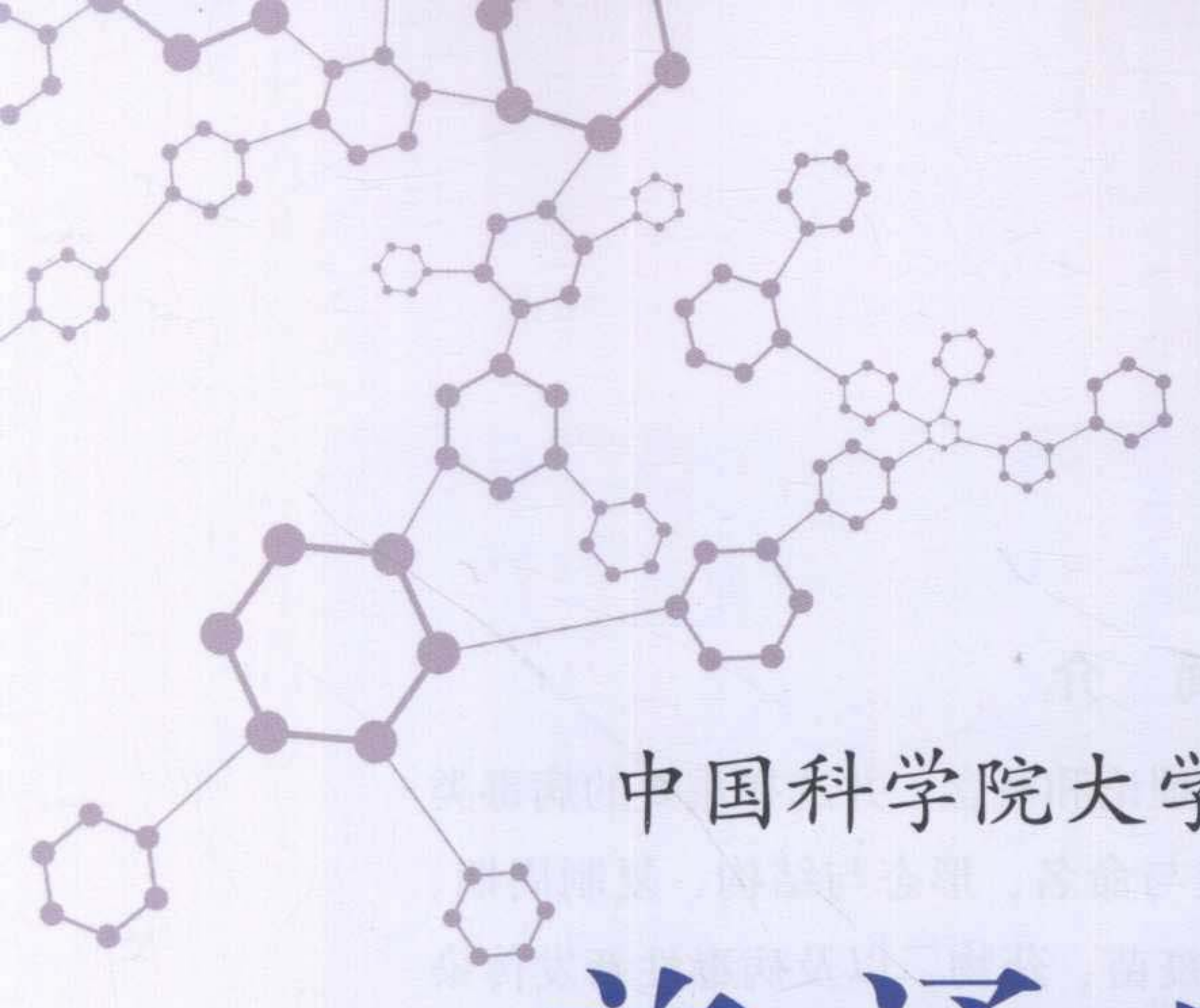




中国科学院大学研究生教材系列

普通病毒学

(第二版)

胡志红 陈新文 主编

贵州师范学院内部使用

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书系统阐述了普通病毒学的基础理论和概念,并选择重要的病毒类群进行深入介绍。内容包括病毒的分类与命名、形态与结构、复制周期、基因组复制、致病机制、感染与免疫、疫苗、药物,以及病毒性新发传染病、重要人类病毒、重要动物病毒、重要植物病毒、重要虫媒病毒、烈性病毒和非传统病毒等。全书内容翔实,丰富而新颖,既系统介绍了病毒学的基础理论知识,又反映了病毒学研究的最新发展动态和方向。

本书可作为病毒学、微生物学等专业硕士、博士研究生的专业教材,也可作为相关专业本科生的辅助教材和考研参考资料,同时可供从事病毒学、微生物学、免疫学、医学、兽医、农业、生物技术等相关专业研究的科技人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

普通病毒学 / 胡志红, 陈新文主编. —2 版. —北京: 科学出版社, 2019.11

中国科学院大学研究生教材系列

ISBN 978-7-03-063156-5

I. ①普… II. ①胡… ②陈… III. ①病毒学—研究生—教材 IV. ①Q939.4

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2019) 第 249165 号

责任编辑: 刘 丹 赵晓静 / 责任校对: 严 娜

责任印制: 师艳茹 / 封面设计: 耕者设计

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

北京九天鸿程印刷有限责任公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

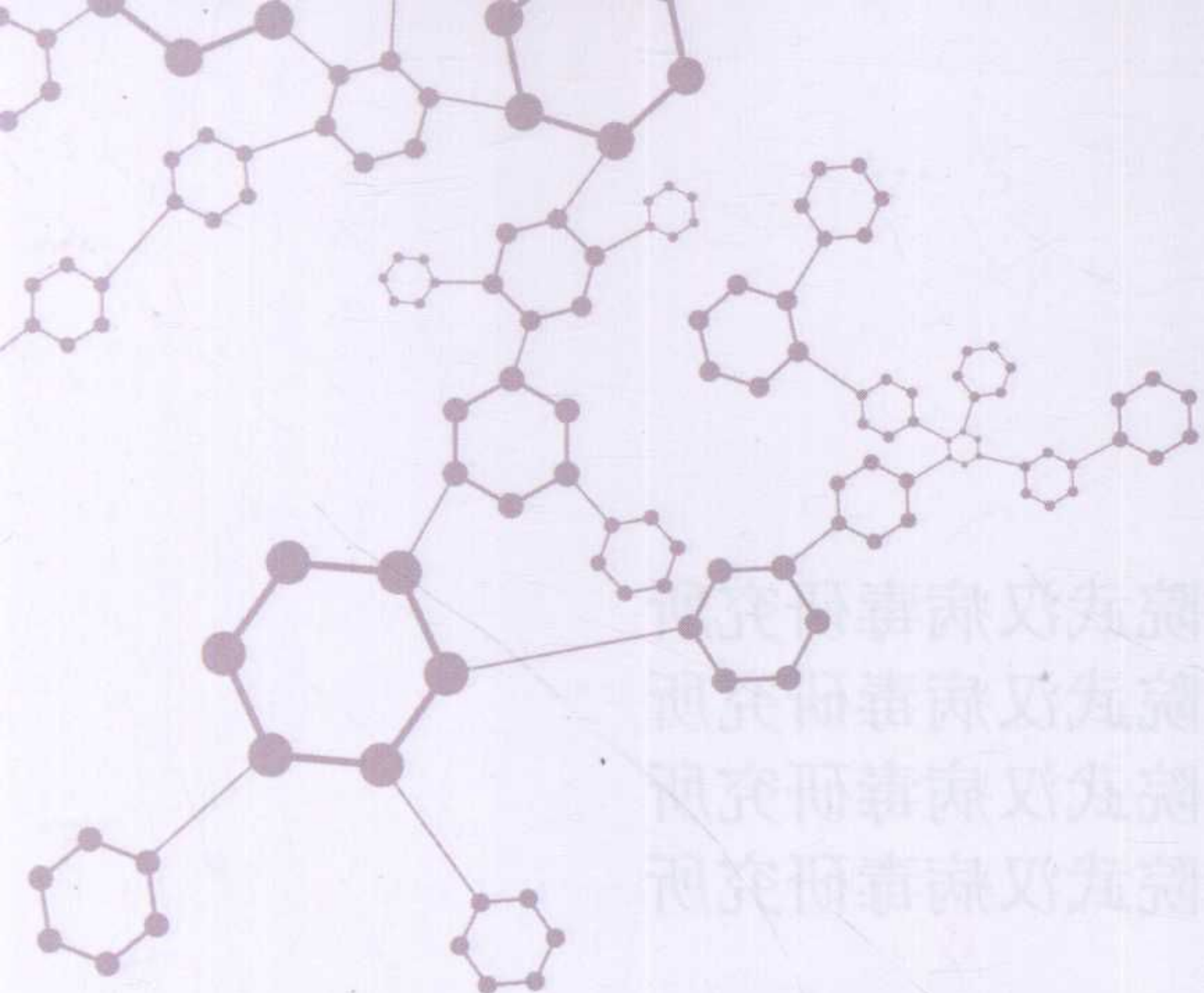
2002 年 10 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

2019 年 11 月第 二 版 印张: 22 1/4

2020 年 4 月第十九次印刷 字数: 526 000

定价: 89.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)



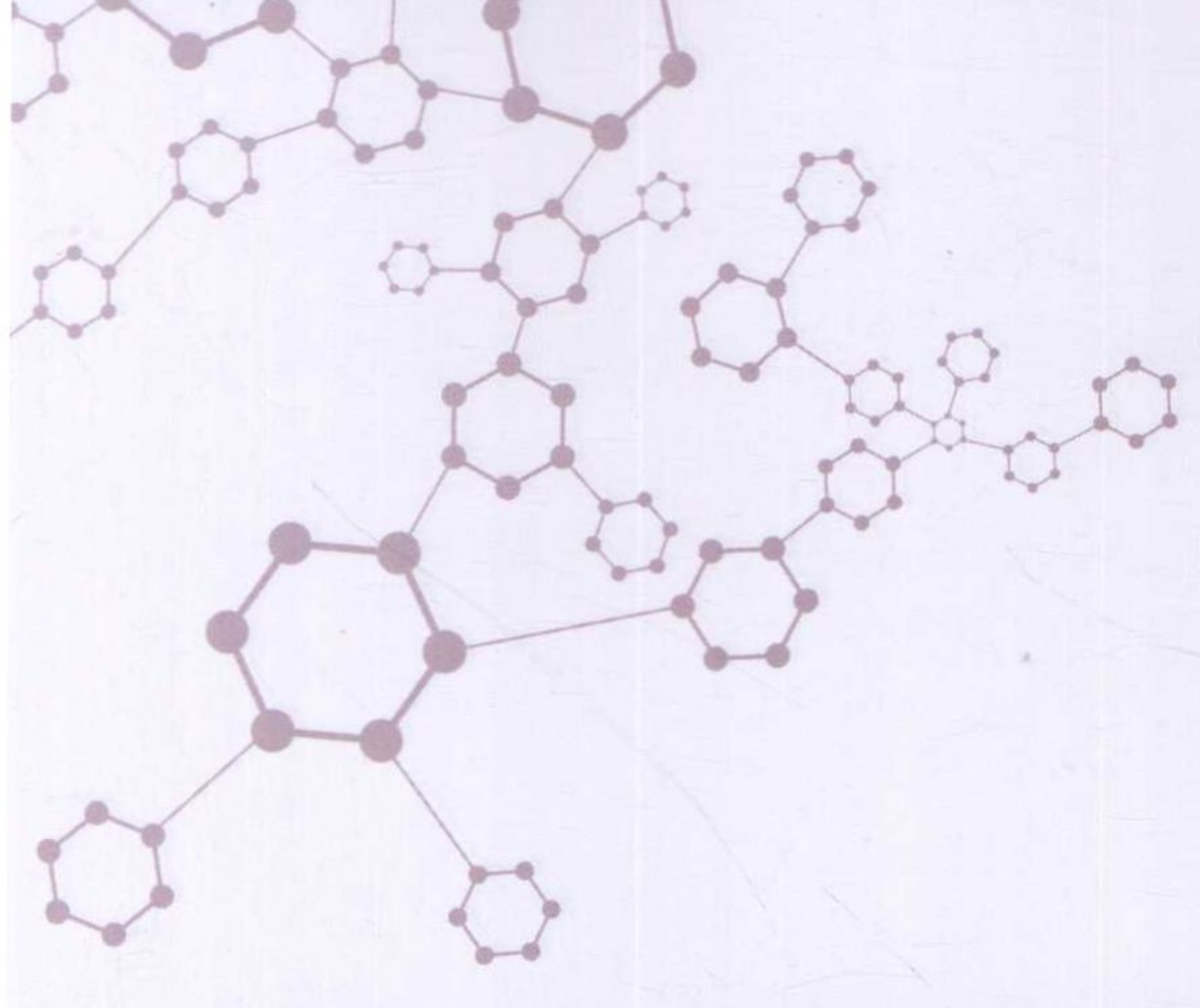
D 编写委员会
rafting Committee

主 编 胡志红 陈新文

编 委 (按姓氏笔画排序)

- | | |
|-----|----------------|
| 王 云 | 中国科学院武汉病毒研究所 |
| 王华林 | 中国科学院武汉病毒研究所 |
| 王延轶 | 中国科学院武汉病毒研究所 |
| 邓 菲 | 中国科学院武汉病毒研究所 |
| 石正丽 | 中国科学院武汉病毒研究所 |
| 叶 健 | 中国科学院微生物研究所 |
| 刘玉乐 | 清华大学 |
| 关武祥 | 中国科学院武汉病毒研究所 |
| 杨兴娄 | 中国科学院武汉病毒研究所 |
| 杨秀玲 | 中国农业科学院植物保护研究所 |
| 杨荣阁 | 中国科学院武汉病毒研究所 |
| 李 毅 | 北京大学 |
| 李朝阳 | 中国科学院武汉病毒研究所 |
| 肖庚富 | 中国科学院武汉病毒研究所 |
| 吴建国 | 福建农林大学 |
| 吴春晨 | 中国科学院武汉病毒研究所 |
| 张 波 | 中国科学院武汉病毒研究所 |
| 张忠信 | 中国科学院武汉病毒研究所 |
| 陈建军 | 中国科学院武汉病毒研究所 |
| 陈绪林 | 中国科学院武汉病毒研究所 |
| 陈新文 | 中国科学院武汉病毒研究所 |
| 范在丰 | 中国农业大学 |
| 罗敏华 | 中国科学院武汉病毒研究所 |
| 周 涛 | 中国农业大学 |
| 周 鹏 | 中国科学院武汉病毒研究所 |
| 周 溪 | 中国科学院武汉病毒研究所 |
| 周雪平 | 中国农业科学院植物保护研究所 |
| 郑振华 | 中国科学院武汉病毒研究所 |
| 赵 坤 | 北京大学 |

赵 非	中国科学院武汉病毒研究所
胡 犇	中国科学院武汉病毒研究所
胡志红	中国科学院武汉病毒研究所
胡勤学	中国科学院武汉病毒研究所
钟 波	武汉大学
袁志明	中国科学院武汉病毒研究所
夏 菡	中国科学院武汉病毒研究所
陶小荣	南京农业大学
黄 钰	北京大学
曹 晟	中国科学院武汉病毒研究所
龚 鹏	中国科学院武汉病毒研究所
彭 珂	中国科学院武汉病毒研究所
曾文波	中国科学院武汉病毒研究所
鄢慧民	中国科学院武汉病毒研究所
裴荣娟	中国科学院武汉病毒研究所
潘兹书	武汉大学



P 序 reface

随着人类活动的增加和全球气候的变化，病毒性传染病对人类健康、经济发展、社会稳定和国家安全所造成的威胁越来越引人注目。其实，除了作为病原微生物，病毒还在控制宿主种群密度、维持地球生物圈的物质及能量平衡等方面发挥着重要的作用。病毒是一种十分奇特的生物，它本质上是一种生物大分子，而当这种大分子遇到合适的宿主细胞时，就会表现出入侵、复制、组装等生命特征。比起其他的细胞生物，病毒的生命形式相对简单，但其与宿主的相互作用却因自然演化而变得丰富多样又独具特色。病毒学研究，一方面，针对引起人类、动物、植物疾病的病毒病原进行深入研究，了解其生物学特性、繁殖机制、传播规律，研制相应的疫苗和药物，从而对病毒性疾病进行预防、控制和治疗；另一方面，通过对病毒及其与宿主相互作用的研究，揭示生命科学的重要规律。此外，还可以将病毒开发为生物技术的工具，为人类造福。因此，病毒学自 100 多年前诞生以来，一直是生命科学的重要分支，并且在分子生物学、细胞生物学、肿瘤学、免疫学等学科和相关生物技术的发展中起到了重要作用。

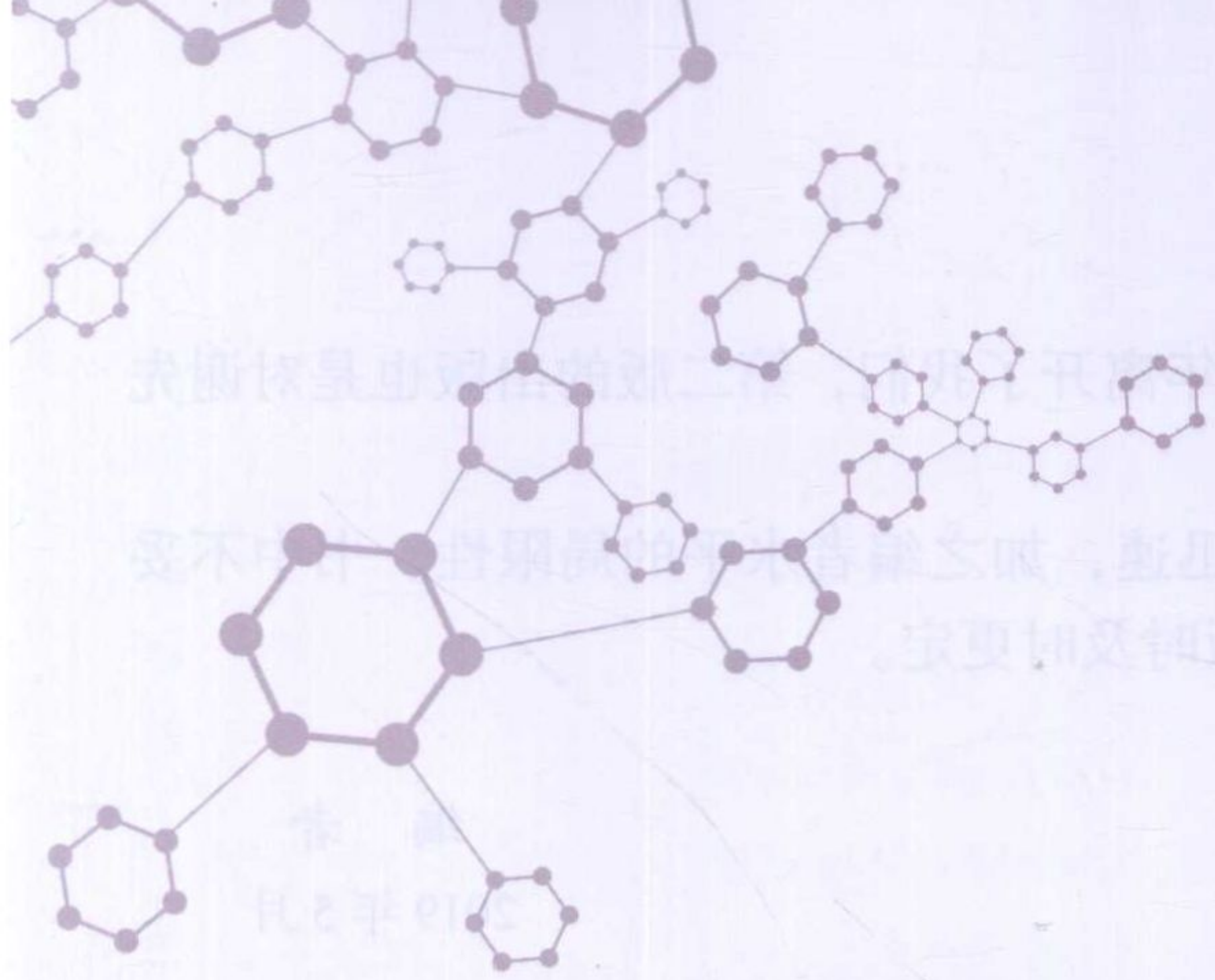
《普通病毒学》第二版系统全面地介绍了病毒学的理论体系和相关研究的最新进展。该书的前半部分从病毒的分类与命名、形态与结构、复制周期、基因组复制、致病机制、感染与免疫、疫苗、药物等方面系统阐述普通病毒学的基础理论，后半部分选择病毒性新发传染病、重要人类病毒、重要动物病毒、重要植物病毒、重要虫媒病毒、烈性病毒以及非传统病毒进行重点介绍。作为一本研究生教材，该书具有知识结构清晰、内容翔实、参考资料丰富、深浅结合等特点，可以让学生在掌握经典病毒学知识的同时，深入了解病毒学的最新进展和发展方向，为其今后的科学研究奠定基础。

该书的编者主要来源于中国科学院武汉病毒研究所和病毒学国家重点实验室，也包括其他单位的病毒学专家，他们长期工作在病毒学研究的第一线，为我国病毒学的发展做出了重要贡献。作为病毒学国家重点实验室的学术委员会主任，我对多数编者的工作比较了解，很高兴能看到该书的出版，相信它将对病毒学相关领域的科学研究和人才培养产生重要的推动作用。

饶子和

于清华园

2019 年 5 月 15 日



S 第二版前言

second edition preface

病毒是地球上形态最小、数量最为丰富的生命形式，它们在对人类健康、经济发展和社会稳定产生重大影响的同时，也在地球生物圈中发挥着重要的作用。病毒学是生命科学的重要分支，从 100 多年前诞生开始，其就对生命科学和生物技术的发展起到了重要的推动作用。普通病毒学主要研究病毒的基本特性及其与宿主相互作用的本质规律，研究对象涵盖人类病毒、动物病毒、植物病毒、噬菌体等所有病毒。

本书第一版于 2002 年出版，被列入中国科学院研究生教学丛书，得到广大师生的充分肯定。第一版出版至今已有 17 年，这期间病毒学的理论知识和应用技术都有很大的发展。因此，第二版在上一版的基础上，根据最新的研究进展对病毒学理论知识进行了扩充和更新，为引导读者进一步深度学习精选了一些重要的参考文献，还补充了复习思考题，并且由第一版的黑白印刷改为彩版印刷。

本书共 16 章，前 9 章主要阐述普通病毒学的理论体系，后 7 章选择重要的病毒类群进行专门介绍。本书的编者主要为中国科学院武汉病毒研究所和病毒学国家重点实验室的人员，也包括武汉大学、北京大学、中国农业大学、福建农林大学、中国科学院微生物研究所、清华大学、南京农业大学、中国农业科学院植物保护研究所等长期从事病毒学相关领域研究的专家。本书具体编写分工如下：第 1 章病毒学概述由胡志红、陈新文编写，第 2 章病毒分类与命名由张忠信编写，第 3 章病毒的形态与结构由曹晟、龚鹏编写，第 4 章病毒的复制周期由胡勤学、关武祥编写，第 5 章病毒基因组复制由张波、彭珂编写，第 6 章病毒的致病机制由陈新文、王云编写，第 7 章病毒感染与免疫由王延轶、钟波编写，第 8 章抗病毒疫苗由鄢慧民编写，第 9 章抗病毒药物由陈绪林编写，第 10 章病毒与病毒性新发传染病由石正丽、周鹏、杨兴娄、胡犇编写，第 11 章重要人类病毒由罗敏华、赵非、吴春晨、裴荣娟、陈新文、郑振华、陈建军、曾文波、杨荣阁编写，第 12 章重要动物病毒由周溪、潘兹书编写，第 13 章重要植物病毒由李毅、范在丰、周涛、吴建国、叶健、刘玉乐、陶小荣、周雪平、杨秀玲、黄钰、赵坤编写，第 14 章重要虫媒病毒由邓菲、王华林编写，第 15 章烈性病毒与生物安全由肖庚富、袁志明、夏菡编写，第 16 章非传统病毒由李朝阳编写。

全书的编写和审定过程得到了科学出版社刘丹女士和赵晓静女士的大力支持，编者的一些同事和学生为本书提供了图片、编辑等帮助，病毒学国家重点实验室对本书的出版给予了大力支持，在此一并表示由衷的感谢。

感谢饶子和院士为本书作序。

本书获得了中国科学院大学教材出版中心的资助，并被列入中国科学院大学研究生系列教材，感谢评审专家为本书提出的修改建议。

本书第一版的主编谢天恩先生已于 2010 年离开了我们，第二版的出版也是对谢先生最好的纪念。

由于病毒学及其相关生物技术发展十分迅速，加之编者水平的局限性，书中不妥之处在所难免，恳请读者批评指正，以便再版时及时更定。

编 者

2019 年 5 月

第 1 章	病毒学概述	1
第一节	病毒学发展史	1
一、	人类对病毒认识的经验时期	1
二、	病毒的发现时期	2
三、	早期病毒学的发展	3
四、	病毒学及其对生命科学的推动作用	5
五、	病毒学相关生物技术的发展	8
第二节	病毒的种类及其在自然界中的作用	9
一、	病毒的分类	9
二、	病毒的起源	10
三、	病毒在自然界中的作用	11
	小结	13
	复习思考题	14
	参考文献	14
第 2 章	病毒分类与命名	19
第一节	病毒分类的组织	19
一、	国际病毒分类委员会	19
二、	病毒分类学的发展	19
第二节	病毒的主要类群	22
一、	脊椎动物的病毒	22
二、	昆虫及其他无脊椎动物的病毒	23
三、	高等植物的病毒	23
四、	藻类和真菌的病毒	24
五、	原核生物的病毒	24
六、	亚病毒因子	25
第三节	病毒分类单元及命名规则	26
一、	病毒分类单元	26

二、病毒分类命名通用规则	27
三、病毒分类单元的命名规则	27
四、病毒种的命名规则	28
五、亚病毒因子的分类命名规则	29
六、病毒名称书写规则	29
第四节 病毒分类的原理和依据	29
一、病毒分类的原理	29
二、病毒分类的依据	30
第五节 病毒分类系统	30
小结	40
复习思考题	40
参考文献	40
第 3 章 病毒的形态与结构	43
第一节 病毒结构概述	43
一、什么是病毒粒子	43
二、病毒粒子的形态和大小	44
第二节 病毒的对称性结构	45
一、病毒衣壳多以对称结构存在	45
二、正二十面体球状结构	45
三、螺旋状结构	48
四、复合对称结构	49
第三节 病毒的高分辨率结构研究	51
一、冷冻电子显微术	51
二、病毒重要蛋白质的结构研究	55
小结	59
复习思考题	59
参考文献	59
第 4 章 病毒的复制周期	63
第一节 病毒吸附和进入	63
一、病毒的吸附	63
二、病毒进入细胞的一般机制	64
三、包膜病毒的入侵	66
四、无包膜病毒的入侵	70

第二节 病毒脱衣壳	72
一、病毒脱衣壳的通用机制	72
二、重要病毒脱衣壳的过程	74
第三节 病毒的装配与释放	78
一、病毒粒子的装配	78
二、病毒粒子的释放	81
小结	83
复习思考题	84
参考文献	84
第 5 章 病毒基因组复制	86
第一节 病毒基因组复制的基本概念	86
一、巴尔的摩病毒分类	86
二、病毒聚合酶	88
三、病毒复制地点的类型及原因	89
四、复制的分子机制	89
五、复制工厂及宿主因子	91
六、突变率	91
第二节 病毒基因组复制的类型	92
一、DNA 病毒的复制	92
二、RNA 病毒的复制	99
三、逆转录病毒的复制	101
小结	105
复习思考题	105
参考文献	105
第 6 章 病毒的致病机制	108
第一节 病毒感染宿主	108
一、入侵	108
二、病毒在宿主体内的扩散	110
三、病毒的传播	111
四、几个相关概念与定义	112
第二节 病毒感染的类型	113
一、病毒感染的潜伏期	113
二、急性感染	113



三、持续性感染	114
四、流产感染	115
五、转化性感染	115
第三节 病毒感染与肿瘤	115
一、细胞转化与肿瘤	115
二、肿瘤病毒	115
三、病毒致肿瘤的机制	116
第四节 病毒感染与炎症反应	119
一、病毒感染引起的急性和慢性炎症反应	119
二、炎症反应的分子生物学基础	119
小结	120
复习思考题	121
参考文献	121
第 7 章 病毒感染与免疫	123
第一节 抗病毒免疫概述	123
一、免疫系统概述	123
二、抗病毒免疫应答概述	124
第二节 天然免疫对病毒感染的识别	125
一、模式识别受体概述	125
二、Toll 样受体	126
三、RIG-I 样受体	126
四、胞质 DNA 受体	127
第三节 抗病毒天然免疫	128
一、干扰素介导的抗病毒天然免疫	128
二、自然杀伤 (NK) 细胞介导的抗病毒天然免疫	129
三、补体系统介导的抗病毒天然免疫	130
第四节 适应性免疫细胞对病毒感染的识别	131
一、T 细胞对病毒抗原的识别依赖于抗原呈递细胞对病毒的摄取、 加工与呈递	131
二、B 细胞直接识别病毒抗原	133
第五节 抗病毒细胞免疫与体液免疫	135
一、T 细胞介导的细胞免疫	135
二、B 细胞介导的体液免疫	136
第六节 病毒的免疫逃逸	138
一、病毒对天然免疫的逃逸	138

二、病毒对适应性免疫的逃逸	139
小结	141
复习思考题	141
参考文献	141
第 8 章 抗病毒疫苗	144
第一节 疫苗的来历与发展	144
一、中国古代的“类疫苗”医学实践	144
二、詹纳与巴斯德开创近代疫苗学先河	145
三、近代疫苗研发进程和现代免疫接种应用概况	146
第二节 疫苗的种类及其典型实例	147
一、减毒疫苗	148
二、灭活疫苗	148
三、亚单位疫苗	149
四、载体疫苗	149
五、DNA 疫苗	150
六、RNA 疫苗	150
七、多糖疫苗	150
第三节 抗病毒疫苗免疫接种、免疫应答和保护机制	151
一、疫苗的接种方式及递送系统	151
二、疫苗佐剂	152
三、疫苗免疫应答机制与保护机制	155
第四节 抗病毒疫苗的研制	157
一、从概念到产品原型，产品原型到临床试验，临床试验到 临床应用	158
二、疫苗研制遵循“安全有效，质量可控”原则	159
三、疫苗具有公共安全属性，还需兼顾成本价格和大众支付能力	159
第五节 抗病毒疫苗研发的挑战和展望	159
一、抗病毒疫苗研发面临的问题和研发瓶颈	159
二、抗病毒疫苗未来发展方向和突破路径	162
小结	162
复习思考题	163
参考文献	163
第 9 章 抗病毒药物	165
第一节 概述	165

一、抗病毒药物研究的简要历史	165
二、抗病毒药物的现状	166
第二节 抗病毒药物研究方法与技术	166
一、病毒的生活周期与抗病毒药物靶标	166
二、基于靶标的体外抗病毒药物筛选技术	168
三、基于细胞的抗病毒药物筛选技术	168
四、药物的抗病毒机制研究及耐药性	172
五、病毒感染性疾病的动物模型	173
第三节 抗 HIV 药物	174
一、抗 HIV 药物及 HAART 治疗	174
二、抗 HIV 药物的研究进展与展望	175
第四节 抗乙型肝炎病毒药物	176
一、慢性乙肝的治疗药物	176
二、抗乙肝药物的研究进展与展望	177
第五节 抗丙型肝炎病毒药物	178
一、早期抗 HCV 药物及治疗	178
二、抗 HCV 药物研究进展	179
第六节 抗流感病毒药物	180
一、流感的致病特点及治疗药物	180
二、抗流感药物研究进展	181
小结	182
复习思考题	183
参考文献	183
第 10 章 病毒与病毒性新发传染病	186
第一节 病毒性新发传染病	186
一、病毒性新发传染病的特征	186
二、病毒性新发传染病的传播	187
三、病毒性新发传染病的影响因素	188
第二节 病毒性新发传染病的动物溯源	189
一、SARS 冠状病毒	189
二、MERS 冠状病毒	193
三、汉坦病毒	195
四、拉沙病毒	198
第三节 新发病毒的预防与控制	200

小结	203
复习思考题	203
参考文献	204
第 11 章 重要人类病毒	207
第一节 消化系统病毒	207
一、肝炎病毒	207
二、肠道病毒	213
第二节 神经系统病毒	215
一、疱疹病毒	215
二、狂犬病病毒	220
第三节 呼吸系统病毒	222
一、流感病毒基本特性	222
二、病毒的复制与生活周期	224
三、病毒流行及防控	225
第四节 免疫系统病毒	227
一、HIV 形态结构	227
二、HIV 基因组	228
三、HIV 复制生活周期	229
四、HIV 临床感染症状、传播方式与检测	229
五、HIV 感染现状与治疗	230
小结	231
复习思考题	231
参考文献	232
第 12 章 重要动物病毒	236
第一节 重要动物病毒简介	236
第二节 口蹄疫病毒	236
一、病毒特性	236
二、病毒基因组结构、编码蛋白与复制调节	237
三、病毒感染、传播与危害	237
四、疾病的诊断、预防与控制	238
第三节 瘟病毒属	238
一、病毒特性	238
二、病毒基因组结构、编码蛋白与复制调节	239

三、病毒感染、传播与危害	240
四、疾病的诊断、预防与控制	240
第四节 非洲猪瘟病毒	241
一、病毒特征	241
二、病毒基因组结构、编码蛋白与复制调节	241
三、病毒感染、传播与危害	241
四、疾病的诊断、预防与控制	242
第五节 伪狂犬病病毒	242
一、病毒特性	242
二、病毒基因组结构、编码蛋白与复制调节	243
三、病毒感染、传播与危害	243
四、疾病的诊断、预防与控制	244
第六节 猪繁殖与呼吸综合征病毒	244
一、病毒特性	244
二、病毒基因组结构、编码蛋白与复制调节	245
三、病毒感染、传播与危害	246
四、疾病的诊断、预防与控制	246
第七节 昆虫病毒	247
一、昆虫 DNA 病毒	247
二、昆虫 RNA 病毒	250
三、昆虫逆转录病毒	252
小结	252
复习思考题	253
参考文献	253
第 13 章 重要植物病毒	257
第一节 植物病毒简介	257
一、植物病毒概述	257
二、寄主的抗病毒与病毒致病机制	262
三、病毒-介体昆虫-植物三者相互作用	265
第二节 重要的植物病毒	268
一、烟草花叶病毒	268
二、番茄斑萎病毒	271
三、水稻矮缩病毒	274
四、中国番茄黄化曲叶病毒	277
小结	281

复习思考题	281
参考文献	282
第 14 章 重要虫媒病毒	283
第一节 媒介生物及虫媒病毒的定义	283
一、重要的媒介生物及传播的疾病	283
二、虫媒病毒的定义	283
三、新发虫媒病毒传染病带来生物安全挑战	283
第二节 重要的蚊媒病毒	284
一、蚊媒黄病毒	284
二、蚊媒甲病毒	287
三、蚊媒布尼亚病毒	289
四、蚊媒呼肠孤病毒	291
第三节 重要的蜱传病毒	292
一、蜱传黄病毒	293
二、蜱传布尼亚病毒	294
三、蜱传正黏病毒	297
小结	298
复习思考题	298
参考文献	298
第 15 章 烈性病毒与生物安全	301
第一节 病原微生物分级、分类和生物安全实验室分级	301
一、生物安全	301
二、病原危害程度分级、分类	302
三、生物安全实验室分级	303
第二节 烈性病毒	304
一、布尼亚病毒	305
二、黄病毒	308
三、披膜病毒	312
四、痘病毒	313
五、丝状病毒	315
六、副黏病毒	316
七、疱疹病毒	318
小结	318
复习思考题	319

参考文献	319
第 16 章 非传统病毒	321
第一节 类病毒	321
一、基本简介	321
二、病毒特征	322
三、研究历史	322
四、致病机制	322
五、进化意义	323
第二节 朊病毒	323
一、基本简介	323
二、朊病毒及其底物朊病毒蛋白的特征	323
三、动物及人类朊病毒疾病概况	327
四、朊病毒诱导朊病毒蛋白构象变化的机制	330
五、演化	331
第三节 巨型病毒	332
一、基本简介	332
二、病毒特征	332
第四节 内源性病毒	334
一、基本简介	334
二、病毒特征	334
三、研究历史	334
小结	336
复习思考题	336
参考文献	336