

DOI:10.13350/j.cjpb.230301

• 论著 •

我国野鸟新城疫病毒流行调查及遗传进化分析*

王文浩^{1,2}, 于明远³, 李元果², 梁宏蕊³, 胡鑫宇², 李敏^{2,4}, 李方旭², 赵艳斌², 宋丹丹^{2,4},
陈艳艳², 孔云逸², 王铁成², 孙伟洋², 高玉伟², 解林红^{3**}, 王磊^{1**}

(1. 河南科技学院动物科技学院, 河南新乡 453003; 2. 中国农业科学院长春兽医研究所;
3. 国家林业和草原局生物灾害防控中心; 4. 山东师范大学生命科学院)

【摘要】 目的 掌握我国野鸟中新城疫病毒(NDV)的流行及遗传进化特征。方法 结合候鸟的分布、迁徙规律以及栖息环境等信息,在途经中国的东亚-澳大利亚和西太平洋候鸟迁徙路线及其他重要野鸟栖息、停歇地作为监测哨点,采集环境样品、组织及咽肛拭子等样品进行NDV鉴定,阳性样品按照地域、物种和采集时间划分抽取代表株并进行F基因序列测定,构建NJ进化树并分析F蛋白裂解位点。结果 2013-2021年共采集环境样品、拭子及组织样品113017份,分离获得67株候鸟NDV,均来自常规监测中采集的拭子和环境样品,死亡野鸟中未检出NDV。历年野鸟中NDV的分离率分别为:2013年0.21%,2014年0.23%,2015年0.04%,2016年0.05%,2017年0.03%,2018年0.03%,2020年0.06%,2021年0.01%。F基因遗传进化分析表明,26株代表株中有20株NDV为Class I(14株 genotype I.1.1.2,6株 genotype I.1.2),宿主分布为苍鹭、赤麻鸭、斑嘴鸭、红腹滨鹬、海鸬鹚及鸥类;6株NDV为Class II(1株为 genotype I.1.1,1株为 genotype I.1.2.1,4株为 genotype I.2),宿主分布为豆雁、翘嘴鹬、绿头鸭、红头潜鸭。经F蛋白裂解位点分析,26株新城疫病毒代表株均符合弱毒株分子特征。结论 新城疫病毒野鸟宿主种类呈多样性,且同时存在Class I和Class II两类新城疫弱毒株。可为我国野鸟中新城疫病毒的流行、进化和宿主多样性提供数据资料。

【关键词】 新城疫病毒;野鸟;多样性;遗传进化分析

【中图分类号】 S852.65

【文献标识码】 A

【文章编号】 1673-5234(2023)03-0249-05

[*Journal of Pathogen Biology*. 2023 Mar;18(3):249-253,259.]

Epidemic investigation and genetic Evolution Analysis of Wild Bird Newcastle Disease virus in China

WANG Wen-hao^{1,2}, YU Ming-yuan³, LI Yuan-guo², LIANG Hong-rui³, HU Xin-yu², LI Min^{2,4}, LI Fang-xu², ZHAO Yan-bin², SONG Dan-dan^{2,4}, CHENG Yan-yan², KONG Yun-yi², WANG Tie-cheng², SUN Wei-yang², GAO Yu-wei², XIE Lin-hong³, WANG Lei¹ (1. *College of Animal Science and Veterinary Medicine, Henan Institute of Science and Technology, Xinxiang 453003, Henan, China*; 2. *Changchun Veterinary Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences*; 3. *Center for Biological Disaster Prevention and Control, National Forestry and Grassland Administration, Shenyang*; 4. *College of Life Science, Shandong Normal University*)***

【Abstract】 **Objective** To master the epidemic and genetic evolution characteristics of Newcastle disease virus (NDV) in wild birds in China. **Methods** Based on the information of the distribution, migration law and habitat of migratory birds, environmental samples, tissues and throat and anal swabs were collected from the migratory routes of East Asia to Australia Flyway and the Western Pacific Flyway through China and other important habitats and resting places of wild birds as monitoring sentinel points for NDV identification. Representative strains of positive samples were selected according to region, species and collection time and F gene sequence was determined. N-J tree was constructed and the F protein cleavage site was analyzed. **Result** A total of 113017 environmental samples, swabs and tissue samples were collected from 2013 to 2021, and 67 strains of migratory birds NDV were isolated, all of which came from swab and environmental samples. No NDV positive sample was found in dead wild birds. The isolation rates were 2013 (0.21%), 2014 (0.23%), 2015 (0.04%), 2016 (0.05%), 2017 (0.03%), 2018 (0.03%), 2020 (0.06%) and 2021 (0.01%), respectively. Genetic evolution analysis of F gene showed that 20 NDV of the 26 representative strains were class I (14 strains belong to genotype I.1.1.2 and 6 strains belong to genotype I.1.2) and the host distribution was Grey Heron, Ruddy Shelduck, Spot-billed Duck, Red Knot, Resplendent cormorant and Gulls; 6 strains of NDV were Class II (1

* **【基金项目】** 国家自然科学基金项目(No.31970502)

** **【通讯作者】** 解林红, E-mail: xielinhong163@163.com; 王磊, E-mail: wlei_007@163.com

【作者简介】 王文浩(1998-),男,河南驻马店人,在读硕士。主要研究方向:兽医学。E-mail: wwh688520@163.com

strain belong to genotype I. 1.1,1 strain belong to genotype I. 1.2.1 and 4 strains belong to genotype I. 2) and the host distribution was Bean goose, Xenus cinereus, Common Mallard and Common Pochard. All 26 representative strains of Newcastle disease virus matched the molecular characteristics of the attenuated strain by F protein cleavage site analysis. **Conclusion** NDV presents host diversity in wild birds, and two weak Newcastle disease strains, Class I and Class II existed simultaneously. The results could provide data for the epidemic, evolution and host diversity of Newcastle disease virus in Chinese wild birds.

【Key words】 Newcastle disease virus; wild birds; diversity; genetic evolution analysis

新城疫(ND)是由新城疫病毒(Newcastle disease virus, NDV)引起的,该病毒属副粘病毒科,副粘病毒亚科,禽副粘病毒属,只有一个血清型,即禽副粘病毒 I 型(APMV-1),我国将其列为一类动物疫病^[1]。该病毒为单股负链不分节段的 RNA 病毒,呈球形,有囊膜,基因组编码核蛋白(NP)、磷蛋白(P)、基质蛋白(M)、融合蛋白(F)、血凝素神经氨酸酶(HN)和大蛋白(L)6种结构蛋白,P蛋白基因可编码非结构蛋白V和W^[2]。根据F基因编码序列可将新城疫病毒分为Class I和Class II两大类,其中Class I有3种亚型,Class II至少有21种亚型^[3]。世界各国新城疫暴发的强毒株以及常见的低毒力疫苗株(LaSota、B1和VG/GA)多为Class II^[4-5]。决定NDV致病性的分子因素主要是F蛋白裂解位点序列,强毒株序列为¹¹²R/K-R-Q-R/K-R↓F¹¹⁷,弱毒株序列为¹¹²G/E-K/R-Q-G/E-R↓F¹¹⁷^[6]。

野鸟是NDV的天然宿主,已知约有250种鸟类可被NDV感染^[7-9]。此外,ND对家禽养殖业危害巨大,人类也可感染ND,表现出短暂性结膜炎^[1]。NDV在全球野鸟群体中广泛流行,2005-2007年巴西野鸟NDV阳性率为0.7%^[10],2007-2010年澳大利亚野鸟NDV阳性率为3.4%^[11],2006-2010年芬兰野鸟NDV阳性率5.5%^[12],以上野鸟NDV分离株基因型基本属于Class I和Class II genotype I、II型。2010-2016年,在西班牙野鸟的被动监测中共有35起因感染NDV引起的野鸟死亡事件,其中33起与灰斑鸠(*Streptopelia decaocto*)有关,基因型为4a和4b亚系^[13]。2007-2010年,从韩国活禽市场和野鸟种群分离出14株NDV,基因型均为Class II genotype I型,为野生鸟类、活禽市场、禽类养殖场和邻国之间存在NDV传播提供依据^[14]。2016-2017年,阿拉伯联合酋长国对麻雀(*Passer domesticus*)、白耳鹌(*Pycnonotus leucotis*)、笑鸽(*Spilopelia senegalensis*)、灰斑鸠(*Streptopelia decaocto*)、岩鸽(*Columba livia*)、灰鹧鸪(*Francolinus pondicerianus*)和波斑鹧鸪(*Chlamydotis macqueeni*)7种野鸟进行监测,NDV阳性率为0.9%,基因型为Class II genotype XIV和Class II genotype XXI型^[15]。Cappelle等^[16]对非洲

四个国家(马达加斯加、马里、毛里塔尼亚和津巴布韦)9000只野鸟进行长期监测,发现雁形目、鸥形目、鸡形目、雀形目和鹈形目等45个物种均可感染NDV,基因型为Class I genotype I型、Class II genotype VI—VIII型,分析表明NDV在非洲多种野生鸟类中持续存在和传播。2018-2020年候鸟迁徙季期间,在途径印度哈里雅纳的候鸟中出现了NDV缓发型毒株和速发型毒株^[17]。我国养禽业发达,NDV存在基因变异和毒力增强的风险^[18],欧盟曾从野鸟体内分离出对家禽有致病的NDV^[8]。2019-2020年,从意大利北部679只野鸟中检测出12个NDV阳性^[19]。因此,监测我国候鸟NDV感染情况,掌握NDV在我国候鸟种群中的分布以及流行规律对新城疫的防控有重要意义。

材料与方法

1 监测点选择及样品采集

2013-2021年,在我国湖南、吉林、内蒙古、河北、河南、宁夏、新疆、四川、甘肃、上海、青海、黑龙江、辽宁、浙江、湖北、江西16个省、市(自治区)开展野鸟疫源疫病监测,并在东亚-澳大利亚和西太平洋候鸟迁徙路线上建立长期监测哨点,调查包括常规主动监测和被动监测。常规主动监测主要在野鸟栖息地、繁殖地、越冬地采集野鸟环境样品,如新鲜粪便、排泄物(包括野鸟咽、肛拭子)等。被动监测主要对突发疫情地区的死亡或濒死野鸟采集组织、血清和环境样品等。采集的样品置于装有病毒保存液的离心管中,低温保存。

2 病毒分离

取出低温保存的样品置于冰上解冻。粪便及拭子样本处理:将样品于振荡器上初步振荡15s,然后取300μL加入到300μL含8000IU双抗(青霉素和链霉素)的PBS溶液中,漩涡震荡充分混匀,4℃、8000r/min(有效离心半径6.3cm)离心10min,取200μL上清液接种到9日龄SPF鸡胚尿囊液中。组织样品处理:取约1g组织样品放入含有2颗无菌处理钢珠的2mL离心管中,在组织匀浆仪中以30Hz/s低温研磨3min;加入800μL含有8000IU双抗的PBS溶液,再以30Hz/s低温研磨1min,同上离心并接种鸡胚。接种后的鸡胚均在37℃恒温培养箱中培养48h,观察鸡胚存活情况。取出已死亡鸡胚,剩余鸡胚继续

培养至 72 h, 采集血凝阳性鸡胚尿囊液, 分装后保存于 -80 °C 冰箱备用。

3 病毒 RNA 提取

使用 QIAgen Viral RNA Mini Kit 试剂盒提取病毒 RNA, 按说明书方法操作。将提取的 RNA 立即用于 RT-PCR 扩增或者储存于 -80 °C 冰箱。

4 RT-PCR 检测

使用 Hiscript II One Step RT-PCR Kit (Vazyme) 扩增 NDV F 基因, 引物信息见表 1。反应程序: 50 °C 反转录 30 min, 94 °C 预变性持续 3 min; 94 °C 变性 30 s, 58 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 1 min 30 s, 共 30 个循环; 72 °C 再次延伸 5 min, 4 °C 保持。PCR 产物用 1% 琼脂糖凝胶电泳分析。

表 1 新城疫病毒检测引物
Table 1 NDV identification of primers

引物名称 Primer	序列(5'→3') Sequence(5'→3')	产物长度 Product length(bp)
C1-F	ATGGATCCCAAGCCYTCTAC	433
C1-R	TGGCTTGTATGAGKGCAGA	
C3-F	TCGCATTAGGTGTAGCC	428
C3-R	GCCACTACTAATCAGAGAACT	

5 NDV F 基因序列测定

使用 AMV Reverse Transcriptase (Promega) 反转录提取的 NDV RNA。反应体系: 5 μL AMV Reverse Transcriptase 5 × Reaction Buffer, 2.5 μL dNTP mix, 1 μL RNasin Ribonuclease Inhibitor, 1 μL Random primer (9 mer) pd(N)9, 1 μL Oligo (dT) 15 Primer, 3 μL AMV RT, 10 μL template RNA, 11.5 μL Nuclease-Free Water to final volume。42 °C 孵育 1 h。使用 TransStart® FastPfu DNA Polymerase 扩增 NDV 全基因, 引物见表 2。反应体系: 1 μL Forward Primer (10 μmol/L), 1 μL Reverse Primer (10 μmol/L), 10 μL 5 × TransStart® FastPfu Buffer, 4 μL 2.5 mmol/L dNTPs, 1 μL TransStart® FastPfu DNA Polymerase, 2 μL Template, 31 μL Nuclease-free Water。反应程序: 95 °C 预变性 2 min; 95 °C 变性 20 s, 50~60 °C 退火 20 s, 72 °C 延伸 1 min 20 s, 共 30 个循环; 72 °C 再次延伸 5 min。使用 1% 琼脂糖凝胶电泳分析 PCR 产物, 使用 Wizard® SV Gel and PCR Clean-Up System Kit 回收阳性样品, 交由库美生物有限公司测序。使用 DNASTar 软件包中的 SeqMan 拼接测序所得序列。

6 F 基因系统发育及碱性裂解位点分析

从阳性样品中根据不同时间、地点及宿主挑取部分毒株进行系统发育分析, 病毒宿主包括雁鸭类、鹈类及鹭类。在 NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) 检索, 使用 MEGA11 采用 ClustalW algorithm

进行比对, 建立 Neighbor-Joining tree。使用 MEGA11 分析各毒株 F 基因编码区氨基酸序列, 分析第 112-117 位置序列。

表 2 新城疫病毒测序引物
Table 2 NDV Sequencing primers

引物名称 Primer	序列(5'→3') Sequence(5'→3')	产物长度 Product length (bp)
NP-F	GTAGTACCCTCAAAGTGGAAAGTG	1274
NP-R	CCGCATCAGATCAAGAAACT	
P-F	GGAAAACGAAAGCCCTCAGT	1064
P-R	TGCGAGGCGCTTAATCTTT	
M-F	CTGCCTTACCATCAAGTAGCCT	983
M-R	AGTCACAGCCACAGCCCTCT	
F-F	CCGCAGGAATAGTAGTCACAGG	1537
F-R	GTCGTTGCTCTCATCTGGTCC	
HN-F	GAGAGAGGGGTCAGCCAAGTT	1815
HN-R	TTGCCTATGGTTCAGTTGGTTG	
L-1-F	CAGAGCACAAAATCATCTACC	1930
L-1-R	TGATACCGCCAGTTCAAGCA	
L-2-F	CATACAATAGCAACAGGAAGCGT	1886
L-2-R	GTCACCATATGCCAGATCAG	
L-3-F	TCAGGAAAGGAGAGCCG	1808
L-3-R	TGTAATATATCGTCTCGTGCC	
L-4-F	CTATTTAGGGGAGTAGGAACAGC	1363
L-4-R	CTTTGACAGCATTCCCTACAGT	
NP1-F	GTAGTACCCTCAAAGTGGAAAGTG	1379
NP1-R	CCAGTCGGTGTCTGTTG	
P1-F	ACGAGCGGGACTGTCATTG	1146
P1-R	TGCGAGGCGCTTAATCTTTT	
M1-F	GGTTATACTTCGATTCTGCCTTAC	998
M1-R	AGTCACAGCCACAGCCCTCT	

结 果

1 2013-2021 年我国候鸟新城疫病毒病原学检测情况

对 2013-2021 年采集的 113 017 份野鸟粪便及组织样品进行 NDV 分离鉴定, 获得 NDV 阳性样品 67 份, 阳性率为 0.06% (表 3)。67 株 NDV 分离株来自河北、内蒙古、辽宁、吉林、江西、湖南和上海等 7 个省(区), 分离株宿主(表 4)包括天鹅(*Cygnus*)、大麻鸭(*Botaurus stellaris*)、丹顶鹤(*Grus japonensis*)、斑嘴鸭(*Anas zonorhyncha*)、红头潜鸭(*Aythya ferina*)、赤麻鸭(*Tadorna ferruginea*)、海鸬鹚(*Phalacrocorax Pelagicus*)、翘嘴鹬(*Xenus cinereus*) 和红腹滨鹬(*Calidris canutus*) 等。

26 株 NDV 分离株涵盖 Class I 和 Class II 两类(表 4), 其中 Class I 20 株, 14 株属于 genotype I.1.2, 6 株属于 genotype I.2; Class II 6 株, 1 株属于 genotype I.1.1, 1 株属于 genotype I.1.2.1, 4 株属于 genotype I.2。Class I genotype I.1.2 基因亚型分离于辽宁、吉林和江西, 宿主为野鸟、赤麻鸭和苍鹭。Class I genotype I.2 基因亚型分离于河北、吉

林、湖南和上海,宿主为红腹滨鹬和赤麻鸭。Class II genotype I.1.1 基因亚型分离于湖南,宿主为豆雁。Class II genotype I.1.2.1 基因亚型分离于沧州,宿主为翘嘴鹬。Class II genotype I.2 基因亚型分离于图牧吉,宿主为绿头鸭、红头潜鸭。

表 3 2013-2021 年我国候鸟新城疫病毒病原学检测结果
Table 3 Etiological detection results of NDV in wild birds in China from 2013 to 2021.

年份 Year	样品数量 No. samples	野鸟 NDV No. NDVs of wild bird	阳性样品 宿主 Host of positive sample	样品种类 Type of sample	阳性率 Positive rate (%)
2013	9514	20	鹭类、苍鹭	环境样品、拭子样品	0.21
2014	8760	20	雁鸭类、鸬鹚类、天鹅、大麻鸭、丹顶鹤	环境样品、拭子样品	0.23
2015	6745	3	大麻鸭、野鸟	拭子样品	0.04
2016	8185	4	斑嘴鸭、红头潜鸭	拭子样品	0.05
2017	11381	3	赤麻鸭	环境样品	0.03
2018	7686	2	海鸬鹚	环境样品	0.03
2019	13735	0	/	/	0.00
2020	19078	11	海鸬鹚、鸥类、翘嘴鹬、野鸟	环境样品	0.06
2021	27933	4	赤麻鸭、红腹滨鹬、野鸟	环境样品	0.01
合计	113017	67			0.06

注:环境样品为栖息地收集的野鸟粪便,拭子样品为活体野鸟的咽拭子和肛拭子。

Notes: Environmental samples were wild bird feces collected in the habitat, and swab samples were throat and anal swabs from live wild birds.

2 F 基因进化分析

从 67 个 NDV 分离株中选取 26 株进行 F 基因进化分析,结果如图 1。I51 和 I48 与来自尼日利亚距翅雁的 NDV 在同一分支,S267、S264 和 CZ340 与来自俄罗斯鸥类的 NDV 在同一分支,HN123 与疫苗株 VG/GA 在同一分支,SH136 和 A195 与来自俄罗斯鸭类的 NDV 在同一分支,J192、J100、J97 与来自中国雁形目的 NDV 在同一分支。S229、J71、SH548、J70 与来自中国鹭类的 NDV 在同一分支,JL31、ZH1626、ZH1935、ZH1665、ZH1648、ZH1618、ZH1610、ZH1605、ZH1647、ZH1603 与来自中国家禽的新城疫病毒在同一分支。

F 蛋白碱性裂解位点分析(表 4)显示,野鸟 NDV 株的 F 蛋白碱性裂解位点均符合弱毒特征即¹¹²G/E-K/R-Q-G/E-R↓L¹¹⁷。

讨论

野鸟新城疫监测对新城疫的防控有重要指导意义^[8,14]。根据途径我国的两条候鸟迁徙路线选取的采样点建立的我国野鸟新城疫主动预警系统,可对我国新城疫主动性及针对性的防控提供数据支持。本研究从 2013-2021 年共采集候鸟粪便及其组织样品 113

017 份,检出 67 株野鸟 NDV,宿主包括红腹滨鹬、绿头鸭、红头潜鸭、赤麻鸭和苍鹭等。选取 26 株代表株进行全基因组测序及遗传进化分析,结果表明其中 20 株为 Class I,6 株为 Class II,野鸟中 Class I NDV 分布地区较 Class II NDV 广泛。F 蛋白裂解位点分析表明分离的 26 株 NDV 均符合弱毒特征。

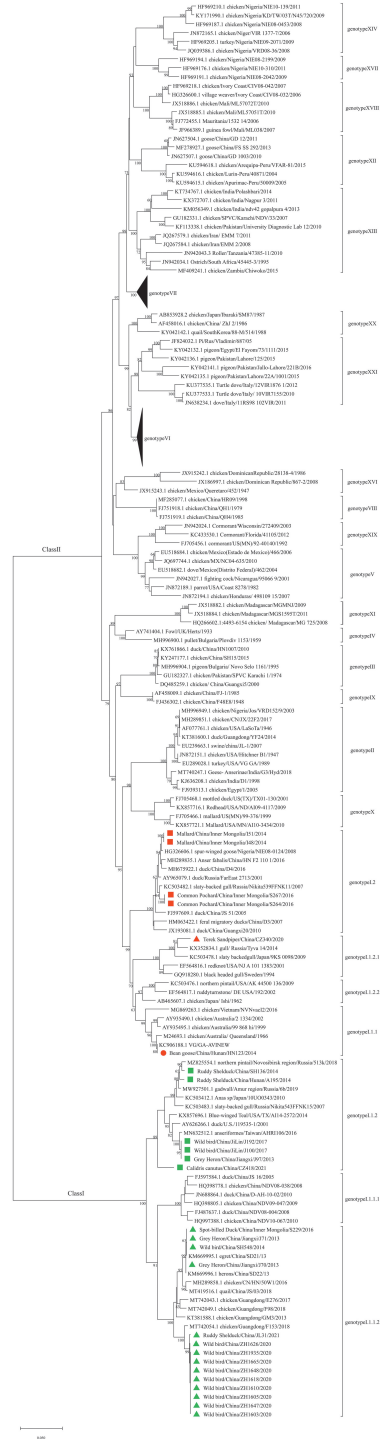


图 1 2013-2021 年野鸟新城疫病毒 26 株新城疫病毒 F 基因 NJ 进化树
Notes: Those marked in color graphics are the strains used in present study.
Fig. 1 NJ phylogenetic tree of F gene of NDV isolated from wild birds during 2013-2021

WOAH 建议,从活鸟中采集样本时应收集口咽和泄殖腔拭子;从死鸟中采集样本时应收集不同的组织,如心脏、肝脏、脾、肺、肾、脑和肠以及口咽拭子。然而,鉴于在采样过程中活鸟捕捉存在困难,本研究只采集了野鸟的新鲜粪便,少量咽、肛拭子以及死亡或濒死野鸟组织。尽管有这一限制,仍可检测到 NDV。我国野鸟 NDV 主要在每年的 9 月至次年 3 月发生,这似乎与粪便-口腔传播途径及病毒在冬季的体外生存能力较强有关^[20]。

野鸟 NDV 在全球广泛流行,基因型涵盖 Class I 全部亚型及 Class II genotype I、II、VI-VIII、XIV 和 XXI 等亚型,涉及雁形目、鸥形目、鸡形目、雀形目和鸻形目等多种野鸟^[10-12,15-16]。本研究采用 Dimitrov 等^[3]制定的 NDV 命名方法,结果显示 2013-2021 年在我国野鸟中分离到 Class I 和 Class II NDV,其中 Class I NDV 在我国江西、上海、辽宁、内蒙古、吉林、湖南和河北流行,Class II NDV 在湖南、河北和内蒙古流行。而 Class I NDV 我国东部、西南和西北地区的家禽中流行^[21],Class II NDV 在全国的家禽中流行^[22]。此外,家禽衍生的病毒可能蔓延到候鸟中,进而在候鸟群中传播^[23]。Class I NDV 宿主为野鸟、家禽、赤麻鸭、红腹滨鹬和苍鹭,Class II NDV 宿主为豆雁、翘嘴鹬、红头潜鸭和绿头鸭。我国野鸟 NDV 流行的基因型 Class I genotype I 以及 Class II genotype I,包含 Class I genotype I.1.2、Class I genotype I.2、Class II genotype I.1.1、Class II genotype I.1.2.1 和 Class II genotype I.2,与欧洲和非洲流行的野鸟 NDV 亚型有重合^[11-13]。F 基因进化树分析显示,Mallard/China/Inner Mongolia/I51/2014 与 Spur-winged goose/Nigeria/NIE08-0124/2008 在同一进化分支,而在尼日尼亚的东北部湿地中距翅雁经常与欧亚候鸟接触^[24],这可能由当地的距翅雁传播给候鸟进而传播到我国。Bean goose/China/Wuhan/HN123/2014 与疫苗株 VG/GA 亲缘性非常高,这可能是由家禽传播给候鸟的,进一步证明 NDV 在候鸟和家禽之间传播。此外,我国候鸟 NDV 宿主与欧洲、非洲一些国家的 NDV 宿主也存在重合^[16],进一步说明候鸟迁徙可促进我国野鸟 NDV 的传播和流行。

根据 WOAH 的最新指南,NDV F 蛋白碱性裂解位点是其毒力的主要决定因素^[25]。F 蛋白碱性裂解位点分析表明,本研究中的分离株均符合弱毒株特征,虽然无致病性,但是在野鸟体内连续传代可通过基因变异出现毒力增强现象^[26]。此外,候鸟和当地野鸟或家禽互相传播 NDV 可能导致强毒株或耐药株的出现。因此,野鸟 NDV 的监测及遗传进化分析可以为我国野鸟 NDV 的流行病学研究及我国新城疫的防控

提供有价值的数据。

【参考文献】

- [1] Alexander DJ. Newcastle disease and other avian paramyxoviruses[J]. Rev Sci Tech,2000,19(2):443-462.
- [2] Liu Y, Sun C, Chi M, et al. Genetic characterization and phylogenetic analysis of Newcastle disease virus from China [J]. Infect Genet Evol,2019(75):103958.
- [3] Dimitrov KM, Abolnik C, Afonso CL, et al. Updated unified phylogenetic classification system and revised nomenclature for Newcastle disease virus [J]. Infect Genet Evol, 2019 (74):103917.
- [4] Dimitrov KM, Ramey AM, Qiu X, et al. Afonso, Temporal, geographic, and host distribution of avian paramyxovirus 1 (Newcastle disease virus)[J]. Infect Genet Evol.2016(39): 22-34.
- [5] Liu XF, Wan HQ, Ni XX, et al. Pathotypical and genotypical characterization of strains of Newcastle disease virus isolated from outbreaks in chicken and goose flocks in some regions of China during 1985-2001 [J]. Arch Virol,2003,148(7): 1387-1403.
- [6] Xiang B, Chen R, Liang J, et al. Phylogeny, pathogenicity and transmissibility of a genotype XII Newcastle disease virus in chicken and goose[J]. Transbound Emerg Dis,2020,67(1): 159-170.
- [7] Lam HY, Yeap SK, Pirozyan MR, et al. Safety and clinical usage of newcastle disease virus in cancer therapy [J]. J Biomed Biotechnol,2011(2011):718710.
- [8] Alexander DJ, Newcastle disease in the European Union 2000 to 2009 [J]. Avian Pathol 2011,40(6):547-558.
- [9] Jia L, Liang B, Wu K, et al. Circulation, genomic characteristics, and evolutionary dynamics of class I Newcastle disease virus in China [J]. Virulence,2022,13(1):414-427.
- [10] Thomazelli L, De Araujo J, Ferreira CdS, et al. Molecular surveillance of the Newcastle disease virus in domestic and wild birds on the North Eastern Coast and Amazon biome of Brazil [J]. Braz J Poult Sci,2012,14(1):1-7.
- [11] Hoque MA, Burgess GW, Karo-Karo D, et al. Monitoring of wild birds for Newcastle disease virus in north Queensland, Australia [J]. Prev Vet Med,2012,103(1):49-62.
- [12] Lindh E, Ek-Kommonen C, Vaananen VM, et al. Molecular epidemiology of outbreak-associated and wild-waterfowl-derived newcastle disease virus strains in Finland, including a novel class I genotype [J]. J Clin Microbiol, 2012, 50 (11): 3664-3673.
- [13] Napp S, Alba A, Rocha AI, et al. Six-year surveillance of Newcastle disease virus in wild birds in north-eastern Spain (Catalonia) [J]. Avian Pathol,2017,46(1):59-67.
- [14] Kim BY, Lee DH, Kim MS, et al. Exchange of Newcastle disease viruses in Korea; the relatedness of isolates between wild birds, live bird markets, poultry farms and neighboring countries [J]. Infect Genet Evol,2012,12(2):478-482.

(下转 259 页)

- population worldwide[J]. *Pathogens*, 2020; 95.
- [29] Chauhan R, Gordon M. A systematic review of influenza A virus prevalence and transmission dynamics in backyard swine populations globally[J]. *PHM*, 2022(81):10.
- [20] Ciminski K, Pfaff F, Beer M, et al. Bats reveal the true power of influenza A virus adaptability[J]. *PLoS pathogens*, 2020(164): e1008384.
- [21] Liu J, Li Z, Cui Y, et al. Emergence of an Eurasian avian-like swine influenza A (H1N1) virus from mink in China[J]. *Vet Microbiol*, 2020(240):108509.
- [22] Smith G, Vijaykrishna D, Bahl J, et al. Origins and evolutionary genomics of the 2009 swine-origin H1N1 influenza A epidemic[J]. *Nature*, 2009(4597250):1122-1125.
- [23] Venter M, Treurnicht F, Buys A, et al. Risk of human infections with highly pathogenic H5N2 and low pathogenic H7N1 avian influenza strains during outbreaks in ostriches in South Africa[J]. *JID*, 2017(216):S512-S519.
- [24] Zhao P, Sun L, Xiong J, et al. Semiaquatic mammals might be intermediate hosts to spread avian influenza viruses from avian to human[J]. *Sci Rep*, 2019(91):11641.
- [25] Bertram S, Glowacka I, Steffen I, et al. Novel insights into proteolytic cleavage of influenza virus hemagglutinin[J]. *Rev Med Virol*, 2010(205):298-310.
- [26] Neumann G, Noda T, Kawaoka Y. Emergence and pandemic potential of swine-origin H1N1 influenza virus[J]. *Nature*, 2009(4597249):931-939.
- [27] Parrish C, Kawaoka Y. The origins of new pandemic viruses: the acquisition of new host ranges by canine parvovirus and influenza A viruses[J]. *Ann Rev of Microbio*, 2005(59):553-586.
- [28] Schwanhauser B, Busse D, Li N, et al. Corrigendum: Global quantification of mammalian gene expression control[J]. *Nature*, 2013(4957439):126-127.
- [29] Tanguay R, Gallie D. Translational efficiency is regulated by the length of the 3' untranslated region[J]. *MCB*, 1996(161):146-156.
- [30] Peixeiro I, Silva A, Romao L. Control of human beta-globin mRNA stability and its impact on beta-thalassemia phenotype[J]. *Haematologica*, 2011(966):905-913.
- [31] Waggoner S, Liebhaber S. Regulation of alpha-globin mRNA stability[J]. *Exp Biol Med (Maywood, N. J.)*, 2003(2284):387-395.
- [32] Sendoel A, Dunn J, Rodriguez E, et al. Translation from unconventional 5' start sites drives tumour initiation[J]. *Nature*, 2017(5417638):494-499.
- [33] Graf M, Bojak A, Deml L, et al. Concerted action of multiple cis-acting sequences is required for Rev dependence of late human immunodeficiency virus type 1 gene expression[J]. *J Virol*, 2000(7422):10822-10826.
- [34] Kotsopoulou E, Kim V, Kingsman A, et al. A Rev-independent human immunodeficiency virus type 1 (HIV-1)-based vector that exploits a codon-optimized HIV-1 gag-pol gene[J]. *J VIROL*, 2000(7410):4839-4852.
- [35] Nguyen K, llano M, Akari H, et al. Codon optimization of the HIV-1 vpu and vif genes stabilizes their mRNA and allows for highly efficient Rev-independent expression[J]. *Virology*, 2004(3192):163-175.

【收稿日期】 2022-10-13 【修回日期】 2023-01-06

(上接 253 页)

- [15] Hirschinger J, Munoz MC, Hingrat Y, et al. Exposure to and Circulation of Avian Influenza and Newcastle Disease Viruses in Peridomestic Wild Birds in the United Arab Emirates[J]. *J Wildl Dis*, 2020, 56(2):437-442.
- [16] Cappelle J, Caron J, Gil P, et al. Empirical analysis suggests continuous and homogeneous circulation of Newcastle disease virus in a wide range of wild bird species in Africa[J]. *Epidemiol Infect*, 2015, 143(6):1292-1303.
- [17] Bansal N, Singh R, Chaudhary D, et al. Prevalence of Newcastle Disease Virus in Wild and Migratory Birds in Haryana, India[J]. *Avian Dis*, 2022, 66(2):141-147.
- [18] Wang JJ, Lv Y, Zhao YL, et al. Pathogenic Surveillance and Phylogenetic Analyses of Class-I Newcastle Disease Viruses from 2011 to 2015[J]. *CNKI JTP*, 2017, 33(2):211-215.
- [19] Trogu T, Canziani S, Salvato S, et al. Survey on the presence of viruses of economic and zoonotic importance in avifauna in Northern Italy[J]. *Microorganisms*, 2021, 9(9):1957.
- [20] European Food Safety Authority, Opinion of the Scientific Panel on Animal Health and Welfare (AHAW) to review Newcastle disease focussing on vaccination worldwide in order to determine its optimal use for disease control purposes[J]. *EFSA*, 2007, 5(5):477.
- [21] Wang JJ, Yu XH, Jiang WM, et al. Pathogenic Surveillance and Phylogenetic Analysis on Class I Newcastle Disease Virus during 2016 to 2019 in China[J]. *CNKI JTP*, 2020, 37(11):1-5.
- [22] Xiang B, Chen L, Cai J, et al. Insights into genomic epidemiology, evolution, and transmission dynamics of genotype VII of class ii newcastle disease virus in China[J]. *Pathogens*, 2020, 9(10):837.
- [23] Xiang B, Han L, Gao P, et al. Spillover of Newcastle disease viruses from poultry to wild birds in Guangdong province, southern China[J]. *Infect Genet Evol*, 2017(55):199-204.
- [24] Snoeck CJ, Adeyanju AT, Owoade AA, et al. Genetic diversity of newcastle disease virus in wild birds and pigeons in West Africa[J]. *Appl Environ Microbiol*, 2013, 79(24):7867-7874.
- [25] de Graaf JF, van Nieuwkoop S, de Meulder D, et al. Assessment of the virulence for chickens of Newcastle Disease virus with an engineered multi-basic cleavage site in the fusion protein and disrupted V protein gene[J]. *Vet Microbiol*, 2022(269):109437.
- [26] Alexander DJ, Gordon Memorial Lecture. Newcastle disease[J]. *Br Poult Sci*, 2001, 42(1):5-22.

【收稿日期】 2022-12-01 【修回日期】 2023-02-15