

全国高等农业院校教材

兽医病毒学

徐为燕 主编

兽医、兽医公共卫生、
兽医生物制品专业用

农业出版社

前 言

近20年来病毒学的发展日新月异，作为一门学科，不仅内容丰富，而且自成体系。有鉴于此，我国已有不少院校开设或准备开设“兽医病毒学”这门课程。为了解决相应的教材，在制定“七五”计划时，全国高等农业院校教材指导委员会决定编写本书，以供高等农业院校的兽医、兽医公共卫生及兽医生物制品等专业应用，也可供其他院校的有关专业、研究生以及从事兽医临床与检验工作的人员参考。

本书分总论、各论和实验室技术3篇共33章，并有附录。总论概述了动物病毒的一般特征，尤其是前6章应作为讲授的重点。考虑到教材的系统性和前瞻性，对目前公认的脊推动物病毒各科均有记述，特别注意收集了一些内容较新的资料，但讲授时可根据各地的具体情况有所取舍。各章病毒的科名尽量采用国内通用的中文译名，同时注明国际学名，以备查考。实验室技术部分，病毒的鸡胚接种和细胞培养是基础，其他实验可酌情安排。附录包括按动物种类编排的病毒病一览表，涉及牛、绵羊和山羊、猪、马、犬-猫-貂-禽、实验动物、鱼以及蜂和蚕等，以便读者查阅，并可补充按病毒科属分类编排之不足。此外，书末还附有“动物病毒名称英汉对照”，共收入较重要的动物病毒英文名称505条。中文译名根据通用和正确的原则拟定，可作为阅读外文专业文献时的工具。一些以英文字母为名、无需翻译的病毒则未列入。

本书主要以方定一和徐为燕主编：兽医病毒学（1984，江苏科技出版社），Fields, B. N.等著：Fundamental Virology（1986，Raven Press），Fenner, F.等著：Veterinary Virology（1987，Academic Press）为蓝本，并参考了国内外最新的有关资料和科研成果，由南京农业大学徐为燕教授主编。第一篇与第三篇全部及第二篇的第10、13、14及第26章的第1、5、7节由徐为燕教授编写。第二篇的第11、12、15、16、17、20、24章及第26章的第2、3、4、6节由陆承平教授编写。第二篇的第18、19、21、22、25章由李俊宝副教授编写。第二篇第9章、第23章由陈溥言教授编写。作为我国第一本兽医病毒学正式教材，全稿虽经多次修改，但因水平有限，错误之处在所难免，章节的安排也不尽合适，敬请读者指正。

本书承江苏省农业科学院吴纪棠研究员精心审阅并提出宝贵意见，插图由胡少昶和王绍平两位先生绘制，谨此一并致谢。

编 者

1992年1月

目 录

第一篇 总 论

第一章 导言	1
第一节 病毒学发展简史	1
第二节 病毒的基本特征	2
第二章 病毒的结构	2
第一节 病毒的结构特征	3
第二节 病毒的核酸	4
一、核酸的类型	4
二、核酸的分子量	5
第三节 病毒的衣壳	5
一、20面体对称	5
二、螺旋状对称	6
第四节 病毒的囊膜	6
第三章 病毒的增殖	7
第一节 病毒的增殖周期	7
第二节 吸附、穿入与脱壳	9
一、吸附	9
二、穿入	9
三、脱壳	10
第三节 生物合成	10
一、双股DNA病毒	10
二、单股DNA病毒	11
三、双股RNA病毒	11
四、单股RNA（正股）病毒	12
五、单股RNA（负股）病毒	12
六、单股RNA（正股，反录）病毒	12
第四节 病毒的装配和释放	14
一、无囊膜病毒	14
二、囊膜病毒	14
第四章 病毒的培养	15
第一节 实验动物	15
第二节 鸡胚	16
第三节 细胞培养	17

一、细胞培养迅速发展的原因	17
二、细胞培养的优点	17
三、细胞培养的类型	18
四、细胞培养的方法	18
五、细胞病变	19
六、空斑形成	20
第五章 病毒的变异	21
第一节 突变	21
一、位点突变	21
二、缺失突变	22
第二节 病毒间的相互作用	23
一、遗传重组	23
二、表型混合	24
三、病毒间的非遗传相互作用	24
第三节 缺陷病毒	25
第六章 病毒的致病机理	25
第一节 细胞损伤	26
一、对体外培养细胞的损伤	26
二、动物体内细胞的损伤	27
第二节 持续性感染	28
一、病毒特性方面	29
二、宿主免疫特性方面	29
第三节 细胞转化	29
第四节 先天性感染	31
第七章 干扰素	31
第一节 干扰素的种类	32
第二节 干扰素的特性	32
一、理化特性	32
二、生物学特性	33
第三节 干扰素的诱生剂	34
第四节 干扰素的生产	35
第五节 干扰素的作用	36
第六节 干扰素的检验	37
一、细胞病变抑制法	37
二、空斑抑制法	37
三、微量培养快速法	38
第八章 病毒的分类	38
第一节 病毒分类的基本依据	39

一、形态	39
二、核酸	39
三、多肽	39
四、血凝性	39
五、抗原结构	40
六、增殖部位	40
七、对理化因素的稳定性	40
八、生物媒介	40
九、嗜性、病理学变化和病症	40
第二节 病毒分类的密码	41

第二篇 各 论

第九章 微RNA病毒科	49
第一节 肠道病毒属	49
一、猪传染性脑脊髓炎病毒	50
二、猪水泡病病毒	51
三、雏鸭肝炎病毒	52
四、禽脑脊髓炎病毒	53
五、猪死木胎综合征病毒	54
第二节 心病毒属	54
一、脑心肌炎病毒	55
二、小鼠脑脊髓炎病毒	55
第三节 鼻病毒属	55
一、牛鼻病毒	56
二、马鼻病毒	56
第四节 口蹄疫病毒属	56
口蹄疫病毒	56
第十章 反录病毒科	59
第一节 肿瘤病毒亚科	60
一、禽白血病和肉瘤病毒群	61
二、禽网状内皮组织增多症病毒群	63
三、牛白血病病毒	63
四、猫白血病和肉瘤病毒	64
五、鼠白血病和肉瘤病毒群	65
六、其它哺乳动物的C型病毒	65
七、小鼠乳腺瘤病毒	66
八、D型肿瘤病毒属	66
第二节 缓慢病毒亚科	66

一、维士那-梅地病毒	67
二、山羊关节炎-脑脊髓炎病毒	67
三、马传染性贫血病毒	68
四、获得性免疫缺陷综合征（艾滋病）病毒	69
第三节 泡沫病毒亚科	69
第十一章 呼肠孤病毒科	70
第一节 呼肠孤病毒属	70
一、哺乳动物呼肠孤病毒	70
二、禽呼肠孤病毒	72
第二节 环状病毒属	74
一、蓝舌病病毒	74
二、非洲马瘟病毒	76
三、鹿流行性出血症病毒	77
四、茨城病病毒	78
五、科罗拉多婢传热病毒	78
第三节 轮状病毒属	78
第四节 水生动物呼肠孤病毒属	80
草鱼出血病病毒	81
第十二章 双 RNA 病毒科	82
第一节 传染性腔上囊病病毒	83
第二节 传染性胰坏死病毒	84
第十三章 披膜病毒科	87
第一节 披膜病毒属	88
马脑脊髓炎病毒	88
第二节 瘟病毒属	90
一、猪瘟病毒	90
二、牛病毒性腹泻病毒	92
三、边区病病毒	93
第三节 动脉炎病毒属	93
第四节 乳酸脱氢酶病毒	94
第十四章 黄病毒科	95
第一节 日本乙型脑炎病毒	96
第二节 跳跃病病毒	97
第三节 其他黄病毒	98
一、墨累河谷脑炎病毒	98
二、韦塞尔斯布朗病病毒	98
三、火鸡脑膜脑炎病毒	98
第十五章 布尼病毒科	99

第一节 赤羽病病毒	99
第二节 裂谷热病毒	100
第三节 内罗毕羊病病毒	100
第四节 克里米亚-刚果出血热病毒	101
第五节 汉坦病毒	101
第十六章 冠状病毒科	102
第一节 猪传染性胃肠炎病毒	103
第二节 猪流行性腹泻病毒	104
第三节 猪血凝性脑脊髓炎病毒	105
第四节 牛冠状病毒	106
第五节 犬冠状病毒	108
第六节 猫传染性腹膜炎病毒	108
第七节 鸡传染性支气管炎病毒	109
第八节 其他冠状病毒	111
第十七章 弹状病毒科	112
第一节 水泡性口炎病毒	113
第二节 狂犬病毒	114
第三节 牛暂时热病毒	115
第四节 鱼的弹状病毒	116
一、鲤春季病毒血症病毒	117
二、白斑狗鱼幼鱼弹状病毒	117
三、病毒性出血性败血症病毒	117
四、传染性造血器官坏死病毒	118
第十八章 正粘病毒科	118
第一节 猪流感病毒	120
第二节 马流感病毒	120
第三节 禽流感病毒	121
第十九章 副粘病毒科	122
第一节 副粘病毒属	124
一、新城疫病毒	124
二、副流感病毒	127
第二节 麻疹病毒属	128
一、犬瘟热病毒	129
二、牛瘟病毒	130
三、小反刍兽瘟病毒	131
第三节 肺病毒属	131
一、呼吸道合胞体病毒	131
二、小鼠肺炎病毒	132

第二十章 细小病毒科	132
第一节 猫细小病毒	134
第二节 犬细小病毒	136
第三节 貂肠炎病毒	138
第四节 阿留申病病毒	139
第五节 猪细小病毒	141
第六节 牛细小病毒	142
第七节 鹅细小病毒	142
第二十一章 乳多空病毒科	143
第一节 乳头状瘤病毒属	143
一、牛乳头状瘤病毒	144
二、兔乳头状瘤病毒	145
三、其他乳头状瘤病毒	145
第二节 多型瘤病毒属	146
第二十二章 腺病毒科	146
第一节 哺乳动物腺病毒属	148
一、猴腺病毒	148
二、牛腺病毒	149
三、猪腺病毒	149
四、犬腺病毒	149
第二节 禽腺病毒属	150
第二十三章 疱疹病毒科	151
第一节 α 疱疹病毒亚科	153
一、牛溃疡性乳头炎病毒	153
二、伪狂犬病病毒	154
三、牛传染性鼻气管炎病毒	155
四、马鼻肺炎病毒	156
五、鸭瘟病毒	157
六、鸡传染性喉气管炎病毒	158
七、猫鼻气管炎病毒	159
八、B病毒	160
九、犬气管支气管炎病毒	160
十、马痘疹病毒	161
十一、鸽痘疹病毒	161
第二节 β 疱疹病毒亚科	162
马疱疹病毒2型	162
第三节 γ 疱疹病毒亚科	163
一、马立克氏病病毒	163

二、火鸡疱疹病毒	165
三、恶性卡他热病毒	165
四、猫尿石症疱疹病毒	166
第二十四章 虹彩病毒科	166
第一节 蛙病毒属	167
第二节 淋巴囊肿病毒属	167
一、淋巴囊肿病毒	167
二、病毒性红细胞坏死病毒	169
三、地方性造血器官坏死病毒	169
第三节 非洲猪瘟病毒	169
第二十五章 痘病毒科	171
第一节 正痘病毒	172
一、痘苗病毒	172
二、牛痘病毒	174
三、骆驼痘病毒	174
四、马痘病毒	175
五、鼠痘病毒	175
六、猴痘病毒	175
第二节 副痘病毒属	176
一、接触传染性脓疱性皮炎病毒	176
二、副痘苗病毒	177
三、牛丘疹性口炎病毒	177
第三节 山羊痘病毒属	177
一、绵羊痘病毒	178
二、山羊痘病毒	178
三、疙瘩皮肤病病毒	179
第四节 猪痘病毒属	179
第五节 野兔痘病毒属	180
一、粘液瘤病毒	180
二、兔纤维瘤病毒	181
三、其他纤维瘤病毒	182
第六节 禽痘病毒属	182
一、鸡痘病毒	183
二、鸽痘病毒	183
三、火鸡痘病毒	183
第二十六章 其他科病毒	184
第一节 嗜肝病毒科	184
第二节 星状病毒科	185

第三节 凸隆病毒科	186
第四节 丝状病毒科	187
第五节 嵌杯样病毒科	187
猫嵌杯样病毒	188
第六节 砂粒病毒科	189
一、淋巴细胞性脉络丛脑膜炎病毒	189
二、拉沙热病毒	190
三、塔族复合群病毒	190
第七节 阮病毒	190

第三篇 实验室技术

第二十七章 鸡胚接种	193
第一节 受精卵的质量和孵化	193
第二节 接种途径	194
一、卵黄囊	194
二、尿囊腔	195
三、绒毛膜	195
四、羊膜腔	197
五、静脉	197
六、脑内	197
第三节 鸡胚接种后的检查和收获	198
一、检查	198
二、鸡胚内容物的收获	198
第二十八章 细胞培养	199
第一节 器材的洗涤和灭菌	199
一、玻璃器材	199
二、垂熔玻璃滤器	199
三、橡胶器材	200
第二节 溶液配制	200
一、磷酸盐平衡缓冲盐水	200
二、Hanks 液	201
三、0.4% 酚红液	201
四、胰蛋白酶溶液	202
五、EDTA 液	202
六、乳蛋白水解物	202
七、Eagle 氏营养液	202
八、199 营养液	203
九、RPMI-1640 营养液	203

十、犊牛血清	203
十一、抗生素	203
第三节 原代细胞的培养	204
一、鸡胚成纤维细胞	204
二、兔肾上皮细胞	205
第四节 传代细胞的培养	206
第五节 病毒的接种和检查	207
第六节 细胞的保存	207
第七节 空斑形成技术	208
第二十九章 电镜样品的制备	209
第一节 负染标本的制备	209
一、病毒制剂的准备	209
二、支持膜的制备	210
三、染色液	210
四、染色	210
第二节 免疫电镜术	211
第三节 超薄切片法	211
一、样品的采集	211
二、预固定	212
三、固定	212
四、脱水	212
五、浸透和包埋	213
六、切片	213
七、染色	213
第三十章 病毒的提纯	214
第一节 差速离心	215
第二节 密度梯度离心	215
第三节 化学药品提取法	216
第三十一章 病毒主要成分和理化特性的测定	217
第一节 病毒核酸的测定	217
一、代谢抑制法	217
二、放线菌素 D 法	218
三、吖啶橙染色	218
第二节 病毒囊膜的检查	219
一、氟仿敏感试验	219
二、乙醚敏感试验	220
三、脱氧胆酸钠敏感试验	220
第三节 病毒理化特性的测定	220

一、热灭活试验	220
二、阳离子稳定试验	220
三、酸敏感试验	221
四、胰蛋白酶敏感试验	221
第三十二章 血凝和血凝抑制试验	222
第一节 血凝试验	222
一、影响因素	222
二、红细胞悬液的准备	222
三、全量法血凝试验	223
四、微量法血凝试验	223
第二节 血凝抑制试验	224
一、全量法	224
二、微量法	225
第三节 血吸附和血吸附抑制试验	225
一、血吸附试验	225
二、血吸附抑制试验	226
第三十三章 病毒中和试验	226
第一节 试验准备工作	226
第二节 固定病毒稀释血清法中和试验	227
第三节 固定血清稀释病毒法中和试验	228
附一 各种动物的病毒病	230
附二 动物病毒名称英汉对照	235
附三 动物病毒分类一览表(1991)	250

第一篇 总 论

第一章 导 言

当前对人类和动物威胁性最大的疾病莫过于病毒病。它们中有些急性暴发，导致大量死亡；有些慢性流行，难以根除；还有一些危害性巨大的肿瘤病，也是由病毒引起的。近年来感染人畜的新病毒还在不断被发现，人们对病毒的认识也随着其他自然科学的进展而不断深入发展。

第一节 病毒学发展简史

上个世纪末叶科学家们在研究动物和人类的传染病时，发现引起疾病的病原体有时不能在光学显微镜下看到，也不能在人工培养基上生长。巴斯德（1881）将狂犬病犬的脑组织接种于兔脑内引起发病，他断言“狂犬病的病原微生物虽然尚未被分离出来，但应承认它是存在的。”这种接种易感实验动物的技术以后广泛应用于病毒学的研究。本世纪30年代以后，这种技术扩展到应用发育中的鸡胚，替代了实验动物，使病毒学的研究跨进了一大步。

Loeffler（1897）证实口蹄疫病畜的病理材料通过细菌滤器后仍能使易感动物发病，此后这类病原体被称为滤过性或超显微病毒，40年代以后才简称为病毒（virus）。

电子显微镜始终是研究病毒的不可缺少的工具，60年代以后将样品用重金属盐类溶液作负染，更能详细研究病毒的结构，使对病毒的认识大大地推进一步。对那些在细胞培养中不能生长的病毒，电镜术更是一种重要的诊断手段。

细胞培养对病毒学的研究起了很大的推动作用，最早用于脊髓灰质炎病毒的培养，此后广泛用于人医和兽医上各种病毒的分离和培养。Dulbecco（1952）发明了空斑技术，使病毒的定量检测和克隆成为可能。

生物化学和分子生物学的发展对病毒学的研究提供了有力的武器。例如梯度离心技术用于病毒及其组分的分离及提纯；聚丙烯酰胺凝胶电泳（PAGE）用于病毒核酸及多肽成分的分析。应用生化技术，鉴定了病毒的核酸聚合酶，特别是反录酶，它不但在理论上而且在实用上都有重大意义。核酸杂交技术为病毒鉴定和诊断提供了敏感而可靠的手段。DNA重组技术和人工合成多肽为研制新型疫苗开辟了崭新的途径。

第二节 病毒的基本特征

病毒是目前已知的最小的一类微生物，与其他微生物比较有许多不同之处。它没有细胞结构，因此不属于原核生物。十多年前从植物病害中发现一类更小的病原体称为类病毒(viroid)，在电镜下尚不能看到其形态结构，核酸的分子量仅为最小病毒的10%，推测其形态要比病毒小得多。近年来证实动物的某些慢性疾病也由电镜下无法检出的微小病原体引起，但它们不含核酸，称之为朊病毒或蛋白质传染性颗粒(prion)。这些非常规病毒合称为亚病毒(subvirus)。关于它们的本质，资料尚不充分，因此其分类地位有待进一步研究。

病毒有许多特性与其他微生物不同，主要有如下基本特征(表1-1)。

表 1-1 病毒与其他微生物的区别

	人工培养基上的生长	二等分裂	DNA和RNA	核糖体	对抗生素的敏感性	对干扰素的敏感性
细菌	+	+	+	+	+	-
霉形体	+	+	+	+	+	-
立克次氏体	-	+	+	+	+	-
衣原体	-	+	+	+	+	+
病毒	-	-	只含其中一种	-	-	+

1. 病毒只含一种核酸，DNA 或者 RNA，而在其他微生物中两种核酸同时存在。病毒的基因组可以是 DNA，也可以是 RNA，而其他微生物都是 DNA，决不会是 RNA。

2. 病毒是严格的细胞内寄生的微生物，因为它没有能量产生系统，也不能把自己的遗传密码转译为蛋白质。它们仅能消耗宿主细胞的能量，利用宿主细胞的核糖体和转移 RNA (tRNA)，来完成其生长繁殖过程。

3. 病毒不经分裂繁殖，而由其核酸通过复杂的生物合成，产生大量结构组分，进行装配而增殖。

4. 病毒对一般抗生素和作用于微生物代谢途径的药物均不敏感。

5. 绝大多数病毒在不同程度上对干扰素敏感。

6. 有些病毒的核酸能整合到宿主细胞的 DNA 中，从而诱发潜伏性感染。

(徐为燕)

第二章 病毒的结构

一个结构上完整的病毒颗粒称为病毒粒子(virion)。它主要由两个部分组成，中心

为核酸，外包一层蛋白质组成的外壳称为衣壳 (capsid)，两者合称核衣壳 (nucleocapsid)。有些病毒粒子在核衣壳外面还有一层包膜，称为囊膜 (envelope, peplos)。也有一些病毒如20面体的病毒和痘病毒，在核酸外面紧包着一层蛋白质膜，再外才是衣壳。这种内部结构称为髓核或核芯 (core) 或类核体 (nucleoid)。在不同病毒中核心的组成是不一样的，有些简单，有些复杂。

第一节 病毒的结构特征

根据结构特征，病毒粒子大体上分为下面几种类型。

1. 无囊膜的20面体对称的病毒粒子 它们基本上呈圆形，但是用磷钨酸钠作负染色的标本，在高分辨力的电镜下观察，或者用X线衍射法研究，证明它们呈20面体对称 (icosahedral symmetry)，如细小病毒、微RNA病毒等。20面体对称也是等轴对称 (isometric symmetry)，从平面看，它们呈六角形 (图2—1A)。

2. 有囊膜的20面体对称的病毒粒子 在20面体核衣壳的外面还有一层囊膜，如疱疹病毒和反录病毒 (图2—1C)。

3. 无囊膜的螺旋状对称的病毒粒子 它们形似长杆状，在高分辨力的电镜下观察，核衣壳呈空心的螺旋状对称 (helical symmetry)。在植物病毒及少数细菌病毒中有此形态的病毒粒子，在动物病毒中尚未发现 (图2—1B)。

4. 有囊膜的螺旋状对称的病毒粒子 螺旋状核衣壳弯弯曲曲绕成一团，外面松散地包着一层囊膜。有囊膜的病毒多数大体上呈圆形，但有些多形，如副粘病毒，这是由于囊膜不够坚硬之故。如果核衣壳螺旋紧密而不易屈曲，则病毒粒子的外形就固定而规则，如弹状病毒 (图2—1D)。

以上是病毒粒子结构的基本情况，有些则更为复杂，如痘病毒和大肠杆菌噬菌体等 (图2—2、2—3)。

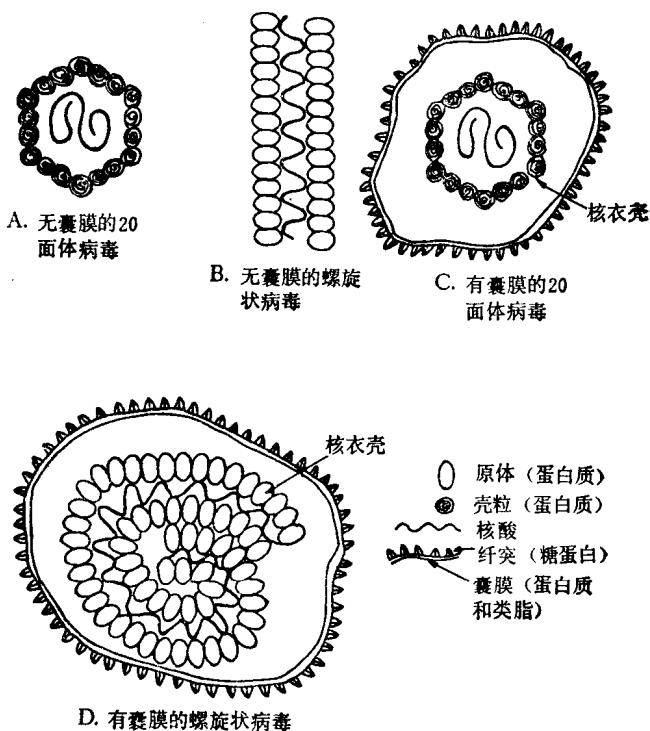


图 2—1 病毒粒子结构示意图

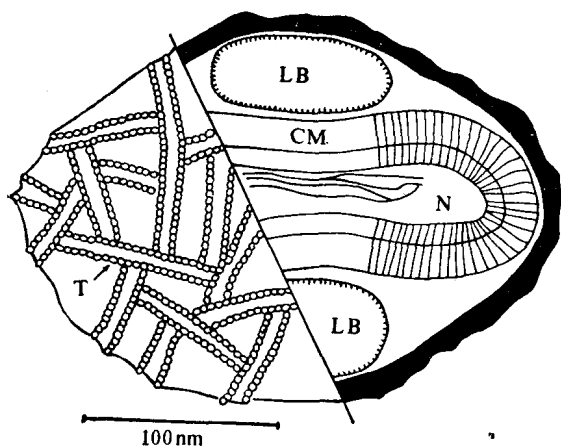


图 2-2 痘病毒结构示意图

T = 微管 LB = 侧体 CM = 髓核的外膜 N = 髓膜

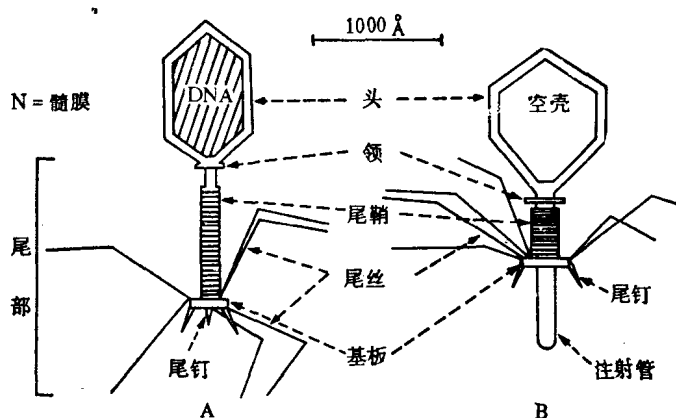


图 2-3 大肠杆菌T偶数噬菌体示意图

A. 核酸注入细菌之前 B. 核酸已注入, 尾鞘收缩

第二节 病毒的核酸

一、核酸的类型

核酸分为两大类, DNA 和 RNA, 病毒只含其中一种, 不会两者同时存在。但是即使是同一类核酸, 它们的结构也多种多样。在自然界中, 其他生物细胞的 DNA 是双股的, RNA 是单股的, 但有些病毒不这样, 如细小病毒的 DNA 为单股, 呼肠孤病毒的 RNA 为双股。在 DNA 病毒中, DNA 为一条不断裂的单分子长链; 在多数 RNA 病毒中, RNA 也是单分子, 有些则分为几个节段, 也就成为几个分子了。如轮状病毒的 RNA 分为 11 个节段, A 型流感病毒的 RNA 分为 8 个节段, 此外砂粒病毒和布尼病毒的核酸都分节段。一般核酸链呈线状, 但少数 DNA 病毒, 如乳多空病毒, 它的 DNA 两端连接成环状。在病毒学中常把 mRNA 的核苷酸顺序作为标准, 凡与此相同的称为正股核酸, 与其互补的则称负股。大多数螺旋状对称的病毒均为负股 RNA 病毒, 如粘病毒、弹状病毒、布尼病毒等。

二、核酸的分子量

病毒核酸分子量以原子质量单位为标志,以百万(10^6)计,单位的符号一般可略去。过去通用道尔顿为单位,1个道尔顿等于一个原子质量单位,亦等于 C^{12} 原子量的 $1/12$ 。RNA病毒基因组的分子量变化范围较小,约为 $2-15 \times 10^6$;DNA病毒则变化较大,约为 $1-200 \times 10^6$ 。一个基因约需1 000个核苷酸,它的分子量在双股核酸时为70万,在单股核酸时为35万。最小的病毒的基因组仅能转译3—4种蛋白质,主要是病毒的结构蛋白。

第三节 病毒的衣壳

衣壳包在核酸外面,能保护核酸免遭外界理化因素的破坏,也与病毒吸附于易感细胞有关。它由许多相同的原体(protoimer)组成,在衣壳中呈规则排列,是衣壳的结构单位。每一原体由一种或几种多肽构成,因此多肽是衣壳的化学单位。

在动物病毒中衣壳的结构主要分为20面体对称和螺旋状对称两类。

一、20面体对称

这种衣壳由20个等边三角形构成。如果从边上看呈2重对称;从面的中央看呈3重对称;从顶角看呈5重对称(图2—4)。

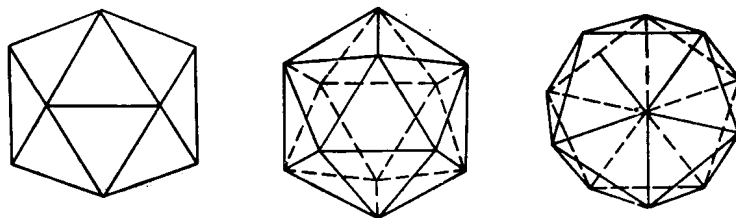


图2—4 20面体病毒的2:3:5对称示意图

从边看呈2重对称(左);从面看呈3重对称(中);从角看呈5重对称(右)

病毒样本经负染后在电镜下观察时,在衣壳上看到排列规则的圆形颗粒,称为壳粒(capsomer),它是衣壳的形态单位。每一壳粒基本上由5个或6个原体构成,前者称五邻体,后者称六邻体。

20面体衣壳的壳粒排列依照结晶学法则。最小的壳粒数为12颗,都是五邻体,位于每个顶角上。第二个可能数为32颗,12个五邻体位于顶角上,20颗六邻体位于面上。更大的病毒,衣壳壳粒数更多,可用公式 $10 \times (N-1)^2 + 2$ 推算。式中 N 为任何一条边的壳粒数。例如腺病毒衣壳的一条边上的壳粒数为6,那么总壳粒数为 $10 \times (6-1)^2 + 2 = 252$ 。较大病毒的每个等边三角形又可分为若干个小三角形(T)。壳粒数也可根据 T 的数目计算,即总壳粒数 $= 10T + 2$ 。如在腺病毒中, $T = 25$,因此总壳粒数 $= 10 \times 25 + 2 = 252$ 。