

动物病毒学

殷 震 刘景华 主编

科学出版社

序

在各级领导和许多专家的鼓励和支持下，经过将近四年的紧张工作，《动物病毒学》终于脱稿了。对于作者来说，这的确是一件值得欣慰的事，因为多年来想为我国动物病毒学工作者、高等院校牧医系师生和兽医防疫人员提供一本大型参考书的愿望终将实现。本书理论和操作技术并重，有总论，有各论，许多内容是作者们结合自己的实际工作经验撰写的。相信它的出版将对我国动物病毒学水平的提高起到一定的促进作用，从而有助于畜禽病毒性疾病的防制。但是必须指出，在病毒学特别是分子病毒学飞速发展的今天，虽然我们力求在本书中反映出这方面的最新成就，但在浩如烟海的文献中归纳和选用适合的内容，却是一件十分困难的工作。更限于我们的水平，遗漏和错误之处在所难免。诚恳希望广大读者多多提出批评和改进意见，以便再版时进行修订，使其逐步完善，以适应时代的要求。

在编写工作中，由于各位作者热心合作，使本书得以如期脱稿，特致衷心的感谢。

主 编

一九八二年十二月

目 录

第一篇 病毒学总论

第一章 病毒的特性和分类.....	3
第二章 病毒的增殖.....	34
第三章 理化学因子对病毒的作用.....	57
第四章 病毒的遗传和变异.....	68
第五章 病毒感染.....	87
第六章 抗病毒免疫.....	109
第七章 病毒感染的治疗.....	138

第二篇 病毒学技术

第八章 病毒的培养.....	151
第九章 电子显微镜技术.....	206
第十章 病毒和病毒成分的提纯.....	244
第十一章 病毒病的实验诊断.....	274

第三篇 病毒学各论

第十二章 小 RNA 病毒科 (Picornaviridae)	391
第十三章 呼肠孤病毒科 (Reoviridae)	433
第十四章 披膜病毒科 (Togaviridae)	464
第十五章 布尼病毒科 (Bunyaviridae)	538
第十六章 弹状病毒科 (Rhabdoviridae)	549
第十七章 反录病毒科 (Retroviridae)	575
第十八章 冠状病毒科 (Coronaviridae)	622
第十九章 正粘病毒科 (Orthomyxoviridae)	644
第二十章 副粘病毒科 (Paramyxoviridae)	668
第二十一章 沙粒病毒科 (Arenaviridae)	693
第二十二章 疱疹病毒科 (Herpesviridae)	700
第二十三章 痘病毒科 (Poxviridae)	768
第二十四章 细小病毒科 (Parvoviridae)	804
第二十五章 腺病毒科 (Adenoviridae)	833
第二十六章 乳多空病毒科 (Papovaviridae)	845

第二十七章 虹彩病毒科 (Iridoviridae) 857
第二十八章 未分类的病毒..... 869
附录: 畜禽病毒性疾病的症状、病变和病原表 876
索引..... 881

第一篇 病毒学总论

第一章 病毒的特性和分类

目 录

一、病毒的本质和起源.....	3	四、病毒的分类和命名.....	24
二、病毒的形态结构.....	4	五、密码.....	31
三、病毒的化学组成.....	12	主要参考文献.....	32

一、病毒的本质和起源

病毒是一种只能在特殊宿主细胞内进行复制的超微生物。自从发现烟草的花叶病、牛的口蹄疫和人的黄热病是由可以通过细菌滤器的传染因子引起以后,“滤过性病毒”这一名称开始被普遍承认和应用。但是后来发现,“滤过性”并非病毒独有的特性,某些细菌的滤过形态以及霉形体,乃至螺旋体,均能通过细菌滤器,故又改称“病毒”。

关于病毒的起源问题,存在着许多不同的看法,其中较有代表性的有两种。一种看法认为,病毒是细胞形成以前的原始生物物种的后裔。也就是说,当地球上还没有出现细胞的时候,就已存在着一些能够进行新陈代谢的生活物质。经过许多万年漫长时间的进化,这些生活物质中的某一些,逐渐在结构上复杂起来,开始具备细胞构造而成为单细胞生物,其中更有一些进一步进化为多细胞生物。但是也有一些生活物质继续保持非细胞形态,并且逐渐适应在其他生物细胞内营寄生的方式,这就是我们目前所知的病毒。其寄生于细菌等微生物者,称为细菌病毒,即噬菌体;其寄生于植物者,称为植物病毒;其寄生于动物者称为动物病毒。另一种看法认为,病毒是动植物细胞和细菌等微生物的崩裂产物。脱氧核糖核酸病毒(DNA 病毒)是从细胞染色体(质)中裂解出来并能在这些细胞内复制增殖的遗传因子。核糖核酸病毒(RNA 病毒)则是细胞的核蛋白体(ribosome)的裂解产物。这些遗传因子或裂解产物再经不断的发展变化而逐渐具备目前各种病毒的特性。这方面确实存在着一些颇有启发性的事例,例如噬菌体 DNA 从一个细菌中带走一段染色体,当其侵入另一个细菌细胞时,这段染色体竟然能够发挥功能。细菌的质粒,包括性因子、抗药性转移因子和细菌毒素产生因子等,都能促进细菌与细菌之间的接合,并将包含它们本身在内的一些物质转移到原先不含它们的受体细胞中去,发挥功能,并能继续增殖。

第三种意见认为病毒是细菌等较高级微生物逐渐丢失酶和各种功能后逐级蜕化的最终产物。

从辩证唯物主义和进化论的观点来看,我们倾向于将病毒看作原始生命形态的发展产物。

为什么说病毒是原始的生命形态呢?因为病毒既不对外来刺激呈现反应,又不进行新陈代谢,甚至可以提纯为无活性的结晶,似乎是一种无生命的物质。但是,病毒在宿主细

胞内却又可以增殖,这是有生命物质的极为重要的特征之一。

病毒属于微生物界,其不同于其他微生物的特性包括:

(1) 病毒只含有一种核酸——DNA 或 RNA;而其他微生物,包括细菌,霉形体、立克次氏体和衣原体 (*chlamydiae*), 则都具有两种核酸;

(2) 病毒依靠核酸和其他组分的各自合成,然后装配成新的子代病毒;而一般微生物,则是核酸和许多其他组分一起参与生长、增殖过程,并常以二分裂或类似的方法进行;

(3) 病毒缺乏完整的酶系统,不具备其他生物“产能”所需的遗传信息,因此必须利用宿主细胞的酶类和产能机构,并借助宿主细胞的生物合成机构复制其核酸和合成由其核酸编码的蛋白质,乃至直接利用细胞成分;

(4) 病毒没有核蛋白体,也无转移 RNA (tRNA),但病毒基因组能够改变宿主细胞的代谢过程,使其合成病毒成分,并装配成新的子代病毒粒子;

(5) 某些病毒的核酸能够整合于宿主细胞的 DNA 内,并随细胞 DNA 的复制而增殖,引起潜伏感染;

(6) 病毒没有细胞壁,也不进行代谢活动,对于因干扰微生物代谢过程而影响微生物结构和功能的抗菌素,具有明显的抵抗力。

二、病毒的形态结构

病毒是自然界中最小的生物。最大的病毒,如痘病毒,直径达 200 毫微米以上,可在普通光学显微镜下看到。但是绝大多数病毒是超显微镜的。某些病毒,例如小 RNA 病毒 (Picornavirus), 体积与最大的蛋白质分子相仿,如血青蛋白(直径 30 毫微米)。因此,只在发明了电子显微镜之后,才使病毒成为我们直接观察和研究对象。随着电镜技术的改进,特别是以磷钨酸盐为染料的阴性染色法(即负染法)以及 X-线衍射技术的应用,使我们进一步加深了对病毒粒子的形态结构的认识。病毒粒子是病毒从细胞到细胞,或从宿主到宿主的传播形式。

一个简单的病毒粒子,实质上只是一团遗传物质 (DNA 或 RNA) 和它外围的一层蛋白质外壳。这层蛋白质外壳称为衣壳 (capsid), 具有保护病毒核酸的作用,同时也是某些病毒由一个宿主细胞转移到另一个宿主细胞的工具,在病毒感染初期,对于启动病毒大分子的合成,可能也有重要作用。衣壳和核酸一起,总称为核衣壳 (nucleocapsid)。在某些病毒,核衣壳就是病毒粒子。但比较复杂的病毒,则在衣壳外面还有一层(或几层)富含脂质的外膜,称为囊膜 (envelope)。囊膜的组成成分主要来自宿主细胞,多是病毒在感染细胞内穿越核膜或在感染细胞表面“出芽”时由细胞获得的。但囊膜内也含有特异的病毒蛋白单位,例如囊膜突起 (peplomer)——也就是电子显微镜下观察时见于病毒外膜上的穗状突起,又称纤突 (spike)。某些病毒,例如流感病毒,在囊膜和核衣壳之间还有一层病毒特异的内膜蛋白。一些病毒的衣壳里面还有一层内衣壳。

病毒衣壳本身又由大量的蛋白亚单位——壳粒 (capsomer) 组成。壳粒由非共价键互相连结而呈对称性排列。所谓对称性,简单地说,就是许多等同的结构——壳粒,以面或轴为中心,作规则性的重复。因为只有这种对称性排列,才能形成一个保护病毒核酸的完整外壳。于动物病毒,壳粒主要呈正二十面体对称或螺旋样对称(见图 1-1)。

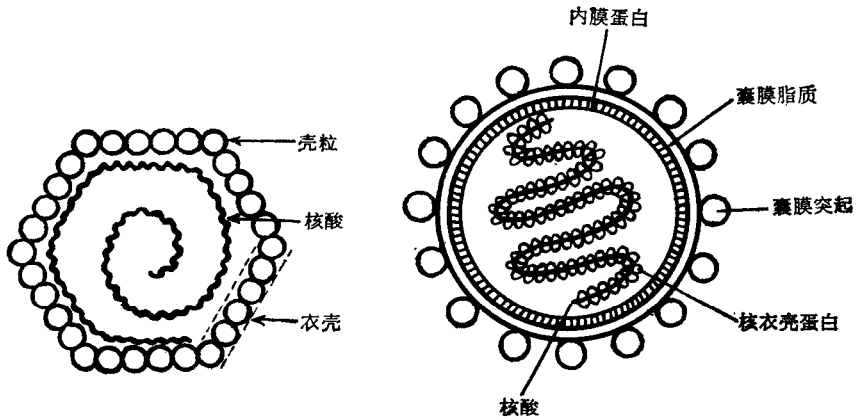


图 1-1 病毒粒子的结构(模式)——断面

左: 无囊膜正二十面体对称的核衣壳病毒粒子;
右: 带囊膜螺旋对称的核衣壳病毒粒子。

正二十面体有 12 顶、20 面和 30 棱。以顶为中轴, 旋转 72° , 其形不变, 要转 5 次复位; 以面为中心, 旋转 120° , 其形不变, 要转 3 次复位; 以棱为中心, 旋转 180° , 其形不变, 要转 2 次复位, 故统称 5、3、2 次轴。正二十面体的每个面都呈等边三角形, 由许多壳粒镶嵌组成。二十面体病毒的顶和面, 大多由等距离分布的壳粒所覆盖。但在某些二十面体病毒, 于病毒粒子的顶、棱或面上规律地分布有孔。各孔占据的体积, 恰与一个壳粒相当。

正二十面体病毒粒子中的核酸, 不是简单的堆积, 而是与衣壳或“内衣壳”的多肽呈特殊的对应关系(见图 1-1)。

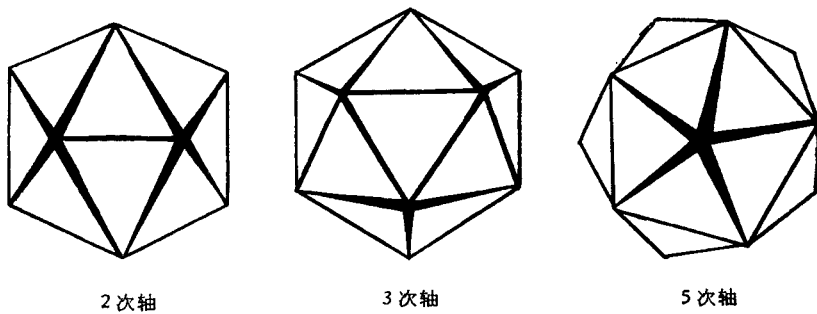


图 1-2 正二十面体

于螺旋样对称的病毒粒子, 核衣壳中的核酸分子由蛋白亚单位围绕, 一起盘绕成线团或弹簧样, 外由脂蛋白囊膜所包围。图 1-3 是副流感病毒的核衣壳的电子显微镜照片。RNA 被包在螺旋样对称排列的蛋白亚单位中。如将整个核衣壳展开, 可达 1000 毫微米即 1 微米长, 图 1-4 是其已被展开的一小段核衣壳的模式。但在病毒粒子中, 核衣壳都盘绕成团, 外由圆形的囊膜包围。

壳粒可在电子显微镜下看到, 故又称为形态亚单位。形态亚单位又由一个或更多的多肽链, 亦即所谓的化学亚单位或结构亚单位组成。

壳粒本身呈圆形(?)或棱柱状。在正二十面体对称的动物病毒, 各个顶点的壳粒由 5 个同样的壳粒包围, 称为五邻粒; 而在其他位置的壳粒, 周围都有 6 个同样的壳粒, 称为

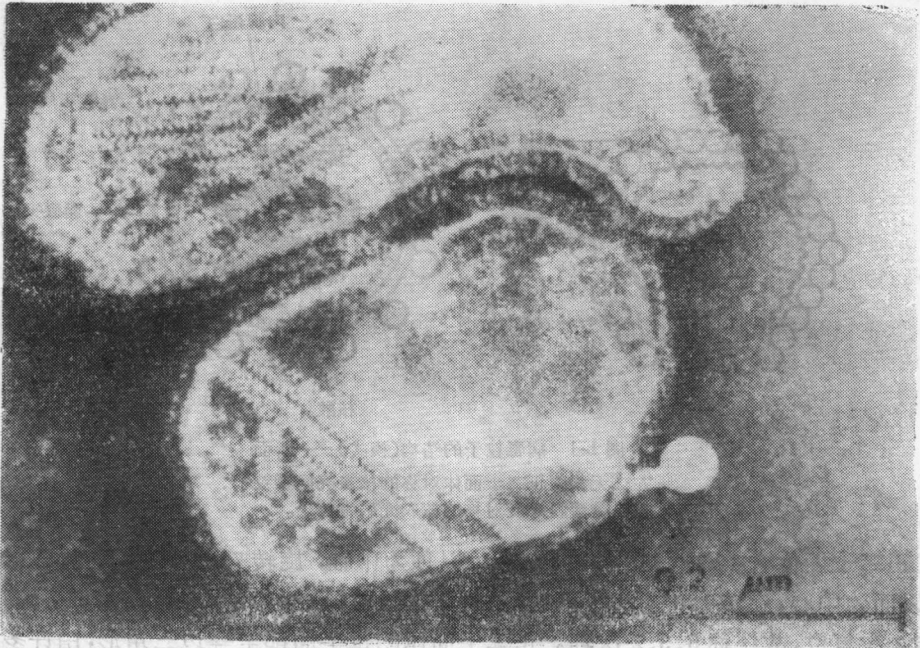


图 1-3 副流感病毒的核衣壳

——自 Ritchie 氏

六邻粒。根据一个棱上的壳粒数 (n), 按 $N = 10(n - 1)^2 + 2$ 的公式, 即可算出整个病毒粒子的壳粒总数 (N)。例如疱疹病毒一个棱上的壳粒数为 5, 故其壳粒总数 $N = 10 \times (5 - 1)^2 + 2 = 162$ 个; 腺病毒一个棱上的壳粒数为 6, 其壳粒总数 $N = 10(6 - 1)^2 + 2 = 252$ 个。有孔的二十面体病毒的壳粒总数, 等于壳粒数和孔数的总和。

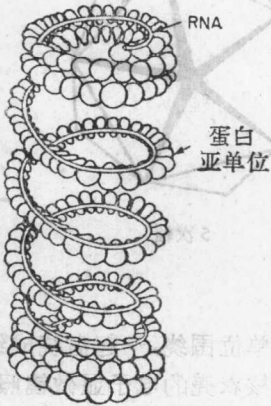


图 1-4 副流感病毒的一段已被展开的核衣壳——模式
——自 Kingsbury 氏

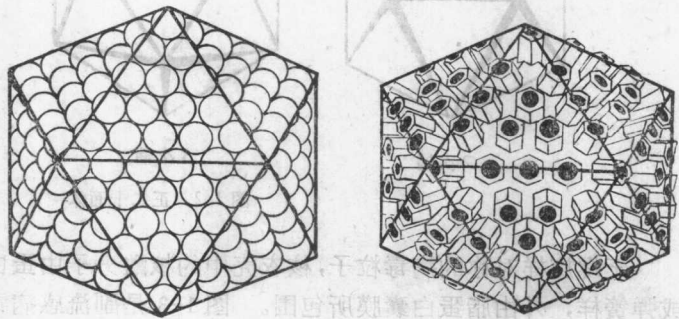


图 1-5 正二十面体病毒粒子的壳粒排列(模式)

左: 腺病毒; 右: 疱疹病毒

——自 Saller 氏

上述公式适用于计算某些病毒的壳粒数目。但是另有一个通用测定各种病毒壳粒数的公式, 即 $C = 10T + 2$ 。其中 C 为壳粒数; T 为小三角形数亦即三角剖分数, 是指二十面体病毒每个三角形可以分割成的等边小三角形单位。

$$T = h^2 + hK + K^2$$

h 和 K 是一个六边形网中倾斜 60° 角的 h 轴和 K 轴上的坐标，它们都是整数（见图 1-6）。由此可以推论，壳粒可按几类不同的方式排列于二十面体病毒粒子上。

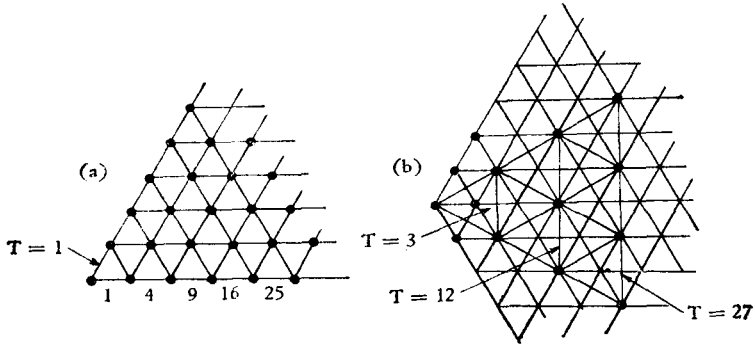


图 1-6 三角形数

(a) 当初级面为 1 个小三角形 ($T=1$) 时, 扩大面将限于 4, 9, 16, 25 个小三角形单位; (b) 当初级面为 3 个小三角形 ($T=3$) 时, 扩大面必将含有 12, 27 个……小三角形单位。

——自 Martin 氏

壳粒的第一类排列方式沿 h 轴产生, $K=0$ 。这样, 上述 $T=h^2+hK+K^2$ 的公式就可简化为 $T=h^2$, 从而 $C=10h^2+2(T=1$ 类)。这类多面体具有 12, 42, 92, 162 和 252 个……壳粒, 是一类真正的二十面体结构, 壳粒沿棱整齐排列, 并紧密地敷填在三角形面上, 如图 1-7 及表 1-1 所示。

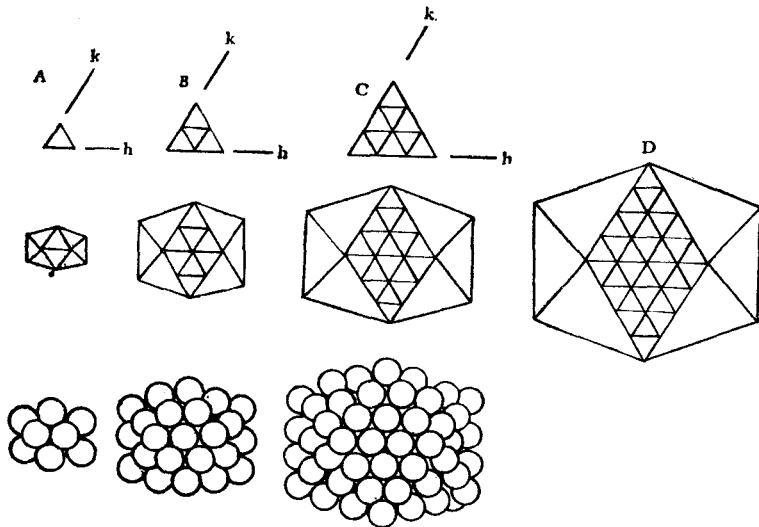


图 1-7 $T=1$ 类 ($K=0$)

上行: A: $h=1, k=0$; B: $h=2, k=0$; C: $h=3, k=0$; 中行: $T=1, 4, 9$ 和 16 (D) 时产生的相应二十面体模式; 下行: 相应的二十面体病毒的模式, A, B, C 分别含 12, 42 和 92 个壳粒。

——自 Mattern 氏

壳粒的第二类排列方式是沿着一条与 h 轴成 30° 角的倾斜线产生的。此时 $h=K$,

因此 $T = h^2 + hK + K^2$ 这一公式可以简化为 $T = 3h^2$, 从而 $C = 30h^2 + 2$ ($T = 3$ 类)。由此形成的多面体含有 32、122、272、482 个……壳粒。这类结构的壳粒在 20 面体棱上的排列不紧密,如图 1-8 及表 1-1 所示。

表 1-1 二十面体病毒壳粒的排列方式

坐标 (h, k)	小三角形数 (T)	壳粒数 ($C = 10T + 2$)
$T = 1$ 类 $k = 0$ $T = h^2$		
1, 0	1	12
2, 0	$4(1 \times 2^2)$	42
3, 0	$9(1 \times 3^2)$	92
$h, 0$	$h^2(1 \times h^2)$	$10h^2 + 2$
$T = 3$ 类 $h = k$ $T = 3h^2$		
1, 1	$3(3 \times 1^2)$	32
2, 2	$12(3 \times 2^2)$	122
3, 3	$27(3 \times 3^2)$	272
h, h	$3h^2(3 \times h^2)$	$30h^2 + 2$
$T = 7$ 类 $h \neq k$ $h, k \neq 0$ $T = h^2 + hk + k^2$		
2, 1	$7(7 \times 1^2)$	72
4, 2	$28(7 \times 2^2)$	282
6, 3	$63(7 \times 3^2)$	632
$2n, n$	$(7n^2)$	$10(7n^2) + 2$
$T = 13$ 类 $h \neq k$ $h, k \neq 0$ $T = h^2 + hk + k^2$		
3, 1	$13(13 \times 1^2)$	132
6, 2	$52(13 \times 2^2)$	522
9, 3	$117(13 \times 3^2)$	1172
$3n, n$	$(13n^2)$	$10(13n^2) + 2$
$T = 19$ 类 $h \neq k$ $h, k \neq 0$ $T = h^2 + hk + k^2$		
3, 2	$19(19 \times 1^2)$	192
6, 4	$76(19 \times 2^2)$	762
$3n, 2n$	$(19n^2)$	$10(19n^2) + 2$

在 $T = 1$ 类和 $T = 3$ 类, 只当病毒粒子在 2 次轴对称下进行观察时, 病毒粒子上面和病毒粒子下面的壳粒才互相重叠, 亦即形成所谓的镜性对称 (mirror symmetry)。

壳粒的第三类排列方式的 h 和 $K \neq 0$, $h \neq K$ 。因此, $T = h^2 + hK + K^2$ 和 $C = 10(h^2 + hK + K^2) + 2$ 的两个公式不能简化。由不同的坐标产生一系列的歪斜 20 面体。当 $h > K$ 时, 为左旋式歪斜二十面体, 当 $h < K$ 时, 则为右旋式歪斜二十面体, 如图 1-9 及表 1-1 所示。

在最初证明番茄丛矮病毒粒子呈 5、3、2 对称的时候 (1956 年), 就已有预言: 二十面立体对称病毒应由 60 个同样的蛋白结构亚单位组成, 由于具有同样的结合部位, 每个亚单位的周围都有同样的围绕物。后来发现, 芜菁花叶病毒呈 5、3、2 对称, 含有 32 个形

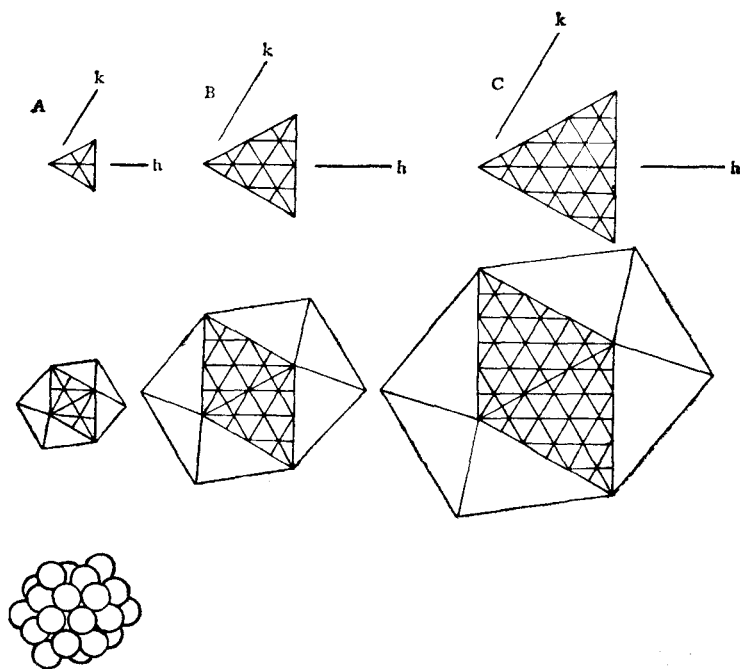


图 1-8 $T=3$ 类 ($h=k$)

上行: A: $h=1, k=1$; B: $h=2, k=2$; C: $h=3, k=3$; 中行: $T=3, 12, 27$ 时产生的相应 20 面体模式; 下行: $T=3$ 时, 含有 32 个壳粒的病毒模式。

——自 Mattern 氏

态学单位, 即壳粒 ($T=3$); 但据生物化学的测定结果, 其所含有的蛋白结构亚单位大大超过 60 个(最后证明为 180 个)—12 个顶端壳粒由 5 个结构亚单位组成 (5 聚体), 而在 20 面上的每个壳粒则由 6 个结构亚单位组成 (6 聚体)。随后发现许多其他 20 面体病毒也由 5 聚体和 6 聚体组成, 其结构亚单位数为 $60T$ 。对于细小病毒 (Parvovirus), 这些 5 聚体和 6 聚体构成大型壳粒, 其可能模式如图 1-10。腺病毒由 12 个 5 聚体和 240 个 6 聚体组成 252 个壳粒, 共有 $60 \times 25 (60T)$, 即 1500 个蛋白结构亚单位。

于某些植物病毒, 包括少数动物病毒, 壳粒由 2 聚体或 3 聚体构成, 例如芜菁皱叶病毒和番茄丛矮病病毒呈 5、3、2 对称, 但却含有 90 个形态学单位(壳粒)和 180 个蛋白结构亚单位, 所以壳粒是 2 聚体。

关于动物病毒中的呼肠孤病毒的壳粒排列方式及其组成, 尚未最后阐明。有谓呼肠孤病毒具有 92 个中空的圆柱形壳粒, 排列呈 5、3、2 对称。也有人认为呼肠孤病毒具有 180 个坚实壳粒和 92 个孔。其中 12 个孔由 5 个蛋白结构亚单位围绕, 80 个孔由 6 个蛋白结构亚单位围绕。再有一种说法, 认为呼肠孤病毒具有 180 个 3 聚体壳粒或 270 个 2 聚体壳粒(最终都是 540 个蛋白结构亚单位)。

必须指出, 许多病毒的壳粒是由不同的蛋白亚单位构成的。也就是说, 一个病毒粒子上的壳粒可能由多种不同的多肽组成。例如多型瘤病毒的壳粒由 3 种病毒蛋白质组成: 病毒蛋白 1 (VP-1) 构成 60 个 6 聚体壳粒的 360 个蛋白亚单位, 病毒蛋白 2 和 3 (VP-2 和 VP-3) 构成 12 个 5 聚体壳粒的 60 个亚单位。

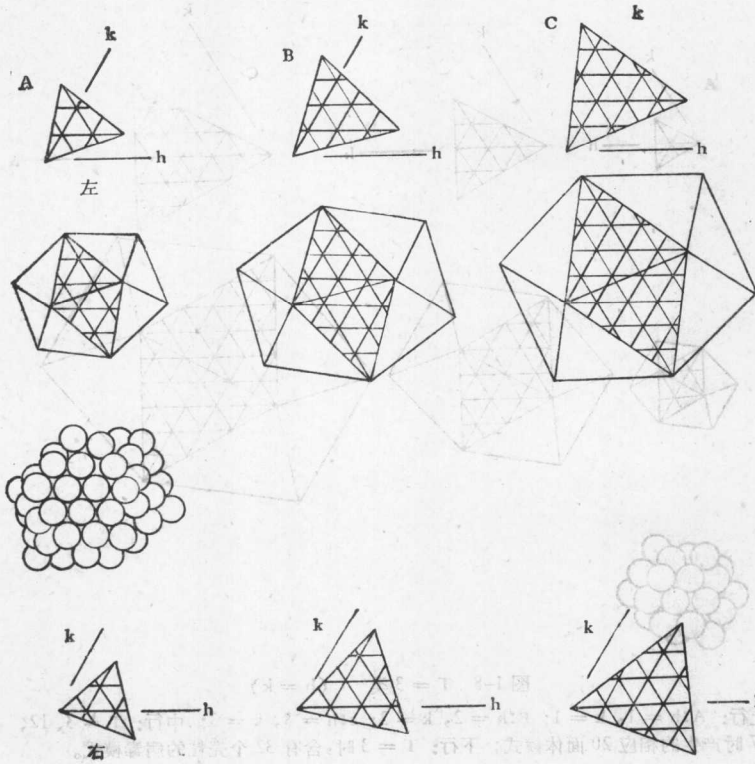


图 1-9 $T = 7, 13, 19$ 类 ($h \neq k, h$ 和 $k \neq 0$)

第 1 行: h, k 分别为 $(2, 1), (3, 1), (3, 2), h > k$; 第 2 行: 由上产生的歪斜 20 面体, 左旋式, $T = 7, 13$ 和 19; 第 3 行: $A = 7$, 左旋, 72 个壳粒的模式; 第 4 行: 右旋式 ($h < k$), 与第 1 行相对应。——自 Mattern 氏

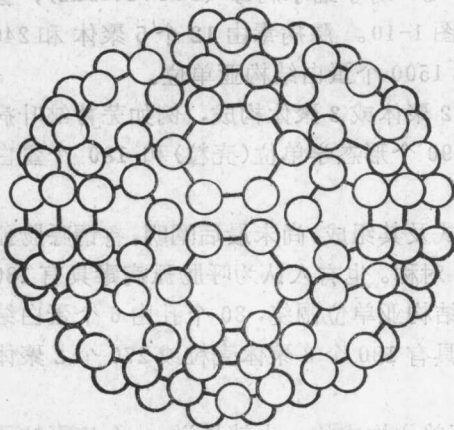


图 1-10 细小病毒的可能模式, 由 32 个壳粒组成 ($T = 3$), 包括 5 聚体和 6 聚体 (2 次轴上观察)

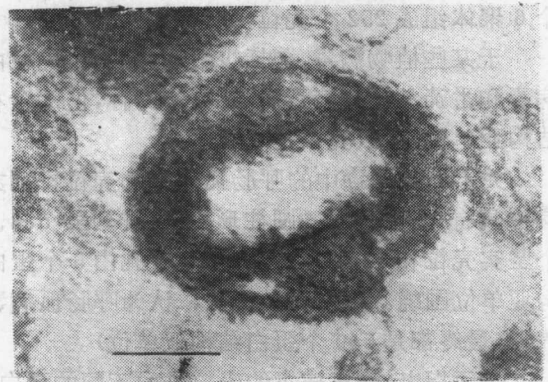


图 1-11 痘病毒 (横杠 = 100 毫微米)

——兽医大学原图

——自 Mattern 氏

表 1-2 各类动物病毒的形态结构

病毒群(属)	形状	直径 (毫微米)	囊膜	对称性	壳粒数	核衣壳直径 (毫微米)
DNA 病毒						
细小病毒科 (Parvoviridae)	圆形	约 20	-	正 20 面体	32	-
乳多空病毒科 (Papovaviridae)	圆形	45-55	-	正 20 面体	72	-
腺病毒科 (Adenoviridae)	圆形	70-80	-	正 20 面体	252	-
疱疹病毒科 (Herpesviridae)	圆形	150-200	+	正 20 面体	162	-
痘病毒科 (Poxviridae)	砖形	100×200×300	-	-	-	-
虹彩病毒科 (Iridoviridae)	圆形	130-300	+	正 20 面体	812-1500	-
RNA 病毒						
小 RNA 病毒科 (Picornaviridae)	圆形	20-30	-	正 20 面体	32, 60	-
披膜病毒科 (Togaviridae)	圆形	50-60	+	正 20 面体	32, 92	-
正粘病毒科 (Orthomyxoviridae)	圆形或丝状	80-120	+	螺旋	-	6-9
副粘病毒科 (Paramyxoviridae)	圆形或丝状	100-300	+	螺旋	-	18
冠状病毒科 (Coronaviridae)	圆形	80-120	+	?	-	-
反录病毒科 (Retroviridae)	圆形	100-120	+	螺旋	-	-
弹状病毒科 (Rhabdoviridae)	子弹形	70×180	+	螺旋	-	5
布尼病毒科 (Bunyaviridae)	圆形	90-100	+	螺旋	-	2-2.5
砂粒病毒科 (Arenaviridae)	圆形	50-200	+	?	-	-
呼肠孤病毒科 (Reoviridae)	圆形	70-80	-	正 20 面体	92, 180 或 270	-

某些动物病毒,例如痘病毒,结构特别复杂,看不到正 20 面体对称和螺旋样对称的核衣壳。外膜由不规则排列的管状脂蛋白亚单位组成。外膜内包含一个核心和两个“侧体”,核心中含有 DNA 和蛋白质,见图 1-11。传染性脓疱性皮炎病毒的表面具有许多十字形交叉的带状结构,对称性不明(见图 1-12)。

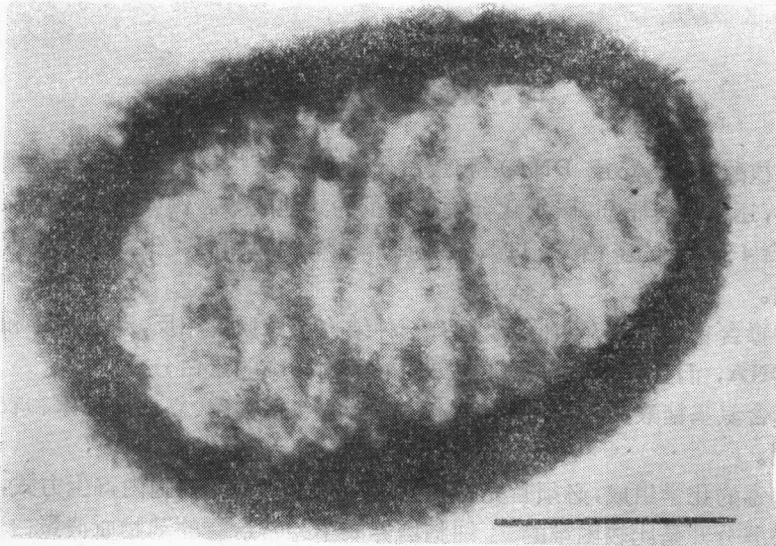


图 1-12 传染性脓疱性皮炎病毒(横杠=100 毫微米)

——自李成等

病毒粒子大多呈圆形或近似圆形,但也有呈砖形、丝状或子弹形的。圆形病毒的直径,小者 20 毫微米,如小 RNA 病毒;大者可达 150 毫微米以上,如疱疹病毒。丝样形

态常见于植物病毒,而在动物病毒,则只见于流感病毒等少数几种病毒,而且经常与圆形、椭圆形和短杆状等其他形态同时存在。丝状流感病毒有时长达几个微米,常见于初次由人体分离的毒株。

在感染细胞内或细胞外的成熟病毒粒子,大多分散存在或团聚成堆。但于某些病毒,病毒粒子甚至在感染细胞内呈结晶状排列(见图 1-13)。一般认为,这是核衣壳大量堆积的结果。病毒的排列方式,常是病毒鉴定上的一个依据。

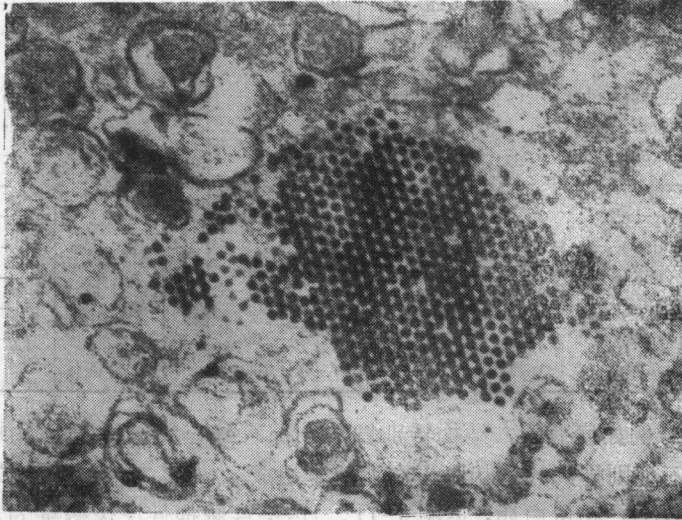


图 1-13 病毒的结晶状排列

——兽医大学原图

三、病毒的化学组成

病毒由核酸(RNA 或 DNA)和蛋白质组成。某些病毒,特别是动物病毒,除核酸和蛋白质外,还常含有脂质、碳水化合物和少量的其他成分。例如流感病毒除 RNA 和蛋白质外,还含 4—6% 的多糖类、11% 的磷脂和 6% 的胆固醇。少数植物病毒和噬菌体也含少量脂质。

植物病毒含有 RNA,而且多数只有一种结构蛋白质。相反,动物病毒和噬菌体含有 RNA 或 DNA,而且大多含有几种或更多的不同种类的蛋白分子。

病毒不含氨基酸,这是病毒与其他微生物,包括细菌、立克次氏体和衣原体等又一明显的区别。

分析病毒的化学组成,必须首先将其提纯。由于病毒营细胞内寄生方式,要将病毒粒子与细胞成分分开是比较困难的。细胞培养液中经常含有的动物血清蛋白质等营养物质,又是提纯过程中较难彻底清除的杂质。但是,随着近年来生物化学和分析化学的发展,目前不仅已经掌握植物病毒的提纯方法,而且也能获得比较纯净的动物病毒。同时,应用几微克量的病毒制品,就能取得有关化学组成的比较正确的数据。但是必须指出,这种所谓的“提纯病毒”还只是相对的,因为其中仍可能混有杂质,特别是宿主细胞成分,例如

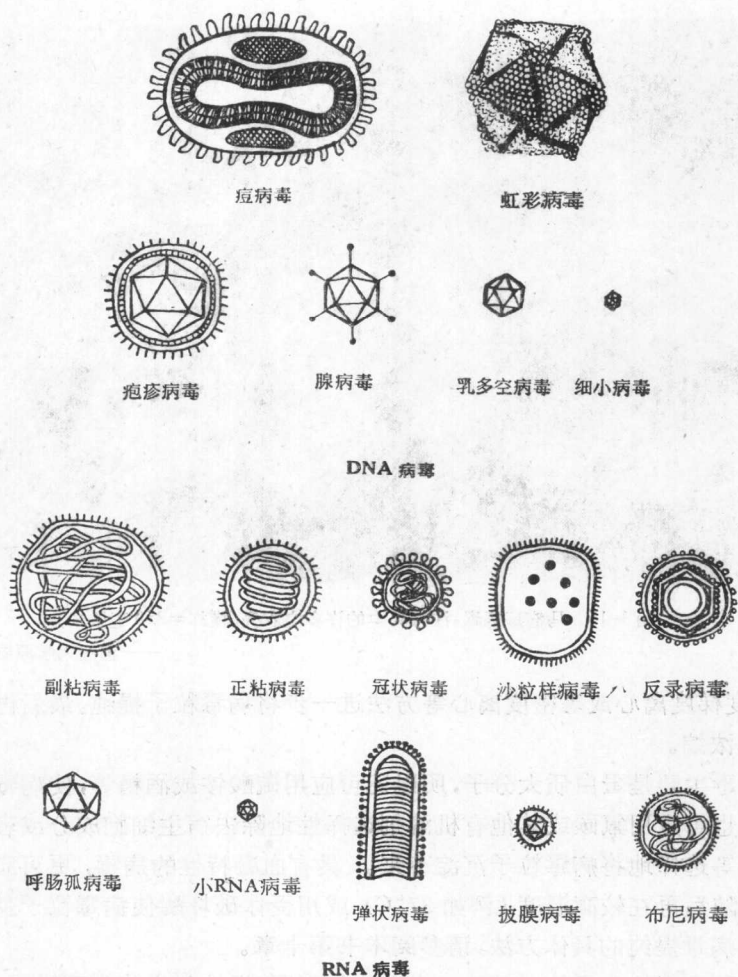


图 1-14 动物病毒的形态结构和相对大小

病毒囊膜在组成成分上就正常地具有细胞膜的特征。再者，病毒粒子本身的化学组成也不一致。某些病毒除完整的病毒粒子以外，还常可以看到许多缺乏核心(?)的所谓“不完全病毒”，就是电子显微镜下见到的“空衣壳”。因此病毒样品中完全病毒与不完全病毒的相对比率，也直接影响着病毒成分的测定结果。此外，目前所用的各种理化学提纯方法，往往不免破坏或丢失某些病毒成分。多数病毒在提纯后，感染力远远低于预计的强度，说明已有部分病毒粒子减低或丧失了感染力，而感染力的降低，又必然是病毒某些组成成分发生改变或破坏的结果。

尽管这样，有关病毒化学组成的数据仍然是我们了解病毒结构和生命活动的重要参考资料。

提纯病毒，首先是使病毒粒子由宿主细胞内释放出来。为此目的，可将病毒培养物匀浆化，或者应用去垢剂、酶或超声波处理细胞或者反复予以冻融，促使细胞破裂。随后应用粗孔滤器或低速离心沉淀方法除去较大的细胞碎屑。在以高速离心方法使病毒粒子及残存的小分子杂质沉淀之后，即可通过凝胶过滤或离子交换柱除去非病毒成分，再通过差