

# 植物病毒学

(修订版)

裴维藩著

农业出版社

# 植物病毒学

裘维蕃著

农业出版社

# 植物病毒学

裘维 著

---

农业出版社出版

北京老钱局一号

(北京市书刊出版业营业许可证出字第106号)

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

农业出版社印刷厂印刷装订

统一书号 16144.1368

---

1963年11月北京制型

1964年2月初版

1964年2月北京第一次印刷

印数 1-3,500册

开本 787×1092毫米

十八分之一

字数 439千字

印张 二十三又九分之二 环衬四

定價 (10)三元八角

## 前 言

植物病毒学在我国发展的历史比較短,但是我国农民在防治植物病毒病害方面有着特殊的經驗,因此总结我国农民的經驗,进一步发展我国的植物病毒学,有着无比广阔的前途。

新中国成立以来,党和政府大力发展生产,因此消灭或肃清各种农作物病害,以保证丰产是一项艰巨的任务。在农业为国民经济基础的方针指导下,发展各种农业科学,提高理论与实践的水平,是我们农业工作者应負的责任。在植物病毒方面,进一步发展我国的植物病毒学,更好地来解决植物病毒病害问题,越来越受到重视,这是和农作物病毒病害的重要性分不开的。

对病毒病害,如柑桔黄龙病、桑树萎縮病、油菜花叶病、白菜孤丁病等等,解放以来由于党和政府的重视,在党的正确领导下,开展了各方面的研究,取得了很大的成绩。1958年以来由于高举了总路线、大跃进和人民公社三面红旗,为彻底解决这些病害创造了更优越的条件,同时也提出了更高的要求。因此写一本专门讨论植物病毒学方面的问题的书是必要的了。我们不仅要总结农民經驗,同时也要了解国际的发展和研究情况,以发展我国的病毒学,为我国农业生产起更大的积极作用。

本书在1960年10月完成了初稿后,曾送请有关同志对内容提供意見,先后承华南农学院范怀忠教授提出了一些宝贵意見,中国科学院微生物研究所周家炽教授指出了一些编写的方向,南京农学院方中达教授指出了应加入有关本书参考的国内外文献等。所有这些意見都在修訂过程中加以慎重的考虑了。为了从事农业植物病毒病害工作者的方便,在写完了十四章之后,另外写了五章增录。这些增录介绍了主要农作物上

已知的病毒及其诊断的特点，可以作为初步鉴定时的参考之用，同时收集了各种病毒的习见异名，以便在阅读国际文献时，对于一些不同的名称，可以有所稽考。

植物病毒学在国际上近年来的进展非常迅速，资料也特别多。本书所能收集的资料原来只限于1963年以前，由于1963年4月中国植保学会在杭州召开了第一次全国植物病毒病学术讨论会，会上提出了许多有价值的论文，因此我国1963年的资料的主要方面也得以及时地用来补充本书的一些论证，同时也说明我国的植物病毒学正在飞跃前进。毫无疑问，挂一漏万，在所难免；如果这一本书能将植物病毒学方面最基本的内容作一个较全面而概括的介绍，那么就认为已经达到了预期的目的。作者虽已对此作了巨大的努力，但恐未尽妥善之处尚多，敬希读者不吝提出宝贵意见，以便再版时修订。

关于国外文献方面，由于数量庞大，因此只将其中最主要的或在本书中曾指名提到的，特别是近十年来的文献加以列出。国内的文献则尽可能将已发表的全部列举。

在修订过程中，除了前面提到的几位同志提供宝贵意见，使作者得以提高其修订质量外，还有一些青年同志提出了一些编写上的笔误、排误或前后不符之处等，亦使作者得以及时订正，在这里致以诚恳的谢忱。此外北京农业大学董元同志代作线图，梁训生同志协助制备照相及编制索引，沈阳农学院韦石泉同志协助了文字校对，都付出了辛勤的劳动，均此志谢。

1963年1月

裘 维 著

北京农业大学植物病理学教研组

# 目 录

## 前 言

緒 論 .....	1
一、植物病毒及病毒病害在农业生产中的經濟意义 .....	1
二、植物病毒在生物学上的意义 .....	3
三、国际植物病毒学发展的概况及当前研究的方面 .....	4
1. 植物病毒病害症状描述期 .....	4
2. 植物病毒病原的認識期 .....	5
3. 植物病毒病理学及流行病学的研究期 .....	6
4. 植物病毒生物化学和生物物理研究时期 .....	7
四、我国植物病毒病害及病毒学研究的概况 .....	8
五、农业八字宪法为研究植物病毒及病毒病害开辟了广闊的前途 .....	9
第一章 植物病毒的侵染 .....	11
一、植物病毒的侵入 .....	11
1. 侵入的开端 .....	11
2. 侵入与植物組織的关系 .....	12
3. 擦伤侵入时的一些影响因素 .....	14
(一) 病毒本身的影响 .....	14
(二) 寄主的影响 .....	15
(三) 接种部位的影响 .....	15
(四) 摩擦材料的影响 .....	16
(五) 化学物质的影响 .....	17
(六) 水的影响 .....	17
(七) 溫度的影响 .....	18
(八) 光的作用 .....	18
二、侵入后的动态 .....	19

三、植物体内病毒分布的局限性及全面性 .....	21
四、寄主范围及个体反应 .....	22
小 结 .....	26
<b>第二章 侵染与寄主生理的关系</b> .....	<b>27</b>
一、病毒侵染对寄主植物生理的影响 .....	27
1. 呼吸作用的变动 .....	27
2. 光合作用的增减 .....	29
3. 氮素物质及蛋白质的代谢 .....	30
4. 酶的变动 .....	31
5. 细胞中其他物质的变化 .....	32
二、寄主生理状态对病毒侵染的影响 .....	34
1. 温度的关系 .....	34
2. 光照与季节性的影响 .....	38
3. 营养关系 .....	40
4. 生理年龄的关系 .....	42
小 结 .....	43
<b>第三章 症状及病变</b> .....	<b>44</b>
一、症状的发展过程 .....	47
二、症状的类型 .....	48
1. 一般性的衰弱或抑制 .....	48
2. 器官之间发育比例的反常 .....	49
3. 叶、萼、花的变色变形 .....	50
4. 果实的畸形变质 .....	60
5. 坏死症 .....	61
6. 伤瘤、增生及木栓化 .....	63
三、症状的隐潜 .....	63
四、内部病变及内含体 .....	64
1. 病理解剖中所见的内部病变 .....	64
2. 染病细胞中的内含体 .....	67
3. 内含体的一些记载 .....	70
五、植物病毒病害症状的记录方法 .....	71
小 结 .....	75

第四章 非介体传播 .....	76
一、液汁擦伤传播 .....	77
二、土传问题 .....	80
三、嫁接传播 .....	82
四、种子、花粉及播种材料的传播 .....	85
小结 .....	88
第五章 介体传播 .....	89
一、昆虫介体 .....	89
1. 各类昆虫传播病毒的比例 .....	89
2. 传播病毒的机制 .....	90
3. 昆虫介体的专化性 .....	94
4. 传毒能力的变异及影响因素 .....	96
5. 植物病毒对昆虫的影响 .....	98
二、昆虫传毒与病毒病流行的关系 .....	99
1. 昆虫介体活动的强度 .....	99
2. 寄主植物的生理状况 .....	103
三、昆虫传播病毒的试验方法 .....	104
四、其他生物介体 .....	106
小结 .....	110
第六章 分离、形态、体积及物理属性 .....	111
一、植物病毒的分离 .....	111
1. 毒原的繁殖 .....	112
2. 抽液及初提纯 .....	113
3. 精提及结晶 .....	114
(一) 金属盐沉淀法 .....	115
(二) 乙醇沉淀法 .....	117
(三) 等电点或酸化沉淀法 .....	118
(四) 超速离心法 .....	118
(五) 梯级密度离心提纯法 .....	120
(六) 结晶 .....	120
二、形态及体积的观测 .....	123
1. 电子显微 .....	123



2. 超外过滤 .....	128
3. 沉淀常数及扩散系数 .....	130
4. X-射线的绕射及光的散射 .....	133
三、植物病毒的一些物理属性 .....	133
1. 光谱光度的吸收 .....	133
2. 电泳及色层分析 .....	135
3. 物理钝化 .....	137
小 结 .....	144
第七章 化学组成及繁殖机制 .....	145
一、病毒质粒中的蛋白质组成 .....	145
二、病毒质粒中的核酸 .....	150
三、病毒的蛋白质及核酸的作用 .....	153
四、病毒的繁殖 .....	155
1. 细菌噬菌体的繁殖过程 .....	155
2. 高等植物病毒的繁殖过程 .....	157
3. 影响病毒繁殖的因素 .....	160
4. 病毒繁殖机制的学说 .....	161
(一) Watson-Crick 氏对偶增殖论 .....	162
(二) 造模增殖论 .....	162
(三) 链顶增殖论 .....	164
小 结 .....	165
第八章 变异及遗传 .....	167
一、病毒株系的鉴别 .....	168
1. 血清反应试验 .....	169
2. 交互保护试验 .....	170
3. 寄主范围的相似性 .....	170
4. 传播方式的相似性 .....	171
5. 对寄主本质改变反应的相似性 .....	171
6. 对理化条件稳定性的相似性 .....	171
二、获致植物病毒株系的途径 .....	172
1. 在自然侵染中的选择 .....	172
2. 特异病斑的分离 .....	172
3. 利用分化寄主 .....	172

4. 从高温下选取 .....	173
5. 枯斑分离 .....	173
三、植物病毒相关株系的理化研究 .....	173
四、病毒遗传因质的交换 .....	174
1. 噬菌体遗传因质的交换 .....	174
2. 植物病毒遗传因质的交换 .....	175
小結 .....	177
第九章 干扰和协生 .....	179
一、不相关病毒株系间的干扰作用及协生作用 .....	179
二、相关病毒株系间的干扰作用 .....	182
1. 高度恒定保护作用 .....	182
2. 变异保护作用 .....	183
3. 低度保护作用 .....	183
三、試驗方法对相关株系間交互保护作用的影响 .....	183
四、干扰作用的机制学說 .....	185
1. 抗体学說 .....	185
2. 营养基質耗竭学說 .....	186
3. 繁殖点限制学說 .....	187
4. 吸附論 .....	187
小結 .....	188
第十章 植物病毒的抗血清 .....	189
一、抗原及抗体的制备原則 .....	191
二、凝集反应和沉淀反应 .....	194
1. 試管稀釋反应 .....	195
2. 微量沉淀反应 .....	195
3. 明胶或洋菜渗透反应 .....	196
4. 小試管环状沉淀反应 .....	196
5. 沉淀反应試驗中的問題 .....	197
三、补体結合反应 .....	197
四、植物病毒株系間相关性的血清反应鉴定 .....	199
1. 未知病毒提純分离物的血清鉴定 .....	199
2. 未知病毒粗提純分离物的血清鉴定 .....	200

3. 两个病毒相关株系的交互吸附 .....	201
4. 多病毒相关株系的交互吸附試驗 .....	203
五、血清反应定量分析 .....	205
1. 效价比值法 .....	205
2. $\alpha$ -最适值比数法 .....	206
六、抗血清在檢驗中的应用 .....	208
小結 .....	209
第十一章 鈍化及治疗物质 .....	211
一、在活体外的鈍化物质 .....	212
1. 高等植物的压出液 .....	212
2. 微生物的代謝产物——抗菌素 .....	213
3. 血清 .....	214
4. 酶 .....	214
5. 其他鈍化物质 .....	215
6. 体外鈍化物质抑制侵入的机制 .....	215
二、活体内的鈍化或治疗物质 .....	216
1. 金属盐 .....	216
2. 氢醌、磺胺及有机酸 .....	216
3. 嘌呤及嘧啶 .....	217
4. 氨基酸 .....	219
5. 維生素 .....	219
6. 植物生长素 .....	220
7. 抗菌素 .....	220
8. 染料 .....	221
三、測定鈍化物质效果的一般方法 .....	221
小結 .....	222
第十二章 分类及命名 .....	223
一、約翰遜氏的植物病毒分类法 .....	224
二、荷尔姆氏的植物病毒分类法 .....	230
三、麦金尼氏的修改分类方案 .....	231
四、其他一些分类方案及其特点 .....	233
五、关于植物病毒的命名問題 .....	236
小結 .....	239

第十三章 病毒的起源及进化学說 .....	240
一、病毒是生命体嗎? .....	240
二、病毒是大有机体退化的結果嗎? .....	241
三、病毒的起源及其进化的辯証关系 .....	243
四、从病毒核酸与寄主細胞核酸研究的新进展看病毒的起源和进化 .....	245
小結 .....	247
第十四章 防治原則 .....	248
一、消灭侵染源及其传播介体 .....	248
1. 消灭侵染源 .....	248
(一) 种子 .....	249
(二) 繁殖材料 .....	249
(三) 杂草寄主和桥梁寄主 .....	251
(四) 污染病毒的土壤 .....	251
2. 防止病毒的传播 .....	252
(一) 昆虫及动物介体的防治 .....	252
(二) 接触传播的预防 .....	255
(三) 根靠接和花粉传播的预防 .....	255
二、改进作物品种的抗病及耐病性 .....	256
三、治疗問題 .....	258
四、綜合防治問題 .....	259
增录一 单子叶作物病毒 .....	261
增录二 茄科作物病毒 .....	268
增录三 瓜类及豆类作物病毒 .....	282
增录四 十字花科、藜科及其他田园草本作物病毒 .....	294
增录五 果树病毒及其他 .....	306
参考文献 .....	324
一般索引 .....	372
拉丁学名索引 .....	398

## 緒 論

### 一、植物病毒及病毒病害在农业生产中的經濟意义

**1. 植物病毒的破坏性** 植物病毒和其他侵染性的病原物一样，由于它的寄生性，破坏了农作物的正常生长发育，使农作物不能达到我們預期的目标。它所起的作用可以从降低质量、减少产量以至毁灭一种农作物的生产。

在历史上注意得較早的一种病毒病害便是馬鈴薯的退化病。十八世紀末到十九世紀初，此病在欧洲发现，以后遍布于欧美。随着馬鈴薯在我国的栽培，这一病害也侵入了我国。早在 1917 年 Murphy 的調查証明，病丛比健丛要减产 52—63%。解放以后，在我国发展馬鈴薯的生产中，也遇到了这个問題。我国馬鈴薯的二期栽培地区，叫做“锈球病”的，减产 30—50%，河北中部 1954—1955 年的发病率为 85—90%，减产 50—70%。由于这种情况，当地馬鈴薯不能留种，必須依靠大量的調种，从运输的消耗上看，带来的損失是巨大的。

桃树黄化病曾在美国流行，損失从 8% 以至 88%。在密歇根州的貝利县 1874 年的桃树数目为 654,000 株，到 1890 年活的仅有 42,863 株了，这也是历史上著名的一个病毒病害。这个病害在我国北部桃区的果园中存在，但没有成为大流行，可是存在着威胁。

柑桔黄龙病是我国柑桔区，特别是广东、福建两省最为重要的一种病毒病。在广东从 1937 年以来就注意到这个病害，而在福建則是近几年来才注意的。由于病害发展迅速，使許多柑桔减产或停产。

油菜是长江两岸最主要的夏熟油料作物，但是花叶病普遍流行。有些年份在一些地区的平均发病率为 42.7%，而个别极严重的达 94%。这种病害除造成油菜的大量死亡外，同时影响种子的产量及质量。一般病株种子的千粒重仅及健株的 1/3 (0.9 克与 2.81 克之比)，油脂量减少了 10%，而且发芽推迟，幼苗发育不良。

白菜孤丁是黄河以北普遍流行的一种十字花科病毒病害。平常年份对早白菜

为害較重(平均約在10%左右),晚菜上不过3—5%(以上指的是不能生长的菜株%)。在大流行年份,例如1952和1958年,造成很大損失,有些菜地連种三次都是孤丁苗。蘿卜花叶是另外一种十字花科病毒,在我国栽蘿卜的地区几乎到处发生。根据一些資料的分析,受病蘿卜依得病迟早及輕重,其損失可以从20%达到60%。

甜菜黃化毒病近15年来在欧洲成为流行状态,使欧洲許多栽培甜菜的国家不得不从事于这一病害的研究。Hull在英国的調查証明,此病发展很快,例如在1946年英国各地的发病率为6—11.4%,但1949年就达到20.6—81.8%。这一病害在我国内蒙甜菜区从1953年以来已有发现,特别是在采种区的附近地区,平均发病率达10—20%,部分甜菜地达50—90%。离采种区較远的地区为0.1—10%不等。受病甜菜的根产量,平均低25%左右,而含糖量則减少27—31%。

苹果的銹果和花脸是另外一种果树病毒病害,分布在我国东北及华北苹果区。1955年辽宁熊岳西洋苹果的銹果約占0.24%,而西北老苹果区的花脸占49.7%,山西中部占70%,河北則占30%。这种病害降低苹果的品质,同时产量亦大大降低。苹果上除銹果及花脸外,尚有一种花叶病,这种病害在某些苹果品种上特別严重,如青香蕉及倭錦等,受病树的好果率一般降低,病树果实不耐貯藏,此外病树有早期落叶現象,使树勢受損。

枣树为华北山区的重要經濟植物之一,十余年来枣疯病(一种病毒病害)在华北地区流行,造成枣树生产上的重大損失。个别地区因此病而伐去的枣树約有50%,有些地区因此病而死的达20%。

我国农作物中除了这些具有重大意义的病毒病害外,还有許多在一定地区、一定情况下有严重性的病害,例如烤烟区的烟草花叶病,影响了烤烟的品质,重的影响了产量。估計这种病害流行时可以使烟草的損失达25%,而在早期受害的,有时可以損失到60%。例如美国每年烟草受病毒病損失可以达2,000万公斤之巨。

在我国都市及工矿区的发展中,由于蔬菜面积的扩大,番茄病毒病害問題,亦随之严重起来。这个病害传染快,因此普遍性很大。一般单毒源侵染的花叶型病所致減产平均为10%,但是复合毒源的侵染,常表現严重坏死症,使番茄的生产受到严重損失,有些溫室,在冬春季节,由于复合病毒的侵染而使番茄不能收获。

葫蘆科植物的病毒病及豆科植物的病毒病,亦是我們經常注意的,特別是黃瓜和西葫蘆、四季豆和花生等病毒病害,对作物产量、品质,都有一定損失,不过損失多少,各地情况不一,較难估計。

在大田作物方面，华北地区的谷子(粟)紅叶病，新疆的小麦“綠化”病及玉米“条紋”病等，都在一定程度上影响了生产。

最近在国外发生的重大植物病毒病害，是非洲的可可树的肿枝病。1936年鉴定为一种病毒病害，使可可的产量大为降低。1936—1937年，黄金海岸东部省区的收获是116,000吨，而1945—1946年只有64,000吨，損失相当于200万英磅的价值。为了清除这一病害，1955年黄金海岸地区砍伐了4,000万株病树。

**2. 植物病毒的經濟利用** 植物病毒侵染了植物以后，除了使产量及品质上遭受損失外，还有一些病毒也可以利用来增进植物的經濟价值。有些植物病毒侵染植物后，常使植物的叶及花变色，从單純的色彩变为杂色性，而同时并不严重地影响植物的生长发育。因此在栽培中，常常可以借此增加它的观赏价值。我国劳动人民，很久以来就知道这个現象，并加以利用。例如菊花中的“綠菊”就是一种带有病毒的菊花。有病的菊花的叶部沒有显著的症状，但是花冠卷曲，白色种呈現綠色，被認為是一个珍奇的品种。通过无性繁殖，保持了这种綠色花的特点。此外牡丹中有所謂“綠牡丹”，也是一种病毒病的利用。我国观赏植物中的金心黄楊是一种病毒病。这种黄楊的叶片心部或叶緣，保持了金黄色，通过无性繁殖可以保持这个观赏特点，即通过嫁接可以传染。

大約在1637年左右，荷兰的园艺工作者已經知道郁金香的美丽杂色种是通过嫁接方法用人工創造。在东印度发现杂色錦麻(*Abutilon striatum*)，1869年从該地带到欧洲及美洲用嫁接方法大量繁殖，作为观赏植物之用。1899年Beijerinck認為这是一种病毒病害。象这一类的事例是非常多的。人們利用这些病毒病害創造了所謂园艺上的新“变种”。例如日本卫矛(*Euconymus japonica*)中的許多园艺变种：金边(*Argenteo marginatus*)、花叶(*Marmor*)、綠边(*Chlorinomarginata*)及黄斑(*Aureo maculata*)等，实际上都是病毒表現的一类症状。

由此可见，人类在观赏园艺中已經有很长的历史，利用了植物病毒，而对这种利用，我国劳动人民比任何一国都早。在花卉园艺中，利用植物病毒創造新的美丽的“变种”，还是可以发展的一个途径。

## 二、植物病毒在生物学上的意义

植物病毒本身在生物学的研究中，現在占有极其重要的地位。首先因为它的結構和生活特性，表現出它是界乎无生命和有生命細胞型机体之間的一个中間类型，

也可以說,它是有生命的无細胞型的有机体。由于它的結構簡單,而且有些在結晶以后尚能保持其繁殖能力,許多生物学家、生物化学家及物理学家都集中精力来研究它的繁殖机制,希望借此来揭露“生命之謎”。

在生物学中,生物的生命的基本是什么,是迄今尚未揭发的一个疑問。人类能合成核酸,但人类还未能合成一个能自行繁殖的最簡單的有机体。問題在于人类还没有認識繁殖的机制。病毒可能供給我們这种研究以便利。目前病毒的主要組成是蛋白质及核酸,已被确認,有些核酸的主要作用也已認識,因此通过这个途径研究生命机制是有希望的。恩格斯曾說过:“如果有一天以化学方法合成了蛋白质体,那么他們无疑地揭露了生命的現象,并将得出代謝作用,不管它是如何微弱而生命短促”。

### 三、国际植物病毒学发展的概况及当前研究的方面

植物病毒病害,象其他病害一样,是早就存在的了,只是認識它是一种传染性的病害,却是近百年来事。人类認識植物病毒病原比認識真菌及細菌病原为晚。这是因为病原的認識常和其他科学技术的进展有着密切的关系。光学显微鏡的制作,虽然在1590年已由荷兰人Janassens开始,但它的改进及完备到可以用于科学研究,是从Leeuwenhoek(1632—1723)的工作以后。光学显微鏡的日益完善,使真菌及細菌的研究得以优先发展。但是光学显微鏡是无法用来观察植物病毒的,因此早期把植物病毒病害当作生理病害来看待是不足为奇的。但是在沒有微观的工具以前,人类毕竟也証实了一种超光学显微鏡視力的病原物的存在。这种病原物的进入微观視野,則是在电子显微鏡的創造和应用以后(1939)。

整个植物病毒学的发展可以分为四个时期。这些时期并不是突然划分的,各时期中都已酝酿着下一个时期进展的方向的萌芽。这些时期一般划分为:(一)症状描述期,(二)病原認識期,(三)病理学及流行規律的研究期,(四)生物化学及生物物理研究病毒的本质期。

1. **植物病毒病害症状描述期** (1576—1869) 植物病毒病害的記述,实际上在我国已有很久的历史,这在前文关于植物病毒病害的經濟利用一节中已經提到。当然那时沒有人指出,这些美丽的观赏植物,是由一种传染性的病毒所致。

植物病毒学的发展也是和經濟的发展分不开的,也是和生产的要求分不开的。荷兰的郁金香栽培是举世知名的,郁金香在园艺上有巨大的經濟价值,因此很早以



来,在荷兰研究郁金香的杂色性,并证明通过嫁接可以使杂色性“遗传”。但重要的研究的开始,是在十八世纪欧洲出现马铃薯退化病以后。这种病害使欧洲马铃薯的生产遭到重大的损失。农学家对于马铃薯退化的原因莫衷一是。1778年英国曼彻斯特农艺学会提出了一种奖金,指定授与阐明退化病病原的人。

烟草花叶病是早已存在的病害,1859年 Van Swieten 观察了这种病害,并加以描述,可是他没有说明这种病害的传染性。在文献中还可以找到类似的材料,不过都只停留在症状的描述上,而没有进一步来阐明其病原。

**2. 植物病毒病原的认识期 (1869—1906)** 对于烟草花叶病的传染性试验,是一个在荷兰工作的德国人 Adolf Mayer (1886) 进行的。他把病株的汁液注射到健株内,使健株发生了同样的症状。他得出了花叶病是一种可以传染的病害的结论,也就是说,这是不同于生理病害的。花叶病的名称 (Mosaikkrankheit) 就是他提出的。差不多在同时 (1888), 美国的一个植物细菌学家 E. F. Smith 正在研究一种桃树的黄化病。他原认为这种病害可能是由一种细菌所致,但是用细菌接种的技术并不能诱发这种病害,而用芽接和嫁接则可以把这种病害传给健株,他并没有得出病原的结论。

俄国的真菌学家 Ivanowski (1892) 也以烟草花叶病进行了试验。他把病株的压出液通过章伯兰氏细菌滤器,把滤液来接种健全烟株,结果健株发生了同样的花叶病。这种细菌滤器是不能让一般细菌通过的,因此滤液中不可能有已知的细菌。他认为这种病原物不同于一般的细菌,而是另一种未知的微生物。他把病毒和其他微生物分开,是一个划时代的创举,给其后的研究开辟了道路,过滤性病毒这一名词从此沿用至今。

较 Ivanowski 稍迟 (1898), 荷兰的 Beijerinck 发表了他的研究结果。当时他并不知道 Ivanowski 的研究,但他以同样方法获得了同样的结果。他认为这种病原物是一种有生命的、能传染的液体,他把它称做传染活液 (Contagium vivum fluidum)。

自从植物病毒的传染性确定以后,许多研究工作者在 1869 到 1906 年之间提出了自己对植物病毒的本质的看法。一般可以分为三派: 第一派认为植物病毒是一种特殊的极为微小的生物,也许是一种极小的细菌。具有这种概念的有 Mayer 及 Ivanowski, 而 Hadley 则由于细菌可滤性阶段的发现而认为这种病原物很可能是细菌的一个可滤性阶段。

第二派认为这种病原物是属于酶一类的物质 (1907—1920)。这一派的代表有 Wood (1899) 及 Allard (1916)。Wood 认为烟草花叶病中出现的褪绿现象是氧化酶过