•生物编目•

布尼亚病毒目新分类概述

唐 霜 沈 姝 史君明 方耀辉 王华林 胡志红 邓 菲*

(中国科学院武汉病毒研究所微生物菌毒种保藏中心, 武汉 430071)

摘要: 布尼亚病毒目中许多病毒是新发现的, 而且对人类健康构成威胁或潜在威胁。本文结合国际病毒分类委员会(ICTV) 2017年第十次报告, 针对新列的布尼亚病毒目的最新分类系统, 总结了该类病毒 ICTV 分类的历史变化情况, 对其下属各病毒科的分类、中英文定名、代表种、病毒形态、病毒基因组结构、编码蛋白、病毒主要传播媒介、病毒感染宿主、地理分布、理化特性等进行了介绍, 并且基于病毒基因组的编码RdRp的基因序列对9个科13个属的布尼亚病毒做了系统发育分析。

关键词: 布尼亚病毒目; 分类; ICTV; 变化; 病毒

A review and novel classification of Bunyavirales

Shuang Tang, Shu Shen, Junming Shi, Yaohui Fang, Hualin Wang, Zhihong Hu, Fei Deng*

Microorganisms & Viruses Culture Collection Center, Wuhan Institute of Virology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430071

Abstract: Most members of the Bunyavirales could infect humans and animals and thus pose great potential threat to public health. According to the 10th Report on Virus Taxonomy released by the International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV, 2017), the taxonomy of Bunyaviruses has been updated. Based on the information of this report, we highlight the taxonomy of the new Bunyavirales and summarize the historical changes of ICTV classification of this virus, including classification, designation, typical species, genomic structures, encoding protein, major vectors and hosts, geographic distribution, and specific viral properties. In addition, based on the viral genome-encoded RdRp gene sequence, a phylogenetic analysis is performed for the all nine families and 13 genera as well as the representative species of Bunyavirales.

Key words: Bunyavirales; taxonomy; ICTV; change; virus

布尼亚病毒名称源自1943年在非洲乌干达西部布尼亚韦拉地区分离到的新病毒——布尼亚韦拉病毒(Bunyamwera virus)。随着世界范围内布尼亚病毒引起的新发或再发传染病暴发流行, 布尼亚病毒已受到人们越来越多的关注(Guterres, 2017)。国际病毒分类委员会(International Committee on Taxonomy of Viruses, ICTV)于2017年3月在线发布了最新的病毒分类第十次报告, 在前几次病毒分类报告的基础上, 将病毒分为9个目、131个科、46个亚科、803个属和4,853个种(Lefkowitz et al, 2017)。报告中, ICTV布尼亚病毒研究小组提出并对此前的布尼亚

病毒科(Bunyaviridae)进行了紧急修订。原布尼亚病毒科被ICTV正式命名于1975年, 且在2016年ICTV病毒分类报告之前, 该科下设5个属, 即布尼亚病毒属(Orthobunyavirus)、白蛉病毒属(Phlebovirus)、内罗病毒属(Nairovirus)、汉坦病毒属(Hantavirus)和番茄斑萎病毒属(Tospovirus)。但在此前已报道的约530种布尼亚病毒中, 约有半数以上无法被分类定位到这5个属中。另外, 近年来发现了许多新的病毒遗传序列, 遗传进化分析显示这些新病毒可以被分类定位到布尼亚病毒中, 包括一些只发现了两个节段的负链RNA病毒, 以及多节段负链RNA的植

收稿日期: 2018-02-07; 接受日期: 2018-04-04

基金项目: 科技部国家重点研发计划政府间专项项目(2016YFE0113500)、中国科学院战略生物资源服务网络计划生物遗传资源库保藏能力建设项目(ZSSB-002)、科技基础性工作专项重点项目(2013FY113500)和湖北省科技条件平台建设项目(2017BEC003)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: df@wh.iov.cn

物病毒, 如以前归类到自由浮动的病毒属(free-floating genera)中的伊马拉病毒属(*Emaravirus*)以及纤细病毒属(*Tenuivirus*) (Elbeaino et al, 2009a; Plyusnin, 2011; Tokarz et al, 2014; Li et al, 2015)等。为了更好地反映各种病毒的进化关系, 这些病毒在此次最新的病毒分类报告中都被统一归入布尼亚病毒目, 即将原布尼亚病毒科升级为布尼亚病毒目(Bunyavirales)。

根据基因组中主要编码蛋白RNA序列的遗传进化关系, 新命名的布尼亚病毒目可分为9科13属, 科分别为费拉病毒科(Feraviridae)、无花果花叶病毒科(Fimoviridae)、汉坦病毒科(Hantaviridae)、米卡多病毒科(Jonviridae)、内罗病毒科(Nairoviridae)、泛布尼亚病毒科(Peribunyaviridae)、幻影病毒科(Phasmaviridae)、白纤病毒科(Phenuiviridae)和番茄斑萎病毒科(Tospoviridae); 除1个为重命名的科(Peribunyaviridae)外, 其余8个均为新命名的科。依据ICTV历次报告, 我们将布尼亚病毒的目、科、属的分类变更历史, 如新增、重命名、变动等信息进行了总结(表1)。

新的布尼亚病毒目是由球形、有包膜和多节段的负链RNA病毒组成。经典的布尼亚病毒多为三节段负链RNA病毒, 新的布尼亚病毒则有二到八个节段的负链RNA。除少数病毒只发现了L和S两个RNA片段序列外, 大多数布尼亚病毒基因组均包含大(L)、中(M)和小(S)三个RNA节段, 分别编码病毒RNA依赖的RNA聚合酶(RNA-dependent RNA polymerase, RdRp)、囊膜糖蛋白(Glycoprotein, GP)以及核衣壳蛋白(Nucleoprotein, NP)。已分离得到的布尼亚病毒粒子大多呈球形颗粒状, 直径约80–120 nm, 但也有少数如汉坦病毒直径大到210 nm, 还有一种米卡多病毒可呈约60 nm、长度达600 nm的杆状颗粒, 另外纤细病毒属的植物病毒则呈约3–8 nm的丝状颗粒。病毒粒子均具有脂质双层包膜, 包膜外伸出许多糖蛋白刺突, 不同病毒刺突大小和形状有差异。

经典的布尼亚病毒自然感染脊椎动物、节肢动物(蚊、蜚、白蛉等)和植物, 一般由媒介传播, 有蚊媒、蜚媒和白蛉媒等节肢动物传播类型, 植物间的病毒传播也可以通过昆虫媒介来完成。有些布尼亚病毒在其节肢动物媒介中, 可经卵、交配或胚胎期传播, 但通常不会引起媒介昆虫的病变; 密切接

触有病毒血症的动物或患者也是另一种重要的感染烈性布尼亚病毒的方式。布尼亚病毒能在一些哺乳类动物细胞、蚊细胞以及鸡胚中培养生长。烈性布尼亚病毒对人感染可引起高热、出血(如克里米亚–刚果出血热)、脑炎(如加利福尼亚脑炎病毒)及血小板减少(如发热伴血小板减少综合征)等临床症状。新的布尼亚目在原来可感染植物的一个病毒属(原番茄斑萎病毒属)基础上, 新增可感染植物的伊马拉病毒属和纤细病毒属, 可侵染多种经济作物, 如大豆、花生、番茄、西瓜、辣椒、洋葱和烟草等。植株被侵染症状的变化主要受病毒种类、环境及寄主植物生育状况等因素影响, 常见症状为叶片产生黄化斑点、斑驳、皱皱、萎凋甚至严重坏疽等。

布尼亚病毒能耐受低温而对高温敏感, 煮沸可迅速灭活, 对酸、脂溶剂和去垢剂如乙醚、氯仿、去氧胆酸钠等敏感。低浓度甲醛可使其灭活而保持其抗原性(Korneyeva, 2002; 方元等, 2015)。预防控制布尼亚病毒感染须尽量减少与虫媒昆虫或野生动物的接触, 做好个人防护, 防止虫媒叮咬等。

新的布尼亚病毒目作为病毒分类系统病毒目中的新成员, 其所属各病毒科的系统分类较之前的报告变化很大, 为及时了解布尼亚病毒目的国际病毒分类系统, 本文将ICTV 2017分类报告公布的新的布尼亚病毒目中各科分类、定名、基因组结构、主要传播媒介和感染宿主等信息进行了整理(附录1), 并基于RdRp的序列对布尼亚病毒开展了系统发育分析。以下分别对其下9个科的病毒进行简单介绍。

1 费拉病毒科

布尼亚病毒目中新定义的病毒科, 包含1个病毒属: 正费拉病毒属(*Orthoferavirus*), 仅有1个病毒种: 费拉克正费拉病毒(*Ferak orthoferavirus*, FERV)。该病毒分离自科特迪瓦塔伊国家公园采集的库蚊和冈比亚按蚊(Marklewitz et al, 2011), 病毒粒子有囊膜包裹, 呈多形性球形, 直径60–120 nm, 与白纤病毒科的格克病毒属(*Goukovirus*)和泛布尼亚病毒科的赫伯病毒属(*Herbevirus*)病毒粒子形态相似。

费拉病毒基因组由L、M和S三个RNA节段组成, 长度分别为6.9 kb、4.3 kb和1.5 kb。L片段编码RdRp; M片段编码糖蛋白前体GP并可被剪切为非结构蛋

表1 布尼亚病毒分类变化历史简表

Table 1 Time points for changes in bunyavirus taxonomy

时间 Time	目 Order	变更 Change	科 Family	变更 Change	属/组 Genus/Group	变更 Change	参考文献 References
1975	未指定 Unassigned	—	布尼亚病毒科 Bunyaviridae	新增 New	布尼亚病毒属 <i>Bunyavirus</i>	新增 New	Plenary session vote 12/16 September 1975 in Madrid (MSL #03) *
1981	未指定 Unassigned	—	布尼亚病毒科 Bunyaviridae	—	内罗病毒属 <i>Nairovirus</i> 乌库病毒属 <i>Uukuvirus</i> 白蛉病毒属 <i>Phlebovirus</i>	新增 New 新增 New 新增 New	Plenary session vote 4 August 1981 in Strasbourg (MSL #07) *
1984	未指定 Unassigned	—	未指定 Unassigned	—	水稻条纹病毒组 Rice stripe virus group	新增 New	Plenary session vote 5 September 1984 in Sendai (MSL #09) *
1987	未指定 Unassigned	—	布尼亚病毒科 Bunyaviridae 未指定 Unassigned	—	汉坦病毒属 <i>Hantavirus</i> 纤细病毒组 <i>Tenuivirus</i> group←水稻条纹病毒组 Rice stripe virus group	新增 New 重命名 Renamed	Plenary session vote 12 August 1987 in Edmonton (MSL #10) *
1990	未指定 Unassigned	—	布尼亚病毒科 Bunyaviridae	—	番茄斑萎病毒属 <i>Tospovirus</i> ←番茄斑萎病毒组 Tomato spotted wilt virus group	移动 Moved	Plenary session vote 29 August 1990 in Berlin (MSL #11) *
1991	未指定 Unassigned	—	布尼亚病毒科 Bunyaviridae	—	白蛉病毒属 <i>Phlebovirus</i> ←乌库病毒属 <i>Uukuvirus</i> 和白蛉病毒属 <i>Phlebovirus</i>	合并 Merged	Francki et al, 1991
1993	未指定 Unassigned	—	未指定 Unassigned	—	纤细病毒属 <i>Tenuivirus</i> ←纤细病毒组 <i>Tenuivirus</i> group←水稻条纹病毒组 Rice stripe virus group	重命名 Renamed	Pringle, 1993*
2002	未指定 Unassigned	—	布尼亚病毒科 Bunyaviridae	—	正布尼亚病毒属 <i>Orthobunyavirus</i> ←布尼亚病毒属 <i>Bunyavirus</i>	重命名 Renamed	Mayo, 2002a, b*
2009	未指定 Unassigned	—	布尼亚病毒科 Bunyaviridae	—	伊马拉病毒属 <i>Emaravirus</i>	新增 New	Carstens, 2010; King et al, 2011
2016	布尼亚病毒目 新增 Bunyavirales New	新增 New	费拉病毒科 Feraviridae	新增 New	正费拉病毒属 <i>Orthoferavirus</i>	新增 New	EC48, Budapest, Hungary, August 2016; Email ratification 2017 (MSL #31)*
			费莫病毒科 Fimoviridae	新增 New	伊马拉病毒属 <i>Emaravirus</i>	移动 Moved	
			汉坦病毒科 Hantaviridae	新增 New	正汉坦病毒属 <i>Orthohantavirus</i> ←汉坦病毒属 <i>Hantavirus</i>	重命名, 移动 Renamed, moved	
			米卡多病毒科 Jonviridae	新增 New	正米卡多病毒属 <i>Orthojonvirus</i>	新增 New	
			内罗病毒科 Nairoviridae	新增 New	正内罗病毒属 <i>Orthonairovirus</i> ←内罗病毒属 <i>Nairovirus</i>	重命名, 移动 Renamed, moved	
			泛布尼亚病毒科 Peribunyaviridae ←布尼亚病毒科 Bunyaviridae	重命名, 移动 Renamed, moved	赫伯病毒属 <i>Herbevirus</i>	新增 New	
					正布尼亚病毒属 <i>Orthobunyavirus</i> ←正布尼亚病毒属 <i>Orthobunyavirus</i>	移动 Moved	
			幻影病毒科 Phasmaviridae	新增 New	正幻影病毒属 <i>Orthophasmavirus</i>	新增 New	
			白纤病毒科 Phenuiviridae	新增 New	格克病毒属 <i>Goukovirus</i>	新增 New	
					帕西病毒属 <i>Phasivirus</i>	新增 New	
					白蛉病毒属 <i>Phlebovirus</i>	移动 Moved	
					纤细病毒属 <i>Tenuivirus</i> ←纤细病毒属 <i>Tenuivirus</i> ←纤细病毒组 <i>Tenuivirus</i> group←水稻条纹病毒组 Rice stripe virus group	移动 Moved	
			番茄斑萎病毒科 Tospoviridae	新增 New	正番茄斑萎病毒属 <i>Orthotospovirus</i> ←番茄斑萎病毒属 <i>Tospovirus</i> ←番茄斑萎病毒组 Tomato spotted wilt virus group	重命名, 移动 Renamed, moved	

* 全部会议记录见网络 * Minutes of these Plenary Sessions are available at: https://talk.ictvonline.org/files/ictv_documents/m/plenary_minutes/default.aspx

图1 布尼亚病毒目的最大相似度进化树。基于布尼亚病毒目各科(属)病毒RNA依赖的RNA聚合酶(RdRp)氨基酸序列构建的进化树, 利用Bootstrap方法对各节点进行1,000次验证, 仅显示各科(属)的主要分支节点的数值。病毒名称的缩写请参见附录2。
Fig. 1 The Maximum like-hood phylogenetic tree of Bunyavirales. The tree is built based on the RdRp protein sequences from the virus members of Bunyavirales, and tested by the Bootstrap Method with 1,000 replicates. The bootstrap value at the main modes of each family and genus are listed. Abbreviation of viruses name, please see the Appendix 2.

白(NSm)和包膜糖蛋白(Gn和Gc); S片段编码NP和非结构蛋白NSs。NSs是S片段RNA正链编码的非结构蛋白。NSs最初被认为是一个致病因子, 能增强症状表现。近年来的研究显示NSs除抑制RNA沉默外, 很可能在病毒复制、转录过程中起重要作用。成熟的病毒颗粒包装了3种主要的病毒结构蛋白: Gn、Gc和NP (Marklewitz et al, 2011)。

费拉病毒主要感染蚊子(*Culex*, *Anopheles*, *Uranotaenia*), 且仅能在蚊子细胞中复制扩增, 不能感染脊椎动物细胞, 属于昆虫宿主限制性病毒(insect-restricted virus) (Marklewitz et al, 2015)。此外, 有学者通过高通量测序方法在水龟和昆虫样本中检测到三峡水龟病毒2 (Sanxia water strider virus 2) 和武汉昆虫病毒2 (Wuhan insect virus 2), 基于RdRp序列的进化分析结果显示, 这两株病毒与Ferak

virus 具有较近的亲缘关系, 同属*Feravirus* 分支 (Junglen, 2016)。但目前尚未获得两株病毒的全基因组序列, 故未收录在ICTV 2017分类报告中。

2 无花果花叶病毒科

布尼亚病毒目中新定义的病毒科, 也称费莫病毒科, 包含1个病毒属: 伊马拉病毒属(*Emaravirus*), 该属因取其代表种欧洲花楸环斑病相关病毒(European mountain ash ringspot-associated virus, EMARaV)的英文名称中每个单词的首字母而得名 (Mielke & Muehlbach, 2007)。无花果花叶病毒科的拉丁文名称Fimoviridae则是取自另一代表种无花果花叶病毒Fig mosaic emaravirus中的“Fi-”和“mo-”而得名。

无花果花叶病毒科的病毒颗粒有囊膜包裹, 呈

球形,直径为80–200 nm,具有多节段的负链RNA。伊马拉病毒属含有9个病毒种,各病毒种基因组有所差异,分别包含4–8个RNA节段,长度为1.1–7.1 kb不等,如代表种欧洲花楸环斑病毒为4节段病毒,新近有学者分离得到6节段(Elbeaino et al, 2015)的无花果花叶病毒(Fig mosaic emaravirus, FMV),而非之前报道的4节段(Elbeaino et al, 2009a, b; Ishikawa, 2012),高地平原小麦病毒(High plains wheat mosaic emaravirus, HPWMoV)为8节段病毒(Skare et al, 2006; Tatineni et al, 2014)。无花果花叶病毒基因组中前3个节段RNA-1、RNA-2和RNA-3,分别编码RdRp、GP和NP,其他基因节段编码的蛋白生物学功能尚不明确。

无花果花叶病毒科成员与其他布尼亚病毒相比有较大差异,但分类学仍然将其归为布尼亚病毒目,主要依据以下几点:(1)病毒均为分节段的负义单链RNA病毒;(2)病毒基因组中包含的3个RNA节段分别编码RdRp、GP和NP,这些蛋白氨基酸序列与布尼亚病毒相应蛋白序列具有较高相似性;(3)病毒粒子有包膜包裹;(4)病毒基因组结构与经典布尼亚病毒类似,所有RNA节段拥有保守的反向互补5'和3'末端(McGavin et al, 2012; Elbeaino et al, 2014; Tatineni et al, 2014; Zheng et al, 2017)。

无花果花叶病毒科病毒可感染植物,导致环斑、花斑、丛矮、枝小和不育等症状。如EMARaV感染花楸(*Sorbus*)会引起植物出现环斑(Mielke & Muehlbach, 2007),玫瑰丛矮病毒(Rose rosette emaravirus)感染玫瑰导致植株发育不良,出现丛矮症状(Laney et al, 2011),表明该科病毒可以通过植物嫁接等机械方式和螨类(瘤瘿螨属*Aceria*, 植羽瘿螨属*Phytoptus*, 叶刺瘿螨属*Phyllocoptes*)等节肢动物传播。目前还没有证据表明该病毒可通过种子垂直传播和土壤传播。该类病毒耐低温,对高温敏感,煮沸可迅速灭活;对酸敏感,对脂溶剂和去垢剂如乙醚、氯仿、去氧胆酸钠等敏感。低浓度甲醛可使其灭活而保持其抗原性(Korneyeva, 2002)。

3 汉坦病毒科

布尼亚病毒目中新定义的病毒科,只有1个病毒属,即正汉坦病毒属(*Orthohantavirus*),该属包含41个病毒种,代表种为正汉坦病毒(*Hantaan orthohantavirus*),原名汉坦病毒(*Hantaan hantavirus*),因

分离自韩国汉坦河附近的黑线姬鼠(*Apodemus agrarius*)肺组织而得名(Lee et al, 1978)。汉坦病毒颗粒呈圆形或卵圆形,直径80–210 nm,平均直径120 nm,有双层膜,内浆为疏松的颗粒性线状结构,表面具有独特的方格形亚单位结构等。该科病毒基因组RNA有L、M和S三个节段,与布尼亚病毒目其他科病毒的主要区别在于:其RNA分子3'端独特的保守序列AUCAUCAUCUG,5末端的核苷酸序列UAGUAGUAUGC,共同构成了汉坦病毒科的基因特征(Mir & Panganiban, 2005)。该科病毒的膜蛋白构成病毒最外层包膜表面的刺突状结构,存在血凝素抗原和中和抗原决定簇,可诱导宿主产生中和抗体。汉坦病毒科成员间血清学亲缘关系近,但与布尼亚病毒目其他科成员则没有抗原亲缘关系。

通常认为,汉坦病毒科是布尼亚病毒目中唯一不以节肢动物为宿主的病毒科,而是经啮齿动物和食虫类动物进行传播,它们偶尔也感染人类,最近有学者陆续报道从蝙蝠中发现汉坦病毒(Jonsson et al, 2010; Arai et al, 2013; Zhang, 2014; Witkowski et al, 2016)。欧美学者普遍认为汉坦病毒不存在节肢动物宿主(Marklewitz et al, 2015),但中国、俄罗斯、日本等学者发现,革螨(*Laelapinae*)、恙螨(*Trombiculidae*)、细蚤(*Leptopsylla*)和客蚤(*Xenopsylla*)等都存在汉坦病毒的自然感染现象。实验表明,携带病毒的螨、蚤可以通过叮咬的方式感染鼠,且汉坦病毒还能经卵垂直传播(Yu & Tesh, 2014);但寄生螨及蚤是否是人类感染汉坦病毒的主要媒介或来源,仍有待进一步研究证实。汉坦病毒可引起肾综合征出血热(Hemorrhagic fever with renal syndrome, HFRS)和肺综合征(Hantavirus pulmonary syndrome, HPS)。HFRS以发热、出血、肾功能损害和免疫功能紊乱为主要特征。目前世界上有30多个国家都存在HFRS,主要分布在欧亚大陆,发病最多的是中国、俄罗斯、韩国、芬兰、挪威、瑞典和丹麦等国。HPS主要分布在美国、加拿大,南美洲的阿根廷、玻利维亚、巴西、智利、巴拉圭、乌拉圭,中美洲的巴拿马等国家。HPS以肺浸润及肺间质水肿、呼吸窘迫和衰竭为主要特征,我国至今尚未发现HPS(Scholz et al, 2017; Jiang et al, 2017; Khaiboullina et al, 2005; Golovljova et al, 2007)。

汉坦病毒在培养的脊椎动物细胞上不产生可检测的细胞病理学反应,不建立持续性感染,在感

染啮齿动物中不产生病症。由于宿主动物的不同, 不同地区流行着不同型别的汉坦病毒, 病毒与宿主间存在一定的共进化关系。汉坦病毒抵抗力弱, 不耐热不耐酸, 对脂溶剂敏感, 乙醚、氯仿、丙酮等均可灭活, 一般消毒剂及酒精也可以灭活。在56℃ 30 min或100℃ 1 min以及pH为3–5的环境均可灭活(Korneyeva, 2002; Khaiboullina et al, 2005)。预防汉坦病毒主要是加强灭鼠、防鼠、灭虫、消毒和个人防护措施。

4 米卡多病毒科

布尼亚病毒目中新定义的病毒科, 仅有1个病毒属: 正米卡多病毒属(*Orthojovirus*), 仅包含1个病毒种: 约赫特正米卡多病毒(*Jonchet orthojovirus*, JONV)。JONV分离自非洲科特迪瓦的塔伊国家公园采集的库蚊。病毒粒子具有囊膜包裹, 呈现两种不同的形态: 一种是直径约80 nm的球形病毒颗粒, 是典型的布尼亚病毒所具有的病毒形态; 另一种则是直径约60 nm、长度达600 nm的杆状颗粒(Junglen, 2016), 因这种杆状病毒形态与著名的米卡多挑竹签游戏(Mikado)极为相似, 法语翻译为Jonchet, 故而得名。新定义的正米卡多病毒属和米卡多病毒科则沿用了这一名称。

米卡多病毒基因组包含L、M和S三个RNA片段。L片段长度为6.9 kb, 编码RdRp, 在N-端有一个核酸内切酶结构域; M片段长度为5.4 kb, 是目前所知的布尼亚病毒中最长的M片段, 编码GP, 成熟后可被剪切为Gn、Gc和NSm; S蛋白长度1.7 kb, 编码NP和NSs。米卡多病毒粒子已鉴定出了6种病毒蛋白, 根据蛋白大小分别是RdRp、GP、Gn、Gc、NP和NSs, 提示成熟的米卡多病毒颗粒包装了这6种蛋白(Marklewitz et al, 2015; Junglen, 2016)。

米卡多病毒能在多种蚊子细胞中复制扩增, 但不能感染脊椎动物细胞, 属于昆虫宿主限制性病毒(Marklewitz et al, 2011, 2013, 2015)。

5 内罗病毒科

布尼亚病毒目中新定义的病毒科, 现确定有1个病毒属, 即正内罗病毒属(*Orthonairovirus*), 该属下含12个病毒种, 代表种为正杜贝病毒(*Dugbe orthonairovirus*), 原名杜贝病毒(*Dugbe nairovirus*)。该科病毒粒子直径80–120 nm, 呈圆形或卵圆形, 有

脂质双层膜, 表面具有5–10 nm的糖蛋白突起。病毒基因组RNA有L、M和S三个片段, 三个片段末端核苷酸序列相同, 3'端为AGAGUUUCU, 5'端为UCUCAAGA, 两端由氢键连接成环状; L片段为11.7–12.3 kb, M片段为4.0–5.4 kb, S片段为1.5–2.3 kb, 它们分别编码RdRp、Gn、Gc和NP (Walker et al, 2015)。

内罗病毒科病毒大部分以蜱、蚊为媒介传播, 部分内罗病毒也可在蠓、虱子等节肢动物中传播, 或者通过蜱虫在蝙蝠、鸟、植物、虱子或啮齿动物宿主之间进行传播(Kuhn et al, 2016); 病毒感染节肢动物媒介后, 不引起媒介昆虫的病变; 有报道显示气溶胶传播也是某些内罗病毒科病毒的一种传播方式; 各成员间具有不同程度的血清学交叉反应。

内罗病毒科病毒地理分布广泛, 在非洲、亚洲、澳洲、欧洲和美洲均有报道, 具有传染性强、致死率高等特点, 能够引起多种严重的人类及动物传染性疾 病。其中最具有重要公共卫生影响的是正克里米亚–刚果出血热病毒(*Crimean-Congo hemorrhagic fever orthonairovirus*), 原名克里米亚–刚果出血热病毒(*Crimean-Congo hemorrhagic fever virus*, CCHFV)。克里米亚–刚果出血热(*Crimean-Congo hemorrhagic fever*, CCHF)是一种由CCHFV引起的, 流行于中国新疆南部、俄罗斯北部、中东、南部欧亚大陆及非洲撒哈拉地区的烈性传染性疾病, 以发热、出血为典型症状, 其平均病死率在3–30% (Ergonul, 2006, 2012); 在我国首次被发现于新疆地区, 又称为新疆出血热(*Xinjiang hemorrhagic fever*, XHF)。正内罗绵羊病病毒(*Nairobi sheep disease orthonairovirus*), 原名内罗绵羊病病毒(*Nairobi sheep disease nairovirus*), 可引起家畜严重疾病, 致死率高达90%, 主要表现为肠胃炎、肾小球肾炎以及明显的贫血和血蛋白量减少等临床症状, 在人类主要引起发热和关节炎, 一般临床症状表现较轻(Davies, 1997; Marczinke & Nichol, 2002)。

遗传进化分析表明, 内罗病毒科病毒分为两个主要的单系群体, 即硬蜱(*Ixodidae*)组和软蜱(*Argasidae*)组。内罗病毒科病毒能耐受低温而对高温敏感, 煮沸可迅速灭活, 室温下液体环境中可存活15 d, 对紫外线敏感, 3 min内失活; 在4℃ 10 d、20℃ 2 d、37℃ 12 h、60℃ 10 min、100℃ 2 min

完全灭活; pH为7.0–9.0环境中感染性和抗原性最好。对酸敏感, 对脂溶剂和去垢剂如乙醚、氯仿, 去氧胆酸钠等敏感。低浓度甲醛可使其灭活而保持其抗原性; 1:1000次氯酸钠可显著降低其感染度; 消毒剂甲酚皂、石炭酸、乙醇等在常规浓度可以很快将其灭活(朱进等, 2005)。灭蟑、防蟑是预防和控制内罗病毒科病毒的关键环节。

6 泛布尼亚病毒科

布尼亚病毒目中唯一重命名的病毒科, 由2个病毒属组成: 赫伯病毒属下含4个病毒种, 正布尼亚病毒属(*Orthobunyavirus*)含48个病毒种。基因组包含L、M和S三个RNA节段。

赫伯病毒属和正布尼亚病毒属的病毒粒子形态大致相同。细胞内未成熟的赫伯特病毒颗粒呈球形, 直径为50–60 nm。成熟的赫伯特病毒有囊膜包裹, 呈球形, 直径90–110 nm (Marklewitz et al, 2013)。正布尼亚病毒颗粒呈多形性的球形, 直径为 108 ± 8 nm, 糖蛋白铆定在病毒包膜上向外突出呈18 nm左右长度的刺突状(Junglen, 2016)。

赫伯病毒属和正布尼亚病毒属的病毒基因编码策略稍有不同。赫伯病毒属病毒的L片段长度约7.3–7.5 kb, 编码RdRp; S片段长度约1.1–1.2 kb, 编码NP; M片段长度在4个病毒种中有所不同: 赫伯特病毒(*Herbert herbevirus*, HEBV)、塔伊病毒(*Tai virus*, TAIV)和吉贝利病毒(*Kibale virus*, KIBV) M片段长度约2.6–2.8 kb, 编码的GP可被剪切为Gn和Gc; 双脊昆虫病毒1 (*Shuangao insect virus 1*, SHUV-1)的M片段长度为4.8 kb, 编码的GP按N-段至C-端顺序可被剪切为Gn-NSm-Gc。正布尼亚病毒属病毒L片段长6.8–7.0 kb, M片段长3.4–5.1 kb, S片段长0.7–1.1 kb。与赫伯病毒属的双脊昆虫病毒1相同, 正布尼亚病毒的L片段编码RdRp, M片段编码的GP能被剪切为Gn-NSm-Gc, S片段除编码NP之外, 在核蛋白编码区内自不同的AUG位点起始还编码NSs (Junglen et al, 2009; Elliott, 2014)。

赫伯特病毒是在非洲科特迪瓦的塔伊国家公园、乌干达吉贝利国家公园和加纳的库马西城采集的库蚊中检测并分离得到的。赫伯病毒属病毒可感染蚊(库蚊属、按蚊属、蓝带蚊属等), 并可在蚊子细胞中复制和扩增, 是昆虫宿主限制性病毒(Marklewitz et al, 2013)。2014年韩国境内暴发的一种猪的

严重疾病与HEBV和格里克病毒(*Gouleako goukovirus*, GOLV)有关(Chung, 2014), 但在科特迪瓦地区猪体内并没有出现相似结果, 目前认为在没有更进一步的证据证明该病毒感染了猪或其他脊椎动物之前, 该病毒不被作为流行性病原或虫媒病毒(Junglen et al, 2015)。

最近报道的SHUV-1是在中国浙江省温州市双岙村采集的混合昆虫样本中检测到的, 之前尚未有人或动物感染该病毒的报道(Li et al, 2015)。正布尼亚病毒可感染人并引起严重的疾病如发热、脑炎、出血热等。有的正布尼亚病毒还可感染反刍动物引起流产和畸胎。正布尼亚病毒属中的拉克洛病毒(*La Crosse Virus*, LACV)可导致大面积人群的无症状感染, 给疾病的防治带来困难。大多数正布尼亚病毒可由蚊虫叮咬传播, 少数由蜱虫、床虱和蠓等昆虫叮咬传播。因此, 预防和控制正布尼亚病毒的感染须做好防蚊灭虫等工作, 做好个人防护, 减少与虫媒昆虫等的接触(Elliott, 2014)。

7 幻影病毒科

布尼亚病毒目中新定义的病毒科, 也称幽蚊病毒科, 目前仅包含1个病毒属: 正幻影病毒属(*Orthophasmavirus*), 含有6个病毒种, 因其代表种基格卢艾克幻影病毒(*Kigluaie phantom virus*, KIGV)和另一病毒种诺姆幻影病毒(*Nome phantom virus*, NOMV)在北极幻影蚊中鉴定出而得名。其他4个成员分别是: 武汉蚊子正幻影病毒1 (*Wuhan mosquito orthophasmavirus 1*)、武汉蚊子正幻影病毒2 (*Wuhan mosquito orthophasmavirus 2*)、武昌蟑螂正幻影病毒1 (*Wuchang cockroach orthophasmavirus 1*)和双脊昆虫正幻影病毒2 (*Shuangao insect orthophasmavirus 2*), 均因病毒种被鉴定出的宿主种类和地点而命名(Ballinger et al, 2014; Junglen, 2016)。

目前, 尚未在体外成功分离到任何一种正幻影病毒, 因此这类病毒的形态结构还不清楚。KIGV、武汉蚊子正幻影病毒1、武汉蚊子正幻影病毒2和武昌蟑螂正幻影病毒1均获得了完整的全长基因组序列。正幻影病毒基因组由L、M和S三个RNA节段组成。各病毒种三个片段的长度差异较大: L片段为6.5–6.7 kb, 编码病毒RdRp; M片段为2.1–2.8 kb, 编码Gn、Gc; S片段为1.8–2.7 kb, 除编码NP外, 还可能编码NSs (Ballinger et al, 2014; Li et al, 2015; Junglen,

2016)。

正幻影病毒仅感染蚊(幽蚊科, 蚊科库蚊属)、蟑螂(*Blattodea*)和尺蛾(*Abraxas tenuisuffusa*)等节肢动物, 属于昆虫宿主限制性病毒, 在自然界中的传播方式和稳定性还有待研究。

8 白纤病毒科

布尼亚病毒目中新定义的病毒科, 目前包含4个病毒属, 分别是: 格克病毒属、帕西病毒属(*Phasivirus*)、白蛉病毒属(*Phlebovirus*)和纤细病毒属(*Tenuivirus*)。白纤病毒科的拉丁文名称 *Phenuiviridae* 是因白蛉病毒属 *Phlebovirus* 中的“Ph-”和纤细病毒属 *Tenuivirus* 中“enui-”而得名。白纤病毒科各属的病毒形态、感染宿主和基因组结构等特征差异很大, 但其编码的 RdRp 蛋白的遗传进化亲缘关系较近, 因此被分类到同一个病毒科。

格克病毒属包含3个病毒种, 其代表种 GOLV 分离自科特迪瓦一个叫格里克(*Gouleako*)的村庄采集的蚊子中(Marklewitz et al, 2011)。另一病毒种—库努托病毒(*Cumuto virus*)分离自科特迪瓦库托努村(*Cunuto*)采集的蚊子(Auguste et al, 2014)。以库努托病毒为代表, 格里克病毒粒子具有包膜包裹, 呈多型性, 直径约为120 nm。格里克病毒和库努托病毒仅能感染蚊(库蚊属、按蚊属和蓝带蚊属), 尚未有感染其他节肢动物或脊椎动物的报道, 这可能与它们未编码 NSm 和 NSs 蛋白有关。近年报道的新成员宜昌昆虫格克病毒(*Yichang insect goukovirus*)分离自中国宜昌地区采集的蚜虫, 获得了基因组全序列, 但未分离培养得到活病毒(Li et al, 2015)。

帕西病毒属包含4个病毒种, 其代表种巴杜病毒(*Badu phasivirus*, *BADUV*)分离自澳大利亚巴杜岛(*Badu*)采集的库蚊, 病毒粒子具有典型的布尼亚病毒形态, 是具有包膜包裹的球形颗粒, 直径约为130 nm (Hobson-Peters et al, 2016)。另一成员帕西乍仑类病毒(*Phasi Charoen-like phasivirus*)是在泰国的帕西乍仑采集的伊蚊中检测到的, 并未分离到活病毒。由于发现帕西乍仑类病毒的时间先于巴杜病毒, 帕西病毒属以帕西乍仑类病毒而得名(Chandler et al, 2014)。近年报道的病毒成员武汉苍蝇病毒和五台蚊子病毒是在中国采集的苍蝇和蚊子中通过宏基因组鉴定得到的, 同时获得了病毒的全基因组序列(Li et al, 2015)。该属病毒可感染蚊(库蚊属和伊蚊

属)、苍蝇等节肢动物。目前尚未有帕西病毒属成员感染脊椎动物的报道。

白蛉病毒属病毒都是虫媒病毒, 可通过白蛉、蚊子、蜱和蠓等节肢动物传播, 感染多种哺乳动物和人类, 严重威胁人类健康和经济发展。如代表种里夫特裂谷热病毒(*Rift Valley fever phlebovirus*, *RVFPV*)可感染饲养动物, 如牛、羊、骆驼等, 能通过接触动物或蚊虫叮咬传染给人, 并导致发热、肌肉关节疼痛和头痛等症状, 严重可出现脑膜炎、出血热等症状(Pepin et al, 2010)。我国近年报道的重要新发传染病——发热伴血小板减少综合征(*SFTS phlebovirus*), 也称(*Severe fever with thrombocytopenia syndrome virus*, *SFTSV*), 就是由一种白蛉病毒属病毒 *SFTSV* 感染引起的, 主要是通过蜱虫叮咬引起的一种“蜱虫病”。与大多数布尼亚病毒相同, 白蛉病毒属成员基因组包含 L、M 和 S 三个 RNA 片段, 其中 S 片段采用双义编码策略分别编码 NP 和 NSs。部分病毒(如里夫特裂谷热病毒)的 M 片段编码 GP, 可剪切为 Gn、Gc 和 NSm。每个基因片段的 5' 和 3' 端为保守的反向互补序列, 基因组为锅柄状结构, 与病毒的正确包装相关。

纤细病毒属是一类植物病毒, 代表种为水稻条纹叶枯病毒(*Rice strip virus*, *RSV*), 感染的植物多为经济作物, 如水稻、玉米、小麦和蓖等。该病毒属病毒基因组包含4~6个RNA片段, 除水稻草状矮化病毒 *RGSV* 的所有片段为双义RNA外, 其他病毒的RNA-1为单义负链RNA, 其余片段为双义RNA。纤细病毒属病毒颗粒形态与其他的布尼亚病毒有较大差异, 虽然它们都编码糖蛋白, 但形成的病毒粒子无囊膜包裹, 呈直径为3~8 nm的丝状。该属病毒能在植物细胞内扩增, 通过飞虱、叶蝉传播, 并且能经卵垂直传播。昆虫感染纤细病毒后会出现产卵率下降, 寿命缩短等症状; 纤细病毒感染植物后将出现萎黄条纹症状。

9 番茄斑萎病毒科

布尼亚病毒目中新定义的病毒科, 现确定1个病毒属, 即正番茄斑萎病毒属(*Orthotospovirus*), 原名番茄斑萎病毒属(*Tospovirus*)。该属下含11个病毒种, 代表种为正番茄斑萎病毒(*Tomato spotted wilt orthotospovirus*), 原名番茄斑萎病毒(*Tomato spotted wilt tospovirus*), 该病毒最初于1919年在澳洲于番

茄上分离到。番茄斑萎病毒科的拉丁文名称Tospoviridae是取自正番茄斑萎病毒属(*Orthotospovirus*)中的“tospo-”而得名。该科病毒粒子为具有包膜的球形,直径80–120 nm,表面具有5–10 nm的糖蛋白突起,纯化的病毒粒子有时出现尾巴状的挤出物。病毒基因组由L、M和S三个RNA节段组成,三个RNA片段3'末端8个核苷酸(UCUCGUUA)高度保守(Pappu et al, 2009)。M片段上的G1和G2糖蛋白与病毒-介体的互作有关(Takeda et al, 2002; Oliveira et al, 2011)。

正番茄斑萎病毒为一种世界性分布的植物病毒,包括整个北半球,其寄主范围很广,包括温带、亚热带和热带的80多个科1,000余种双子叶和单子叶植物,涉及粮食、烟草、蔬菜及花卉,可引起许多重要的园艺植物和经济农作物的严重病害,而属内其他病毒的寄主范围要窄得多(Bezerra et al, 1999; Adkins, 2000; Pappu et al, 2009; Smirnova et al, 2016)。

番茄斑萎病毒科病毒可以通过植物汁液进行传播,在寄主植株间的自然传播主要是通过昆虫媒介蓟马,根据文献报道,自然界至少有12种蓟马可以持久性传播该病毒,包括烟蓟马(*Thrips tabaci*)、苏花蓟马(*Frankliniella schultzei*)、苜蓿蓟马(*F. occidentalis*)等。蓟马的若虫获毒,成虫不能获毒,但只有成虫才能传毒,媒介昆虫有的可以终生带毒,属持久性传毒,但不能把病毒传给子代;也有报道番茄的种子可传播和携带病毒。该科病毒的传播媒介一旦携带该病毒,则终身带毒,病毒能在媒介昆虫体内循环增殖,以自行复制的方式提高传播效率。

植株被番茄斑萎病毒科病毒侵染后,常见症状为叶片产生黄化斑点、斑驳、皱缩、萎凋甚至严重坏死等。由于该病毒具有糖蛋白包膜,抗原性较弱,制备抗血清较难。另外该病毒可在杂草上存活,且传播媒介蓟马的控制难度大,因而在田间并无有效措施防治该病毒。目前最有希望的是通过培育抗病品种或采取生物防治等综合手段来防治。

10 小结

根据布尼亚病毒目各个科属中病毒代表成员的RdRp的氨基酸序列,构建最大相似度进化树(图1),结果显示布尼亚病毒目9个病毒科和13个病毒属都具有较好的进化聚类;其中,仅不经节肢动物

传播的汉坦病毒科的遗传进化关系与其他病毒科相距明显较远,而其他病毒科的病毒都可经蜚、蚊和蛉等媒介昆虫进行传播;布尼亚病毒目中的番茄斑萎病毒科、费莫病毒科以及白纤病毒科的纤细病毒属的病毒均为植物病毒,其他病毒的进化聚类和遗传关系则与其宿主种类没有相关性。

布尼亚病毒目下属多个病毒科(属)的病毒对人和动物具有烈性感染致病能力,或者具有潜在的感染致病风险。所以,广泛开展布尼亚病毒目下属的病毒的研究,对于系统揭示它们对人和动物的感染致病能力以及由布尼亚病毒感染引起的传染病的防控工作具有重要意义。

参考文献

- Adkins S (2000) Tomato spotted wilt virus—positive steps towards negative success. *Molecular Plant Pathology*, 1, 151–157.
- Arai S, Nguyen ST, Boldgiv B, Fukui D, Araki K, Dang CN, Ohdachi SD, Nguyen NX, Pham TD, Boldbaatar B, Satoh H, Yoshikawa Y, Morikawa S, Tanaka-Taya K, Yanagihara R, Oishi K (2013) Novel bat-borne hantavirus, Vietnam. *Emerging Infectious Diseases*, 19, 1159–1161.
- Auguste AJ, Carrington CV, Forrester NL, Popov VL, Guzman H, Widen SG, Wood TG, Weaver SC, Tesh RB (2014) Characterization of a novel negevirus and a novel Bunyavirus isolated from *Culex* (*Culex*) declarator mosquitoes in Trinidad. *Journal of General Virology*, 95, 481–485.
- Ballinger MJ, Bruenn JA, Hay J, Czechowski D, Taylor DJ (2014) Discovery and evolution of bunyavirids in arctic phantom midges and ancient bunyavirid-like sequences in insect genomes. *Journal of Virology*, 88, 8783–8794.
- Bezerra IC, de Resende R, Pozzer L, Nagata T, Kormelink R, De Avila AC (1999) Increase of tospoviral diversity in Brazil with the identification of two new tospovirus species, one from chrysanthemum and one from zucchini. *Phytopathology*, 89, 823–830.
- Carstens EB (2010) Ratification vote on taxonomic proposals to the International Committee on Taxonomy of Viruses (2009). *Archives of Virology*, 155, 133–146.
- Chandler JA, Thongsripong P, Green A, Kittayapong P, Wilcox BA, Schroth GP, Kapan DD, Bennett SN (2014) Metagenomic shotgun sequencing of a Bunyavirus in wild-caught *Aedes aegypti* from Thailand informs the evolutionary and genomic history of the Phleboviruses. *Virology*, 464–465, 312–319.
- Chung HC, Nguyen VG, Goede D, Park CH, Kim AR, Moon HJ, Park SJ, Kim HK, Park BK (2014) Gouleako and Herbert viruses in pigs, Republic of Korea, 2013. *Emerging Infectious Diseases*, 20, 2072–2075.

- Davies FG (1997) Nairobi sheep disease. *Parassitologia*, 39, 95–98.
- Elbeaino T, Digiaro M, Alabdullah A, De Stradis A, Minafra A, Mielke N, Castellano MA, Martelli GP (2009a) A multipartite single-stranded negative-sense RNA virus is the putative agent of fig mosaic disease. *Journal of General Virology*, 90, 1281–1288.
- Elbeaino T, Digiaro M, Martelli GP (2009b) Complete nucleotide sequence of four RNA segments of fig mosaic virus. *Archives of Virology*, 154, 1719–1727.
- Elbeaino T, Digiaro M, Uppala M, Sudini H (2014) Deep sequencing of pigeonpea sterility mosaic virus discloses five RNA segments related to emaraviruses. *Virus Research*, 188, 27–31.
- Elbeaino T, Digiaro M, Uppala M, Sudini H (2015) Addendum to: Deep-sequencing of dsRNAs recovered from mosaic-diseased pigeonpea reveals the presence of a novel emaravirus: Pigeonpea sterility mosaic virus 2. *Archives of Virology*, 160, 2031.
- Elliott RM (2014) Orthobunyaviruses: Recent genetic and structural insights. *Nature Reviews Microbiology*, 12, 673–685.
- Ergonul O (2006) Crimean-Congo haemorrhagic fever. *Lancet Infectious Diseases*, 6, 203–214.
- Ergonul O (2012) Crimean-Congo hemorrhagic fever virus: New outbreaks, new discoveries. *Current Opinion in Virology*, 2, 215–220.
- Fang Y, Wu GH, Tang JQ (2015) Overview of virus infection in Bunyaviridae. In: *Natural Focus Infection Disease* (ed. Tang JQ), pp. 46–57. Science Press, Beijing. (in Chinese) [方元, 吴光华, 唐家琪 (2015) 布尼亚病毒科病毒感染概述. 见: 自然疫源性疾病(唐家琪主编), 46–57页. 科学出版社, 北京.]
- Francki RIB, Fauquet CM, Knudson DL, Brown F (1991) Classification and nomenclature of viruses. Fifth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses *Archives of Virology*. *Archives of Virology*, 2, 273–283.
- Gerrard SR, Nichol ST (2007) Synthesis, proteolytic processing and complex formation of N-terminally nested precursor proteins of the Rift Valley fever virus glycoproteins. *Virology*, 357, 124–133.
- Golovljova I, Vasilenko V, Mittzenkov V, Prükk T, Seppet E, Vene S, Settergren B, Plyusnin A, Lundkvist A (2007) Characterization of hemorrhagic fever with renal syndrome caused by hantaviruses, Estonia. *Emerging Infectious Diseases*, 13, 1773–1776.
- Guterres A, de Oliveira RC, Fernandes J, de Lemos ER, Schrago CG (2017) New bunya-like viruses: Highlighting their relations. *Infection Genetics and Evolution*, 49, 164–173.
- Hobson-Peters J, Warrilow D, McLean BJ, Watterson D, Colmant AM, van den Hurk AF, Hall-Mendelin S, Hastie ML, Gorman JJ, Harrison JJ, Prow NA, Barnard RT, Allcock R, Johansen CA, Hall RA (2016) Discovery and characterisation of a new insect-specific bunyavirus from *Culex* mosquitoes captured in northern Australia. *Virology*, 489, 269–281.
- Ishikawa K, Maejima K, Komatsu K, Kitazawa Y, Hashimoto M, Takata D, Yamaji Y, Namba S (2012) Identification and characterization of two novel genomic RNA segments of fig mosaic virus, RNA5 and RNA6. *Journal of General Virology*, 93, 1612–1619.
- Jiang H, Zheng X, Wang L, Du H, Wang P, Bai X (2017) Hantavirus infection: A global zoonotic challenge. *Virologica Sinica*, 32, 32–43.
- Jonsson CB, Figueiredo LT, Vapalahti O (2010) A global perspective on hantavirus ecology, epidemiology, and disease. *Clinical Microbiology Reviews*, 23, 412–441.
- Junglen S (2016) Evolutionary origin of pathogenic arthropod-borne viruses—a case study in the family Bunyaviridae. *Current Opinion in Insect Science*, 16, 81–86.
- Junglen S, Kurth A, Kuehl H, Quan PL, Ellerbrok H, Pauli G, Nitsche A, Nunn C, Rich SM, Lipkin WI, Briese T, Leendertz FH (2009) Examining landscape factors influencing relative distribution of mosquito genera and frequency of virus infection. *EcoHealth*, 6, 239–249.
- Junglen S, Marklewitz M, Zirkel F, Wollny R, Meyer B, Heidemann H, Metzger S, Annan A, Dei D, Leendertz FH, Opong S, Drosten C (2015) No evidence of Gouléako and Herbert virus infections in pigs, Côte d'Ivoire and Ghana. *Emerging Infectious Diseases*, 21, 2190.
- Khaiboullina SF, Morzunov SP, St Jeor SC (2005) Hantaviruses: Molecular biology, evolution and pathogenesis. *Current Molecular Medicine*, 5, 773–790.
- King AMQ, Adams MJ, Carstens EB, Lefkowitz EJ (2011) *Virus Taxonomy: Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*. Elsevier Academic Press, London.
- Korneyeva M, Hotta J, Lebing W, Rosenthal RS, Franks L, Petteway SR Jr (2002) Enveloped virus inactivation by caprylate: A robust alternative to solvent-detergent treatment in plasma derived intermediates. *Biologicals*, 30, 153–162.
- Kuhn JH, Wiley MR, Rodriguez SE, Bào Y, Prieto K, Travalos da Rosa AP, Guzman H, Savji N, Ladner JT, Tesh RB, Wada J, Jahrling PB, Bente DA, Palacios G (2016) Genomic characterization of the genus *Nairovirus* (Family Bunyaviridae). *Viruses*, 8, 164.
- Laney AG, Keller KE, Martin RR, Tzanetakis IE (2011) A discovery 70 years in the making: Characterization of the Rose rosette virus. *Journal of General Virology*, 92, 1727–1732.
- Lee HW, Lee PW, Johnson KM (1978) Isolation of the etiologic agent of Korean Hemorrhagic fever. *Journal of Infectious Diseases*, 137, 298–308.
- Lefkowitz EJ, Davison AJ, Sabanadzovic S, Siddell SG, Simmonds P (2017) *Virus Taxonomy: The Classification and*

Nomenclature of Viruses, The Online (10th) Report of the ICTV (2017) Authority Files for International Committee on Taxonomy of Viruses. https://talk.ictvonline.org/ictv-reports/ictv_online_report/.

- Li CX, Shi M, Tian JH, Lin XD, Kang YJ, Chen LJ, Qin XC, Xu J, Holmes EC, Zhang YZ (2015) Unprecedented genomic diversity of RNA viruses in arthropods reveals the ancestry of negative-sense RNA viruses. *eLife*, 4, e05378.
- Marczinke BI, Nichol ST (2002) Nairobi sheep disease virus, an important tick-borne pathogen of sheep and goats in Africa, is also present in Asia. *Virology*, 303, 146–151.
- Marklewitz M, Handrick S, Grasse W, Kurth A, Lukashev A, Drosten C, Ellerbrok H, Leendertz FH, Pauli G, Junglen S (2011) Gouleako virus isolated from West African mosquitoes constitutes a proposed novel genus in the family Bunyaviridae. *Journal of Virology*, 85, 9227–9234.
- Marklewitz M, Zirkel F, Kurth A, Drosten C, Junglen S (2015) Evolutionary and phenotypic analysis of live virus isolates suggests arthropod origin of a pathogenic RNA virus family. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 7536–7541.
- Marklewitz M, Zirkel F, Rwego IB, Heidemann H, Trippner P, Kurth A, Kallies R, Briese T, Lipkin WI, Drosten C, Gillespie TR, Junglen S (2013) Discovery of a unique novel clade of mosquito-associated bunyaviruses. *Journal of Virology*, 87, 12850–12865.
- Mayo MA (2002a) Virus taxonomy—Houston 2002. *Archives of Virology*, 147, 1071–1076.
- Mayo MA (2002b) A summary of taxonomic changes recently approved by ICTV. *Archives of Virology*, 147, 1655–1656.
- McGavin WJ, Mitchell C, Cock PJ, Wright KM, MacFarlane SA (2012) Raspberry leaf blotch virus, a putative new member of the genus *Emaravirus*, encodes a novel genomic RNA. *Journal of General Virology*, 93, 430–437.
- Mielke N, Muehlbach HP (2007) A novel, multipartite, negative-strand RNA virus is associated with the ringspot disease of European mountain ash (*Sorbus aucuparia* L.). *Journal of General Virology*, 88, 1337–1346.
- Mir MA, Panganiban AT (2005) The hantavirus nucleocapsid protein recognizes specific features of the viral RNA panhandle and is altered in conformation upon RNA binding. *Journal of Virology*, 79, 1824–1835.
- Oliveira VC, Bartasson L, de Castro ME, Corrêa JR, Ribeiro BM, Resende RO (2011) A silencing suppressor protein (NSs) of a tospovirus enhances baculovirus replication in permissive and semipermissive insect cell lines. *Virus Research*, 155, 259–267.
- Pappu HR, Jones RA, Jain RK (2009) Global status of tospovirus epidemics in diverse cropping systems: Successes achieved and challenges ahead. *Virus Research*, 141, 219–236.
- Pepin M, Bouloy M, Bird BH, Kemp A, Paweska J (2010) Rift Valley fever virus (Bunyaviridae: Phlebovirus): An update on pathogenesis, molecular epidemiology, vectors, diagnostics and prevention. *Veterinary Research*, 41, 61.
- Plyusnin A, Beaty BJ, Elliott RM, Goldbach R, Kormelink R, Lundkvist A, Schmaljohn CS, Tesh RB (2011) Family Bunyaviridae. In: *Virus Taxonomy Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses* (eds King AMQ, Adams MJ, Carstens EB, Lefkowitz EJ), pp. 725–741. Elsevier/Academic Press, London.
- Pringle CR (1993) Virus taxonomy update. Taxonomic decisions ratified at the plenary meeting of the ICTV at the 9th international congress of virology held in Glasgow on the 10th August 1993. *Archives of Virology*, 133, 491–495.
- Scholz S, Baharom F, Rankin G, Maleki KT, Gupta S, Vangeti S, Pourazar J, Discacciati A, Höijer J, Bottai M, Björkström NK, Rasmuson J, Evander M, Blomberg A, Ljunggren HG, Klingström J, Ahlm C, Smed-Sörensen A (2017) Human hantavirus infection elicits pronounced redistribution of mononuclear phagocytes in peripheral blood and airways. *PLoS Pathog*, 13, 1–24.
- Skare JM, Wijkamp I, Denham I, Rezende JA, Kitajima EW, Park JW, Desvoyes B, Rush CM, Michels G, Scholthof KB, Scholthof HB (2006) A new eriophyid mite-borne membrane-enveloped virus-like complex isolated from plants. *Virology*, 347, 343–353.
- Smirnova IP, Shneider YA, Karimova EV (2016) Trichoderma L-lysine-alpha-Oxidase producer strain culture fluid inhibits impatiens necrotic spot virus. *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*, 160, 357–359.
- Takeda A, Sugiyama K, Nagano H, Mori M, Kaido M, Mise K, Tsuda S, Okuno T (2002) Identification of a novel RNA silencing suppressor, NSs protein of tomato spotted wilt virus. *FEBS Letters*, 532, 75–79.
- Tatineni S, McMechan AJ, Wosula EN, Wegulo SN, Graybosch RA, French R, Hein GL (2014) An eriophyid mite-transmitted plant virus contains eight genomic RNA segments with unusual heterogeneity in the nucleocapsid protein. *Journal of Virology*, 88, 11834–11845.
- Tokarz R, Williams SH, Sameroff S, Sanchez Leon M, Jain K, Lipkin WI (2014) Virome analysis of *Amblyomma americanum*, *Dermacentor variabilis*, and *Ixodes scapularis* ticks reveals novel highly divergent vertebrate and invertebrate viruses. *Journal of Virology*, 88, 11480–11492.
- Walker PJ, Widen SG, Firth C, Blasdel KR, Wood TG, Travassos da Rosa AP, Guzman H, Tesh RB, Vasilakis N (2015) Genomic characterization of Yogue, Kasokero, Issyk-Kul, Keterah, Gossas, and Thiafora viruses: Nairoviruses naturally infecting bats, shrews, and ticks. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 93, 1041–1051.
- Witkowski PT, Drexler JF, Kallies R, Ličková M, Bokorová S, Mananga GD, Szemes T, Leroy EM, Krüger DH, Drosten C, Klempa B (2016) Phylogenetic analysis of a newfound bat-borne hantavirus supports a laurasiatherian host association for ancestral mammalian hantaviruses. *Infection Genetics*

- and Evolution, 41, 113–119.
- Won S, Ikegami T, Peters CJ, Makino S (2006) NSm and 78-kilodalton proteins of Rift Valley fever virus are nonessential for viral replication in cell culture. *Journal of Virology*, 80, 8274–8278.
- Yu XJ, Tesh RB (2014) The role of mites in the transmission and maintenance of Hantaan virus (*Hantavirus*: Bunyaviridae). *Journal of Infectious Diseases*, 210, 1693–1699.
- Zhang YZ (2014) Discovery of hantaviruses in bats and insectivores and the evolution of the genus *Hantavirus*. *Virus Research*, 187, 15–21.
- Zheng YZ, Navarro B, Wang GP, Wang YX, Yang ZK, Xu WX, Zhu CX, Wang LP, Serio FD, Hong N (2017) Actinidia chlorotic ringspot-associated virus: A novel emaravirus infecting kiwifruit plants. *Molecular Plant Pathology*, 18, 569–581.
- Zhu J, Zhang Y, Wu GH (2015) Crimean-Congo hemorrhagic fever. In: *Natural Focus Infection Disease* (ed. Tang JQ), pp. 108–131. Science Press, Beijing. (in Chinese) [朱进, 张云, 吴光华 (2015) 克里米亚-刚果出血热. 见: 自然疫源性疾病(唐家琪主编), 108–131页. 科学出版社, 北京.]
- (责任编辑: 张全国 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 布尼亚病毒目各科病毒基本信息汇总

Appendix 1 Basic information of all families for Bunyavirales

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018042-1.pdf>

附录2 布尼亚病毒缩写和 L 片段序列号

Appendix 2 Bunyavirus abbreviations and L segment accession numbers

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018042-2.pdf>

唐霜, 沈姝, 史君明, 方耀辉, 王华林, 胡志红, 邓菲. 布尼亚病毒目新分类概述. 生物多样性, 2018, 26 (9): 1004–1015.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018042>

附录1 布尼亚病毒目各科病毒基本信息汇总

Appendix 1 Basic information of all families for Bunyavirales

科 Family	属 Genus	代表种 Typical species	病毒形态 Virion morphology	基因组结构 Genome structure	编码蛋白 Encoded protein	主要传播媒介 ^a Primary vector	感染宿主 ^a Host
费拉病毒科 Feraviridae	正费拉病毒属 <i>Orthoferavirus</i>	费拉克正费拉病毒 Ferak orthoferavirus	有囊膜 多形性球形 直径60–120 nm Enveloped Pleomorphic sphere 60–120 nm in diameter	单链负义三节段: L: 6.9 kb M: 4.3 kb S: 1.5 kb Tri-segmented genome of negative sense single-stranded RNA: L: 6.9 kb M: 4.3 kb S: 1.5 kb	L: RdRp M: GP (Gn, Gc, NSm) S: NP, NSs	—	蚊、水龟 <i>Culex, Anopheles, Uranotaenia;</i> Water strider
无花果叶病毒科 Fimoviridae	伊马拉病毒属 <i>Emaravirus</i>	欧洲花楸环斑病相关病毒 European mountain ash ringspot-associated virus	有囊膜 球形 直径80–200 nm Enveloped Spherical virion 80–200 nm in diameter	单链负义4–8节段: RNA1: 7.0–7.1 kb RNA2: 2.1–2.3 kb RNA3: 0.9–1.7 kb RNA4: 1.1–1.7 kb RNA5: 1.5–1.8 kb RNA6: 1.1–1.8 kb RNA7: 1.1–1.6 kb RNA8: 约1.3 kb Four — eight segmented genome of negative sense single-stranded RNA: RNA1: 7.0–7.1 kb RNA2: 2.1–2.3 kb RNA3: 0.9–1.7 kb RNA4: 1.1–1.7 kb RNA5: 1.5–1.8 kb RNA6: 1.1–1.8 kb RNA7: 1.1–1.6 kb RNA8: About 1.3 kb	RNA-1: RdRp RNA-2: GP RNA-3: NP 其他基因节段编码的蛋白的生物学功能尚不明确 RNA-1: RdRp RNA-2: GP RNA-3: NP The biological function of the proteins encoded in other gene segments are not yet clear	螨 <i>Aceria, Phytoptus, Phyllocoptes</i>	植物 Plants

唐霜, 沈姝, 史君明, 方耀辉, 王华林, 胡志红, 邓菲. 布尼亚病毒目新分类概述. 生物多样性, 2018, 26 (9): 1004–1015.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018042>

科 Family	属 Genus	代表种 Typical species	病毒形态 Virion morphology	基因组结构 Genome structure	编码蛋白 Encoded protein	主要传播媒介 ^a Primary vector	感染宿主 ^a Host
汉坦病毒科 Hantaviridae	正汉坦病毒属 <i>Orthohantavirus</i>	正汉坦病毒 Hantaan orthohantavirus	有囊膜 球形 直径80–210 nm Enveloped Spherical virion 80–210 nm in diameter	单链负义三节段: L: 1.5–6.6 kb M: 1.5–3.9 kb S: 1.3–2.1 kb Tri-segmented genome of negative sense single-stranded RNA: L: 1.5–6.6 kb M: 1.5–3.9 kb S: 1.3–2.1 kb	L: RdRp M: GP(Gn, Gc) S: NP	螨、蚤 Laelapinae, Trombiculidae; <i>Xenopsylla</i> , <i>Leptopsylla</i>	主要感染啮齿类、食虫类动物; 可感染哺乳类、鸟类、爬行类、 两栖类等上百种脊椎动物; 人 Mainly infect rodents and insectivores; hundreds of vertebrates such as mammals, birds, reptiles and amphibians; Human
米卡多病毒科 Jonviridae	正米卡多病毒属 <i>Orthojonvirus</i>	约赫特正米卡多病毒 Jonchet orthojonvirus	有囊膜 呈两种不同的形态: (1)直径约80 nm的球形颗粒; (2)直径约60 nm、 长度约600 nm的 杆状颗粒 Enveloped There are two different forms: (1) Spherical virions of about 80 nm in diameter ; (2) Rod-shaped virions of about 80 nm in diameter and about 600 nm in length	单链负义三节段: L: 6.9 kb M: 5.4 kb S: 1.7 kb Tri-segmented genome of negative sense single-stranded RNA: L: 6.9 kb M: 5.4 kb S: 1.7 kb	L: RdRp M: GP (Gn, Gc, NSm) S: NP, NSs	—	蚊 <i>Culex</i> ^a
内罗病毒科 Nairoviridae	正内罗病毒属 <i>Orthonairovirus</i>	正杜贝病毒 Dugbe orthonairovirus	有囊膜 球形 直径80–120 nm Enveloped Spherical virion 80–120 nm in diameter	单链负义三节段: L: 11.7–12.3 kb M: 4.0–5.4 kb S: 1.5–2.3 kb Tri-segmented genome of negative sense single-stranded RNA: L: 11.7–12.3 kb M: 4.0–5.4 kb S: 1.5–2.3 kb	L: RdRp M: GP (Gn, Gc) S: NP	蜱、蚊、蠓(库蠓属)、虱子 <i>Ticks</i> (Ixodidae, Argasidae), Mosquitoes, biting midges (<i>culicoides</i>), lice	啮齿类动物、蝙蝠、鸟、家畜及野生动物; 人 Rodents, bats, birds, livestock and wildlife; Human

唐霜, 沈姝, 史君明, 方耀辉, 王华林, 胡志红, 邓菲. 布尼亚病毒目新分类概述. 生物多样性, 2018, 26 (9): 1004–1015.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018042>

科 Family	属 Genus	代表种 Type Species	病毒形态 Virion morphology	基因组结构 Genome structure	编码蛋白 Encoded protein	主要传播媒介 ^a Primary vector	感染宿主 ^a Host
泛布尼亚病毒科 Peribunyaviridae	赫伯病毒属 <i>Herbevirus</i>	赫伯特病毒 Herbert herbevirus	有囊膜 球形 直径90–110 nm Enveloped Spherical virion 90–110 nm in diameter	单链负义三节段: L: 7.3–7.5 kb M: 2.6–4.8 kb S: 1.1–1.2 kb Tri-segmented genome of negative sense single-stranded RNA: L: 7.3–7.5 kb M: 2.6–4.8 kb S: 1.1–1.2 kb	L: RdRp M: GP (Gn, Gc) ^c S: NP	—	蚊 <i>Culex, Anopheles, Uranotaenia, Culicidae. spp^a</i>
	正布尼亚病毒属 <i>Orthobunyavirus</i>	正布尼亚韦拉病毒 Bunyamwera orthobunyavirus	有囊膜 多形性球形 直径108 ± 8 nm Enveloped Pleomorphic sphere 108 ± 8 nm in diameter	单链负义三节段: L: 6.8–7.0 kb M: 3.4–5.1 kb S: 0.7–1.1 kb Tri-segmented genome of negative sense single-stranded RNA: L: 6.8–7.0 kb M: 3.4–5.1 kb S: 0.7–1.1 kb	L: RdRp M: GP (Gn, NSm, Gc) S: NP, NSs	蚊、蜱、床虱、蠓 Mosquitoes, ticks, bedbugs, midges	羊、牛、马等反刍动物; 人 Ruminants such as sheep, cattle and horses; Homo Sapiens
幻影病毒科 Phasmaviridae	正幻影病毒属 <i>Orthophasmavirus</i>	基格卢艾克幻影病毒 Kigluaie phantom virus	尚不清楚 Unknown	单链负义三节段: L: 6.5–6.7 kb M: 2.1–2.8 kb S: 1.8–2.7 kb Tri-segmented genome of negative sense single-stranded RNA: L: 6.5–6.7 kb M: 2.1–2.8 kb S: 1.8–2.7 kb	L: RdRp M: GP, Gn, Gc S: NP, NSs	—	幻影蚊、蚊、蟑螂、尺蠖等节肢动物 ^a Arthropods such as <i>Chaoboridae, Culex, cockroach, Abraxas tenuisuffusa^a</i>
白纤病毒科 Phenuiviridae	格克病毒属 <i>Goukovirus</i>	格里克病毒 Gouleako goukovirus	有囊膜 多形性球形 直径约120 nm Enveloped Pleomorphic sphere 120 nm in diameter	单链负义三节段: L: About 6.4 kb M: 3.2–3.3 kb S: 1.0–1.2 kb Tri-segmented genome of negative sense single-stranded RNA: L: 约6.4 kb M: 3.2–3.3 kb S: 1.0–1.2 kb	L: RdRp M: GP (Gn, Gc) S: NP	—	蚊 <i>Culex, Anopheles, Uranotaenia^b</i>

唐霜, 沈姝, 史君明, 方耀辉, 王华林, 胡志红, 邓菲. 布尼亚病毒目新分类概述. 生物多样性, 2018, 26 (9): 1004–1015.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018042>

科 Family	属 Genus	代表种 Type Species	病毒形态 Virion morphology	基因组结构 Genome structure	编码蛋白 Encoded protein	主要传播媒介 ^a Primary vector	感染宿主 ^a Host
	帕西病毒属 <i>Phasivirus</i>	巴杜病毒 Badu phasivirus	有囊膜 球形 直径约130 nm Enveloped Spherical virion 130 nm in diameter	单链负义三节段: L: 6.8–6.9 kb M: 3.4–4.5 kb S: 1.1–1.5 kb Tri-segmented genome of negative sense single-stranded RNA: L: 6.8–6.9 kb M: 3.4–4.5 kb S: 1.1–1.5 kb	L: RdRp M: Gc, Gn S: NP	—	蚊、苍蝇等节肢动物 ^a <i>Culex, Aedes, fly</i> ^a
	白蛉病毒属 <i>Phlebovirus</i>	里夫特裂谷热病毒 Rift Valley fever phlebovirus	有囊膜 球形 直径80–120 nm Enveloped Spherical virion 80–120 nm in diameter	单链负义三节段: L: 6.3–6.6 kb M: 3.2–4.7 kb S: 1.7–2.0 kb Tri-segmented genome of negative sense single-stranded RNA: L: 6.3–6.6 kb M: 3.2–4.7 kb S: 1.7–2.0 kb	L: RdRp M: GP (Gn, Gc, NSm) ^e ; S: NP, NSs	白蛉, 蚊, 蝉, 蠓 Sandflies, mosquitoes, ticks and midges	
	纤细病毒属 ^d <i>Tenuivirus</i>	水稻条纹叶枯病毒 Rice stripe tenuivirus	无囊膜 细丝状, 螺旋状、分枝状或环状 直径3–8 nm Non-enveloped Filamentous, spiral, branched or looped 3–8 nm in diameter	单链负义4–6节段RNA, 其中RNA-1为单义负链RNA, 其余节段为双义RNA。 RNA1: 9.0–9.8 kb RNA2: 3.1–4.1 kb RNA3: 2.2–3.1 kb RNA4: 2.0–2.9 kb RNA5: 1.3–2.7 kb RNA6: 约2.6 kb Four to six segmented genome of negative sense single-stranded RNA, in which RNA-1 is a negative sense single-stranded RNA, and the remaining segments are ambisense RNA: RNA1: 9.0–9.8 kb RNA2: 3.1–4.1 kb RNA3: 2.2–3.1 kb RNA4: 2.0–2.9 kb RNA5: 1.3–2.7 kb RNA6: About 2.6 kb	RNA1: RdRp (也称作Pc1) RNA2: NS2, NSvc2 (也称作P2, Pc2) RNA3: NS3, CP (也称作NS3, NSvc3; P3, Pc3) RNA4: SP, MP (也称作NS4, NSvc4; P4, Pc4) RNA5: P5, Pc5 RNA6: P6, Pc6	飞虱, 叶蝉 Delphacidae, Cicadellidae	水稻、玉米、小麦、蓖等多种植物, 主要为禾本科植物; 昆虫 Rice, corn, wheat, alfalfa and other plants, mainly grasses; insects

唐霜, 沈姝, 史君明, 方耀辉, 王华林, 胡志红, 邓菲. 布尼亚病毒目新分类概述. 生物多样性, 2018, 26 (9): 1004–1015.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018042>

科 Family	属 Genus	代表种 Type Species	病毒形态 Virion morphology	基因组结构 Genome structure	编码蛋白 Encoded protein	主要传播媒介 ^a Primary vector	感染宿主 ^a Host
番茄斑萎病毒科 Tospoviridae	正番茄斑萎病毒属 <i>Orthotospovirus</i>	正番茄斑萎病毒 Tomato spotted wilt orthotospovirus	有囊膜 球形 直径80–120 nm Enveloped Spherical virion 80–120 nm in diameter	单链负义三节段RNA: L: 8.6–8.9 kb M: 4.7–5.0 kb S: 2.5–3.6 kb Tri-segmented genome of negative sense single-stranded RNA: L: 8.6–8.9 kb M: 4.7–5.0 kb S: 2.5–3.6 kb	L: RdRp M: GP (Gn, Gc, NSm) S: NP, NSs	蓟马 Thrips	主要为双子叶和单子叶植物 Mainly dicotyledonous and monocotyledonous plants

^a 昆虫宿主限制性病毒; 尚未有人或动物感染的报道
^b 昆虫宿主限制性病毒; 尚未有感染其他节肢动物或脊椎动物的报道
^c 该属双脊昆虫病毒1的M基因编码GP (Gn, NSm, Gc)
^d 该属水稻草状矮化病毒RGSV的所有节段为双义RNA, 其基因组RNA1, 2, 5, 6分别对应其他病毒RNA1, 2, 3, 4; 其他2个基因组编码蛋白功能尚不清楚。RNA1: NS1, RdRp (对应也称作NS1, Pc1); RNA2: NS2, NSvc2 (也称作P2, Pc2); RNA3: NS3, NSvc3 (也称作P3, Pc3); RNA4: NS4, NSvc4 (也称作P4, Pc4); RNA5: NS5, CP (也称作P5, Pc5); RNA6: SP, NSvc6 (也称作P6, Pc6)
^e 有学者报道该属裂谷热病毒编码Gn, Gc, NSm1, NSm2 (Won et al, 2006; Gerrard & Nichol, 2007)
^a Insect-specific virus; no Homo Sapiens or animal infection cases have been reported
^b Insect-specific virus; no Homo Sapiens or animal infection has been reported. No other arthropods or vertebrates infection have been reported
^c GP (Gn, NSm, Gc) proteins are encoded by M gene of SHUV-1
^d All segments of RGSV are double-sense RNA, the genomes RNA 1, 2, 5, 6 of RGSV correspond to the RNA1, 2, 3, 4 of other viruses, the functions of the other two genomic encoding proteins are unknown. RNA1: NS1, RdRp (also known as NS1, Pc1); RNA2: NS2, NSvc2 (also known as P2, Pc2); RNA3: NS3, NSvc3 (also known as P3, Pc3); RNA4: NS4, NSvc4 (also Known as P4, Pc4); RNA5: NS5, CP (also known as P5, Pc5); RNA6: SP, NSvc6 (also known as P6, Pc6)
^e Some other scholars have reported that Gn, Gc, NSm1, and NSm2 are encoded by Rift valley fever virus (Won et al, 2006; Gerrard & Nichol, 2007)

唐霜, 沈姝, 史君明, 方耀辉, 王华林, 胡志红, 邓菲. 布尼亚病毒目新分类概述. 生物多样性, 2018, 26 (9): 1004–1015.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018042>

附录 2 布尼亚病毒缩写和 L 片段序列号

Appendix 2 Bunyavirus abbreviations and L segment accession numbers

科	属	全称	缩写	L 片段序列号
Family	Genus	Full name	Abbreviation	Accession no.
汉坦病毒科 <i>Hantaviridae</i>	正汉坦病毒属 <i>Orthohantavirus</i>	Andes virus	ANDV	NC003468
		Amur virus	AMRV	JX473002
		Anjzorobe virus	ANJV	KC490923
		Bayou virus	BAYV	GQ244526
		Bowe virus	BOWV	KC631784
		Cano Delgadito virus	CDGV	GQ200821
		Cao Bang virus	CBNV	EF543525
		Choclo virus	CHOV	EF397003
		Dobrava-Belgrade virus	DOBV	GU904044
		Luxi virus	LUXV	HQ404253
		Hantaan virus	HTNV	KT934989
		Hokkaido virus	HOKV	AB712372
		Imjin virus	MJNV	KJ420567
		Jeju virus	JJUV	HQ834697
		Kenkeme virus	KKMV	KJ857320
		Khabarovsk virus	KHAV	KJ857312
		Laibin virus	LBV	KM102249
		Montano virus	MTNV	AB620102
		Nova virus	NVAV	KT004447
		Puumala virus	PUUV	KJ994778
		Rio Mamoré virus	RIOMV	FJ809772
		Rockport virus	RKPV	HM015221

唐霜, 沈姝, 史君明, 方耀辉, 王华林, 胡志红, 邓菲. 布尼亚病毒目新分类概述. 生物多样性, 2018, 26 (9): 1004–1015.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018042>

科	属	全称	缩写	L 片段序列号
Family	Genus	Full name	Abbreviation	Accession no.
		Sangassou virus	SANGV	JQ082302
		Seoul virus	SEOV	KP645196
		Sin Nombre virus	SNV	L37902
		Soochong virus	SOOV	DQ056292
		Thottapalayam virus	TPMV	NC010707
		Tula virus	TULV	NC005226
白纤病毒科 <i>Phenuiviridae</i>	白蛉病毒属 <i>Phlebovirus</i>	Rift Valley fever virus	RVFV	KX096941
		Munguba/Bujaru virus	MUNV	HM566164
		Candiru virus	CDUV	NC015374
		Sandfly fever Sicilian virus	SFSV	KM042102
		SFTS virus	SFTSV	KC292327
	格克病毒属 <i>Goukovirus</i>	Gouleako virus	GOLV	HQ541738
		Cumuto virus	CUMV	KF543244
		Yíchang insect virus	YCIV	KM817703
	帕西病毒属 <i>Phasivirus</i>	Phasi chareon virus	PCLV	KR003786
		Badu virus	BADUV	KT693187
		Wutai Mosquito virus	WTMV	KM817700
	纤细病毒属 <i>Tenuivirus</i>	Rice stripe virus	RSV	NC003755
内罗病毒科 <i>Nairoviridae</i>	正内罗病毒属 <i>Orthonairovirus</i>	Hazare virus	HAZV	KP406723
		Keterah virus	KTRV	KR537447
		Nairobi sheep disease virus	NSDV	KM464726
		Crimean-Congo hemorrhagic fever virus	CCHFV	JN572090

唐霜, 沈姝, 史君明, 方耀辉, 王华林, 胡志红, 邓菲. 布尼亚病毒目新分类概述. 生物多样性, 2018, 26 (9): 1004–1015.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018042>

科	属	全称	缩写	L 片段序列号
Family	Genus	Full name	Abbreviation	Accession no.
		Dera Ghazi Khan virus	DGKV	KU925452
		Dugbe virus	DUGV	NC004159
		Hughes virus	HUGV	KU925470
		Qualyub virus	QYBV	KU925476
		Tillamook virus	TILLV	KU925494
		Thiafora virus	TFAV	KR537450
番茄斑萎病毒科 Tospoviridae	正番茄斑萎病毒属 Orthotospovirus	Groundnut ringspot virus	GRSV	KT972590
		Impatiens necrotic spot virus	INSV	NC003625
		Tomato spotted wilt virus	TSWV	JF960237
		Watermelon silver mottle virus	WSMoV	JX177647
泛布尼亚病毒科 Perbunyaviridae	赫伯病毒属 Herbevirus	Herbert virus	HEBV	KF590586
		Tai virus	TAIV	KF590574
		Kibale virus	KIBV	KF590577
		Shuangao insect virus 1	SGIV1	NC031221
	正布尼亚病毒属 Orthobunyavirus	Akabane virus	AKAV	KR260716
		Alajuela virus	ALAV	KM272186
		Leanyer virus	LEAV	HM627178
		Trivittatus virus	TVTV	KR149249
		Abbey Lake virus	Ab-BUNV	KJ710425
		Calovo virus	CVOV	KC608155
		La Crosse virus	LACV	GU591166

唐霜, 沈姝, 史君明, 方耀辉, 王华林, 胡志红, 邓菲. 布尼亚病毒目新分类概述. 生物多样性, 2018, 26 (9): 1004–1015.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018042>

科	属	全称	缩写	L 片段序列号
Family	Genus	Full name	Abbreviation	Accession no.
		Gamboa virus	GAMV	KT950266
		Brazoran virus	BRAV	NC022039
		Oropouche virus	OROV	KP691606
		Oya virus	OYAV	JX983194
		Tete virus	TETEV	KP792681
		Keystone virus	KEYV	KT630291
无花果花叶病毒科 Fimoviridae	伊马拉病毒属 <i>Emaravirus</i>	European mountain ash ringspot-associated virus	EMARaV	AY563040
		Fig mosaic virus	FMV	NC029562
		High plains wheat mosaic virus	HPWMoV	NC029570
		Pigeonpea sterility mosaic virus	PPSMV	NC029575
		Raspberry leaf blotch virus	RLBV	NC029567
		Rose rosette virus	RRV	NC015298
幻影病毒科 Phasmaviridae	正幻影病毒属 <i>Orthophasmavirus</i>	Kigluaik phantom virus	KIGV	KJ434182
		Nome Phantom virus	NOMV	KJ434185
		Wuhan mosquito virus 2	WHMV2	KM817698
		Wuchang cockroach virus 1	WCCV1	KM817688
费拉病毒科 Feraviridae	正费拉病毒属 <i>Orthoferavirus</i>	Ferak virus	FERV	KP710246
米卡多病毒科 Jonviridae	正米卡多病毒属 <i>Orthojonvirus</i>	Jonchet virus	JONV	KP710232