2026, 66(1): 134-148
CSTR: 32112.14.j.AMS.20250576
DOI: 10.13343/j.cnki.wsxb.20250576

微生物学报
Acta Microbiologica Sinica
http://journals.im.ac.cn/actamicrocn

Review 综述

鳜鱼弹状病毒研究进展

刘晓瑜，张建华，朱晓薇，魏永伟*

绍兴文理学院 医学院，浙江 绍兴

刘晓瑜, 张建华, 朱晓薇, 魏永伟. 鳜鱼弹状病毒研究进展[J]. 微生物学报, 2026, 66(1): 134-148.
LIU Xiaoyu, ZHANG Jianhua, ZHU Xiaowei, WEI Yongwei. Research progress in Siniperca chuatsi rhabdovirus[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2026, 66(1): 134-148.

摘　要：鳜鱼是亚洲国家极为重要的经济养殖鱼类之一。随着人工养殖规模不断扩大，传染病的发生成为鳜鱼养殖业的重要危害因素，也是鳜鱼养殖产业发展的突出问题。鳜鱼弹状病毒(Siniperca chuatsi rhabdovirus, SCRV)是感染鳜鱼的一种重要病原体。近几年，SCRV 的研究取得了较大进展，目前尚无相关综述文章。本文就 SCRV 的病毒特性、病毒拯救、与宿主互作关系及防控策略等方面的研究进展进行综述与讨论，并对面临的问题展开分析。

关键词：鳜鱼弹状病毒；病毒特性；病毒拯救；宿主互作；防控策略

Research progress in Siniperca chuatsi rhabdovirus

LIU Xiaoyu, ZHANG Jianhua, ZHU Xiaowei, WEI Yongwei*

School of Medicine, Shaoxing University, Shaoxing, Zhejiang, China

Abstract: The mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) is one of the most economically important cultured fish species in Asian countries. With the expansion of artificial farming, infectious diseases have become a major threat to the mandarin fish farming industry, posing a challenge to its sustainable development. Siniperca chuatsi rhabdovirus (SCRV) is a major pathogen infecting this fish species. In recent years, substantial progress has been made in the research on SCRV, yet no comprehensive review is currently available. This paper summarizes and discusses the research advances in SCRV, including viral characteristics, virus rescue, host-virus interactions, and

资助项目：浙江省自然科学基金(LY14C180001)；绍兴文理学院人才引进项目(13011001002/245)
This work was supported by the Natural Science Foundation of Zhejiang Province (LY14C180001) and the Shaoxing University Talent Introduction Program (13011001002/245).
*Corresponding author. E-mail: weiyongwei01@163.com
Received: 2025-07-24; Accepted: 2025-09-23; Published online: 2025-10-16

prevention strategies, while also analyzing the current challenges in this field.

Keywords: Siniperca chuatsi rhabdovirus (SCRV); viral characteristics; virus rescue; host-virus interaction; prevention strategies

鳜鱼因其肉质鲜美、营养丰富且无肌间刺等特点深受消费者喜爱。鳜鱼生长迅速，市场价值高，是亚洲国家极为重要的经济养殖鱼类之一。中国鳜鱼养殖年产量达 30 多万 t，产值超过 200 亿元；然而，随着鳜鱼人工养殖规模扩大以及集约化养殖的推广应用，传染病的发生成为鳜鱼养殖业的重要危害，造成巨大经济损失，已成为阻碍鳜鱼可持续养殖的关键因素，是鳜鱼养殖产业发展中最为突出的问题之一[1]。

弹状病毒是水生动物新发与再发病毒中较为常见的病毒种类之一[2]。鳜鱼弹状病毒(Siniperca chuatsi rhabdovirus, SCRV)是感染鳜鱼的重要病原体。SCRV 最早在被感染的鳜鱼组织中被观察到；发病鳜鱼的临床表现为口腔周围、鳍基部和尾部充血，部分病鱼眼球突出；病死鳜鱼的鳃丝、鳍条基部、肝脏和脾脏有出血点，肾脏肿大且出血[3-4]。SCRV 感染鳜鱼 2 d 后即可导致其死亡，4 d 内死亡率可达 70%–100%[5]。除鳜鱼外，SCRV 还可感染鲈鱼，发病鲈鱼表现为螺旋形游泳行为，身体弯曲，眼球突出，腹部膨胀，下颌至腹部有瘀点出血，肝脏肿胀且出血；养殖场暴发该病后死亡率达 50%，实验室感染死亡率达 85%[4,6]。

自 Tao 等[7-9]克隆出第一株 SCRV 全基因组后，近几年 SCRV 的研究取得了较大进展。例如，GenBank 数据库中提交的全基因组序列数量显著增加，反向遗传系统得以建立，在感染后宿主转录组及非编码 RNA 分析、病毒稳定性等方面的研究也取得了很大进步。目前，国内外尚无关于 SCRV 的综述文章。本文就 SCRV 的病毒特性、病毒拯救、与宿主互作关系和防控策略等方面的研究进行综述和讨论，并对研究面临的问题进行分析，以期加深对 SCRV 的认识和理解，为 SCRV 的未来研究提供借鉴与参考。

1 病毒学特性

1.1 SCRV 的分类地位

弹状病毒科(Rhabdoviridae)包含 56 个病毒属，其中 Perhabdovirus、Siniperhavirus、Scophrhavirus、Sprivivirus 和诺拉弹状病毒属(Novirhabdovirus)这 5 个属的成员可感染鱼类。SCRV 是 Siniperhavirus 的成员[10]。此前，SCRV 被归类于 Perhabdovirus 病毒属，在国际病毒分类委员会(International Committee on Taxonomy of Viruses, ICTV)最新的病毒分类报告中它被划归到一个新的病毒属——中国鲈鱼病毒属(Siniperhavirus)[10]。由于 Siniperhavirus 是新分类的病毒属，尚无对应的中文名称，该属中文名为本文暂定名。从大口黑鲈、乌鳢和黄鳝中分离出的弹状病毒分别被称为大口黑鲈弹状病毒(micropterus salmoides rhabdovirus, MSRV)[11-13]、杂交鳢弹状病毒(hybrid snakehead rhabdovirus, HSHRV)[14-15]或乌鳢水泡病毒(snakehead fish vesiculovirus, SHVV)[16]、黄鳝弹状病毒(Chinese rice-field eel rhabdovirus, CrERV)[17-18]或传染性出血综合征病毒(infectious haemorrhagic syndrome virus, IHSV)[19]，这些病毒在进化关系上较为接近[20]，基因组一致性达 90% 以上(详见下文分析)。

1.2 SCRV 基因组及其病毒粒子的分子结构

SCRV 于 1999 年首次从感染的鳜鱼中分离得到[3-4]，其基因组为单股负链 RNA，大小为 11 545 bp，基因组注册号为 DQ399789[6-7]。如图 1 所示，SCRV 基因组编码 5 种结构蛋白，分别为核蛋白(nucleoprotein, N)、磷蛋白(phosphoprotein, P)、基质蛋白(matrix protein, M)、糖蛋白(glycoprotein, G)和 RNA 聚合酶

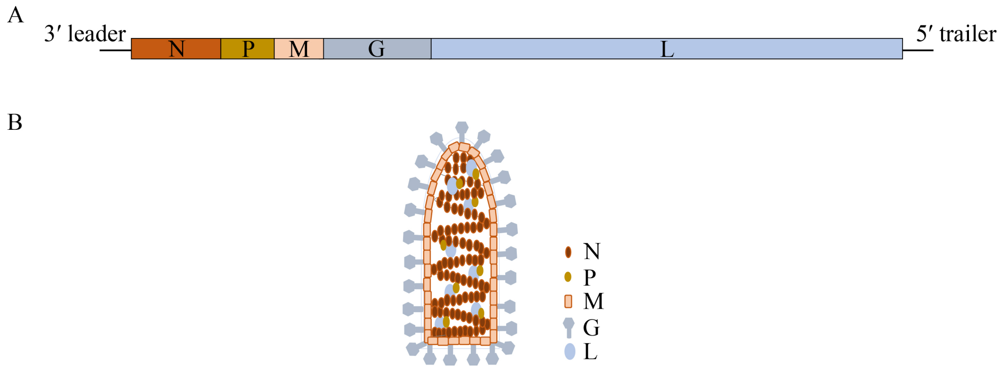

图1　SCRV基因组及病毒粒子结构模式图。A：SCRV基因组结构；B：SCRV粒子结构模式图。

Figure 1　Schematic representation of the SCRV genome and virion. A: Genomic organization of SCRV; B: Structural model of SCRV virion.

(RNA polymerase, L)。基因组从 3′至 5′方向依次为 3′前导序列(3′ leader)-N-P-M-G-L-5′非编码区(5′ trailer)；SCRV 病毒粒子长约 100−430 nm，直径 45−100 nm，具有典型的子弹状形态，且有囊膜结构；病毒粒子内部的核酸由 N 蛋白包裹，其表面是由 G 蛋白构成的纤突状突起，负责病毒的吸附和进入；病毒粒子内表面由基质蛋白 M 组成；核蛋白 N 与磷蛋白 P 和 RNA 聚合酶蛋白 L 结合共同组成 RNA 依赖的 RNA 聚合酶复合体，负责病毒基因组 RNA 和病毒蛋白 mRNA 的合成[7,21]。

1.3　SCRV 基因组序列特征和进化关系

截至 2025 年 9 月，在 GenBank 数据库中提交的具有全基因组序列的 SCRV 毒株共有 5 株。为分析 SCRV 基因组序列特征和进化关系，从 GenBank 数据库中下载中国鲈鱼病毒属中所有具有全基因组的病毒株序列，应用 DNASTAR 5.0 中的 Clustal NJ 进行多序列比对，随后开展全基因组序列同源性分析。如表 1 所示，各 SCRV 毒株之间的全基因组序列一致性为 92.3%−99.3%，SCRV 与 MSRV 之间的一致性为 91.9%−99.6%。SCRV 与分离自乌鳢的弹状病毒的一致性为 91.4%−95.0%，与分离自黄鳝的弹状病毒一致性为 92.0%−95.0%。值得指出的是，SCRV 的 SS 株(GenBank 登录号为 PP784252)与其他所有毒株的同源性均较低(SS 株与其他所有毒株的一致性为 91.7%−94.6%)。若不计 SS 株，各 SCRV 毒株之间的全基因组一致性为 96.1%−99.3%，SCRV 与 MSRV 之间的一致性为 95.5%−99.6%。发育树分析显示，分离自鳜鱼的 SCRV 和分离自鲈鱼的 MSRV 聚为一个大的分支(SS 株除外)，分离自乌鳢的弹状病毒和分离自黄鳝的弹状病毒分别聚类在一起，而分离自鳜鱼的 SS 株则独自形成一个进化分支，并且在进化关系上 SS 株与分离自乌鳢和黄鳝的弹状病毒更为接近(图 2)。上述结果表明：(1) SCRV 和 MSRV 之间的同源性与 SCRV 和 MSRV 各自内部之间的同源性相近，SCRV 和 MSRV 在进化关系上可能属于同种病毒；(2) SCRV 的 SS 株是不同于其他毒株的独立进化分支。

2　SCRV 反向遗传系统的建立

经典遗传学是从生物的表型到遗传物质来研究生命现象。反向遗传学则是由生物基因组序列重新装配出具有生命活性的个体。由于病毒基因组相对较小，易于操作，反向遗传学成为病毒研究的重要领域。病毒反向遗传系统也被称为“病毒拯救”。已鉴定的水生动物 RNA 病毒有上百种之多，但建立的水生动物 RNA 病毒反向遗传系统却鲜有报道。在弹状病毒科中，

表1 中国鲈鱼病毒属全基因组同源性

Table 1 The whole genomic identity between Siniperhavirus

Virus name	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
	SCRV	SCRV	SCRV	SCRV	SCRV	MSRV	MSRV	MSRV	MSRV	MSRV	MSRV	HSRV	HSRV	HSRV	SHVV	CrERV	CrERV	IHSV
1	100	96.8	97.4	97.4	92.7	97.3	97.5	97.6	97.1	96.9	97.3	93.1	93.2	91.9	92.1	93.1	92.9	92.3
2		100	96.1	96.1	94.6	96.1	96.2	96.4	95.9	95.5	96.0	94.9	95.0	93.4	93.8	95.0	94.6	94.1
3			100	99.3	92.3	97.9	99.3	98.3	99.1	98.8	99.2	92.7	92.7	91.5	91.8	92.6	92.4	92.0
4				100	92.3	98.0	99.2	98.4	99.5	99.5	99.6	92.7	92.8	91.4	91.7	92.6	92.4	92.1
5					100	92.1	92.2	92.3	91.9	91.7	92.2	93.3	93.3	92.0	92.4	93.1	92.9	92.5
6						100	98.1	99.4	97.8	97.5	98.2	92.6	92.7	91.4	91.7	92.5	92.3	91.8
7							100	98.6	99.1	98.8	99.2	92.8	92.8	91.5	91.8	92.6	92.4	92.1
8								100	98.2	98.0	98.3	92.9	93.0	91.7	92.0	92.8	92.5	92.1
9									100	99.0	99.5	92.5	92.5	91.2	91.5	92.3	92.1	91.8
10										100	99.2	92.2	92.3	91.0	91.3	92.1	91.9	91.6
11											100	92.7	92.7	91.4	91.7	92.6	92.4	92.0
12												100	99.9	96.9	97.3	93.5	93.2	92.8
13													100	96.9	97.3	93.5	93.2	92.8
14														100	98.9	92.4	92.0	91.6
15															100	92.7	92.3	91.9
16																100	98.2	94.5
17																	100	94.1
18																		100

1−18对应毒株GenBank序列号分别是ON694109、DQ399789、PQ066876、PQ066877、PP784252、MK397811、MT818233、PV339936、OQ679063、PQ686576、PP518039、KP876483、KC519324、PP106097、MW291462、MH319839、PV185937和OQ730265。

1−18 correspond to the GenBank accession numbers of the strains, which are ON694109, DQ399789, PQ066876, PQ066877, PP784252, MK397811, MT818233, PV339936, OQ679063, PQ686576, PP518039, KP876483, KC519324, PP106097, MW291462, MH319839, PV185937, and OQ730265, respectively.

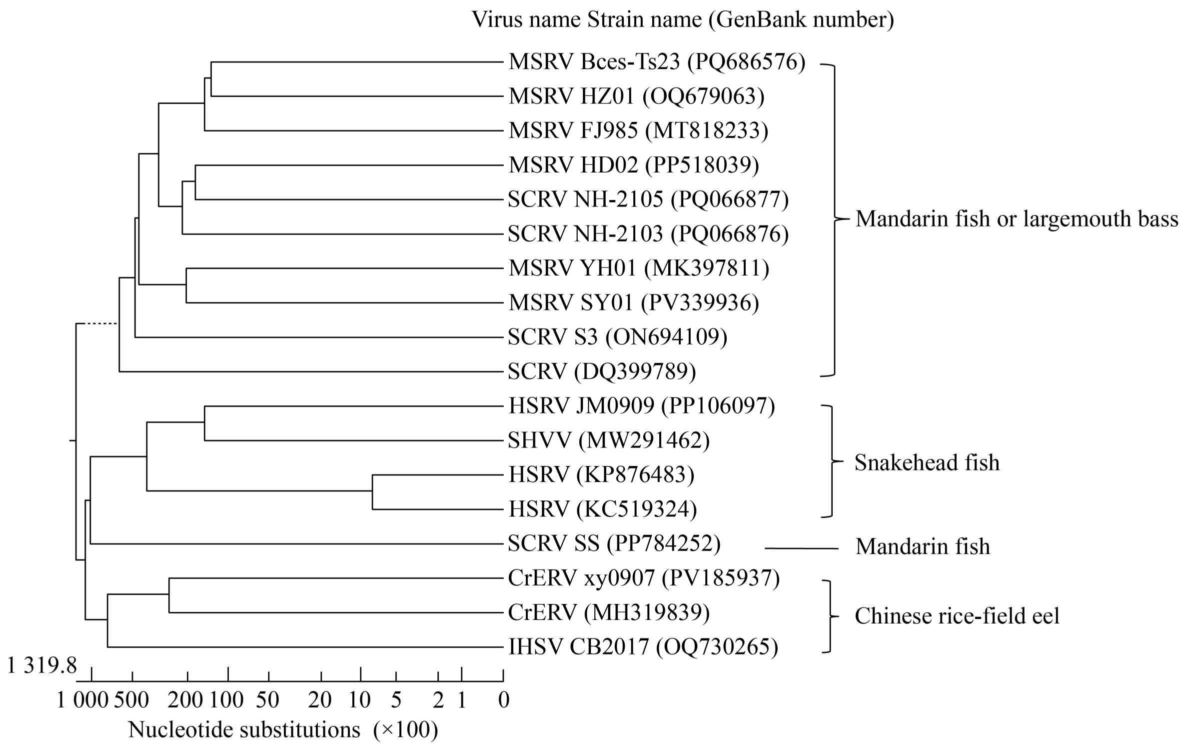

图2 SCRV及中国鲈鱼病毒属中各毒株全基因组发育树。发育树中无毒株名称的在病毒名称后直接显示GenBank号；发育树下方标尺表示发育树的比例尺，标尺上的刻度代表变异程度，括号中×100表示核苷酸替换数的放大倍数。

Figure 2 Phylogenetic tree of complete genomes of SCRV and other members in the genus of Siniperhavirus. The strains without designated names in the phylogenetic tree are directly labeled with their GenBank accession numbers following the virus names. The scale bar at the bottom of the phylogenetic tree represents the scale of the tree. The ticks on the scale bar indicate the degree of variation, with the notation "×100" in parentheses indicating the magnification factor for the number of nucleotide substitutions.

水生动物弹状病毒仅有诺拉弹状病毒属的传染性造血器官坏死病毒(infectious hematopoietic necrosis virus, IHNV)[22]、病毒性出血败血症病毒(viral hemorrhagic septicemia virus, VHSV)[23]、乌鳢弹状病毒(snakehead rhabdovirus, SHRV)[24]和牙鲆弹状病毒(hirame rhabdovirus, HIRRV)[25]；鲤春弹状病毒属的鲤春病毒血症病毒(spring viraemia of carp virus, SVCV)[26]以及中国鲈鱼病毒属的 SHVV[27]和 SCRV[28]建立了反向遗传系统。SCRV 的反向遗传系统由魏永伟团队建立，该团队利用克隆的 SCRV S3 株作为母源毒株，成功建立了带有分子标记和荧光报告基因的重组株[29]。这为 SCRV 基因功能研究、药物筛选、疫苗研制和开发病毒载体提供了有力工具，具有广阔的应用前景。

3 SCRV 与宿主的关系

3.1 SCRV 的感染宿主范围

已发现的 SCRV 可感染的自然宿主仅有鳜鱼和大口黑鲈。在实验室条件下，SCRV 可感染斑马鱼(*Danio rerio*)[30]和鮸鱼(*Miichthys miiuy*)[31]。体外细胞感染实验表明，SCRV 除了能感染来源于自然宿主鳜鱼和大口黑鲈的细胞株外，还可感染其他多种鱼源细胞，如鲤鱼上皮细胞

(epithelioma papulosum cyprini cells, EPC cells)[30]、草鱼鳍细胞(grass carp fins cells, GCF cells)[5]、胖头鲤细胞(fathead minnow cells, FHM cells)[9]、真鲷脑细胞(red sea bream brain cells, RSBB cells)[32]和E11细胞(条纹蛇头鱼SSN-1细胞(striped snakehead cells, SSN-1 cells)的一个克隆株)[33]。此外，SCRV在28 ℃也可感染哺乳动物细胞Vero E6 (非洲绿毛猴肾细胞)以及人源细胞5637 (膀胱癌细胞)、BGC-823 (胃腺癌细胞)和HCC1937 (乳腺癌细胞)[30]。细胞感染实验说明SCRV的受体广泛分布于不同物种。由此推测，在自然界中除了已知的自然宿主鳜鱼和大口黑鲈外，其他鱼类很可能也能感染SCRV或成为SCRV的潜在携带者。

3.2 SCRV感染宿主情况

通过反向遗传系统拯救的携带报告基因的rS3-LeNEGFP实现了SCRV感染可视化。利用rS3-LeNEGFP在斑马鱼体内的动态示踪表明，SCRV主要侵入斑马鱼的肝、心和脑，在感染后24 h可在肝和心检测到大量荧光蛋白的表达，且这种表达一直持续到感染后的第10天；在心脏的心房和心室均观察到大面积且很强的荧光信号；在感染后第3天可在脑中检测到荧光蛋白的表达；斑马鱼感染SCRV后的重要临床症状表现为不规则游动、打转或快速兴奋游动，这些症状可能与SCRV感染脑有直接关系；此外，在感染的雄性斑马鱼精原细胞中检测到了荧光信号，那么SCRV能否通过精子进行垂直传播值得进一步研究[29]。

3.3 SCRV感染后的宿主在分子水平的反应

SCRV感染宿主后在分子水平的反应研究得益于现代测序技术的进步。相关研究主要集中在mRNA转录组分析、小RNA (microRNA, miRNA)、长链非编码RNA (long noncoding RNA, lncRNA)和环状RNA (circular RNA, circRNA) 4个方面。

SCRV感染鳜鱼后的肾脏转录组分析显示差异表达基因(differentially expressed genes, DEGs)主要涉及免疫反应和细胞凋亡等方面，以及RIG-I样受体/Toll样受体/NOD样受体/C型凝集素受体信号通路、p53通路和代谢通路等；感染后干扰素-I (interferon I, IFN-I)、白细胞介素8 (interleukin 8, IL8)、干扰素调节因子3 (interferon regulatory factor 3, IRF3)、melanoma differentiation-associated protein 5 (MDA5)和laboratory of genetics and physiology 2 (LGP2)的表达量显著上调[34]。在体外细胞水平，SCRV感染E11细胞后的DEGs差异主要涉及丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)信号通路、phosphatidylinositol 3-kinase-protein kinase B (PI3K-Akt)信号通路、内吞作用和凋亡等[33]。感染SCSC细胞(鳜鱼皮肤细胞)后DEGs响应的关键差异为“细胞因子-细胞因子受体相互作用”和“干扰素相关通路”，其中5种干扰素刺激基因(IFI4407、IFI35、Viperin、IFIT1和IFIT5)的表达量显著上调[35]。显然，上述动物水平和不同细胞转录组分析结果并不一致，说明不同宿主细胞以及在细胞水平和动物水平受到SCRV感染后其反应存在较大差异，引起这种差异的分子机制有待研究。

miRNA是一类长度约22个核苷酸的非编码RNA，通过调控靶基因的表达参与多种生物学调控过程。miRNA可与负责编码蛋白质的mRNA的3′非编码区结合，引起mRNA翻译抑制或诱导其降解[36-37]。用SCRV感染鮸鱼的动物模型研究表明，多种miRNA可通过抑制先天免疫过程中核因子κB (nuclear factor kappa-B, NF-κB)和IRF3信号通路上游某个关键蛋白的表达，进而抑制炎症因子和抗病毒因子的表达(表2)。lncRNA是一类长度约200个核苷酸且不编码蛋白质的RNA分子，在转录调控、翻译、表观遗传修饰等生物学过程中发挥着重要作用。lncRNA在病毒感染后的先天免疫反应中起着重要的调控作用[61-62]。lncRNA一方面可作

表2 miRNA、lncRNA、circRNA及其靶向分子

Table 2 miRNA, lncRNA, circRNA, and the targeting molecules

RNA type	RNA name	Targeting molecule	Function mode	References
miRNA	miR-217	TGF-b-activated kinase 1 (TAK1)	Inhibition of protein expression (IPE)	[38]
	miR-217-5p	Nucleotide oligomerization domain 1 (NOD1)	IPE	[39]
	miR-3570	Mitochondrial antiviral signaling protein (MAVS)	IPE	[40]
	miR-122	MAVS	IPE	[41]
	miR-2187	Tumor necrosis factor receptor related factor 6 (TRAF6)	IPE	[42]
	miR-2187-3p	TANK-binding kinase 1 (TBK1)	IPE	[43]
	miR-181b-2	TIR-domain-containing adapter-inducing interferon-b (TRIF)	IPE	[44]
	miR-21-1	TRIF	IPE	[44]
	miR-210	Stimulator of IFN genes (STING)	IPE	[45]
	miR-214	N and P genes of SCRV	Inhibition of viral replication	[46]
lncRNA	MIR2187HG	miR-2187-3p	Pre-miRNA	[43]
	MIR122HG	miR-122, miR-122-5p	Pre-miRNA	[47-48]
	lncRNA AANCR	miR-210	Sponge effect	[49]
	lncRNA MARL	miR-122	Sponge effect	[41]
	lncRNA NARL	miR-217-5p	Sponge effect	[39]
circRNA	circRasGEF1B	miR-21-3p (targeting MITA)	Sponge effect	[50]
	circCBL	miR-125a-1-3p (targeting MITA)	Sponge effect	[51]
	circDtx1	miR-15a-5p (targeting TRIF)	Sponge effect	[52]
	circSamd4a	miR-29a-3p (targeting STING)	Sponge effect	[53]
	circRNF217	miR-130-3p (targeting NOD1)	Sponge effect	[54]
	circBCL2L1	miR-30c-3-3p (targeting TRAF6)	Sponge effect	[55]
	circPIKfyve	miR-21-3p (targeting MAVS)	Sponge effect	[56]
	circVPS13D	VPS13D-170aa (targeting MAVS)	Coding protein	[57]
	circMORC3	MORC3-84aa (targeting TRIF)	Coding protein	[58]
	circYthdc2	Ythdc2-170aa (targeting STING)	Coding protein	[59]
	circNLRP12	NLRP12-119aa (targeting SCRV)	Coding protein	[60]

为 miRNA 的前体，经剪切加工成成熟的 miRNA 发挥调控作用；另一方面，lncRNA 作为“miRNA 分子海绵”竞争性地吸附 miRNA，通过调控 miRNA 间接调控先天免疫反应过程。SCRV 感染宿主后 lncRNA 也可通过上述 2 种方式参与调控先天免疫反应过程(表 2)。circRNA 是一类具有共价闭合环状结构的 RNA，其独特的结构赋予其抗核酸外切酶降解的能力，因而具有高稳定性[63-65]。研究发现 SCRV 感染后的 circRNA 调控主要表现在以下途径：(1) 如同上述的 lncRNA，circRNA 作为 miRNA 分子海绵吸附 miRNA，解除 miRNA 对 NF-κB/IRF3 信号通路上游某个特定蛋白的抑制，进而增强先天抗病毒免疫反应；(2) circRNA 通过编码蛋白质发

挥调控作用，所编码的蛋白质靶向 NF-κB/IRF3 信号通路上游的特定蛋白以降低抗病毒细胞因子表达，或直接抑制 SCRV 复制。当前已鉴定的在 SCRV 感染中发挥调控作用的 circRNA 及其靶向分子如表 2 所示。

如图 3 所示，SCRV 感染后 miRNA、lncRNA 和 circRNA 通过 lncRNA-miRNA-mRNA-X 蛋白轴、circRNA-miRNA-mRNA-X 蛋白轴和 circRNA-编码蛋白-X 蛋白(或病毒)轴 3 种基本模式发挥宿主细胞的抗病毒调控作用。然而，值得指出的是，由于已有的研究均是孤立进行的，上述 3 种路径哪种占主导，或者 3 种

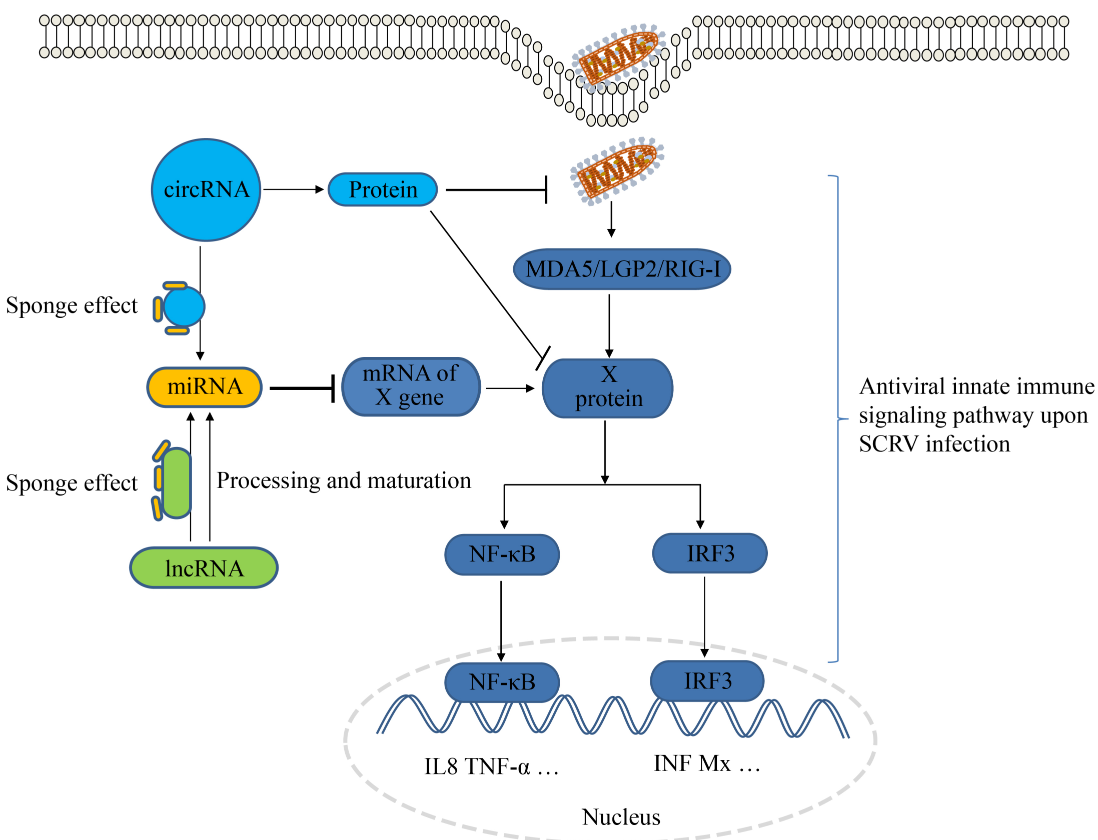

图3 miRNA、lncRNA和circRNA抗SCRV感染原理模式图。X蛋白为NF-κB/IRF3信号通路上游某个特定蛋白，如正文中提到的MAVS、TRIF等，miRNA通过与负责编码X蛋白质的mRNA的3′非编码区结合，引起mRNA翻译抑制或诱导其降解。lncRNA和circRNA可分别发挥RNA分子海绵效应吸附miRNA，进而间接达到调控NF-κB/IRF3信号通路的目的。此外，lncRNA可作为miRNA的前体，经加工成熟后转变为miRNA；circRNA也可通过编码多肽或蛋白质直接调控病毒复制或NF-κB/IRF3信号通路。

Figure 3 Schematic diagram illustrating the mechanisms of miRNA, lncRNA, and circRNA in SCRV infection. The X protein represents a specific upstream protein in the NF-κB/IRF3 signaling pathway, such as MAVS or TRIF, as mentioned in the main text. miRNAs can bind to the 3′ untranslated region (3′ UTR) of the mRNA encoding the X protein, leading to translational repression or mRNA degradation. lncRNAs and circRNAs can act as molecular sponges to sequester miRNAs, thereby indirectly regulating the NF-κB/IRF3 signaling pathway. Additionally, lncRNAs may serve as precursors of miRNAs and be processed into mature miRNAs, while circRNAs can encode peptides or proteins to directly modulate viral replication or the NF-κB/IRF3 pathway.

路径之间是否相互影响还有待进一步系统研究。在 SCRV 引起的宿主抗病毒免疫调控中，其核心是 IRF3/NF-κB 信号通路上游的某个关键蛋白(X 蛋白)受到影响，进而引起下游炎症因子和抗病毒因子表达受到调控。由上述已报道的相关研究可知，同种 X 蛋白(或其 mRNA)可作为不同调控因子的靶标，如 miR-3570、miR-122、miR-21-3p 和 VPS13D-170aa 均可靶向 MAVS，miR-181b-2、miR-21-1、miR-15a-5p 和 MORC3-84aa 均可靶向 TRIF。这种基于同种 X 蛋白的不同调控路径中哪种 miRNA 调控占主导作用，或者不同 miRNA 靶向同种靶标之间有何关系及相互影响如何均有待进一步研究。

4 SCRV 检测技术

当前建立的可用于临床样品检测 SCRV 的方法有普通 PCR 和基于荧光探针的 TaqMan 实时荧光定量 PCR (quantitative real-time PCR, qPCR) 2 种。普通 PCR 是与感染鳜鱼的另外 2 种重要病毒传染性脾肾坏死病毒(infectious spleen and kidney necrosis virus, ISKNV)和鳜鱼蛙病毒(Siniperca chuatsi ranairidovirus, SCRIV)联合检测，分别是 SCRV 和 ISKNV 双重 PCR[66]、SCRV 和 SCRIV 双重 PCR[67]以及 SCRV、ISKNV 和 SCRIV 三重 PCR[68]。单独检测 SCRV 的 TaqMan qPCR 灵敏度高于普通 PCR[69]。除上述用于临床样本检测的方法外，Lin 等[70]建立了基于荧光染料的实时荧光定量逆转录 PCR (real-time RT-PCR, RT-qPCR)，用于区分 SCRV 感染过程中产生的病毒基因组 RNA、病毒基因组互补 RNA 和 mRNA。Niu 等[71]用纯化的 SCRV 病毒颗粒免疫 BALB/c 小鼠，再通过细胞融合获得 2 株单克隆抗体 4H8 和 4E12，这 2 株抗体能特异性识别 SCRV 的 G 蛋白；利用这 2 株单克隆抗体建立了双抗体夹心酶联免疫吸附试验(double-antibody sandwich enzyme linked immunosorbent assay, DAS-ELISA)，用于快速定量检测 SCRV 灭活疫苗的抗原浓度。DAS-ELISA 能否用于 SCRV 的临床样品检测还有待进一步研究。PCR 和荧光定量 PCR 作为传统的病毒分子生物学检测方法具有重要应用价值，但这 2 种方法都需要价格昂贵的热循环仪和专业人员操作，通常要在实验室里才能完成检测。一些不需要热循环，更适合于现场检测的等温扩增技术，如环介导等温扩增、指数扩增反应和催化发夹自组装等，以及基于免疫学方法的胶体金检测试纸条等技术在 SCRV 检测方面的应用研究尚未见报道。值得指出的是，上述已建立的各种检测方法在特异性方面仅能区分不同病毒属病原体，对于能够有效区分同病毒属内的病毒(如 MSRV、HSHRV、SHVV 和 CrERV)的检测方法尚未见报道。特异性达到能区分病毒种之间差异的检测方法不仅对于 SCRV 临床检测具有重要价值，对于流行病毒调查也有重要意义。建立特异性更高的 SCRV 检测方法(如针对特定抗原位点的单克隆抗体法)亟待解决。

5 SCRV 防控策略

5.1 SCRV 抗病毒药物

药物和疫苗是治疗和控制病原传播的重要手段。有关 SCRV 的抗病毒药物研究主要有源于组织因子途径抑制剂的多肽[72]、三联基序家族蛋白中的鳜鱼三联基序 59[73]、巨胞饮化学阻断剂乙基异丙基阿米洛利[74]、天然二氢黄酮类化合物橙皮素[75]和真核翻译延伸因子 1α[76]。上述几类药物在实验室条件下对 SCRV 的感染有抑制效应。此外，一些基于感染后的细胞信号通路研究也为 SCRV 药物研究提供了潜在的抗病毒靶点[77-79]。最近，Yu 等[80]利用基因编辑技术 CRISPR/Cas13d 系统，通过设计多组靶向 SCRV 基因组或其 mRNA 的向导 RNA (guide RNA, gRNA)，筛选出 5 组 gRNA 可在细胞水平上有效抑制 SCRV 的感染，这为研发防控鱼类弹状病毒的对策提供了新思路。对于鱼类病毒药物的研发，与大型哺乳动物和人类抗

病毒药物研发有一个显著区别，即药物的成本问题。鱼群一旦发病，药物治疗成本和病害经济损失之间的平衡是重要考量因素，而当前研究尚未将这一重要影响因素纳入考量。

5.2 SCRV 疫苗

对于水生动物而言，传染病的预防价值重于治疗。疫苗是传染性疾病预防的关键要素。疫苗的类别主要有灭活疫苗、弱毒疫苗、重组蛋白疫苗、DNA 疫苗和近年新兴的 mRNA 疫苗等。至今，尚无可用于鳜鱼养殖的 SCRV 疫苗，有关 SCRV 的疫苗研究也较少。已报道的 SCRV 疫苗研究仅有 DNA 疫苗、灭活疫苗和弱毒疫苗。DNA 疫苗是将 SCRV 的 G 基因构建到真核表达载体 pCDNA3.1 中，通过肌内注射进行免疫，基于 G 基因的 DNA 疫苗对鳜鱼的死亡保护率为 77.5%[81]。灭活疫苗是将 SCRV 强毒株 SCRV-GM1503 株用甲醛灭活，制备的灭活疫苗通过腹腔注射途径免疫，对鳜鱼的死亡保护率为 84%[82]。弱毒疫苗是分离自大口黑鲈的一株弱毒株 MSRV-SS，通过腹腔注射进行免疫后，对 SCRV 强毒株 SCRV-GM 攻毒有很好的交叉保护作用，死亡保护率为 100%[5,83]。然而，MSRV-SS 株作为弱毒活疫苗，通过浸泡免疫方式进行免疫的保护效果尚不清楚。

如前所述的各类疫苗，除弱毒疫苗外，其他类别的疫苗都需采用注射的方式进行免疫。注射方式免疫费时费力。与其他类型疫苗相比，弱毒疫苗不仅具有良好的免疫原性，而且可以采用浸泡的方式进行免疫。因此，对于鱼类而言，弱毒疫苗具有独特的优势。然而，获得弱毒毒株的途径多局限于将致病的强毒株在体外进行数十次或更多的传代以致弱病毒，或从自然界分离获得天然的弱毒株。这种获取弱毒株的方法不仅耗时费力，而且具有非常大的偶然性，无法快速应对传染病的发生。近期建立的 SCRV 反向遗传系统为人工快速致弱 SCRV 毒株提供了技术平台，将极大地促进 SCRV 疫苗的研究和开发。

5.3 环境因素对 SCRV 防控的影响

传染病的发生和流行是“病原-环境-宿主”三者相互作用的结果。对于水生动物病毒而言，环境因素是驱动很多鱼类病毒病发生与发展的关键要素。在各种环境要素中，温度扮演着核心作用。一方面，水生动物病毒复制和致病性都具有严格的温度依赖性；另一方面，病毒在环境中的稳定性和存活时间受温度的影响极大，而病毒的稳定性和存活时间又是影响病毒传播的重要中间环节。明确病毒在水体和固体介质表面等各种环境下的存活时间对病毒的消杀和病原的有效控制具有重要指导意义。最近的研究发现，SCRV 在液体环境中时，25 ℃条件下可存活长达近半年，4 ℃的环境下表现出更为明显的稳定性，病毒滴度在一年内都维持在较高水平；SCRV 在玻璃、不锈钢和塑料介质表面均能存活较长时间；采用常规的 55 ℃、30 min 热灭活病毒方法不适用于 SCRV，需要 60 ℃处理 30 min 才能被完全失活[84]。这要比哺乳动物弹状病毒水泡性口炎病毒在同样温度下稳定得多，水泡性口炎病毒在 55 ℃条件下 4 min 即可完全灭活[85]。除上述开展的 SCRV 稳定性研究外，其他环境要素对 SCRV 的防控影响还知之甚少，有待进一步研究。

6 SCRV 目前研究问题和未来研究展望

6.1 SCRV 流行病学调查亟待解决

鳜鱼是我国传统的养殖品种，有上千年的养殖历史。我国鳜鱼养殖主要分布在广东、湖北和安徽三省，分别占全国总产量的 31.48%、23.64% 和 12.74%；鳜鱼苗种集中在广东省，占全国 95% 以上[1]。GenBank 数据库提交的 SCRV 基因序列来源地除由浙江省分离的 S3 株外，其他毒株均来自广东省。流行病学调查包括血清学调查和病原学调查，通过流行病学调查不仅

对于揭示病毒变异情况、为研发高保护率疫苗奠定基础具有重要意义，而且对于追溯疫病来源、明确病原分布、阐明病毒传播动力学、评估疫情风险、实施精准隔离和制定疫病管理措施也具有重要意义。此外，SCRV 也能感染大口黑鲈，分离自大口黑鲈的弹状病毒称之为 MSRV。虽然 SCRV 在文献报道中的出现比 MSRV 更早一些，但 SCRV 和 MSRV 在进化关系上哪种病毒出现得更早以及二者之间的进化关系依旧是个未知问题。大口黑鲈是由北美引进的品种，最早于 1983 年引入我国。截至 2025 年 9 月，所有有关 SCRV 的研究文献均来自我国，其在国外的感染和分布情况，尤其是大口黑鲈原产地北美的感染情况尚不清楚。广泛而深入的 SCRV 血清学和病原学调查对于上述问题的阐明具有重要价值。然而，至今尚无针对 SCRV 流行病学的系统调查文献，其流行病学调查亟待解决。

6.2 SCRV 的致病机制有待揭示

揭示病毒的致病机制对于开发抗病毒药物和提出病毒预防策略具有重要意义。然而，鲜有关 SCRV 致病机制的报道，其致病机制还有待阐明。例如，SCRV 的受体是什么，病毒进入体内的主要途径是什么，病毒如何进入靶细胞和靶器官、其病理进程如何，造成组织器官损伤和功能障碍的机理是什么，不同毒株毒力差异的原因是什么，病毒的毒力决定基因是什么等基础性问题都有待揭示。SCRV 对不同年龄段的鳜鱼致病情况如何，对其他鱼种是否致病等也是待解决的关键问题。此外，除了病毒和宿主自身情况外，鱼类疾病暴发的重要诱因和病情发展受环境因素的影响非常大，如温度、水质和日照等外部因素对 SCRV 病情的影响如何以及影响机制是什么，多角度多变量因子系统性研究 SCRV 致病机制还有待开展。

6.3 SCRV 的基础研究和应用研究需要平衡

病毒学研究包括基础研究和应用研究两大方面。SCRV 的研究主要集中在基础研究，国家和各省级单位支持的相关基金项目也大都集中在基础研究，这导致有关 SCRV 的应用研究相对较少。对于鱼类病毒而言，发病后的治疗价值不大，更应注重应用疫苗进行防控。当前有关 SCRV 的疫苗研究还非常薄弱。未来对 SCRV 疫苗的相关应用研究，除了利用现代生物技术工具开发具有良好免疫原性和免疫反应性的疫苗类别外，疫苗佐剂和疫苗递送系统研究也具有重要意义。由于鱼类非特异性免疫在自身免疫反应中较哺乳动物起着更为重要的作用，利用对非特异性免疫反应有较强刺激作用的佐剂可能会起到更好的保护效果。此外，由于鱼类生长环境的特殊性，开发能够通过浸泡或口服途径进行免疫的疫苗递送系统也具有重要价值。上述这些具有实用价值和现实意义的应用研究还非常少，未来有待向这方面平衡和加强。

整体而言，水生动物病毒学的研究落后于哺乳动物和人类病毒学，SCRV 的研究也是如此。有关 SCRV 的研究大都借用哺乳动物或人类病毒学的研究思路或方法，将相关内容延伸到 SCRV 的研究，而基于 SCRV 本身特征或应用 SCRV 作为模型进行的原创性研究较少。SCRV 自发现至今已近 30 年历史，在一些方面取得了进步，尤其是现代测序技术的应用极大地推动了 SCRV 与宿主抗病毒反应之间关系的研究。SCRV 反向遗传系统的建立也将有助于推动 SCRV 弱毒疫苗和 SCRV 基因组功能研究。然而，有关 SCRV 的流行病学和致病机制研究还非常欠缺，有待于进一步加强相关研究。

作者贡献声明

刘晓瑜：文献检索归纳和整理，论文初稿撰写；张建华：基因组序列下载收集，序列分析，图表制作；朱晓薇：miRNA、lncRNA 和 circRNA 文献整理

分析；魏永伟：文章整体框架构思和设计，文章综合审校和定稿。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

[1] 国家特色淡水鱼产业技术体系. 中国鳜鱼产业发展报告[J]. 中国水产, 2021(4): 23-32.

[2] ZHANG QY, KE F, GUI L, ZHAO Z. Recent insights into aquatic viruses: emerging and reemerging pathogens, molecular features, biological effects, and novel investigative approaches[J]. Water Biology and Security, 2022, 1(4): 100062.

[3] 张奇亚, 李正秋. 在患病鳜鱼组织中观察到3种病毒[J]. 科学通报, 1999, 44(2): 192-195.

[4] FU XZ, LIN Q, LIANG HR, LIU LH, HUANG ZB, LI NQ, SU JG. The biological features and genetic diversity of novel fish rhabdovirus isolates in China[J]. Archives of Virology, 2017, 162(9): 2829-2834.

[5] 张莉娟. 鳜弹状病毒病减毒活疫苗候选株的筛选、纯化及其免疫原性分析[D]. 上海: 上海海洋大学, 2018.
ZHANG LJ. Screening, purification and immunogenicity analysis of a candidate of live-attenuated vaccine for Siniperca chuatsi rhabdovirus disease[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2018 (in Chinese).

[6] MA DM, DENG GC, BAI JJ, LI SJ, YU LY, QUAN YC, YANG XJ, JIANG XY, ZHU ZM, YE X. A strain of Siniperca chuatsi rhabdovirus causes high mortality among cultured largemouth bass in South China[J]. Journal of Aquatic Animal Health, 2013, 25(3): 197-204.

[7] TAO JJ, GUI JF, ZHANG QY. Isolation and characterization of a rhabdovirus from co-infection of two viruses in mandarin fish[J]. Aquaculture, 2007, 262(1): 1-9.

[8] TAO JJ, ZHOU GZ, GUI JF, ZHANG QY. Genomic sequence of mandarin fish rhabdovirus with an unusual small non-transcriptional ORF[J]. Virus Research, 2008, 132(1/2): 86-96.

[9] 陶建军. 鳜鱼弹状病毒的分离、鉴定及基因组测序分析[D]. 武汉: 中国科学院研究生院(水生生物研究所), 2006.
TAO JJ. Isolation, identification and complete genomic sequence analysis of the mandarin fish Siniperca chuatsi rhabdovirus[D]. Wuhan: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, 2006 (in Chinese).

[10] KUHN JH, ADKINS S, ALKHOVSKY SV, AN WX, AVŠIČ-ŽUPANC T, AYLLÓN MA, BAČNIK K, BAHL J, BALKEMA-BUSCHMANN A, BALLINGER MJ, BEER M, BEJERMAN N, BERGERON É, BIEDENKOPF N, BLAIR CD, BLASDELL KR, BRADFUTE SB, BRIESE T, BROWN K, BROWN PA, et al. Annual (2024) taxonomic update of RNA-directed RNA polymerase-encoding negative-sense RNA viruses (realm Riboviria: Kingdom Orthornavirae: Phylum Negarnaviricota)[J]. Journal of General Virology, 2025, 106(6): 002077.

[11] LYU SJ, YUAN XM, ZHANG HQ, SHI WD, HANG XY, LIU L, WU YL. Isolation and characterization of a novel strain (YH01) of Micropterus salmoides rhabdovirus and expression of its glycoprotein by the baculovirus expression system[J]. Journal of Zhejiang University Science B, 2019, 20(9): 728-739.

[12] QIN YH, ZHANG PP, ZHANG MF, GUO WJ, DENG S, LIU HX, YAO LG. Isolation and identification of a new strain Micropterus salmoides rhabdovirus (MSRV) from largemouth bass *Micropterus salmoides* in China[J]. Aquaculture, 2023, 572: 739538.

[13] WU YJ, YI SF, CHENG Y, YANG S, FEI H. A concise review on advancement of Micropterus salmoides rhabdovirus (MSRV): current status and challenges[J]. Aquaculture Reports, 2023, 30: 101551.

[14] ZENG WW, WANG Q, WANG YY, LIU C, LIANG HR, FANG X, WU SQ. Genomic characterization and taxonomic position of a rhabdovirus from a hybrid snakehead[J]. Archives of Virology, 2014, 159(9): 2469-2473.

[15] DENG HL, ZHENG SC, LI YY, MO XB, ZHAO J, LUO Q, YIN JY, SHI CB, WANG Q, WANG YY. Isolation and identification of hybrid snakehead rhabdovirus (HSHRV) and its immune response in the hybrid Snakehead (male *Channa argus*×female *Channa maculata*)[J]. Microbial Pathogenesis, 2024, 196: 106983.

[16] LIU XD, WEN Y, HU XQ, WANG WW, LIANG XF, LI J, VAKHARIA V, LIN L. Breaking the host range: mandarin fish is susceptible to a vesiculovirus derived from snakehead fish[J]. Journal of General Virology, 2015, 96(Pt 4): 775-781.

[17] OU T, ZHU RL, CHEN ZY, ZHANG QY. Isolation and identification of a lethal rhabdovirus from farmed rice field eels *Monopterus albus*[J]. Diseases of Aquatic Organisms, 2013, 106(3): 197-206.

[18] LIU WZ, FAN YD, LI Z, ZHAO JQ, ZHOU Y, JIANG N, ZENG J, CAIN K, ZENG LB. Isolation, identification, and classification of a novel rhabdovirus from diseased Chinese rice-field eels (*Monopterus albus*)[J]. Archives of virology, 2019, 164(1): 105-116.

[19] CHEN SN, HUO HJ, JIN Y, PENG XY, LI B, WU XY, ZHANG ZW, TIAN JY, WANG Q, LI N, LIU LH, NIE P. The infectious haemorrhagic syndrome virus (IHSV) from rice-field eel (*Monopterus albus*): isolation, genome sequence, cross-infection and induced-immune response in Chinese perch (*Siniperca chuatsi*)[J]. Aquaculture, 2024, 583: 740561.

[20] WALKER PJ, BIGARRÉ L, KURATH G, DACHEUX L, PALLANDRE L. Revised taxonomy of rhabdoviruses infecting fish and marine mammals[J]. Animals, 2022, 12(11): 1363.

[21] RAMASWAMY K, RASHID M, RAMASAMY S, JAYAVELU T, VENKATARAMAN S. Revisiting viral RNA-dependent RNA polymerases: insights from recent structural studies[J]. Viruses, 2022, 14(10): 2200.

[22] BIACCHESI S, THOULOUZE MI, BÉARZOTTI M, YU

YX, BRÉMONT M. Recovery of NV knockout infectious hematopoietic necrosis virus expressing foreign genes[J]. Journal of Virology, 2000, 74(23): 11247-11253.

[23] AMMAYAPPAN A, KURATH G, THOMPSON TM, VAKHARIA VN. A reverse genetics system for the great lakes strain of viral hemorrhagic septicemia virus: the NV gene is required for pathogenicity[J]. Marine Biotechnology, 2011, 13(4): 672-683.

[24] JOHNSON MC, SIMON BE, KIM CH, LEONG JA. Production of recombinant snakehead rhabdovirus: the NV protein is not required for viral replication[J]. Journal of Virology, 2000, 74(5): 2343-2350.

[25] RYU SJ, KWAK JS, KIM KH. Effect of NV gene deletion in the genome of hirame rhabdovirus (HIRRV) on viral replication and the type I interferon response of the host cell[J]. Archives of Virology, 2022, 167(1): 77-84.

[26] SOUTO S, LAMA R, MÉROUR E, MEHRAZ M, BERNARD J, LAMOUREUX A, MASSAAD S, FRÉTAUD M, RIGAUDEAU D, MILLET JK, LANGEVIN C, BIACCHESI S. *In vivo* multiscale analyses of spring viremia of carp virus (SVCV) infection: from model organism to target species[J]. PLoS Pathogens, 2024, 20(8): e1012328.

[27] FENG SS, SU JG, LIN L, TU JG. Development of a reverse genetics system for snakehead vesiculovirus (SHVV)[J]. Virology, 2019, 526: 32-37.

[28] LIU XY, ZHANG XD, XU ZD, HUANG ZY, ZHONG JY, ZHU YZ, WEI YW. Recovery of Siniperca chuatsi rhabdovirus from cloned cDNA[J]. Journal of Fish Diseases, 2023, 46(2): 127-135.

[29] LIU XY, HUANG ZY, MIAO YP, LI P, WANG YH, XU ZD, ZHANG XD, WEI YW. Infection tracing and organ tropism of Siniperca chuatsi rhabdovirus expressing enhanced green fluorescent protein[J]. Aquaculture, 2023, 574: 739684.

[30] LIU XY, ZHANG XD, XU ZD, HUANG ZY, ZHONG JY, ZHU YZ, WEI YW. Isolation, genomic and biological characterizations of a rhabdovirus from mandarin fish (*Siniperca chuatsi*)[J]. Aquaculture, 2023, 563: 738894.

[31] DONG WJ, XIE MN, LI WX, XU TJ, SUN YN. RNF34 negatively regulates innate immunity *via* ubiquitin-mediated TAK1 degradation in miiuy croaker (*Miichthys miiuy*)[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2025, 166: 110578.

[32] LUO X, FU XZ, ZHANG M, LIANG HR, NIU YJ, LIN Q, MA BF, LIU LH, LI NQ. Development of a new marine fish continuous cell line derived from brain of red sea bream (*Pagrosomus major*) and its application to fish virology and heavy metal toxicology[J]. Animals, 2023, 13(22): 3524.

[33] ZHANG YB, SUN W, TAN X, GONG CP, KONG WG, LIU XD. Transcriptomic profiling of the immune response to Siniperca chuatsi rhabdovirus (SCRV) in E11 cells[J]. Aquaculture International, 2024, 32(6): 7821-7834.

[34] HUANG Y, WANG RX, GAO TH, WU T, ZHANG QY, SHI YB, DING SY, ZHAO Z. Transcriptome analysis of immune response against Siniperca chuatsi rhabdovirus infection in mandarin fish *Siniperca chuatsi*[J]. Journal of Fish Diseases, 2021, 44(6): 675-687.

[35] KE F, MENG XY, ZHANG QY. Siniperca chuatsi rhabdovirus (SCRV)-induced key pathways and major antiviral genes in fish cells[J]. Microorganisms, 2022, 10(12): 2464.

[36] SIOUNING AS, SEONG TS, KONDO H, BHASSU S. microRNA regulation in infectious diseases and its potential as a biosensor in future aquaculture industry: a review[J]. Molecules, 2023, 28(11): 4357.

[37] ZHANG C, TU JG, ZHANG YA. microRNA regulation of viral replication in teleost fish: a review[J]. Reviews in Aquaculture, 2021, 13(3): 1367-1378.

[38] ZHANG L, CHU Q, CHANG RJ, XU TJ. Inducible microRNA-217 inhibits NF-κB-and IRF3-driven immune responses in lower vertebrates through targeting TAK1[J]. Journal of Immunology, 2020, 205(6): 1620-1632.

[39] ZHENG WW, CHU Q, XU TJ. The long noncoding RNA NARL regulates immune responses *via* microRNA-mediated NOD1 downregulation in teleost fish[J]. Journal of Biological Chemistry, 2021, 296: 100414.

[40] XU TJ, CHU Q, CUI JX, BI DK. Inducible microRNA-3570 feedback inhibits the RIG-I-dependent innate immune response to rhabdovirus in teleost fish by targeting MAVS/IPS-1[J]. Journal of Virology, 2018, 92(2): e01594-17.

[41] CHU Q, XU TJ, ZHENG WW, CHANG RJ, ZHANG L. Long noncoding RNA MARL regulates antiviral responses through suppression miR-122-dependent MAVS downregulation in lower vertebrates[J]. PLoS Pathogens, 2020, 16(7): e1008670.

[42] GAO WY, CHANG RJ, SUN YN, XU TJ. microRNA-2187 modulates the NF-κB and IRF3 pathway in teleost fish by targeting TRAF6[J]. Frontiers in Immunology, 2021, 12: 647202.

[43] CHANG RJ, ZHENG WW, SUN YN, GENG S, XU TJ. Long noncoding RNA MIR2187HG suppresses TBK1-mediated antiviral signaling by deriving miR-2187-3p in teleost fish[J]. Journal of Virology, 2022, 96(1): e0148421.

[44] SUN YN, ZHANG L, HONG L, ZHENG WW, CUI JX, LIU XZ, XU TJ. microRNA-181b-2 and microRNA-21-1 negatively regulate NF-κB and IRF3-mediated innate immune responses *via* targeting TRIF in teleost[J]. Frontiers in Immunology, 2021, 12: 734520.

[45] XU TJ, CHU Q, CUI JX. Rhabdovirus-inducible microRNA-210 modulates antiviral innate immune response *via* targeting STING/MITA in fish[J]. Journal of Immunology, 2018, 201(3): 982-994.

[46] ZHAO YL, LIN Q, LI NQ, BABU VS, FU XZ, LIU LH, LIANG HR, LIU XL, LIN L. microRNAs profiles of Chinese Perch Brain (CPB) cells infected with Siniperca chuatsi rhabdovirus (SCRV)[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2019, 84: 1075-1082.

[47] ZHENG WW, CHANG RJ, LUO Q, LIU GL, XU TJ. The long noncoding RNA MIR122HG is a precursor for miR-122-5p and negatively regulates the TAK1-induced

innate immune response in teleost fish[J]. Journal of Biological Chemistry, 2022, 298(4): 101773.
[48] CUI JX, ZHENG WW, XU TJ, SUN YN. Long noncoding RNA MIR122HG inhibits MAVS-mediated antiviral immune response by deriving miR-122 in miiuy croaker (*Miichthys miiuy*)[J]. Viruses, 2022, 14(5): 930.
[49] CHU Q, XU TJ, ZHENG WW, CHANG RJ, ZHANG L. Long noncoding RNA AANCR modulates innate antiviral responses by blocking miR-210-dependent MITA downregulation in teleost fish, *Miichthys miiuy*[J]. Science China Life Sciences, 2021, 64(7): 1131-1148.
[50] CHU Q, ZHENG WW, SU H, ZHANG L, CHANG RJ, GAO WY, XU TJ. A highly conserved circular RNA circRasGEF1B enhances antiviral immunity by regulating miR-21-3p/MITA pathway in lower vertebrates[J]. Journal of Virology, 2021, 95(7): e02145-20.
[51] LV X, ZHENG WW, GENG S, CUI YQ, TAO YQ, XU TJ. circCBL and its host gene *CBL* collaboratively enhance the antiviral immunity and antibacterial immunity by targeting MITA in fish[J]. Journal of Virology, 2023, 97(10): e0104623.
[52] ZHENG WW, CHU Q, YANG LY, SUN LP, XU TJ. Circular RNA circDtx1 regulates IRF3-mediated antiviral immune responses through suppression of miR-15a-5p-dependent TRIF downregulation in teleost fish[J]. PLoS Pathogens, 2021, 17(3): e1009438.
[53] SU H, ZHENG WW, PAN JJ, LV X, XIN SY, XU TJ. Circular RNA circSamd4a regulates antiviral immunity in teleost fish by upregulating STING through sponging miR-29a-3p[J]. Journal of Immunology, 2021, 207(11): 2770-2784.
[54] ZHENG WW, SU H, LV X, XIN SY, XU TJ. Exon-intron circular RNA circRNF217 promotes innate immunity and antibacterial activity in teleost fish by reducing miR-130-3p function[J]. Journal of Immunology, 2022, 208(5): 1099-1114.
[55] ZHENG WW, SUN LP, YANG LY, XU TJ. The circular RNA circBCL2L1 regulates innate immune responses *via* microRNA-mediated downregulation of TRAF6 in teleost fish[J]. Journal of Biological Chemistry, 2021, 297(4): 101199.
[56] SU H, CHU Q, ZHENG WW, CHANG RJ, GAO WY, ZHANG L, XU TJ. Circular RNA circPIKfyve acts as a sponge of miR-21-3p to enhance antiviral immunity through regulating MAVS in teleost fish[J]. Journal of Virology, 2021, 95(8): e02296-20.
[57] WANG LC, SONG YH, YAN XL, XU TJ. A novel protein encoded by circVPS13D attenuates antiviral innate immunity by targeting MAVS in teleost fish[J]. Journal of Virology, 2023, 97(11): e0088623.
[58] WANG LC, ZHENG WW, LV X, SONG YH, XU TJ. circMORC3-encoded novel protein negatively regulates antiviral immunity through synergizing with host gene *MORC3*[J]. PLoS Pathogens, 2023, 19(12): e1011894.
[59] ZHENG WW, WANG LC, GENG S, XU TJ. CircYthdc2 generates polypeptides through two translation strategies to facilitate virus escape[J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2024, 81(1): 91.
[60] ZHENG WW, ZHU XX, ZHU TT, LUO Q, ZHAO Y, XU TJ. A novel protein NLRP12-119aa that prevents rhabdovirus replication by disrupting the RNP complex formation[J]. Advanced Science, 2025, 12(12): e2409953.
[61] XU BJ, HE YJ, YANG RC, LI JM, WANG XR. Unveiling the hidden regulators: the impact of lncRNAs on zoonoses[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2024, 25(6): 3539.
[62] VIERBUCHEN T, FITZGERALD KA. Long non-coding RNAs in antiviral immunity[J]. Seminars in Cell & Developmental Biology, 2021, 111: 126-134.
[63] WEI HY, FAN XJ, MAO MW. A review on circular RNA translation and its implications in disease[J]. Methods in Molecular Biology, 2025, 2883: 109-137.
[64] HUSSEN BM, ABDULLAH SR, KHUDHUR ZO, SAMSAMI M, TAHERI M. Circular RNAs as a therapeutic modality for viral infections and innovative strategies to overcome key challenges: a review[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2025, 318: 145088.
[65] YIN XC, LI HJ, ZHOU Y. Circular RNAs in viral infection and antiviral treatment[J]. Cells, 2024, 13(23): 2033.
[66] 梁红茹, 范芷仪, 蔡秀珠, 付小哲, 林强, 刘礼辉, 黄志斌, 牛银杰, 林蠡, 李宁求. 鳜弹状病毒与传染性脾肾坏死病毒双重PCR检测方法的建立[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2020, 48(3): 39-46, 53.
LIANG HR, FAN ZY, CAI XZ, FU XZ, LIN Q, LIU LH, HUANG ZB, NIU YJ, LIN L, LI NQ. Establishment of duplex PCR assay for detecting Siniperca chuatsi rhabdovirus and infectious spleen and kidney necrosis virus[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2020, 48(3): 39-46, 53 (in Chinese).
[67] 梁红茹, 黄瑜聪, 付小哲, 林强, 刘礼辉, 牛银杰, 黄志斌, 林蠡, 李宁求. 鳜蛙病毒及鳜弹状病毒双重PCR检测方法的建立及应用[J]. 中国预防兽医学报, 2021, 43(3): 290-295.
LIANG HR, HUANG YC, FU XZ, LIN Q, LIU LH, NIU YJ, HUANG ZB, LIN L, LI NQ. Development of a duplex PCR for the detection of Siniperca chuatsi ranairidovirus and Siniperca chuatsi rhabdovirus[J]. Chinese Journal of Preventive Veterinary Medicine, 2021, 43(3): 290-295 (in Chinese).
[68] 梁红茹, 马赛亚, 付小哲, 林强, 刘礼辉, 牛银杰, 黄志斌, 林蠡, 李宁求. 传染性脾肾坏死病毒、鳜鱼蛙病毒和鳜弹状病毒三重PCR检测方法的建立[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2021, 49(11): 17-24.
LIANG HR, MA SY, FU XZ, LIN Q, LIU LH, NIU YJ, HUANG ZB, LIN L, LI NQ. Establishment of multiple PCR assay for detecting infectious spleen and kidney necrosis virus, Siniperca chuatsi ranairidovirus and Siniperca chuatsi rhabdovirus[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2021, 49(11): 17-24 (in Chinese).
[69] 梁红茹, 蔡秀珠, 范芷仪, 林强, 付小哲, 刘礼辉, 黄志斌, 牛银杰, 林蠡, 李宁求. 鳜弹状病毒TaqMan荧光定量PCR检测方法的建立及应用[J]. 中国预防兽医学报, 2019, 41(9): 929-934.
LIANG HR, CAI XZ, FAN ZY, LIN Q, FU XZ, LIU LH,

HUANG ZB, NIU YJ, LIN L, LI NQ. Establishment and application of a TaqMan real-time PCR assay for the detection of Siniperca chuatsi rhabdovirus[J]. Chinese Journal of Preventive Veterinary Medicine, 2019, 41(9): 929-934 (in Chinese).

[70] LIN Q, ZHAO YL, FU XZ, LIU LH, LIANG HR, NIU YJ, CHEN X, HUANG ZB, LIN L, LI NQ. Development of strand-specific real-time RT-PCR for the analysis of SCRV transcription and replication dynamics[J]. Microbial Pathogenesis, 2019, 129: 146-151.

[71] NIU YJ, ZHANG P, WANG LY, LI NQ, LIN Q, LIU LH, LIANG HR, HUANG ZB, FU XZ. Development of double-antibody sandwich ELISA for rapidly quantitative detection of antigen concentration in inactivated SCRV vaccine[J]. Aquaculture, 2020, 520: 734671.

[72] MA BF, LI JK, ZHANG M, FU XZ, LIANG HR, NIU YJ, LIN Q, LUO X, LIU LH, SU JG, ZHOU J, LI NQ. Tissue factor pathway inhibitors disrupt structures of rhabdovirus/ranairidovirus and inhibit viral infection in Chinese perch, *Siniperca chuatsi*[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2024, 149: 109553.

[73] NIU YJ, FU XZ, LIN Q, LIANG HR, LUO X, ZUO SZ, LIU LH, LI NQ. The composition and antiviral activity of scTRIM59 in Mandarin fish[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2022, 130: 86-92.

[74] LIANG HR, LUO X, LIN Q, FU XZ, NIU YJ, MA BF, LI NQ. EIPA, A macropinocytosis blocking agent, inhibits Siniperca chuatsi rhabdovirus infection *in vitro* and *in vivo*[J]. Microbial Pathogenesis, 2025, 206: 107751.

[75] MA YZ, SUN SS, MA SW, ZHOU GZ. Hesperetin inhibits Siniperca chuatsi rhabdovirus replication by reducing mitochondrial apoptosis in EPC cells[J]. Israeli Journal of Aquaculture - Bamidgeh, 2025, 77(1): 213-222.

[76] MENG XY, JIANG QQ, YU XD, ZHANG QY, KE F. Eukaryotic translation elongation factor 1 alpha (eEF1A) inhibits Siniperca chuatsi rhabdovirus (SCRV) infection through two distinct mechanisms[J]. Journal of Virology, 2023, 97(11): e0122623.

[77] LI FY, FU XZ, LUO X, LIN Q, LIANG HR, NIU YJ, LIU LH, LI NQ. Role of asparagine biosynthesis pathway in Siniperca chuatsi rhabdovirus proliferation[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1165491.

[78] NIU YJ, YANG XM, LIANG HR, LUO X, MA BF, LIN Q, FU XZ, LI NQ. scTRIM44 positively regulated Siniperca chuatsi rhabdovirus through RIG-I- and MDA5-mediated interferon signaling[J]. Viruses, 2024, 16(12): 1876.

[79] LI L, CHEN SN, WANG KL, LI N, PANG AN, LIU LH, LI B, HOU J, WANG S, NIE P. Interaction of nmi and IFP35 promotes mutual protein stabilization and IRF3 and IRF7 degradation to suppress type I IFN production in teleost fish[J]. The Journal of Immunology, 2023, 210(10): 1494-1507.

[80] YU XD, ZHANG QY, KE F. CRISPR/Cas13d mediated inhibition of Siniperca chuatsi rhabdovirus infection in fish cells[J]. Aquaculture, 2025, 602: 742355.

[81] CHEN ZY, LEI XY, ZHANG QY. The antiviral defense mechanisms in mandarin fish induced by DNA vaccination against a rhabdovirus[J]. Veterinary Microbiology, 2012, 157(3/4): 264-275.

[82] 罗霞, 付小哲, 林强, 刘礼辉, 牛银杰, 梁红茹, 李宁求. 鳜鱼传染性脾肾坏死病和弹状病毒病二联灭活疫苗毒种及种子批的研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2022, 50(1): 1-9.
LUO X, FU XZ, LIN Q, LIU LH, NIU YJ, LIANG HR, LI NQ. Virus seed and seed batches of mandarin fish ISKNV and SCRV bivalent inactivated vaccine[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2022, 50(1): 1-9 (in Chinese).

[83] ZHANG LJ, LI NQ, LIN Q, LIU LH, LIANG HR, HUANG ZB, FU XZ. An avirulent Micropterus salmoides rhabdovirus vaccine candidate protects Chinese perch against rhabdovirus infection[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2018, 77: 474-480.

[84] XU ZD, HUANG ZY, ZHONG JY, ZHU YZ, LIU XY, WEI YW. Thermal and environmental stability of Siniperca chuatsi rhabdovirus[J]. Aquaculture, 2023, 568: 739308.

[85] ZIMMER B, SUMMERMATTER K, ZIMMER G. Stability and inactivation of vesicular stomatitis virus, a prototype rhabdovirus[J]. Veterinary Microbiology, 2013, 162(1): 78-84.