

文章编号: 1002-2694(2008)02-0163-04

## 野生鸟类在全球传播 A 型流感病毒中的作用

吴艳云<sup>1,2</sup>, 何宏轩<sup>1</sup>, 王三虎<sup>2</sup>

中图分类号: R 文献标识码: B

A 型流感病毒已经在很多物种中分离出来, 包括人类、猪、马、貂、猫科动物、海洋哺乳动物、家禽等, 但是野禽被认为是禽流感病毒的自然宿主。A 型流感病毒由 8 个基因片段组成, 编码 11 种蛋白。流感病毒粒子表面两种蛋白即血凝素和神经氨酸酶, 这两种蛋白是禽流感病毒亚型的分类依据<sup>[1]</sup>。在野生鸟类和家禽中分离到的血凝素有 16 种亚型, 神经氨酸酶有 9 种亚型。

血凝素 HA 蛋白能与细胞膜结合成同聚物, 形成头杆状大钉子般的结构。转译后的 HA<sub>0</sub> 能被宿主的胰酶分解成 HA<sub>1</sub> 和 HA<sub>2</sub> 两个亚单位。成熟的蛋白作为禽流感病毒与宿主细胞结合的媒介, 能够融解细胞浆膜。H5 和 H7 亚型的禽流感病毒感染家禽以后, 血凝素 HA 能够引起高致病性禽流感疫情的爆发 (HPAI, 以前称为“鸡瘟”)。低致病性禽流感病毒在野鸟和家禽机体中通过氨基酸残基进入 HA<sub>0</sub> 裂解位点有利于病毒的复制而变异成高致病性禽流感病毒。

在过去的十年里, 高致病性禽流感疫情频繁爆发, H5N1 在亚洲、俄罗斯、中东、欧洲、非洲 (1997)、H5N2 墨西哥 (1994)、意大利 (1997) 和德克萨斯州 (2004)、H7N1 意大利 (1999)、H7N3 澳大利亚 (1994)、巴基斯坦 (1994)、智利 (2002) 和加拿大 (2003); H7N4 澳大利亚 (1997) 和 H7N7 荷兰 (2003)<sup>[2,3]</sup>。

## 1 候鸟是低致病性禽流感病毒的自然宿主

表 1 显示出从 9 个属 105 种野鸟中分离到的低致病性禽流感病毒<sup>[4]</sup>, HA/NA 亚型已经在鸟类和家禽中分离到, 但是从其它物种中分离到的较少。虽然很多种类的野鸟是流感病毒的自然宿主, 但是雁形目 (特别是水鸭、水鹅和天鹅) 和鹤形目 (特别是鸥类, 燕鸥类, 涉禽类) 是低致病性禽流感的天然宿主。而这两个目的鸟类除了干旱地区以外其它地区都是存在的<sup>[5]</sup>。

在鸟类, 高致病性禽流感病毒主要集中在它们排放的粪便中。已经证明禽流感病毒在 22℃ 的湖水中能够存活 4d, 在 0℃ 能存活 30d 以上<sup>[6]</sup>。所以水环境中的鸟类禽流感的爆发流行主要是通过粪便排放到水体中, 通过水体来传播的。

随着季节的改变, 迁徙是候鸟占有生活地的一种途径。而且迁徙的范围非常之大, 它们可以从一个小的聚居地迁徙到大陆间。所以特别是那些携带病原而本身不发病的鸟类则随着它们的迁徙把病毒带到其它地区。很多雁形目和鹤形目的鸟类是人们所公认的迁徙路线较长的鸟类, 因此, 在国家之间或者是在洲际间高致病性的禽流感病毒具有潜在的分布性。一个地区的鸟类的繁殖是与迁徙路线相似的。

表 1 野鸟中 A 型流感病毒分离结果

种属	种类	% (阳性数/检查数)
鸭类	36 种	9.5 (3 275/34 503)
	绿头鸭 ( <i>Anas platyrhynchos</i> )	12.9 (1 965/15 250)
	针尾鸭 ( <i>A. acuta</i> )	11.2 (340/3 036)
	蓝赤鸭 ( <i>A. discors</i> )	11.5 (220/1 914)
	绿赤鸭 ( <i>A. crecca</i> )	4.0 (52/1 314)
	赤颈鸭 ( <i>A. penelope</i> )	0.8 (8/1 023)
	林鸳鸯 ( <i>Aix sponsa</i> )	2.2 (20/926)
	翘鼻麻鸭 ( <i>Tadorna tadorna</i> )	6.5 (57/881)
	美国黑鸭 ( <i>A. rubripes</i> )	18.1 (130/717)
	绿翅鸭 ( <i>A. carolinensis</i> )	4.0 (28/707)
	赤膀鸭 ( <i>A. strepera</i> )	1.5 (10/687)
	斑嘴鸭 ( <i>A. p oecilorhyncha</i> )	3.7 (21/574)
雁类	8 种	1.0 (47/4 806)
	加拿大雁 ( <i>Branta canadensis</i> )	0.8 (19/2 273)
	灰雁 ( <i>Anser anser</i> )	1.1 (11/977)
	白额雁 ( <i>A. albifrons</i> )	2.2 (13/596)
天鹅类	3 种	1.9 (94/5 009)
	小天鹅 ( <i>Cygnus columbianus</i> )	2.8 (60/2 137)
	疣鼻天鹅 ( <i>. olor</i> )	1.3 (20/1 597)
	大天鹅 ( <i>C. cygnus</i> )	1.5 (14/930)
鸥类	9 种	1.4 (199/14 505)
	黑嘴环海鸥 ( <i>L. delawarensis</i> )	2.0 (136/6 966)
	黑尾鸥 ( <i>L. crassirostris</i> )	1.0 (17/1 726)
	红嘴鸥 ( <i>L. ridibundus</i> )	2.2 (17/770)
	银鸥 ( <i>L. argentatus</i> )	1.4 (11/768)
	海鸥 ( <i>L. canus</i> )	0.0 (0/595)
燕鸥类	9 种	0.9 (24/2 521)
	普通燕鸥 ( <i>Sterna hirundo</i> )	1.7 (16/961)
涉禽类	10 种	0.8 (21/2 637)
秧鸡科	3 种	1.4 (27/1 962)
	白骨顶 ( <i>Fulica atra</i> )	1.2 (23/1 861)
海燕类	5 种	0.3 (4/1 416)
	曳尾鳶 ( <i>Puffinus pacificus</i> )	0.5 (4/794)
鸬鹚	1 种	0.4 (18/4 500)
	普通鸬鹚 ( <i>Phalacrocorax carbo</i> )	0.4 (18/4 500)

\* 中国科学院知识创新工程重要方向项目 (KSCX2-YW-N-063) 河南省杰出青年基金 (051200200) 资助

通讯作者: 何宏轩, Email: hehx@ioz.ac.cn

作者单位: 1. 中国科学院动物研究所国家野生动物疫病研究中心, 北京 100101;

2. 河南科技学院动物科技学院, 新乡 453003

例如:东亚-澳大利亚迁徙路线为东西伯利亚南-东亚到澳大利亚。然而,因为它受人类行为的影响。迁徙路线在一定时期内是和鸟类的数量、迁徙区域以及繁殖时间相对恒定,导致感染病毒的鸟类将携带病原体从一个地区飞到另外一个地区。

病毒的传播与区域分布宿主迁徙的生态行为相关联。候鸟迁徙中停下来歇息采食以便为下一步的迁徙蓄积力量。更多种类的鸟停下来是为寻找更适宜居住或越冬的地方,结果造成大批的鸟类聚集。像这样的地方就为野生鸟类和家禽以及不同种群之间爆发低致病禽流感创造了条件。

## 2 禽流感病毒在几种野生鸟类中的分布情况

2.1 野鸭中禽流感病毒的分布状况 除了H13~H16亚型以外几乎所有的HA和NA亚型在北美和北欧的野鸭中都爆发过。加拿大从事26年的研究中发现H3、H4和H6禽流感病毒亚型是经常从鸭体中分离到。H1、H2、H7、H10和H11较少分离到,H5、H8、H9和H12很难分离到。虽然在北美和北欧H3、H4和H6亚型是经常分离到的,但是禽流感病毒的其它亚型分离到的较少。因此,禽流感的爆发和特殊亚型的分离或许与品种、时间和地点有关<sup>[7-8]</sup>。

日本在上世纪70年代后期开始对鸭流感进行监测,发现本病的流行和隔绝的亚型在时间和地点上均发生了变化。在非洲其它地区野生鸟类中禽流感的流行还未曾报道,但是近几年对活禽市场的研究表明,多数的HA和NA亚型在禽类都已经检测到了。低致病性禽流感病毒亚型在畜禽中循环,偶尔在野生鸟类也爆发,但是它们之间的关系还没有直接建立起来。

钻水鸭是鸭属的一种,而绿头鸭则是研究最多的一类,发现此类鸟流感的爆发率比其它鸟类要高,包括林鸳鸯(表1)在内发现流感病毒在它们身上的爆发流行,区别在于很有可能是和鸭的行为紧密联系在一起。钻水鸭主要捕食水面上的食物;林鸳鸯主要捕食海底的生物。钻水鸭则是来回迁徙的,由于伙伴的选择不同就为流感病毒的传播提供了机会。低致病性禽流感病毒一般不导致钻水鸭的临床症状反应,传染性试验表明动物只会产生瞬间、低级体液免疫反应,但是可以为同种病毒的感染提供充足的免疫保护效力。不同的流感病毒亚型也能够感染野鸭,这就为基因的组合提供机会。

流感病毒在东西半球间潜在的传播途径是为人们所知道的。北部和南部的鸭类之间有一点相同性,多种野生鸟类在繁殖区域会呆上1年。蓝色翼小野鸭(*Anas discors*)是北美几个少数品种之一,包括南美洲在内它是1种冬天分布的,在南美有其它几种野鸭是禽流感病毒的天敌宿主,但是这个检测结果是不可靠的。39种鸭类中只有6类在欧亚大陆冬天繁殖,一部分在非洲的撒哈拉沙漠过冬,如白眉鸭和北长尾鳧,每年在非洲越冬的鸟类超出了100万只。在南非,有不到22个鸭科类的鸟在撒哈拉沙漠之外的区域度过它们的非繁殖时间。另外几个种类的野鸟则大批的移居到非洲<sup>[9]</sup>。非洲西部靠近塞内加尔和尼日尔河、尼日利亚和马

里的尼日尔河漫滩、乍得湖,这些则为欧洲大陆和非洲的野鸭混合的区域<sup>[10]</sup>。禽流感病毒在非洲鸭群中可能是通过迁徙来连接欧亚大陆的。大洋洲是野鸭类的主要常驻地,它们则不随季节转变而迁徙。

2.2 鸥类和燕鸥类中禽流感病毒的分布状况 1961年从1只燕鸥体内分离到了H5N3禽流感病毒,这是首次报道从野鸟体内分离到禽流感病毒。当时这种高致病性的H5N3禽流感病毒造成南非1300多只燕鸥死亡。从鸥类体内经常分离到的高致病性禽流感病毒亚型是H13,而这种H13亚型在其它的野生鸟类中是很难分离到。最近,一种新型的病毒亚型H16,同时H13亚型在瑞典的斑头雁被分离到了。这些H13~H16病毒亚型基因是和其它宿主中的禽流感病毒的起源是截然不同的,这表明这些基因由于长时间没有和其它亚型的基因混合爆发而被孤立起来了。试验证明鸥类禽流感病毒是不感染鸭类的。尽管其它的禽流感病毒亚型在燕鸥和鸥类也偶尔被分离到(表1),但是其它鸟类中的禽流感病毒宿主很有可能不是地方性的鸥类和燕鸥类,这一点是不清楚的。

大多数鸥类在聚居地繁殖的时候成年和幼年在1个小的空间里生存,这就为禽流感的传播创造了1个有利的条件。这种形式和水中的鸭子在密集的地区不繁殖形成1个对比,大多数的流行性疾病多在鸟类大规模聚居,换毛,迁徙,越冬时间更易爆发。

2.3 涉禽类中禽流感病毒的分布状况 人们长期的从事禽流感病毒监测工作仍然是较少的,但是从北美的数据显示出特定禽流感病毒亚型在这些鸟类中的存活时间。禽流感病毒H1~H12亚型在美国西部地区的候鸟中已经分离出来了。A亚型具有很高的爆发率(H1、H2、H5、H9~H12),在加拿大HA/NA结合在一起就有很大的不同,表明涉禽类能感染很多的病毒亚型。而且,在涉禽类禽流感伴随着季节的变化而发生大规模的流行,这一点好像和鸭类的流行季节是相反的。在春季候鸟流行率高达14%<sup>[11]</sup>,导致湿地鸟类不同家族高致病性禽流感病毒的爆发流行,这或许与鸭类携带禽流感病毒到北部的春天繁殖有关。最近的基因分析还没有证明在美洲不同的禽流感病毒亚型在鸭类和涉禽类之间传播,但是证明了那些病毒基因库是不可分割的<sup>[12]</sup>。北美的数据已显示鸭类-涉禽类是两种非常接近的事物,但是北欧的研究数据还没有证明两者的相似性。不过,许多北半球的涉禽类是在大陆洲际间长距离迁徙的。因此,在全球禽流感病毒都有可能分布。

2.4 其它种类野鸟中禽流感病毒的分布情况 尽管在其它种类的鸟体内也分离到了高致病禽流感病毒,但是还不清楚这些种类的禽流感病毒是地方性的还是短暂的病原体。地方性的禽流感病毒亚种与其它经常被分离到的禽流感病毒亚种有同一个生活环境,包括水鹬,天鹅,海燕和鸬鹚。这些鸟类和其它鸟类相比,禽流感病毒的流行好像比其它钻水鸭的发病率要低(表1),但是对这些种类的研究是受限制的,或许是由于季节或所处地域的影响对它们最高的流行季节

的研究已经错过了。

鸭类、鸥类、涉禽类作为宿主,它们的行为进化或许起一种重要的决定性作用。例如,鹅主要是食草的,在非繁殖季节经常以放牧的形式聚集在草原或农田里。如此类似的情况,在最佳的繁殖季节成千上万的鸟包含有几个不同的种类的鸟混在一起。野鹅和野鸭是今天家鹅和家鸭的祖先,野鹅,野鸭或许会在野禽和家禽之间形成 1 个传播禽流感病毒的桥梁。

### 3 野生鸟类中禽流感病毒的遗传变异

虽然禽流感病毒在其天然宿主中进化很缓慢,但是在禽流感遗传变异研究中也不能忽略。或许是因为生态学和地域宿主分布的影响,禽流感病毒被分为欧亚和美洲两大分支。然而,北美的鸟类和欧亚的鸟类不是完全隔开的。一些鸭类和海鸟通过白令海峡在迁徙过程中在俄罗斯远东地区和美洲西北部繁殖。在东南亚和澳大利亚,一些冬天种类的鸟通过美洲西海岸,所以鸭的分布不具有深远意义。但是一些种类的鸟(例如:北方的针尾鸭)在北美和欧亚大陆是作为一种大陆洲际间禽流感传播的一种媒介。

在每一个基因系统内部,病毒基因亚种重排,在时空上没有相关性,而且,从美洲鸭类和涉禽类分离到的禽流感病毒表明在这些宿主中是相互协同影响的。尽管在北美报道某一种 HA 亚型在涉禽类或者在鸭类更易流行,但是从这两个宿主库没有显示出不同<sup>[13-14]</sup>。

禽流感病毒基因片断自然的进化靠着基因重排,例如两个或更多的禽流感基因混合在一起。从加拿大的鸭中分离到 35 种禽流感病毒表明禽流感病毒的基因分支不是连续的而是经常和其它病毒发生重排的<sup>[15]</sup>。特殊的禽流感病毒亚型在同一年或同一个宿主种类中都有可能不是由同一基因组成。一些野生鸟类禽流感的大流行或者是零星的发病表明自然界中的病毒是可以发生重排的。在野生鸟类宿主中频繁重排和高致病禽流感病毒的进化则是一种很有趣的事情。

### 4 野生鸟类中高致病性禽流感 H5N1 病毒亚型

1997 年,在香港农场和活禽交易市场爆发了高致病性 H5N1 疫情,同时发生了人感染 H5N1 病毒而死亡的事件,这是首次报道人可以直接感染该病毒。2002 年,高致病性 H5N1 病毒在香港的水禽中再次被分离到,同时在捕获的野生鸟类中也分离到了<sup>[16]</sup>。2003 年在东南亚的大部分农场中又爆发该疫情。2005 年在青海湖的候鸟中爆发,这次疫情引起了大批的候鸟死亡,其中斑头雁的死亡率最高,使斑头雁的数量减少了 10%,显示出了野生鸟类是易受攻击的。因此,该病毒现在已经波及到亚洲,欧洲,中东和非洲的几个国家,在这几个国家均有野生鸟类死亡的报道。在欧洲,特别是对疣鼻天鹅和大天鹅影响较大,但是在其它的水禽种类中也有死亡的报道,例如猛禽类、鸥类、苍鹭。到目前为止,起源于东南亚家禽的高致病性禽流感 H5N1 亚型病毒已经造成大于 60% 的野生鸟类发生死亡。H5N1 病毒除了对家禽造成毁灭性的打击以外,还感染了 175 个人,导致 95 人死

亡。此外 H5N1 病毒还在猪、猫、老虎、美洲豹中分离到。

很有可能自从 1997 年 H5N1 病毒就在东南亚的家禽中持续不断的传播,并且发生不断的进化,从 1999 年以前的中国大陆的监测研究表明 H5N1 病毒已经成为家禽的一种传染病。病毒的多种基因是相互循环的。家禽贸易和被感染的原料很有可能是传播高致病性禽流感的主要方式。对于 H5N1 病毒来说,水禽,特殊农业生产,农业生态环境对于禽流感的爆发传播起着重要的作用<sup>[17]</sup>。尽管众多的鸟类受到感染了,但是鸟类在地域传播疾病方面是否存在积极的作用是值得怀疑的。受感染的鸟类由于受感染太严重而不能继续迁徙结果就不会传染禽流感,这一点是值得争辩的。最近的研究表明高致病性禽流感病毒或许对于鸭类来说是一种低致病性病原<sup>[18]</sup>,这在鸭类感染试验中已经得到证明了,然而对于鸡来说则保持着高致病性<sup>[19]</sup>。欧洲目前的情况是,在几个国家已经发现野生鸟类感染禽流感病毒而家禽没有爆发,这证明野生鸟类确实是携带病毒而进入未感染的区域。尽管在欧洲几个国家天鹅的死亡成为 H5N1 病毒出现的指示物,但是这不是简单的指示物,它们通过其它种类的候鸟而被感染的 1 种易感鸟类。

### 5 结论

尽管在北美和欧亚大陆对禽流感病毒的相关性研究已经有许多年的历史了,但是我们对野生鸟类中高致病性禽流感病毒在全球性分布的认识仍存在局限性。血清学证明禽流感病毒在南极洲偶尔是存在的<sup>[20]</sup>,这也是合乎逻辑的。因为无论哪里,只要有禽流感病毒宿主存在的地方就有可能分离到禽流感病毒。有一些亚型很少分离到或者从来没有分离到,这种情况也是有可能的。原因很简单:一方面我们的研究具有局限性,采集的样品都是些迁徙或者越冬期间的。另一方面,研究病毒和宿主生态在长期进化中对野生鸟类高致病性禽流感病毒在全球模式的理解是至关重要的。来自北部和南部的鸭类和海鸟在大陆之间可能会发生接触,禽流感病毒在鸭体内会永远存在而不发病,或者野鸭和海鸟的接触界限在北美,也有可能其它大陆?伴随着大量序列的公布,人们有可能在禽流感病毒的基因遗传变异、野生鸟类中高致病性禽流感病毒的进化以及在流行病学和病毒-宿主生态学方面获得更大的发现。

近年来在欧亚大陆爆发的禽流感 H5N1 亚型已经证明我们对于一般的野生鸟类流感的知识存在欠缺。我们平时认为的野生鸟类携带的低致病性禽流感不能简单的推断为高致病性禽流感病毒;例如,最重要的是宿主种类或者迁徙路线可能是很不相同的(表 1)。野生鸟类中禽流感病毒的检测对于高致病性 H5N1 亚型传入未感染区域提供一种“早期预警”信号,以及可能存在的风险。然而,我们也需要认清野生鸟类和家禽之间的关系,鸟类的数量,鸟类行为,年龄结构以及迁徙路线都有可能传播禽流感。我们还有待于进一步了解传播途径和 H5N1 在野生鸟类中致病机理,病毒-易感宿主之间的关系,病毒的排泄方式以及病毒在时间和空间上的流行情况。

由于当前我们对野鸟流感流行的认识有限,没有确凿的证据来证明野生鸟类在传播家禽流感所起的作用。甚至在有些地区,家禽发生大规模的爆发而该地区的野生鸟类发病率极低,所以说野生鸟类在传播高致病性禽流感的作用是不明显的。H5N1亚型禽流感的爆发源自于家禽,这一点已经得到证明。然而,没有确凿的证据来证明野生鸟类是高致病性禽流感爆发和传播的罪魁祸首。

目前我们应对野生鸟类流感和家禽流感的监测工作加大力度,不仅是增加对于高致病性禽流感的流行病学调查,而且还要了解低致病禽流感爆发的时空性。

#### 参考文献:

- [1] Webster RG, Bean WJ, et al. Evolution and ecology of influenza A viruses [J]. Microbiological reviews, 1992, 56 (1): 152-179.
- [2] Alexander D J. A review of avian influenza in different bird species [J]. Veterinary microbiology, 2000, 74 (1-2): 3-13.
- [3] Munster VJ, Wallensten A, Baas C, et al. Mallards and highly pathogenic avian influenza ancestral viruses, northern Europe [J]. Emerging infectious diseases, 2005, 11 (10): 1545-1551.
- [4] Josep del Hoyo, Andrew Elliott, et al. Handbook of the Birds of the World [C]. Barcelona: Lynx Edicions, 1996. vols. 1 and 3.
- [5] Webster RG, Yakhno M, Hinshaw VS, et al. Intestinal influenza: replication and characterization of influenza viruses in ducks [J]. Virology, 1978, 84(2): 268-278.
- [6] Hanson BA, Stallknecht DE, Swayne DE, et al. Avian influenza viruses in Minnesota ducks during 1998-2000 [J]. Avian diseases, 2003, 47, 67-871.
- [7] Rohani P, Earn DJD, Grenfell BT. Opposite patterns of synchrony in sympatric disease metapopulations [J]. Science, 1999, 286 (5441): 968-971.
- [8] Scott A D, Rose P M. Atlas of Anatidae Populations in Africa and Western Eurasia (Publ. no. 41, Wetlands International, Wageningen, Netherlands, 1996).
- [9] Brownl H, Urban E K, Newman K. The Birds of Africa (Academic Press, London, 1982, 1. 36-37.
- [10] Krauss S, Walker D, Pryor SP, et al. Influenza A viruses of migrating wild aquatic birds in North America [J]. Vector-borne and zoonotic diseases, 2004, 4 (3): 177-189.
- [11] Spackman E, Stallknecht DE, Slemmons RD, et al. Phylogenetic analyses of type A influenza genes in natural reservoir species in North America reveals genetic variation [J]. Virus research, 2005, 114 (1-2): 89-100.
- [12] Wallensten A, Munster VJ, Elmberg J, et al. Multiple gene segment reassortment between Eurasian and American lineages of influenza A virus (H6N2) in Guillemot (Uria aalge) [J]. Archives of virology, 2005, 150 (8): 1685-1692.
- [13] Obenauer JC, Denson J, Mehta PK, et al. Large-scale sequence analysis of avian influenza isolates [J]. Science, 2006, 311 (5767): 1576-1580.
- [14] Hachette TF, Walker D, Johnson C, et al. Influenza A viruses in feral Canadian ducks: extensive reassortment in nature [J]. Journal of general virology, 2004, 85: 2327-2337.
- [15] Ellis TM, Bousfield RB, Bissett LA, et al. Investigation of outbreaks of highly pathogenic H5N1 avian influenza in waterfowl and wild birds in Hong Kong in late 2002 [J]. Avian pathology, 2004, 33 (5): 492-505.
- [16] Gilbert M, Chaitaweesub P, Parakarnawongsa T, et al. Free grazing ducks and highly pathogenic avian influenza, Thailand [J]. Emerging infectious diseases, 2006, 12 (2): 227-234.
- [17] Brornolsen, V J, M, A Wallensten, et al. Global patterns of influenza A virus in wild Birds [J]. Science, 2006, 312: 384-388.
- [18] Sturm-ramirez km, Hulse-post DJ, Govorkova EA, et al. Are ducks contributing to the endemicity of highly pathogenic H5N1 influenza virus in Asia? [J]. Journal of virology, 2005, 79 (17): 11269-11279.
- [19] Austin F J, Webster R G. Evidence of ortho- and paramyxoviruses in fauna from Antarctica [J]. Journal of wildlife diseases, 1993, 29 (4): 568-571.

收稿日期: 2007-10-08; 修回日期: 2007-11-04