

MODERN
MOLECULAR
VIROLOGY



董长垣 主编

现代分子病毒学

武汉大学出版社

现代分子病毒学

MODERN MOLECULAR VIROLOGY

主 编：董长垣

副主编：吴时友 欧阳松珊 陈冬峨 杨孝斋

编 委（按姓氏笔画排列）：

陈冬峨 陈敏海 吴仁慧 吴时友

杨孝斋 杨承渝 欧阳松珊 唐汉玉

董长垣

武汉大学出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

现代分子病毒学/董长垣主编; 吴时友等副主编. —武汉: 武汉大学出版社,
1996. 6

ISBN 7-307-02239-7

- I. 现…
- II. ①董…②吴…
- III. 分子病毒学
- IV. Q939.4

武汉大学出版社出版发行

(430072 武昌 珞珈山)

湖北少年儿童出版社印刷厂印刷

1996年6月第1版 1996年6月第1次印刷

开本: 787×1092 1/16 印张 30.5

字数: 753千字 印数: 1—3000

ISBN 7-307-02239-7/Q·53 定价: 38.00元


内 容 简 介

本书以人和动物病毒为模型，系统地论述了现代分子病毒学和病毒生物工程的辉煌成就。全书共三十四章，分成三个部分。第一部分：动物分子病毒学导论，从病毒和亚病毒的概念入手，讨论病毒学的进展，提出了分子病毒学已成为现代病毒学的主要方向。第二部分：人和动物病毒家族，结合本书学科特点，采取了按病毒分子结构进行分类的方法，对人和动物病毒各家族成员的分子结构和功能、复制和表达、遗传和变异的研究进展逐一进行了讨论。第三部分：现代分子病毒学的重要地位，讨论了病毒分子生物学和基因工程在病毒流行病学、致病性病毒的分子诊断，病毒生物工程疫苗，抗病毒因子、核酸和药物以及病毒基因工程载体研究进展、应用和前景。本书利用了必要的插图和表格，列出了一定数量的文献，以便有志深究的读者可以从中查到很多有价值的出版物。

本书具有一定的学术性和实用性，可作为大专院校，研究机构，医院和生产开发部门中从事病毒学、生物学、分子生物学、微生物学、遗传学、医学、农学工作的有关人员参考。

争当生物世纪的 急先锋！

原中共中央中南局科学技术
委员会付主任委员。
中国科学院武汉关心下一
代工作委员及学部委员(院
士)委员会主席。

 谢汝生

序

董长垣同志是湖北医科大学病毒研究所早期毕业的研究生，在中国科学院武汉病毒研究所工作多年后，因工作需要调回母校病毒研究所从事人和动物病毒研究工作，取得了“蓝舌病毒病原及其流行病学研究”等多项科研成果。为全国兽医病毒学习班编写了《常见兽医病毒》教材，并进行了病毒学教学工作，现又主编了《现代分子病毒学》一书。在本书即将杀青之际，请我为之作序。在阅读了全部目录和重要篇章的内容之后，认为一个较年轻的病毒学工作者，能主编数十万言的巨著，确属难能可贵，使我对之有思维敏锐，立意新颖，毅力坚韧和劳动辛勤之感，特缀数言，并志祝贺。

病毒本来是分子生物，但病毒学不等于分子生物学。分子生物学是从肺炎球菌型的变异研究而萌发的。继之是 Watson 和 Crick 提出了 DNA 分子的结构模型。在此基础上，不少科学家参与了 DNA 结构与功能关系的研究工作，取得了遗传信息、基因密码以及蛋白质合成的中心法则等重大进展，这才形成了一个分子水平的新的生物学的分支学科，即分子生物学。使几乎所有的生物学分支学科都在分子水平得到了发展，又形成了多种分子生物学的分支学科，如分子遗传学、分子细胞学、分子免疫学、分子病理学等等。作为研究病毒这一分子生物的病毒学，理所当然地要引入分子生物学的概念而有分子病毒学的发展。《现代分子病毒学》的问世是这一发展的重要概括，对于阐明分子病毒学的理论与实践，有重要意义。

本书内容以动物（包括人）病毒为主，分为三部分。第一部分：动物病毒分子生物学导论，含 1—6 章，属总论；第二部分：人和动物病毒家族，含 7—28 章，属各论；第三部分：现代分子病毒学的重要地位，含 29—34 章，涉及医学和兽医分子病毒学有关的诊断、治疗、免疫和流行病学等问题，属理论用于实践的综合叙述。综观三大部分，又各有其新颖之处，例如：第一部分的第 6 章将分子病毒学与社会科学联系起来，这是很有见地的。第二部分的章目排列，以病毒遗传物质的分子结构为序，从有包膜的双链 DNA 病毒、无包膜的双链 DNA 病毒、无包膜的单链 DNA 病毒、不完全双链 DNA 病毒、无包膜双链 RNA 病毒、有包膜正链 RNA 病毒、无包膜正链 RNA 病毒、有包膜不分段负链 RNA 病毒、有包膜分段负链 RNA 病毒、有双链 DNA 期的正链 RNA 病毒、能引起细胞转化的 DNA 病毒到未分类的病毒，让人们从章目排列即得知病毒以核酸分子的结构和功能而分类的大概，体现了作者思维的灵活性。第三部分以相当大的篇幅论述了病毒作为基因转运载体的应用和发展，应该说，这也是一个特点。

本书对几个尚待解决的根本理论问题，如蛋白的感染性问题，人癌的传染性问题，都在某些章节中有所涉及。这些都是现代分子病毒学领域的重大课题，具有很大的挑战性。例如，假若能规律性地证明淀粉样蛋白的复制确实是一个客观存在并得到公认，将使我们对于什么是生命的遗传物质的概念发生革命性的变化。关于人癌的传染性，已有相当多的证据，说明人癌的病毒病因关系，如 HBV 之于肝细胞癌，EBV 之于鼻咽癌，HTLV 之于白血病

和 HPV 之于宫颈癌等等。分子病毒学也正在使人们对癌的病因发生概念的改变，并在基因水平探讨癌的基因治疗的新方向。这些都在本书有所阐述，值得读者重视。

最近，本所将有两本新书出版问世，先是《分子生态学》，继之《现代分子病毒学》，实可喜也。是为序。

湖北医科大学病毒研究所
向近敏
一九九五年八月于武昌

前 言

值此人类正在阐明单个病毒基因的分子结构与功能,分子生物学知识与重组 DNA 技术结合应用于研究动物(含人)病毒,动物病毒病及其防治之际,我们写了《现代分子病毒学》这部书,抛砖引玉,与学人共同研讨病毒学领域的伟大成就,洞悉现代病毒学的内涵和发展方向,领略分子病毒学在生物学、分子生物学、微生物学、病毒学、遗传学、医学和农学中的实践意义。

今天的世界,分子病毒学已成为病毒学的主要方向,众多的病毒学技术正在普及。我们知道,50—60年代是分子生物学的奠基时代,对病毒的研究,为分子生物学的开创作出了重大贡献,同时也发展了病毒学本身,孕育了分子病毒学。70年代分子病毒学已成为一门独立的学科,迅速发展,主要立足于对病毒学基因结构和功能、病毒基因表达和复制的研究。80年代,分子病毒学领域有了长足的进步,其显著特点是对病毒基因组,特别是真核病毒基因组转录和翻译调控的研究受到了分子病毒学家的极大重视,遗传工程技术开始用于研究动物病毒病的发生和防治。而90年代将是分子病毒学直接造福于人类的时代。本书就是以人和动物病毒为模型、以介绍现代人和动物病毒领域中分子生物学和生物工程的辉煌成就为宗旨而写的。

用动物病毒作为模型研究分子病毒学是非常有意义的。事实证明:用动物病毒作为模型,系统研究现代分子病毒学较传统上用植物病毒和噬菌体作模型更为得力。这类病毒不仅能引起人和动物疾病,而且能转化细胞引起癌瘤。研究肿瘤病毒能为研究细胞转化的分子基础提供简便而得力的模型系统。近年的研究工作证明,动物病毒在研究真核细胞的分子遗传学中有独到之处。通过分析转化细胞中的病毒 DNA 的复制、转录和蛋白合成,我们便可研究真核细胞的生命代谢过程。众所周知,原核生物分子生物学基因工程研究工作又是真核生物分子生物学和基因工程研究工作的基础。病毒学在分子生物学的建立中已作出了重大贡献,而分子病毒学一定会为分子生物学的发展作出更大成绩。

动物病毒分子生物学的实践意义是难以估计的。过去,人类用传统的疫苗消灭(如天花)或控制了(如脊髓灰质炎、麻疹)某些严重威胁人类的病毒性疾病。但是,近年又出现了令人谈虎色变的艾滋(AIDS)。乙型肝炎病毒的流行达到了惊人的程度,流感对人类的侵袭亦无有效的控制方法,病毒引起人癌的问题尚未最终定论。对于这些病毒性疾病本质和发生、发展规律的认识,现代分子病毒学可谓是打开方便之门的金钥匙;对这些疾病的早期、准确的诊断,对这些疾

病的预防和治疗,现代分子病毒学和以分子生物学为基础的现代基因工程技术又为我们显示了一些亮点。

有些传统的抗病毒疫苗(如脊髓灰质炎病毒疫苗,口蹄疫病毒疫苗)随着时间的推移,已在临床应用和生产工艺上暴露出了它们的弱点和缺陷;有些病毒(如轮状病毒、蓝舌病毒、流感病毒)由于遗传物质结构的特点而易于突变,产生新的病毒株,形成众多的血清型,而一直苦于没有好的防治措施;全病毒疫苗不能用于虫媒病毒和肿瘤病毒;乳头状瘤病毒因为没有好的培养系统而对其增殖周期和致癌性的研究工作受到了限制;乙型肝炎病毒等因为没有好的细胞培养系统而给我们的研究工作带来困难,以致人类对这类病毒性疾病尚无法控制,甚至不得不采用从带毒者体内采血制备不科学、价格昂贵、供不应求的所谓“人血源疫苗”等等。这些重大问题都需要分子病毒学的发展来加以回答,或需要以包括分子病毒学在内的分子生物学为基础的现代基因工程技术来解决。

病毒分子流行病学已成为人们的热门话题,它正是分子病毒学发展的直接结果。理想的抗病毒制剂(如干扰素)和抗病毒核酸(如反意RNA)等的研究与开发应用等无不与含分子病毒学在内的分子生物学的发展有关。亚病毒是一类比病毒更小的传染因子,对它们的治疗若舍去了分子病毒学知识,恐怕难以达到最终目的。

可以说,研究无性系统的重大共同课题就是基因转移,也就是将一个已知的遗传信息转移到另一个特定的细胞中。重组DNA技术的发展,使人类有了将纯的DNA导入哺乳细胞的能力,为研究哺乳动物基因的表达和调控提供了重要手段;在实践上将为我们带来利用分子遗传学方法改良品种,创造出全新的制药工艺,基因治疗先天性遗传疾病和肿瘤性疾病等的新时代。这些都是涉及到食品、药物、人类人口素质以及攻破肿瘤难关等举世瞩目的伟大事业。利用分子生物学方法,将病毒的核酸改造成基因工程载体,可用作基因转移的得力运载工具,有利于插入的外源性已知基因在哺乳动物细胞内的表达,从而达到基因工程的目的。

总之,人类要不断地前进,不断地从必然王国走向自由王国。分子病毒学将为人类的伟大文明事业作出永不磨灭的贡献。

《现代分子病毒学》一书越过了关山道道,总算与读者见面了。它是一部集体智慧和力量的结晶。设若没有湖北医科大学、中国科学院、农业系统和武汉大学等单位的众多专家、领导和同仁们的关心,指导、支持以及身体力行的潜心工作,这本书是断然难以完成的。除了本书所列编委外,我更应感谢的是中国科学院武汉分院原院长,中共湖北省委顾委、科学技术国际合作促进会首席会长、中国科学院学部委员(院士)武汉委员会主席谢文生先生,中国科学院武汉分院党组书记郑跃华研究员,中国科学院武汉分院院长陈宏溪研究员,湖北医科大学各级领导,以及中国农业部动物检疫所和武汉大学出版社的领导和编辑对本书

的支持,著名的病毒学家向近敏教授对这本书的编写工作进行了具体指导,并为之作序,武汉大学生命科学院张楚瑜教授给予作者热情的关心和指导,武汉大学图书馆应晖老师为该书查阅了大量文献资料,湖北医科大学病毒研究所陈晓老师、湖北医科大学第二临床医学院陈志楠医师、湖北医科大学管理系李文光同学等为该书作了大量的誊抄工作。

由于我们的理论水平有限,加之本书学科跨度大,研究进展快,疏误之处实难避免。我衷心地恳求读者朋友能与我取得联系,对本书提出宝贵意见。

董长垣

一九九五年八月

于武昌东湖

目 录

第一部分 动物分子病毒学导论

第一章 病毒是分子生物:病毒和亚病毒·····	(3)
第二章 病毒的发现与现代病毒学的发展·····	(10)
第三章 动物病毒分子结构、功能和遗传·····	(21)
第四章 病毒的分类与鉴定·····	(40)
第五章 病毒与细胞相互作用的分子生物学·····	(49)
第六章 分子病毒学与社会科学·····	(64)

第二部分 人和动物病毒家族

I. 双链 DNA 有包膜病毒·····	(73)
第七章 痘病毒·····	(73)
第八章 疱疹病毒·····	(85)
II. 双链 DNA 无包膜病毒·····	(105)
第九章 虹彩病毒·····	(105)
第十章 腺病毒·····	(109)
第十一章 乳多空病毒·····	(128)
III. 单链 DNA 无包膜病毒·····	(140)
第十二章 细小病毒·····	(140)
IV. 不完全双链 DNA 有包膜病毒·····	(153)
第十三章 嗜肝 DNA 病毒·····	(153)
V. 双链 RNA 无包膜病毒·····	(167)
第十四章 呼肠孤病毒·····	(167)
VI. 正链 RNA 有包膜病毒·····	(194)
第十五章 披盖病毒和黄病毒·····	(194)
第十六章 冠状病毒·····	(203)
VII. 正链 RNA 无包膜病毒·····	(212)
第十七章 微核糖核酸病毒·····	(212)

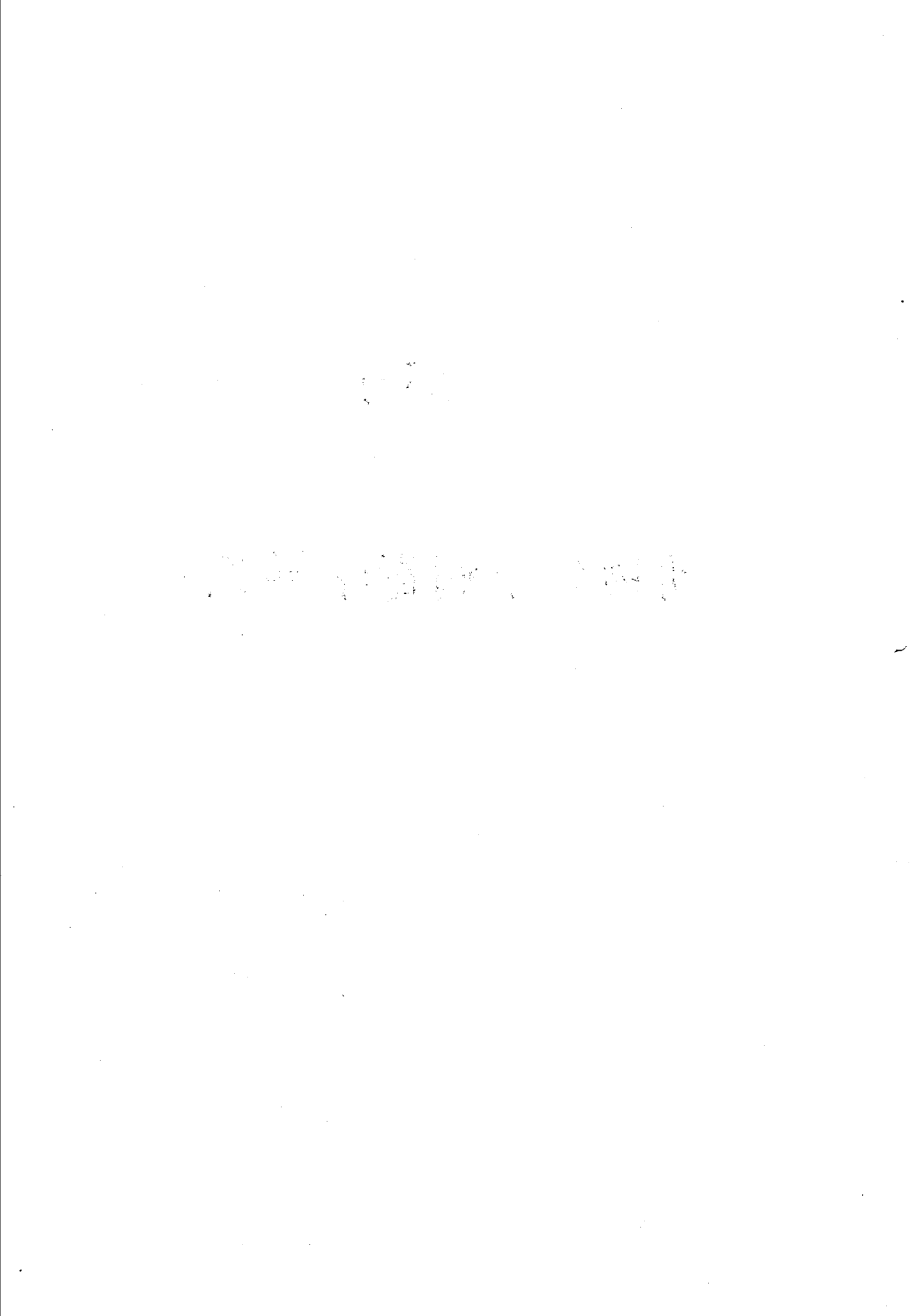
VIII. 不分段负链 RNA 有包膜病毒	(222)
第十八章 副粘病毒	(222)
第十九章 弹状病毒	(233)
IX. 分段负链 RNA 有包膜病毒	(247)
第二十章 正粘病毒	(247)
第二十一章 嵌沙样病毒	(263)
第二十二章 布尼安病毒	(269)
X. 具有双链 DNA 期的正链 RNA 病毒	(276)
第二十三章 逆转录病毒	(276)
第二十四章 人逆转录病毒	(297)
XI. 能引起细胞转化的 DNA 病毒	(313)
第二十五章 DNA 肿瘤病毒	(313)
XII. 未分类病毒	(337)
第二十六章 Marburg 和 Ebola 病毒	(337)
第二十七章 δ 肝炎病毒	(340)
第二十八章 中枢神经系统慢性感染因子	(347)

第三部分 现代分子病毒学的重要地位

第二十九章 病毒流行病学	(355)
第三十章 病毒的实验室诊断	(363)
第三十一章 抗病毒免疫	(388)
第三十二章 抗病毒生物因子和核酸	(406)
第三十三章 抗病毒药物及人类病毒病化疗	(422)
第三十四章 病毒衍生的基因工程载体	(433)
〔附〕索引	(459)

第一部分

动物分子病毒学导论



第一章 病毒是分子生物：病毒和亚病毒

一、病毒

1. 人类对“病毒”概念的不断修正与充实

2. 病毒是一类分子生物

二、亚病毒是一类更小的传染因子

1. 类病毒：更小的植物病原体

2. 朊病毒：一种新的人和动物病原因子

3. δ 肝炎因子：又一种非传统性病毒

主要参考文献

病毒是一类介于生命和非生命之间的分子生物，它既具有增殖能力，又对活细胞具有严格的寄生性。正是这种增殖能力，病毒便在自然界中形成了一个庞大的家族。这类分子生物对细胞的感染说到底就是分子感染，并且其生活周期是一系列分子事件的发生和完成的过程。

病毒可以感染所有的原核细胞和真核细胞。只是在 1892 年 Д. И. ИВАНОВСКИЙ (Ivanovski) 发现了病毒，人类才揭开病毒研究的序幕。自此，病毒学家在细胞水平和机体水平上广泛地开展了病毒学研究。病毒学作为生命科学中的一个分支，广泛探讨了病毒的进化、分类、形态、结构和生命活动规律，以及同原核生物和真核生物相互作用及后果，树立了一座座丰碑。

20 世纪 50 年代初，人类进入了分子生物学时代，病毒学的研究也同时提高到一个新的水平，进入分子病毒学的研究阶段，形成了分子病毒学这门新兴学科。所谓现代分子病毒学，就是用现代分子生物学理论基础、技术方法在分子水平上研究病毒的结构与功能、表达与调控、遗传与变异、进化与分类以及病毒与宿主细胞相互关系的一门学科。这是人类认识论的必然阶梯，是我们研究病毒这个分子生物的极为重要的科学领域。

一、病毒

1. 人类对“病毒”概念的不断修正与充实

病毒 (virus) 这个词的拉丁文原意为毒物 (poison)，这一术语至今已沿用了几百年。在 16 世纪，它曾被用来表示有毒动物的毒液。18 世纪则通常用于表示：“由于患某些疾病而在体内产生的有毒物质。”英国医师 Jenner E. 在 1798 年发表的论文中应用了“virus”这个术语来描述取自皮肤小泡的这种液体。他假设该液体含有一种毒素，并且把牛痘材料输给未经免疫的人的过程称作种痘 (Vaccination)。Vacca 是拉丁语奶牛之意。19 世纪中期，法国化学家和生物学家 Pasteur F. 用“病毒”这个术语来表示能引起传染病的任何因子。19 世纪后半叶称为 Pasteur 时代。他提出了狂犬病是由一种非常微小的微生物所引起的假设。

并假定这种极小的因子不能在光学显微镜下分辨出来，并可通过细菌滤器。Pasteur 的这一假说得到了同时代的几位科学家的证实，从而被确定为真理。这就支持了早在一百年前，Edward Jenner 所提出的“virus”的含意，即病毒是一些可滤过因子的理论。

1898 年，荷兰科学家 Beijerinck 报导了 Ivanovski 自烟草花叶病的烟草花叶压榨出的汁液，通过细菌滤器后，仍具有感染性的实验。他确证这种病原因子比细菌还小，故称之为“传染性生活液体”或“病毒”。

Lwoff A. 和 Luria S. E. 最初把“病毒”定义为含有一个核酸 (DNA 或 RNA) 分子或几个核酸分子的粒子，这种粒子带有该病毒在感染细胞中增殖所必需的全部遗传信息。病毒是这些细胞的完全不可避免的寄生物。1968 年 Luria 和 Darnell 提出：“病毒”是一种生物，其基因组是由核酸 (或为 DNA，或为 RNA) 组成，它们在活细胞内复制，并利用活细胞的合成机器来合成特殊的质粒，即病毒粒子。它包含病毒基因组，并把病毒基因组转移到其它的细胞中去。

2. 病毒是一类分子生物

地球上，生物的种类繁多，可以说，我们人类生活在五彩缤纷的生物界里。然而，这些生物若就其基本结构来看不外为两种，一是细胞生物，一是分子生物。细胞生物仅借助光学显微镜即可看到，但是，分子生物在光学显微镜下是看不到的。病毒就是介于生命与非生命之间的一类无细胞结构的生物，即分子生物。它的结构比细菌简单，缺乏自己的物质和能量代谢体系。所以它必须寄生在细胞内，借助细胞的细胞器而使自己得以生存、增殖。病毒不同于所有其它种类的病原之处，就在于它不仅把寄主作为营养和能量的来源，而且必须借助寄主亚细胞机构去摄取这种营养，并把它变为自身的物质和结构。因此，可以认为病毒颗粒不是自我复制，而是利用细胞器增殖。

病毒和微生物的本质区别有四点：一是病毒不具备细胞形态；二是病毒只含有一种核酸 (DNA 或 RNA)；三是病毒必须利用宿主细胞的核糖体来合成病毒的特异性蛋白质；四是病毒的增殖是凭借细胞先分别合成病毒组分，然后装配成新的病毒粒子，而不像细胞那样靠本身的生长和分裂进行繁殖。成熟的病毒粒子就是一个蛋白质外壳包围着核酸 (即病毒基因组)。所以有人说病毒就是一块核蛋白体。

成熟的病毒称之为病毒粒子 (virion)，它是病毒的休眠阶段。不同的病毒粒子具有该种病毒特有的复杂的外壳蛋白和携带遗传信息的核酸。其中，核酸决定病毒的结构、生物学和化学性质。没有外壳蛋白的病毒颗粒称为简单的病毒核酸，或称缺损蛋白的病毒颗粒。没有核酸的病毒颗粒称之为病毒蛋白。

二、亚病毒是一类更小的传染因子

顾名思义，亚病毒 (subviruses) 是一类比上述经典病毒 (或曰真病毒 *eucavirus*) 更小，结构更简单，其生物学特性与真病毒迥异的传染因子。植物亚病毒包括一种环状 RNA 分子的类病毒 (viroids) 和与类病毒有相似结构和理化性质的“拟病毒” (virusoid)；而至今发现的动物亚病毒则是一种分子量约为 27kD 的蛋白质，称之为“蛋白侵染因子” (prion) 或曰“朊病毒” (virino)。

1. 类病毒：更小的植物病原体

在类病毒被发现之前，有谁曾怀疑过病毒就是复杂生命体系的最简单生命形式呢？然而，从1960年美国农业部植物病理学家Raymer等注意到马铃薯块茎病原物可机械地传给Rutgers蕃茄植物，并引起典型的综合征起，人类开始逐步否定这一传统的看法。1967年，人类认识到这种传染因子是一种游离的RNA。1971年Stoller和Diener在研究马铃薯纺锤块茎病时发现，这种病原因子与从前指出的病毒有所不同。它的沉降系数低，用酸处理后其沉淀特性不会发生明显改变；而且经DNase或蛋白酶处理后其感染性也不受影响；但是，用RNase处理后却可消除其感染性。这种传染性RNA是大约只有120kD的低分子量的核糖核酸，它对各种理化因子的作用非常稳定，并且具有相当的致病性。

1946年，Alterburg便提出了“类病毒”这一术语。所谓“类病毒”是针对与病毒相近的假说性共生体而言。1976年，Diener用“类病毒”这一术语描述能引起病理过程的核酸。他提出：类病毒是单链RNA，其中一些含有大量的互补碱基片段，为原始的类似病毒的生物体，在遗传学上不足以在宿主内诱导出新的生物合成机器使自己增生，也不可能编码特异性外壳蛋白。1976年，Sanger等人根据电镜观察，核酸末端序列分析，超速离心和热变性研究而获得了大量证据，提出类病毒是具有高度碱基配对的棒形的单链闭合环状RNA分子。1978年，他和Henco根据热力学研究结果描述了类病毒可能的二级结构模型：由一系列双螺旋分段和交替出现的闭环组成的长棒状结构。同年5月，Sanger发表了马铃薯纺锤块茎类病毒(PSTV)的全部核苷酸序列和二级结构模型，从而把类病毒的研究工作向前大大地推进了一步。至今，人类已对类病毒进行了大量的分子生物学研究和精细的结构鉴定，并已对40多株类病毒进行了全序列测定。

如同真病毒一样，类病毒为滤过性的非细胞结构，是具有严格寄生性的生命体。并且也只有寄生在宿主细胞中，类病毒的核酸分子才能进行自我复制，表现出生命特征。因而，它可以使植物发生病变。但是，在生物学特性和理化特性上，类病毒与真病毒迥然不同。

(1) 所有的真病毒都是由一种核酸和蛋白质所组成，甚至有的病毒还含有类脂和多糖等组分；而类病毒则为一种游离的单链环状RNA。

(2) 类病毒RNA为低分子核酸，其分子量只有120kD大小，其所携带的遗传信息不足以编码一个蛋白质分子。并且无mRNA活性，无AUG翻译起始密码子。因此，不编码任何蛋白质。

(3) 尽管类病毒很小，为一种低分子RNA，但是它却不需辅助病毒便能在易感细胞中进行自主复制。然而，由于其无编码蛋白质的能力，所以，要求宿主细胞能为其复制提供所需的酶。所有的类病毒复制是RNA→RNA的直接转录。

(4) 类病毒仅含有246—374个核糖核苷酸，为单链共价闭环RNA分子。并以滚环方式进行复制，由于连续的滚动便产生了一种寡聚体拷贝(oligomeric copy)，然后切割成单体(monomers)，有时成二聚体(dimers)。它们的遗传信息不合成蛋白，它们只在进行复制时才利用宿主细胞的复制机构。

(5) 在类病毒感染的细胞中，可凭借核酸分子杂交技术检测到类病毒，正链和负链RNA。

(6) 在理化性质上，类病毒对热和正丁醇等有机溶剂均不敏感。

类病毒的发现是20世纪后半叶生物学中的重大事件。它极大地开阔了有关生命本质的