个个颗粒便可能正确地确定 32 个亚基的位置。观察表明衣壳结构由两种类型的多边形亚基(五邻体和六邻体)构成, 并已定出其相对位置, 见图 12 C (图略)。

TYMV 的对称性 (和其它的对称病毒) 常常利用一种照相技术, 使重复的特性在记录相上突出地表现出来。图 12 B (图略) 说明把这些象搞得“对称化”的一个例子。

图 12 C (图略) 所示的衣壳外形之所以引人注目, 无非是它相当清晰地揭示了五邻亚基和六邻亚基。有关电镜图和为了其它目的在拍摄技术和效果上的进一步详细讨论, 请读者参阅 Horne 和 Markham 的原著。

王顺德 译自 “Virus Structure” Academic Press Inc. New York and
London 1975

王鸣岐 校

植物病毒的蚜虫非持久性传递

T. P. Pirone 等

蚜虫和它们所传递的病毒之间显然存在着至少两种类型的关系。经过多年的时间，这两种类型关系的描述和区别方面已分别发展成为两个系统：一个系统是以病毒在蚜虫体内保存的时间为基础；另一个系统是以病毒保存在虫体内的场所或以病毒在蚜虫体内运转的路线为基础。

前一个系统为 Watson 及 Roberts 所首创，他们把病毒划分为非持久性（在介体昆虫体内保存短时间，通常几小时或更短）或持久性（在介体昆虫体内保存长时间，常达数星期或几个月）。后来，Sylvester 增加第三类——半持久性，以适应那些在介体内保存中等时间的病毒。这个分类方法的优点是使人们能利用一种迅速测定病毒特性的方法，但由于供试的病毒—介体组合的保存的时间，可以因为在取毒饲育以前、当时、和以后的温度变动及昆虫介体的取食活动等因素的影响而有相当大的变异，所以，这种分类方法的用途逐渐减少。而且有些病毒不很适合划入这些类别内，或者它们所表现的保存特性可以同时放在这几个类别里。

以病毒在介体内的位置为基础的分类系统，由于 Kennedy 等应用它来概括作为病毒介体的蚜虫，因而使这个系统得以进一步被应用。它把病毒区分为口针携带的（在口针末端携带）或循环的（被蚜虫吸收后通过淋巴循回到唾腺，并从那里被注入植物细胞里去）。这个分类系统已广泛地被采用，但是，正如后面要讨论到的，它还缺乏可靠证据来表明被传递的病毒是真正口针携带的。而且，虽然已有可信服的证据表明某些病毒在介体内是循环的，但其他病毒之所以被归入此类则仅仅是根据它们在介体内是持久性的。这虽然有一点指示性，但还不是循环型关系的直接证据。

Harris 应用非循环型这个术语来代替口针携带型。虽然已有很好的证据表明许多被描述为非持久性（口针携带）或半持久性的病毒确实是非循环的，但对于其他许多病毒的分类，则是根据它们和这些病毒相类似性，或是根据它们在昆虫介体脱皮后丧失侵染力。这两种标准虽表明有可能是非循环机制的，但还缺少严谨的证据。

虽然在蚜虫体内病毒保存的部位还不明确，有许多病毒能够被他们的蚜虫介体迅速获取和接种传播（仅几秒到几分钟，没有潜育期），并能够在他们的介体内保存一段短时间（几分钟到几小时，因取毒饲育后蚜虫的活动能力而异）。由于方便、准确及历史连贯性等原因，我们用非持久性这个术语来描述这些病毒。在这篇评论里，我们试图总结和评价当前对“典型的”非持久性病毒传递的见解，有时还会涉及到半持久性和二型传递型范围里去。最近有一本书已论及许多本书所涉及的课题，本文介绍了书中某些章节以供需要了解更详细情报的读者参考。有几篇早期的评论也还是值得参考的。

传递过程中的参予者

病毒种类

马铃薯Y病毒群 (Potyviruses): 以非持久方式传递的病毒大多数属于这一群。病毒粒体弯曲杆状, 长 680—900nm。迄今典型的病毒粒体的特征为具有螺旋状的对称性及含有约 5% 的单链 RNA (single-stranded RNA)。蚜虫传递过程的详细研究工作, 大多数是利用这一群的成员特别是马铃薯Y病毒 (PYV) 及菜豆黄花叶病毒 (BYMV) 来进行的。迄今有一种倾向是用马铃薯Y病毒群方面发现的事实来概括在形态学上和生物化学上和马铃薯Y病毒群不相同的其他非持久性病毒的传递过程, 这样的概括可能是不恰当的。

香石竹潜隐病毒群 (Carlaviruses): 病毒粒体杆状, 稍弯曲, 长 620—690nm。典型的病毒粒体具有螺旋状的对称性及含有大概 6% 的单链 RNA。这群中有些成员迄今还未有实验表明是蚜虫传递的。

花椰菜花叶病毒群 (Caulimoviruses): 病毒粒体是直径约为 50nm 的等轴的粒子。典型的病毒粒体含 16% 的双链 DNA。花椰菜花叶病毒 (CLMV) 被桃蚜以非持久性方式传递, 但似乎由菜蚜 (*Brevicoryne brassicae*) 作非持久性及半持久性传递。后述这种现象在二型传递型一节中将予以进一步的讨论。

黄瓜花叶病毒群 (Cucumoviruses): 这群成员的病毒粒体约为 30nm 等径的粒子。典型的粒体含有大概 18% 的单链的四个品种的 RNA。黄瓜花叶病毒 (CMV) 的许多株系已有所描述。

苜蓿花叶病毒 (Alfalfa mosaic virus): 这是一个只有单一代表型的一类, 还没有提出正式的类群名称。至少已有四个类型的病毒粒体, 其中三种是细菌形的, 长度分别为 58、48 和 36nm, 直径为 18nm, 还有一种是球状的, 直径约为 18nm。它们含有约 16% 的属于四个品种的单链 RNA。后者的特性和黄瓜花叶病毒群相似。许多苜蓿花叶病毒株系已有描述。

蚕豆枯萎病毒 (Broad bean wilt virus): 病毒粒体为直径约 27nm 的等径粒子, 有三种的离心成分分别含有 0、22、33% 的 RNA。这些粒体含有两种分别为 42,000 及 26,000 道尔顿的蛋白成分。此病毒在结构上和甲虫传递的豇豆花叶病毒群及线虫传递的烟草环斑病毒群非常相似。此病毒有几个株系。

上述所有病毒群至少有一个成员已经令人信服地确证为蚜虫非持久性传递的。这些病毒群的大多数都有不少成员已经表明是以这种方式传递, 而在有些病毒群中有些成员则似乎是非持久性和半持久性传递的。所有这些病毒都很容易用人工接种来传递。

下述病毒群的成员为半持久性传递的。它们虽然能用人工接触传递, 但是很不容易成功。所有这些类群的成员及其特性的更详细的情报已由 Shepherd 报道过。

三叶草条斑病毒群 (Closteroviruses): 以甜菜黄化病毒为典型代表的病毒粒体是非常弯曲的杆状粒体, 长 1,250nm—2,000nm, 含有 5—6% 的 RNA。

欧洲防风黄斑点病毒 (Parsnip yellow fleck virus): 病毒粒体是小的等径粒子, 约 30nm 直径, 它们含有 3.7×10^6 道尔顿的单链 RNA。

蚜虫

非持久性病毒的蚜虫介体已有报告超过 150 种。由于作介体试验的蚜虫总数只代表已知