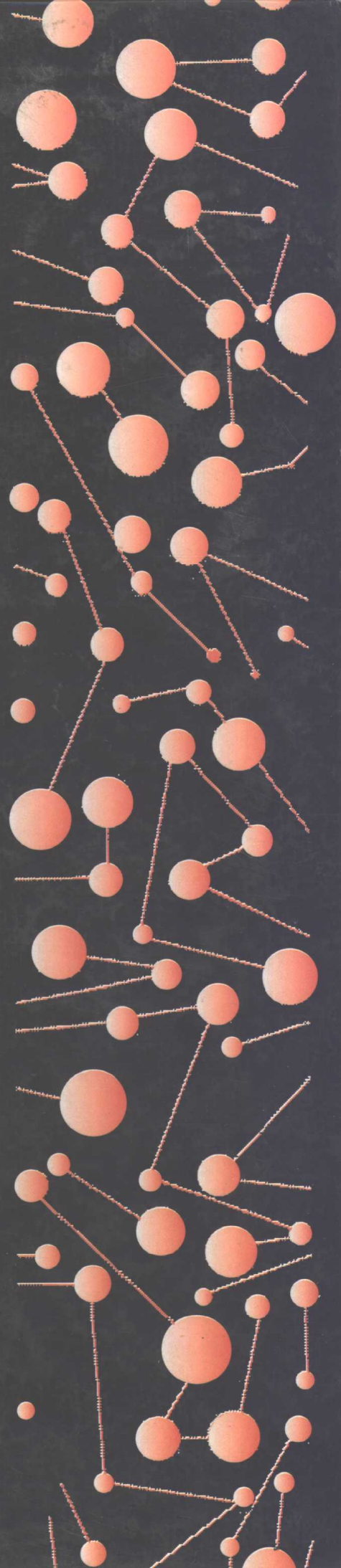


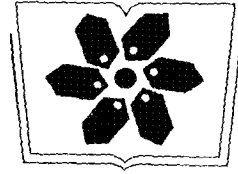
# 动物病毒学

(第二版)

殷震 刘景华 主编

科学出版社





中国科学院科学出版基金资助出版

# 动物病毒学

(第二版)

殷震 刘景华 主编

科学出版社

1997

## 内 容 简 介

《动物病毒学》第二版在保持初版(1985)“理论与实际相结合,原理与方法并重”的特色的同时,适当增添了动物病毒结构与功能的分子生物学内容,相应介绍了有关动物病毒生态学以及诊断和免疫预防方面的一些新的资料与技术,对于新发现的动物病毒病和人兽共患病毒病,特别是那些具有重要病原学意义的新病毒,也用一定篇幅加以叙述。

全书仍由病毒学总论、病毒学技术和病毒学各论三篇组成,共180万字。病毒学总论篇介绍动物病毒学简史、病毒的特性、病毒的分类与命名、病毒的增殖、理化学因子对病毒的作用、病毒的遗传和变异、病毒感染、抗病毒免疫、病毒感染的治疗以及病毒病的控制和消灭;病毒学技术篇介绍病毒的培养、电子显微镜技术、病毒和病毒成分的提纯、病毒病的常规实验室诊断技术以及病毒病的分子生物学诊断技术;病毒学各论篇介绍RNA病毒、DNA病毒和亚病毒等共24个科180多种病毒的历史、形态结构、理化学和生物学特性、生态学、抗原性、培养、免疫和诊断等。

本书内容广泛新颖,方法具体可行,既有作者们长期从事动物病毒学工作的经验体会,又搜集和归纳了国内外病毒学研究方面的最新进展和成就。可作为高等院校有关专业的研究生和本科生的教材或教学参考书,也可供动物病毒学工作者以及医学和兽医学临床和实验室人员参考。

### 图书在版编目(CIP)数据

动物病毒学/殷震 刘景华主编. -2版. -北京:科学出版社, 1997

ISBN 7-03-006053-9

I. 动… II. 殷… III. 动物-病毒学 IV. S852.65

中国版本图书馆CIP数据核字(97)第10174号

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

\*

1985年9月第 一 版	开本:787×1092 1/16
1997年11月第 二 版	印张:77 1/2
印数:4501—7 000	字数:1 817 000

定价:148.00 元

动物病毒学  
(第一版)

主 编

殷 震 刘景华

编 著 者

(按姓氏笔画排列)

方定一  
李佑民  
郝 崇  
扈 贵

刘作臣  
周泰冲  
徐为燕  
韩福祥

刘景华  
胡祥璧  
贾补年  
褚菊仁

许基龙  
胡敬尧  
殷 震  
廖延雄

孙恩贵  
侯世宽  
崔青山

动物病毒学  
(第二版)

主 编  
殷 震 刘景华

编 委  
(按姓氏笔画排列)

毛春生 房德兴 涂长春 章金钢 扈荣良

编 著 者  
(按姓氏笔画排列)

于康震	毛春生	刘 毅	刘东海	刘景华
刘维全	朱国强	孙 明	余兴龙	李红卫
李 成	李金中	张安强	房德兴	金宁一
金扩世	岳军明	赵 奕	赵永军	赵新泰
胡桂学	段玉友	顾万钧	殷 震	涂长春
钱爱东	章金钢	扈荣良	童光志	熊光明

## 第二版序

本书初版发行于1985年,对我国动物病毒学的教学和科研工作以及生产实践起到了一定的指导和推动作用。有些高等院校的动物医学系以及其他相关专业用它作为教材或参考教材,科研和防疫部门也将其作为重要的参考书。因此出版不久,即全部售尽。许多单位和个人在积极评价本书的同时,迫切要求再版。我们感谢读者的热情支持和关心。

鉴于病毒学是一门发展十分迅速的学科,人们目前已经可以在分子水平上深入研究病毒的结构和功能及其与动物机体的相互关系,在新病毒的发现与其致病性研究以及病毒性疾病的诊断和防治技术方面,也取得了许多突破性成果。这次增订再版,我们注意反映和介绍了这些新的进展,以期本书的学术水平有比较明显的提高,但仍力求保持第一版原有的实际应用价值。这是中国科学院出版基金专家委员会的要求,也是我们的努力方向。书成之日,自感比较满意,但是能否体现这一主导思想,只能由广大读者评说了。

由于初版发行以来的11年之间,原编著者中已有多人谢世或病休,其他编著者亦大多年近古稀,故在这次增订再版工作中,我们注意吸收了一些年轻学者,旨在更新“血液”,更是为了从中遴选本书的主编接班人,争取今后每5~6年出一增订新版,让本书在修改、补充和提高中不断再版,长久延续。

感谢中国科学院出版基金委员会将本书列为科学出版基金资助项目,感谢科学出版社在具体出版工作中的指导和帮助,也对支持和关心本书出版的中外学者深表敬意,他们或者提供珍贵的图片资料,或者提出指导性的意见。当然,我们更不会忘却那些为本书初版作出突出贡献的原编著者们。

为使本书能够继续为动物病毒学的发展和我国动物疫病的防制工作做出它应有的贡献,希望广大学者和读者一如既往,继续对本书提出宝贵的建议和批评。

主 编  
1996年12月

## 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

1982年12月

# 目 录

第二版序  
序

## 第一篇 病毒学总论

第一章	动物病毒学发展简史	2
第二章	病毒的特性	8
第三章	病毒的分类和命名	37
第四章	病毒的增殖	48
第五章	理化学因子对病毒的作用	67
第六章	病毒的遗传和变异	83
第七章	病毒感染	105
第八章	抗病毒免疫	133
第九章	病毒感染的药物治疗	170
第十章	病毒病的控制与消灭	185

## 第二篇 病毒学技术

第十一章	病毒的培养	204
第十二章	电子显微镜技术	247
第十三章	病毒和病毒成分的提纯	304
第十四章	病毒病的常规实验诊断	323
第十五章	病毒病的分子生物学诊断	437

## 第三篇 病毒学各论

第十六章	小RNA病毒科(Picornaviridae)	468
第十七章	杯状病毒科(Caliciviridae)	519
第十八章	星状病毒科和诺达病毒科(Astroviridae and Nodaviridae)	531
第十九章	呼肠孤病毒科(Reoviridae)	538
第二十章	双RNA病毒科(Birnaviridae)	578
第二十一章	披膜病毒科(Togaviridae)	588
第二十二章	黄病毒科(Flaviviridae)	631
第二十三章	冠状病毒科(Coronaviridae)	671
第二十四章	正粘病毒科(Orthomyxoviridae)	704
第二十五章	副粘病毒科(Paramyxoviridae)	736
第二十六章	丝状病毒科(Filoviridae)	768



第二十七章	弹状病毒科(Rhabdoviridae)	777
第二十八章	布尼病毒科(Bunyaviridae)	810
第二十九章	嵌沙样病毒科(Arenaviridae)	825
第三十章	反转录病毒科(Retroviridae)	837
第三十一章	痘病毒科(Poxviridae)	939
第三十二章	疱疹病毒科(Herpesviridae)	988
第三十三章	嗜肝DNA病毒科(Hepadnaviridae)	1082
第三十四章	虹彩病毒科(Iridoviridae)	1095
第三十五章	腺病毒科(Adenoviridae)	1104
第三十六章	乳多空病毒科(Papovaviridae)	1130
第三十七章	细小病毒科(Parvoviridae)	1145
第三十八章	圆环病毒科(Circoviridae)	1175
第三十九章	亚病毒(Subvirus)	1184
第四十章	未分类病毒	1195
附录	动物病毒性疾病的症状、病变和病原表	1207
索引		1216

# 第一篇 病毒学总论

# 第一章 动物病毒学发展简史

一、前言

二、病毒的发现

三、研究技术进展

四、亚病毒的发现

五、分子病毒学的诞生与发展

六、诊断病毒学进展

七、病毒疫苗研究进展

## 一、前言

动物病毒学是以动物病毒为研究对象,研究这些病毒的本质及其与动物乃至人类疾病的关系的一门科学。动物病毒学是随着生物化学、生物物理学、遗传学、分子生物学和高新技术等的发展而发展起来的;反过来,动物病毒学又促进这些学科的发展。

早在公元前 500 年和前 300 年左右,欧洲和中国就已分别有了狂犬病和天花的记载。古代人类对于疾病原因的解释,有所谓的神鬼说、瘴气说和孔隙说等等。虽然在某些疫病的大流行中,人们已经觉察到疾病的传染性,但仍坚信神鬼或瘴气致病的说法。17~19 世纪,显微镜创制成功,人们借助显微镜看到了各种细菌,不仅证明自然界和酿造工业中的发酵是由发酵菌引起的,而且发现了人畜许多传染病的病原体——细菌,并且观察到了动物对于某一传染病的感受性依动物种类而不同,患病痊愈后可对同一疾病的再次感染具有抵抗力等事实。我国民间在此期间已经普遍应用轻型天花患者的痂皮接种健康人群鼻孔以预防天花。1798 年,英国人 Jenner 根据牛痘和天花的相似性,以及挤牛奶妇女感染牛痘后不再发生天花的现象,创立了采用牛痘浆预防天花的免疫接种方法。1884 年,法国人 Pasteur 又发明了狂犬病疫苗,从而奠定了人和动物人工免疫接种的坚实基础。

## 二、病毒的发现

虽然当时已有传染性病原体的概念,并且确证了细菌等微生物的致病性,但还缺乏有关“病毒”的认识。1892 年,俄国人 Ivanowski 在克里米亚发现烟草花叶病病原可以通过能够抑留细菌的滤器。1898 年,荷兰人 Beijerinck 证明烟草花叶病是由滤过性病原所引起。同年,德国科学家 Loeffler 和 Frosch 发现口蹄疫病原的滤过性。此后 10 多年内相继发现了 10 多种传染病的病原病毒,包括鸡瘟病毒(1900 年)、黄热病病毒(1901 年)、鸡痘病毒(1902 年)、狂犬病病毒(1903 年)、鸡白细胞增生病病毒(1908 年)、脊髓灰质炎病毒(1909 年)和劳斯肉瘤病毒(1911 年)等。1915 年和 1917 年英国人 Twort 和加拿大人 d'Herelle 分别发现噬菌体,也就是细菌病毒;同时期内还发现了若干植物病毒。

## 三、研究技术进展

在人们不断发现病毒并证实其与疾病关系的同时,研究病毒的方法也取得了明显进

展,特别是在病毒培养方面:应用实验动物、鸡胚和细胞培养技术,成功地分离和培养了許多动物病毒,对病毒学的发展起到巨大的推动作用。

最早的实验动物接种是用所谓的本动物进行的,例如将牛痘浆接种犊牛或将健康鸡与病鸡同群饲养,以观察疾病的传染性等等。随着家兔、豚鼠、小鼠、大鼠和仓鼠等实验动物的成功应用,大多数的实验接种试验已经不再应用本动物。只是猪瘟、马传染性贫血和牛流行热等宿主范围狭窄的病毒性传染病,还常应用猪、马(驴)或牛等本动物作实验接种试验。实验动物是动物病毒学研究的基础工具,实验动物学的建立及其成就明显促进了动物病毒学的发展。实验动物的标准化是应用实验动物的基本要求。纯系动物以及无特异病原(specific pathogen free, SPF)动物、定菌(gnotobiotic)动物和无菌动物等的培育成功和应用,保证了病毒学研究的科学性和严密性。

20世纪30年代早期,人们就已开始应用鸡胚培养病毒。由于鸡胚具有卵壳和卵壳膜的保护,除一些可经卵巢传递的病毒和细菌外,基本上保持无菌和无病毒状态。由于SPF鸡胚的成功培育,经卵传递性感染的可能性已被消除,鸡胚和近年来开始利用的鹌鹑胚一直是培养和研究病毒以及制造病毒疫苗的有效工具。当然,由于细胞培养技术的发展和运用,鸡胚的应用范围已经逐渐减少,但对正粘病毒、副粘病毒、披膜病毒和痘病毒科的某些成员,还常应用鸡胚等进行病毒分离、滴定以及抗原和疫苗生产。

早在1913年,Steinhardt等就在体外培养的家兔角膜上培养痘苗病毒。1923~1924年,Carrel应用鸡胚组织块培养劳斯肉瘤病毒,1927年又用于培养痘苗病毒。1929年,Andrews应用兔睾丸组织块培养兔病毒Ⅲ, Rivers等则用家兔角膜培养痘苗病毒,并发现规律性细胞病变和包涵体。1933年,Gey创立了单层细胞培养技术。1943年我国学者黄祯祥首先利用组织培养分离、滴定和鉴定西方型马脑炎病毒。1951年Dulbecco等采用胰蛋白酶消化组织培养法,获得了单层细胞培养,并开始应用人工合成培养液。

随着抗生素的普遍应用,体外培养细胞已经是分离、鉴定和大量培养病毒的简便而又十分有效的工具。动物和人类的绝大多数病原病毒就是通过细胞培养而分离和鉴定成功的。

50年代以来,电子显微镜技术的建立和推广应用,为病毒的形态结构及其在细胞内的形态发生学研究提供了有效手段。

## 四、亚病毒的发现

70年代,人们在植物中发现了一类新的致病因子,称为类病毒(viroid)。类病毒只是单链共价闭合的RNA分子,没有蛋白质。随后在研究动物与人的一类被称为亚急性海绵样脑病的中枢神经系统疾病,如羊的痒疫(scrapie)时,发现其病原体与病毒和类病毒完全不同,是一种完全是或主要是由蛋白质组成的大分子,未发现有与感染性直接有关的核酸的存在,故称蛋白侵染子(prion)或“朊”病毒(virion)。因为类病毒和“朊”病毒没有一般病毒“由核酸(RNA或DNA)与结构蛋白组成一定形态的病毒粒子”的模式,因此被称为亚病毒(subviruses)。亚病毒的发现,是病原学研究中的大事件,有可能对生命的本质和起源以及遗传机制等生物学基本问题提供崭新的补充知识,甚至可能冲击这些领域中现有的某些经典理论。本书将在相应章节内介绍有关内容。

## 五、分子病毒学的诞生与发展

如果说,1953年Watson和Crick阐明DNA的双螺旋结构,开创了分子生物学时代,那么,1955年证明烟草花叶病毒和随后的另一些病毒不仅可在适当条件下裂解为蛋白质和核酸,而且这两个组成成分还可重新建成感染性病毒粒子,1956年又进一步发现烟草花叶病毒和其他一些病毒的游离核酸本身就可以引起感染乃至导致典型疾病,则使病毒研究进入分子病毒学阶段。近20~30年内先后阐明了DNA和RNA病毒的增殖过程以及某些病毒基因的结构与其表达调控机制。许多病毒基因组的核苷酸序列已经全部或部分测知。病毒基因的克隆、修饰、测序乃至人工合成,已是分子病毒学实验室的常规技术。近年应用激光光谱仪,特别是X射线衍射技术,测定病毒衣壳蛋白和一些病毒酶类的三级结构,取得了明显进展,不仅阐明了病毒与细胞受体以及病毒与抗体之间的结合部位及其微细结构,得以在分子水平上了解病毒感染的详细机制以及病毒免疫原在病毒粒子表面的分布、组成与立体构型,而且为抗病毒药的作用机制提供了确切的依据,也为病毒免疫原的利用、修饰和移植提供了可靠基础。

## 六、诊断病毒学进展

病毒病诊断同样经历了一个逐步发展和提高的过程。早先,人们主要根据疾病的症状和病理变化作出诊断,这对口蹄疫、痘病和流行性感胃等呈现特征性症状、病变和流行特点的病毒性疾病,尚有一定的可能性,但也经常发生与类似疾病的混淆;而对不显特殊症状的其他一些疾病,则根本无法作出正确诊断。20世纪以来,先后建立了实验动物接种、病毒分离鉴定和显微镜检查(包涵体和痘病毒等大型病毒的病毒粒子——原质小体)等病毒诊断方法,特别是电子显微镜技术,常可直接用于某些病毒性感染材料中病毒粒子的检出,进行快速诊断。免疫学诊断技术,如中和试验、补体结合试验、血凝和血凝抑制试验、凝胶扩散试验和乳胶凝集试验等亦相继建立和推广应用。40年代初建立免疫荧光技术,50年代发展了同位素标记技术,60年代有了酶标记技术,70年代以后建立酶联免疫吸附试验(ELISA),并出现了许多改良法。特别是单克隆抗体的应用以及特异性病毒抗原制备技术的改进,进一步提高了检测水平。近年来分子病毒学的发展,使诊断技术不受抗原-抗体反应的限制:应用核酸电泳法可从粪便样品中直接检出轮状病毒等的RNA电泳图型。70年代在基因工程学基础上发展起来的核酸探针技术,已经广泛用于病毒实验诊断。1985年Mullis等人首创聚合酶链式反应(PCR)的DNA扩增技术,可使微量的目的基因或DNA片段在短时间内扩增几百万倍。PCR的高度敏感性和特异性,使其成为当前病毒学诊断上最受注意的一种新技术。

## 七、病毒疫苗研究进展

在病毒疫苗研制方面,由感染组织和随后以感染鸡胚的胚液或组织制备的疫苗,被视为第一代疫苗;以人工感染的细胞培养物制成的弱毒疫苗或灭活疫苗以及筛选异源或同

源自然弱毒株研制的弱毒疫苗,属第二代疫苗;采用生物化学或 DNA 重组技术制备的亚单位疫苗、合成寡肽疫苗以及基因工程疫苗,则是第三代疫苗。基因工程疫苗包括:

(1) 通过生物重组技术将野生毒株的表面抗原基因与弱毒株的其他基因组合构建减毒活疫苗株;这一技术适用于分节段基因组病毒,如流感病毒和呼肠孤病毒等。

(2) 将病毒的保护性抗原基因插入表达质粒,随后转化大肠杆菌或真核细胞等,再收集由其表达和产生的病毒蛋白作为免疫原。

(3) 将保护性抗原基因插入痘病毒、腺病毒和疱疹病毒等 DNA 的非必需区,构建重组活载体疫苗。

(4) 在 DNA 或 cDNA 水平上造成毒力有关基因的缺失,例如通过缺失突变等手段置换或使病毒株丧失某个毒力基因而降低病毒毒力的基因缺失活疫苗等等。

纵观动物病毒学的发展历史(表 1-1),特别是近年来的进展,我们可以有信心地认为:人们已在这一领域内逐步由必然王国走向自由王国,并且必将有效提高动物疫病的防制水平,保障畜牧业和养殖业的发展以及人畜健康。

近年来又一种新型疫苗问世,即基因疫苗。该疫苗是将某一病原的保护性抗原基因的真核表达质粒直接接种动物,通过其在体内表达的抗原蛋白,诱导动物机体产生免疫应答。

表 1-1 病毒学发展史上的主要成就

年 份	主 要 成 就	发明(现)人
1798	创立了接种牛痘苗预防天花的人工免疫方法	Jenner
1884	研制成功狂犬病疫苗	Pasteur
1892	发现烟草花叶病病原的滤过性	Ivanowski
1898	证明烟草花叶病由滤过性病原引起	Beijerinck
	发现口蹄疫病原的滤过性	Loeffler 等
1902	发现羊痘原质小体,即病毒粒子	Borrel
1903	发现狂犬病的细胞浆内包涵体(Negri 小体)	Negri
1908	发现鸡白细胞增生病病毒可用病鸡组织的无细胞滤液传代	Ellerman
1911	发现鸡的一种恶性肿瘤(后被称为劳斯肉瘤)的病毒病原	Rous
1915~1917	发现噬菌体	Twort, d'Herelle
1923~1927	应用鸡胚组织块培养劳斯肉瘤病毒和痘苗病毒	Carrel
1927~1931	获得部分纯化的烟草花叶病毒	Vinson 等
1933	发现哺乳动物的一种肿瘤(后被称为兔乳头状瘤)的病毒病原	Shope
	创立单层细胞培养技术	Gey
1934	获得几乎纯化的噬菌体	Schlesinger
1935	获得烟草花叶病毒的次结晶	Stanley
1937	阐明烟草花叶病毒和其他植物病毒的核衣壳结构	Bawden 等
1938	测定一些病毒粒子的大小	Elford
1940	阐明噬菌体的复制周期	Delbruck
1941	发现流感病毒的红细胞凝集作用	Hirst
1942	发现哺乳动物第一个 RNA 肿瘤病毒(小鼠乳腺瘤病毒)	Bittner
1943	应用鸡胚组织块进行西方型马脑炎病毒的传代、滴定与中和试验	黄祯祥
1949	利用单层细胞滴定脊髓灰质炎病毒	Enders 等

续表 1-1

年 份	主 要 成 就	发明(现)人
1952	发现噬菌体的感染是依靠 DNA 而不是其蛋白质 利用单层细胞进行蚀斑试验	Hershey 等 Dulbecco 等
1955	获得脊髓灰质炎病毒的结晶	Schaffer 等
1955~1957	将烟草花叶病毒的核酸及其蛋白亚单位重构成感染性病毒	Fraenkel-Conrat 等
1957	由 Mengo 脑炎病毒内提取出感染性核酸 发现干扰素 应用细胞培养分离获得多瘤病毒	Colter 等 Isaacs 等 Stewart
1960	测出烟草花叶病毒外壳蛋白的氨基酸序列	Tsugita 等, Anderer 等
1962	阐明某些病毒的二十面体结构 证明噬菌体 RNA 的体外翻译	Casfar 等 Nathans 等
1965	成功地在体外复制噬菌体 RNA	Spiegelman 等
1967	证明噬菌体 DNA 的体外复制 阐明类病毒的本质	Goulian 等 Diener 等
1968	阐明流感病毒的多节段 RNA 基因组	Duesberg
1970	发现反转录酶	Temin, Baltimore 等
1974	应用限制性内切酶进行 SV40 基因的物理图研究	Lebowitz 等
1976	发现正常细胞中含有与劳斯肉瘤病毒癌基因 ( <i>src</i> ) 相对应的基因	Stehelin 等
1977	测定了一个噬菌体( $\phi$ X174)的 DNA 全序列	Sanger 等
1978	测定了 SV40 DNA 的全序列	Fiers 等
1979	人干扰素基因工程宣告成功	Taniguchi 等
1981	反转录获得口蹄疫病毒 VP1 基因并在大肠杆菌中表达	Kupr 等; Boothroyd 等
1982	应用痘苗病毒作为载体表达外源基因 人工合成口蹄疫病毒 VP1 的两个肽链, 证明能使动物产生中和反应 发现羊的痒疫病原体是一种分子量为 50kDa 的蛋白质, 没有核酸, 称为蛋白侵染子(prion)或“朊”病毒(virion)	Paoletti; Moss Bittle 等 Prusiner
1984	构建成功能表达狂犬病毒糖蛋白的重组痘苗病毒	Kieny 等
1985	化学合成口蹄疫病毒编码 140~160 位肽段的基因片段, 在大肠杆菌中表达, 证明对牛有保护作用 利用反转录病毒作为载体将外源基因导入小鼠 应用 X 射线衍射技术阐明鼻病毒晶体的三维空间结构	Brown 等 Patten Rossmann 等
1988	发现基因剪(gene shears)并证明其催化 RNA 切割反应的功能	Haseloff 等
1989	利用小 RNA 病毒的中和抗体结合区运载外来免疫原, 获得了杂合病毒	Evan 等
1991	将 Moloney 鼠白血病病毒的反义表达序列导入小鼠受精卵, 培育成的转基因小鼠对该病毒有抗性	Han 等

注: 本表以动物病毒为主, 脊髓灰质炎病毒、人免疫缺陷病毒等的发现以及有关的一些疫苗研究成果未列入。

### 主要参考文献

- 朱既明, 1992. 新型疫苗研究现状与趋向. 分子病毒学高级讲习班讲义, 17~26.  
李佑民, 1993. 家畜传染病学, 第一章总论. 长春: 蓝天出版社.  
张礼壁, 1991. 诊断病毒学进展. 第二届全国病毒学学术会议论文集, 16~18.

- 柳元元,1986. 中国医学百科全书——病毒学,1~2. 上海:上海科学技术出版社.
- 侯云德,1990. 分子病毒学,562~572. 北京:学苑出版社.
- Andrews, C. H. ,1929. Virus in tissue cultures. 1. The appearance of intranuclear inclusions *in vitro*. *Br. J. Exp. Pathol.* , 10:188~193.
- Fields, B. H. *et al.* ,1990. *Virology*, 2nd. ed. ,New York;Raven Press, 411~413.
- Fraenkel-Conrat, H. *et al.* ,1988. *Virology*, 2nd. ed. ,Prantice Hall,1~16
- Gey, G. O. ,1933. An improved technique for massive tissue culture. *Am. J. Cancer* ,17:752~756.
- Kieny, M. P. *et al.* ,1984. Expressing rabies glycoprotein from recombinant vaccinia virus. *Nature* , 312:163~166.
- Rivers, T. M. *et al.* ,1929. A method of studying virus infection and virus immunity in tissue culture. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* . 25:494~496.
- Weissmann, B. H. *et al.* ,1988. A unified theory of prion propagation. *Nature* , 352(22):679~683.
- Zhang, A. Q. *et al.* ,1993. Structure determination of antiviral compound SCH 38057 complexed with human rhinovirus 14. *J. Mol. Biol.* , 230:857~867.



## 第二章 病毒的特性

一、病毒的本质和起源  
二、病毒的形态结构

三、病毒的化学组成

### 一、病毒的本质和起源

#### 1. 病毒的本质

“能够通过细菌滤器,不能在显微镜下看到,不能在无细胞培养基中增殖”,这是早期病毒学家通过实验研究归纳出来的病毒三大特征。现在看来,这些指标需要全面修订了。

自从发现烟草的花叶病、牛的口蹄疫和人的黄热病都是由能够通过细菌滤器的传染因子引起以后,“滤过性病毒”这一名称开始被广泛承认和应用。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支原体、衣原体乃至螺旋体等也都能够通过细菌滤器,因此改称“病毒”。随着科学技术的进步,人们已可随意生产不同孔径的滤器,特别是滤膜,并已有了能够抑留病毒的滤膜。

病毒体积小,不能在显微镜下见到,是当年赋予病毒的第二个特征,现在也要基本否定了。因为在本世纪初期人们就在光学显微镜下看到了最大的动物病毒,即痘病毒,称为原质小体(elementary bodies),其实就是完整的病毒粒子。何况现在应用电子显微镜,几乎可以清晰地看到各种病毒。

有关病毒的第三个特征,也就是它只能在活的细胞内才能复制和增殖,是唯一得以保留下来的指标了。但是必须指出,这主要是指自然情况下的病毒而言。因在特定的人工实验条件下,人们已经建立了可使病毒的组成成分——核酸和蛋白质,在无细胞系统下复制并装配成感染性病毒的技术,至少在某些噬菌体和植物病毒以及动物病毒中的小RNA病毒等已经获得成功。

在烟草花叶病毒以及随后的动物病毒(如脊髓灰质炎病毒)被提纯为结晶体以后,有人怀疑病毒是否还属于生物范畴?的确,细胞外的病毒,特别是病毒的结晶型,没有新陈代谢,不表现生命活性。但是必须指出,病毒在进入宿主细胞后,病毒核酸迅即启动和复制,并且合成病毒特异的蛋白质,包括酶类,最后产生数量增多的子代病毒,却又表现出明显的生命特征;病毒呈现的遗传性和变异性,也是证明病毒属于生物界的重要标志。因此,是否可以这样认为:病毒具有生命活动型和生命静止型的双重存在形式。

病毒属于微生物界,其不同于其他微生物的特性包括:

(1) 病毒一般只含有一种核酸——DNA或RNA,而其他微生物,包括细菌、支原体、立克次氏体和衣原体,则都同时含有两种核酸。

(2) 病毒通过基因组复制和表达,产生子代病毒的核酸和蛋白质,随后装配成完整的病毒粒子;而在其他微生物,则是核酸和许多其他组成成分一起参与生长、增殖过程,并常以二分裂或类似的方式进行。