

鸭病毒性肠炎病毒强毒在人工感染鸭体内形态结构和发生学的电镜观察

袁桂萍, 程安春*, 汪铭书, 周毅, 刘菲, 韩晓英, 郭宇飞, 廖永洪,
徐超, 文明, 贾仁勇, 周伟光, 陈孝跃

(四川农业大学动物科技学院禽病防治研究中心 动物疫病与人类健康四川省重点实验室, 雅安 625014)

摘要: 为研究鸭病毒性肠炎病毒(DEV)CH 强毒株在感染鸭体内的分布和形态学发生规律, 应用透射电镜和超薄切片技术对人工感染 DEV 的成年鸭各组织器官进行观察。结果表明: 感染后 12 h 在脾脏和法氏囊首先观察到少量的 DEV 出现, 24 h 后在脾、胸腺和法氏囊以及死亡鸭的肝、肠和胰中均观察到具有典型的疱疹病毒粒子及其核衣壳形态的 DEV。DEV 病毒核衣壳有空心型、致密核心型、双环型和内壁附有颗粒型 4 种形态, 存在胞核和胞浆两种装配方式。病毒成熟有两种方式: 一为细胞核内核衣壳在核内获得皮层, 通过核内膜获得囊膜成为成熟病毒; 二为核内核衣壳通过内外核膜进入胞浆, 核内和胞浆内的核衣壳在细胞浆中获得皮层, 然后在各种质膜上获得囊膜, 最后成熟病毒通过细胞破裂或其他方式释放到细胞外。伴随着病毒的复制、装配和成熟, 细胞中出现多种核内和胞浆包涵体、核内致密颗粒、核内微管和中空短管、胞浆电子致密小体等结构。

关键词: 鸭病毒性肠炎病毒; 人工感染; 病毒形态发生

中图分类号: S852.65⁺ 9.1

文献标识码: A

文章编号: 0366-6964(2005)05-0486-06

鸭病毒性肠炎(Duck Viral Enteritis, DVE), 俗称鸭瘟(Duck Plague, DP), 是常见于鸭、鹅、雁及其它雁形目禽类的一种急性败血性疱疹病毒感染, 其造成的死亡、淘汰和产蛋下降给养鸭业带来巨大的经济损失^[1]。应用电镜技术对鸭病毒性肠炎病毒(Duck Enteritis Virus, DEV)的形态发生学^[2~6]研究已有零星报道, 但多限于对弱毒的细胞培养和自然发病病例的研究, 缺乏系统性的人工感染强毒病例的病毒形态发生学研究。本研究通过人工感染 DEV 强毒复制 DVE 急性病例, 对病毒的形态结构和病毒形态发生学以及在体内的分布情况进行研究。

1 材料与方法

1.1 鸭

健康 2 月龄北京鸭 50 只, 未免疫接种, 源于雅安无鸭病毒性肠炎感染史地区。

收稿日期: 2004-01-12

基金项目: 四川杰出青年学科带头人基金后续资助项目(03ZQ026-028); 四川省重点建设学科项目(SZD0418)

作者简介: 袁桂萍(1977-), 女, 汉族, 四川新津人, 博士生, 从事动物传染病研究工作

* 通讯作者: 程安春, Tel: 0835-2882844; Fax: 0835-2882754;
E-mail: Anchun@sicau.edu.cn 或 chenganchun@vip.163.com

1.2 DEV 毒株

CH 株强毒, 对 2~3 月龄鸭最小致死量为 10^{-8} /mL, 由四川农业大学禽病研究中心提供。

1.3 人工感染及取材

肌肉接种 DEV CH 株强毒, 接种量为 10^4 最小致死量/只, 接种后 2、4、6、12、24 h 剖杀取样, 以后每隔 24 h 取样, 2 只/次, 直至有鸭发生死亡时停止剖杀而采集死亡鸭组织器官, 取其典型病变部位, 观察并记录发病及死亡情况。采集的样品包括: 心肌、肝脏、肾脏、脾脏、胸腺、法氏囊、胰腺、大脑、十二指肠。采取正常鸭组织作对照。

1.4 制备超薄切片及电镜观察

将采集的样品切成 $1 \text{ mm} \times 1 \text{ mm} \times 2 \text{ mm}$ 大小, 用 3% 戊二醛(pH 7.2)和 1% 铁酸先后固定, 包埋、切片, 醋酸铀和柠檬酸铅染色, H-600 型透射电镜观察并照相。

2 结果

2.1 病毒攻击的靶器官和靶细胞

鸭感染 12 h 后在脾脏和法氏囊首先观察到少量的病毒, 24 h 后胸腺也开始出现病毒, 病毒的数量逐渐增加, 在死亡鸭的肝脏、脾脏、十二指肠、法氏囊、胸腺发现数量极多的病毒, 胰腺中仅发现少量细胞中有病毒存在, 其它组织没有观察到病毒。受到

感染的细胞主要有网状内皮细胞、巨噬细胞、淋巴细胞、肠上皮细胞、肠道平滑肌细胞、纤维细胞、肝细胞、血管内皮细胞, 其它如胰腺外分泌细胞、白细胞、浆细胞、外周血淋巴细胞中偶尔见到病毒存在。淋巴细胞中成熟病毒较少, 往往在病毒成熟之前凋亡或坏死。而在网状内皮细胞、巨噬细胞、肠上皮细胞、肠道平滑肌细胞、纤维细胞、肝细胞、血管内皮细胞常可见大量成熟病毒(图 1), 在血管中偶尔可见游离的成熟病毒。对照鸭组织中未发现病毒。

2.2 病毒的形态特征

病毒核衣壳直径为 42~94 nm, 多为 90 nm 左右, 细胞核和细胞浆中都可见许多核衣壳。在感染的宿主细胞内 DEV 有 4 种类型的核衣壳(图 2A): ①空心型, 核衣壳的中心为电子透明的空腔, 为未装配核酸的空衣壳; ②双环型, 核衣壳内部有一致密或空心的环状结构; ③内壁附有颗粒型, 核衣壳的内壁附有 1~5 个颗粒状的结构, 多为 4 或 5 个颗粒附着, 使核衣壳的内部呈现透明的十字架形或五角星形; ④致密核心型, 这种核衣壳具有电子致密的核心, 核心形状多样, 有的近似圆形, 有的呈棒状、哑铃形、蝌蚪形, 极不规则, 大小不均, 有的几纳米, 有的几乎充满整个核衣壳内腔。细胞核内 4 种形态的核衣壳都有, 双环型和空心型稍少, 多为致密核心型和内壁附有颗粒型; 细胞浆中也有很多致密核心型和空心型核衣壳, 未见双环型和内壁附有颗粒型。核内的核衣壳与包涵体联系紧密。胞浆内的核衣壳则常分布于胞浆致密电子物质或胞浆包涵体周围或内部, 常靠近空泡膜, 空泡膜上常见深染致密的月牙形物质附着。

在感染宿主细胞的超薄切片中容易观察到处于不同成熟阶段的病毒, 成熟的病毒颗粒呈圆形或椭圆形, 常因超薄切片的切面不同呈现出核衣壳偏心或核衣壳缺失等情形。病毒多分布于细胞质的空泡中(图 1), 少数游离于细胞浆, 细胞外也可见较多的病毒颗粒。成熟病毒的直径为 83~228 nm, 平均 173 nm。成熟的病毒在电镜下呈可分辨的 4 层结构: 核心、衣壳、皮层、囊膜。皮层局部常常呈溶解状使病毒看起来残缺不全, 而囊膜在超薄切片中常不易与皮层结构区分开来。空泡中的病毒粒子常有膜性拖尾附着, 有的拖尾还连接在空泡膜上。细胞核和核膜间隙内偶尔也可见有囊膜病毒颗粒, 这种病毒颗粒缺乏皮层结构, 只有核心、衣壳、囊膜这 3 层可辨结构, 直径约为 130 nm, 称为小囊膜病毒(图

2C), 有时膜形态不规则或多层, 或一个囊膜中包裹多个核衣壳。偶尔还可见有多层囊膜结构的病毒和双核心(多核心)病毒。

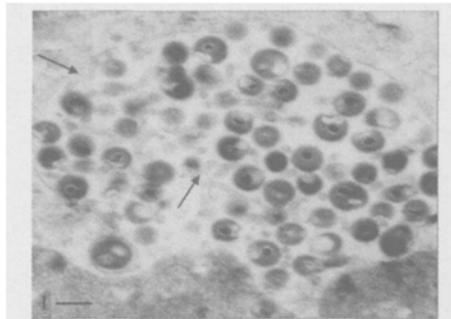


图 1 细胞空泡内的大量成熟病毒颗粒, 有的病毒颗粒带有尾状膜结构(箭头), 甚至与空泡膜仍然连接
(标尺: 200 nm)

Fig. 1 Virions in the vacuole of cytoplasm, some of them have a membranous tail (↑, bar= 200 nm)

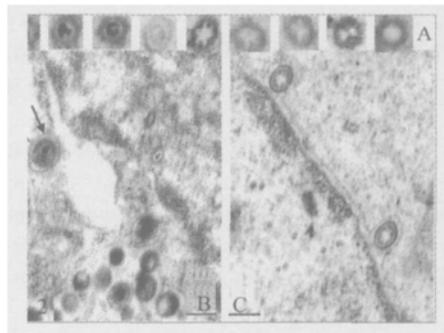


图 2 A 为各种形态的病毒核衣壳, 实际直径约为 90 nm;
B 示细胞核膜间隙有带有皮层的成熟病毒颗粒(箭头)
以及细胞空泡中的成熟病毒(标尺: 200 nm); C 为
核膜间隙的小囊膜粒子(标尺: 150 nm)

Fig. 2 A show different types of nucleocapsids, diameter is about 90 nm; B show virions in prenuclear cisterna and vacuole (bar= 200 nm); C. enveloped nucleocapsid in perinuclear cisterna (bar= 150 nm)

2.3 病毒的成熟与释放

感染细胞中最初只见病毒核衣壳, 随后成熟病毒出现于细胞浆中。许多完整细胞中可见到大量的病毒(图 1, 2B, 5A), 可见病毒是逐渐释放的, 并不马上引起细胞裂解。濒临裂解的感染细胞中有大量的病毒粒子堆积在细胞质空泡, 最后随细胞的裂解, 病毒释放到细胞外, 细胞核破裂时也见核衣壳随之释放。没有观察到病毒从外核膜融合脱去囊膜和空泡膜与细胞膜融合而释放病毒的过程。病毒成熟基本过程如下: ①核内膜物质积累形成囊膜(图 3B)以

及从内外核膜出芽获得囊膜(图3A, C);②核衣壳靠近细胞浆的空泡膜并出芽到空泡内(图4C, 5A);③病毒在空泡膜上出芽,成熟病毒聚集于细胞浆的空泡内(图1);④成熟病毒释放到细胞外(图4B),另外还见内核膜的凹陷结构和实心颗粒从核内膜出芽到核膜间隙(图3C, 4A);细胞核间隙见少量的带有皮层的成熟病毒(图2B)。

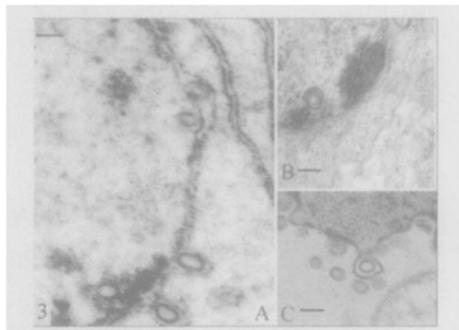


图3 A为胰腺细胞核内的核衣壳从内外核膜出芽并获得囊膜(标尺:100 nm);B为淋巴细胞核的核衣壳在内核膜附近获得囊膜(标尺:150 nm);C为核衣壳从细胞核内膜获得囊膜,并有实心颗粒从内核膜出芽(标尺:150 nm)

Fig. 3 A show empty nucleocapsids enveloped from the inner and outside nuclear membrane(bar= 100 nm);
B show nucleocapsid enveloped in the nucleus
(bar= 150 nm); C show particles budding from the inner nuclear membrane, an empty nucleocapsid enveloped(bar= 150 nm)

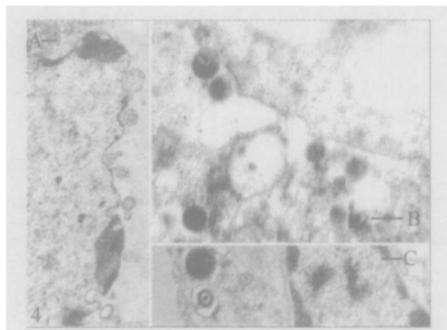


图4 A为细胞内核膜上的凹陷结构和空心核衣壳以及从内核膜出芽的实心颗粒(标尺:100 nm);B为成熟的病毒粒子释放到细胞外(标尺:200 nm);C为病毒从细胞浆空泡膜出芽到空泡内成熟,并且仍有膜状物与空泡膜连接(标尺:200 nm)

Fig. 4 A show nucleocapsid de enveloped from the inner nuclear membrane and the notch structures on the inner nuclear membran(bar= 100 nm); B show matured virions in the extracellular space(bar= 200 nm); C show a virion got a membranous tail when budding into the vacuole(bar= 200 nm)

2.4 病毒感染细胞中的一些特殊结构

DEV 感染的细胞核内和胞浆中常见到包涵体,细胞核内包涵体常见于细胞形态结构较完好的感染细胞核内,而病变较严重的细胞核往往凝聚成团块状而无法将包涵体与染色质区分开来。有核内包涵体的细胞核其染色质往往边聚于核膜周围,包涵体则占据了细胞核的大部分空间。细胞核内包涵体为电子密度或高或低的絮状和颗粒状物质,或松散或紧密地结合成团块,包涵体中常见核衣壳(图5A、B)。细胞浆内包涵体有3种:一种为基质均匀、电子密度高的团块状物质,其周围有核衣壳排列成花瓣状或内部有核衣壳而成蜂窝状,这种包涵体与细胞浆常没有分界线,仅偶见于细胞浆空泡中(图6B),偶尔还见到与细胞膜紧密连接(图6A);还有一种较为少见的细胞浆包涵体,体积往往较小,形态与细胞核内的包涵体相似,为致密颗粒组成的团块状,与细胞浆没有分界线,周围或其内部可见病毒核衣壳(图5C),另外还有一种纤维样聚集物形成的包涵体,病毒大量出现并且细胞破坏极严重时在细胞浆中出现,其中间和周围少见病毒或核衣壳(图6C)。

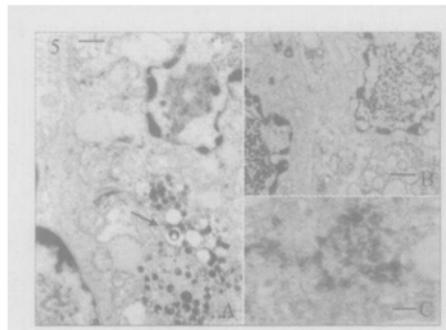


图5 A为细胞核内的颗粒型包涵体,由较为均匀的细颗粒聚集而成,附近和内部可见核衣壳,细胞浆内见核衣壳靠近空泡膜,空泡膜上有月牙形致密物质附着(箭头)(标尺:500 nm);B为细胞核内的颗粒型包涵体,由较粗的颗粒聚集而成(标尺:600 nm);C为胞浆中的颗粒型包涵体,内部见核衣壳(标尺:200 nm)

Fig. 5 A show intranuclear inclusion body(IIB) and selenodont eletron dense material on the membrane of vacuole(↑, bar= 500 nm); B show IIB(bar= 600 nm); C show intracytoplasmic inclusion body (ICIB) and nucleocapsids(bar= 200 nm)

病毒感染的宿主细胞核内有大约30 nm的致密小颗粒,散在或聚集,周围常有病毒核衣壳(图7B);细胞核中常见到一种长短不一、电子密度较低

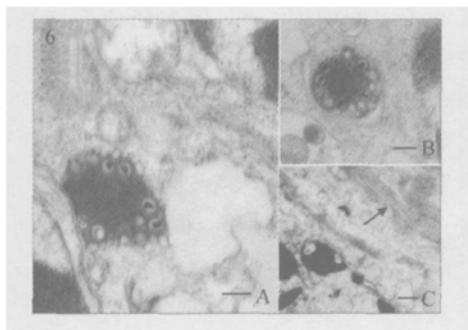


图 6 A 为细胞浆内致密型包涵体, 紧密地附着在细胞膜上(标尺: 200 nm); B 为细胞浆内致密型包涵体在胞浆空泡内(标尺: 200 nm); C 为淋巴细胞浆中的纤维型包涵体(箭头)(标尺: 200 nm)

Fig. 6 A show ICIB attached intimately to the cell membrane (bar= 200 nm); B show ICIB in the vacuole(bar= 200 nm); C show a fibre-like ICIB(↑, bar= 200 nm)

的细管, 常与包涵体同时出现(图 8A); 偶尔在细胞核中见中空短管结构, 直径与周围空心核衣壳的直径相近(图 8B)。感染细胞胞浆中有一种双层管状结构, 有时形成环状与核衣壳联系紧密, 该结构直径约 40 nm, 中间的芯髓电子密度极高, 外面被覆一层电子密度低的膜样物质(图 7A); 细胞浆还常常见到由一层明显的膜结构包裹的致密的团块样或条形至不规则形状的致密物质(图 7A), 其电子密度与病毒的皮层非常接近, 这种结构常在观察到病毒前出现, 随后内部常出现一个到多个核衣壳, 除有时形态不太规则外, 与成熟病毒粒子几乎无法区分。

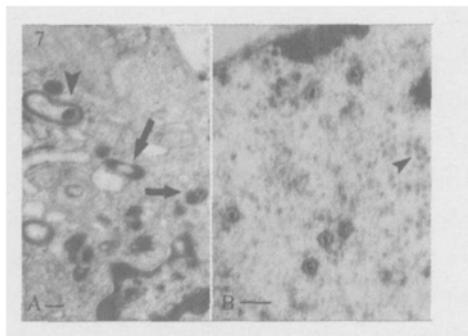


图 7 A 为细胞浆内的双层管状结构形成环状结构(短箭头)和膜包裹的电子致密小体(长箭头)(标尺: 200 nm); B 为细胞核内的核酸颗粒(短箭头)(标尺: 150 nm)

Fig. 7 A show double layer circular tube(short arrow) and coated electron dense bodies in the cytoplasm (long arrow, bar= 200 nm); B show nucleic acid granules in the nucleus(short arrow, bar= 150 nm)

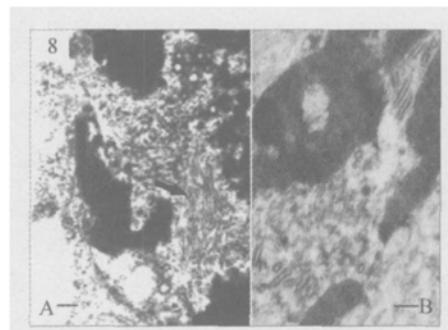


图 8 A 为细胞核内的微管状物质(箭头)以及核内包涵体和核衣壳(标尺: 200 nm); B 为细胞核内的中空短管结构(标尺: 300 nm)

Fig. 8 A show microtubes in the nucleus (↑, bar= 200 nm); B show hollow tubes in the nucleus(bar= 300 nm)

3 讨论和小结

3.1 病毒粒子分布与形态的探讨

疱疹病毒为泛嗜性病毒, 但本研究没有在大脑、心肌、肾脏中发现 DEV 病毒粒子或包涵体, 这与其它研究证实这些组织中有病毒和包涵体存在的结果不同^[7, 8], 可能是因为病毒在感染鸭体内的分布与病毒的接种途径、接种剂量、鸭的病程、鸭的日龄品种等因素有关。

电镜观察发现, DEV 具有典型的疱疹病毒的形态结构特征, 核衣壳以及成熟病毒的形态和在细胞内的分布与李成^[3] 和翟中和等^[4~6] 对 DEV 弱毒、Jan 等^[9] 和 Antonella 等^[10] 对人类疱疹病毒、Thomas^[11] 对伪狂犬病毒等的研究基本一致。由于 DEV 皮层厚度变化较大, 使病毒的体积变化较大, 这与其他的疱疹病毒有所不同。细胞浆内的核衣壳周围有均匀致密结构, 为病毒的皮层物质^[3, 5, 11, 12]。

3.2 病毒的成熟与释放的探讨

关于疱疹病毒核衣壳的装配以及病毒的成熟方式还有很多争议^[11~13]。细胞核内与细胞质内的两种不同的装配方式在一些疱疹病毒的研究中得到认可^[9, 11, 13, 14]。本研究的结果表明, 核衣壳在胞浆内、胞核内同时出现, 并且胞浆内的数量往往多于胞核, 甚至有的细胞胞浆内有大量核衣壳而胞核内却没有观察到, 故笔者认为 DEV 有胞核和胞浆两种装配途径, 并且认为细胞浆途径更为常见, 李成^[3] 和翟中和等^[6] 对 DEV 弱毒在鸡胚原代成纤维细胞上生长繁殖的观察也得到类似结果。本研究在核膜间隙观察到的成熟病毒粒子较为罕见, 这在 DEV 研究中

未见报道。细胞核内的核衣壳周围常见颗粒样物质聚集,部分核衣壳通过这种方式积聚并获得皮层^[13]。笔者认为可能有少量核衣壳在细胞核内以这种方式形成皮层,然后在核内膜获得囊膜,成熟病毒释放于核膜间隙。疱疹病毒的核衣壳通过内外核膜进入细胞质,在细胞质中获得皮层后病毒出芽到高尔基体或内质网腔获得囊膜,再以出芽、胞吐、细胞破裂等方式释放到细胞外的成熟方式已经得到普遍的认同^[4,9,11~14]。本研究中除观察到与此相符的过程,还发现许多新的现象:核膜间隙有囊膜的病毒粒子数量远少于空心核衣壳,而内核膜常发现有凹陷结构,这可能是核内形成的小囊膜病毒在内核膜脱去囊膜所形成,然后空衣壳以这种方式进入核膜间隙,导致核膜间隙有大量的空心核衣壳。核膜间隙有许多空衣壳连同外核膜突向核外,这应该是核间隙核衣壳通过外核膜获得囊膜的一种方式,李成等^[3]在DEV弱毒的鸡胚成纤维细胞培养的研究中也观察到这种现象。从内核膜出芽到核膜间隙的实心颗粒形态与Nuria等^[18]在伪狂犬病毒中发现的L-粒子相似,L-粒子由皮层和囊膜物质组成,缺乏衣壳蛋白和核酸,因而缺乏感染性。在本试验中的这种实心颗粒是否为L-粒子尚待进一步研究。

3.3 与病毒发生相关的结构及其意义探讨

DEV形成的包涵体的超微形态还没有文献提及。与其它疱疹病毒研究相比较^[9~11],核内高电子密度的均质包涵体在本次研究中未曾发现。而本研究在胞浆中发现的与细胞核内类似的颗粒型包涵体在其它文献中未见报道。细胞浆中膜包裹的致密物质,称为电子致密小体,彭光勇等^[14]在人类疱疹病毒7型的研究中也发现这种结构,认为是病毒复制过多积累的结构蛋白。本研究中发现电子致密小体中常逐渐出现病毒核衣壳,使其形状极象带有皮层和囊膜的成熟病毒粒子,这种结构可能在病毒的成熟中起着重要的作用。胞浆中出现的双层管状或环状结构在鸡传染性喉气管炎病毒感染鸡胚肾细胞中曾有描述,这种结构常与不同形态的核衣壳交织在一起,甚至见到微管的末端插入毒浆结构或有核衣壳出泡的现象^[15]。这些管状结构是畸形病毒、病毒发育的某一阶段还是与病毒的复制、装配有关还需进一步研究。细胞核内后期出现较多的致密颗粒,为病毒核酸^[16],翟中和等用放射自显影的方法研究^[17]证明细胞浆中包涵体内有病毒DNA的合成,这些DNA可能就是本研究中在细胞浆致密包涵体

内的核衣壳中的病毒核酸,但本研究没在胞浆包涵体的核衣壳以外观察到单独的病毒核酸颗粒,这是否表明病毒在细胞核内和细胞浆内的装配方式有所不同还需要进一步研究。翟中和等^[16]认为细胞核内的微管结构与病毒DNA代谢直接关系不大,可能是蛋白质性质的物质。细胞核内的中空短管结构尚无文献报道,笔者认为可能是核衣壳的一种错误装配方式。

参考文献:

- [1] Sandhu T S, Shawky S A. Duck Enteritis (Duck Plague) [A]. Saif Y M, Barnes H J, Fadly A M, et al. Disease of Poultry[M]. 11th Edition. Iowa: Iowa State University Press, 2003. 354~362.
- [2] Protor S J. Pathogenesis of duck plague in the bursa of Fabricius, thymus and spleen[J]. Am J Vet Res, 1976, 37(4): 427~431.
- [3] 李成,谷守林,姜绍德,等.鸭瘟鸡胚化疫苗病毒的电镜观察[J].中国畜禽传染病,1996,1:50.
- [4] 丁明孝,翟中和.鸭瘟病毒的成熟与释放[J].病毒学集刊,1985(4): 65~70.
- [5] 丁明孝,翟中和.鸭瘟病毒核衣壳形态特征的电子显微研究[J].病毒学集刊,1982(2): 43~51.
- [6] 翟中和,丁明孝,刘鹗书,等.鸭瘟病毒的形态及其繁殖(复制)的电子显微镜研究[J].病毒学集刊,1982(1): 63~69.
- [7] Francisco J S, Pedro J S, Alejandro N, et al. Histopathological and ultrastructural changes associated with herpesvirus infection in waterfowl[J]. Avian Pathology, 2002, 31: 133~140.
- [8] 徐耀基,黄引贤.应用微量固相放射免疫测定法检测鸭瘟病毒的初步研究[J].中国畜禽传染病,1992,64(3): 35~38.
- [9] Orenstein J M, Ciuffo D M, Zoetewij J P, et al. Morphogenesis of HHV8 in primary human dermal microvascular endothelium and primary effusion[J]. Ultrastructural Pathology, 2000, 24: 291~300.
- [10] Antonella T, Paolo M, Maria G A, et al. Lytic growth of human herpesvirus 8: morphological aspects[J]. Ultrastructural Pathology, 2000, 24: 301~310.
- [11] Thomas C M. Herpesvirus assembly and egress[J]. Journal of Virology, 2002, 76(4): 1537~1547.
- [12] Harald G, Barbara G K, Walter F, et al. Egress of alpha-herpesviruses: comparative ultrastructural study[J]. Journal of Virology, 2001, 75(8): 3675~3684.
- [13] 黄文林,姜勇,董小平,等.分子病毒学[M].北京:

- 人民卫生出版社, 2002.
- [14] 彭光勇, 任 强, 季晓辉, 等. 人类疱疹病毒 7 型体外生长特点[J]. 中国病毒学, 2000, 15(4): 323~ 329.
- [15] 王继科. 球形病毒的管状结构在形态发生中的作用 [J]. 中国畜禽传染病, 1996, 4: 22~ 23.
- [16] 翟中和, 丁明孝. 鸭瘟病毒 DNA 合成动态与部位的电子显微镜放射自显影研究[J]. 中国科学 B 辑, 1983, 1: 22~ 28.
- [17] 翟中和, 丁明孝. 一种核内 DNA 病毒(鸭瘟病毒)在细胞质内的发生途径[J]. 中国科学 B 辑, 1982, 2: 121~ 124.
- [18] Aleman N, Quiroga M I, Lopez-Pena M, et al. L-particle production during primary replication of pseudorabies virus in the nasal mucosa of swine[J]. Journal of Virology, 2003, 77(10): 5657~ 5667.

Electron Microscopic Studies on Morphology and Morphogenesis of Duck Enteritis Virus in Ducks Infected with DEV Virulent Strain Experimentally

YUAN Guiping, CHENG An-chun*, WANG Ming-shu, ZHOU Yi, LIU Fei, HAN Xiao-ying, GUO Yu-fei, LIAO Yong-hong, XU Chao, WEN Ming, JIA Ren-yong, ZHOU Wei-guang, CHEN Xiao-yue

(Sichuan Key Laboratory of Animal Disease and Human Health, Avian Disease Research Center, College of Animal Science and Veterinary Medicine of Sichuan Agricultural University, Yaan 625014, China)

Abstract: In order to study the morphogenesis and distribution of duck enteritis virus(DEV), tissues of ducks infected experimentally with DEV virulent strain were collected and observed by electron microscopy. The investigation showed that a few typical herpesvirus virions and nucleocapsids were observed in the spleen and bursa of Fabricius 12 hours post inoculation, then, in the liver, small intestine, spleen, thymus, bursa of Fabricius 24 hours post inoculation. Nucleocapsids are divided into four types according to their morphology. Nucleocapsids assembled both in nucleus and cytoplasm. There are two types of maturation according to our observation. One is nucleocapsids obtained its tegument in the nucleus and enveloped from the inner nuclear membrane. Another is nucleocapsids entered cytoplasm through nuclear membrane, then obtained their tegument in the cytoplasm, enveloped from the plasma membrane, finally released by necrosis, exocytosis or other ways. With the replication, assembly and maturation of viruses, inclusion bodies, compact particles, microtubes, hollow tubes and coated electron dense bodies are observed.

Key words: duck enteritis virus; artificial infection; morphogenesis

* Corresponding author

欢迎订阅《国家八部委农业发展计划项目编制申报指南》

由农业部规划设计研究院(又名中国农业工程研究设计院)组织,由国家相关的部委局办领导和专家组成的编委参加审定的《国家八部委农业发展计划项目编制申报指南》已经完成,现面向社会内部限量邮购。

该指南收录了国家农业部、商务部、发展改革委员会、科学技术部、财政部、中国人民银行、认证认监委员会、中华全国供销合作总社以及国家农业综合开发办公室、国务院扶贫办公室、西部开发领导小组办公室等涉农有关部委局办关于农业发展计划项目的具体说明、行文格式以及编制方法、申报程序及时间,是各级地方政府、涉农企事业单位作为申报 2005 年度国家级和省市(自治区)、计划单列市、经济技术开发区级有关农业、林业、畜牧业、水产渔业、农产品加工业等行业发展计划项目的重要参考资料和工具书,是企事业发展的好帮手。可在以下网站登陆查询:

1、中国食品产业网(网址: <http://jinghaitian.foodqs.com>) 2、绿色食品在线(网址: <http://www.greenfoodonline.com>)

该指南为大 16 开国际标准开本,上下两册,每套工本费 220 元(含包装费、挂号邮寄费、附正式发票)。

订阅办法:通过邮局汇款进行邮购 电 话:010- 86952806 65086629 65929547 69730245

地 址:北京朝阳区麦子店街 41 号农业部规划设计研究院办公楼 909 室(100026) 王建新收