



国家出版基金项目  
National Publishing Fund Project

动物疫病防控出版工程

世界兽医经典著作译丛

# 兽医病毒学

FENNER'S VETERINARY VIROLOGY

第4版

[美] N. James MacLachlan  
Edward J. Dubovi

主编

孔宪刚 刘胜旺

主译

 中国农业出版社



动物疫病防控出版工程

世界兽医经典著作译丛

# 兽医病毒学

Fenner's Veterinary Virology

第4版

[美] N. James MacLachlan Edward J. Dubovi 主编  
孔宪刚 刘胜旺 主译

中国农业出版社

Fenner's Veterinary Virology, 4/E  
N. James MacLachlan & Edward J. Dubovi  
ISBN: 978-0-12-375158-4

Copyright ©2011 by Elsevier. All rights reserved.  
Authorized Simplified Chinese translation edition published by Elsevier (Singapore) Pte Ltd. and China Agriculture Press.  
Copyright ©2014 by Elsevier (Singapore) Pte Ltd.  
All rights reserved.

Published in China by China Agriculture Press under special arrangement with Elsevier (Singapore) Pte Ltd.. This edition is authorized for sale in China only, excluding Hong Kong SAR, Macau SAR and Taiwan. Unauthorized export of this edition is a violation of the Copyright Act. Violation of this Law is subject to Civil and Criminal Penalties.

本书简体中文版由Elsevier (Singapore) Pte Ltd.授予中国农业出版社在中国大陆地区（不包括香港、澳门特别行政区以及台湾地区）出版与发行。未经许可之出口，视为违反著作权法，将受法律之制裁。

本书封底贴有Elsevier防伪标签，无标签者不得销售。

本书内容的任何部分，事先未经出版者书面许可，不得以任何方式或手段复制刊登或在网上传播，否则将追究法律责任。

北京市版权局著作权合同登记号：图字01-2013-1227

## 图书在版编目 (CIP) 数据

兽医病毒学/ (美) 马克拉克伦 (MacLachlan, N.), (美) 杜波维 (Dubovi, E. J.) 主编; 孔宪刚, 刘胜旺主译. —4版.  
—北京: 中国农业出版社, 2015. 12  
ISBN 978-7-109-19937-8

I. ①兽… II. ①马… ②杜… ③孔… ④刘… III. ①兽医学—病毒学 IV. ①S852.65

中国版本图书馆CIP数据核字(2014)第312507号

中国农业出版社出版  
(北京市朝阳区麦子店街18号楼)  
(邮政编码 100125)  
策划编辑 邱利伟 黄向阳  
责任编辑 神翠翠

北京通州皇家印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行  
2015年12月第4版 2015年12月北京第1次印刷

开本: 889mm × 1194mm 1/16 印张: 33  
字数: 850千字  
定价: 298.00元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

## 《动物疫病防控出版工程》编委会

---

主任委员 于康震

副主任委员 陈焕春 刘秀梵 张仲秋

委 员 (按姓名笔画排序)

于康震 才学鹏 马洪超 孔宪刚 冯忠武

刘秀梵 刘增胜 李长友 杨汉春 张仲秋

陆承平 陈焕春 殷 宏 童光志

## 《世界兽医经典著作译丛》译审委员会

顾 问 于康震 贾幼陵 陈焕春 夏咸柱

刘秀梵 张改平 高 福

主任委员 张仲秋

副主任委员 (按姓名笔画排序)

才学鹏 马洪超 王功民 孔宪刚 冯忠武 刘增胜 江国托 李长友

张 弘 陆承平 陈 越 徐百万 殷 宏 黄伟忠 童光志

委 员 (按姓名笔画排序)

丁伯良 马学恩 王云峰 王志亮 王树双 王洪斌 王笑梅

文心田 方维焕 卢 旺 田克恭 冯 力 朱兴全 刘 云

刘 朗 刘占江 刘明远 刘建柱 刘胜旺 刘雅红 刘湘涛

苏敬良 李怀林 李宏全 李国清 杨汉春 杨焕民 吴 晗

吴艳涛 邱利伟 余四九 沈建忠 张金国 陈怀涛 陈耀星

邵华莎 林典生 林德贵 罗建勋 周恩民 郑世军 郑亚东

郑增忍 赵玉军 赵兴绪 赵茹茜 赵德明 侯加法 施振声

骆学农 袁占奎 索 勋 夏兆飞 黄保续 崔治中 崔保安

康 威 焦新安 曾 林 谢富强 窦永喜 雒秋江 廖 明

熊惠军 颜起斌 操继跃

执行委员 孙 研 宋俊霞 黄向阳

### 支持单位

农业部兽医局

中国动物卫生与流行病学中心

中国农业科学院哈尔滨兽医研究所

青岛易邦生物工程有限公司

中农威特生物科技股份有限公司

中国牧工商(集团)总公司

中国动物疫病预防控制中心

中国农业科学院兰州兽医研究所

中国兽医协会

哈尔滨维科生物技术开发公司

大连三仪集团

## 《兽医病毒学》译者名单

---

主 译 孔宪刚 刘胜旺

参译人员 (按姓名笔画排序)

王 芳 王云峰 王晓钧 孔宪刚 石星明 冯 力 朱远茂 乔传玲  
华荣虹 刘长军 刘平黄 刘胜旺 刘益民 刘家森 安同庆 祁小乐  
孙 元 李 素 李慧昕 时洪艳 张 鑫 张艳萍 陈建飞 邵昱昊  
赵 妍 秦立廷 高玉龙 崔红玉 韩宗玺 蔡雪辉

## 原书作者

---

### **Stephen W. Barthold, DVM, PhD, Dip ACVP**

Director, Center for Comparative Medicine  
Distinguished Professor, Department of Pathology,  
Microbiology and Immunology  
School of Veterinary Medicine  
University of California,  
Davis, California, USA  
*Virus infections of laboratory animals*

### **Richard A. Bowen, DVM, PhD**

Professor, Department of Biomedical Sciences  
College of Veterinary Medicine and Biomedical  
Sciences  
Colorado State University  
Fort Collins, Colorado, USA  
*Rhabdoviridae, Filoviridae, Bornaviridae, Bunyaviridae,  
Arenaviridae, Flaviviridae*

### **Ronald P. Hedrick, PhD**

Professor, Department of Medicine and Epidemiology  
School of Veterinary Medicine  
University of California,  
Davis, California, USA  
*Virus infections of fish*

### **Donald P. Knowles, DVM, PhD, Dip ACVP**

Research Leader, USDA/Agricultural Research Services,  
Animal Diseases Research Unit  
Professor, Department of Veterinary Microbiology and  
Pathology  
College of Veterinary Medicine  
Washington State University  
Pullman, Washington, USA  
*Poxviridae, Asfarviridae and Iridoviridae, Herpesvirales,  
Adenoviridae, Prion Diseases*

### **Michael D. Lairmore, DVM, PhD, Dip ACVP, Dip ACVM**

Professor of Veterinary Biosciences and Associate Dean  
for Research and Graduate Studies, College of Veterinary  
Medicine  
Associate Director for Basic Sciences, Comprehensive  
Cancer Center  
The Ohio State University  
Columbus, Ohio, USA  
*Retroviridae*

### **Colin R. Parrish, PhD**

Professor of Virology  
Baker Institute for Animal Health  
Department of Microbiology and Immunology  
College of Veterinary Medicine  
Cornell University  
Ithaca, New York, USA  
*Papillomaviridae and Polyomaviridae, Parvoviridae,  
Circoviridae*

### **Linda J. Saif, PhD, Dip ACVM**

Distinguished University Professor  
Food Animal Health Research Program  
Department of Veterinary Preventive Medicine  
Ohio Agricultural Research and Development Center  
The Ohio State University  
Wooster, Ohio, USA  
*Reoviridae, Coronaviridae*

### **David E. Swayne, DVM, PhD, Dip ACVP**

Center Director  
USDA/Agricultural Research Services  
Southeast Poultry Research Laboratory  
Athens, Georgia, USA  
*Virus infections of birds*

## 《动物疫病防控出版工程》总序

近年来，我国动物疫病防控工作取得重要成效，动物源性食品安全水平得到明显提升，公共卫生安全保障水平进一步提高。这得益于国家政策的大力支持，得益于广大动物防疫人员的辛勤工作，更得益于我国兽医科技不断进步所提供的强大支撑。

当前，我国正处于加快建设现代养殖业的历史新阶段，人民生活水平的提高，不仅要求我国保持世界最大规模的养殖总量，以满足动物产品供给；还要求我们不断提高养殖业的整体质量效益，不断提高动物产品的安全水平；更要求我们最大限度地减少养殖业给人类带来的疫病风险和环境压力。要解决这些问题，最根本的出路还是要依靠科技进步。

2012年5月，国务院审议通过了《国家中长期动物疫病防治规划（2012—2020年）》，这是新中国成立以来，国务院发布的第一个指导全国动物疫病防治工作的综合性规划，具有重要的标志性意义。为配合此规划的实施，及时总结、推广我国最新兽医科技创新成果，同时借鉴国外先进的研究成果和防控经验，我们通过顶层设计规划了《动物疫病防控出版工程》，以期通过系列专著出版，及时将研究成果转化和传播到疫病防控一线，全面提高从业人员素质，提高我国动物疫病防控能力和水平。

本出版工程站在我国动物疫病防控全局的高度，力求权威性、科学性、指导性和实用性相兼容，致力于将动物疫病防控成果整体规划实施，重点把国家优先防治和重点防范的动物疫病、人兽共患病和重大外来动物疫病纳入项目中。全套书共31分册，其中原创专著21部，是根据我国当前动物疫病防控工作的实际需要而规划，每本书的主编都是编委会反复酝酿选定的、有一定行业公认度的、长期在单个疫病研究领域有较高造诣的专家；同时引进世界兽医名著10本，以借鉴世界同行的先进技术，弥补我国在某些领域的不足。

本套出版工程得到国家出版基金的大力支持。相信这些专著的出版，将会有力地促进我国动物疫病防控水平的提升，推动我国兽医卫生事业的发展，并对兽医人才培养和兽医学科建设起到积极作用。

农业部副部长



## 《世界兽医经典著作译丛》总序

引进翻译一套经典兽医著作是很多兽医工作者的一个长期愿望。我们倡导、发起这项工作的目的很简单，也很明确，概括起来主要有三点：一是促进兽医基础教育；二是推动兽医科学研究；三是加快兽医人才培养。对这项工作的热情和动力，我想这套译丛的很多组织者和参与者与我一样，来源于“见贤思齐”。正因为了解我们在一些兽医学科、工作领域尚存在不足，所以希望多做些基础工作，促进国内兽医工作与国际兽医发展保持同步。

回顾近年来我国的兽医工作，我们取得了许多成绩。但是，对照国际相关规则标准，与很多国家相比，我国兽医事业发展水平仍然不高，需要我们博采众长、学习借鉴，积极引进、消化吸收世界兽医发展文明成果，加强基础教育、科学技术研究，进一步提高保障养殖业健康发展、保障动物卫生和兽医公共卫生安全的能力和水平。为此，农业部兽医局着眼长远、统筹规划，委托中国农业出版社组织相关专家，本着“权威、经典、系统、适用”的原则，从世界范围遴选出兽医领域优秀教科书、工具书和参考书 50 余部，集合形成《世界兽医经典著作译丛》，以期为我国兽医学科发展、技术进步和产业升级提供技术支撑和智力支持。

我们深知，优秀的兽医科技、学术专著需要智慧积淀和时间积累，需要实践检验和读者认可，也需要具有稳定性和连续性。为了在浩如烟海、林林总总的著作中选择出真正的经典，我们在设计《世界兽医经典著作译丛》过程中，广泛征求、听取行业专家和读者意见，从促进兽医学科发展、提高兽医服务水平的需要出发，对书目进行了严格挑选。总的来看，所选书目除了涵盖基础兽医学、预防兽医学、临床兽医学等领域以外，还包括动物福利等当前国际热点问题，基本囊括了国外兽医著作的精华。

目前，《世界兽医经典著作译丛》已被列入“十二五”国家重点图书出版规划项目，成为我国文化出版领域的重点工程。为高质量完成翻译和出版工作，我们专门组织成立了高规格的译审委员会，协调组织翻译出版工作。每部专著的翻译工作都由兽医各学科的权威专家、学者担纲，翻译稿件需经翻译质量委员会审查合格后才能定稿付梓。尽管如此，由于很多书籍涉及的知识点多、面广，难免存在理解不透彻、翻译不准确的问题。对此，译者和审校人员真诚希望广大读者予以批评指正。

我们真诚地希望这套丛书能够成为兽医科技文化建设的一个重要载体，成为兽医领域和相关行业广大学生及从业人员的有益工具，为推动兽医教育发展、技术进步和兽医人才培养发挥积极、长远的作用。

国家首席兽医师

《世界兽医经典著作译丛》主任委员



## 前言：动物病毒学历史简介

三种复发性的因素映射着人类社会发展的历史：①环境的改变；②人类之间的矛盾和冲突；③传染性疾病。传染性疾病不但直接影响人口数量，而且影响人类食物的供应。兽医科学的来源正是根植于保证食用动物、纤维生产动物和役用动物的健康。到19世纪后期，对引起植物和动物特异性疾病的微生物进行开拓性研究以来，才开始能够控制动物疾病的暴发。Ivanofsky和Beijernck(1892—1898)在烟草花叶病毒(tobacco mosaic virus)传染方面的研究促进了病毒学的形成。这两位科学家将感染的烟草花叶匀浆后，用能够过滤细菌的滤膜将其汁液过滤，证明该滤液是引起传染的因子。Beijernck同时发现，该可滤过性的因子稀释以后仍然能够保持其感染“强度”，而且只有当返回到烟草这种植物上时才起作用。通过敏锐的观察发现，这一滤过性因子是一具有起源且能够复制的实体，而不是化学物质或者毒素。就在Beijernck鉴定烟草花叶病毒具有传播性的同时，也开启了兽医病毒学研究的时代。Loeffler和Frosch(1898)将这种过滤准则应用于家畜疾病，也就是后来称为口蹄疫的疾病。将滤过性的因子在易感动物反复传代，复制急性病例，确定了滤过性因子具有“传染性”的本质，同时也提供了证据证明其感染过程不同于毒性物质。这些早期的研究为将病毒定义为滤过性因子提供了必要的依据，直到40年后，化学和物理学研究才揭示了病毒的结构基础。

在20世纪初期，应用过滤准则来观察复制的急性动物病例与预期定义为病毒感染之间的相关性，包括：非洲马瘟、鸡瘟（高致病性禽流感）、狂犬病、犬瘟热、马传染性贫血、牛瘟和非洲猪瘟（猪霍乱）（表1-1）。在1911年，Rous发现了第一个病毒，这一病毒具有致癌（肿瘤）性，Rous因这一发现获得了诺贝尔奖。由于用于定义滤过性因子的研究手段有限，因

此早期的病毒学研究具有怀疑性和不确定性。即使进行了过滤，但由于滤过性因子大小不同而产生滤过截留，使得滤过性因子之间存在差异。一些滤过性因子可被有机溶剂灭活，而另一些则对有机溶剂有抵抗性。以马传染性贫血为例，该病的急性型和慢性型很复杂，是一直无法解决的难题。这种明显的不一致性，很难为滤过性因子建立统一的概念。对于马病和牛病来说，饲喂工作比较繁重。细菌病毒的发现对定义滤过性因子提供了帮助。1915年，Twort检测到了能够杀死细菌的滤过性因子。与植物或动物的滤过性因子一样，细菌病毒稀释液可通过接种新的细菌培养物而重新获得感染强度。Lelix d'Herelle也提出将能够杀死细菌的滤过性因子称为“噬菌体”。他定义了蚀斑实验用于噬菌体的滴定，这一技术成为定义病毒特性的基石，同时也是病毒遗传学研究的基础。

对烟草花叶病毒的开创性研究促进了“滤过性因子”——也就是病毒的进一步研究。具体来说，感染后的烟草植物所产生的高浓度病毒赋予这种传染性物质具有化学和物理特征。在20世纪30年代早期，有证据表明感染烟草植物的因子是由蛋白组成的，用家兔制备的抗体可以中和病毒。1935年，烟草花叶病毒被晶体化，1939年，第一张电子显微镜照片记录了病毒形态。病毒具有特殊属性是一既定事实。1931年，鸡胚用于病毒培养，这是动物病毒学研究的新进展。同年，Shope鉴定了猪流感病毒。1933年，从人感染的病例中分离出流感病毒。在猪体中分离鉴定H1N1毒株被认为是第一个动物“新发”疾病，也就是说，病毒跨越种属障碍且能够维持其自身在新的物种中作为感染性因子。为了不再使用大型动物进行试验，同时为人类疾病（如流感）研究提供模型系统，小鼠和大鼠成为动物病毒研究的重要动物模型。这样就诞生了实验动物医学计划，这是生物医学研究的重要支柱。

1938—1948年，这十年见证了Ellis、Delbruck和Luria等人的主要研究进展，他们使用噬菌体

# C O N T E N T S 目 录

《动物疫病防控出版工程》总序

《世界兽医经典著作译丛》总序

## 第一部分

### 兽医和人畜共患病毒学总则

- 第 1 章 病毒的属性 3
- 第 2 章 病毒复制 21
- 第 3 章 病毒感染和疾病的发病机制 43
- 第 4 章 抗病毒免疫与预防 75
- 第 5 章 病毒感染的实验室诊断 102
- 第 6 章 病毒病的流行病学和控制 127

## 第二部分

### 兽医和人畜共患病毒

- 第 7 章 痘病毒科 153
- 第 8 章 非洲猪瘟病毒科与虹彩病毒科 168
- 第 9 章 疱疹病毒目 179
- 第 10 章 腺病毒科 202
- 第 11 章 乳头瘤病毒科和多瘤病毒科 213
- 第 12 章 细小病毒科 226
- 第 13 章 圆环病毒科 239
- 第 14 章 逆转录病毒科 246

- 第 15 章 呼肠孤病毒科 280
- 第 16 章 双 RNA 病毒科 298
- 第 17 章 副黏病毒科 305
- 第 18 章 弹状病毒科 332
- 第 19 章 丝状病毒科 348
- 第 20 章 博尔纳病毒科 355
- 第 21 章 正黏病毒科 360
- 第 22 章 布尼亚病毒科 381
- 第 23 章 沙粒状病毒科 395
- 第 24 章 冠状病毒科 403
- 第 25 章 动脉炎病毒科与杆套病毒科 426
- 第 26 章 小核糖核酸病毒科 436
- 第 27 章 嵌杯病毒科 453
- 第 28 章 星状病毒科 462
- 第 29 章 披膜病毒科 467
- 第 30 章 黄病毒科 479
- 第 31 章 其他病毒：戊型肝炎病毒、嗜肝 DNA 病毒科、 $\delta$  病毒、指环病毒和未分类病毒 495
- 第 32 章 朊病毒：传染性海绵状脑病的病原 501
- 索引 510

PART 1 · 第一部分

# 兽医和人畜共患病毒学总则

THE PRINCIPLES OF VETERINARY AND ZOOONOTIC



# 病毒的属性

Chapter  
第 1 章

1

## 章节内容

一 前言：动物病毒学历史简介	4
二 病毒的特性	7
(一) 病毒的化学组成	9
(二) 病毒粒子中的核酸成分	9
(三) 病毒粒子中的蛋白成分	10
(四) 病毒膜脂质层	11
三 病毒形态	11
(一) 病毒粒子的结构	13
(二) 病毒粒子的对称性	14
四 病毒分类	16

## 前言：动物病毒学历史简介

三种复发性的因素映射着人类社会发展的历史：①环境的改变；②人类之间的矛盾和冲突；③传染性疾病。传染性疾病不但直接影响人口数量，而且影响人类食物的供应。兽医科学的来源正是根植于保证食用动物、纤维生产动物和役用动物的健康。到19世纪后期，对引起植物和动物特异性疾病的微生物进行开拓性研究以来，才开始能够控制动物疾病的暴发。Ivanofsky和Beijernck(1892—1898)在烟草花叶病毒(tobacco mosaic virus)传染方面的研究促进了病毒学的形成。这两位科学家将感染的烟草花叶匀浆后，用能够过滤细菌的滤膜将其汁液过滤，证明该滤液是引起传染的因子。Beijernck同时发现，该可滤过性的因子稀释以后仍然能够保持其感染“强度”，而且只有当返回到烟草这种植物上时才起作用。通过敏锐的观察发现，这一滤过性因子是一具有起源且能够复制的实体，而不是化学物质或者毒素。就在Beijernck鉴定烟草花叶病毒具有传播性的同时，也开启了兽医病毒学研究的时代。Loeffler和Frosch(1898)将这种过滤准则应用于家畜疾病，也就是后来称为口蹄疫的疾病。将滤过性的因子在易感动物反复传代，复制急性病例，确定了滤过性因子具有“传染性”的本质，同时也提供了证据证明其感染过程不同于毒性物质。这些早期的研究为将病毒定义为滤过性因子提供了必要的依据，直到40年后，化学和物理学研究才揭示了病毒的结构基础。

在20世纪初期，应用过滤准则来观察复制的急性动物病例与预期定义为病毒感染之间的相关性，包括：非洲马瘟、鸡瘟（高致病性禽流感）、狂犬病、犬瘟热、马传染性贫血、牛瘟和非洲猪瘟（猪霍乱）（表1-1）。在1911年，Rous发现了第一个病毒，这一病毒具有致瘤（肿瘤）性，Rous因这一发现获得了诺贝尔奖。由于用于定义滤过性因子的研究手段有限，因

此早期的病毒学研究具有怀疑性和不确定性。即使进行了过滤，但由于滤过性因子大小不同而产生滤过截留，使得滤过性因子之间存在差异。一些滤过性因子可被有机溶剂灭活，而另一些则对有机溶剂有抵抗性。以马传染性贫血为例，该病的急性型和慢性型很复杂，是一直无法解决的难题。这种明显的不一致性，很难为滤过性因子建立统一的概念。对于马病和牛病来说，饲喂工作比较繁重。细菌病毒的发现对定义滤过性因子提供了帮助。1915年，Twort检测到了能够杀死细菌的滤过性因子。与植物或动物的滤过性因子一样，细菌病毒稀释液可通过接种新的细菌培养物而重新获得感染强度。Lelix d'Herelle也提出将能够杀死细菌的滤过性因子称为“噬菌体”。他定义了蚀斑实验用于噬菌体的滴定，这一技术成为定义病毒特性的基石，同时也是病毒遗传学研究的基础。

对烟草花叶病毒的开创性研究促进了“滤过性因子”——也就是病毒的进一步研究。具体来说，感染后的烟草植物所产生的高浓度病毒赋予这种传染性物质具有化学和物理特征。在20世纪30年代早期，有证据表明感染烟草植物的因子是由蛋白组成的，用家兔制备的抗体可以中和病毒。1935年，烟草花叶病毒被晶体化，1939年，第一张电子显微镜照片记录了病毒形态。病毒具有特殊属性是一既定事实。1931年，鸡胚用于病毒培养，这是动物病毒学研究的新进展。同年，Shope鉴定了猪流感病毒。1933年，从人感染的病例中分离出流感病毒。在猪体中分离鉴定H1N1毒株被认为是第一个动物“新发”疾病，也就是说，病毒跨越种属障碍且能够维持其自身在新的物种中作为感染性因子。为了不再使用大型动物进行试验，同时为人类疾病（如流感）研究提供模型系统，小鼠和大鼠成为动物病毒研究的重要动物模型。这样就诞生了实验动物医学计划，这是生物医学研究的重要支柱。

1938—1948年，这十年见证了Ellis、Delbruck和Luria等人的主要研究进展，他们使用噬菌体

表1-1 病毒学历史上的里程碑

年份	研究者	事件
1892	Ivanofsky	烟草花叶病毒作为滤过性因子的鉴定
1898	Leoffler, Frosch	滤过性因子引起口蹄疫
1898	Sanarelli	黏液瘤病毒
1900	Reed	黄热病病毒
1900	Mcfadyean, Theiler	非洲马瘟病毒
1901	Centanni, Lode, Gruber	鸡瘟病毒(禽流感病毒)
1902	Nicolle, Adil-Bey	牛瘟病毒
1902	Spruell, Theiler	蓝舌病病毒
1902	Aujeszky	伪狂犬病毒
1903	Remlinger, Riffat-Bay	狂犬病病毒
1903	DeSchweinitz, Dorset	猪霍乱病毒(经典猪瘟病毒)
1904	Carré, Vallée	马传染性贫血病毒
1905	Spreull	蓝舌病病毒经昆虫传播
1905	Carré	犬瘟热病毒
1908	Ellermann, Bang	禽白血病病毒
1909	Landsteiner, Popper	脊髓灰质炎病毒
1911	Rous	劳氏肉瘤病毒——第一个肿瘤病毒
1915	Twort, d'Herelle	细菌病毒
1917	d'Herelle	噬斑实验的设计
1927	Doyle	新城疫病毒
1928	Verge, Christoforoni, Seifried, Krembs	猫细小病毒(猫泛白细胞减少症病毒)
1930	Green	狐脑炎病毒(犬腺病毒I型)
1931	Shope	猪流感病毒
1931	Woodruff, Goodpasture	用鸡胚繁殖病毒
1933	Dimmock, Edwards	马流产的病毒性病原
1933	Andrewes, Laidlaw, Smith	分离第一株人流感病毒
1933	Shope	猪是伪狂犬病的天然宿主
1933	Bushnell, Brandy	禽支气管炎病毒
1935	Stanley	烟草花叶病毒晶体化; 确证了病毒的蛋白性质
1938	Kausche, Ankuch, Ruska	第一个电子显微镜照片——烟草花叶病毒
1939	Ellis, Delbruck	一步法生长曲线——噬菌体
1946	Olafson, MacCallum, Fox	牛病毒性腹泻病毒
1948	Sanford, Earle, Likely	哺乳动物细胞的分离培养
1952	Dulbecco, Vogt	第一个动物病毒——脊髓灰质炎病毒的噬斑纯化
1956	Madin, York, Mckercher	牛疱疹病毒1型的分离
1957	Isaacs, Lindemann	干扰素的发现
1958	Horne, Brenner	负染电子显微镜的发展
1961	Becker	从野鸟储存宿主中第一次分离到禽流感病毒
1963	Plummer, Waterson	马流产病毒=疱疹病毒
1970	Temin, Baltimore	反转录酶的发现
1978	Carmichael, Appel, Scott	犬细小病毒2型
1979	World Health Orgnization	WHO宣布消灭天花病毒
1981	Pedersen	猫冠状病毒
1981	Baltimore	RNA病毒的第一个感染性克隆
1983	Montagnier, Barre-Sinoussi, Gallo	人免疫缺陷病病毒的发现
1987	Pedersen	猫的免疫缺陷病毒
1991	Wensvoort, Terpstra	猪繁殖与呼吸综合征病毒的分离
1994	Murray	亨德拉病毒的分离
1999		西尼罗河病毒进入北美

(续)

年份	研究者	事件
2002		SARS暴发
2005	Palase, Garcia-Sastre, Tumpey, Taubenberger	1918年大流行流感病毒的重建
2007		牛瘟病毒免疫程序的结束
2011?		宣布消灭牛瘟病毒

来探求细菌病毒的表型性状遗传机制。在病毒特性研究进展方面,细菌病毒的研究发展更快,因为细菌病毒的研究工作可以在人工培养基上完成,不像其他动物或植物病毒那样需要费力费时的病毒繁殖工作。在病毒复制过程中,一个关键的概念就是潜伏期,其可用噬菌体一步生长曲线来定义。病毒启动感染后会有一段时间失去感染能力,这一观察结果指导着对病毒复制模式的研究,其复制模式完全不同于其他所有复制实体。随着稳定的体外动物细胞培养技术的发展,动物病毒的研究发生了重大变化(1948—1955)。由于对脊髓灰质炎病毒感染的加强控制,提出了单细胞培养程序,将细胞培养基标准化,人源细胞系得到发展,且证明了脊髓灰质炎病毒可在非神经细胞上生长。在噬菌体概念定义了35年之后,这些研究成果都为脊髓灰质炎病毒蚀斑实验的发展提供了条件,所有因必须在动物系统进行操作而受到阻碍的动物病毒基础研究现在都变得可行。动物病毒学研究的细胞培养时代开始了。

人类疾病控制工作推动着病毒学的发展,同时也直接适用于动物病毒学研究。1946年,牛病毒性腹泻病毒被鉴定为牛群新发疾病的致病因子,到20世纪50年代晚期,该病被视为影响美国养牛业经济的最重要疾病。20世纪60年代早期,通过细胞培养分离了该病毒并生产了疫苗。1961年,首次在野鸟中发现流感病毒,确定了水禽和家禽类是A型流感病毒的天然宿主。20世纪70年代末,猫细小病毒变异株跨种侵染引发了犬细小病毒在世界范围的流行。此外,标准化的体外细胞培养程序可鉴定新的致病因子且能够很快生产有效疫苗。全部动脉炎病毒科(*Arteriviridae*)

成员都是在病毒学的细胞培养时代鉴定出来的,如马动脉炎病毒(1953)、乳酸脱氢酶升高病毒(1960)、猴出血热病毒(1964)和猪繁殖与呼吸综合征病毒(1991)。1983年,人免疫缺陷病毒(HIV)的发现引起了全世界的关注,但是在不久的将来,猴免疫缺陷病毒最终会与控制人艾滋病病毒感染同等重要。灵长类动物为致病机制的研究和疫苗的研制提供了动物模型,猴病毒存在于旧世界灵长类,也为HIV跨种(物种跳跃)感染的起源提供了联系。

病毒学研究的分子时代开始于20世纪70年代末80年代初。尽管1983年出现的聚合酶链反应(PCR)与病毒学没有相关性,但是迄今为止,这一技术的发展对病毒学有着其他技术无法比拟的深远影响。核酸序列的克隆技术产生了病毒的第一个感染性克隆(脊髓灰质炎病毒)。没有进行病毒分离(体外培养病毒)而是通过分子手段鉴定C型肝炎病毒,说明分子技术对病毒检测和诊断具有重要影响。一些不容易在体外培养的病毒,如乳头状瘤病毒、诺如病毒、轮状病毒和某些尼多病毒,现在可以在分子水平进行鉴定和常规检测。令人印象深刻的事件是由Jeffrey Taubenberger带领的基于1918年大流行的A型流感病毒RNA节段进行的感染性病毒的分子重建。通过分子技术再创造灭绝动物的梦想或许是遥不可及的,但是应用这一技术鉴定当前流行病毒的早期前体是有可能的。快速、经济的核苷酸测序技术重新定义了病毒学,全基因组测序很可能替代病毒分离物鉴定的少部分程序。通过对水和土壤样品的宏基因组分析已经鉴定了大量的新病毒,由此推测病毒可能携带比地球上所有其他物种加在一起还要多的遗传信息。