

我国流行性乙型脑炎传播媒介的研究进展

郭小连, 杨中华

云南省虫媒传染病防控关键技术创新团队(培育)、面向南亚东南亚热带病科技人员教育培训基地、
金宁一院士工作站、云南省虫媒传染病防控研究重点实验室、云南省虫媒病毒研究中心、
云南省寄生虫病防治所, 云南 普洱 665000

摘要: 流行性乙型脑炎(乙脑)是一种由乙脑病毒引起的人兽共患病。自然界中能够引起乙脑传播和流行的媒介种类很多,我国仅蚊虫就多达 20 余种,此外,蠓亦是不可忽视的重要媒介。该文报道了我国迄今发现的乙脑传播媒介的种类及其传播特点。

关键词: 流行性乙型脑炎; 媒介

中图分类号: R512.32; R384.1; R384.5 文献标志码: A 文章编号: 1003-8280(2019)01-0106-05

DOI: 10.11853/j.issn.1003.8280.2019.01.026

Research progress in Japanese encephalitis vectors in China

GUO Xiao-lian, YANG Zhong-hua

Yunnan Innovative Team of Key Techniques for Vector Borne Disease Control and Prevention (Developing), Training Base of International Scientific Exchange and Education in Tropical Diseases for South and Southeast Asia, Academician Workstation of Professor Jin Ningyi, Yunnan Provincial Key Laboratory of Vector-borne Diseases Control and Research, Yunnan Provincial Center of Arbovirus Research, Yunnan Institute of Parasitic Diseases, Pu'er 665000, Yunnan Province, China
Corresponding author: YANG Zhong-hua, Email: yzhonghua15@163.com

Abstract: Japanese encephalitis (JE) is a zoonosis caused by JE virus. There are many vectors that can cause the transmission and epidemic of JE, which include more than 20 species of mosquitoes in China. In addition, midges are also important vectors that cannot be ignored. This article reports the types of JE vectors that have been found so far in China and the characteristics of transmission.

Key words: Japanese encephalitis; Vector

流行性乙型脑炎(Japanese encephalitis, 乙脑)是由乙脑病毒(Japanese encephalitis virus, JEV)引起的以脑实质炎症为主要病变的急性传染病,属人兽共患病。乙脑主要经蚊媒传播,三带喙库蚊(*Culex tritaeniorhynchus*)是主要传播媒介。该病主要分布在亚洲地区,我国是乙脑高流行地区,发病高峰一般为夏秋季节,流行地区分布与媒介蚊虫的分布密切相关。国内外对于乙脑传播媒介做了大量的调查研究,本文通过搜索中国知网、PubMed 等数据库查阅相关文献,对乙脑传播媒介研究进展进行综述。

1 蚊类

目前已知的乙脑蚊媒有库蚊(*Culex*)、按蚊(*Anopheles*)、伊蚊(*Aedes*)、阿蚊(*Armigeres*)和曼蚊(*Mansonia*)共 5 属 30 余种,我国有 20 余种^[1-3],包括三带喙库蚊、淡色库蚊(*Cx. pipiens pallens*)、中华按蚊(*An. sinensis*)、致倦库蚊(*Cx. pipiens quinquefasciatus*)、白纹伊蚊(*Ae. albopictus*)、骚扰

阿蚊(*Ar. subalbatus*)和凶小库蚊(*Cx. modestus*)等。普遍认为三带喙库蚊是乙脑疫区的主要媒介蚊种,其易感性是淡色库蚊、白纹伊蚊等媒介的数百倍以上^[4],我国首次分离到的基因 I 型 JEV 均来自三带喙库蚊,而其余蚊种中该基因型 JEV 分离情况鲜有报道。同时,各类蚊虫生态习性和自然带病毒率等方面与乙脑流行也密切相关。感染 JEV 的蚊虫终生具有传染性,能带病毒越冬,在翌年再感染动物和人,可见媒介蚊虫不仅是乙脑的传播媒介,而且是 JEV 的贮存宿主^[5]。

1.1 库蚊属

1.1.1 三带喙库蚊 JEV 传播生态学的第一次调查在 20 世纪 50 年代日本的埼玉县进行^[6-13]。研究结果发现三带喙库蚊为夜间猪舍的优势种,但并不嗜吸人血,研究亦认为该蚊是 JEV 的主要传播载体。据调查,三带喙库蚊分布于全国各地,是一个广布种^[3]。自 1951 年以来,新疆维吾尔自治区(新疆)、西藏自治区(西藏)和青海省一直没有本地乙脑病例报告,为非乙脑流行区^[14-15]。2009 年从西藏林芝地区采集的

作者简介:郭小连,女,主要从事虫媒传染病防控工作,Email: 2891654122@qq.com

通信作者:杨中华,Email: yzhonghua15@163.com

网络出版时间:2018-12-06 20:18 网络出版地址: <http://navi.cnki.net/knavi/JournalDetail?pcode=CJFD&pykm=ZMSK>

三带喙库蚊体内首次分离到 JEV^[16-17],血清标本的抗体筛查也显示当地健康人群和饲养的家猪中存在 JEV 的中和抗体,提示当地存在 JEV 疫源地。张海林等^[18]对云南省三带喙库蚊自然感染 JEV 的情况及其分布进行调查,发现该蚊虫季节消长与乙脑的发病关系最为密切,且是各地的优势蚊种。郭晓芳^[19]2007—2009 年在云南澜沧江流域开展现场调查,在居民点捕获的蚊虫中分离到 11 株 JEV,携带 JEV 的蚊虫分布在澜沧江流域的上、中、下游地区,与此同时提出 3 个地区三带喙库蚊 JEV 的最低感染率分别为 24.63/万、7.15/万和 9.02/万,表明在澜沧江流域 JEV 分布广泛。Rosen 等^[20]证实,该蚊能将 JEV 经卵传递到子 1 代成蚊,感染的雄蚊还可通过交配将 JEV 传给雌蚊。这些情况表明,三带喙库蚊具有重要的 JEV 自然保存和传播作用。除此之外,三带喙库蚊喙的黑白斑、栉齿和呼吸管指数、鳞饰、雄蚊尾器以及幼虫毛序常有不同程度的变异。杨明和陈汉彬^[21]应用随机扩增多态性 DNA 对 4 个地理株、12 只三带喙库蚊进行分析的结果表明,同一地理株不同个体间的三带喙库蚊变异较大,不同地理株的变异有交叉。综上所述,三带喙库蚊对乙脑的传播作用最为显著,除了要注意防蚊、灭蚊之外,还应当特别注意辨别变异蚊虫。

1.1.2 伪杂鳞库蚊(*Cx. pseudovishnui*) 该蚊除黑龙江、吉林、辽宁、内蒙古、陕西、青海和新疆(省、自治区)未发现外,其余各地均有记录。该蚊与三带喙库蚊是近缘蚊种,它们的生态习性基本一致,仅因分布和数量不同致使其在各地传播乙脑的作用有所不同。张海林等^[22]从云南省景洪市、勐海县、勐腊县和双江拉祜族佤族布朗族傣族自治县的伪杂鳞库蚊中均分离到了 JEV, Mourya 等^[23]证实该蚊能自然感染和在实验条件下传播 JEV,表明该蚊可以自然携带 JEV。另外, Dhanda 等^[24]从野外采集的雄性伪杂鳞库蚊及羽化成蚊中分离出 JEV,说明该蚊可以经卵传递 JEV。

1.1.3 棕头库蚊(*Cx. fuscocephala*) 该蚊主要分布于福建、广东、广西、海南、四川、贵州、云南省(自治区)等地,甘肃、新疆、山西、山东、江苏、安徽、江西、台湾、湖北、湖南、西藏(省、自治区)等地也有记载。棕头库蚊是云南省西部边境地区、澜沧江下游地区农村畜圈及民居周围夜间活动的主要蚊种^[25-27],张海林等^[28-29]从云南省沧源县和景洪市的棕头库蚊中各分离出 1 株 JEV,表明该蚊具有一定的 JEV 保存和传播作用。

1.1.4 白霜库蚊(又名霜背库蚊, *Cx. whitmorei*) 该蚊主要分布于吉林、广西、河南、浙江、福建省(自治区)等地,2001 年 van den Hurk 等^[30]从该库蚊中分离出 JEV。白霜库蚊属主要分布于纬度、海拔较低的地区,在云南省边境地区数量少,构成比低^[31],其媒介作用较为有限^[22]。白霜库蚊在泰国和马来西亚分布广,数量多,而且 JEV 感染率也较高,如在泰国清迈该蚊的构成比最高(45.5%)^[32]。马来西亚的某次调查从 7 种蚊虫中分离出 JEV,其中从白霜库蚊中分离出 12 株,带病毒率最高,该蚊被认为是东南亚地区乙脑的重要媒介^[33]。

1.1.5 致倦库蚊 该蚊主要分布于江苏(苏州)、上海、安徽(芜湖)、河南(信阳)、陕西(西安)、西藏(波密)(省、直辖市、自治区)以及这些地区以南的我国大部分地区,如云南省。

1978 年 Lien 等^[34]从台北市收集的致倦库蚊中分离到 1 株 JEV。湖北省曾是乙脑的高发省份,高晓艳^[35]分离到的 33 株 JEV 中有 14 株分离自三带喙库蚊,15 株来自致倦库蚊,1 株分离自中华按蚊,3 株分离自骚扰阿蚊。章域震等^[36]首次用实验感染的方法对致倦库蚊进行了敏感性测定和评价,结果表明该蚊同样对 JEV 易感且媒介效能较高。云南省德宏傣族景颇族自治州(德宏州)等地的致倦库蚊中也有分离到 JEV 的报道^[37],Zhang 等^[38]通过调查发现,云南省德宏州芒市和瑞丽市的致倦库蚊全年均有活动,密度高峰期主要集中在干旱季节(1—4 月和 11—12 月),而三带喙库蚊随着水稻种植时节数量开始上升,5—9 月为其活动高峰,10 月下降,这 2 种蚊虫的季节高峰期存在明显差异。研究者提出 JEV 可在致倦库蚊中全年传播,该蚊传播 JEV 的能力不容小视。

1.1.6 凶小库蚊 该蚊主要分布于我国河北、黑龙江、吉林、辽宁、内蒙古、宁夏、甘肃、青海、新疆、山东、山西、浙江、江苏、安徽、河南、湖南省(自治区)等地。自 1980 年曾宪忠^[39]首次从该蚊体内分离出 JEV 后,2005 年王俊文^[40]用组织培养法分离到 4 株 JEV,其中 LN02-102、LN02-104 分离自辽宁省东港市采集的凶小库蚊和淡色库蚊,证明凶小库蚊是乙脑的带病毒蚊种。

1.1.7 环带库蚊(*Cx. annulus*) 该蚊主要分布于东洋界,包括台湾、福建、广东、广西、湖南、四川、贵州和云南省(自治区),河南省也有记载。1978 年 5—10 月期间, Lien 等^[34]在台北地区 3 个哨点猪圈中捕获的 6 000 多只蚊虫中分离到 19 株 JEV,其中 6 株源自环带库蚊体内。环带库蚊在台湾地区数量多,分布广,带病毒率也较高。2002 年张海林等^[41]在西双版纳傣族自治州景洪市、勐腊和勐海县捕获的环带库蚊中分离出 1 株 JEV。Rosen 等^[20]还证实该蚊能经卵传递 JEV,同时具有较高生态位宽度值^[31],提示应重视它的媒介作用。

1.1.8 淡色库蚊 淡色库蚊与致倦库蚊同属尖音库蚊(*Cx. pipiens*)复合组,两者分布于我国南北不同的地域,在长江流域混杂分布^[42],在华北区、华南区为优势蚊种^[43]。施士雄和徐正章^[44]通过回顾以往的调查研究,将淡色库蚊越冬成蚊进行了病毒分离,实验结果显示淡色库蚊体内的病毒可保存 164 d;另一方面对人工感染越冬成蚊进行病毒分离,结果显示成蚊中 JEV 可保存达 6 个月,证实该蚊不仅是 JE 的传播媒介,而且对 JEV 具有长期储存作用。同时,在二代成蚊体内分离出 6 株 JEV,在疫区水面采集的幼虫羽化的成蚊、自然界捕获的雄蚊中也分离出病毒,说明 JEV 可经淡色库蚊蚊卵传递给后代。研究者利用 PCR 技术已分别从淡色库蚊等 26 种蚊虫中分离出 JEV,各地区自然带病毒蚊种不同,现场感染率亦不同,而三带喙库蚊和淡色库蚊在流行年份密度和数量都同期异常增多,呈现出一种“消长偶合现象”^[45]。由于这种偶合作用使病原体向水平方向传递的能力增强,扩大了与易感人群的空间接触范围,可能导致乙脑的流行。研究表明在以三带喙库蚊为主要传播媒介的前提下,淡色库蚊在乙脑流行中起着重要传播辅助作用。

1.1.9 二带喙库蚊(又名麻翅库蚊, *Cx. bitaeniorhynchus*) 该蚊除陕西、青海省尚未见记录外,全国均有分布。1986 年张嘉玉等^[46]在云南省洱源县右所镇从捕获的二带喙库蚊分离

到2株JEV,属国内首次报道,尽管该蚊种的病毒分离率和最低现场感染率明显大于其他蚊种,但其密度低,出现时间早,消失快,活动期仅为60 d(6月上旬至8月上旬),故认为该蚊仅在JEV的早期传播中起一定作用。

1.2 伊蚊属

1.2.1 白纹伊蚊 白纹伊蚊遍布整个东南亚地区,在我国包括辽宁、河北、山西、陕西、山东、河南、江苏、安徽、浙江、湖北、江西、湖南、福建、台湾、广东、广西、四川、贵州、云南和西藏(省、自治区)都有记载,30° N以南最为常见。张海林等^[47]从野外采集的白纹伊蚊体内分离出JEV, Weng等^[48]从台湾地区白纹伊蚊中分离出JEV。一般认为白纹伊蚊对病毒并不具有明显易感性,但有实验研究发现,云南省的白纹伊蚊可自然感染JEV,对该病毒亦具有较高的易感性和传播性^[49],并能经卵传递至少2个代次^[50]。此前从蚊媒的地理分布、季节消长、嗜血习性以及对JEV的易感性等综合分析,三带喙库蚊无疑是我国乙脑的主要传播媒介,但目前随着我国城市化的发展,某些地区三带喙库蚊的主要孳生地如稻田逐年减少,三带喙库蚊密度也有下降,分布广泛且嗜人血的白纹伊蚊,在JEV保存和传播中的作用应予重视。

1.2.2 阿萨姆伊蚊(*Ae. assamensis*) 该蚊主要分布于海南、广西、贵州、云南省(自治区)等地。龚鹤琴等^[26]从云南省耿马县孟定镇的3批阿萨姆伊蚊中分离出1株JEV,在国内首次证实阿萨姆伊蚊是乙脑的带病毒蚊种。

1.2.3 刺扰伊蚊(*Ae. vexans*) 该蚊在黑龙江、吉林、辽宁、内蒙古、宁夏、甘肃、河北、陕西、山东、河南、江苏、安徽、浙江、湖北、福建、广东、广西、四川、贵州、云南、西藏等(省、自治区)均有分布。张海林等^[50]在云南省西南边境9个县(市)捕获的50批1 605只刺扰伊蚊中分离到2株JEV,刘欣玉^[51]研究发现来自刺扰伊蚊的HLJ02-144株神经侵袭力很弱。尽管如此,仍然无法忽视该蚊可作为媒介传播乙脑,导致乙脑流行的危险性。

1.2.4 窄翅伊蚊(*Ae. lineatopennis*) 该蚊主要分布于我国福建、海南、广西、四川、云南、西藏等(省、自治区),辽宁和台湾省也有记载。张海林等^[22,47]在云南省边境地区瑞丽市、盈江县等15个县(市)的农村畜圈和野外竹林捕获的窄翅伊蚊中分离到2株JEV。在云南省西南边境9个县(市)捕获的23批772只窄翅伊蚊中分离到2株JEV,说明窄翅伊蚊亦可参与JEV的传播。

1.3 阿蚊属 骚扰阿蚊是云南、贵州、福建、湖北、湖南、内蒙古等(省、自治区)的常见蚊种并检测到JEV。福建省于1987年乙脑流行季节时从自然界捕获的骚扰阿蚊中分离出2株JEV(代号G35、G38),病毒株在BHK-21细胞中出现病变,在5日龄小白鼠脑内接种该细胞培养液后引起了乳鼠的典型发病死亡^[52]。莫兆军等^[53]从广西壮族自治区北流市分离的3株JEV都是源自骚扰阿蚊,邓淑珍等^[37]报道在云南省捕获的71只骚扰阿蚊体内分离出2株JEV,说明该蚊是不可忽视的可引起乙脑传播的蚊种之一。

1.4 按蚊属 中华按蚊被认为是尼泊尔乙脑流行的主要媒介,因为该物种于传播季节在流行区域的稻田生态系统中大量存在,并且已经从雌性中华按蚊中获得JEV分离株^[54]。

1986年张嘉玉等^[46]发现在云南省洱源县右所镇的中华按蚊出现时间早,但是消失晚,且密度高峰时间与乙脑流行时间相吻合,并在该蚊体内分离到4株JEV,提出该蚊种病毒检出时限较长,为145 d(7月3日至11月28日),认为该蚊不仅是当地乙脑的重要传播媒介,而且可常年保存和传播JEV,值得进一步研究。刘茜倩等^[55]2014年从上海市嘉定区猪场采集到的1万余份蚊媒样品中分离到1株基因Ⅲ型JEV(JD-15),源自中华按蚊,属该地首次从中华按蚊中分离到JEV。但另有实验认为中华按蚊的感染阈值很高,即使胸腔注射,病毒也不能感染唾液腺^[56]。有关按蚊的生物学媒介作用尚需进一步研究。

1.5 曼蚊属(*Mansoniini*) 常型曼蚊(*Ma. uniformis*)分布于除黑龙江、吉林、辽宁、内蒙古、宁夏、青海、新疆、贵州、西藏(省、自治区)外的地区。Vythilingam等^[33]从马来西亚常型曼蚊中分离到1株JEV,张海林等^[22,47]从野外采集的常型曼蚊中亦相继分离出数株JEV,邓淑珍等^[37]亦从西双版纳傣族自治州景洪市、大理白族自治州洱源县捕获的1 471只常型曼蚊体内分离出2株JEV,因此对该蚊的媒介价值需继续研究。

1.6 其他蚊种 有研究发现仁川伊蚊(*Ae. chemulpoensis*)^[45,57]、帕氏按蚊(*An. pattoni*)^[57]、背点伊蚊(*Ae. dorsalis*)^[57]、白雪库蚊(*Cx. gelidus*)^[3]、尖音库蚊^[3]、东乡伊蚊(*Ae. togoi*)^[57-58]等多种蚊种亦是JEV的传播媒介。

2 蠓(Culicoides)及其他

1956年研究人员在台湾蠓蠓(*Lasiohelea taiwana*)中分离到1株JEV^[59],并经乳鼠叮刺试验证明能致其发病,提出台湾蠓蠓可作为乙脑新媒介;1959年容璠和柯小麟^[60]从自然界台湾蠓蠓中分离到6株JEV,据流行病学、昆虫生物学、病毒学等综合分析认为,台湾蠓蠓应属于乙脑传播链中的成员,是除蚊虫以外的新媒介^[61]。随后,云南省亦从台湾蠓蠓和尖喙库蠓(*Culicoides oxystoma*)中分离到JEV。2002年王环宇等^[62]从黑龙江库蠓(*C. heiheensis*)中分离出JEV,这是从北方边境地区的吸血蠓分离出JEV的首次报告,2005年王俊文^[40]用组织培养法分离到4株JEV,其中HLJ02-134和HLJ02-136两株均分离自黑龙江省饶和县五林洞珍宝岛采集的库蠓。提示蠓亦是除蚊类外重要的JEV传播媒介。自Karabatsos^[63]从台湾地区的2种蝙蝠(*Miniopterus fuliginasus*和*Hippisideras terasensis*)中分离到3株JEV之后,张海林等^[64-65]从453只棕果蝠脑组织中分离出3株JEV,并属国内外首次在金管鼻蝠体内分离出JEV,进一步证明蝙蝠在JEV保存和扩散中具有重要作用。

3 结 语

乙脑可用疫苗防御,可以防控,但乙脑是一种自然疫源性疾病,病原体可长期存在相适应的生态环境中,还可随着气候条件的变换和农业开发以及有灌溉工程技术支持的密集型水稻种植等传入新的地区。目前已知能传播JEV的媒介主要是蚊虫,且蚊媒种类多,部分蚊虫如三带喙库蚊因为地理等因素发生变异,对此需要更多的观察研究及更多样、更有针对性的筛选方法来确认和鉴别。另外,虽然从蚊虫体

内分离出 JEV, 甚至很多媒介已经被确认是乙脑传播媒介, 但是有些蚊种无法独立引起 JEV 传播流行, 如中华按蚊、背点伊蚊、刺扰伊蚊 3 个蚊种是我国北方地区较常见的地方性优势蚊种, 研究者发现, 虽然这 3 个蚊种在历年消长过程中始终保持着稳定的序位结构和优势状态, 但在未发生三带喙库蚊引起 JEV 传播流行的前提下它们不能独立引起乙脑流行^[45]。所以对乙脑传播媒介研究, 除了媒介筛选、鉴别研究外, 亟待更多有关媒介传播能力、联合传播作用和媒介生物学作用等方面的研究, 这对乙脑的预防和控制有重要意义。

参考文献

- [1] 张海林. 云南省虫媒病毒研究进展[J]. 中国媒介生物学及控制杂志, 2004, 15(5): 410-414. DOI: 10.3969/j.issn.1003-4692.2004.05.029.
- [2] 孙肖红, 付士红, 张海林, 等. 云南省虫媒病毒的分离鉴定[J]. 中华实验和临床病毒学杂志, 2005, 19(4): 319-324. DOI: 10.3760/cma.j.issn.1003-9279.2005.04.004.
- [3] 刘建利, 花群俊, 杨云庆, 等. 传播动物虫媒病的蚊种分类及其在我国分布[J]. 中国动物检疫, 2015, 32(3): 48-51. DOI: 10.3969/j.issn.1005-944X.2015.03.015.
- [4] 周正斌, 吕山, 张仪, 等. 上海市蚊媒种类、分布及其病原[J]. 中国媒介生物学及控制杂志, 2015, 26(1): 28-32. DOI: 10.11853/j.issn.1003.4692.2015.01.007.
- [5] Tiroumourougane SV, Raghava P, Srinivasan S. Japanese viral encephalitis [J]. Postgrad Med J, 2002, 78(918): 205-215. DOI: 10.1136/pmj.78.918.205.
- [6] Gresser I, Hardy JL, Hu SMK, et al. Factors influencing transmission of Japanese B encephalitis virus by a colonized strain of *Culex tritaeniorhynchus* Giles, from infected pigs and chicks to susceptible pigs and birds [J]. Am J Trop Med Hyg, 1958, 7(4): 365-373. DOI: 10.4269/ajtmh.1958.7.365.
- [7] Scherer WF, Buescher EL. Ecologic studies of Japanese encephalitis virus in Japan. I. Introduction [J]. Am J Trop Med Hyg, 1959, 8(6): 644-650. DOI: 10.4269/ajtmh.1959.8.644.
- [8] Buescher EL, Scherer WF, McClure HE, et al. Ecologic studies of Japanese encephalitis virus in Japan. IV. Avian infection [J]. Am J Trop Med Hyg, 1959, 8(6): 678-688. DOI: 10.4269/ajtmh.1959.8.678.
- [9] Scherer WF, Buescher EL, Flemings MB, et al. Ecologic studies of Japanese encephalitis virus in Japan. III. Mosquito factors. Zootropism and vertical flight of *Culex tritaeniorhynchus* with observations on variations in collections from animal-baited traps in different habitats [J]. Am J Trop Med Hyg, 1959, 8(6): 665-677. DOI: 10.4269/ajtmh.1959.8.665.
- [10] Scherer WF, Buescher EL, McClure HE. Ecologic studies of Japanese encephalitis virus in Japan. V. Avian factors [J]. Am J Trop Med Hyg, 1959, 8(6): 689-697. DOI: 10.4269/ajtmh.1959.8.689.
- [11] Scherer WF, Moyer JT, Izumi T, et al. Ecologic studies of Japanese encephalitis virus in Japan. VI. Swine infection [J]. Am J Trop Med Hyg, 1959, 8(6): 698-706. DOI: 10.4269/ajtmh.1959.8.698.
- [12] Scherer WF, Buescher EL, Southam CM, et al. Ecologic studies of Japanese encephalitis virus in Japan. VIII. Survey for infection of wild rodents [J]. Am J Trop Med Hyg, 1959, 8(6): 716-718. DOI: 10.4269/ajtmh.1959.8.716.
- [13] Buescher EL, Scherer WF. Ecologic studies of Japanese encephalitis virus in Japan. IX. Epidemiologic correlations and conclusions [J]. Am J Trop Med Hyg, 1959, 8(6): 719-722. DOI: 10.4269/ajtmh.1959.8.719.
- [14] Zheng YY, Li MH, Wang HY, et al. Japanese encephalitis and Japanese encephalitis virus in mainland China [J]. Rev Med Virol, 2012, 22(5): 301-322. DOI: 10.1002/rmv.1710.
- [15] Gao XY, Nasci R, Liang GD. The neglected arboviral infections in mainland China [J]. PLoS Negl Trop Dis, 2010, 4(4): e624. DOI: 10.1371/journal.pntd.0000624.
- [16] Li MH, Fu SH, Chen WX, et al. Genotype V Japanese encephalitis virus is emerging [J]. PLoS Negl Trop Dis, 2011, 5(7): e1231. DOI: 10.1371/journal.pntd.0001231.
- [17] Li YX, Li MH, Fu SH, et al. Japanese encephalitis, Tibet, China [J]. Emerg Infect Dis, 2011, 17(5): 934-936. DOI: 10.3201/eid1705.101417.
- [18] 张海林, 自登云, 施华芳, 等. 云南三带喙库蚊分布特点及自然感染乙型脑炎病毒的调查[J]. 中国媒介生物学及控制杂志, 1999, 10(3): 192-194.
- [19] 郭晓芳. 云南省澜沧江流域蚊虫及蚊媒病毒调查研究[D]. 北京: 解放军军事医学科学院, 2014.
- [20] Rosen L, Lien JC, Shroyer DA, et al. Experimental vertical transmission of Japanese encephalitis virus by *Culex tritaeniorhynchus* and other mosquitoes [J]. Am J Trop Med Hyg, 1989, 40(5): 548-556. DOI: 10.4269/ajtmh.1989.40.548.
- [21] 杨明, 陈汉彬. 我国三带喙库蚊的随机扩增多态性 DNA 研究 [J]. 贵阳医学院学报, 2002, 27(5): 381-384. DOI: 10.3969/j.issn.1000-2707.2002.05.002.
- [22] 张海林, 米竹青, 张云智, 等. 云南省边境地区蚊虫自然感染乙型脑炎病毒的研究 [J]. 中国媒介生物学及控制杂志, 2002, 13(2): 101-104. DOI: 10.3969/j.issn.1003-4692.2002.02.006.
- [23] Mourya DT, Mishra AC, Soman RS. Transmission of Japanese encephalitis virus in *Culex pseudovishnui* & *C. tritaeniorhynchus* mosquitoes [J]. Indian J Med Res, 1991, 93: 250-252.
- [24] Dhanda V, Mourya DT, Mishra AC, et al. Japanese encephalitis virus infection in mosquitoes reared from field-collected immatures and in wild-caught males [J]. Am J Trop Med Hyg, 1989, 41(6): 732-736. DOI: 10.4269/ajtmh.1989.41.732.
- [25] 张云智, 张海林, 龚正达, 等. 云南省澜沧江下游地区蚊虫群落及地理生态位的研究 [J]. 地方病通报, 2001, 16(1): 74-80. DOI: 10.13215/j.cnki.jbyfktb.2001.01.033.
- [26] 龚鹤琴, 张海林, 施华芳, 等. 云南省耿马县孟定镇蚊虫及虫媒病毒调查 [J]. 中国媒介生物学及控制杂志, 2000, 11(3): 177-179. DOI: 10.3969/j.issn.1003-4692.2000.03.006.
- [27] 张海林, 米竹青, 龚正达, 等. 云南省德宏州蚊虫分布特点及乙型脑炎病毒分离 [J]. 地方病通报, 1998, 13(3): 78-80.
- [28] 张海林, 施华芳, 龚正达, 等. 云南省沧源县蚊虫及虫媒病毒调查 [J]. 医学动物防制, 2000, 16(3): 113-115.
- [29] 张海林, 施华芳, 米竹青, 等. 云南省景洪市虫媒病毒调查分析 [J]. 地方病通报, 2000, 15(3): 40-44. DOI: 10.13215/j.cnki.jbyfktb.2000.03.018.

- [30] van den Hurk AF, Nisbet DJ, Johansen CA, et al. Japanese encephalitis on Badu Island, Australia; the first isolation of Japanese encephalitis virus from *Culex gelidus* in the Australasian region and the role of mosquito host-feeding patterns in virus transmission cycles[J]. *Trans Roy Soc Trop Med Hyg*, 2001, 95(6):595-600. DOI: 10.1016/S0035-9203(01)90090-2.
- [31] 张云智, 张海林, 龚正达, 等. 云南边境地区蚊虫群落及地理生态位研究[J]. *中国媒介生物学及控制杂志*, 2001, 12(1): 28-31. DOI: 10.3969/j.issn.1003-4692.2001.01.011.
- [32] Mori A, Igarashi A, Charoensook O, et al. Virological and epidemiological studies on encephalitis in Chiang Mai area, Thailand, in the year of 1982: VII. Mosquito collection and virus isolation[J]. *Trop Med*, 1983, 25(4): 189-198.
- [33] Vythilingam I, Oda K, Mahadevan S, et al. Abundance, parity, and Japanese encephalitis virus infection of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in Sepang District, Malaysia [J]. *J Med Entomol*, 1997, 34(3): 257-262. DOI: 10.1093/jmedent/34.3.257.
- [34] Lien JC, Huang WC, Cross JH. Japanese encephalitis virus surveillance in the Taipei area, Taiwan in 1978 [J]. *Southeast Asian J Trop Med Public Health*, 1980, 11(2): 177-183.
- [35] 高晓艳. 乙脑病毒时空动力学分析[D]. 北京: 中国疾病预防控制中心, 2013.
- [36] 章域震, 张海林, 冯云, 等. 三带喙库蚊和致倦库蚊实验感染流行性乙型脑炎病毒的研究[J]. *大理学院学报*, 2006, 5(6): 31-33. DOI: 10.3969/j.issn.1672-2345.2006.06.012.
- [37] 邓淑珍, 张海林, 李金梅. 云南省蚊虫分布特点及自然感染乙型脑炎病毒的研究[J]. *中国媒介生物学及控制杂志*, 2009, 20(4): 344-348.
- [38] Zhang HL, Zhang YZ, Yang WH, et al. Mosquitoes of Western Yunnan province, China: seasonal abundance, diversity, and arbovirus associations [J]. *PLoS One*, 2013, 8(10): e77017. DOI: 10.1371/journal.pone.0077017.
- [39] 曾宪忠. 沈阳地区发现凶小库蚊携带流行性乙型脑炎病毒的报告[J]. *中华预防医学杂志*, 1980, 14(4): 209-210.
- [40] 王俊文. 我国辽宁、黑龙江两省虫媒病毒调查[D]. 太原: 山西医科大学, 2005. DOI: 10.7666/d.Y748470.
- [41] 张海林, 施华芳, 米竹青, 等. 云南省西双版纳州蚊虫自然感染乙型脑炎病毒的研究[J]. *医学动物防制*, 2002, 18(4): 169-172.
- [42] 陆宝麟, 陈汉彬, 许荣满, 等. 中国蚊类名录[M]. 贵阳: 贵州人民出版社, 1988: 60-73.
- [43] 陆润泽, 刘起勇, 吴海霞, 等. 2014年中国淡色库蚊/致倦库蚊种群地理分布特征分析[J]. *中国媒介生物学及控制杂志*, 2016, 27(2): 107-111. DOI: 10.11853/j.issn.1003.8280.2016.02.004.
- [44] 施士雄, 徐正章. 流行性乙型脑炎传播媒介研究的回顾[J]. *江苏预防医学*, 2010, 21(4): 57. DOI: 10.3969/j.issn.1006-9070.2010.04.032.
- [45] 景晓, 常树珍, 霍新北, 等. 乙脑传播媒介蚊虫筛选方法的比较分析[J]. *中华卫生杀虫药械*, 2008, 14(1): 52-56. DOI: 10.3969/j.issn.1671-2781.2008.01.021.
- [46] 张嘉玉, 杨起饶, 刘行知, 等. 云南省洱源县右所镇蚊类乙脑病毒的分离与鉴定[J]. *中国媒介生物学及控制杂志*, 1990, 1(2): 120-123.
- [47] 张海林, 施华芳, 米竹青, 等. 云南省4种伊蚊的乙型脑炎病毒分离物的研究[J]. *中国病毒学*, 1999, 14(1): 32-35.
- [48] Weng MH, Lien JC, Wang YM, et al. Isolation of Japanese encephalitis virus from mosquitoes collected in Northern Taiwan between 1995 and 1996 [J]. *J Microbiol Infect*, 1999, 32(1): 9-13.
- [49] 张海林, 米竹青, 张云智. 云南白纹伊蚊感染、传播登革和乙型脑炎病毒的研究[J]. *中国媒介生物学及控制杂志*, 1997, 8(1): 50-53.
- [50] 张海林, 米竹青, 张云智. 白纹伊蚊垂直传播乙型脑炎病毒的研究[J]. *病毒学报*, 1996, 12(1): 42-47. DOI: 10.13242/j.cnki.bingduxuebao.000958.
- [51] 刘欣玉. 我国新分离乙型脑炎病毒生物学特征及部分毒株分子生物学特征研究[D]. 北京: 中国药品生物制品检定所, 2007.
- [52] 赵莉莱, 陈端, 赵珠英, 等. 我省首次由骚扰阿蚊分离出乙型脑炎病毒[J]. *福建医药杂志*, 1990, 12(6): 25.
- [53] 莫兆军, 吕新军, 谭毅, 等. 广西北海市分离到基因 I 型流行性乙型脑炎病毒[J]. *疾病监测*, 2010, 25(2): 115-119. DOI: 10.3784/j.issn.1003-9961.2010.02.010.
- [54] Bista MB, Shrestha JM. Epidemiological situation of Japanese encephalitis in Nepal [J]. *J Nepal Med Assoc*, 2005, 44(158): 51-56.
- [55] 刘茜倩, 魏建超, 钟登科, 等. 中华按蚊源日本脑炎病毒的分离鉴定及其分子特征的分析[J]. *中国兽医科学*, 2017, 47(1): 16-22. DOI: 10.16656/j.issn.1673-4696.2017.01.003.
- [56] 于恩庶, 徐秉锬. 中国人兽共患病学[M]. 福州: 福建科学技术出版社, 1988: 20-52.
- [57] 姜义霖. 大连地区蚊媒调查及淡色库蚊、三带喙库蚊自然感染流行性乙型脑炎病毒研究[D]. 沈阳: 中国医科大学, 2008. DOI: 10.7666/d.y1300089.
- [58] 魏文彬, 王成栋, 张宗葆, 等. 东乡伊蚊及淡色库蚊感染流行性乙型脑炎病毒试验[J]. *微生物学报*, 1954, 2(2): 111-116. DOI: 10.13343/j.cnki.wsb.1954.02.006.
- [59] 吴皎如, 吴树吟. 由糠蚊科蠓属 *Lasiohelea* 台湾蠓分离出乙型脑炎病毒[J]. *微生物学报*, 1957, 3(1): 22-26.
- [60] 容瑾, 柯小麟. 从广州市天然界蠓分离流行性乙型脑炎病毒的试验[J]. *微生物学报*, 1962, 8(3): 280-284.
- [61] 陈亢川, 蔡连来. 福建省常见吸血蠓种的观察[J]. *昆虫学报*, 1980, 23(4): 401-407. DOI: 10.16380/j.kcxb.1980.04.009.
- [62] 王环宇, 付士红, 王俊文, 等. 黑龙江省部分地区虫媒病毒调查[J]. *中华实验和临床病毒学杂志*, 2005, 19(4): 307-311. DOI: 10.3760/cma.j.issn.1003-9279.2005.04.002.
- [63] Karabatsos N. International catalogue of arbovirus including certain other viruses of vertebrates [M]. San Antonio, Texas: American Society of Tropical Medicine and Hygiene, 1985: 372-440.
- [64] 张海林, 施华芳, 米竹青, 等. 蝙蝠自然感染乙型脑炎病毒的研究[J]. *病毒学报*, 1990, 6(3): 269-271.
- [65] 张海林, 张云智, 黄文丽, 等. 从云南省蝙蝠脑组织中分离出乙型脑炎病毒[J]. *中国病毒学*, 2001, 16(1): 74-77.

收稿日期: 2018-09-25 (编辑: 卢亮平)