网络出版时间:2026-01-09 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.07.004

节肢动物中人兽共患病毒多样性研究进展

徐博捷[1,2],叶庄新[3],李俊敏[3]

(1 宁波大学 医学部 公共卫生学院,浙江 宁波 315211;2 宁波大学 One Health科学研究院,浙江 宁波 315211;
3 宁波大学 农产品质量安全全国重点实验室 植物病毒学研究所,浙江 宁波 315211)

[摘 要] 节肢动物是动物界中物种最丰富的门类,与人类、畜禽及野生动物接触频繁,因此在人兽共患病的传播网络中占据重要地位。本研究系统性梳理了各类节肢动物中已报道的人兽共患病毒及具有潜在跨物种传播风险的病毒,为新发传染病的防控提供科学依据。

[关键词] 节肢动物;人兽共患病毒;病毒组学;跨种传播

[中图分类号] S855 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)07-0027-07

Recent advances in the diversity of zoonotic viruses in arthropods

XU Bojie[1,2], YE Zhuangxin[3], LI Junmin[3]

(1 *School of Public Health, Health Science Center, Ningbo University, Ningbo, Zhejiang* 315211, *China*;
2 *One Health Science Institute, Ningbo University, Ningbo, Zhejiang* 315211, *China*; 3 *Institute of Plant Virology, State Key Laboratory for Quality and Safety of Agro-Products, Ningbo University, Ningbo, Zhejiang* 315211, *China*)

Abstract: Arthropoda, the most abundant animal phylum, frequently interacts with humans, livestock, and wildlife, holding important positions in zoonotic disease transmission networks. This study systematically reviews current knowledge of zoonotic and potentially cross-species transmissible viruses in various arthropods, to provide a scientific basis for the surveillance and control of emerging infectious diseases.

Key words: arthropods; zoonotic viruses; viromics; cross-species transmission

节肢动物门是动物界包含最多物种的门,已知的物种超过120万种,此外还有大量未被发现或明确描述的种类。节肢动物通常被定义为具备外骨骼、分段身体和成对关节附肢的无脊椎动物,其形态多样,绝大部分属于昆虫(六足亚门),但也包括蜈蚣(多足亚门)、蜘蛛(螯肢亚门)、虾蟹(甲壳亚门)等[1]。节肢动物具有广泛的适应性,能够在陆地、海洋和淡水等生态系统中生活,与各种宿主频繁接触,因此除其本身可作为病虫害外,还是众多病原体的携带者和传播者,尤其是在新发的人兽共患病病原体传播网络中扮演着重要角色[2-3]。

近年来,由节肢动物相关病毒引发的人兽共患病频发,如登革热、寨卡病毒病、西尼罗热、克里米亚-刚果出血热及波瓦桑脑炎等。与此同时,随着病毒组学技术的应用,人们在大量非传统媒介(如蚤类、甲虫、蟋蟀、蛛蝇等)中鉴定到多种新型RNA病毒,表明节肢动物处在疫病传播的关键生态位[4]。在此基础上,更深入的研究表明,节肢动物与病毒之间并非简单的载体-病原体关系,而是经长期生态适应与分子互作形成的协同进化体系,一些病毒可以通过水平转移的方式将自身基因整合到节肢动物上[5-6],许多病毒还可以演化出适应节肢动物特定

[收稿日期] 2025-10-15 [修回日期] 2025-12-09
[基金项目] 国家自然科学基金项目(32302954);浙江省基础公益研究计划项目(LQ23C180004)
[作者简介] 徐博捷(1992—),男,浙江宁波人,讲师,博士,硕士生导师,主要从事人兽共患病研究。E-mail:xubojie@nbu.edu.cn

组织结构的复制机制,这些病毒通过垂直传播、环境耐受性增强等方式在节肢动物种群中长期稳定存在[7-8]。这种宿主-病毒长期协同演化的关系不仅有助于病毒在节肢动物体内的稳定存在,也推动了病毒在复制机制、遗传整合和传播方式上的多样化演变。本研究以"目"级分类单位为基础,系统梳理在各类节肢动物(包括双翅目、蚤目、鳞翅目、直翅目、鞘翅目、蜚蠊目、半翅目、蜱螨亚纲(旧称蜱螨目)和蜘蛛目等)中发现的人兽共患病毒种类,探讨其传播方式、生物适应机制与病毒进化特征的协同关系,为解析病毒起源、宿主转换与生态稳定性提供新的进化视角。

1 双翅目中的人兽共患病毒

双翅目昆虫是目前最重要的病毒传播媒介类型,包括蚊、蠓、白蛉、虻、蝇等多个亚类。这类昆虫繁殖能力强,宿主范围广,且通常具有吸血行为,因而与许多人兽共患病毒的增殖与传播密切相关。

蚊是最重要的病毒媒介昆虫,可传播多种人兽共患病毒,主要包括:(1)大量虫媒黄病毒,如黄热病毒、登革病毒、日本脑炎病毒、寨卡病毒、西尼罗病毒、乌苏图病毒、圣路易斯脑炎病毒、墨累谷脑炎病毒、卡西帕科雷病毒、昆津病毒、伊列乌斯病毒、罗西奥病毒、韦塞尔斯布朗病毒等[9-12];(2)披膜病毒(又称甲病毒),如基孔肯雅病毒、东方马脑炎病毒、西方马脑炎病毒等[13];(3)呼肠孤病毒,如版纳病毒以及最近报道的一种潜在人兽共患病毒——卡迪皮罗病毒[14];(4)布尼亚病毒,如裂谷热病毒、巴泰病毒、奥罗普切病毒、Ngari病毒、卡奇谷病毒等[15-17];(5)弹状病毒,主要是水疱性口炎病毒[18]。

最近在蠓中也发现了一些人兽共患病毒,最具代表性的是正布尼亚病毒属的奥罗普切病毒[19]。克里米亚-刚果出血热病毒也曾在蠓中被发现[20]。此外有零星证据表明,蠓传播的舒尼病毒具有人兽共患的潜力,一些患者体内曾检测到该病毒RNA且血清学呈阳性[21]。

白蛉也是人兽共患病毒传播媒介,其传播的病毒多属于白蛉病毒属,最著名的是托斯卡纳病毒,能够导致发热和中枢神经系统炎症[22],其他人兽共患的还有白蛉热那不勒斯病毒、白蛉热西西里病毒、蓬塔托罗病毒、裂谷热病毒、瓜马病毒、坎地如病毒、金地普拉病毒、伊斯法罕病毒及水疱性口炎病毒等[23-24]。

虻、蝇作为病毒复制媒介的报道较少见,多以机械携带为主。目前已知虻可机械携带牛白血病病毒和马传染性贫血病毒,这两种病毒通常被认为是单纯动物病毒,但也有研究表明人体内存在牛白血病病毒,且与肿瘤的发生高度相关,提示牛白血病病毒可能是潜在的人兽共患病毒[25-27]。有意思的是,最近在虻中发现一种新型昆虫特异性黄病毒,名为日本马蝇黄病毒,该病毒能够在马蝇体内复制并通过垂直途径维持传播,表明虻科昆虫并非只能充当病毒的机械携带者,也可能为某些病毒的复制提供适宜的环境[28]。蝇所机械携带的人兽共患病毒主要有埃博拉病毒、禽副黏病毒1型(旧称新城疫病毒)、塞内卡病毒A型、轮状病毒、口蹄疫病毒、裂谷热病毒、禽流感病毒如H5N1等[29-31]。因此,在通常情况下虻类和蝇类虽不属于能够支持病毒复制的典型媒介,但其机械携带病毒的能力可能在一定程度上导致疫病的传播。

2 蚤目和鳞翅目中的人兽共患病毒

蚤目昆虫通常被统称为跳蚤,是一种专性吸血性体外寄生虫,可以寄生在小型哺乳动物或鸟类身上。该目包含了2 000余种昆虫,可传播多种人兽共患病原体,但传播的病毒种类与蚊、蜱等媒介相比较为有限,最典型的有蜱传脑炎病毒和马尔堡病毒。上世纪60年代的一项调查显示,跳蚤可以传播蜱传脑炎病毒[32]。最近有研究表明,一些寄生于蝙蝠的跳蚤中存在马尔堡病毒,尽管尚没有证据证明该病毒能够在跳蚤中复制,但仍有机械传播的风险[33]。除了人兽共患病毒以外,跳蚤也可传播一些单纯动物病毒,表明跳蚤是重要的病毒传播媒介,有必要持续监测其风险。

鳞翅目昆虫主要包括蝶和蛾,目前已被鉴定的物种约有18万种,其数量仅次于鞘翅目。鳞翅目昆虫是病毒研究和疫苗研发过程中应用最广泛的模型之一,一些鳞翅目细胞株如Sf9、High Five是重要的病毒培养、疫苗生产及抗病毒药物筛选工具。目前关于鳞翅目中人兽共患病毒的报道仅有一例,即登革病毒4型,该病毒能够在印度谷蛾幼虫中生存并复制,且增殖过程不影响印度谷蛾本身的生长和发育,提示其具有较高的对外传播风险[34]。

3 直翅目与鞘翅目中的人兽共患病毒

常见的直翅目昆虫包括蚱蜢、蝗虫和蟋蟀,目

前关于直翅目昆虫中的病毒研究多以植物相关病毒为主，人兽共患病毒的报道较少，但随着相关组学技术的发展，一些RNA病毒也在该类昆虫中陆续被发现。NUNAMAKER等[35]研究发现，蝗虫对水疱性口炎病毒易感，病毒可在其体内高效增殖，滴度可达初始接种剂量的1 000倍。受感染的蝗虫可将病毒传播给牛，导致牛经唾液腺排毒，进而通过直接接触体液引发人类感染，其中兽医、饲养员及屠宰工人等行业从业人员为高危人群。

鞘翅目是昆虫纲中最大的目，俗称甲虫，据估计世界上约有35万种甲虫。常见的包括天牛、金龟子、瓢虫、象鼻虫、萤火虫、吉丁虫、步甲、虎甲、叩头虫、锹形虫、隐翅虫等。甲虫是多种病原体的重要载体，例如拟步甲能在火鸡之间传播火鸡冠状病毒[36]，猪细小病毒能够在黄粉虫中复制[37]。目前虽然未见甲虫引起人兽共患病毒传播事件的报道，但其具备作为潜在媒介的可能，因此后续针对这一庞大的昆虫家族，仍需对人兽共患病毒进行监测。

4　蜚蠊目中的人兽共患病毒

蜚蠊目昆虫由大约4 600种蟑螂和3 000种白蚁组成，其中很大一部分与人类密切共存。蟑螂和白蚁常常通过机械方式或粪口途径传播细菌、病毒、寄生虫等多种类型病原体。据报道，蟑螂可以通过粪口途径传播甲型肝炎病毒、轮状病毒和脊髓灰质炎病毒[38-39]。一项针对蜚蠊目昆虫体内RNA病毒的研究证实，该类昆虫体内有大量病毒，主要隶属于布尼亚病毒纲、小南嵌套病毒纲、荆楚病毒目、正黏病毒科、副黏病毒科和黄病毒科等分类单元。LIU等[40]研究表明，蟑螂能够通过污染食物传播多种肠道相关病毒，包括札幌病毒、诺如病毒、星状病毒等。曾有人通过分子手段在蟑螂中检测到新冠病毒，提示其存在机械传播新冠病毒的可能性[41]。还有研究表明，蟑螂可以传播口蹄疫病毒，该病毒被认为是人兽共患病毒，且被我国农业农村部列为一类动物疫病[42-43]。人们还曾在印度的蟑螂中鉴定到戊型肝炎病毒[44]，表明蟑螂可携带多种人兽共患传染病病毒。而作为蜚蠊目中的另一大类，白蚁中仅被鉴定到一种人兽共患病毒，即新城疫病毒[45]。

5　半翅目中的人兽共患病毒

半翅目昆虫有80 000多种，主要包括蝉、蚜虫、飞虱、叶蝉、猎蝽及臭虫等。其中臭虫在人类社会存在历史悠久且专性吸血，是公共卫生领域的重要隐患[46]。据报道，乙型肝炎病毒可以在臭虫体内长期存在[47]。JOHN等[48]曾在臭虫中鉴定到丙型肝炎病毒。有研究在泰国蝙蝠洞穴内的蝙蝠臭虫中分离到Kaeng Khoi病毒（属布尼亚病毒科），该病毒可导致蝙蝠死亡，而矿工以及洞穴中的鼠类和犬在自然暴露后，其血清抗体阳性率均较高[49]。人们从崖燕虫中发现了一种归类于人兽共患西方马脑炎病毒家族的新型虫媒病毒Fort Morgan病毒及其近亲Buggy Creek病毒，这两种病毒通过崖燕和崖燕虫之间的跨种传播循环得以维持，存在人兽共患的潜在风险[50]。

6　蜱螨亚纲中的人兽共患病毒

在分类学上，蜱螨目现已升为蜱螨亚纲，该亚纲包括恙螨目、疥螨目、盲蛛目、真蜱目、革螨目等。目前已发现的由恙螨、疥螨和革螨传播的人兽共患病毒较少，主要是汉坦病毒，恙螨和革螨均能自然感染该病毒并经卵巢传播给后代[51-52]。此外在革螨中，人们曾经分离到一种名为Kama的黄病毒，但其能否感染人类还需要进一步研究[53]。

真蜱目是蜱螨亚纲中携带病毒种类最多的类群，也是目前在人兽共患病毒传播方面研究最深入、证据最充分的类群，主要包括硬蜱和软蜱。蜱传黄病毒是最重要的虫媒病毒之一，目前公认的人兽共患蜱传黄病毒有蜱传脑炎病毒、波瓦桑病毒、鹿蜱病毒、鄂木斯克出血热病毒、卡萨诺尔森林病病毒、阿尔库姆拉出血热病毒、Langat病毒和羊跳跃病病毒[9,54-55]。此外，皇家农场病毒（又名Karshi病毒）作为一种蜱传黄病毒，也被认为具有人兽共患风险[56]。这一系列黄病毒构成正黄病毒属（*Orthoflavivirus*）-蜱传哺乳动物分支，与蚊媒黄病毒形成明显分化[57-58]。除黄病毒以外，其他蜱传人兽共患病毒还包括白纤病毒科的严重发热伴血小板减少综合征病毒和Heartland病毒[59-60]，内罗病毒科的北极内罗病毒、内罗毕绵羊病病毒（偶发）、杜格病毒、Kasokero病毒（潜在）、虾夷病毒[59,61]，呼肠孤病毒目（原呼肠孤病毒科）的科罗拉多蜱热病毒、Eyach病毒（偶发）、Kemerovo病毒（未分类，暂属于Great Island病毒）[62-64]及正黏液病毒科的索戈托病毒、多里病毒、波本病毒[65]。值得重视的是，研究人员近年来在蜱虫中发现了一系列新的人兽共患病毒。例如2024年在内蒙古的蜱虫中发现了一种新型内罗

病毒,即湿地病毒,该病毒能够引起人类急性感染,并在羊、马、猪、旱獭、小鼠中存在,引起小鼠实验性死亡[66]。2014年在湖北荆门发现了一种新型未分类黄病毒,即荆门蜱病毒,该病毒宿主谱很广,能够导致人和多种哺乳动物发病[59]。最近人们在日本花蜱中发现一种新型病毒,即Oz病毒,该病毒在2023年导致一名70多岁的女性发生心肌炎并死亡,后续的研究证实Oz是一种人兽共患病毒,能够感染小鼠、野猪、梅花鹿等动物[67-68]。

7 蜘蛛目中的人兽共患病毒

蜘蛛目是蛛形纲中多样性最高的一个类群,包含132科4 325属51 164种,是人类聚居地最常见的野生动物之一。PORTOR等[69]分析发现,蜘蛛中存在新型多瘤病毒,该病毒的宿主通常为哺乳动物和鸟类,后被命名为蜘蛛多瘤病毒,其与人棘状毛囊瘤多瘤病毒具有较高的相似性,提示该病毒具有溢出风险。ROSARIO等[70]还曾在蜘蛛体内检测到多种单链环状DNA病毒(CRESS-DNA病毒),其中有几种病毒的系统发育位置非常接近圆环病毒科的脊椎动物或人类相关病毒,推测其可能具有跨宿主传播能力。此外,从生态学角度而言,由于蜘蛛在自然界中常活动于小型哺乳动物尸体附近,其觅食与栖息环境容易与这些尸体重叠,从而增加了其接触多种脊椎动物相关病毒的机会,长期处于这种暴露环境,可能为病毒在蜘蛛体内的适应或跨宿主传播提供了有利条件[70]。

8 展 望

随着病毒组学技术和野生动物生态学的不断发展,从蚊、蜱等传统媒介到跳蚤、甲虫、白蚁等非传统媒介,越来越多节肢动物中的病毒被发现,并证实部分具有明显的人兽共患风险。节肢动物作为生态系统的一分子,其在病毒演化、维持和传播中发挥着极其重要的作用,对节肢动物中病毒的监测具有重要的公共卫生意义。

近年来,大量证据显示节肢动物在人兽共患病毒的传播中占据关键位置。从绝对数量上看,人兽共患病毒媒介仍以传统意义上的蚊、蜱、白蛉为主,能够传播多种重要的人兽共患病毒,包括黄病毒、布尼亚病毒、披膜病毒、呼肠孤病毒等,并与多次重大公共卫生事件直接相关。同时,随着高通量测序技术的发展,人们在许多非传统媒介(如蚤目、直翅目、鳞翅目、蜘蛛目及蜚蠊目等节肢动物)中也不断发现潜在的人兽共患病毒,这些发现拓展了病毒宿主谱和潜在传播链条。值得注意的是,这些新发现的病毒一部分能够在上述节肢动物中复制并进行种群传播,表现出跨宿主感染的潜力。同时,也有部分病毒并不能在上述节肢动物体内复制,而仅依赖机械携带实现传播,在节肢动物的活动时间和空间与脊椎动物高度重叠的情况下,其携带的病毒可能被动转移至新的宿主,从而增加潜在的溢出风险。这种机械传播的病毒在传统上并不被认为是虫媒病毒,但在生态与公共卫生意义上增加了人兽共患病暴发的风险。

病毒、节肢动物以及脊椎宿主之间存在复杂的协同进化关系。病毒需要同时适应节肢动物的内部生理环境与脊椎动物的免疫系统,演化出跨越宿主屏障的策略,这种“双宿主适应”是溢出事件发生的生物学前提[71]。目前主流的理论普遍认为,虫媒病毒可能是由节肢动物特异性病毒进化而来的,主要证据包括:许多虫媒病毒能单独在节肢动物中垂直传播或水平传播(即不依赖脊椎宿主传播);针对布尼亚病毒科的谱系研究发现,节肢动物特异性病毒在系统发育上处于祖先位置[72]。传统观点认为,Alphamesonivirus-1病毒是节肢动物特异性病毒,但最近有研究在患呼吸综合征马的肺组织和淋巴结中检测到该病毒,提示其可能突破了节肢动物宿主屏障,进入哺乳动物体系,且在哺乳动物体内复制活跃,表明该病毒可能正处于“宿主跃迁”路径中,为后续更大尺度的跨物种传播奠定基础[73]。由于节肢动物在病毒进化和跨种传播过程中具有关键作用,对其携带的病毒进行持续监测,有助于及时识别并预警潜在的具有人兽共患风险的未知病毒(即“X病毒”)。在机制上,分子适应性机制是协同进化的重要动力,病毒可通过突变、重配或重组获得更广谱的受体结合能力,其衣壳蛋白常在演化中发生功能域调整以适配不同宿主的受体[74],例如在蚊子(肠道、唾液腺)和人类细胞表面都存在一类高度保守的分子糖胺聚糖,东方马脑炎病毒等黄病毒进化出相应的配体分子与之连接,从而实现病毒在节肢动物-各终末宿主的跨物种传播[75]。最后,病毒是否能真正实现跨物种传播,还取决于其是否具备免疫逃逸能力和复制适应性。研究显示,一些病毒不仅需要在节肢动物体内积累突变,还需要在中间宿主(如啮齿类、蝙蝠、猪等)中适应性强化,获得

关键突变，最后才能突破终末宿主（如人类）的免疫屏障，实现“终极溢出”[76-77]。例如病毒 CpG 含量、二核苷酸频率、密码子偏好等信息与病毒的免疫逃逸和复制能力密切相关，MOLLENTZE 等[58]基于此类指标开发了预测模型，该模型可预测病毒是否具有人类感染潜能。

综上，节肢动物在病毒生态系统中的角色不仅限于机械传播者或扩增宿主，在演化意义上，它还是病毒长期进化的“生态平台”，病毒在其体内形成适应机制并最终导致跨物种溢出。这些潜伏在节肢动物体内的病毒，很大程度上是新发人兽共患病的重要风险源。针对这些潜在的风险，未来研究应构建以病毒-节肢动物-宿主为核心的早期综合预测模型。首先，应通过高通量测序构建大规模节肢动物病毒谱数据库；其次，结合节肢动物或常见宿主的生态行为与地理分布模式，重点识别标记高风险区域；最后，通过深度学习工具，评估病毒序列中的宿主适应特征，结合验证试验对未知病毒潜在的人兽共患风险进行预测。总体而言，节肢动物相关人兽共患病毒的多样性与分布范围超过了以往认知，对其的研究需从“传统媒介病学”逐步转化为“广谱生态学”与“病毒进化学”的结合，这为理解病毒起源、宿主适应和跨种传播机制提供了新的视角。

[参考文献]

[1] SOLLAI G, GIGLIO A, GIULIANINI P G, et al. Topic: arthropod biodiversity: ecological and functional aspects [J]. Insects, 2024, 15(10): 766.

[2] SANTOS J C, DE ALMEIDA W R, FERNANDES G W. Arthropods: why it is so crucial to know their biodiversity? [M]// Measuring Arthropod Biodiversity: a handbook of sampling methods. Cham: Springer International Publishing, 2020: 3-11.

[3] KILPATRICK A M, RANDOLPH S E. Drivers, dynamics, and control of emerging vector-borne zoonotic diseases[J]. Lancet, 2012, 380(9857): 1946-1955.

[4] VASILAKIS N, TESH R B, POPOV V L, et al. Exploiting the legacy of the arbovirus hunters[J]. Viruses, 2019, 11(5): 471.

[5] IRWIN N A T, PITTIS A A, RICHARDS T A, et al. Systematic evaluation of horizontal gene transfer between eukaryotes and viruses[J]. Nature Microbiology, 2021, 7(2): 327-336.

[6] REISS D, MIALDEA G, MIELE V, et al. Global survey of mobile DNA horizontal transfer in arthropods reveals Lepidoptera as a prime hotspot[J]. PLoS Genetics, 2019, 15(2): e1007965.

[7] LEWIS J, GALLICHOTTE E N, RANDALL J, et al. Intrinsic factors driving mosquito vector competence and viral evolution: a review[J]. Frontiers in Cellular and Infection Microbiology, 2023, 13: 1330600.

[8] CORY J S. Insect virus transmission: different routes to persistence[J]. Current Opinion in Insect Science, 2015, 8: 130-135.

[9] WORDEN-SAPPER E R, GENDLER P, LANGE R E, et al. Future threats: animal orthoflaviviruses that currently infect fewer than 100 people per year[J]. Cell Reports, 2025, 44(6): 115700.

[10] KUCHINSKY S C, FRERE F, HEITZMAN-BREEN N, et al. Pathogenesis and shedding of Usutu virus in juvenile chickens[J]. Emerging Microbes & Infections, 2021, 10(1): 725-738.

[11] ZIMOCH M, GRAU-ROMA L, LINIGER M, et al. Mosquito-independent milk-associated transmission of zoonotic Wesselsbron virus in sheep [J]. PLoS Pathogens, 2024, 20 (12): e1012751.

[12] NELSON A N, PLOSS A. Emerging mosquito-borne flaviviruses[J]. mBio, 2024, 15(12): e0294624.

[13] 张建庆，彭晓丽，吴荣泉，等. 全球重要蚊媒传染病传播媒介名录编制及浅析 [J]. 口岸非传统安全学刊，2025(4)：46-50.
ZHANG J Q, PENG X L, WU R Q, et al. Compilation and brief analysis of the list of vectors of mosquito-borne infectious diseases in the world [J]. Journal of Non-Traditional Border Security Science and Technology, 2025(4): 46-50.

[14] YANG Z X, HE Y W, LI S S, et al. Isolation and genomic characterization of kadipiro virus from mosquitoes in Yunnan, China[J]. Vector Borne and Zoonotic Diseases, 2024, 24(8): 532-539.

[15] HEITMANN A, WEHMEYER M L, LÜHKEN R, et al. Evaluation of the vector competence for Batai virus of native *Culex* and exotic *Aedes* species in Central Europe [J]. Parasites & Vectors, 2024, 17(1): 223.

[16] AYERS V B, HUANG Y S, DUNLOP J I, et al. Replication kinetics of a candidate live-attenuated vaccine for cache valley virus in *Aedes albopictus*[J]. Vector Borne and Zoonotic Diseases, 2022, 22(11): 553-558.

[17] EL GHASSEM A, ABDOULLAH B, DEIDA J, et al. Arthropod-borne viruses in Mauritania: a literature review [J]. Pathogens, 2023, 12(11): 1370.

[18] WEAVER S C, REISEN W K. Present and future arboviral threats [J]. Antiviral Research, 2010, 85(2): 328-345.

[19] WESSELMANN K M, POSTIGO-HIDALGO I, PEZZI L, et al. Emergence of oropouche fever in Latin America: a narrative review[J]. The Lancet Infectious Diseases, 2024, 24(7): e439-e452.

[20] ASLAM S, LATIF M S, DAUD M, et al. Crimean-Congo hemorrhagic fever: risk factors and control measures for the infection abatement[J]. Biomedical Reports, 2016, 4(1): 15-20.

[21] RAKAKI M E, VAN DER WALT M, WILLIAMS J, et al. Detection of novel orthobunyavirus reassortants in fatal neurologic case in horse and *Culicoides* biting midges, south Africa [J]. Emerging Infectious Diseases, 2025, 31(7): 1455-1459.

[22] DAOUDI M, CALZOLARI M, BOUSSAA S, et al. Identification of Toscana virus in natural population of sand flies (Diptera: Psychodidae) from Moroccan leishmaniasis foci[J]. Journal of Infection and Public Health, 2022, 15(4): 406-411.

[23] PALACIOS G, TESH R, TRAVASSOS DA ROSA A, et al. Characterization of the candiru antigenic complex (*Bunyaviridae*: *Phlebovirus*), a highly diverse and reassorting group of viruses affecting humans in tropical America[J]. Journal of Virology, 2011, 85(8): 3811-3820.

[24] 程睿,范娜,鲁晓晴,等. 白蛉传播的病毒及其与疾病关系的研究进展[J]. 中国热带医学, 2018, 18(10): 1070-1075.
CHENG R, FAN N, LU X Q, et al. Sandflies transmitted virus and its associated infection[J]. China Tropical Medicine, 2018, 18(10): 1070-1075.

[25] HASSELSCHWERT D L, FRENCH D D, HRIBAR L J, et al. Relative susceptibility of beef and dairy calves to infection by bovine leukemia virus via tabanid (Diptera: Tabanidae) feeding[J]. Journal of Medical Entomology, 1993, 30(2): 472-473.

[26] DE LIBERATO C, MAGLIANO A, AUTORINO G L, et al. Seasonal succession of tabanid species in equine infectious anaemia endemic areas of Italy[J]. Medical and Veterinary Entomology, 2019, 33(3): 431-436.

[27] CANOVA R, WEBER M N, BUDASZEWSKI R F, et al. Bovine leukemia viral DNA found on human breast tissue is genetically related to the cattle virus[J]. One Health, 2021, 13: 100252.

[28] KOBAYASHI D, WATANABE M, FAIZAH A N, et al. Discovery of a novel flavivirus (Flaviviridae) from the horse fly, *Tabanus rufidens* (Diptera: Tabanidae): the possible co-evolutionary relationships between the classical insect-specific flaviviruses and host dipteran insects[J]. Journal of Medical Entomology, 2021, 58(2): 880-890.

[29] TAN S W, YAP K L, LEE H L. Mechanical transport of rotavirus by the legs and wings of *Musca domestica* (Diptera: Muscidae)[J]. Journal of Medical Entomology, 1997, 34(5): 527-531.

[30] KHAMESIPOUR F, LANKARANI K B, HONARVAR B, et al. A systematic review of human pathogens carried by the housefly (*Musca domestica L.*)[J]. BMC Public Health, 2018, 18(1): 1049.

[31] TURELL M J, DOHM D J, GEDEN C J, et al. Potential for stable flies and house flies (Diptera: Muscidae) to transmit Rift Valley fever virus[J]. Journal of the American Mosquito Control Association, 2010, 26(4): 445-448.

[32] REHACEK J. Transmission of tick-borne encephalitis virus by fleas[J]. Journal of Hygiene, Epidemiology, Microbiology, and Immunology, 1961, 5: 282-285.

[33] PAWĘSKA J T, STORM N, JANSEN VAN VUREN P, et al. Attempted transmission of Marburg virus by bat-associated fleas *Thaumapsylla Breviceps breviceps* (Ischnopsyllidae: Thaumapsyllinae) to the Egyptian rousette bat (*Rousettus aegyptiacus*)[J]. Viruses, 2024, 16(8): 1197.

[34] ZAZUETA-MORENO J M, TORRES-AVENDAÑO J I, TORRES-MONTOYA E H, et al. Replication of dengue virus 4 in *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Pyralidae) larvae under laboratory conditions[J]. Vector Borne and Zoonotic Diseases, 2023, 23(12): 639-644.

[35] NUNAMAKER R A, LOCKWOOD J A, STITH C E, et al. Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) could serve as reservoirs and vectors of vesicular stomatitis virus[J]. Journal of Medical Entomology, 2003, 40(6): 957-963.

[36] WATSON D W, GUY J S, STRINGHAM S M. Limited transmission of Turkey coronavirus in young turkeys by adult *Alphitobius diaperinus* (Coleoptera: Tenebrionidae)[J]. Journal of Medical Entomology, 2000, 37(3): 480-483.

[37] LECOCQ A, ALENCAR A L F, LAZOV C M, et al. Use of a novel feeding system to assess the survival of a very stable mammalian virus, porcine parvovirus, within black soldier fly (*Hermetia illucens*) larvae: a comparison with mealworm (*Tenebrio molitor*) larvae[J]. Pathogens, 2024, 13(12): 1038.

[38] TETTEH-QUARCOO P B, DONKOR E S, ATTAH S K, et al. Microbial carriage of cockroaches at a tertiary care hospital in Ghana[J]. Environmental Health Insights, 2013, 7: 59-66.

[39] HURLBUT H S. The recovery of poliomyelitis virus after parenteral introduction into cockroaches and houseflies[J]. The Journal of Infectious Diseases, 1950, 86(1): 103-104.

[40] LIU J, YUAN Y T, FENG L, et al. Intestinal pathogens detected in cockroach species within different food-related environment in Pudong, China[J]. Scientific Reports, 2024, 14(1): 1947.

[41] KALANTARI M, VAHEDI M, AZIZI K, et al. First molecular detection of SARS-CoV-2 virus in cockroaches[J]. Biologia, 2023, 78(4): 1153-1160.

[42] HOFFMANN G, HERRMANN H. Gliedertiere (Arthropoda) als mögliche überträger (vektoren) des maul-und klauenseuche-(MKS-) virus[J]. Bundesgesundheitsblatt-Gesundheitsforschung-Gesundheitsschutz, 2002, 45(7): 565-576.

[43] 解东霞,孙秀岗,方雨彬,等. 农业农村部573号公告《一、二、三类动物疫病病种名录》浅析[J]. 山东畜牧兽医, 2023, 44(11): 66-70.
XIE D X, SUN X G, FANG Y B, et al. An analysis of the ministry of agriculture and rural affairs announcement No. 573: catalogue of category Ⅰ, Ⅱ, and Ⅲ animal diseases[J]. Shandong Journal of Animal Science and Veterinary Medicine, 2023, 44(11): 66-70.

[44] TOMAR B S. Hepatitis E in India[J]. Acta Paediatrica Sinica, 1998, 39(3): 150-156.

[45] WU H M, LI W X, FAN J Y, et al. The hidden RNA viruses in *Blattodea* (cockroaches and termites)[J]. Microbial Genomics, 2024, 10(7): 001265.

[46] AKHOUNDI M, SERENO D, DURAND R, et al. Bed bugs (Hemiptera, Cimicidae): overview of classification, evolution and dispersion[J]. International Journal of Environmental Research and Public Health, 2020, 17(12): 4576.

[47] GODDARD J, DESHAZO R. Bed bugs (*Cimex lectularius*) and clinical consequences of their bites[J]. JAMA, 2009, 301(13): 1358-1366.

[48] LING J X, VINNERSTEN T P, HESSON J C, et al. Identifi-

cation of hepatitis C virus in the common bed bug-a potential, but uncommon route for HCV infection?[J]. Emerging Microbes & Infections, 2020, 9(1): 1429-1431.

[49] BALVÍN O, MUNCLINGER P, KRATOCHVÍL L, et al. Mitochondrial DNA and morphology show independent evolutionary histories of bedbug *Cimex lectularius* (Heteroptera: Cimicidae) on bats and humans[J]. Parasitology Research, 2012, 111(1): 457-469.

[50] ADELMAN Z N, MILLER D M, MYLES K M. Bed bugs and infectious disease: a case for the arboviruses[J]. PLoS Pathogens, 2013, 9(8): e1003462.

[51] YU X J, TESH R B. The role of mites in the transmission and maintenance of hantaan virus (Hantavirus: Bunyaviridae) purchased[J]. The Journal of Infectious Diseases, 2014, 210(11): 1693-1699.

[52] 于娟，邓小昭，杨占秋，等. 小盾纤恙螨自然双重感染汉坦病毒和恙虫病东方体及叮刺传播的研究[J]. 中华预防医学杂志，2010，44(4)：324-328.
YU J, DENG X Z, YANG Z Q, et al. Study on the transmission of Hantaan virus and *Orientia* tsutsugamushi by naturally dual infected *Leptotrombidium scutellare* through stinging[J]. Chinese Journal of Preventive Medicine, 2010, 44(4): 324-328.

[53] KOVALEV S Y, YAKIMENKO V V. Kama virus (KAMV) is an atypical representative of the seabird tick-borne flaviviruses[J]. Virus Genes, 2021, 57(4): 395-399.

[54] SAIVISH M V, NOGUEIRA M L, ROSSI S L, et al. Beyond borders: investigating the mysteries of cacipacoré, a lesser-studied arbovirus in Brazil[J]. Viruses, 2024, 16(3): 336.

[55] GRABOWSKI J M, HILL C A. A roadmap for tick-borne flavivirus research in the "omics" era[J]. Frontiers in Cellular and Infection Microbiology, 2017, 7: 519.

[56] BAI Y, ZHANG Y F, SU Z Y, et al. Discovery of tick-borne karshi virus implies misinterpretation of the tick-borne encephalitis virus seroprevalence in northwest China[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 872067.

[57] POSTLER T S, BEER M, BLITVICH B J, et al. Renaming of the genus Flavivirus to Orthoflavivirus and extension of binomial species names within the family Flaviviridae[J]. Archives of Virology, 2023, 168(9): 224.

[58] MOLLENTZE N, BABAYAN S A, STREICKER D G. Identifying and prioritizing potential human-infecting viruses from their genome sequences[J]. PLoS Biology, 2021, 19(9): e3001390.

[59] ZHU Y S, JIANG T X, SUN Z S, et al. Tick-borne infectious diseases in China, 2003－2023[J]. China CDC Weekly, 2025, 7(26): 900-907.

[60] FENG K, USHIE B B, ZHANG H Y, et al. Pathogenesis and virulence of heartland virus[J]. Virulence, 2024, 15(1): 2348252.

[61] LASECKA L, BARON M D. The molecular biology of nairoviruses, an emerging group of tick-borne arboviruses[J]. Archives of Virology, 2014, 159(6): 1249-1265.

[62] MINAMI S, NOUDA R, HIRAI K, et al. Establishment of reverse genetics systems for Colorado tick fever virus[J]. PLoS Pathogens, 2025, 21(2): e1012921.

[63] CLARO I M, HUA X Y, VIVEROS A, et al. Genomic characterization of arboviruses discovered between the 1950s and 1980s[J]. Journal of Virology, 2025, 99(10): e0121425.

[64] MOUTAILLER S, POPOVICI I, DEVILLERS E, et al. Diversity of viruses in *Ixodes ricinus*, and characterization of a neurotropic strain of Eyach virus[J]. New Microbes and New Infections, 2016, 11: 71-81.

[65] HAO S Y, NING K, KÜZ Ç A, et al. Eight years' advances on Bourbon virus, a tick-born Thogotovirus of the Orthomyxovirus family[J]. Zoonoses, 2022, 2(1): 18.

[66] ZHANG X A, MA Y D, ZHANG Y F, et al. A new orthonairovirus associated with human febrile illness[J]. New England Journal of Medicine, 2024, 391(9): 821-831.

[67] MATSUU A, TATEMOTO K, ISHIJIMA K, et al. Oz virus infection in 6 animal species, including macaques, bears, and companion animals, Japan[J]. Emerging Infectious Diseases, 2025, 31(4): 720-727.

[68] TRAN N T B, SHIMODA H, ISHIJIMA K, et al. Zoonotic infection with oz virus, a novel thogotovirus[J]. Emerging Infectious Diseases, 2022, 28(2): 436-439.

[69] PORTER A F, SHI M, EDEN J S, et al. Diversity and evolution of novel invertebrate DNA viruses revealed by meta-transcriptomics[J]. Viruses, 2019, 11(12): 1092.

[70] ROSARIO K, METTEL K A, BENNER B E, et al. Virus discovery in all three major lineages of terrestrial arthropods highlights the diversity of single-stranded DNA viruses associated with invertebrates[J]. PeerJ, 2018, 6: e5761.

[71] PURUSHOTHAM J N, LUTZ H L, PARKER E, et al. Immunological drivers of zoonotic virus emergence, evolution, and endemicity[J]. Immunity, 2025, 58(4): 784-796.

[72] MARKLEWITZ M, JUNGLEN S. Evolutionary and ecological insights into the emergence of arthropod-borne viruses[J]. Acta Tropica, 2019, 190: 52-58.

[73] JURISIC L, AUERSWALD H, MARCACCI M, et al. Insect-specific Alphamesonivirus-1 (*Mesoniviridae*) in lymph node and lung tissues from two horses with acute respiratory syndrome[J]. Journal of Virology, 2025, 99(2): e0214424.

[74] HOWARD C R, FLETCHER N F. Emerging virus diseases: can we ever expect the unexpected?[J]. Emerging Microbes & Infections, 2012, 1(1): 1-9.

[75] ALCORN M D H, KLIMSTRA W B. Glycosaminoglycan binding by arboviruses: a cautionary tale[J]. Journal of General Virology, 2022, 103(2): 001726.

[76] YU X, CHENG G. Adaptive evolution as a driving force of the emergence and re-emergence of mosquito-borne viral diseases[J]. Viruses, 2022, 14(2): 435.

[77] ESCUDERO-PÉREZ B, LALANDE A, MATHIEU C, et al. Host-pathogen interactions influencing zoonotic spillover potential and transmission in humans[J]. Viruses, 2023, 15(3): 599.

（责任编辑：马秋明）