

The Review of Coronavirus, Enterovirus, and Rotavirus Detected in Bats' Feces

Hong Pan¹, Yun Feng^{2*}, Xingqi Dong³

¹Dali University, Dali Yunnan

²Yunnan Institute of Endemic Diseases Control and Prevention, Dali Yunnan

³Yunnan Provincial Infectious Diseases Hospital/AIDS Care Center, Kunming Yunnan

Email: *ynfy428@163.com

Received: Oct. 30th, 2019; accepted: Nov. 14th, 2019; published: Nov. 21st, 2019

Abstract

Main Content: As the host of a number of the new infectious diseases, so called *the virus database*, bat contains many species and distributes widely. The bats' excreta pollutes water and foods, which can cause disease epidemics. Since the year of 2010, several national and international teams had discovered many new viruses by using metagenomics and PCR techniques specifying corresponding gene segments. Among them, coronavirus, enterovirus, and rotavirus relate to human diseases closely. Past reports mentioned that there were several strains of coronavirus and rotavirus had been isolated from the bats' feces until today. **Purpose:** This article mainly focuses on the region area distribution of the viruses in bats' feces, so that gives people some clues to study the region area distribution of viruses.

Keywords

Bats, Virus of Feces, Virus Isolation, PCR, Enterovirus, Rotavirus, Coronavirus

蝙蝠粪便携带冠状病毒、肠道病毒、轮状病毒的研究进展

潘虹¹, 冯云^{2*}, 董兴齐³

¹大理大学, 云南 大理

²云南省地方病防治所病毒立克次体病防治科, 云南 大理

³云南省传染病专科医院, 云南 昆明

Email: *ynfy428@163.com

收稿日期: 2019年10月30日; 录用日期: 2019年11月14日; 发布日期: 2019年11月21日

*通讯作者。

摘要

主要内容: 蝙蝠种类多、分布广, 研究发现蝙蝠是具有“飞行能力的病毒库”, 是多种人兽共患病和新发传染病的储存宿主。蝙蝠粪便污染水源、食物后会传播病原体, 造成疾病流行。2010年以来国内外多个团队对蝙蝠肠道粪便标本做了宏基因组学以及PCR特异性扩增, 从蝙蝠肠道中检测发现多种病毒, 其中冠状病毒、肠道病毒、轮状病毒与人类疾病有密切关系, 既往报道提示从蝙蝠粪便标本中分离到冠状病毒和轮状病毒, 而未见肠道病毒分离的相关报道。目的: 本文主要对蝙蝠肠道携带的病毒的地域分布进行描述以及整理, 为今后对病毒在地域分布方面的研究提供线索。

关键词

蝙蝠, 粪便, 病毒, 聚合酶链式反应(PCR), 肠道病毒, 轮状病毒, 冠状病毒

Copyright © 2019 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

蝙蝠作为唯一能飞翔的哺乳动物有 925 种, 仅次于啮齿动物居第二, 我国各个地区均有蝙蝠存在, 主要栖息地分布在长江以南气候温热, 物产和物种丰富的海南、云南、广西等地区[1]。蝙蝠是群居动物, 一个洞穴可达数百万只, 高密度的数量使病原体在种内和种间快速传播, 并且种群数量大, 能够淘汰一些对病毒敏感的个体, 最终存活的蝙蝠对病毒耐受并持续排毒[2]。冬眠是许多蝙蝠的特性, 冬眠期的蝙蝠体温降低, 生理机能下降, 免疫系统迟钝, 机体不排斥病毒但是却持续排出病毒。蝙蝠飞行距离长, 能够根据季节变化长途迁徙, 容易传播病毒到别的地方[3]。

2010 年以来石正丽[4]、梁杰[5]、涂长春[6]、Eric F. Donaldson [7]、陈刚[8]等国内外多个团队对蝙蝠直肠和粪便标本做了宏基因组学以及 PCR 特异性扩增, 从蝙蝠直肠和粪便中发现的多种病毒鉴定为: 昆虫病毒(包括浓核病毒科[4] [6]、二顺反子病毒科[4] [6]、杆状病毒科[4] [6])、脊椎动物病毒(包括冠状病毒科[4] [5] [6]、细小病毒科[4] [6] [7]、逆转录病毒科[4] [6])、植物病毒(包括番茄丛矮病毒科[4])、噬菌体(肌尾噬菌体科[4] [6]、长尾噬菌体科[4]、短尾噬菌体科[4]、微小噬菌体科[4]、丝杆噬菌体科[4])。哺乳动物病毒有: 腺病毒属[4] [6]、疱疹病毒属[4] [6]、异样疱疹病毒属[4] [6]、乳头瘤状病毒属[4] [6]、正嗜肝病毒属[6]、A 型轮状病毒属[6]、 α 冠状病毒属[6]、 β 冠状病毒属[6]、肠道病毒属[6]、丙肝病毒属[6] 等。其中冠状病毒、肠道病毒、轮状病毒与人类疾病有密切关系, 既往报道提示从蝙蝠直肠和粪便标本中分离到一些冠状病毒[6]和轮状病毒[6], 而未见肠道病毒分离的报道[9] [10]。

2. 肠道病毒

肠道病毒(Enterovirus, EV)指脊髓灰质炎病毒(Poliovirus, PV)、柯萨奇病毒(coxsackievirus, CV)和埃可病毒(entericcytopathic human orphan virus, ECHO)及新型肠道病毒感染人引起多种临床表现, 包括急性呼吸道疾病、无菌性脑膜炎、脑膜脑炎、心肌炎、手足口病、新生儿多器官衰竭和急性迟缓性麻痹[11]。肠道病毒主要经粪-口途径传播, 部分经呼吸道传播以及接触体液传播。EV 是无包膜的核衣壳包裹单股正链 RNA 病毒, 主要衣壳蛋白是 1A、1B、1C、1D 分别称为 VP4、VP2、VP3、VP1。

导致手足口病的肠道病毒以及导致婴幼儿严重腹泻危及生命的轮状病毒一直被世界关注。2013~2014年上海市的污水中人类肠道病毒的调查[12]研究表明,污水中分离的249株人类肠道病毒(Human enterovirus, HEV)中基因型多为柯萨奇B组病毒5型(coxsackie virus group B, CVB)和埃可病毒6型(entericcytopathic human orphan virus, ECHO),这两种血清型的HEV一直都是世界优势血清型[12] [13]。中国的CVB5分离株主要是C5-C84个基因亚型,而此次上海污水中分离出的毒株主要是形成了C6和C8基因亚型2个传播链。全球ECHO6根据核苷酸同源性分为A、B、C、D等4个基因型,此次上海市污水中分离出的9株属于C基因型的C3、C5型,其他34株属于D9基因亚型,与国内的流行基因型相符合。然而,HEV中的CVB5、ECHO4、ECHO6、ECHO7、ECHO11、ECHO30等是引起手足口病的主要病原体[12] [14]。2010年Zhao Lili等[15]在蝙蝠粪便中发现细小核糖核酸病毒(Picornavirus, PiV)片段81 bp,却未获得核苷酸全序列;2012年Ge Xingyi [4]等从蝙蝠粪便的宏基因组学研究中发现了细小核糖核酸7个contig,片段大小为266 bp,但是也未获得细小核糖核酸病毒的全序。2012年杨凡力[6]等在蝙蝠直肠和粪便标本宏基因组研究中未发现细小核糖核酸病毒片段。2016年郑雪燕等[9]在蝙蝠直肠中也未检测出细小核糖核酸病毒。迄今为止,未从蝙蝠体内分离出细小核糖核酸病毒[9]。但是以上的研究只能说明蝙蝠体内细小核糖核酸病毒携带率低,所以仍然需要进一步研究关于蝙蝠直肠以及粪便是否携带细小核糖核酸病毒。

3. 轮状病毒

轮状病毒(Rotavirus, RV)经消化道传播,引起轮状病毒肠炎,是一种急性消化道传染病,主要发生在6个月~2岁的婴幼儿中,同时可引起成人腹泻,发病高峰期在秋季。轮状病毒属于呼肠孤病毒科(Reoviridae)轮状病毒属(*Rotaviru*)。轮状病毒根据其内衣壳蛋白VP6抗原性不同,将轮状病毒分为7个组,其中A、B、C组主要感染人类,其他四组D、E、F、G主要感染动物。A组以婴幼儿感染居多,B组成人感染居多,C组多为散发[16]。A组轮状病毒RV-A根据VP7、VP4表面中和抗原的不同分为15个G血清型和至少23个P血清型,其中10个G血清型中可感染人(G1-G6、G8、G9、G10、G12)。分型基于分子生物学对VP4和VP7核苷酸的差异分为19个G基因型(包括14个G血清型)和27个P基因型(包括14个P血清型,1A,1B,2到14号)[17]。

早年轮状病毒的流行以G1型为主,近年来G9型的流行也呈上升趋势[12]。世界范围内尤其是在北美、欧洲、澳大利亚[16] [18] [19],90%以上的轮状病毒流行株是G1P [8]、G2P [4]、G3P [8]、G4P [8]、G9P [8]。在非洲、亚洲、南美主要流行轮状病毒血清型[20] [21] [22]为G5、G6、G8。最近几年世界各地陆续发现G9型流行,有可能成为世界人轮状病毒(Human Rotavirus, HRV)优势流行株,而在中国轮状病毒流行基因型主要是G8、G9型[23] [24]。2010年Esona等在非洲肯尼亚黄毛果蝠中首次发现A组轮状病毒但未分离鉴定该病毒[25]。涂长春课题组2012年杨凡力[6]等首次从云南的蝙蝠粪便中分离出轮状病毒MSLH14株,2013年何彪等在云南勐远三叶蹄蝠标本中分离出第2株轮状病毒MYAS33株。MSLH14株是一个典型的重组毒株,其关键片段VP4、VP6、VP7有可能来自东南亚地区以及其他地区,跨物种、跨地域频繁传播,但是每个片段同源性未达到95%,说明该病毒重组时间发生在很久以前,在蝙蝠中存在已久,并且是一个猫/犬RVA的远亲病毒。轮状病毒毒株MYAS33 [26],VP4和VP7基因与MSLH14不同,是一株新病毒,是首次发现的动物源性G3P [10]型轮状病毒,与之前的MSLH14同源性达到89.6%,经过比对发现MYAS33与泰国清迈的一个严重腹泻的6岁儿童粪便中分离到的CMH079都是G3P [10]型[18],认为MYAS33和CMH079存在遗传相关性。蝙蝠体内发现的3株轮状病毒,2株来自云南。董慧瑾等从广西农村一名腹泻儿童粪便中检测到一株少见的人感染M2-102毒株G3P [3]型轮状病毒[27],进一步分析5条基因带(VP1、VP2、VP7、NSP4、NSP3)后发现与云南的蝙蝠RV毒株MYAS33亲缘关系近,处于同一进化支,VP6与人AU-1病毒株在同一进化支,进而推测出M2-102毒株是人病毒株AU-1

与蝙蝠毒株 MYAS33 和猴猴株类似病毒经基因重配产生的的多种属来源的重配病毒株。2013 年郑雪燕[28]等在勐远县山区捕捉 30 只三叶蹄蝠直肠标本中 26 只蝙蝠检测出感染 A 组轮状病毒序列, 在分别提取 30 只蝙蝠肠道总 RNA 后扩增(Nonstructural Protein 5, NSP5)基因, 结果在 1 只三叶蹄蝠肠道样品中扩增出 NSP5 基因全序列。2016 年郑雪燕等[9]在海南海口、广东惠州、云浮及广州蝙蝠长期监测点选取的 9 个蝙蝠自然栖息地采样 520 只蝙蝠, 从 6 只小黄蝠直肠中检测出 4 株 A 组 RV 初步定为 G3 型, 轮状病毒检出率为 0.76%。轮状病毒在传播过程中经常发生基因重组, 这些变异很有可能导致跨种传播, 所以蝙蝠携带轮状病毒需要进一步研究。

4. 冠状病毒

冠状病毒(Coronavirus, CoV)主要引起呼吸道、肠道、肝脏和中枢系统疾病, 是一类有囊膜的单股正链 RNA 病毒(25-31kb), 属于冠状病毒科(Coronaviridae)冠状病毒属, 该病毒可以直接用其基因组 RNA 作为翻译蛋白质的模板, RNA 有很高的重组率, RNA 重组后序列变化导致翻译的氨基酸变化, 抗原性也发生改变, 所以冠状病毒容易发生变异[29]。现在发现 15 个种只感染脊椎动物[30], 和人与动物的很多疾病有关。冠状病毒基因组基本模式是包含至少 6 个开放阅读框(Open Reading Frame, ORF), 5'和 3'非编码区(Untranslated Region, UTR)位于两侧。冠状病毒根据抗原性不同分为 α 、 β 、 γ 、 δ 四个属, 每个属根据 p1ab 复制酶结构域不同分为不同物种。不同群的冠状病毒基因组结构各有特点, α 冠状病毒结构相似, 转录调控序列(Transcription regulating sequence, TRS)均为 CUAAAC, ORF1ah 编码 16 个非结构蛋白(Nonstructural protein, NSP), 有 2 个木瓜蛋白酶位点, 其中 α CoV-A 群在 3'端有非结构蛋白 NSP7, α CoV-B 群不具备 NSP7 [31]。

人类冠状病毒(Human Coronavirus, HCoV)HCoV-229E 株和 HCoV-OC43 株是最早发现的和人类疾病有关的病毒, 主要引起人普通感冒, 4 个病毒株 HCoV-229E、HCoV-OC43、HCoV-NL63、HCoV-HKU16 引起的感染症状较轻[32], 然后又发现严重急性呼吸综合征冠状病毒(Severe acute respiratory syndrome-associated coronavirus, SARS-CoV)与中东呼吸综合征冠状病毒(Middle East respiratory syndrome coronavirus, MERS-CoV)会导致高致死性急性呼吸道综合征。2011 年 Christina Osborne 等报道从 2006 年到 2009 年在美国科罗拉多州的 21 个采样点采集 2 属 17 种 1044 只蝙蝠, 75 只蝙蝠粪便样本中检测到 α 冠状病毒, 各种蝙蝠的带毒率分别为大棕蝠 12% (61/494), 长脚蝠 8% (12/147), 小棕蝠 3% (1/31), 西部长耳蝠 2% (1/52), 该研究证明, α 冠状病毒可以感染不同种蝙蝠, 表现出进化的多样性[33]。2007 年 Vijaykrishna 等根据全基因组序列系统发育分析研究发现冠状病毒存在蝙蝠体内的时间比其它任何一种动物时间更久, 蝙蝠可能是所有冠状病毒的自然宿主, 不同种类的冠状病毒在不同蝙蝠种类中传播, 从而感染给其他动物[34]。 β 冠状病毒 A 群有 2 个木瓜蛋白酶水解位点, 都有特定基因: 血凝素酯酶(Hemagglutinin-esterase, HE)和非结构蛋白 3 (Nonstructural Protein, NSP3) (其中病毒株 HCoV-HKU1 只有 HE)。 β 冠状病毒的 B 群只有一个木瓜蛋白酶水解位点, 在 M 和 N 基因之间含有几个小的开放阅读框, 只有果蝠属冠状病毒 Ro-BatCoV-HKU4 株有 2 个下游基因非结构蛋白 7a/7b [35]。 β 冠状病毒 A 群属的转录调控序列(transcription regulating sequences, TSR)是 CUAAAC, 而 β 冠状病毒属的 TSR 是 ACGAAC, 二者不同。2012 年荷兰分离出感染人的冠状病毒毒株 HCoV-EMC/2012 与 2 株蝙蝠冠状病毒 Ty-BatCoV-HKU4 株和 Ro-BatCoV-HKU4 株, 属于 β 冠状病毒 C 群[29]。 γ 和 δ 冠状病毒与其他动物有关。2013 年石正丽等在 *Nature* 发表文章, 该研究成功分离鉴定到使用血管紧张素转换酶 II (ACE2)作为受体的中华菊头蝠的蝙蝠源 SARS 样冠状病毒(bat SL-CoV-WIV1), 该实验表明菊头蝠是 SARS-CoV 自然宿主并且 SARS-CoV 直接感染人, 其间并无中间宿主[35] [36] [37] [38]。杨凡力[10]等在蝙蝠粪便病毒中扩增出冠状病毒(LYRa11 株), 该病毒与 SARS-like CoV Rs3367 株在 S 基因中的受体结合基序(Recombination Binding motif, RBM)区域与 SARS CoV 具有几乎一致的相似性, 在关键氨基酸位点 479N 和 487T 只观察

到一个突变。最终推测出 LYRa11 株与 Rs3367 株有能力感染果子狸和人类，是由蝙蝠携带的 SARS-like CoV 过渡到能够感染人和果子狸的 SARS CoV 的中间病毒。2012 年中东地区出现由 MERS-CoV (HCoV-EMC)引起的中东呼吸综合征并且推测其来源于蝙蝠，HCoV-EMC 株与蝙蝠来源的病毒株 BtCoV-HKU4 和 BtCoV-HKU5 遗传关系较近[39]。

5. 蝙蝠粪便标本携带病毒的地域分布

从表 1 中可以看到，见表 1，涂长春课题组 2012 年杨凡力[6]等首次蝙蝠直肠以及粪便中云南的蝙蝠粪便中分离出轮状病毒 MSLH14 株，2013 年何彪等[28]在云南勐远三叶蹄蝠标本中分离出第 2 株轮状病毒 MYAS33 株。梁捷等[5] 2014 到 2015 年间在澳门地区采集蝙蝠的粪便、肛拭子、尿液样本，检测出 α 冠状病毒、 β 冠状病毒、副粘病毒、腺病毒、 α 冠状病毒、 β 冠状病毒、副粘病毒、腺病毒；其中蝙蝠优势种类和主要携带病毒蝙蝠是大蹄蝠(41.93%，421/1004)，4 份检测出腺病毒阳性，菲菊头蝠(36.35%，356/1004) 2 份检测出冠状病毒，1 份检测出副粘病毒。该地检出率最高的病毒是腺病毒、冠状病毒、副粘病毒科。郑雪燕等[9]从海南海口、关东惠州、广州、云浮采集蝙蝠的粪便、肛拭子或直肠标本检测出疱疹病毒、腺病毒、乳头瘤状病毒、轮状病毒。此次蝙蝠优势种类是小黄蝠(34.04%，177/520)，普通长翼蝠(27.69%，144/520)，带毒蝙蝠以小黄蝠为主(阳性率 2.90%，37/177)。当地检出率最高的病毒是疱疹病毒，腺病毒，乳头瘤状病毒。李兴宇等[10] 2013 年至 2014 年在辽宁、吉林、黑龙江省的 16 个市采集的蝙蝠，检测出布尼亚病毒、圆环病毒、副粘病毒科、 α 冠状病毒、 β 冠状病毒、星状病毒、水泡性病毒、环状病毒、细小病毒、蝙蝠心病毒。此次蝙蝠的优势种类是大足鼠耳蝠(31.86%，65/204)、东方蝙蝠(25.49%，52/204)，带毒蝙蝠以马铁菊头蝠(15.20%，31/204)为主。当地检出率最高的病毒是博卡病毒、蝙蝠心病毒、布尼亚病毒。陈清等[10] 2007 年至 2008 年在岳阳、邵阳、海口三地采集蝙蝠的直肠或粪便标本，检测出诺如病毒。此次蝙蝠优势种类为普通长翼蝠(58.26%，187/321)，带毒蝙蝠以普通长翼蝠为主(23.53%，44/187)，当地常见病毒是星状病毒(9.03%，29/321)。

Table 1. The region area distribution of the viruses in bats' feces

表 1. 中国蝙蝠粪便标本携带病毒的地域分布

病毒名称	活毒或片段	病毒分型	基因序列	采样地点	蝙蝠种类
轮状病毒 [28]	分离到毒株 MYAS33, MSLH14	动物源性 P [10]型	KD649186-KF649188、 KJ020887-KJ020849	云南省勐远县某山 洞	叶蹄蝠
冠状病毒[6]	扩全序 LYRA11, LYRA3	α CoV	KF569996,KF569973	云南省普洱市	鼠耳蝠
冠状病毒[5]	基因片段 RdRp	α CoV, 36 个	无	澳门特别行政区	长翼蝠、大足鼠耳 蝠等
冠状病毒[5]	基因片段 RdRp	β CoV, 14 个	无	澳门特别行政区	扁颅蝠
副粘病毒[5]	基因片段 L-gene	未分类的已知副 粘病毒	无	澳门特别行政区	菲菊头蝠
腺病毒[5]	基因片段 POL	哺乳动物腺病毒	无	澳门特别行政区	大蹄蝠、大足鼠耳 蝠、日本蝠翼
单纯疱疹病 毒[9]	基因片段 DPOL、gB	β 疱疹病毒属、 γ 疱疹病毒属 (G1/G4/G5 型)	KR261901-KR261921	海南海口、广东惠 州、广州、云浮	小蹄蝠、中蹄蝠、 大足鼠耳蝠、长翼 蝠、小黄蝠、小菊 头蝠、棕果蝠

Continued

腺病毒[9]	基因片段 DPOL	哺乳动物腺病毒	KT369211-KT369261	海南海口、广东惠州、广州、云浮	大足鼠耳蝠、长翼蝠、小黄蝠、翘尾蝠、棕果蝠
乳头瘤状病毒[9]	基因片段 L1	为小黄蝠 PVs、小菊头蝠 PVs, 但无法分型	KU727225-KU727235	海南海口、广东惠州、广州、云浮	小黄蝠、小菊头蝠
轮状病毒[28]	基因片段 VP7	G [3]型哺乳动物 RVs	KU746889-KU746892	广东云浮	小黄蝠
布尼亚病毒[10]	获得全序 BtBunV-JTM	布尼亚病毒科白领热病毒属		吉林省通化市	马铁菊头蝠
圆环病毒[10]	获得全序 BtCV-AC、BtCV-DQ			黑龙江哈尔滨市, 大庆市	东方蝙蝠
副粘病毒[10]	获得全序 BtPV-JTA	副粘病毒科腮腺炎病毒属		吉林省通化市	白腹管鼻蝠
冠状病毒病毒[10]	获得全序 α CoVJTAC2	冠状病毒科冠状病毒亚科		吉林省通化市	马铁菊头蝠
冠状病毒病毒[10]	宏基因 β CoV JTMCI5	冠状病毒科冠状病毒亚科		吉林省通化市	白腹管鼻蝠
星状病毒[10]	宏基因 BtAstVLN			辽宁省本溪市	马铁菊头蝠、大足鼠耳蝠
水泡性病毒[10]	宏基因 BtVsVLNG135			辽宁省本溪市	马铁菊头蝠、大足鼠耳蝠
环状病毒[10]	宏基因 BtOrbV LN1 VP3			辽宁省本溪市	马铁菊头蝠、大足鼠耳蝠
细小病毒[10]	宏基因 BtPV-LN、BtPV-JL			辽宁省本溪市	马铁菊头蝠、大足鼠耳蝠
蝙蝠心病毒[10]	宏基因 BtPV-TJ-TB			辽宁省通化市	马铁菊头蝠、大足鼠耳蝠
星状病毒[20]	基因片段 RdRp	星状病毒科		岳阳市、海口市、香港、	长翼蝠、小黄蝠、棕果蝠

在之前所有关于蝙蝠直肠及粪便组织中并未发现有细小病毒属的基因组, 只是葛兴义等在宏基因组分析过程中发现过 100contig 的细小病毒基因片段, 一直到 2016 年涂长春、李兴宇等在我国东三省蝙蝠中检测到细小病毒。轮状病毒毒株 MYAS33 在云南的边境镇中发现。在澳门地区发现了 α 冠状病毒和 β 冠状病毒。了解病毒的地域性分布对今后的病毒溯源有重要意义。

6. 展望

蝙蝠作为“会飞行的病毒库”, 人类正从蝙蝠身上不断发现新病毒。消化道作为机体与外界潜在相通的腔道, 在蝙蝠排便时有成千上万的病毒可能正在排到环境中, 对蝙蝠粪便携带病毒的调查, 既是一个认识蝙蝠与人类疾病关系的新视角, 也是对长时间以来大量证据证明“蝙蝠携带病毒且与人类疾病密切相关”这一古老的主题添上了一笔。认识蝙蝠与人类疾病的关系, 有助于人类今后防控疾病, 也有助于促进人与自然和谐相处。

基金项目

国家自然科学基金(31560049)。

参考文献

- [1] 何彪, 涂长春. 病毒宏基因组学的研究现状及应用[J]. 畜牧兽医学报, 2012(12): 1865-1870.
- [2] 涂长春, 肖昌, 龚文杰. 蝙蝠-人兽共患病病毒的重要自然宿主动物[C]//中国畜牧兽医学学会学术年会. 第二届全国人畜共患病学术研讨会论文集. 2009.
- [3] 于恩庶, 徐国英, 刘岱伟, 等. 蝙蝠对人兽共患病的传播作用[J]. 中国人兽共患病学报, 2006, 22(5): 450-455.
- [4] Ge, X., Yan L., X.Y., *et al.* (2012) Metagenomic Analysis of Viruses from Bat Fecal Samples Reveals Many Novel Viruses in Insectivorous Bats in China. *Journal of Virology*, **86**, 4620-4630. <https://doi.org/10.1128/JVI.06671-11>
- [5] 梁捷. 澳门地区蝙蝠携带病毒流行病学调查[D]: [硕士学位论文]. 广州: 广州大学, 2017.
- [6] 杨凡力, 王意银, 郑文成, 等. 中国部分地区蝙蝠携带病毒的宏基因组学分析[J]. 生物工程学报, 2013, 29(5): 586-600.
- [7] Donaldson, E.F., Haskew, A.N., Gates, J.E., *et al.* (2010) Metagenomic Analysis of the Viromes of three North American Bat Species: Viral Diversity among Different Bat Species that Share a Common Habitat. *Journal of Virology*, **84**, 13004-13018. <https://doi.org/10.1128/JVI.01255-10>
- [8] 陈刚, 马俊兴, 邱薇, 等. 1 株蝙蝠来源细小病毒的分离鉴定[J]. 西南国防医药, 2014(7): 704-706.
- [9] 郑雪燕. 蝙蝠直肠标本携带病毒的调查[D]: [博士学位论文]. 广州: 南方医科大学, 2016.
- [10] 李兴宇. 我国东北三省蝙蝠病毒组学及其新病毒的鉴定[D]: [硕士学位论文]. 北京: 中国人民解放军军事医学科学院, 2016.
- [11] Khetsuriani, N., Lamonte-Fowlkes, A., Oberst, S., *et al.* (2006) Enterovirus Surveillance-United States, 1970-2005. *MMWR Morbidity & Mortality Weekly Report*, **55**, 1-20. <https://doi.org/10.1037/e540562006-001>
- [12] 李云逸, 陆菁, 王秀芝, 等. 2013-2014 年上海市污水中人类肠道病毒的基因型分布[J]. 中华预防医学杂志, 2017, 51(2): 154-159.
- [13] 肖建鹏. 湘琼两地蝙蝠携带星状病毒与诺如病毒的调查研究[D]: [硕士学位论文]. 广州: 南方医科大学, 2011.
- [14] Antona, D., Leveque, N., Chomel, J.J., *et al.* (2007) Surveillance of Enteroviruses in France, 2000-2004. *European Journal of Clinical Microbiology & Infectious Diseases*, **26**, 403-412. <https://doi.org/10.1007/s10096-007-0306-4>
- [15] Zhang, Y., Sun, Q., Cui, H., *et al.* (2016) Circulation of Multiple Serotypes of Highly Divergent Enterovirus C in the Xinjiang Uighur Autonomous Region of China. *Scientific Reports*, **6**, 33595. <https://doi.org/10.1038/srep33595>
- [16] 齐小秋, 贺雄, 陈丽娟, 等. 病原生物学检验——病毒: 经消化道传播的疾病[M]. 疾病预防控制专业人员培训系列教材, 卫生部病原生物学检验教材编写组.
- [17] 罗明, 龚成, 史玲莉, 等. 五种常用轮状病毒检测方法的评价及应用策略[J]. 疾病监测, 2014, 29(3): 223-227.
- [18] Matthijnsens, J., Ciarlet, M., Rahman, M., *et al.* (2008) Recommendations for the Classification of Group A Rotaviruses Using All 11 Genomic RNA Segments. *Archives of Virology*, **153**, 1621-1629. <https://doi.org/10.1007/s00705-008-0155-1>
- [19] Li, L., Victoria, J.G., Wang, C., *et al.* (2010) Bat Guano Virome: Predominance of Dietary Viruses from Insects and Plants plus Novel Mammalian Viruses. *Journal of Virology*, **84**, 6955-6965. <https://doi.org/10.1128/JVI.00501-10>
- [20] Gentsch, J.R., Laird, A.R., Bielfelt, B., *et al.* (2005) Serotype Diversity and Reassortment between Human and Animal Rotavirus Strains: Implications for Rotavirus Vaccine Programs. *The Journal of Infectious Diseases*, **192**, S146-S159. <https://doi.org/10.1086/431499>
- [21] Santos, N. and Hoshino, Y. (2005) Global Distribution of Rotavirus Serotypes/Genotypes and Its Implication for the Development and Implementation of an Effective Rotavirus Vaccine. *Reviews in Medical Virology*, **15**, 29-56. <https://doi.org/10.1002/rmv.448>
- [22] Iturriza-Gómara, M., Dallman, T., Bányai, K., *et al.* (2011) Rotavirus Genotypes Co-Circulating in Europe between 2006 and 2009 as Determined by EuroRotaNet, a Pan-European Collaborative Strain Surveillance Network. *Epidemiology and Infection*, **139**, 895-909. <https://doi.org/10.1017/S0950268810001810>
- [23] Todd, S., Page, N., Duncan Steele, A., Duncan Steele, A., *et al.* (2010) Rotavirus Strain Types Circulating in Africa: Review of Studies Published during 1997-2006. *The Journal of Infectious Diseases*, **202**, S34-S42. <https://doi.org/10.1086/653555>
- [24] Silva, M.F.M.T., Fernando López, L., Mariela Martínez, G., *et al.* (2011) VP7 Gene of Human Rotavirus A Genotype G5: Phylogenetic Analysis Reveals the Existence of Three Different Lineages Worldwide. *Journal of Medical Virology*, **83**, 357-366. <https://doi.org/10.1002/jmv.21968>
- [25] Iturriza-Gómara, M., Dallman, T., Bányai, K., *et al.* (2014) G8P[6] Rotaviruses Isolated from Amerindian Children in

- MatoGrosso do Sul, Brazil, during 2009: Close Relationship of the G and P Genes with Those of Bovine and Bat Strains. *Journal of General Virology*, **95**, 627-641. <https://doi.org/10.1099/vir.0.058099-0>
- [26] 王文. 啮齿动物中冠状病毒的分子流行病学研究及登革病毒在非疫区的再现[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国疾病预防控制中心, 2017.
- [27] 解春红, 朱启镛. 轮状病毒肠炎的研究现状[J]. 中华传染病杂志, 2001, 19(2): 126-128.
- [28] Esona, M.D., Mijatovic-Rustempasic, S., Conrardy, C., *et al.* (2010) Reassortant Group A Rotavirus from Straw-Colored Fruit Bat (*Eidolon helvum*). *Emerging Infectious Diseases*, **16**, 1844-1852. <https://doi.org/10.3201/eid1612.101089>
- [29] 李广兴, 潘龙. 冠状病毒基因组结构和相关蛋白研究进展[J]. 东北农业大学学报, 2013, 44(9): 149-154.
- [30] 董慧瑾, 钱渊, 农艺, 张又, 莫兆军, 李荣成. 一株与儿童腹泻相关的跨多种属的基因重配 G3P[3]型轮状病毒[J]. 病毒学报, 2016, 32(2): 129-140.
- [31] 夏乐乐, 何彪, 胡挺松, 等. 云南蝙蝠轮状病毒的分离与鉴定[J]. 病毒学报, 2013, 29(6): 632-637.
- [32] 叶景荣, 徐建国. 冠状病毒的生物学特性[J]. 疾病监测, 2005, 20(3): 160-163.
- [33] Vijaykrishna, D., Smith, G., Zhang, J., *et al.* (2007) Erratum: Evolutionary Insights into the Ecology of Coronaviruses (*Journal of Virology* (2007) 81, 8 (4012-4020)). *Journal of Virology*, **81**, 8371. <https://doi.org/10.1128/JVI.02605-06>
- [34] 张传海, 王一飞, 张美英, 等. SARS 及其病原体研究进展[J]. 生命科学, 2003, 15(3): 129-133.
- [35] 童志礼. 婴幼儿轮状病毒流行的新趋势——G9 型轮状病毒全球流行综述[J]. 国际病毒学杂志, 2002, 9(4): 117-120.
- [36] Osborne, C., Cryan, P.M., O'Shea, T.J., *et al.* (2011) Alphacoronaviruses in New World Bats: Prevalence, Persistence, Phylogeny, and Potential for Interaction with Humans. *PLoS ONE*, **6**, e19156. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019156>
- [37] Woo, P.C.Y., Wang, M., Lau, S.K.P., *et al.* (2007) Comparative Analysis of Twelve Genomes of Three Novel Group 2c and Group 2d Coronaviruses Reveals Unique Group and Subgroup Features. *Journal of Virology*, **81**, 1574-1585. <https://doi.org/10.1128/JVI.02182-06>
- [38] Jackwood, M.W. (2006) The Relationship of Severe Acute Respiratory Syndrome Coronavirus with Avian and Other Coronaviruses. *Avian Diseases*, **50**, 315-320. <https://doi.org/10.1637/7612-042006R.1>
- [39] Christina, T.K. (2013) HRSTR. Virology: SARS-CoV ancestor Found in Chinese Bats. *Nature Reviews Microbiology*, **11**, 821. <https://doi.org/10.1038/nrmicro3167>