

噬菌体学

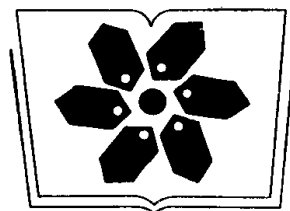
司 东 主 编
何 青 副 主 编

科学出版社

Q739.48

SZL

Y-1617



中国科学院科学出版基金资助出版

噬 菌 体 学

司 穉 东 主 编

何 晓 青 副 主 编

科 学 出 版 社

1 9 9 6

内 容 简 介

本书是一本系统的、较全面的介绍噬菌体的专著。全书共 19 章, 前 13 章为基础部分: 包括噬菌体的形态、结构、化学组成、分类、对宿主的感染和在其中的增殖及裂解、噬菌体的遗传学及对宿主混合感染时出现的各种现象等。其后 6 章为噬菌体的应用部分: 包括噬菌体在医学上的应用、在基因工程上的应用; 噬菌体与微生物发酵工业等。

本书可作为微生物学研究人员, 大专院校有关师生及医院、卫生防疫站、工厂有关专业人员参考。

图书在版编目 (CIP) 数据

噬菌体学/司稗东主编. —北京: 科学出版社, 1996

ISBN 7-03-005294-3

I. 噬… I. 司… III. 噬菌体-理论 IV. Q939.48

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (96) 第 02371 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

*

1996 年 11 月第 一 版

开本: 787×1092 1/16

1996 年 11 月第 一 次印刷

印张: 13 3/4 插页: 1

印数: 1 1200

字数: 311 000

定价: 32.00 元

《噬菌体学》作者名单

主 编 司穉东

副主编 何晓青

作 者 (以姓氏笔画为序)

王家驹 司穉东 何晓青 宦彭成

黄宗汉 黄 建 贾盘兴

前 言

作者于1950年开始,随来我国工作的苏联专家从事噬菌体研究工作。早在1945—1946年间在北京大学医学院(现北京医科大学)读书时,细菌学课中曾听过噬菌体专家颜春晖教授讲授的噬菌体课,这是一生接触噬菌体的开始,后来1957—1961年赴苏联读研究生,1965—1967年又在法国巴黎巴斯德研究所科研进修,至今已40多年,基本上未离开噬菌体这个专业。在此期间深深感到我国应有一本对噬菌体全面系统介绍的中文专业书,因此我多年来一直努力想编写一本专门书籍,以填补这方面的不足。为了广泛的提高我国人民对噬菌体的认识水平,除应邀在多种场合和单位对各不同对象进行学术报告或讲课外,50年代曾主编《微生物学译刊》,以介绍噬菌体内容为主,但只出版2期,因出国而停顿。60年代初曾主译过两本书,其一是美国Mark Adams著《噬菌体》(Bacteriophage, 1959)一书,全书于1965年审校脱稿,并寄交原已商订的科学出版社出版,但不久“文革”开始,未能出版。“文革”后由江苏噬菌体研究室付印刊行,也有一定影响。其二为当时苏联医学科学院迦马列亚研究所Гольдфарт著《噬菌体》(1961)一书,并邀请曾在苏联该研究所研究过噬菌体的中国医学科学院医药生物技术研究(原抗菌素研究所)李焕娄研究员及中国药品生物制品检定所陈起林先生担任其中一些章节的翻译,尚未待联系出版,又因“文革”,译稿散失,实为遗憾可惜,对李、陈二位只可表示由衷的抱歉。

70年代初曾拟组办国外噬菌体学文摘,曾收稿数十篇,惜未能办成。

1981及1982—1983年受卫生部委托,分别在成都和南京举办全国噬菌体学习班,以讲课内容编写的讲义为基础进行整理,适有原中国医学科学院病毒研究所曾毅研究员邀请参加编写《医学病毒学》一书的“细菌病毒学”部分,乃将整理后的原稿寄出。后来该书未出版,寄去的原稿及全部附图也未再退还,乃将该稿再经增加补充内容,又适科学出版社来函了解书稿情况,乃同意可于1984年底交稿,这一年春于庐山召开了第一次全国噬菌体学术讨论会,并在中国微生物学会医学微生物委员会设“噬菌体学组”,并拟订适时召开第二次全国噬菌体学术讨论会,以交流情况和提高噬菌体工作在我国学术水平,不料当年(1984)夏天我得了脑血栓,1985、1986年又连续发病两次,1987年左眼内出血致玻璃体积血、混浊而一度失明,经治疗虽复明,但又继发晶体混浊,又几近失明,一时乃不能工作,出版社书稿的事遂停顿下来。1990年10月又发生了第四次脑血栓,自感身体日差,要加速完成未了的工作,乃对稿件再次进行整理,对近年的进展资料进行尽可能的补充,附上了全部图表(只是开始时因恐不便制版故未附照片),并增补了应用部分和附录两章,与基础部分合在一起,成为本书(共19章),而《噬菌体实验技术》一书,已于1991年由科学出版社出版专书,就不再附出。

为保证本书质量并及时脱稿,邀请了中国科学院微生物研究所从事多年工业微生物噬菌体研究的贾盘兴研究员撰写了“噬菌体在基因工程中的应用”和“发酵(工业)与

噬菌体”两章；邀请了江西省防疫站、在我国创建“噬菌体在肠杆菌科细菌分类鉴定中应用方法”和“鼠伤寒沙门氏菌噬菌体分型”方法的何晓青主任技师撰写了有关的两章；将噬菌体用于志贺氏菌实验诊断、积有多年经验的上海市普陀防疫站黄宗汉站长撰写了这一章；请中国药品生物制品检定所布氏菌专家黄建研究员撰写了“布鲁氏菌噬菌体”一章，请上海市防疫站宦彭成副主任医师协助撰写了“伤寒沙门氏菌噬菌体分型”一章的实验操作一节。与作者共事近 30 年的亲密老友、从事噬菌体研究近 30 年的中国科学院上海植物生理研究所噬菌体实验室王家驯研究员协助作者撰写“溶原性转换”和“细菌寄生菌——噬菌蛭弧菌”两章的一些部分，谨向他们致以衷心的感谢。

本书总算完稿了，几十年的心愿终于实现了，作者也如释重负，但回想往事，前前后后的波折经历感慨良多。最后，本书的编写曾得到各方面的大力支持，为促成本书的出版，老友顾方舟和孟昭赫教授等给予了热情的关怀，科学出版社王惠君编审更是鼎力相助，作者在此谨向他们表示衷心的感谢。

由于作者水平所限，书中错误和不妥之处一定不少，望读者多加批评指正。

中国科学院上海植物生理研究所噬菌体实验室 司稗东

1995 年 7 月于上海

目 录

前言

第一篇 基础部分

一、噬菌体的发现	1
二、噬菌体——细菌的病毒	3
三、噬菌体的形态、结构和大小	5
(一)噬菌体形态的对称性	6
(二)噬菌体的形态类型	7
(三)有尾噬菌体 T4 的形态、结构	9
四、噬菌体的化学组成	11
五、噬菌体的分类和命名	17
(一)噬菌体的分科	17
(二)各科噬菌体的主要特征	19
六、噬菌体的感染与增殖	26
(一)噬菌体对宿主细胞的感染 吸附与穿入	26
(二)噬菌体在宿主菌细胞内的增殖及宿主菌细胞的裂解	30
七、噬菌体遗传学	44
(一)突变	44
(二)染色体畸变	48
(三)基因重组	49
(四)T4 噬菌体基因组及遗传图	50
(五)基因细微结构分析	51
(六)顺反子与顺反测验	54
八、混合感染	58
(一)表型混合	58
(二)复感染复活	58
(三)交叉复活或标记获救	59
(四)相互排斥	59
(五)宿主诱导的饰变(或修饰)	60
九、细菌溶原性与温和性噬菌体	63
(一)裂解反应与溶原性反应	65
(二)溶原性菌的特性	65
(三)温和性噬菌体	68

(四) λ 噬菌体基因组及遗传图	68
(五) λ 噬菌体基因及基因功能	72
(六) λ 噬菌体在宿主细胞内发育的遗传控制	76
(七)溶原性的复愈	87
(八)缺陷型前噬菌体	87
(九)P1类型的溶原性	88
十、溶原性转换及噬菌体性转换	89
(一)毒素产生能力的转换	90
(二)细菌其他产物的溶原性转换	95
(三)细菌表面抗原的溶原性转换	96
(四)菌株噬菌体型的溶原性转换	98
(五)噬菌体吸附能力的溶原性转换	99
(六)前噬菌体的干扰现象(prophage interference)	100
(七)对抗生素及药物敏感性的转换	100
十一、转导	101
(一)普遍性转导	101
(二)限制性转导	102
(三)流产转导	105
(四)基因分离	105
十二、单链 DNA 噬菌体	107
(一)微小噬菌体科	107
(二)丝杆状噬菌体科	109
十三、RNA 噬菌体	112
(一)轻小噬菌体科 单链 RNA 噬菌体	112
(二)囊状噬菌体科 双链 RNA 噬菌体 $\phi 6$	119

· 第二篇 应用部分

十四、噬菌体在细菌分型中的应用	121
(一)细菌噬菌体分型的一般原则	121
(二)伤寒沙门氏菌的噬菌体分型	125
(三)鼠伤寒沙门氏菌的噬菌体分型	131
(四)金黄色葡萄球菌的噬菌体分型	139
(五)霍乱弧菌的噬菌体分型	150
(六)绿脓假单胞菌的噬菌体分型	156
(七)空肠和结肠弯曲菌的噬菌体分型	159
(八)产肠毒素大肠埃希氏菌的噬菌体分型	160
(九)副溶血弧菌的噬菌体分型	161
十五、噬菌体在细菌分类鉴定中的应用	166

(一) 肠杆菌科噬菌体诊断技术	166
(二) 布鲁氏菌噬菌体诊断技术	174
十六、噬菌体用于细菌感染的治疗	178
十七、噬菌体用于筛选抗癌药物和检测致癌物质	181
十八、噬菌体与微生物发酵工业	185
(一) 噬菌体污染与发酵异常	185
(二) 噬菌体的防治	188
十九、噬菌体在基因工程中的应用	191
(一) λ 噬菌体克隆载体	191
(二) 丝状噬菌体作为克隆载体	196
(三) 带单链噬菌体复制点的质粒载体 (phagemid)	198
(四) 粘粒 (cosmid)	200
附录 细菌的寄生菌——噬菌蛭弧菌	203
编后语	210

第一篇 基础部分

一、噬菌体的发现

噬菌体这一类细菌的病毒是1915年Frederick, W. Twort及1917年Felix, d'Herelle分别发现的, 曾被称为Twort-d'Herelle现象。英国人Twort接种牛痘疫苗液于营养琼脂平板, 发现长出的污染的微球菌的菌落有变为玻璃状透明的异常现象, 这种现象可因将此透明物质以接种针移取少量于正常微球菌培养物而无限传递, 因而认为此物质可以增殖产生。其滤过物稀释1:1 000 000仍可发生同样现象, 可耐受52℃温度, 但60℃一小时则破坏。认为是致成细菌急性传染病的原因, 对由病人脓疖中分离的一些金葡菌和白葡菌也有这种作用, 而对大肠杆菌、链球菌, 结核菌及酵母菌则无影响。1915年Twort对其发现发表了简短的报道, 并对此现象提出很多假设。假设之一认为, 这种细菌的“疾病”其原因可能是病毒。

1917年在法国巴黎巴斯德研究所工作的加拿大籍微生物学家d'Herelle, 在研究细菌性痢疾的病原时, 首先发现了志贺氏痢疾菌的噬菌体。当时是他研究人的菌痢是否可能成为痢疾菌与一种病毒协同才引起的看法。因为当时对猪霍乱曾有人认为这是细菌与病毒协同才引起的。d'Herelle对巴斯德研究所附属医院的菌痢病人进行研究, 将病人粪便悬液滤过, 希望得到病毒。滤液与痢疾菌混合培养后注射于动物, 希望引起在病人中见到的症状。同时在琼脂上接种滤液-细菌混合物, 期望引起培养物的改变。1916年8月巴斯德医院收治一个严重的成年志贺氏菌痢病人, 他每天收集10滴粪便于肉汤管培养一夜, 然后以Chamberland滤器过滤, 将滤液10滴与志贺氏痢疾菌一同加于肉汤管再培养过夜, 进行上述动物试验, 如此在病人的全病程中进行观察。于某次偶然发现, 混合培养的菌液变为透明, 而自此病人的病情也开始好转并渐痊愈。他将此已透明的菌液的过滤液再加入于志贺氏菌新鲜斜面培养物的悬液中, 培养约10小时后又变为透明, 由此分离到第一株痢疾杆菌噬菌体, 并命名为“Bacteriophage”即“细菌的食者”之意, 也简称“Phage”。

其实, 在Twort和d'Herelle发现和报道之前, 不少微生物学家见到过类似现象。如1886年Hankin在印度研究霍乱时, 发现某些河水对细菌, 尤其对霍乱弧菌的杀菌作用。例如流经Agra城的Jumma河水含菌数约为100 000个/ml, 而流出5km后细菌数则为90—100个/ml。Hankin用霍乱弧菌进行了试验, 取河水, 一部分(A)用陶瓷滤器滤过, 一部分(B)煮沸后过滤, 两份水样加霍乱弧菌培养, 得到如表1-1的结果。

表 1-1 Hankin 对印度 Jumma 河水中霍乱弧菌的研究结果

水 样	霍乱弧菌数目						
	0 小时	1 小时	2 小时	3 小时	4 小时	24 小时	49 小时
水样 A*	2 500	1 500	1 000	500	0	0	0
水样 B*	5 000	4 000	6 000	10 000	6 000	10 000	36 000

*A 以陶瓷过滤器滤过；

B 煮沸后再滤过。

结果证明，河水有一种杀菌作用，这种现象在一些河水总可检出，并认为饮用此水不会造成霍乱，这是由于此河水有杀菌作用。Jumma 河上游常有霍乱的暴发而蔓延，但此等河流不成为其流行的媒介。这种杀菌作用的物质或因子可以滤过，但煮沸后则失去作用。Hankin 称此杀菌因子为抗菌因子，看来很有可能是噬菌体。1898 年 Гаммайс/я 声称，以蒸馏水处理炭疽杆菌后，其滤液加于新培养的炭疽杆菌肉汤中，可使混浊的菌液于 6—12 小时变为透明。d'Herelle 在其噬菌体的专著中记述一些情况，如 Gildemeister (1916) 描述伤寒菌及大肠杆菌的不规则的异常菌落，很可能是沾染了噬菌体形成的菌落。Nageotte 称 (1919) Haffkine 屡次见到鼠疫菌的混浊培养液，有时数小时后变为完全透明。在其实验室中曾称为“鼠疫菌自杀”。Pinoy 也报告在第一次大战之初于摩洛哥制备伤寒菌苗，在分离的甲型副伤寒菌上发现典型的噬菌斑。第一次世界大战中 Eliava 在 Tiflis 地方检查 Koura 河水（卫生检验）水样，于脓水中培养数小时后，液面镜检有多数典型弧菌生长，转种琼脂亦呈良好菌落，但 12 小时后不再能检出，多次复查均得相同结果。实际上不少微生物学家曾意外地遇到过类似的噬菌体现象，但都被忽略了，而 d'Herelle 见到这种现象后则进行了系统的和大量的工作，并奠定了研究噬菌体的基础。

（司穉东）

二、噬菌体——细菌的病毒

噬菌体这一类病毒具有其他病毒的一些共同特性。例如，个体小、可通过除菌滤器、没有细胞结构，如细胞膜、核糖体等，为非细胞生物。主要由蛋白质构成的外壳（衣壳）和包含于其中的核酸所组成。但核酸只有一种，或者为DNA或者为RNA。不具有独立的代谢酶系，因此不能进行代谢活动。其增殖不是以一分为二的分裂方式，而是以复制的方式进行，并只能在生活的且进行着代谢活动的宿主菌细胞中利用菌细胞的生物合成机构复制，进行核酸的复制和合成由其编码的蛋白，经装配组成有感染性的颗粒，即病毒子（virion），是一种专性的细胞内的寄生物。

噬菌体的种类很多，几乎所有种类的细菌都发现有它们不只一种的噬菌体。它们的分布极广，土壤、空气、水中或生物体内都可存在。可以检出噬菌体的自然处所，Ackermann (1987) 曾引列表于 2-1。由于自由噬菌体颗粒可以独立的存活（当然不能生长），对自然条件也有一定的耐受能力，又受到自然流动的散布，不一定总是和其宿主细菌同时存在，所以分离到噬菌体的地方不一定必然有其宿主菌的存在。但如曾有过或还同时存在着宿主菌时，噬菌体因可借生活的宿主菌细胞生长增殖而增多，将更易于分离到。如果某噬菌体的数量突然增多，其敏感的宿主菌就有可能出现，据此有时可作为某种菌可能出现的预测和预报。

表 2-1 环境中存在噬菌体的频率

样 品	检查方法	检测的噬菌体	每毫升样品中出现的噬斑数*
水			
污水，活性污泥	电镜	全部	$1.3 \times 10^6 - 9.5 \times 10^7$
海水	电镜	全部	$> 10^3 - 10^4$
污水	噬斑分析	大肠杆菌噬菌体	$10 - 10^2$
	噬斑分析	RNA 大肠杆菌噬菌体	$40 - 5.1 \times 10^3$
河水沉淀	噬斑分析	大肠杆菌噬菌体	$0 - 2.5 \times 10^3$
河水	噬斑分析	大肠杆菌噬菌体	$0.2 - 5.3 \times 10^3$
污水	噬斑分析	蓝细菌噬菌体	$0 - 9.9 \times 10^8/g$
土壤	噬斑分析	放线菌噬菌体	到 $2.3 \times 10^4/g$
粪便			
人	噬斑分析	大肠杆菌噬菌体	$0 - 10^9/g$
动物和鸟	噬斑分析	大肠杆菌噬菌体	$10 - 10^7/g$
反刍动物瘤胃			
牛	电镜	全部	5×10^7
牛和羊	电镜	全部	$> 10^9$
牡蛎、蛤	噬斑分析	弧菌噬菌体	$10^6/g$

引自 H-W. Ackermann, 1987.

* 除指出的外，均为每毫升中的噬斑数

噬菌体感染敏感的菌细胞后，即在菌细胞内增殖，最后细胞裂解，增殖的新一代噬菌体释放出来。这样一个周期长短不同，有的只需十几分钟，有的则需几十分钟。释放的噬菌体又可更多的感染周围能接触到的敏感菌细胞，开始新一轮的生长周期，如此重复直到菌细胞全部裂解或菌细胞的代谢停滞为止。这个过程如果是在琼脂平板上进行，则在噬菌体生长、菌细胞被裂解处形成一个无菌的区域，称为噬斑。如果是在液体培养基中进行，则可使菌细胞浊度大减或全部裂解，菌培养物变为透明。噬斑因噬菌体不同，其形态、结构和大小也各有不同类型。如果噬菌体经一定倍数稀释，则可计数噬斑的数目，而测知一定体积内形成噬菌斑的单位数（PFU）。

（司 捍 东）

三、噬菌体的形态、结构和大小

d'Herelle 发现噬菌体后就认为这是一种可通过除菌滤器的病毒，这是光学显微镜分辨范围 (200 nm) 所不及的。在暗视野显微镜下虽曾观察到噬菌体颗粒存在 (1926)，并由 Meriing、Eisenberg (1938) 拍得照片。Bainard 也在紫外线显微镜下拍摄了抗噬菌体血清凝集的噬菌体颗粒的照片。此等条件下虽然也看到了病毒颗粒的光线，但不能分辨这些病毒颗粒的形态。因此噬菌体这类病毒形态学的研究，是在电子显微镜出现后才可能进行的。

1940 年 Ruska，两年以后 Luria 和 Anderson 以及 Pfankuch 和 Kausche 首先用电子显微镜观察噬菌体 T2 并得到第一批噬菌体形态的照片。一些年来曾认为噬菌体这一类病毒与其他动植物病毒不同，如噬菌体都具有头和尾结构。头为球状、圆柱形或多角形，连有一长或短的尾。有些噬菌体开始认为是球形无尾的，但经仔细观察研究仍是具有极短的尾。因此曾认为所有噬菌体都有尾这样一种结构。约 20 年后才认识和发现具有头、尾结构之外的各种形态的噬菌体。噬菌体的大小也相差很悬殊，例如最小的噬菌体颗粒直径大约 20 nm 左右，约相当于最大蛋白质分子 (如血蓝蛋白)，而最大的噬菌体头径可达 180 nm，仍大于最小的微生物支原体，最常用的几种大肠杆菌噬菌体的大小见表 3-1。

表 3-1 几种最常用噬菌体的大小 (nm)

噬菌体	头		尾	
	宽	长	宽	长
T2 } T4 } T6 }	65	95	20	95
T5	65	65	10	170
T1	50	50	10	150
T3 } T7 }	47	47	10	15
λ	54	54	?	140
P22	与 T3 相似			

H. W. Ackermann & M. S. Dubow; Viruses of prokaryotes vol. 1 CRC Press, 1987.

用电子显微镜观察噬菌体，困难的是病毒颗粒与支持网上塑料膜的电子散射差别很小，由于二者反差很小，观察起来就不清晰。Williams 和 Wyckoff 改进技术用一种电子密度大的物质，如金、铂、钼等以一定的角度在真空中蒸发，称为投影法，这种金属从一个方向以一定的角度投射覆盖病毒颗粒，而背面一侧则覆盖较少，电镜下观察病毒颗粒与支持膜之间反差增大，并在覆盖粒子的一面形成“影子”，有立体的感觉。但由于这样处理可能使形体增大并使表面细微结构被覆盖，加之制片中的干燥，会引起噬菌体颗粒的缩结变形，后来应用负染的方法 (Brenner 及 Horne, 1959; Horne, 1963)，对病毒

超微结构的研究有很大的促进。标本用 1—3% 磷钨酸钾二钠盐进行处理, 由于磷钨酸盐的电子密度大, 并可充满在病毒表面的间隙中, 因此得出的电子显微图像可以显示清晰的细微结构, 加以电子显微镜的改进、分辨能力的提高, 对噬菌体细微结构的研究的提高达到空前的水平。X 线衍射指出病毒衣壳蛋白分子是以对称排列的方式包围在核酸分子的周围, 电子显微镜揭示衣壳子粒的排列情况。

由于对病毒的化学和结构的研究资料越来越多, 出现了大量的专门术语, 以描述观察所得, 为了明确其含义和避免误解, 命名有必要统一, 译名也需要一致, 现统一的一些专门术语和各译名列述如下:

病毒子 (virion) 也有译为病毒粒子、病毒体、壳包核酸等。同义词有病毒 (virus), 病毒颗粒 (virus particle) 是指成熟的具有潜在感染能力的病毒颗粒。因丝状噬菌体也称 virion, 译名加“粒”, 似不习惯, 故本章称病毒子。

衣壳 (capsid) 也有译为壳体者, 是指围绕病毒核酸并与之紧密相连的蛋白质外壳。同义词有蛋白外壳 (protein coat) 或蛋白壳 (protein shell), 有尾噬菌体的头壳及无尾噬菌体 (包括丝杆状噬菌体) 的外壳 (不包括有囊膜噬菌体外面的囊膜) 都称衣壳。

核衣壳 (nucleocapsid) 也有译为壳包核酸、病毒粒子 (指衣壳与核酸结合在一起)。同义词有核蛋白 (nucleoprotein, NP)。

结构单位 (structure unit) 化学同义词即蛋白亚单位 (protein subunit)。

衣壳子粒或壳子粒 (capsomer) 也有译为壳粒、壳微粒。指在电子显微镜下可以辨认的衣壳的亚单位, 由一个或多个多肽链组成, 各衣壳子粒由非亚价键结合组成衣壳。同义词有形态学单位 (morphologic unit)。

囊膜 (envelope) 也有译为外膜、封套、包膜等名词。指由蛋白质或也有脂质构成的, 包被在衣壳外的结构。

(一) 噬菌体形态的对称性

噬菌体衣壳是由衣壳子粒组成, 它们呈规律的对称排列, 组成具有相同大小和一定空间对称的几何图形。一类是多面体形的立体对称, 一类是螺旋对称, 多面体颗粒状的噬菌体衣壳及有尾噬菌体的头属于前者, 线杆状噬菌体及有尾噬菌体的尾属于后者。

多面体颗粒状噬菌体及噬菌体头部衣壳在电子显微镜下观察, 多呈规则的六边形, 分析其几何构形多为二十面体或其派生体, 有的或可能八面体。微小噬菌体科 (如 ϕ X174 型)、轻小噬菌体科 (如 MS2 型) 等无尾的小颗粒噬菌体都是正二十面体。有尾噬菌体各科噬菌体的头有的是正二十面体, 有的如 T 偶数大肠噬菌体为长的多面体, 有人认为可能是二十面体的派生体。

二十面体是古典的“柏拉图立体”几何图形之一。一个正二十面体有 20 个面, 12 个顶, 30 个边。每个面都是一个正三角形, 每个顶有 5 个棱, 通过各自的棱, 角, 顶有 2、3、5 重旋转对称轴。如果一根轴线上穿过相对面的正三角形的中心, 则形成三度对称, 即每旋转 120° 是一个对称面, 共有 3 个对称面。如果一个轴上下穿过任何两个相对的顶, 则形成五度对称, 即每旋转 72° 是一个对称面, 共有 5 个对称面。任何正二十面体都只有这种对称, 即 2、3、5 对称, 见图 3-1, 不可能再有其他。

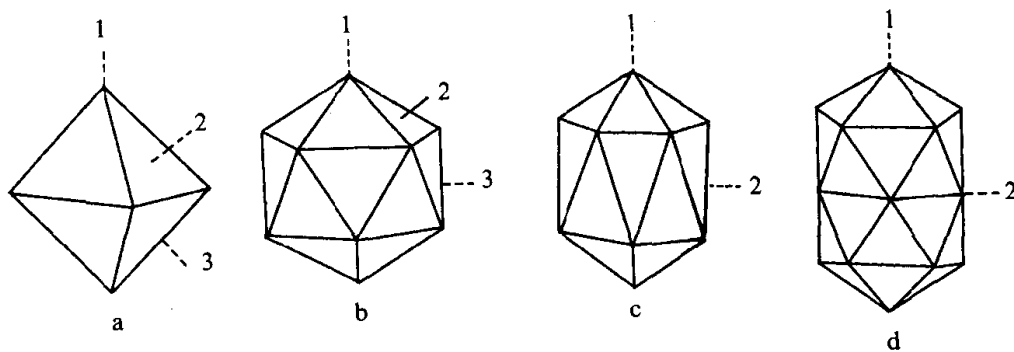


图 3-1 各种多面体的对称轴

- a. 正 8 面体，3 个对称轴，1 为 4 重对称轴，2 为 3 重对称轴，3 为 2 重对称轴；
- b. 正 20 面体，3 个对称轴，1 为 5 重对称轴，2 为 3 重对称轴，3 为 2 重对称轴；
- c. 沿 5 重对称轴 1 延长 3 的 20 面体，只有 2 个对称轴，1 为 5 重对称轴，2 为 2 重对称轴；
- d. 由两个 20 面体组成的双锥体，具有 2 个对称轴，1 为 5 重对称轴，2 为 2 重对称轴。

根据二十面体对称的数学规则 Caspar 和 Klug 的拟等价学说，可以预计到二十面体病毒有特定数目的形态学单位（即衣壳子粒或壳粒）。一个二十面体病毒的蛋白亚单位（结构单位）以 5 或 6 个一组存在，组成五聚体或六聚体（衣壳子粒）。五聚体及六聚体可以是相同的，也可以是不同种类的亚单位（多肽）组成，因病毒不同而不同。这些蛋白亚单位（即结构单位）推论应都处于同等的地位。在一个二十面体的表面，相同的蛋白亚单位不会超过 60 个，当然根据拟等价理论可以有更大的数目，但一定是 60 的倍数（它们分别每 5 个或 6 个组成一定数目的五聚体或六聚体）。二十面体的 12 个顶是为 5 个棱，均为五聚体（如噬菌体 $\phi X 174$ ）。六聚体则组成 20 个三角形的面，而二十面体每个三角形可以再分为等边三角形，每个面上新的三角形数称为三角剖分数 T ，每个二十面体衣壳子粒（形态学单位）数可以用公式 $10T+2$ 计算，如 $\phi X 174$ ， $T=1$ ；MS2， $T=3$ ；有尾噬菌体可以 $T=2$ ， $T=9$ ， $T=13$ ， $T=21$ 。五聚体的数目总是 12 个，这样组成的二十面体蛋白亚单位不少于 60 个分子。由 60×3 即 180 个亚单位蛋白组成的二十面体，可由 12 个五聚体及 20 个六聚体组成，形态学单位（衣壳子粒）数计 32 个。

（二）噬菌体的形态类型

依据噬菌体形状及基因组性质，Bradley 将噬菌体分为 6 个基本形态群，即 A、B、C、D、E、F 群。包括有尾噬菌体三个群（A-C 群），单链 DNA 或 RNA 的立方对称的两个群（D 及 E 群）和 fd 噬菌体一类的丝状噬菌体群（F 群）。Ackermann 依据头长径与横径的比（ L/W ）将有尾的噬菌体各群又分为亚群。又由于新类型的噬菌体不断发现，其他各群噬菌体也都再分为亚群，并在六群（A-E）之外又增加了 G 群噬菌体。目前所有研究过的噬菌体均可包括在 19 个群及亚群之中（Ackermann, 1987），见图 3-2。

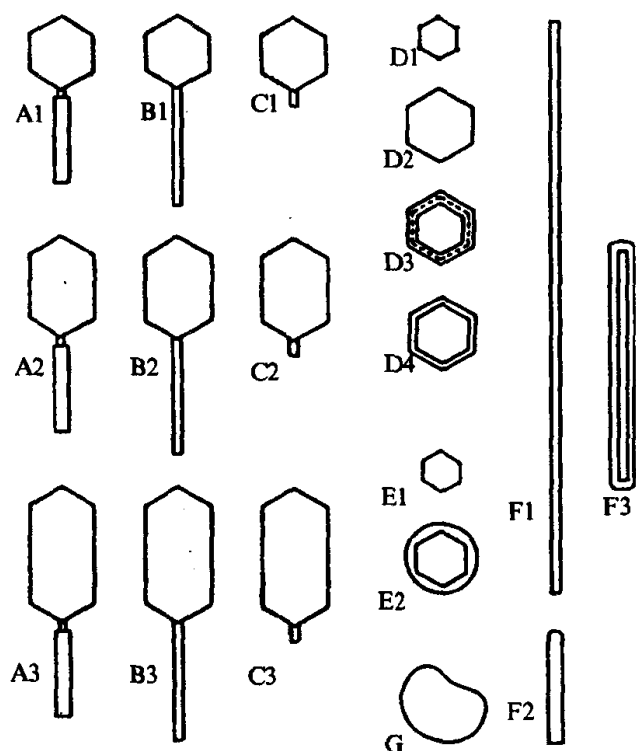


图 3-2 噬菌体的形态类型

(引自 Ackermann, H. W. in CRC Handbook of Microbiology vol. 2 2nd. 1978)

群	亚群	形态特征
A	A1	长尾, 有收缩尾鞘, 头为正多面体, $L/W=1$, 双链 DNA, 属肌尾噬菌体科。
	A2	长尾, 有收缩尾鞘, 头为长的多面体, $L/W=1.2-1.4$, 双链 DNA, 属肌尾噬菌体科。
	A3	长尾, 有收缩尾鞘, 头为长筒状, $L/W=2.4$, 双链 DNA, 属肌尾噬菌体科。
B	B1	长尾, 无收缩尾鞘, 头为正多面体, $L/W=1$, 双链 DNA, 属长尾噬菌体科。
	B2	长尾, 无收缩尾鞘, 头为长多面体, $L/W=1.2-1.8$, 双链 DNA, 属长尾噬菌体科。
	B3	长尾, 无收缩尾鞘, 头为长筒状, $L/W=3-3.4$, 双链 DNA, 属长尾噬菌体科。
C	C1	短尾, 头为正多面体, $L/W=1$, 双链 DNA, 属短尾噬菌体科。
	C2	短尾, 头为长多面体, $L/W=1.1-1.4$, 双链 DNA, 属短尾噬菌体科。
	C3	短尾, 头为长筒状, $L/W=3.5$, 双链 DNA, 属于短尾噬菌体科。
D	D1	$\phi X 174$ 型, 小正二十面体, 无尾, 单链 DNA, 属微小噬菌体科。
	D2	正多面体, 颗粒大, 无尾, 双链 DNA。
	D3	PM2 型, 正多面体, 颗粒大, 两层衣壳中间有脂质层, 无尾, 双链 DNA, 属于覆盖噬菌体科。
	D4	正多面体颗粒大, 衣壳两层, 内层有脂质, 无尾, 双链 DNA, 属复层噬菌体科。
E	E1	R17 型, 小二十面体, 无尾, 单链 RNA, 属轻小噬菌体科。
	E2	$\phi 6$ 型, 颗粒大, 有含脂质的囊膜, 无尾, 有 3 个片段的双链 RNA, 属囊状噬菌体科。
F	F1	fd 型, 螺旋对称, 柔韧的长丝状 (760-1900nm), 无尾, 单链 DNA, 丝杆状噬菌体科, 丝状噬菌体属。
	F2	螺旋对称, 较短 (84nm) 直的杆状, 无尾, 单链 DNA, 丝杆状噬菌体科, 短杆噬菌体属。
	F3	较长 (400nm) 直的杆状, 有含脂质的囊膜, 无尾, 双链 DNA, 脂毛噬菌体科, TTV1 群。
G		有略呈多形性囊膜, 无衣壳, 无尾, 双链 DNA, 属芽生噬菌体科。