

王晶毅, 刘金金, 李永强, 等. 鸽腺病毒 I 型结构蛋白重组表达及多克隆抗体制备 [J]. 畜牧与兽医, 2026, 58 (2): 119-124.

WANG J Y, LIU J J, LI Y Q, et al. Truncated expression and polyclonal antibody preparations of structural protein of pigeon adenovirus type I [J]. Animal Husbandry & Veterinary Medicine, 2026, 58 (2): 119-124.

鸽腺病毒 I 型结构蛋白重组表达及多克隆抗体制备

王晶毅, 刘金金, 李永强, 孙莹, 赵天, 方玉鹏, 张晓晴, 高静怡,
高孟瑶, 潘素敏, 刘永波, 付志新, 张杰, 刘永生, 杨顺利*
(河北科技师范学院动物科技学院/河北省预防兽医学重点实验室, 河北 秦皇岛 066500)

摘要: 为制备鸽腺病毒 I 型 (PiAdV-1) 六邻体蛋白 (Hexon) 和纤突蛋白 (Fiber) -2 的多克隆抗体, 用蛋白结构分析软件对 Hexon 基因和 Fiber-2 基因序列进行分析, 设计其相关抗原片段, 克隆至载体 pET-28a (+) 中, 获得重组质粒 pET-28a-Hexon 和 pET-28a-Fiber2。利用大肠杆菌 BL-21 (DE3), IPTG 诱导表达, 并通过 Ni 亲和层析树脂纯化。然后, 用纯化的重组蛋白免疫新西兰大白兔, 制备多克隆抗体并利用 Protein A 层析柱纯化。SDS-PAGE 结果分别出现大小约 27 和 54 kDa 的目的条带, 表明重组 Hexon 和 Fiber 蛋白成功表达。ELISA 方法检测免疫后兔血清, 抗 Hexon 和 Fiber-2 多抗血清效价均高达 $1:10^8$ 。Western blot 检测表明制备的多克隆抗体具有目标蛋白的结合活性。本研究为建立 PiAdV-1 的检测方法奠定基础, 也为 PiAdV-1 亚单位疫苗研制提供支持。

关键词: 鸽腺病毒 I 型; 六邻体蛋白; 纤突蛋白-2; 多克隆抗体

中图分类号: S858.3 **文献标志码:** A **文章编号:** 0529-5130(2026)02-0119-06

Truncated expression and polyclonal antibody preparations of structural protein of pigeon adenovirus type I

WANG Jingyi, LIU Jinjin, LI Yongqiang, SUN Ying, ZHAO Tian, FANG Yupeng, ZHANG Xiaoqing, GAO Jingyi,
GAO Mengyao, PAN Sumin, LIU Yongbo, FU Zhixin, ZHANG Jie, LIU Yongsheng, YANG Shunli*
(College of Animal Science and Technology, Hebei Normal University of Science and Technology/
Hebei Province Key Laboratory of Preventive Veterinary Medicine, Qinhuangdao 066500, China)

Abstract: In order to prepare polyclonal antibodies against Hexon protein and Fiber-2 protein of pigeon adenovirus 1 (PiAdV-1), the sequences of the Hexon gene and the Fiber-2 gene were analyzed by protein structure analysis software, and the related antigen fragments of the two genes were cloned into the vector pET-28a (+). The recombinant plasmid pET-28a-Hexon and pET-28a-Fiber2 were obtained and transformed into *E. coli* BL21 (DE3) and induced with IPTG. The recombinant protein was purified by High-Affinity Ni Resin. Polyclonal antibodies were purified by protein A resin from the serum of New Zealand white rabbits which was immunized by the recombinant proteins. The target bands of about 27 and 54 kDa appeared in SDS-PAGE, indicating that the recombinant Hexon and Fiber protein were successfully expressed. The ELISA results showed that the titers of the anti-Hexon and Fiber-2 polyclonal antibodies were as high as $1:10^8$. The Western blot analysis indicated that the polyclonal antibodies had binding activity to the Hexon and Fiber-2 proteins, respectively. This study laid a foundation for establishment of PiAdV detection method and also provided support for development of PiAdV-1 subunit vaccine.

Keywords: PiAdV-1; Hexon protein; Fiber-2 protein; polyclonal antibody

鸽腺病毒 (pigeon adenovirus, PiAdV) 感染是由禽腺病毒 (fowl adenovirus, FAdV) 引起的一种急性传染性疾病^[1]。PiAdV 主要分为 PiAdV-1 和 PiAdV-2 两个亚型^[2-3], 前者为典型腺病毒, 后者为坏死性

肝炎病毒^[4]。PiAdV-1 和 PiAdV-2 是根据临床特征和尸体剖检后所观察到的组织器官损伤等命名的^[5], 其中, PiAdV-1 主要感染 12 月龄以内的鸽子, 以 3~5 月龄的鸽子为主, 临床可见呕吐、水样腹泻及体重下降等症状^[6-7]。该疾病传播较为迅速, 数天后, 同一鸽棚内的鸽子可能全群感染^[8]。

腺病毒是一种没有包膜的直径为 70~90 nm 的颗粒, 呈无囊膜的球形结构^[9], 每个病毒颗粒包含一个 36 kb 的线性双链 DNA, 线性双链 DNA 与核心蛋白形成直径为 60~65 nm 的髓芯, 被包裹于衣壳

收稿日期: 2025-03-08; 修回日期: 2025-12-19

基金项目: 河北省自然科学基金项目 (C2024407036)

第一作者: 王晶毅, 女, 硕士研究生

* 通信作者: 杨顺利, 副研究员, 硕士生导师, 研究方向为动物

传染病的诊断与防治, E-mail: ysl4181@hevtc.edu.cn.

内^[10]。腺病毒主要由纤突蛋白 (Fiber)、五邻体蛋白 (Penton)、六邻体蛋白 (Hexon) 等组成^[11]。Hexon 在腺病毒的衣壳中占比最高^[12]。腺病毒进入细胞质后, Hexon 负责激活微管动力蛋白, Hexon 上的表位是诊断不同血清型的标准, 它包括哺乳动物腺病毒属的抗原成分, 是病毒体对免疫选择压力最敏感的部位^[13]。Fiber 暴露在腺病毒外表面, 是腺病毒产生抗体的主要抗原蛋白^[14]。Fiber 分为 Fiber-1、Fiber-2^[15], Fiber-1 与腺病毒受体的吸附有关, 与致病性无关; Fiber-2 具有较好的免疫原性, 可用于研制亚单位疫苗, 且疫苗具有较好的免疫保护效果^[16-17]。

本试验通过截短表达纯化 Hexon 蛋白与 Fiber-2 蛋白, 分别与佐剂乳化后免疫新西兰大白兔, 获得了针对 Hexon 蛋白与 Fiber-2 蛋白的特异性多克隆抗体, 为建立 PiAdV-1 检测方法奠定基础, 也为研发 PiAdV-1 亚单位疫苗提供支持。

1 材料与方法

1.1 实验动物

2 只 6 周龄 (体重 1.5~2 kg) SPF 级雌性新西兰大白兔, 购自北京金牧阳实验动物养殖有限责任公司。

1.2 菌株与载体

大肠杆菌 DH5 α 、BL21 (DE3), 购自上海唯地

生物技术有限公司。原核表达载体 pET-28a (+) 由河北科技师范学院动物科技学院实验室保存。

1.3 主要试剂

DNA Marker DL2000、PageRuler™ 预染蛋白分子量标准, 购自生工生物工程 (上海) 股份有限公司; BamH I 和 Xho I, 购自翌圣生物科技 (上海) 股份有限公司; 辣根过氧化物酶 (HRP) 标记的羊抗鼠 IgG、羊抗兔 IgG, 购自 ThermoFisher Scientific 公司; 6 \times His Tag Antibody, 购自武汉三鹰生物技术有限公司; 异丙基- β -D-硫代半乳糖苷 (IPTG), 购自北京索莱宝科技有限公司; DAB 显色液、终止液, 购自上海碧云天生物技术有限公司; MONTANIDE ISA 206VG 佐剂, 购自默克有限公司; High Affinity Ni-Charged Resin FF, 购自金斯瑞生物科技有限公司。

1.4 引物设计与合成

根据 NCBI 公布的 PiAdV-1 (GenBank: NC_024474.1) 中 Hexon 基因和 Fiber-2 基因的核苷酸序列, 经 DNASTar 分析亲疏水性和抗原性, 选择 Hexon (42~252 aa, 扩增片段大小为 685 bp) 与 Fiber-2 (1~333 aa, 扩增片段大小为 1 051 bp) 免疫原性较好区域进行截短表达, 并合成 pET-28a (+) 原核表达载体引物 (表 1)。

表 1 引物序列

引物	序列 (5'→3')	内切酶
Hexon-F	cagtggtggtggtggtggtgctcagATTTGCGCCTGTCGACTC	Xho I
Hexon-R	gtggacagcaaatgggtgcggatccAGCTACTTCGAGTTGCGCA	BamH I
Fiber2-F	cagtggtggtggtggtggtgctcagGCTGTTGTAGACCACTTTTAA	Xho I
Fiber2-R	gtggacagcaaatgggtgcggatccATGCCCCAGCCGCTCAAACGT	BamH I
pET-28a-F	TAATACGACTCACTATAGGG	
pET-28a-R	TGCTAGTTATTGCTCAGCGG	

注: 下划线处为酶切位点, 小写字母表示同源臂。

1.5 重组质粒的鉴定

将本实验室保存的 PiAdV-1 感染鸽肝进行充分研磨, 提取 DNA 作为模板扩增 Hexon 与 Fiber-2 基因, 采用 pET-28a (+) 载体进行基因克隆与表达。线性化 pET-28a 载体经 PCR 扩增及凝胶电泳鉴定后回收, 使用 Xho I 和 BamH I 进行双酶切处理 (37 °C 20 min, 80 °C 5 min) 后, 与纯化的 Hexon、Fiber-2 目的基因片段通过同源重组 (50 °C, 20 min) 进行连接。连接产物经热激法转化至大肠杆菌 DH5 α 感受态细胞, 随后接种于含卡那霉素的 LB 琼脂平板,

37 °C 倒置培养过夜 (约 12 h)。挑取单菌落 PCR 扩增鉴定后, 送至北京擎科生物科技股份有限公司测序, 鉴定成功的重组质粒命名为 pET-28a-Hexon、pET-28a-Fiber2。

1.6 重组蛋白的诱导表达及鉴定

将 pET-28a-Hexon、pET-28a-Fiber2 转化至 BL21 (DE3) 感受态细胞, 挑取单菌落在 37 °C、180 r/min 条件下摇菌培养。OD₆₀₀ 值为 0.6~1.0 时, 1:100 加入 IPTG (终浓度 1 mmol/L) 180 r/min、20 °C 诱导 20 h。诱导结束后 5 000 r/min、10 min、

4 ℃离心收菌，保留沉淀；用 Tris-HCl (pH=8.0) 按 1:10 比例重悬菌体，保留 1 mL 全菌样品，剩余液体进行超声破碎，离心后收集上清液及沉淀，使用 12% SDS-PAGE 检测，经考马斯亮蓝染色、脱色后分析 2 种蛋白表达与表达形式。

1.7 pET-28a-Hexon、pET-28a-Fiber2 蛋白纯化及浓度测定

经 SDS-PAGE 验证后发现 Hexon 与 Fiber-2 蛋白均以包涵体的形式表达。在 20 ℃条件下大量诱导表达 2 种蛋白，20 h 后 5 000 r/min、4 ℃离心 10 min 收集菌体沉淀，用 Tris-HCl (pH=8.0) 重悬菌体后超声破碎，4 ℃离心后加入溶解液重悬菌体沉淀，4 ℃条件下结合 1 h，离心保留上清液，利用 High Affinity Ni-Charged Resin FF 对 Hexon 与 Fiber-2 重组蛋白进行洗脱纯化，用 12% SDS-PAGE 验证纯化后的蛋白。参照 BCA 试剂盒说明检测纯化所得 Hexon 与 Fiber-2 蛋白的质量浓度。

1.8 多克隆抗体的制备及纯化

将购买的 6 周龄新西兰大白兔饲养 3~5 d，Hexon 蛋白与 Fiber-2 蛋白分别与 206 佐剂 1:1 混匀乳化，在新西兰大白兔的背部皮下多点注射乳化好的蛋白，按照每只 400 μg 的剂量进行免疫。首免后每间隔 2 周进行 2 次免疫，与首免的佐剂和剂量相同，第 3 次免疫后间隔 1 周心脏采血，4 ℃离心收集血清。将收集到的血清通过蛋白 A 层析柱进行纯化，通过改变洗脱液的 pH 值，洗脱结合在蛋白 A 柱上的抗体，将洗脱的抗体进行 15% SDS-PAGE 验证。

1.9 ELISA 检测多抗效价

用纯化后的 Hexon 蛋白、Fiber-2 蛋白 4 ℃过夜包被酶标板，BSA (50 g/L) 37 ℃封闭 2 h。按照 1:10~1:10⁸ 稀释 2 只兔免疫前血清 (阴性对照)，纯化前、后多克隆抗体，37 ℃条件下 1 h，PBST 洗涤 4 次后加入 HRP 标记羊抗兔 IgG。加入显色液后 37 ℃避光显色 15 min，终止反应后检测 OD₄₅₀ 值。

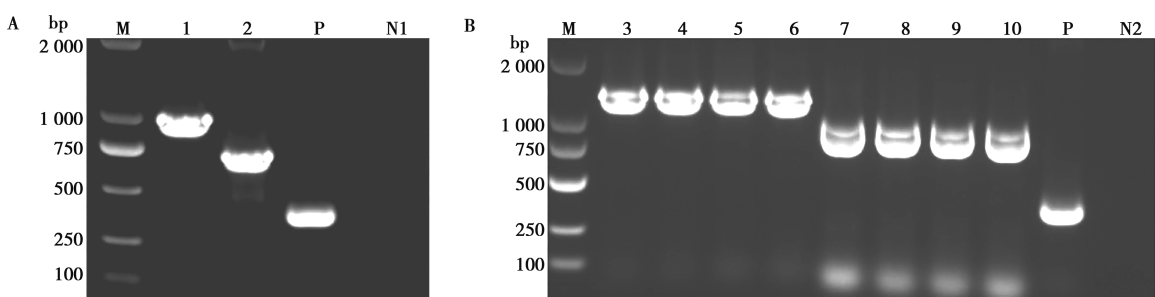
1.10 多抗 Western blot 检测

将纯化的 Hexon 与 Fiber-2 进行 SDS-PAGE 检测，随后利用湿转法将其转印至 PVDF 膜。室温下，5% 脱脂牛奶封闭 2 h。将膜与经过纯化的多克隆一抗在 4 ℃条件下孵育过夜。使用含 0.1% Tween-20 的磷酸盐缓冲液充分漂洗 4 次后，于室温下与 HRP 标记的山羊抗兔二抗孵育 2 h。再次洗涤后，采用化学发光成像系统对免疫印迹结果进行扫描与图像分析。

2 结果与分析

2.1 pET-28a-Hexon 和 pET-28a-Fiber2 PCR 鉴定

将扩增的 Hexon 基因和 Fiber-2 基因克隆至 pET-28a (+)，命名为 pET-28a-Hexon 和 pET-28a-Fiber2。提取重组质粒后，用特异性引物与 pET-28a 原核表达载体引物进行 PCR 鉴定。特异性引物扩增得到目的片段 685、1 051 bp；pET-28a 原核表达载体引物扩增得到目的片段 1 084、1 450 bp，与预期结果相符 (图 1)。



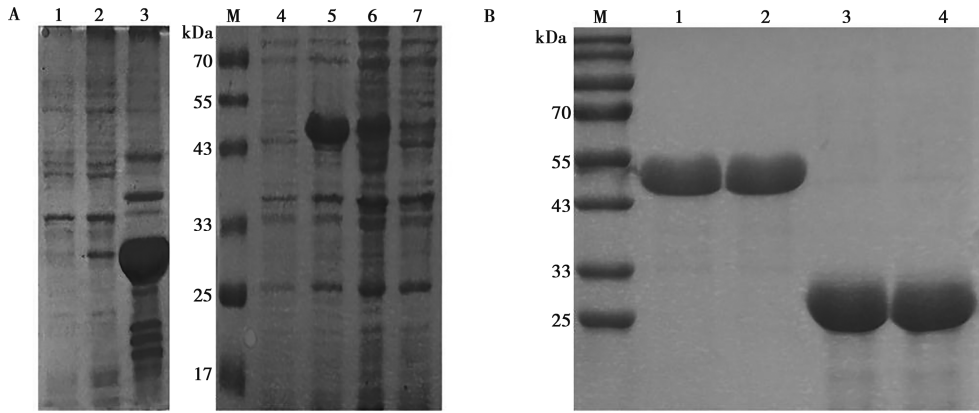
M. DNA 标准 DL2000; 1. pET-28a-Hexon; 2. Hexon; 3~6. pET-28a-Fiber2; 7~10. Fiber-2; P. pET-28a 质粒; N1~ N2. 阴性对照。

图 1 重组质粒 pET-28a-Hexon (A) 和 pET-28a-Fiber2 (B) PCR 鉴定

2.2 重组蛋白的表达、鉴定及纯化

重组蛋白经检测，pET-28a-Hexon 和 pET-28a-Fiber2 菌液成功表达了约 27 kDa 和约 54 kDa 的重组蛋白，结果表明重组蛋白主要存在于超声破碎后沉淀中，说明 2 种蛋白均为非可溶性表达 (图 2A)。大量表达 2 种蛋白，使用 High Affinity Ni-Charged Resin FF 对重组蛋白 pET-28a-Hexon 和 pET-28a-Fiber2

进行蛋白纯化，经 12% SDS-PAGE 鉴定。在 27 kDa 和约 54 kDa 处出现目标条带，且较单一，表明 pET-28a-Hexon 和 pET-28a-Fiber2 截短重组蛋白纯化效果较好，并无其余杂带 (图 2B)。BCA 法测定 Hexon 蛋白浓度为 7.962 g/L，Fiber-2 蛋白浓度为 5.074 g/L。



M. 标准分子量蛋白; 1. pET-28a-Hexon 未诱导; 2. pET-28a-Hexon 破碎后上清液; 3. pET-28a-Hexon 破碎后沉淀; 4. pET-28a-Fiber2 未诱导; 5. pET-28a-Fiber2 诱导; 6. pET-28a-Fiber2 破碎后沉淀; 7. pET-28a-Fiber2 破碎后上清液; 8~9. pET-28a-Fiber2; 10~11. pET-28a-Hexon。

图2 pET-28a-Hexon 和 pET-28a-Fiber2 重组表达 (A) 及蛋白纯化 (B) 的 SDS-PAGE 分析

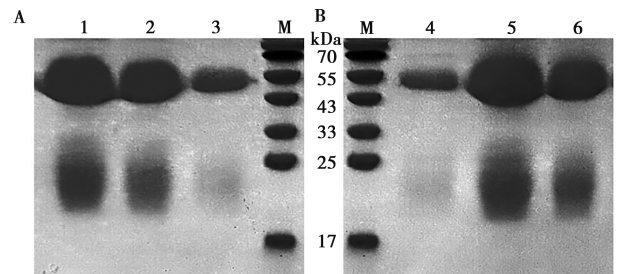
2.3 多克隆抗体的纯化鉴定

使用蛋白 A 层析柱对收集的血清进行纯化, 将洗脱的抗体进行 15% SDS-PAGE 验证 (图 3)。在 20 kDa (轻链) 和约 55 kDa (重链) 处出现目标条带, 且较单一, 表明多克隆抗体的纯化效果较好, 并无其余杂带。

2.4 多克隆抗体效价检测

经 ELISA 检测后发现, 纯化前 Fiber-2 多抗 OD_{450} ($1:10^8$) 平均值为 1.253, Hexon 多抗 OD_{450} ($1:10^8$) 平均值为 0.488; 纯化后多抗 Hexon 组 OD_{450} ($1:10^7$) 平均值为 0.494, Fiber-2 组 OD_{450} ($1:10^8$) 平均值为 0.374。4 个稀释度的样品孔/阴性对照均的 OD_{450} 值 >2.1 , 因此 Hexon 和 Fiber-2 均判定为阳性 (表 2、表 3)。结果说明, Hexon 蛋白与

Fiber-2 蛋白经纯化后具有良好的免疫原性, 2 种蛋白免疫新西兰大白兔后产生的抗体均具有较高效价。



M. 标准分子量蛋白; 1~3. Hexon 多克隆抗体; 4~6. Fiber-2 多克隆抗体。

图3 多克隆抗体纯化的 SDS-PAGE 鉴定

表2 Fiber-2 多克隆抗体 ELISA 结果 (OD_{450} 值)

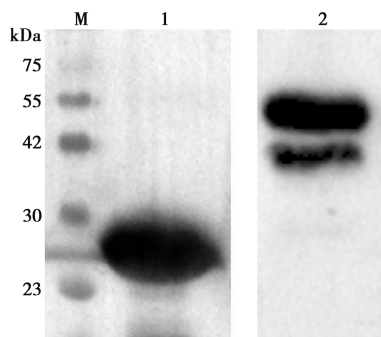
血清稀释比例	纯化前			纯化后			阴性对照
	1	2	3	1	2	3	
10^1	2.613	2.585	2.704	2.779	2.824	2.829	0.686
10^2	2.717	2.894	2.788	2.777	2.790	2.876	0.255
10^3	2.873	2.820	2.694	2.606	2.600	2.694	0.161
10^4	2.844	2.669	2.609	2.496	2.576	2.661	0.183
10^5	2.565	2.486	2.546	2.121	2.185	2.040	0.131
10^6	2.526	2.334	2.545	2.118	2.196	2.219	0.124
10^7	2.056	2.078	2.136	1.177	1.404	1.269	0.115
10^8	1.006	1.249	1.502	0.296	0.458	0.368	0.104

表3 Hexon 多克隆抗体 ELISA 结果 (OD_{450} 值)

血清稀释比例	纯化前			纯化后			阴性对照
	1	2	3	1	2	3	
10^1	2.864	2.804	2.745	2.372	2.528	2.394	0.940
10^2	2.875	2.744	2.705	2.309	2.427	2.521	0.341
10^3	2.530	2.337	2.350	2.046	2.055	2.144	0.178
10^4	2.003	1.992	2.058	1.439	1.432	1.615	0.138
10^5	1.658	1.594	1.666	0.854	0.890	1.071	0.136
10^6	1.206	1.285	1.584	0.691	0.706	0.878	0.138
10^7	0.649	0.781	1.323	0.397	0.499	0.585	0.120
10^8	0.359	0.428	0.678	0.196	0.213	0.226	0.118

2.5 多克隆抗体 Western blot 检测

将纯化后的 Hexon 蛋白、Fiber-2 蛋白进行 SDS-PAGE 检测, 转印后用纯化后稀释的家兔抗 Hexon 蛋白、Fiber-2 蛋白多克隆抗体 (一抗) 和山羊抗家兔 IgG (HRP) (二抗) 对制备的多克隆抗体进行鉴定。结果显示, 在 27 和 54 kDa 位置出现特定条带 (图 4), 表明制备的 Hexon 与 Fiber-2 多克隆抗体与重组表达的 Hexon 蛋白、Fiber-2 蛋白之间发生特异性的结合反应。



M. 标准分子量蛋白; 1. Hexon; 2. Fiber-2。

图4 多克隆抗体的 Western blot 检测

3 讨论

PiAdV 感染是赛鸽的一种常见疾病, 具有发病率高、传播范围广等特点。该病毒在鸽群打斗互啄时, 通过受伤暴露的皮肤与黏膜进入易感动物体内, 引起发病。病鸽主要症状为进食饮水后立即呕吐、消化停滞, 有些病鸽在 10~30 min 后呕吐, 嗉囊中还未吐出的饲料触感较硬^[18]。病鸽全身羽毛蓬松, 呆立, 粪便由绿色水便逐渐转为墨绿色黏稠便, 后转为黄绿色蛋清样便, 再变为深褐色, 病鸽的呕吐物及排泄物中含有病毒。由于 Hexon 中具有中和抗体表位的 Loop1、Loop2, 因此使用 Hexon 蛋白免疫后, 机体能

产生中和抗体^[13]。Fiber-2 之所以可以用来制备亚单位疫苗, 是由于该蛋白具有良好的免疫原性, 且制备的疫苗具有较好的免疫保护效果^[19]。因此制备 PiAdV-1 Hexon 和 Fiber-2 蛋白多克隆抗体, 对于研究 PiAdV 相关的检测方法以及亚单位疫苗具有重要意义。

本研究用蛋白结构分析软件对 Hexon 和 Fiber-2 基因进行分析, 对 Hexon 和 Fiber-2 基因进行截短, 选取 Hexon 免疫原性较好区域 (42~252 aa) 以及 Fiber-2 免疫原性较好区域 (1~333 aa), 在原核表达载体 pET-28a (+) 中分别克隆 PiAdV-1 的 Hexon 及 Fiber-2 基因, 并通过大肠杆菌表达系统对重组蛋白进行诱导表达与纯化。随后以纯化的蛋白作为免疫原, 对新西兰大白兔进行免疫接种, 最终制备并纯化了针对 Hexon 和 Fiber-2 蛋白的兔源多克隆抗体。经 SDS-PAGE 分析证实, 2 种重组蛋白均成功在大肠杆菌内实现表达, 且主要以包涵体形式存在, 其分子量约为 27 和 54 kDa。将纯化的多克隆抗体进行 Western blot 试验, 结果表明, 制备的 2 种多克隆抗体能够与 2 种重组表达蛋白发生特异性结合。另外, 经 ELISA 检测, 纯化后的 Hexon 多克隆抗体效价达 $1:10^7$; Fiber-2 多克隆抗体纯化前后效价均达 $1:10^8$, 说明 2 种抗体具有较好的敏感性。

目前, PiAdV 已散发于世界各地, 畜牧业及家禽产业的飞速发展对疾病传播带来了巨大的风险。随着经济发展, 多数散养户转化为养殖场, 由于日渐增长的饲养数量以及饲养规模的扩大, 疾病防控与治疗面临巨大挑战。PiAdV 在赛鸽、肉鸽、宠物鸽中不断传播, 给家禽业的发展造成困难并带来一定的经济损失, PiAdV 已经成为威胁养鸽产业的重要病原之一, 目前还没有商品化的疫苗。本试验通过截短表达 PiAdV-1 Hexon 和 Fiber-2 蛋白, 获得的抗 Hexon 和 Fiber-2 蛋白多克隆抗体均具有较高的效价与较好的特异性, 为建立 PiAdV-1 检测方法奠定基础, 也为研发 PiAdV-1 亚单位疫苗提供支持。

参考文献:

- [1] BALLMANN M Z, HARRACH B. Detection and partial genetic characterisation of novel avi- and siadenoviruses in racing and fancy pigeons (*Columba livia domestica*) [J]. Acta Vet Hung, 2016, 64 (4): 514-528.
- [2] ŁUKASZUK E, DZIEWULSKA D, PRATNICKA A, et al. Characterization, phylogeny and prevalence of the coding - complete genomes of aviadenoviruses and siadenovirus in young racing pigeons [J]. Virology, 2025, 603: 110400.
- [3] DE HERDT P, DUCATELLE R, LEPOUDRE C, et al. An epidemic of fatal hepatic necrosis of viral origin in racing pigeons (*Columba livia*) [J]. Avian Pathol, 1995, 24 (3): 475-483.
- [4] VERECKEN M, DE HERDT P, DUCATELLE R. Adenovirus infections in pigeons: a review [J]. Avian Pathol, 1998, 27 (4): 333-338.
- [5] MARLIER D, VINDEVOGEL H. Viral infections in pigeons [J]. Vet J, 2006, 172 (1): 40-51.
- [6] WAN C, CHEN C, CHENG L, et al. A TaqMan-based real-time PCR for detection and quantification of newly identified novel pigeon adenovirus [J]. J Virol Meth, 2018, 261: 6-9.
- [7] TE-TCHAO O. Recherches sur l'électrisation des particules en suspension dans les gaz au moyen des ions produits par les rayons X ou par des corps radioactifs [J]. Ann Phys, 1941, 11 (16): 47-144.
- [8] WAN C, CHEN C, CHENG L, et al. Detection of novel adenovirus in sick pigeons [J]. J Vet Med Sci, 2018, 80 (6): 1025-1028.
- [9] AHI Y S, MITTAL S K. Components of adenovirus genome packaging [J]. Front Microbiol, 2016, 7: 1503.
- [10] MCFERRAN J B, MCCRACKEN R M, CONNOR T J, et al. Isolation of viruses from clinical outbreaks of inclusion body hepatitis [J]. Avian Pathol, 1976, 5 (4): 315-324.
- [11] ARNBERG N. Adenovirus receptors: implications for targeting of viral vectors [J]. Trends Pharmacol Sci, 2012, 33 (8): 442-448.
- [12] SOHAIMI N M, HAIR-BEJO M. A recent perspective on fiber and hexon genes proteins analyses of fowl adenovirus toward virus infectivity—a review [J]. Open Vet J, 2021, 11 (4): 569-580.
- [13] 侯金玉, 徐金凤, 朱言柱, 等. 腺病毒主要蛋白质的生物学功能 [J]. 黑龙江畜牧兽医, 2024 (21): 22-28.
- [14] KALYUZHNIY O, DI PAOLO N C, SILVESTRY M, et al. Adenovirus serotype 5 hexon is critical for virus infection of hepatocytes *in vivo* [J]. Proc Natl Acad Sci U S A, 2008, 105 (14): 5483-5488.
- [15] BRADLEY R R, LYNCH D M, IAMPIETRO M J, et al. Adenovirus serotype 5 neutralizing antibodies target both hexon and fiber following vaccination and natural infection [J]. J Virol, 2012, 86 (1): 625-629.
- [16] 程慧敏, 刘小晓, 林健, 等. IV型禽腺病毒Fiber-2 (knob) 蛋白的表达及免疫效力评价 [J]. 中国兽医学报, 2022, 42 (2): 218-222.
- [17] WANG X, TANG Q, CHU Z, et al. Immune protection efficacy of FAdV-4 surface proteins fiber-1, fiber-2, hexon and penton base [J]. Virus Res, 2018, 245: 1-6.
- [18] HARLIN R W. Pigeontherapeutics [J]. Vet Clin N Am Exot Anim Pract, 2000, 3 (1): 19-34.
- [19] 许佳敏. 减蛋综合征病毒 Hexon 蛋白诱导鸭胚成纤维细胞凋亡的研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017.