

羊痘病毒研究综述

高 珊^{1,2}, 孟克巴依尔², 乌力吉², 张智文²

(1. 内蒙古自治区阿拉善盟畜牧研究所, 内蒙古 阿拉善 750306; 2. 内蒙古自治区阿拉善盟畜牧兽医工作站, 内蒙古 阿拉善 750306)

摘要: 山羊痘、绵羊痘和牛结节性疹块都是由羊痘病毒引起的急性传染病。通过对羊痘病毒病原学、流行病学、临床症状、基因组学、诊断技术、免疫与疫苗等方面进行综述, 以期为我国羊痘病毒的防治提供参考。

关键词: 山羊痘; 绵羊痘; 牛结节性疹块; 临床症状; 流行病学; 研究

中图分类号: S825.65 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-1463(2015)01-0045-05

doi: 10.3969/j.issn.1001-1463.2015.01.018

Research Summary on Capripoxvirus

GAO Shan^{1,2}, Mengkebayier², Wuliji², ZHANG Zhi-wen²

(1. Animal Husbandry Research Institute in Alashan League of Inner Mongolia, Alashan Inner Mongolia 750306, China; 2. Animal Husbandry and Veterinary Station in Alashan League of Inner Mongolia, Alashan Inner Mongolia 750306, China)

Abstract: Goat pox, sheep pox and lumpy skindisease caused by Capripoxvirus. The paper reviewed the pathogenesis, epidemiology, clinical signs and pathologic lesions, laboratory diagnosis, immunology and vaccines and comprehensive control measures so that it could provide references for prevention and control of Capripoxvirus in China.

Key words: Goat pox; Sheep pox; Lumpy skindisease; Clinical symptoms; Epidemiologica; Study

羊痘是由羊痘病毒(Capripoxvirus, CPV)引起的一种急性接触性传染病, 许多国家暴发过该病。越南、蒙古、希腊均爆发过山羊痘和绵羊痘^[1], 牛结节性疹块在埃塞俄比亚、埃及和以色列等地均有报道^[2]。我国的江苏、宁夏、内蒙古、山东、湖南、青海、甘肃、黑龙江、云南等地均有羊痘的发生^[3], 有的地区呈流行性。

山羊痘、绵羊痘和牛结节性疹块被世界动物卫生组织(OIE)列为法定通报的传染性疫病, 对家畜及畜产品贸易造成了巨大障碍, 极大地影响了发展中国家畜牧业的发展, 被美国农业部立法列为潜在的经济恐怖主义病原体, 被美国疾病控制中心(CDC)列为Ⅱ类危险病毒^[4]。我国将其列为Ⅰ类动物疫病^[1]。

1 病原学

山羊痘病毒(Goat pox, GTPV)、绵羊痘病毒(Sheep pox, SPPV)和牛结节性疹块病毒(Lumpy skindisease, LSDV)均为痘病毒科(poxviridae)脊椎动物痘病毒亚种(chordopoxviridae)羊痘病毒属(Capripoxvirus)的成员。羊痘病毒与正痘病毒从形

态学上很难区分, 他们的基因组DNA也有许多共同之处, 包括他们的目的基因组末端封闭的发夹循环结构。不同痘病毒引起的临床症状有惊人的相似之处, 都是以皮肤表面的痘疹为特征。

2 流行病学

2.1 特异性宿主

羊痘只感染反刍动物, 并且只感染特定的细胞型, 不感染人类。该病的命名主要由发病国家和分离物种(绵羊、山羊、绵羊和山羊)所组成。山羊痘、绵羊痘、山羊绵羊痘的命名基于是否感染山羊、绵羊的观察。病毒的大小和编码的复杂程度很可能决定宿主的特异性, 目前没有分子学标注用于菌株的命名, 在山羊或绵羊上引起严重的症状, 但在其他物种上仅表现温和或亚临床症状。

牛结节性疹块只感染牛。研究表明, LSDV在试验条件下能感染与牛亲缘关系较近的动物如长颈鹿、黑斑羚、阿拉伯大羚羊, 但是没有该病在野生物种中爆发的报道。对非洲野生动物的大规模血清学调查表明, 长颈鹿、黑斑羚、跳羚、条

收稿日期: 2014-09-22

作者简介: 高珊(1986—), 女, 内蒙古阿拉善人, 助理畜牧师, 主要从事家畜改良研究工作。联系电话: (0483)8770560。
E-mail: oso51888@126.com

纹羚、非洲大羚羊血清阳性率很低 (1% ~ 10%), 而在小苇羚、非洲水牛和牛羚上进行的病毒中和试验中呈阴性。Davies 对阿拉伯大羚羊的 239 份血清进行检测, 有 2 份对 LSDV 抗体呈阳性反应^[5], 显示野生动物不是传播扩散牛结节性疹块病毒的主要原因, 目前没有明显的证据表明野生动物是羊痘的存储器。然而感染了牛结节性疹块病毒的野生动物很难生存下来, 他们有可能是潜在的携带者, 但病畜死亡或被捕食从而被剔除, 有可能使其他动物的血清阳性率很低。

山羊痘、绵羊痘和牛结节性疹块病毒的地理分布有明显差异, 在过去 50 a 里, 山羊痘和绵羊痘一直局限于亚洲和非洲, 包括非洲赤道以北蔓延至中东地区和俄罗斯的亚洲的地区, 以及土耳其、印度、中国^[6]。1984 年山羊痘和绵羊痘蔓延至孟加拉国, 后又传播到越南、蒙古, 在欧洲东部的希腊也有该病反复爆发的报道^[7]。

与此相反, 牛结节性疹块病毒是 1929 年在撒哈拉以南的非洲地区被发现, 在过去 70 a 里传播到非洲北部和南部, 虽然在埃及偶有爆发, 但是它目前的分布范围仍然局限于非洲。2006 年埃及爆发牛结节性疹块是由于引进了来自埃塞俄比亚患口蹄疫的家畜, 并传播至以色列, 蔓延到亚洲和欧洲。

牛结节性疹块病毒在从未发生过山羊痘和绵羊痘的地区分离出来, 至今仍然是个谜, 山羊痘和绵羊痘没像牛结节性疹块一样传播到赤道以南地区, 很可能是牛结节性疹块对山羊痘和绵羊痘提供异源交叉保护作用, 从而阻止了山羊痘和绵羊痘向南扩散。

羊痘的传播主要是通过非法的动物贸易和误诊。未发生过羊痘的国家通常根据 OIE 的标准制定法规限制进口畜产品, 试图阻止该病传播。但是, 全球气候的改变影响了昆虫传播媒介, 建立 LSD (Limited Slip Differential) 传播路线, 从而可以推测山羊痘病毒和绵羊痘病毒传播路线, 这些病有进一步传播到其它地区的风险。如 1989 年在以色列爆发的牛结节性疹块就是通过苍蝇叮咬传播的^[8]。目前羊痘尚未在北美、中美、南美、东南亚以及澳大利亚等地发现^[9]。

2.2 传播途径

绵羊痘和山羊痘病毒传染性强, 通过唾液传播或近距离接触感染动物, 或间接传染, 如伤口污染和擦伤^[10]。从丘疹出现, 病毒就开始从鼻、口腔和结膜排出, 其数量和持续时间取决于分离出的病毒和宿主物种, 在长达 30 d 的治疗期内持

续从病畜体内分离出病毒的 DNA, 包裹在痂中的病毒可在外界环境中存活数月, 病毒 A 包涵体蛋白可能保护着病毒粒子, 尽管还没有被证实。病毒含量与临床症状的严重程度有关, 温和临床症状的绵羊和山羊比有严重临床症状的排出的病毒少。病毒在皮肤也可能通过昆虫媒介进行绵羊痘和山羊痘的传播^[11]。有足够的先例证明粘液瘤病毒、鸡痘病毒和牛结节性疹块病毒由昆虫叮咬传播^[12-14]。

牛结节性疹块病毒与绵羊痘和山羊痘病毒相比, 主要的物理传播途径是昆虫的叮咬^[14], 而不是通过直接接触传播。在实验条件下, SPA (Salus Per Aquam) 动物与患病家畜没有昆虫作为媒介^[15], SPA 动物没有明显临床症状, 在口腔、鼻腔或结膜拭子上未检测出病毒^[16], 但可以在受感染动物的精液内分离出来^[17], 由此可见精液也可能是传播途径之一。

3 临床症状和病理学

山羊痘和绵羊痘在流行地区导致病畜产奶量下降, 体重减轻, 母畜流产率升高, 皮毛损坏。发病率和死亡率非常高, 在幼畜中接近 100%, 造成了重大的经济损失。感染绵羊痘和山羊痘病毒后, 发烧的同时伴随皮肤疹块、鼻炎、结膜炎, 严重时会发生流涎, 斑点扩大, 发展成丘疹^[18], 然后结痂。痘疹对皮肤的损伤普遍超过皮肤表面积的 50%。然而, 在流行地区更常见的病灶仅限于羊尾部少数结节, 因此只有仔细检查才能发现。通过病毒定量分析和实时 PCR 检测, SPPV 和 GTPV 病原体在各自宿主皮肤病变中病毒含量较高^[11]。内脏器官如肺和胃也会发生典型性痘状病变, 淋巴结增大, 然而, 淋巴结肿大并不是伴随着大量病毒的复制、转载^[11]。症状严重的会发生呼吸困难, 甚至死亡。天花、羊痘的发病机理与病毒和宿主两者都有关^[19], 宿主可能决定了临床症状。

牛结节性疹块是一种低致命性疾病, 平均发病率为 10%, 死亡率为 1%, 也有报道显示其死亡率高达 75%^[20]。对畜产品造成的危害与山羊痘和绵羊痘相似, 主要为体重减轻、产奶量下降和皮毛损伤。牛结节性疹块的死亡率范围很宽, 造成这一情况的原因尚不明确, 但可能由众多因素造成, 如饲养条件、细菌的二次感染、家畜本身的健康状况、传播媒介等, 也有可能是把牛结节性疹块和疱疹病毒、牛溃疡性乳头炎病毒引起的疾病混淆了。

某些品种的牛比其他牛更易感, 尤其是那些

皮薄的品种, 例如泽西牛、Guernsey 奶牛和非洲桑格牛。牛结节性疹块最明显的临床特征是皮肤丘疹, 甚至可以覆盖整个身体^[5]。一旦这些皮肤损伤愈合, 会留下疤痕, 造成永久损害。发病的主要特征是发热、淋巴结肿大和皮肤结节发展为坐鞍瘤时可以存留数月。自然感染的发病率从 3%~85%, 明显跨度表明不同因素的组合可能会影响临床疾病的转归^[21]。并不是所有的牛所表现的临床症状和实验感染牛结节性疹块的发病症状是相同的^[15], 不同的病毒分离物可以表现出从轻微到严重不同程度的临床症状。

4 基因组学

羊痘病毒是双链 DNA 病毒, 大约有 150 kb 大小。羊痘病毒基因组共有 147 个开放阅读框^[22]。牛结节性疹块病毒基因组与羊痘病毒基因组相比多出了 9 种基因, 这些基因可能和病毒致病力的强弱及宿主专一性(只感染牛)有关^[23]。羊痘病毒序列极为保守, SPPV、GTPV 和 LSDV 的基因组同源性可达 96%^[22]。

5 诊断

羊痘病毒造成的特征性病变为皮肤和内脏痘病变, 但确诊还需要实验室检测。经典方法如电子显微镜可以识别山羊痘病毒粒子。然而, 该方法并不能区分 SPPV、GTPV 和 LSDV 之间的差别^[24]。电子显微镜也不能分辨羊痘病毒与正痘病毒, 除非应用特异性免疫荧光染色法进行分辨。

对羊痘病毒发病机理的研究表明, 皮肤损伤以及鼻腔和口腔拭子样本进行病毒分离是最有效的^[11], 痘病毒培养可以使用各种绵羊、山羊、牛的细胞^[25], 目前, 羔羊肾或羔羊睾丸细胞是用于分离最常见的细胞^[26]。原代细胞有几个缺点, 包括需要不断传代培养、细胞大量变异和外源污染。羔羊睾丸次生细胞(OA3.Ts)从而被作为原代细胞的替代品, 通过使用抗羊痘病毒血清进行免疫染色对羊痘病毒分离可确诊该病^[27], 但并不能区分 SPPV、GTPV 和 LSDV, 因为他们有共同的血清型^[10]。免疫组化染色更容易看见羊痘病毒斑^[27]。目前羊痘抗体的监测标准试验是病毒中和试验, 虽然该试验敏感, 但它速度慢, 劳动强度大。重组羊痘病毒表达荧光蛋白在检测中的应用使病毒中和试验检测所需的时间从 6 d 下降到 2 d。使用 Western 印迹测定具有特异性和敏感性, 但是它们难以操作^[28]。目前, 没有有效的酶联免疫吸附试验(ELISA)检测 SPPV、GTPV 或 LSDV^[29], 虽然以重组 P32 蛋白为基础建立的酶联免疫吸附测定

(ELISA)方法具有高度的特异性, 且与正痘病毒和副痘病毒没有交叉反应, 但由于在 ELISA 中的反应性最好的 P32 蛋白表达量低, 所以至今未被商业化^[4]。

现已尝试使用灭活全山羊痘作为 ELISA 抗原, 然而, 病毒培养劳动量大, 需要生物防护设施。如果研究出羊痘病毒其他特异性强且表达量高的功能基因应用在 ELISA 方法中, 将是一个重大的进步, 试验的敏感性和特异性至少堪比病毒中和试验。

聚合酶链反应(PCR)确实提供了一种对于羊痘基因组检测快速、灵敏的诊断技术, 通常使用传统 PCR 或实时 PCR 进行羊痘病毒的遗传物质的检测^[27,29]。实时 PCR 的优势是它的速度, 它的定量性质和控制检测反应抑制剂的能力。此外, 已经研究出可同时识别山羊痘和水泡病毒(Parapoxvirus)的 PCR 检测方法^[26]。

6 免疫与疫苗

从羊痘感染中康复的家畜会产生终身免疫力, 保护家畜不再感染其余羊痘病毒^[10]。通过羊痘病毒抗血清的治疗, 可以预防羊痘病毒感染^[30]。从感染中康复的病畜产生的终生免疫很可能主要是由细胞介导免疫产生的, 疫苗接种检测不到特异性抗体的存在。使用现有的血清学检测时, 对绵羊痘、山羊痘或牛结节性疹块目前使用的疫苗是活的野毒株, 通过细胞培养和绒毛膜尿囊膜经由多次传代降低毒力^[5]。肯尼亚绵羊痘和山羊痘疫苗(KS-1)为自然减毒株, 其特征介于 SPPV、GTPV 和 LSDV^[10], 虽然多数情况下这些减毒疫苗免疫效果较好, 但免疫效果持续时间短, 抗体诱导水平低, 需要进一步改进^[15]。中国兽医药品监察所将山羊痘病毒通过组织细胞培养, 制成的细胞弱毒疫苗对山羊安全有效, 免疫效果确实^[31]。有效地全基因组序列为研制涉及毒力和宿主特异性靶基因的疫苗提供基础, 致命 SPPV 突变体缺失了 KELCH-like 基因片段, 毒力在羔羊上显著减弱, 表明它可以作为实验疫苗^[29], 其它基因也可能被用于减弱羊痘病毒毒力。羊痘病毒作为其他病毒基因的载体已被广泛用于各种病毒病原体, 如狂犬病、小反刍疫和裂谷热病毒^[26], 产生保护性免疫应答反应。

对牛结节性疹块病毒胸苷激酶(TK)基因的研究已经表明, TK 的活性对病毒生长很重要的, 该基因可被用于重组基因疫苗的一个插入位点^[32], 但目前这些重组疫苗没有合适的检测方法用来区分感染是否由疫苗造成。由于羊痘病毒的

保守, 疫苗可产生持久的免疫力^[33], 并提供保护。羊痘病毒血清型不造成持续性感染, 在一定的宿主范围, 疫苗可以提供终身免疫^[34]。

7 结束语

羊痘真正的威胁通过患病动物及其产品(如羊毛和皮革贸易)以及昆虫媒介传播到其它无疫区, 将会造成幼畜的发病和死亡。当前清除该病的首选方法是扑杀感染者和接触者。推广 PCR 为基础的检测技术以及重组蛋白酶联免疫吸附试验检测方法, 才能够快速的对羊痘病毒诊断和监测。

目前羊痘的防控主要依靠接种疫苗。随着分子生物学研究的飞速发展, 在不久的将来, 关于羊痘病毒基因组的结构特征、重要蛋白的功能研究会不断深入, 科研工作者将通过改善现有的诊断技术, 使羊痘这种危害性疾病得到有效的控制, 鉴于此, 进行羊痘病毒诊断应用研究将具有很大的意义。

参考文献:

- [1] BHANUPRAKASH V, INDRANI B K, HOSAMANI M, *et al.* The current status of sheep pox disease[J]. *Comp Immunol Microbiol Infect Dis.*, 2006, 29(1): 27-60.
- [2] ACHOUR H A, R BOUGUEDOUR. Epidemiology of sheep pox in Algeria [J]. *Rev. Sci. Tech.*, 1999, 18: 606-617.
- [3] 颜新敏, 吴国华, 李健, 等. 羊痘在中国的流行现状分析[J]. *中国农学通报*, 2010(24): 6-9.
- [4] 陈轶霞. 羊痘诊断技术研究进展 [J]. *安徽农业科学*, 2008, 36(34): 15 008-15 009.
- [5] DAVIES F G. Lumpy skin disease, an African capripox virus disease of cattle [J]. *Br. Vet.*, 1991, 147: 489-503.
- [6] KITCHING R P. Passive protection of sheep against capripoxvirus [J]. *Res. Vet. Sci.* 1986, 41: 247-250.
- [7] BHANUPRAKASH V, MOORTHY A R, KRISHNAPPA G, *et al.* An epidemiological study of sheep pox infection in Karnataka State, India [J]. *Rev. Sci. Tech.*, 2005, 24(3): 909-920.
- [8] GARNER M G, M B LACK. Modelling the potential impact of exotic diseases on regional Australia [J]. *Vet.*, 1995, 72: 81-87.
- [9] BHANUPRAKASH V, MOORTHY A R, KRISHNAPPA G, *et al.* An epidemiological study of sheep pox infection in Karnataka State, India [J]. *Rev. Sci. Tech.*, 2005, 24(3): 909-920.
- [10] KITCHING R P. Vaccines for lumpy skin disease, sheep pox and goat pox [J]. *Dev. Biol.*, 2003, 114: 161-167.
- [11] BOWDEN T R, S L BABIUK, G R PARKYN, *et al.* Capripoxvirus tissue tropism and shedding: A quantitative study in experimentally infected sheep and goats [J]. *Virology*, 2008, 371: 380-393.
- [12] FERRIS R D, W PLOWRIGHT. Simplified methods for the production of monolayers of testis cells from domestic animals and for serial examination of monolayer cultures [J]. *Path. Bact.*, 1958, 75: 313-318.
- [13] BABIUK S, BOWDEN T R, BOYLE D B, *et al.* Capripoxviruses: An emerging worldwide threat to sheep, goats and cattle [J]. *Transbound Emerg. Dis.*, 2008, 55(7): 163-172.
- [14] MONDAL B, M HOSAMANI, T K DUTTA, *et al.* An outbreak of sheep pox on a sheep breeding farm in Jammu, India [J]. *Rev. Sci. Tech.* 2004, 23: 943-949.
- [15] CHIHOTA C M L F RENNIE, R P KITCHING, *et al.*, Mechanical transmission of lumpy skin disease virus by *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) [J]. *Epidemiol. Infect.* 2001, 126: 317-321.
- [16] CARN V M, R P KITCHING. An investigation of possible routes of transmission of lumpy skin disease virus (Neethling) [J]. *Epidermal. Infect.* 1995, 114: 219-226.
- [17] IRONS P C, E S TUPPURAINEN, E H VENTER. Excretion of lumpy skin disease virus in bull semen [J]. *Theriogenology*. 2005, 63: 1 290-1 297.
- [18] 蔡家祥. 家畜传染病学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2007: 143-145
- [19] STANFORD M M., G MCFADDEN, G KARUPIAH, *et al.* Immunopathogenesis of poxvirus infections: forecasting the impending storm [J]. *Immunol. Cell Biol.* 2007, 85: 93-102.
- [20] BALINSKY C A., C DELHON, C L AFONSO, *et al.* Sheeppox virus kelch-like gene SPPV-019 affects virus virulence [J]. *Virology*, 2007, 81: 11 392-11 401.
- [21] WOODS J A. Lumpy skin disease—review [J]. *Trop. Anim. Health Prod.* 1988, 20: 11-17.
- [22] TULMAN E R, C L AFONSO, Z LU, *et al.* Genome of lumpy skin disease virus [J]. *Virology*, 2001, 75: 7 122-7 130.
- [23] TULMAN E R, C L AFONSO, Z LU, *et al.* The genomes of sheeppox and goatpox viruses [J]. *Virology*, 2002, 76: 6 054-6 061.
- [24] JASSIM F A, B S KESHAVAMURTHY. Cytopathic changes caused by sheep pox virus in secondary culture of lamb testes cells. *Bull. Off. Int. Epiz.*, 1981, 93: 1 401-1 410.
- [25] BINEPAL Y S, F A ONGADI, J C CHEPKWONY. Alternative cell lines for the propagation of lumpy skin disease virus Onderstepoort [J]. *J. Vet. Res.*, 2001, 68: 151-153.
- [26] ZHENG M, Q. LIU, N. JIN, *et al.* A duplex PCR assay for simultaneous detection and differentiation of

藜麦在甘肃的研发现状及前景

黄 杰, 杨发荣

(甘肃省农业科学院畜草与绿色农业研究所, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 通过对藜麦在甘肃省研发现状及存在问题的阐述, 提出了选育优良品种; 完善和优化栽培技术; 加强宣传, 积极引导; 加快深加工技术的运用及产品开发; 积极建立培育加工企业等发展建议, 并对甘肃省藜麦产业发展前景进行了展望。

关键词: 藜麦; 研发现状; 发展建议; 发展前景; 甘肃

中图分类号: S512.9 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-1463(2015)01-0049-04

doi: 10.3969/j.issn.1001-1463.2015.01.019

藜麦属于全营养的健康食粮, 被称为丢失的远古“营养黄金”、“超级谷物”、“未来食品”和“素食之王”^[1], 美国国家航空航天局于 1980 年重新发现并开始研究藜麦, 2000 年后藜麦开始被营养学家所认可^[2]。甘肃省农业科学院畜草与绿色农业研究所利用甘肃省得天独厚的地理条件, 自 2011 年以来对藜麦在全省范围进行了试验研究和生产示范, 至 2014 年年底已经将藜麦生产区域辐射到省内 10 余个种植区。

1 现状

自 2000 年开始以南美洲为主产地的藜麦被大

量出口, 90% 被发达国家购买, 至 2007 年藜麦的价格飙升了近 10 倍。因为严重影响当地居民的食用和营养, 玻利维亚政府把藜麦定为“战略性物资”, 而欧美等发达国家已将藜麦作为“确保粮食安全的战略性作物”进行本土化开发。2010 年前, 国际市场最大的藜麦消费国为美国和加拿大, 但目前欧洲市场后来居上。由于藜麦属高海拔作物, 所以在原产地藜麦产量很低。目前藜麦 98% 以上来自南美洲, 由于南美洲种植区域生态气候、生产条件及政治等原因, 南美洲藜麦产量已达到极

收稿日期: 2014-12-03

基金项目: 甘肃省农业科技创新项目“藜麦引进创新及栽培关键技术研究”(GNCX-2013-48); 甘肃省农业科学院农业科技创新专项“牛羊健康养殖及粪便废弃物资源循环利用技术与示范”(2013GAAS04); 甘肃省农业科学院中青年基金项目“农艺措施对藜麦生长特性及生产性能的影响”(2014GAAS34)部分内容

作者简介: 黄 杰(1981—), 男, 甘肃天水人, 助理研究员, 硕士, 主要从事藜麦栽培育种工作。联系电话: (0931)7612660。E-mail: huangjie_0808@126.com

通讯作者: 杨发荣(1964—), 男, 甘肃宁县人, 研究员, 主要从事藜麦引种及栽培研究工作。E-mail: lzyfr08@163.com

- Capripoxvirus and Orf virus[J]. Mol. Cell. Probes., 2007, 21: 276-281.
- [27] BALINSKY C A, G DELHON, G SMOLIGA, *et al.* Rapid preclinical detection of sheeppox virus by a real-time PCR assay[J]. Clin. Microbiol., 2008, 46: 438-442.
- [28] CHIHOTA C M L F RENNIE, R P KITCHING, *et al.* Attempted mechanical transmission of lumpy skin disease virus by biting insects[J]. Med. Vet. Entomol., 2003, 17: 294-300.
- [29] HEDGER R S, C HAMBLIN. Neutralising antibodies to lumpy skin disease virus in African wildlife[J]. Comp Immunol Microbiol Infect Dis., 1983, 6: 209-213.
- [30] BHANUPRAKASH V, B K IIDRANI, M HOSAMANI, *et al.* The current status of sheep pox disease. Comp Immunol Microbiol[J]. Infect Dis., 2006, 29: 27-60.
- [31] HAMMARLUND E, M W LEWIS, M K Slifka, *et al.* Duration of antiviral immunity after smallpox vaccination.[J]. Nat. Med., 2003, 9: 1 131-1 137.
- [32] BINEPAL Y S., F A ONGADI, J C CHEPKWONY. Alternative cell lines for the propagation of lumpy skin disease virus. Onderstepoort[J]. Vet. Res., 2001, 68: 151-153.
- [33] GULBAHAR M Y., W C DAVIS, H YUKSEL, *et al.* Immunohistochemical evaluation of inflammatory infiltrate in the skin and lung of lambs naturally infected with sheeppox virus[J]. Vet. Pathol., 2006, 43: 67-75.
- [34] KARA P D, C L AFONSO, D B WALLACE, *et al.* Comparative sequence analysis of the South African vaccine strain and two virulent field isolates of Lumpy skin disease virus[J]. Arch. Virol., 2003, 148: 1 335-1 356.

(本文责编: 郑立龙)