

蝙蝠与蝙蝠携带的丝状病毒研究进展

陈雨虹*, 何晨杰, 韩培钰, 张云智

大理大学公共卫生学院, 云南 大理

收稿日期: 2026年4月23日; 录用日期: 2026年5月20日; 发布日期: 2026年5月29日

摘要

丝状病毒(Filovirus, FV), 尤其是埃博拉病毒(Ebola virus)和马尔堡病毒(Marburg virus), 可引起高致死率的出血热。蝙蝠是唯一具有飞行能力的哺乳动物, 与FV的传播密切相关。近几年, 我国蝙蝠中新发现的黏腊病毒(*Dianlovirus menglaense*, MLAV)、德宏病毒(*Dianlovirus dehongense*, DEHV)等FV, 引起了公共卫生对FV的关注。本文对蝙蝠分布、FV基因组、分类以及蝙蝠携带FV的血清流行病学、分离、检测方法和宿主进行了综述, 旨在为蝙蝠携带FV研究提供参考。

关键词

丝状病毒, 蝙蝠, 病毒分离, 检测方法

Research Progress on Bats and Bat-Borne Filoviruses

Yuhong Chen*, Chenjie He, Peiyu Han, Yunzhi Zhang

School of Public Health, Dali University, Dali Yunnan

Received: April 23, 2026; accepted: May 20, 2026; published: May 29, 2026

Abstract

Filoviruses (FV), especially Ebola virus and Marburg virus, can cause hemorrhagic fever with a high fatality rate. Bats are the only flying mammals and are closely associated with the transmission of filoviruses. In recent years, newly discovered filoviruses in Chinese bats, such as *Dianlovirus menglaense* (MLAV) and *Dianlovirus dehongense* (DEHV), have raised public health concerns regarding filoviruses. This review summarizes the distribution of bats, the genomes and classification of filoviruses, as well as the seroepidemiology, isolation, detection methods, and host characteristics of bat-borne filoviruses, aiming to provide a reference for future research on bat-associated filoviruses.

*第一作者。

Keywords

Filovirus, Bat, Virus Isolation, Detection Methods

Copyright © 2026 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

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



Open Access

1. 前言

近年来, 新发传染病(Emerging Infectious Disease, EIDs)的频繁出现对全球公共卫生安全构成了巨大的威胁和挑战。据报道, 70%的新发传染病为人畜共患病[1]。在病例数大于 10,000 例的现代大规模暴发的人畜共患疾病中, 埃博拉病毒(Ebola virus)、马尔堡病毒(Marburg virus)等 FV 引起的暴发死亡率最高[2]。2014~2016 年暴发的扎伊尔埃博拉病毒(*Orthoebolavirus zairensis*)造成 11,000 人死亡[3]。1967 年, 德国马尔堡和法兰克福以及南斯拉夫贝尔格莱德(现塞尔维亚)的实验室工作人员感染了一种未知的高致病性病原体, 至此丝状病毒首次被发现[4]。2013~2016 年在非洲的几内亚、利比里亚以及塞拉利昂等国发生的大规模埃博拉病毒的暴发至少造成了 28,599 例病毒感染, 病死率高达 40% [5]。此外, 2002 年在西班牙[6]的长翼蝠(*Miniopterus schreibersii*)中发现一种新型 FV: 雨洞病毒(*Cuevavirus lloviense*, LLOV); 2022 年在匈牙利分离到可在体外感染人类细胞的 LLOV [7]。随后, 意大利[8]和波斯尼亚黑塞哥维那[9]的长翼蝠中均有检测到 LLOV。有研究表明, 欧洲长翼蝠在不同地区之间数量的显著下降是 LLOV 在其中传播引起流行的指标之一[10]。2015 年, He [11]等在我国云南棕果蝠(*Rousettus leschenaultii*)体内发现了一种新的 FV。2019 年, Yang [12]等在我国云南省勐腊县的果蝠(*Rousettus*)肝组织中也发现了新的 FV, 命名为勐腊病毒(*Dianlovirus menglaense*, MLAV), 经分析, MLAV 符合丝状病毒科独立为一个新分支属的标准, 提出新的属命名为滇丝状病毒属(*Dianlovirus*)。2024 年, He [13]等通过连续监测研究在云南省德宏州的棕果蝠中发现了一种新型 FV, 命名为德宏病毒(*Dianlovirus dehongense*, DEHV)。近年全球 FV 研究与报道持续增加, 蝙蝠作为多种病原体的自然宿主, 能够携带并传播丝状病毒。现阶段, 不断有新型 FV 从蝙蝠体内被发现, 这一现状为新发传染病防控敲响警钟。鉴于此, 本综述针对蝙蝠的分布, 以及其携带 FV 的流行、分离和检测等方面的研究进行系统梳理, 以期对蝙蝠携带 FV 研究提供参考。

2. 蝙蝠

蝙蝠隶属于哺乳纲翼手目(*Chiroptera*), 被划分为大蝙蝠亚目(*Megachiroptera*)和小蝙蝠亚目(*Microchiroptera*), 是目前在数量和种类上仅次于啮齿目的第二大且唯一能真正飞行的哺乳动物[14]。截至 2023 年 3 月, 蝙蝠被分为 21 科 264 属 1462 种, 物种数量占有所有哺乳动物种类的 25%以上[15]。蝙蝠种类丰富, 分布广泛, 并且具有群居迁徙习性, 其活动范围与人类生活环境存在重叠。蝙蝠具有物种多样性和食性多样化, 蝙蝠根据食性的不同, 可分为 3 类: 以昆虫为食的称食虫蝠(*Insectivorous bat*), 如中华菊头蝠(*Rhinolophus sinicus*); 以水果为食的称果蝠(*Fruit bat*), 如棕果蝠(*Rousettus leschenaultii*); 以哺乳类动物血液为食称吸血蝙蝠(*Vampire bat*), 如普通吸血蝠(*Desmodus rotundus*)。蝙蝠(特别是食虫蝠)还能够起到传播花粉、种子, 控制害虫数量的作用[16]。蝙蝠遍布各大洲, 其主要栖息地是热带和亚热带, 包括热带雨林、草原、沙漠、农田, 甚至城市。这表明它们在不断地演化和适应新的环境, 如犬吻蝠科(*Molossidae*)和鞘尾蝠科(*Emballonuridae*)的蝙蝠在除了南极洲和北地州外, 所有大陆均有分布[17]。多数蝙蝠是群居动物, 平均而言, 蝙蝠的寿命是同等大小的非飞行胎盘哺乳动物的 3.5 倍[18], 寿命相对较长。

此外,蝙蝠上的病毒感染通常是无症状的,这可能是由于它们具有强大的先天免疫力[19][20]。例如,为抵御炎症,蝙蝠进化出了多种抗炎调控机制,包括抑制 NLRP3 炎症小体活性、抑制 TNF 信号通路,以及降低对胞质 DNA 的抑制性反应[19]-[21]。凭借其全球分布、独特的生物学特征和强大的免疫系统,蝙蝠成为重要的病毒宿主[19]。迄今为止,已有超过 200 种病毒在蝙蝠中被检测到[22],例如亨德拉病毒(Hendra virus)、尼帕病毒(Nipah virus)、埃博拉病毒(Ebola virus)、严重急性呼吸综合征冠状病毒(Severe Acute Respiratory Syndrome Coronavirus, SARS-CoV)等。

3. 丝状病毒

3.1. 丝状病毒基因组

FV 属于单股负链 RNA 病毒,可感染鱼类、哺乳动物和爬行动物。其基因组呈线性、不分节段的 RNA,大小约为 13.1~20.9 Kb [23],基因组顺序为: 3'-NP-VP35-VP40-GP-VP30-VP24-L-5',编码 7 种蛋白:核蛋白(Nucleoprotein, NP)、包膜糖蛋白(Glycoprotein, GP)、含有 RNA 依赖的 RNA 聚合酶(RdRp)结构域的蛋白(Large protein, L)、干扰素拮抗剂(VP24)、转录激活因子(VP30),聚合酶辅助因子(VP35)和基质蛋白(VP40)(图 1)[24]。VP24、NP 和 VP35 参与核衣壳的形成[25],NP、VP35 和 L 是埃博拉病毒基因组复制和包装所必需的[26]。埃博拉病毒能够通过 RNA 编辑表达截短的可溶性糖蛋白(sGP),VP35 可以抑制干扰素的产生[27],还发现 VP35 蛋白的开放阅读框可以整合到蝙蝠基因组中[28]。VP40 与 VP24 在病毒的内层构成了一种膜状的结构,而外层则是 GP 三聚体。该三聚体由 GP1 和 GP2 形成,它是 GP 前导蛋白裂解后的产物,有与中和抗体结合的位点[29],可诱导中和抗体的产生。

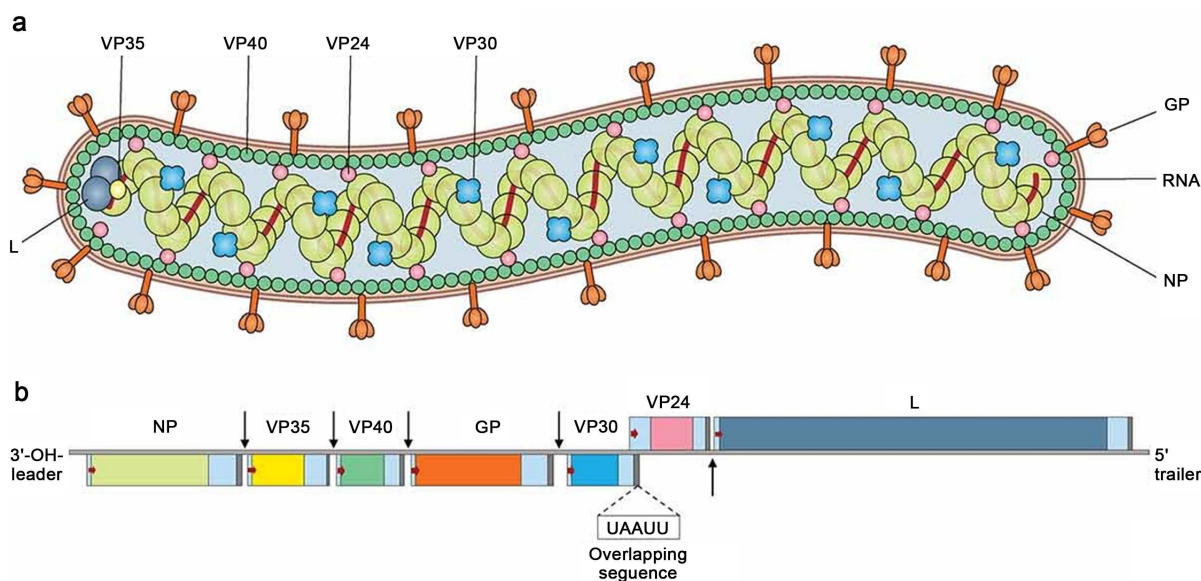


Figure 1. Schematic diagram of the filovirus genome structure [24]. (a) Structural proteins of Marburg virus; (b) Genome of Marburg virus

图 1. 丝状病毒基因组结构示意图[24]。(a) 马尔堡病毒结构蛋白; (b) 马尔堡病毒基因组

3.2. 丝状病毒的分类

国际病毒分类委员会(ICTV)根据 FV 宿主动物、遗传进化,采用最新的双名命名法,将丝状病毒科(Filoviridae)分为 9 属 17 种[23],如图 2, A. 鱼类宿主: 1) 奥布拉病毒属(Oblavirus),感染欧洲鲈鱼(Perca

fluviatilis) 1 种: ① 奥布拉鲈鱼病毒(*Oblavirus percae*, OBLV); 2) 条纹病毒属(*Striavirus*)感染条纹躄鱼(*Antennarius striatus*) 1 种: ② 躄鱼条纹丝状病毒(*Striavirus antennariid*, STAV); 3) 泰姆病毒属(*Thamnovirus*) 3 种: ③ 坎德泰姆病毒(*Thamnovirus kanderense*, KNDV)感染欧洲鲈鱼(*Perca fluviatilis*); ④ 鲈鱼泰姆病毒(*Thamnovirus percae*)也称菲维病毒(*Fiwi virus*, FIWIV)感染欧洲鲈鱼(*Perca fluviatilis*); ⑤ 鲈鱼泰姆病毒(*Thamnovirus thamnaconi*)也称黄礁病毒(*Huangjiāo virus*, HUJV)感染马面鲈(*Thamnaconus septentrionalis*); B. 哺乳动物宿主: 4) 正马尔堡病毒属(*Orthomarburgvirus*) 1 种: ⑥ 正马尔堡病毒(*Orthomarburgvirus marburgense*, MARV), 包括 2 个经典的毒株, 即马尔堡病毒(Marburg virus)和拉夫病毒(Ravn virus), 2 毒株在遗传进化上有大约 20% 的差异性[30]。5) 正埃博拉病毒属(*Orthoebolavirus*) 6 种: ⑦ 扎伊尔正埃博拉病毒(*Orthoebolavirus zairense*, ZEBOV); ⑧ 本迪布焦正埃博拉病毒(*Orthoebolavirus bundibugyoense*, BDBV); ⑨ 苏丹正埃博拉病毒(*Orthoebolavirus sudanense*, SUDV)、⑩ 邦巴利正埃博拉病毒(*Orthoebolavirus bombaliense*, BOMV); ⑪ 雷斯顿正埃博拉病毒(*Orthoebolavirus restonense*, RESTV); ⑫ 塔伊森林正埃博拉病毒(*Orthoebolavirus taiense*, TAFV); 6) 库瓦病毒属(*Cuevavirus*) 1 种: ⑬ 雨洞病毒(*Cuevavirus lloviuense*, LLOV); 7) 勒奇山病毒属(*Loebivirus*) 1 种: ⑭ *Loebivirus percae*; 8) 滇病毒属(*Dianlovirus*) 2 种: ⑮ 德宏病毒(*Dianlovirus dehongense*, DEHV); ⑯ 勐腊病毒(*Dianlovirus menglaense*, MLAV)。C. 爬行动物宿主: 9) 塔帕病毒属(*Tapjovirus*)感染普通蝮蛇(*Bothrops atrox*) 1 种: ⑰ 蝮蛇塔帕病毒(*Tapjovirus bothropis*, TAPV) [31]。丝状病毒科中的 MARV、ZEBOV、SUDV 和 BDBV 对人类具有高致病性, 可以引起高死亡率的严重出血热。该科内的其他病毒有些已被证实对人类无致命性, 如 RESTV [32], 有些则由于致命性尚未明确仍在不断研究中。除欧洲和美国的输入性病例外, 所有 FV 传染病暴发均发生在非洲[33]。我们基于美国国立生物技术信息中心(NCBI)上 9 个属 19 个代表菌株的完全或近似全核苷酸序列, 用 Clustal X 软件进行比对, 用 MEGAX 软件基于邻接法(Neighbor-Joining)构建系统发育树, 自展值只显示 70 以上(图 2)。

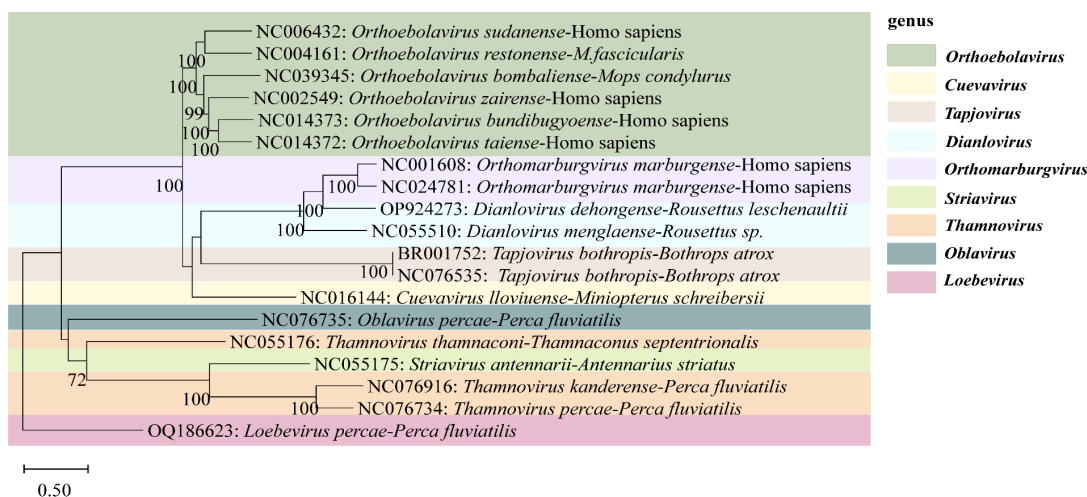


Figure 2. Phylogenetic tree of filoviruses
图 2. 丝状病毒系统发育进化树

4. 蝙蝠携带丝状病毒的血清学研究及病毒分离

4.1. 蝙蝠携带丝状病毒的血清流行病学调查

蝙蝠是 FV 公认的自然宿主。近年来, 越来越多的新型 FV 在蝙蝠中被发现, 其公共卫生风险已受到

广泛关注。现有研究显示,蝙蝠中 FV 的血清学阳性率介于 0.93%~53.04% [34] 之间。Rekedal [35] 等通过多重微球免疫分析法对马达加斯加果蝠开展血清学检测,发现埃博拉病毒、拉夫病毒和马尔堡病毒血清学阳性率分别为 1.50%~5.06%、15.36%~29.78% 及 12.55%~33.33%。在菲律宾,抱尾果蝠(*Rousettus amplexicaudatus*)中也检测到 RESTV 抗体阳性[36]; Laing [37] 等也证实,新加坡广泛分布的短耳犬蝠(*Cynopterus brachyotis*)、大长舌果蝠(*Eonycteris spelaea*)和短吻果蝠(*Penthetor lucasi*)中均存在埃博拉病毒抗体。国内方面,蔡建秋[38]采用间接酶联免疫吸附试验(Indirect Enzyme-Linked Immunosorbent Assay, ELISA),对云南省、广西壮族自治区、浙江省的蝙蝠 FV 抗体开展了血清流行病学调查,结果显示 FV 总抗体阳性率为 45.2% (141/312),其中云南、广西、浙江分别为 65.7% (94/143)、31.9% (15/47)、26.2% (32/122)。云南和浙江以新型 FV (DH04 株)流行最广,广西则以 RESTV 广泛流行[38]。上述血清流行率的显著差异可能源于多方面因素:宿主层面,不同蝙蝠物种(如果蝠与食虫蝠)的遗传背景、生态习性各不相同,可能影响其对 FV 的易感性和抗体持久性;此外,血清流行病学方法存在一定的局限性,不同研究采用的检测技术(如 ELISA、多重微球免疫分析、间接免疫荧光试验)在灵敏度和特异性上存在差异。Zhang [39] 等的研究表明,我国蝙蝠种群中存在着新型 FV (DH04 株)或 DH04 样病毒,并发现其血清样本中存在多个免疫应答反应。He [13] 等采用间接免疫荧光试验(Indirect Immunofluorescent Assay, IIFA)对云南的蝙蝠进行了 DEHV 抗体检测,测得 DEHV 血清学阳性率为 30.8%。上述研究共同表明,蝙蝠不仅携带多种新型 FV,还普遍存在多种 FV 混合感染的情况。

4.2. 蝙蝠中丝状病毒的分离

蝙蝠在 FV 的传播中扮演着至关重要的角色,但现阶段全球可开展 FV 分离的生物安全四级实验室(BSL-4)的科研机构数量有限,极大地制约了蝙蝠源 FV 的分离与鉴定工作。2009 年, Towner [40] 等通过使用 Vero E6 细胞从感染 FV 的埃及果蝠中分离出了 MARV。2022 年, Kemenesi [7] 等使用长翼蝠(*Miniopterus schreibersii*) SuBK12-08 细胞从匈牙利施伯赖(Schreiber)蝙蝠中成功分离 LLOV, 研究表明 LLOV 还可感染猴子和人的细胞,提示其具有潜在溢出的能力。2023 年, Tóth [8] 等使用 SuBK12-08 细胞从蝙蝠样本中建立了传染性 LLOV 分离株,证明该细胞系对 LLOV 感染高度敏感,并证实了先前的观察结果,即这些蝙蝠是自然界中病毒的有效宿主。2024 年, He [13] 等使用 Vero 细胞分离 DEHV, 并且证实了该病毒具有广泛的细胞种类亲和性,可以在人、猴、仓鼠、鼠耳蝠、牛、犬或猪的肝、肺、肾或卵巢细胞系中高效复制,但是对于在蝙蝠和其他哺乳动物宿主中的致病性仍不清楚。通过以上的研究我们可以发现,细胞系的选择与病毒种类密切相关,但是否是导致病毒分离成功与否的关键原因还需通过更多后续研究加以验证。成功分离不仅可以为疫苗的研发提供帮助,更是我们应对新发传染病的源头资料,但是目前关于 FV 的分离数据有限,病毒分离的任务任重道远。

5. 蝙蝠丝状病毒的宿主特征

随着越来越多的研究证实蝙蝠是 FV 的天然宿主,大量研究开始聚焦于蝙蝠与 FV 之间的遗传进化关系及其溢出风险。现已证实至少 4 属 9 种的 FV 与蝙蝠相关(表 1)。库瓦病毒属,在长翼蝠(*Miniopterus schreibersii*)和南方长翼蝠(*Miniopterus pusillus*)中均有发现;滇病毒属则主要在果蝠中检出;正埃博拉病毒属在小尾巴蝙蝠(*Chaerephon pumilus*)、安哥拉犬吻蝠(*Mops condylurus*)、黄毛果蝠(*Eidolon helvum*)、长翼蝠、金冠飞狐(*Acerodon jubatus*)、棕果蝠(*Rousettus leschenaultii*)、小黄蝠(*Scotophilus kuhli*)、中蹄蝠(*Hipposideros larvatus*)、马铁菊头蝠(*Rhinolophus ferrumequinum*)、大长舌果蝠(*Eonycteris spelaea*)、锤头果蝠(*Hypsiposideros monstruosus*)、无尾肩章果蝠(*Epomops franqueti*)和小颌果蝠(*Myonycteris torquata*)中发现; Swanepoel [41] 等研究发现, ZEBOV 能在安哥拉犬吻蝠(*Tadarida condylura*), 小犬吻蝠(*T. pumila*)和瓦氏

肩毛果蝠(*Epomophorus wahlbergi*) 3 种不同类型的蝙蝠中复制, 血清呈阳性, 同时也能在排泄物中检出病毒。正马尔堡病毒属在埃及果蝠(*Rousettus aegyptiacus*)、南非蹄蝠(*Hipposideros caffer*)、大长翼蝠(*Miniopterus inflatus*)、小黄蝠、中蹄蝠、马铁菊头蝠中均有发现。以及在大长舌果蝠、抱尾果蝠(*Rousettus amplexicaudatus*)、棕果蝠中所发现的未分类的 FV, 无一不说明了 FV 与蝙蝠密切的关系。

Table 1. Host and geographical distribution of bat-borne filoviruses worldwide
表 1. 全球蝙蝠丝状病毒的宿主及地区分布

病毒属	病毒(种)	宿主动物	蝙蝠食性	国家/地区	采样年份	检测方法	检出情况	
1. 库瓦病毒属 (<i>Cuevavirus</i>)	1) 雨洞病毒 (<i>Cuevavirus lloviuense</i>)	长翼蝠 (<i>Miniopterus schreibersii</i>)	食虫性	西班牙[6]	2003	PCR ^{a,i}	25/1329	
				匈牙利[47]	2016	PCR ^{h,i}	1/5	
				意大利[8]	2020	PCR ⁱ	1/276	
				波斯尼亚 - 黑塞哥维那[9]	2022	PCR ^h	9/37	
		南长翼蝠(<i>Miniopterus pusillus</i>)		中国广西[48]	2015	NGS	8/59	
2. 滇病毒属 (<i>Dianlovirus</i>)	2) 勐腊病毒 (<i>Dianlovirus menglaense</i>)	果蝠属	/	中国云南[12] [49]	2015	PCR ^h	5/57	
	3) 德宏病毒 (<i>Dianlovirus dehongense</i>)	棕果蝠	食果性	中国德宏[13]	2014~2022	PCR ^g	1/476	
3. 正埃博拉病毒属 (<i>Orthoebolavirus</i>)	4) 邦巴利正埃博拉病毒 (<i>Orthoebolavirus bombaliense</i>)	小尾巴蝙蝠(<i>Chaerephon pumilus</i>)、 安哥拉犬吻蝠(<i>Mops condylurus</i>)	食虫性	塞拉利昂[50]	2016	PCR ^b	4/244	
				几内亚[51]	2018~2019	PCR ⁱ	3/165	
				肯尼亚[52]	2016~2018	PCR ^{c,d}	1/271	
				莫桑比克[53]	2015	PCR ^h	3/265	
			安哥拉犬吻蝠		坦桑尼亚[54]	2013~2017	PCR ^{e,h}	1/349
			黄毛果蝠(<i>Eidolon helvum</i>)	食果性	赞比亚[55]	2006~2013	ELISA	8/748
		5) 雷斯顿正埃博拉病毒 (<i>Orthoebolavirus restonense</i>)	长翼蝠、金冠飞狐(<i>Acerodon jubatus</i>)	食虫性 食果性	菲律宾[56]	2010	PCR ^{h,i} WB、ELISA	3/464、3/412
4. 正埃博拉病毒属 (<i>Orthoebolavirus</i>)	6) 雷斯顿正埃博拉病毒 (<i>Orthoebolavirus restonense</i>)	棕果蝠(<i>Rousettus leschenaultii</i>) 小黄蝠(<i>Scotophilus kuhli</i>)、 中蹄蝠(<i>Hipposideros larvatus</i>) 马铁菊头蝠 (<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>)	食虫性	孟加拉[57]	2010~2011	ELISA、WB	5/273	
				中国广西[38]	2012~2016		20/122	
				中国浙江[38]	2012~2016	ELISA	1/47	
				中国云南[38]	2012~2016		52/143	
		7) 苏丹正埃博拉病毒 (<i>Orthoebolavirus sudanense</i>)	黄毛果蝠	食果性	赞比亚[55]	2006~2013	ELISA	19/748
			大长舌果蝠(<i>Eonycteris spelaea</i>)	食花蜜	印度[58]	2018		1/46
		8) 塔伊森林正埃博拉病毒 (<i>Orthoebolavirus taiense</i>)	黄毛果蝠	食果性	赞比亚[55]	2006~2013	ELISA	9/748
			锤头果蝠 (<i>Hypsignathus Monstrosus</i>)、 无尾肩章果蝠(<i>Epomops franqueti</i>)、 小颌果蝠(<i>Myonycteris torquata</i>)	食果性	加蓬[59]	2002~2003	PCR ^h	13/410
			黄毛果蝠		赞比亚[55]	2006~2013		19/748
		9) 扎伊尔埃博拉病毒 (<i>Orthoebolavirus zairense</i>)	马铁菊头蝠	食虫性	中国浙江[38]	2012~2017		3/47
		棕果蝠	食果性	中国云南[38]	2012~2018	ELISA	42/143	
		安哥拉犬吻蝠、小尾巴蝙蝠、 <i>Molossinae</i> 、 无尾肩章果蝠、锤头果蝠	食虫性	邻国刚果共和国 [60]的莫萨卡、 利兰加	2018		14/172	
		小黄蝠、中蹄蝠		中国广西[38]	2012~2016		12/122	

续表

5. 正马尔堡病毒属 (<i>Orthomarburgvirus</i>)	10) 正马尔堡病 (<i>Orthomarburgvirus marburgense</i>)	埃及果蝠(<i>Rousettus aegyptiacus</i>)	食果性	几内亚[61]	2022	PCR ⁱ	3/501
				塞拉利昂[62]	2017~2018	PCR ^{h,i}	11/1755
		埃及果蝠、南非蹄蝠 (<i>Hipposideros caffer</i>)	食果性、 食虫性	乌干达[40]	2007~2008	PCR ⁱ	32/1220
		大长翼蝠(<i>Miniopterus inflatus</i>)、 Rhinolophus eloquens、埃及果蝠	食虫性、 食果性	刚果民主共和国 [63]	1999	PCR ^f	12/381
		小黄蝠、中蹄蝠、		中国广西[38]	2012~2016		5/122
		马铁菊头蝠、	食虫性	中国浙江[38]	2012~2017	ELISA	2/122
		棕果蝠	食果性	中国云南[38]	2012~2018		30/143
未分类	<i>Filoviridae</i> sp.	大长舌果蝠	食花蜜	新加坡[64]	2016~2017	/	/
		棕果蝠	食果性	中国云南[11]	2013	PCR ^g	1/29
		大长舌果蝠	食花蜜	中国云南[49]	2009	PCR ^{h,i}	10/93、10/93
		果蝠属	/	中国云南[49]	2009	PCR ^{h,i}	10/93、10/93
		大长舌果蝠	食花蜜	中国云南[49]	2015	PCR ^{h,i}	5/57、10/57
		果蝠属	/	中国云南[49]	2015	PCR ^{h,i}	5/57、10/57
		抱尾果蝠	食果性	越南[65]	2020~2021	PCR ^g	5/248
未分类	<i>Bat filovirus</i>	棕果蝠	食果性	越南[65]	2020~2021	PCR ^g	5/248

注: /代表目前未获得信息; ^a代表 Degenerate consensus PCR; ^b代表 Nested filovirus ‘family level’ consensus PCR; ^c代表 pan-filovirus RT-qPCR; ^d代表 Bombali virus-specific RT-PCR; ^e代表 BOMV-specific qPCR; ^f代表 Marburg nested VP35 RT-PCR; ^g代表 Pan-FiV nested RT-PCR; ^h代表 RT-PCR; ⁱ代表 RT-qPCR; WB 代表 Western blot; NGS 代表高通量测序。

6. 蝙蝠中丝状病毒的分子检测方法

研究表明,若将埃博拉的确诊时间从平均 5 天缩短至 1 天,那么死亡率可由 80%降至接近于 0% [42],因此快速而敏感的检测方法对于 FV 的防控具有重要意义。目前的检测方法[43]包括逆转录聚合酶链式反应(Reverse Transcription Polymerase Chain Reaction, RT-PCR)、二代测序(next generation sequencing, NGS)、ELISA (抗体和抗原的检测)、病毒分离、电子显微镜等;此外还有更快、更灵敏、适用于现场检测的方法:多重荧光定量 PCR (multiplex real-time PCR)和基于 CRISPR 的生物传感器(CRISPR-based biosensors)。其中 RT-PCR 和实时荧光 RT-PCR (Real-time RT PCR)被应用于 EBOV 的早期诊断,相比于常规 RT-PCR, Real-time RT PCR 有更高的特异性,并且可以在 2~3 小时快速得出结果[44]。Heimsch 等[45]开发的半巢式广谱 FV 通用检测方法(hemi-nested generic PanFilo assay)具有极高的灵敏性,能够检测所有已知的埃博拉病毒和马尔堡病毒以及蝙蝠携带的 FV;该方法既具备测序能力,又可识别已知的和新型的毒株。此外,巢式 PCR (Nested PCR)、半巢式 PCR (Hemi-nested PCR)、定量 PCR (Quantitative PCR)等检测方法在针对蝙蝠的血液、咽拭子、组织及组织的混合匀浆液中 FV 检测方面也得到了广泛的开发与应用[46]。

7. 展望

FV 的高致病性和高死亡率常常令人“闻‘丝’色变”,遗憾的是我们并没有特异的药物治疗和疫苗储备,并且在一些资源有限的国家,实验室诊断、疾病检测和防制也是一大挑战。随着多种新型 FV 在蝙蝠中的检出,尤其是对人类的致病性尚未明确的丝状病毒,都应引起我们的高度警惕。而蝙蝠与丝状病毒的关系也是我们研究的重点,特别是不同种蝙蝠与不同的 FV 的关系。只有通过对蝙蝠中 FV 的持久监测,及时掌握蝙蝠种群中所循环的 FV 种类,对新发传染病做好预警,研发预防控制措施,才能将暴发风

险降至最低。为此,未来应该聚焦于以下方面:其一,针对不同蝙蝠物种及其地理栖息地,建立每季度或每半年的持续性监测网络,通过高通量测序和特异性 RT-PCR 及时掌握蝙蝠种群与丝状病毒之间的关系;其二,构建丝状病毒的体外细胞模型,明确致病机制和传播风险;其三,研发广谱抗丝状病毒药物前体,为当前缺乏特效药的困境提供储备。

基金项目

大理大学人兽共患病跨境防控及检疫创新团队(ZKPY2019302)资助。

参考文献

- [1] Jones, K.E., Patel, N.G., Levy, M.A., Storeygard, A., Balk, D., Gittleman, J.L., *et al.* (2008) Global Trends in Emerging Infectious Diseases. *Nature*, **451**, 990-993. <https://doi.org/10.1038/nature06536>
- [2] Stephens, P.R., Gottdenker, N., Schatz, A.M., Schmidt, J.P. and Drake, J.M. (2021) Characteristics of the 100 Largest Modern Zoonotic Disease Outbreaks. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **376**, Article ID: 20200535. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0535>
- [3] Kamorudeen, R.T., Adedokun, K.A. and Olarinmoye, A.O. (2020) Ebola Outbreak in West Africa, 2014-2016: Epidemic Timeline, Differential Diagnoses, Determining Factors, and Lessons for Future Response. *Journal of Infection and Public Health*, **13**, 956-962. <https://doi.org/10.1016/j.jiph.2020.03.014>
- [4] Siebert, R., Shu, H., Slenczka, W., Peters, D. and Müller, G. (1967) [On the Etiology of an Unknown Human Infection Originating from Monkeys]. *DMW—Deutsche Medizinische Wochenschrift*, **92**, 2341-2343. <https://doi.org/10.1055/s-0028-1106144>
- [5] Slenczka, W. (2017) Filovirus Research: How It Began. In: Mühlberger, E., Hensley, L. and Towner, J., Eds., *Marburg- and Ebolaviruses*, Springer, 3-21. https://doi.org/10.1007/82_2017_8
- [6] Negrodo, A., Palacios, G., Vázquez-Morón, S., González, F., Dopazo, H., Molero, F., *et al.* (2011) Discovery of an Ebolavirus-Like Filovirus in Europe. *PLOS Pathogens*, **7**, e1002304. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1002304>
- [7] Kemenesi, G., Tóth, G.E., Mayora-Neto, M., Scott, S., Temperton, N., Wright, E., *et al.* (2022) Author Correction: Isolation of Infectious Lloviu Virus from Schreiber's Bats in Hungary. *Nature Communications*, **13**, Article No. 5246. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-32735-w>
- [8] Tóth, G.E., Hume, A.J., Suder, E.L., Zeghib, S., Ábrahám, Á., Lanszki, Z., *et al.* (2023) Isolation and Genome Characterization of Lloviu Virus from Italian Schreiber's Bats. *Scientific Reports*, **13**, Article No. 11310. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-38364-7>
- [9] Goletic, S., Goletic, T., Omeragic, J., Supic, J., Kapo, N., Nicevic, M., *et al.* (2023) Metagenomic Sequencing of Lloviu Virus from Dead Schreiber's Bats in Bosnia and Herzegovina. *Microorganisms*, **11**, Article 2892. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11122892>
- [10] Pan, Y., Zhang, W., Cui, L., Hua, X., Wang, M. and Zeng, Q. (2014) Reston Virus in Domestic Pigs in China. *Archives of Virology*, **159**, 1129-1132. <https://doi.org/10.1007/s00705-012-1477-6>
- [11] He, B., Feng, Y., Zhang, H., Xu, L., Yang, W., Zhang, Y., *et al.* (2015) Filovirus RNA in Fruit Bats, China. *Emerging Infectious Diseases*, **21**, 1675-1677. <https://doi.org/10.3201/eid2109.150260>
- [12] Yang, X., Tan, C.W., Anderson, D.E., Jiang, R., Li, B., Zhang, W., *et al.* (2019) Characterization of a Filovirus (Měnglà Virus) from Rousettus Bats in China. *Nature Microbiology*, **4**, 390-395. <https://doi.org/10.1038/s41564-018-0328-y>
- [13] He, B., Hu, T., Yan, X., Pa, Y., Liu, Y., Liu, Y., *et al.* (2024) Isolation, Characterization, and Circulation Sphere of a Filovirus in Fruit Bats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **121**, e2313789121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2313789121>
- [14] 陈章馥. 蝙蝠等自然疫源性疾病潜在动物宿主携带病毒的分子流行病学调查[D]: [硕士学位论文]. 济南: 山东大学, 2023.
- [15] Simmons, N.B. and Cirranello, A.L. (2024) Bat Species of the World: A Taxonomic and Geographic Database. <https://batnames.org/home.html>
- [16] 王宇洋. 蝙蝠病毒组学及潜在威胁病毒发现[D]: [博士学位论文]. 北京: 北京协和医学院, 2023.
- [17] Tian, J., Sun, J., Li, D., Wang, N., Wang, L., Zhang, C., *et al.* (2022) Emerging Viruses: Cross-Species Transmission of Coronaviruses, Filoviruses, Henipaviruses, and Rotaviruses from Bats. *Cell Reports*, **39**, Article ID: 110969. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2022.110969>

- [18] Wilkinson, G.S. and South, J.M. (2002) Life History, Ecology and Longevity in Bats. *Aging Cell*, **1**, 124-131. <https://doi.org/10.1046/j.1474-9728.2002.00020.x>
- [19] Gorbunova, V., Seluanov, A. and Kennedy, B.K. (2020) The World Goes Bats: Living Longer and Tolerating Viruses. *Cell Metabolism*, **32**, 31-43. <https://doi.org/10.1016/j.cmet.2020.06.013>
- [20] Jebb, D., Huang, Z., Pippel, M., Hughes, G.M., Lavrichenko, K., Devanna, P., et al. (2020) Six Reference-Quality Genomes Reveal Evolution of Bat Adaptations. *Nature*, **583**, 578-584. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2486-3>
- [21] Wang, L., Gamage, A.M., Chan, W.O.Y., Hiller, M. and Teeling, E.C. (2021) Decoding Bat Immunity: The Need for a Coordinated Research Approach. *Nature Reviews Immunology*, **21**, 269-271. <https://doi.org/10.1038/s41577-021-00523-0>
- [22] Moratelli, R. and Calisher, C.H. (2015) Bats and Zoonotic Viruses: Can We Confidently Link Bats with Emerging Deadly Viruses? *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **110**, 1-22. <https://doi.org/10.1590/0074-02760150048>
- [23] Biedenkopf, N., Bukreyev, A., Chandran, K., Di Paola, N., Formenty, P.B.H., Griffiths, A., et al. (2024) ICTV Virus Taxonomy Profile: Filoviridae 2024. *Journal of General Virology*, **105**, Article ID: 001955. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001955>
- [24] Abir, M.H., Rahman, T., Das, A., Etu, S.N., Nafiz, I.H., Rakib, A., et al. (2022) Pathogenicity and Virulence of Marburg Virus. *Virulence*, **13**, 609-633. <https://doi.org/10.1080/21505594.2022.2054760>
- [25] Watanabe, S., Noda, T., Halfmann, P., Jasenosky, L. and Kawaoka, Y. (2007) Ebola Virus (EBOV) VP24 Inhibits Transcription and Replication of the EBOV Genome. *The Journal of Infectious Diseases*, **196**, S284-S290. <https://doi.org/10.1086/520582>
- [26] Wilson, J.A., Bray, M., Bakken, R. and Hart, M.K. (2001) Vaccine Potential of Ebola Virus VP24, VP30, VP35, and VP40 Proteins. *Virology*, **286**, 384-390. <https://doi.org/10.1006/viro.2001.1012>
- [27] Brauburger, K., Hume, A.J., Mühlberger, E. and Olejnik, J. (2012) Forty-Five Years of Marburg Virus Research. *Viruses*, **4**, 1878-1927. <https://doi.org/10.3390/v4101878>
- [28] Taylor, D.J., Dittmar, K., Ballinger, M.J. and Bruenn, J.A. (2011) Evolutionary Maintenance of Filovirus-Like Genes in Bat Genomes. *BMC Evolutionary Biology*, **11**, Article No. 336. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-336>
- [29] Feldmann, H., Volchkov, V.E., Volchkova, V.A., Ströher, U. and Klenk, H. (2001) Biosynthesis and Role of Filoviral Glycoproteins. *Journal of General Virology*, **82**, 2839-2848. <https://doi.org/10.1099/0022-1317-82-12-2839>
- [30] Towner, J.S., Khristova, M.L., Sealy, T.K., Vincent, M.J., Erickson, B.R., Bawiec, D.A., et al. (2006) Marburgvirus Genomics and Association with a Large Hemorrhagic Fever Outbreak in Angola. *Journal of Virology*, **80**, 6497-6516. <https://doi.org/10.1128/jvi.00069-06>
- [31] International Committee on Taxonomy of Viruses. <https://ictv.global/taxonomy>
- [32] Pappalardo, M., Juliá, M., Howard, M.J., Rossman, J.S., Michaelis, M. and Wass, M.N. (2016) Conserved Differences in Protein Sequence Determine the Human Pathogenicity of Ebolaviruses. *Scientific Reports*, **6**, Article No. 23743. <https://doi.org/10.1038/srep23743>
- [33] Languon, S. and Quaye, O. (2019) Filovirus Disease Outbreaks: A Chronological Overview. *Virology: Research and Treatment*, **10**, 1-12. <https://doi.org/10.1177/1178122x19849927>
- [34] Odoom, T., El-Duah, P., Dumevi, R.M., Muzeniak, T., Tasiame, W., Abbiw, R.K., et al. (2026) Systematic Review on Marburg Virus Prevalence and Persistence in Animals. *Frontiers in Veterinary Science*, **13**, Article 1756506. <https://doi.org/10.3389/fvets.2026.1756506>
- [35] Rekedal, M.S., Ruhs, E.C., Ranaivoson, H.C., Mittal, N., Sterling, S.L., Kettenburg, G., et al. (2025) Serologic Evidence of Orthomarburgviruses and an Orthoebolavirus in Frugivorous Malagasy Bats. *One Health Outlook*, **7**, Article No. 55. <https://doi.org/10.1186/s42522-025-00178-0>
- [36] Taniguchi, S., Watanabe, S., Masangkay, J.S., Omatsu, T., Ikegami, T., Alviola, P., et al. (2011) Reston Ebolavirus Antibodies in Bats, the Philippines. *Emerging Infectious Diseases*, **17**, 1559-1560. <https://doi.org/10.3201/eid1708.101693>
- [37] Laing, E.D., Mendenhall, I.H., Linster, M., Low, D.H.W., Chen, Y., Yan, L., et al. (2018) Serologic Evidence of Fruit Bat Exposure to Filoviruses, Singapore, 2011-2016. *Emerging Infectious Diseases*, **24**, 114-117. <https://doi.org/10.3201/eid2401.170401>
- [38] 蔡建秋. 蝙蝠感染丝状病毒的血清学调查[D]: [硕士学位论文]. 长春: 吉林大学, 2017.
- [39] Zhang, C., Wang, Z., Cai, J., Yan, X., Zhang, F., Wu, J., et al. (2020) Seroreactive Profiling of Filoviruses in Chinese Bats Reveals Extensive Infection of Diverse Viruses. *Journal of Virology*, **94**, e02042-19. <https://doi.org/10.1128/jvi.02042-19>
- [40] Towner, J.S., Amman, B.R., Sealy, T.K., Carroll, S.A.R., Comer, J.A., Kemp, A., et al. (2009) Isolation of Genetically Diverse Marburg Viruses from Egyptian Fruit Bats. *PLOS Pathogens*, **5**, e1000536. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1000536>

- [41] Swanepoel, R., Leman, P.A., Burt, F.J., Zachariades, N.A., Braack, L.E.O., Ksiazek, T.G., *et al.* (1996) Experimental Inoculation of Plants and Animals with Ebola Virus. *Emerging Infectious Diseases*, **2**, 321-325. <https://doi.org/10.3201/eid0204.960407>
- [42] Dhillon, R.S., Srikrishna, D., Garry, R.F. and Chowell, G. (2015) Ebola Control: Rapid Diagnostic Testing. *The Lancet Infectious Diseases*, **15**, 147-148. [https://doi.org/10.1016/s1473-3099\(14\)71035-7](https://doi.org/10.1016/s1473-3099(14)71035-7)
- [43] Ndayambaje, M., Zaher, K., Wahnou, H., Iradukunda, P.G., Habyarimana, T., Gashema, P., *et al.* (2026) Diagnostic and Surveillance Strategies for Marburg Virus Persistence in the Male Reproductive Tract: Insights from Ebola and Zika Viruses. *Systems Biology in Reproductive Medicine*, **72**, 241-251. <https://doi.org/10.1080/19396368.2026.2652242>
- [44] Broadhurst, M.J., Brooks, T.J.G. and Pollock, N.R. (2016) Diagnosis of Ebola Virus Disease: Past, Present, and Future. *Clinical Microbiology Reviews*, **29**, 773-793. <https://doi.org/10.1128/cmr.00003-16>
- [45] Heimsch, K.C., Bleicker, T., Best, T.D., Presser, L.D., Molenkamp, R., Jääskeläinen, A.J., *et al.* (2025) Coordinated Implementation of a Conventional PCR Assay to Detect All Ebola and Marburg Virus Species in a European Laboratory Network. *Journal of Clinical Virology*, **178**, Article ID: 105808. <https://doi.org/10.1016/j.jcv.2025.105808>
- [46] Zhou, S., Liu, B., Han, Y., Wang, Y., Chen, L., Wu, Z., *et al.* (2021) ZOVER: The Database of Zoonotic and Vector-Borne Viruses. *Nucleic Acids Research*, **50**, D943-D949. <https://doi.org/10.1093/nar/gkab862>
- [47] Kemenesi, G., Kurucz, K., Dallos, B., Zana, B., Földes, F., Boldogh, S., *et al.* (2018) Re-Emergence of Lloviu Virus in *Miniopterus schreibersii* Bats, Hungary, 2016. *Emerging Microbes & Infections*, **7**, 1-4. <https://doi.org/10.1038/s41426-018-0067-4>
- [48] 闫晓敏. 我国蝙蝠携带 RNA 病毒的病原生态学[D]: [博士学位论文]. 北京: 军事科学院, 2024.
- [49] Yang, X., Zhang, Y., Jiang, R., Guo, H., Zhang, W., Li, B., *et al.* (2017) Genetically Diverse Filoviruses in *Rousettus* and *Eonycteris* spp. Bats, China, 2009 and 2015. *Emerging Infectious Diseases*, **23**, 482-486. <https://doi.org/10.3201/eid2302.161119>
- [50] Goldstein, T., Anthony, S.J., Gbakima, A., Bird, B.H., Bangura, J., Tremeau-Bravard, A., *et al.* (2018) Author Correction: The Discovery of Bombali Virus Adds Further Support for Bats as Hosts of Ebolaviruses. *Nature Microbiology*, **3**, 1486-1486. <https://doi.org/10.1038/s41564-018-0315-3>
- [51] Karan, L.S., Makenov, M.T., Korneev, M.G., Sacko, N., Boumbaly, S., Yakovlev, S.A., *et al.* (2019) Bombali Virus in *Mops condylurus* Bats, Guinea. *Emerging Infectious Diseases*, **25**, 1774-1775. <https://doi.org/10.3201/eid2509.190581>
- [52] Forbes, K.M., Webala, P.W., Jääskeläinen, A.J., Abdurahman, S., Ogola, J., Masika, M.M., *et al.* (2019) Bombali Virus in *Mops condylurus* Bat, Kenya. *Emerging Infectious Diseases*, **25**, 955-957. <https://doi.org/10.3201/eid2505.181666>
- [53] Lebarbenchon, C., Goodman, S.M., Hoarau, A.O.G., Le Minter, G., Dos Santos, A., Schoeman, M.C., *et al.* (2022) Bombali Ebolavirus in *Mops condylurus* Bats (Molossidae), Mozambique. *Emerging Infectious Diseases*, **28**, 2583-2585. <https://doi.org/10.3201/eid2812.220853>
- [54] Dux, A., Lwitiho, S.E., Ayouba, A., Röthemeier, C., Merkel, K., Weiss, S., *et al.* (2024) Detection of Bombali Virus in a *Mops Condylurus* Bat in Kyela, Tanzania. *Viruses*, **16**, Article 1227. <https://doi.org/10.3390/v16081227>
- [55] Ogawa, H., Miyamoto, H., Nakayama, E., Yoshida, R., Nakamura, I., Sawa, H., *et al.* (2015) Seroepidemiological Prevalence of Multiple Species of Filoviruses in Fruit Bats (*Eidolon helvum*) Migrating in Africa. *Journal of Infectious Diseases*, **212**, S101-S108. <https://doi.org/10.1093/infdis/jiv063>
- [56] Jayme, S.I., Field, H.E., de Jong, C., Olival, K.J., Marsh, G., Tagtag, A.M., *et al.* (2015) Molecular Evidence of Ebola Reston Virus Infection in Philippine Bats. *Virology Journal*, **12**, Article No. 107. <https://doi.org/10.1186/s12985-015-0331-3>
- [57] Olival, K.J., Islam, A., Yu, M., Anthony, S.J., Epstein, J.H., Khan, S.A., *et al.* (2013) Ebola Virus Antibodies in Fruit Bats, Bangladesh. *Emerging Infectious Diseases*, **19**, 270-273. <https://doi.org/10.3201/eid1902.120524>
- [58] Dovih, P., Laing, E.D., Chen, Y., Low, D.H.W., Ansil, B.R., Yang, X., *et al.* (2019) Filovirus-Reactive Antibodies in Humans and Bats in Northeast India Imply Zoonotic Spillover. *PLOS Neglected Tropical Diseases*, **13**, e0007733. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0007733>
- [59] Leroy, E.M., Kumulungui, B., Pourrut, X., Rouquet, P., Hassanin, A., Yaba, P., *et al.* (2005) Fruit Bats as Reservoirs of Ebola Virus. *Nature*, **438**, 575-576. <https://doi.org/10.1038/438575a>
- [60] Seifert, S.N., Fischer, R.J., Kuisma, E., Badzi Nkoua, C., Bounga, G., Akongo, M., *et al.* (2022) Zaire Ebolavirus Surveillance near the Bikoro Region of the Democratic Republic of the Congo during the 2018 Outbreak Reveals Presence of Seropositive Bats. *PLOS Neglected Tropical Diseases*, **16**, e0010504. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0010504>
- [61] Makenov, M.T., Boumbaly, S., Tolno, F.R., Sacko, N., N'Fatoma, L.T., Mansare, O., *et al.* (2023) Marburg Virus in Egyptian *Rousettus* Bats in Guinea: Investigation of Marburg Virus Outbreak Origin in 2021. *PLOS Neglected Tropical Diseases*, **17**, e0011279. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0011279>
- [62] Amman, B.R., Bird, B.H., Bakarr, I.A., Bangura, J., Schuh, A.J., Johnny, J., *et al.* (2020) Isolation of Angola-Like Marburg Virus from Egyptian Rousette Bats from West Africa. *Nature Communications*, **11**, Article No. 510.

<https://doi.org/10.1038/s41467-020-14327-8>

- [63] Swanepoel, R., Smit, S.B., Rollin, P.E., Formenty, P., Leman, P.A., Kemp, A., *et al.* (2007) Studies of Reservoir Hosts for Marburg Virus. *Emerging Infectious Diseases*, **13**, 1847-1851. <https://doi.org/10.3201/eid1312.071115>
- [64] Paskey, A.C., Ng, J.H.J., Rice, G.K., Chia, W.N., Philipson, C.W., Foo, R.J.H., *et al.* (2020) The Temporal RNA Virome Patterns of a Lesser Dawn Bat (*Eonycteris spelaea*) Colony Revealed by Deep Sequencing. *Virus Evolution*, **6**, veaa017. <https://doi.org/10.1093/ve/veaa017>
- [65] Makenov, M.T., Le, L.A.T., Stukolova, O.A., Radyuk, E.V., Morozkin, E.S., Bui, N.T.T., *et al.* (2023) Detection of Filoviruses in Bats in Vietnam. *Viruses*, **15**, Article 1785. <https://doi.org/10.3390/v15091785>