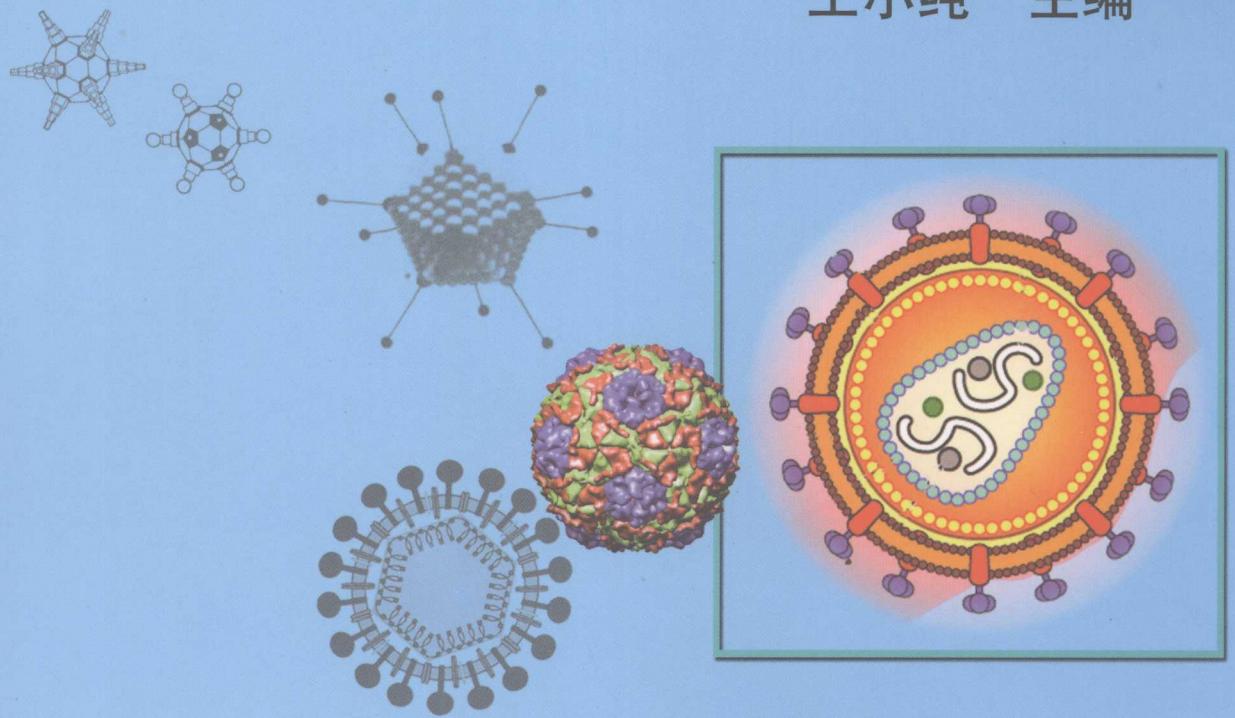




全国高等农林院校“十一五”规划教材

# 病 毒 学

王小纯 主编



中国农业出版社

全国高等农林院校“十一五”规划教材

(学大业亦南风) 赵小纯 主编

(学大业亦南风) 韩群吴 麻主 副

# 病 毒 学

王小纯 主编

(学大业亦南风) 韩立生

发货地(学大业亦南风) 水陆电 64194974, 64194971

传 真: (010) 65005926

E-mail: (学大业亦南风) gzh@sohu.com

邮购地址: 北京市朝阳区农展馆北路 2 号中国农业出版社教材出版部

邮 编: 100026

(学大业亦南风) 韩 翘

购书联系电话: (010) 64194972, 64195117, 64195127

(学大业亦南风) 泉 珊

(学大业亦南风) 韩 琪

(学大业亦南风) 国 载 吴 审 主

本教材采用植物数码防伪系统, 用户购书后刮开封底防伪码涂层, 将 16 位数码密码发送短信至 95881280, 免费查询所购图书真伪, 同时您将有机会参加奖励使用正版图书的抽奖活动, 赢取各类奖项, 详情请查询中国打假网 (http://www.shdf.gov.cn)。

短信反盗版举报: 编辑短信“JB、图书名称, 出版社, 购买地点”发送至 9588128

短信防伪客服电话: (010) 58582300/58582301

中国农业出版社

## 图书在版编目 (CIP) 数据

病毒学/王小纯主编.一北京: 中国农业出版社,  
2007.8

全国高等农林院校“十一五”规划教材

ISBN 978-7-109-11913-0

I. 病… II. 王… III. 病毒学—高等学校—教材 IV. Q939.4

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2007) 第 114893 号

责任编辑: 王立群 (东北农业大学)

牛彦军 (山西农业大学) : (0351) 62002801; e-mail: wjx@sxau.edu.cn

责任校对: 真 善

任惠英 (青岛农业大学) : (0532) 80920536; e-mail: wpzxybs@sopn.com

中心负责人: 刘维全 (中国农业大学)

责任编辑: 100026

陈 陆 (河南农业大学) : (0371) 67132323; e-mail: chenlu@hau.edu.cn

赵海泉 (安徽农业大学)

柴家前 (山东农业大学)

主 编: 王小纯 (病毒学国家教材编审委员会主任), 中国农业出版社  
副主编: 陈 陆 (河南农业大学), 赵海泉 (安徽农业大学), 柴家前 (山东农业大学)  
中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100026)

责任编辑 李国忠

至 8288158

北京通州皇家印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2007 年 8 月第 1 版 2007 年 8 月北京第 1 次印刷

开本: 820mm×1080mm 1/16 印张: 18.25

字数: 423 千字

定价: 28.50 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

## 序 言

病毒是危害人类健康和人类生产活动的一类重要病原微生物，同时作为生命最简单的结构形式，病毒也成为了解生命现象的起源的重要工具。2000年前后，艾滋病、SARS、禽流感、传染性海绵状脑病等传染病的出现，引起人类对病毒病危害性的高度重视。在人类和病毒不断斗争的过程中，越来越多的病毒经过改造后造福于人类，动植物病毒的研究一直为生物科学领域的一大热点。

病毒学以地球上最微小的非细胞生物——病毒为研究对象，主要研究病毒的理化性质、结构与功能特点、生命活动规律及与人类和其他生物相互关系等问题。病毒学是微生物学的重要领域、是生物学专业不可或缺的重要分支学科。长期以来，没有适合我国高等农业院校教学的教材，使病毒学基础教育与病毒学发展现状严重脱节。令人欣慰的是，由长期活跃在病毒学教学和研究一线的中青年教师、博士编写的《病毒学》即将出版。该教材涵盖面广，不仅系统地介绍了病毒学基础理论、人类关注的病毒研究概况和病毒学研究方法，还增加了病毒与宿主相互作用、病毒基因工程等内容。全书内容翔实，丰富而新颖，既介绍了病毒学的基本知识，又反映了病毒学研究的最新发展动态和方向。相信本书的出版，将为我国生物类专业本科生教育教学做出重要贡献。

陈焕春

2007年5月12日

# 前 言

人类刚战胜天花、脊髓灰质炎等“瘟疫”的肆虐，却因全球气候变化、生态环境恶化、人员交往频繁以及其他不明因素的影响，又不断面临一些新生“瘟疫”的威胁，艾滋病、禽流感、非典型肺炎、疯牛病、登革热、病毒性肝炎等层出不穷，严重威胁着人类健康和社会发展。这些“瘟疫”的元凶就是病毒。由于病毒结构简单和常常来去踪迹难觅，因而是生物界迄今发现的最少、也是人类最难驾驭的一类病原微生物。病毒一方面能够引起人类及动植物各种疾病，严重危害人类生存和农牧业生产；另一方面，又可用于消除害虫、构建外源基因表达载体，为人类服务；同时病毒作为生命最简单的结构形式，还为研究生物大分子结构及其功能、基因组高效表达与调控、生物进化等提供最佳模型。病毒学涉及医学、兽医、环境、农业、工业等广阔领域，已成为人们认识生命本质，发展国民经济和保证人畜健康而必须深入研究的重点学科。然而，我国高等农业院校一直没有合适的病毒学教材，病毒学基础教育与病毒学发展严重脱节，体现在：①病毒仅仅是微生物学的部分章节内容；②病毒作为动物传染病学、植物病理学、动物病理学等专业基础课的部分章节内容，这些课程常常侧重于组织器官及机体的病理变化、传染途径与防治措施。由于新发现病毒不断增加，病毒学研究也从机体、细胞水平向分子水平不断深入，因而上述病毒学讲授内容显得少而陈旧，不能反映病毒学发展的方向和全貌。而一些专著，如分子病毒学、医学病毒学、植物病毒学等研究又太深，不适应于本科教学。针对上述不足，我们在编写本书时贯穿了以下指导思想。

1. 基础性 本教材拟以生物科学、生物技术、微生物学等专业本科生为教授对象，在总论中系统介绍病毒学基础知识，包括病毒的概念，研究历史与发展方向，形态结构与分类，病毒复制与遗传变异，病毒与宿主在分子、细胞及机体水平的互作，病毒研究方法及病毒基因工程等。本书编写采用深入浅出，通俗易懂的写作风格，配有大量的图表，便于学生理解掌握。

2. 系统性 本教材既包括病毒学基础知识（总论），又包括对人类、农牧业生

产危害巨大的病毒的详细论述（各论）。既满足学生对病毒学基础知识了解的需要，又能培养学生对某些具体病毒研究的兴趣。各论既是学生利用基础知识的实战训练，又能使学生对病毒有更深入、全面的认识，使学生对具体病毒的发现、研究认识及防治利用有一个全面的了解。

3. 新颖性 首先本教材吸收国内外病毒学优秀教材、专著及国际病毒学大会的最新研究成果，如增加病毒与宿主在细胞及分子水平上的互作，新病毒种类的发现，病毒载体及基因治疗的研究进展，利用病毒进行生物防治的战略，植物抗病毒育种的新思路等；其次，本教材反映现代病毒学研究核心与进展，将 HIV、肝炎病毒、朊病毒等作为独立的章节进行阐述，总结近两年人类对 SARS 及禽流感研究的成果，体现了《病毒学》与时俱进的特点。

4. 多样性 各论中涉及医学病毒、畜牧业病毒、人畜共患病毒、昆虫病毒、植物病毒和噬菌体，不同类群的病毒采用不同的编排方式，既体现人们关注与研究的焦点，又尽量体现病毒研究自身特点。如医学病毒受动物模型的限制，应用基础研究进展缓慢，植物病毒受细胞系限制，分子水平研究进展缓慢，而昆虫病毒既有细胞系，昆虫又易于人工饲养，有利于病毒基础研究。使学生认识到各种病毒研究各有优势和限制，但研究结果可以相互借鉴、渗透，从而推动了病毒学的发展。在动物病毒有关章节简要介绍一些发病特征、诊断、流行及免疫防治常识；昆虫病毒这一章，侧重于病毒分子生物学及应用研究（如病毒表达载体，重组病毒杀虫剂等）的介绍；植物病毒则详述了病毒传播机理、防治策略及抗病毒育种的策略等内容。

面对病毒学发展的新形势及整个生命科学的迅猛发展，接受主编全国高等农业院校“十一五”统编教材“病毒学”，倍感责任重大。作为一本基础病毒学教材，妥善处理基础性、先进性和系统性之间的关系，在传授病毒学基础知识的同时，培养学生对病毒学研究的兴趣，以适量的篇幅将病毒学研究的精华介绍给学生是本书编写的宗旨。为了实现这一目标，在中国农业出版社的支持下，迅速组成以活跃在病毒学教学和研究一线的中青年教师、博士为主体的编委，反复讨论编写大纲，在近一年的时间内三易其稿，如期完成了编写任务。

全书共 14 章，由河南农业大学、中国农业大学、扬州大学、东北农业大学、山东农业大学、山西农业大学、安徽农业大学和青岛农业大学具有丰富教学经验的教师合作编写而成。在本书编写过程中，加拿大女皇大学 Eric B Carstens 教授、武汉大学胡远扬教授、中国科学院武汉病毒研究所陈新文研究员等给予了热情的帮助、

## 前　　言

---

关心和支持，特别是对编写大纲提出过许多宝贵的建议和支持。本书初稿完成后承蒙病毒学国家重点实验室主任吴建国教授审定，提出了宝贵的修改意见。陈焕春院士亲自为本书作序，给予编委很大的鼓励。中国农业出版社、河南农业大学教务处及河南农业大学生命科学学院各级领导在本书的编写和出版过程中给予了极大的支持和指导，在此一并表示诚挚的谢意！

本书涉及内容十分广泛、在许多方面也是一次改革的尝试，由于编写时间短、编者的水平和能力有限，缺憾和不足之处在所难免。恳请广大师生、同行专家和读者批评指正，以便重印和修订时及时改正。

王小纯

2007年7月

# 目 录

序言  
前言

<b>第一章 绪论</b>	1
第一节 病毒的发现与研究历史	1
一、病毒病的经验认识阶段	1
二、病毒病的病原研究阶段	2
三、病毒的化学和结构研究阶段	3
四、病毒的分子生物学研究阶段	4
第二节 病毒与病毒学	4
一、病毒的概念与特点	5
二、病毒学研究的任务与目的	9
三、病毒学发展趋势	10
四、病毒学分支及其相互关系	11
第三节 病毒学研究资源	14
一、国内外主要病毒学专业期刊	14
二、国内外病毒学研究机构	14
三、国内外著名的病毒学网站	14
思考题	15
主要参考文献	15
<b>第二章 病毒的形态、结构与分类</b>	16
第一节 病毒的形态与大小	16
一、病毒的形态	16
二、病毒的大小	17
第二节 病毒的对称性	17
一、螺旋对称	17
二、二十面体对称	18
三、复合对称	19
四、复杂对称	20

<b>第三章 病毒的复制</b>	49
<b>第一节 病毒复制概论</b>	49
一、病毒复制与复制周期	49
二、研究病毒复制的一般方法	50
<b>第二节 病毒的复制过程</b>	50
一、吸附	51
二、侵入	53
三、脱壳	55
四、病毒生物大分子的合成	55
五、装配和释放	60
<b>第三节 病毒的非增殖性感染</b>	62
一、非增殖性感染的类型	62
二、缺损病毒	63
思考题	64
主要参考文献	65
<b>第四章 病毒的遗传变异</b>	66
<b>第一节 病毒的突变</b>	66
一、病毒的突变规律	66
二、病毒突变体的种类	68
三、病毒突变的分子机制	69
<b>第二节 病毒基因重组</b>	70
一、杂交	71
二、活性病毒之间的基因重组	71
三、灭活病毒之间的基因重组	71
四、活性病毒与灭活病毒之间的基因重组	71

五、病毒与细胞之间的基因重组 .....	72
<b>第三节 病毒基因组研究 .....</b>	<b>72</b>
一、病毒基因图构建方法 .....	72
二、病毒功能基因研究法 .....	73
思考题 .....	75
主要参考文献 .....	75
<b>第五章 病毒与宿主细胞的相互作用 .....</b>	<b>76</b>
<b>第一节 病毒感染的致细胞病变作用 .....</b>	<b>76</b>
一、细胞死亡 .....	76
二、细胞融合和合胞体形成 .....	76
三、血吸附和血细胞凝集 .....	77
四、细胞膜渗透性的变化 .....	77
五、包涵体的形成 .....	77
六、细胞转化 .....	78
<b>第二节 病毒感染的分子机制 .....</b>	<b>78</b>
一、病毒对宿主细胞的侵入 .....	78
二、病毒蛋白质和病毒基因组的入核机制 .....	79
三、病毒基因的转录和细胞基因转录的抑制 .....	80
四、病毒蛋白质的合成和细胞蛋白质合成的抑制 .....	81
五、病毒对细胞DNA复制机制的颠覆 .....	83
六、病毒利用宿主细胞成熟 .....	84
<b>第三节 细胞对病毒感染的应答 .....</b>	<b>85</b>
一、干扰素的产生及其抗病毒作用 .....	85
二、细胞凋亡 .....	86
<b>第四节 病毒感染与细胞异常增殖 .....</b>	<b>88</b>
一、病毒感染的致瘤作用 .....	88
二、病毒致细胞异常增殖的机制 .....	89
思考题 .....	90
主要参考文献 .....	90
<b>第六章 病毒感染及机体免疫应答与防治 .....</b>	<b>92</b>
<b>第一节 病毒感染的发生 .....</b>	<b>92</b>
一、病毒侵入机体的途径 .....	92
二、病毒在机体内的扩散 .....	93
三、病毒感染机体的形式 .....	94
<b>第二节 抗病毒感染免疫 .....</b>	<b>95</b>

ST	一、非特异性免疫应答 .....	96
ST	二、特异性免疫应答 .....	98
ST	三、病毒免疫逃避机制 .....	100
BT	第三节 病毒性疾病的防治 .....	101
BT	一、病毒性疾病发生的一般规律 .....	101
BT	二、病毒疫苗 .....	102
BT	三、抗病毒药物 .....	105
BT	思考题 .....	106
BT	主要参考文献 .....	106
	<b>第七章 病毒基因工程 .....</b>	<b>108</b>
BT	第一节 病毒基因工程的主要研究内容 .....	108
BT	一、病毒基因及基因组结构与功能研究 .....	108
BT	二、病毒基因工程疫苗的研制 .....	109
BT	三、抗病毒药物与制剂的研制 .....	109
BT	四、病毒载体的构建与应用 .....	110
BT	五、病毒性疫病的基因诊断方法的建立 .....	111
BT	第二节 病毒载体的主要类型及其应用 .....	111
BT	一、噬菌体载体 .....	112
BT	二、杆状病毒载体 .....	115
BT	三、动物病毒载体 .....	116
BT	四、植物病毒载体 .....	120
BT	思考题 .....	123
BT	主要参考文献 .....	123
	<b>第八章 病毒的一般研究方法与技术 .....</b>	<b>124</b>
BT	第一节 病毒培养 .....	124
BT	一、活体培养 .....	124
BT	二、细胞培养 .....	125
BT	第二节 电子显微镜技术 .....	126
BT	一、电子显微镜的基本原理 .....	126
BT	二、电子显微镜技术在病毒学中的应用 .....	127
BT	第三节 病毒的分离纯化与测定 .....	129
BT	一、病毒的分离 .....	130
BT	二、病毒的纯化 .....	131
BT	三、病毒的测定 .....	132
BT	第四节 病毒的鉴定 .....	134

## 目 录

一、根据病毒感染的宿主范围及感染症状鉴定	134
二、病毒的理化性质鉴定	134
三、病毒的血细胞凝集性质鉴定	134
四、病毒的血清学鉴定	135
五、病毒的分子生物学鉴定	135
第五节 核酸杂交技术	135
一、Southern 印迹杂交	135
二、Northern 印迹杂交	136
三、原位杂交	136
四、PCR 技术	136
思考题	137
主要参考文献	137
<b>第九章 重要医学病毒</b>	138
第一节 肝炎病毒	138
一、甲型肝炎病毒	139
二、乙型肝炎病毒	143
三、丙型肝炎病毒	149
四、丁型肝炎病毒	153
五、戊型肝炎病毒	158
第二节 艾滋病病毒	160
一、形态特征与基因组结构	161
二、理化特性	162
三、致病性与流行病学	162
四、病毒复制与分子感染机理	164
五、细胞培养与动物模型	165
六、抗原性与机体的免疫应答	165
七、诊断	165
八、免疫预防和治疗	166
第三节 传染性非典型肺炎病毒	167
一、形态特征与基因组结构	167
二、理化特性	168
三、致病性与流行病学	169
四、病毒复制与分子感染机理	170
五、细胞培养与实验动物模型	171
六、抗原性与机体的免疫应答	171
七、诊断	172

八、免疫预防和治疗 .....	172
思考题 .....	173
主要参考文献 .....	174
<b>第十章 重要畜禽病毒 .....</b>	<b>175</b>
第一节 猪瘟病毒 .....	175
一、形态特征与基因组结构 .....	175
二、理化特性 .....	176
三、致病性与流行病学 .....	176
四、病毒复制与分子感染机理 .....	176
五、细胞培养 .....	177
六、抗原性 .....	177
七、诊断 .....	177
八、免疫预防和治疗 .....	178
第二节 口蹄疫病毒 .....	178
一、形态特征与基因组结构 .....	178
二、理化特性 .....	180
三、致病性与流行病学 .....	180
四、病毒复制与分子感染机理 .....	181
五、细胞培养与增殖 .....	181
六、抗原性 .....	181
七、诊断 .....	182
八、免疫预防和治疗 .....	182
第三节 新城疫病毒 .....	183
一、形态特征与基因组结构 .....	183
二、理化特性 .....	184
三、致病性与流行病学 .....	184
四、病毒复制与分子感染机理 .....	185
五、细胞培养与增殖 .....	185
六、抗原性 .....	186
七、诊断 .....	186
八、免疫预防和治疗 .....	186
思考题 .....	187
主要参考文献 .....	187
<b>第十一章 人畜共患病病毒 .....</b>	<b>188</b>
第一节 流感病毒 .....	188

一、形态特征与基因组结构 .....	188
二、理化特性 .....	189
三、致病性与流行病学 .....	190
四、病毒复制与分子感染机理 .....	191
五、细胞培养与实验动物模型 .....	192
六、抗原性 .....	192
七、诊断 .....	193
八、免疫预防和治疗 .....	194
<b>第二节 狂犬病病毒 .....</b>	<b>194</b>
一、形态特征与基因组结构 .....	195
二、理化特性 .....	195
三、致病性与流行病学 .....	196
四、病毒复制与分子感染机理 .....	197
五、细胞培养与实验动物模型 .....	198
六、抗原性 .....	198
七、诊断 .....	199
八、免疫预防和治疗 .....	200
<b>第三节 肝病毒 .....</b>	<b>201</b>
一、形态结构 .....	201
二、理化特性 .....	202
三、致病性与流行病学 .....	202
四、病毒复制与分子感染机理 .....	204
五、细胞培养与实验动物模型 .....	205
六、抗原性 .....	205
七、诊断 .....	206
八、免疫预防和治疗 .....	206
思考题 .....	207
主要参考文献 .....	207
<b>第十二章 昆虫病毒 .....</b>	<b>209</b>
<b>第一节 昆虫病毒研究概况 .....</b>	<b>209</b>
一、昆虫病毒分类 .....	209
二、昆虫病毒研究的意义 .....	211
<b>第二节 昆虫 DNA 病毒 .....</b>	<b>213</b>
一、杆状病毒科 .....	213
二、细小病毒科 .....	219
<b>第三节 昆虫 RNA 病毒 .....</b>	<b>221</b>

281 · 一、呼肠孤病毒科 .....	221
281 · 二、昆虫单链 RNA 病毒 .....	223
901 思考题 .....	232
101 主要参考文献 .....	232
301	
<b>第十三章 植物病毒 .....</b>	<b>233</b>
801 第一节 植物病毒传播类型及机制 .....	233
101 · 一、介体传播 .....	233
101 · 二、非介体传播 .....	235
301 第二节 植物抗病毒防卫反应和抗病毒基因 .....	237
501 · 一、植物抗病毒的防卫反应 .....	237
601 · 二、防卫反应中的抗性基因 .....	238
701 第三节 植物病毒生态学与防治策略 .....	239
801 · 一、植物病毒生态学与生态控制原理 .....	239
801 · 二、影响病毒流行的重要生态因子 .....	239
901 · 三、植物病毒病的生态防治策略 .....	241
901 · 四、植物抗病毒基因工程的策略 .....	243
100 第四节 我国重要的植物病毒 .....	247
100 · 一、水稻矮缩病毒 .....	248
100 · 二、黄瓜花叶病毒 .....	248
100 · 三、烟草花叶病毒 .....	249
100 · 四、香蕉束顶病毒 .....	250
100 思考题 .....	250
100 主要参考文献 .....	251
100	
<b>第十四章 噬菌体 .....</b>	<b>252</b>
200 第一节 T4 噬菌体 .....	252
200 · 一、形态特征 .....	253
200 · 二、基因组结构 .....	254
200 · 三、生活循环 .....	254
200 第二节 ΦX174 噬菌体 .....	256
200 · 一、形态特征 .....	256
200 · 二、基因组结构 .....	257
200 · 三、生活循环 .....	258
200 第三节 噬菌体治疗 .....	259
200 · 一、噬菌体的治疗特征 .....	259
200 · 二、噬菌体治疗的应用 .....	260

## 目 录

---

三、噬菌体治疗面临的问题 .....	261
思考题 .....	262
主要参考文献 .....	262
 附录 病毒学常用词汇英汉对照 .....	264

## 第二章 病毒学概论

### 第一章 绪 论

#### 第一节 病毒的发现与研究历史

病毒学 (virology) 是以病毒 (virus) 这一特殊的生命形态为研究对象的自然科学。虽然病毒作为一种病原体被发现仅在一个世纪以前，但是人类在数千年的生产和生活实践中，不断地丰富了与现在已知为病毒引起的疾病进行斗争的经验，积累了不少有关的知识。随着科学技术的不断进步，病毒研究获得了巨大的发展，其发展历程大体上可分为 4 个阶段：病毒病的经验认识阶段、各种病毒病害的病原研究阶段、以病毒化学与结构为主题和在细胞水平上阐明病毒性质的研究阶段、以研究病毒感染的分子机制及病毒与宿主的相互作用关系为中心的病毒分子生物学研究阶段。

#### 一、病毒病的经验认识阶段

病毒病自古就有记载。公元前 4 世纪，古希腊的 Aristotle 记述了狂犬病病犬的疯狂和暴怒，并通过咬伤将病魔传给其他动物和人，在人体上这种病常被称做恐水病。公元 2 世纪 Aurelianrus 对狂犬病做了清楚的描述：受咬之初，常有无名的焦躁、易怒、厌水，最后发展到恐水。法国人巴斯德 (Pasteur) 在 1884 年发明了狂犬病疫苗，对狂犬病的防治做出了巨大贡献。

晋代的葛洪在《肘后方》中叙述了天花 (smallpox) 的病征。明代隆庆年间 (1567—1572)，我国率先发明人痘接种法预防天花，并先后传至俄国、日本、朝鲜、土耳其及英国。清初，张璐在《医通》一书中描述了采用人痘接种预防天花的方法。英国的 Jenner 发现牛存在类似的疾病，牛乳房上会出现天花样的脓疱，看管病牛的挤奶妇女在手上也出现了同样的脓疱，但不波及躯体的其他部位。这些挤奶妇女虽处在天花病人的包围中，却不发病。根据这些观察，Jenner 认为牛痘可能使人预防天花。1798 年，Jenner 开始在英国及欧洲大陆应用牛痘接种预防天花，挽救了千百万人的生命。尽管他并不了解传染病的病因，这却是以后预防疾病的基础。

宋朝时农学家陈旉在《农书》中记载了家蚕“高节”、“脚肿”等病症，现在我们知道是由家蚕核型多角体病毒引起的疾病。第一个记载的植物病毒病当属郁金香碎色花病，至今荷兰阿姆斯特丹的博物馆还保存着一张 1619 年荷兰画家的一幅得病的郁金香静物画。因为病花特别漂亮，当时一株受感染植株的球茎或种苗，可以换到数头公牛、猪或绵羊，几吨谷物，甚至一个磨坊。人类对于诸如此类的病毒性疾病的认识和研究都为病毒的发现创造了条件。