

国际病毒分类委员会 (ICTV) 2017 分类系统与第九次分类报告的比较及数据分析

原雪峰^{1#*}, 于成明^{1,2#}

(¹山东农业大学植物保护学院植物病理系, 山东省农业微生物重点实验室, 泰安 271018; ²山东农业大学生命科学学院, 泰安 271018)

摘要: 本文结合国际病毒分类委员会 (ICTV) 第九次报告和 ICTV 官方网站公布的 2017 版分类系统, 比较了二者的差异; 同时就 2017 版分类系统的数据进行了全面分析, 包括不同核酸类型病毒的种类和比例, 植物病毒的种类和比例, 以及 2017 版分类系统中几个值得关注的问题。

关键词: 国际病毒分类委员会; 2017 分类系统; 第九次分类报告

Data analysis on change between the ICTV 2017 release and the ICTV 9th report

YUAN Xue-feng^{1#*}, YU Cheng-ming^{1,2#} (¹Department of Plant Pathology, College of Plant Protection, Shandong Agricultural University; Shandong Province Key Laboratory of Agricultural Microbiology, Tai'an 271018, China; ²College of Life Sciences, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China)

Abstract: Data changes have been analyzed between the ICTV 9th report and the ICTV 2017 release. In addition, data of ICTV 2017 release have been analyzed comprehensively from the aspects including species number and ratio of different types of viruses, and those of plant viruses as well as several special issues in virus taxonomy of ICTV 2017 release.

Key words: International Committee on Taxonomy of Viruses; 2017 release; 9th report

中图分类号: S432.41

文献标识码: A

文章编号: 0412-0914(2019)02-0145-06

国际病毒分类委员会 (International Committee on Taxonomy of Viruses, ICTV) 于 2009 年网络发布并于 2012 年出版了纸质版病毒分类第九次报告^[1]。ICTV 网站还公布了 2011 至 2017 年的更新版分类系统。随着病毒分类系统的不断更新, 病毒种类及数目也明显增加 (表 1)。从 2017 年开始, ICTV 第 10 次病毒分类报告已逐步在网络上发布 (https://talk.ictvonline.org/ictv-reports/ictv_online_report/)。关于网络发布的 ICTV 第 10 次分类报告, 已有 27 科病毒的综述陆续在 2017 和 2018 年的《Journal of General Virology》专刊发表, 然而 ICTV 第 10 次分类报告的网络版发布频率为 25

科/年^[2], 意味着第 10 次分类报告的完整发布需要几年时间。2017 版病毒分类系统已网络发布, 为最新版本的病毒分类系统。为保持数据分析的时效性, 本文比较 2017 版病毒分类系统相对于第 9 次分类报告的变化, 并重点分析 2017 版病毒分类系统的病毒数据。

1 2017 版病毒分类系统相对于第九次分类报告的变化

从 2009 年 ICTV 网络发布第九次分类报告以来, ICTV 病毒分类系统共经过了 7 次网络更新。2017 版病毒分类系统包括 9 目、131 科、46 亚科、

收稿日期: 2018-04-19; 修回日期: 2018-08-09; 网络出版时间: 2018-08-13

网络出版地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.2184.Q.20180813.1430.001.html>

基金项目: 国家自然科学基金 (31670147; 31370179); 山东省“双一流”奖补资金资助经费 (SYL2017XTTD11)

共同第一作者: 原雪峰, 男, 教授, 主要从事分子植物病毒学研究; E-mail: snowpeak77@163.com;

于成明, 男, 博士后, 主要从事植物病毒学研究; E-mail: ycm2006.apple@163.com。

802 属和 4 853 种;而第九次分类报告包括 6 目、87 科、19 亚科、349 属和 2 284 种^[1](表 1)。相对于第九次分类报告,2017 版分类系统增加了 3 个目、44 科、27 亚科、453 属、2 569 种;病毒种类倍增(表 1)。近年鉴定的病毒种类增长迅猛,主要原因是病毒宏基因组技术的广泛应用^[3-5]。

新增的 3 个目包括 *Bunyavirales*(布尼亚病毒目)、*Ligamenvirales*(线状病毒目)和 *Ortervirales*(转录病毒目)。*Bunyavirales*(布尼亚病毒目)包括 9 科、13 属、160 种,属于-ssRNA 病毒。*Ligamenvirales*(线状病毒目)包括 2 科、4 属、11 种,属于 dsDNA 病毒。*Ortervirales*(转录病毒目)包括 5 科、2 亚科、25 属、212 种,属于逆转录(RT)病毒;其中 *Caulimoviridae*(花椰菜花叶病毒科)属于 dsDNA-RT 病毒, *Belpaoviridae*(Bel-Pao 病毒科)、*Metaviridae*(转座病毒科)、*Pseudoviridae*(伪病毒科)和 *Retroviridae*(逆转录病毒科)均属于 ssRNA-RT 病毒。

关于增加的科,直观看增加了 44 科,实际上是此消彼长的结果。第九次分类报告中的几个未确定目的科的从属关系在 2017 版分类系统中发生了变化,如 *Bunyaviridae*(布尼亚病毒科)消失,其原有成员在 2017 版中属于新增的 *Bunyavirales*(布尼

亚病毒目); *Tetraviridae*(四体病毒科)消失,其原有成员在 2017 版中重新划分组成 3 个新科 *Alphatetraviridae*(甲型四体病毒科)、*Carmotetraviridae*(香石竹斑驳病毒样四体病毒科)和 *Permutotetraviridae*(复制酶置换四体病毒科); *Caulimoviridae*(花椰菜花叶病毒科)、*Metaviridae*(转座病毒科)、*Pseudoviridae*(伪病毒科)和 *Retroviridae*(逆转录病毒科)在 2017 版中划归到新增的 *Ortervirales*(转录病毒目); *Lipothrixviridae*(脂毛噬菌体科)和 *Rudiviridae*(小杆状噬菌体科)在 2017 版中划归到新增的 *Ligamenvirales*(线状病毒目); *Ophioviridae*(蛇形病毒科)的名字取消,其原有的成员在 2017 版中属于新改名的 *Aspiviridae*(蛇形病毒科)。其他新增的科包括 *Bunyavirales*(布尼亚病毒目)的 9 科, *Caudovirales*(有尾噬菌体目)的 *Ackermannviridae*(埃凯曼病毒科), *Mononegavirales*(单分子负链 RNA 病毒目)的 *Myonnaviridae*(真菌单分子负链 RNA 病毒科)、*Nyamiviridae*(尼亚米病毒科)、*Pneumoviridae*(肺病毒科)和 *Sunviridae*(阳光病毒科), *Nidovirales*(嵌套病毒目)的 *Mesoniviridae*(海洋病毒科), *Ortervirales*(转录病毒目)的 *Belpaoviridae*(Bel-Pao 病毒科), *Picornavirales*(小 RNA 病毒目)的 *Polycipiviridae*(多顺反子小 RNA

Table 1 Taxonomy release since the 9th ICTV report

Year	Release information	Orders	Families	Subfamilies	Genera	Species
2017	EC 49, Singapore, July 2017; Email ratification 2018 (MSL #32)	9	131	46	802	4 853
2016	EC 48, Budapest, Hungary, August 2016; Email ratification 2017 (MSL#31)	8	122	35	735	4 404
2015	EC 47, London, UK, July 2015; Email ratification 2016 (MSL #30)	7	111	27	609	3 704
2014	EC 46, Kingston and Montreal, Canada, July 2014, Email ratification 2015 (MSL #29)	7	104	23	505	3 185
2013	EC45, Edinburgh, July 2013; Emil ratification 2014(MSL #28)	7	103	22	455	2 827
2012	EC44, Leuven, July 2012; Email ratification 2013 (MSL#27)	7	96	22	420	2 617
2011	EC42, Paris, June 2010; EC43, Sapporo, September 2011; Email ratification 2012 (MSL#26)	6	94	22	395	2 480
2009	ICTV 9th Report; EC41: Leiden, June 2009; Email ratification 2009 (MSL #25)	6	87	19	349	2 284

Note: All data based on Lefkowitz, 2018^[2] and ICTV 2017 release; Unassigned orders, families or genera were not counted.

病毒科), *Tymovirales* (芜菁黄花叶病毒目)的 *Deltaflexiviridae* (丁型线状病毒科), 以及未确定目的 *Alphasatellitidae* (α 卫星科)、*Alvernaviridae* (多孔 RNA 病毒科)、*Amalgaviridae* (混合病毒科)、*Bacilladnaviridae* (棒状 DNA 病毒科)、*Benyviridae* (甜菜坏死黄脉病毒科)、*Bidnaviridae* (二分 DNA 病毒科)、*Clavaviridae* (棒状病毒科)、*Genomoviridae* (类双粒运动蛋白缺陷病毒科)、*Hytrosaviridae* (肥大涎腺炎病毒科)、*Lavidaviridae* (大病毒依赖科)、*Marseilleviridae* (马赛病毒科)、*Megabirnaviridae* (巨大双分 RNA 病毒科)、*Nudiviridae* (裸露病毒科)、*Pleolipoviridae* 科(嗜盐菌多形病毒科)、*Portogloboviridae* (带球病毒科)、*Quadriviridae* (四组分病毒科)、*Sarothroviridae* (小节肢动物病毒科)、*Smacoviridae* (小环形 DNA 病毒科)、*Solemoviridae* (南方菜豆一品红花叶病毒科)科、*Soliniviridae* (红火蚁病毒科)、*Sphaerolipoviridae* (球脂状病毒科)、*Spiraviridae* (嗜热圈形病毒科)、*Toleusatellitidae* (番茄曲叶病毒卫星科)、*Tristromaviridae* (三层病毒科)和 *Turriviridae* (塔螺病毒科)。

关于增加的 453 属, 由于数目太多, 不一一列举。新增的 3 个目 [*Bunyavirales* (布尼亚病毒目)、*Ligamenvirales* (线状病毒目) 和 *Ortervirales* (转录病毒目)] 共新增 42 个属; 新增的病毒卫星含有新增 13 个属。其他属的数目变化较大的部分包括: *Caudovirales* (有尾噬菌体目) 的 *Myoviridae* (肌尾噬菌体科) 由 8 属变为 69 属、*Podoviridae* (短尾噬菌体科) 由 13 属变为 36 属、*Siphoviridae* (长尾噬菌体科) 由 9 属变为 132 属; *Mononegavirales* (单分子负链 RNA 病毒目) 的 *Rhabdoviridae* (弹状病毒科) 由 6 属变为 18 属; *Picornavirales* (小 RNA 病毒目) 的 *Picornaviridae* (小 RNA 病毒科) 由 12 属变为 40 属; *Papillomaviridae* (乳头状瘤病毒科) 由 16 属变为 53 属; *Tombusviridae* (番茄丛矮病毒科) 由 8 属变为 16 属。

2 2017 版分类系统病毒数据的系统性分析

2.1 2017 版分类系统的病毒核酸类型及比例

2017 版病毒分类系统, 包括 9 目、131 科、46 亚科、802 属和 4 853 种 (表 1); 其中包括病毒和亚病毒 (类病毒、卫星病毒、病毒卫星)。类病毒包括 2 科: *Avsunviroidae* (鳄梨日斑类病毒科) 和 *Pospiviroidae* (马铃薯纺锤形块茎类病毒科), 8 属, 32 种; 卫星病毒包括 5 属: *Deltavirus* (丁型肝炎病毒属)、*Albetovirus* (烟草坏死卫星病毒属)、*Aumavirus* (绿萝卫星病毒属)、*Papanivirus* (黍花叶卫星病毒属) 和 *Virtovirus* (烟草花叶卫星病毒属), 7 种; 病毒卫星包括 2 科 [*Alphasatellitidae* (α 卫星科) 科、*Toleusatellitidae* (番茄曲叶病毒卫星科)], 2 亚科, 13 属, 135 种。扣除亚病毒的数据, 2017 版分类系统中的病毒包括 9 目、127 科、44 亚科、776 属、4 679 种。*Caudovirales* (有尾噬菌体目) 是病毒种类最多的目, 有 1 143 种病毒; *Siphoviridae* (长尾噬菌体科) 是病毒种类最多的科, 有 604 种病毒; *Geminiviridae* (双生病毒科) 的 *Begomovirus* (菜豆金色黄花叶病毒属) 是病毒种类最多的属 (也是种类最多的 DNA 病毒属), 有 388 种病毒^[6]; *Potyviridae* (马铃薯 Y 病毒科) *Potyvirus* (马铃薯 Y 病毒属) 是病毒种类最多的 RNA 病毒属, 有 168 种病毒^[7]。

2017 版分类系统中病毒按照核酸类型可以分为 8 大类: dsDNA/ssDNA 病毒、dsDNA 病毒、ssDNA 病毒、dsRNA 病毒、+ssRNA 病毒、-ssRNA 病毒、dsDNA-RT 病毒、ssRNA-RT 病毒 (表 2、图 1)。8 类病毒中 dsDNA 病毒的种类最多, 达 1 737 种, 占有病毒 37.12%; +ssRNA 病毒的种类居于第二位, 有 1 178 种, 占有病毒 25.18% (表 2)。ssDNA 有 856 种 (占 18.29%), -ssRNA 病毒有 442 种 (占 9.45%), dsRNA 病毒有 238 种 (占 5.09%), ssRNA-RT 病毒有 144 种 (占 3.08%), dsDNA-RT 病毒有 82 种 (占 1.75%), dsDNA/ssDNA 嵌合病毒有 2 种 (表 2)。

Table 2 Species and ratio of different types of viruses in ICTV 2017 release

Virus type	dsDNA/ssDNA	dsDNA	ssDNA	dsRNA	+ssRNA	-ssRNA	dsDNA-RT	ssRNA-RT
Species	2.00	1 737.00	856.00	238.00	1 178.00	442.00	82.00	144.00
Ratio/%	0.04	37.12	18.29	5.09	25.18	9.45	1.75	3.08

Note: 2 species of dsDNA/ssDNA virus are HRPV-3 and HGPV-1 in *Pleolipoviridae* family.

Table 3 Species and ratio of different types of plant viruses in ICTV 2017 release

Virus type	ssDNA	dsRNA	+ssRNA	-ssRNA	dsDNA-RT	ssRNA-RT
Species	458.00	61.00	770.00	58.00	68.00	25.00
Ratio/%	31.80	4.24	53.47	4.03	4.72	1.74

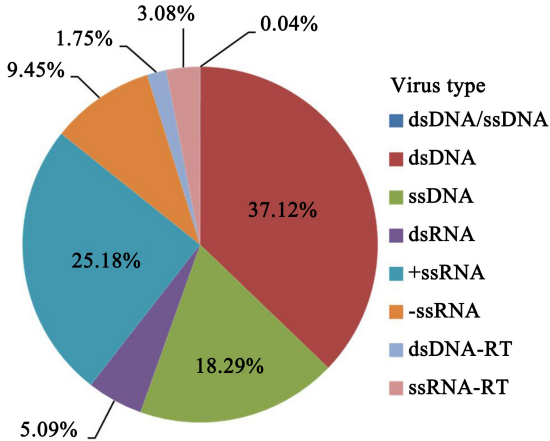


Fig. 1 Ratio of different types of viruses in ICTV 2017 release

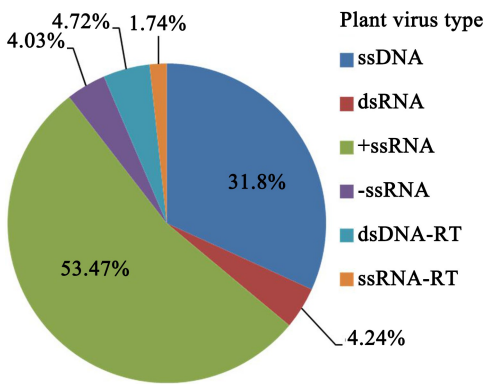


Fig. 2 Ratio of different types of plant viruses in ICTV 2017 release

2.2 2017 版分类系统中植物病毒的病毒核酸类型及比例

2017 版病毒分类系统中寄主是植物的种类包括植物病毒和植物亚病毒。感染植物的亚病毒包括类病毒 2 科: *Avsunviroidae* (鳄梨日斑类病毒科) 和 *Pospiviroidae* (马铃薯纺锤形块茎类病毒科), 8 属, 32 种; 病毒卫星 2 科 [*Alphsatellitidae* (α 卫星科)、*Toleusatellitidae* (番茄曲叶病毒卫星科)], 2

亚科, 13 属, 135 种; 卫星病毒 4 属, 6 种, 包括 *Albetovirus* (烟草坏死卫星病毒属)、*Aumavirus* (绿萝卫星病毒属)、*Papanivirus* (黍花叶卫星病毒属)、*Virtovirus* (烟草花叶卫星病毒属)。

侵染植物的病毒涉及 5 目, 28 科, 5 亚科, 121 属, 1 440 种; 其中按照核酸类型可分为 6 大类: ssDNA 病毒、dsRNA 病毒、+ssRNA 病毒、-ssRNA 病毒、dsDNA-RT 病毒、ssRNA-RT 病毒 (表 3、图 2)。植物病毒中没有 dsDNA 病毒。对于植物病害而言, +ssRNA 病毒的种类居于第一位, 有 770 种, 占有所有植物病毒 53.47%; ssDNA 病毒种类居于第二位, 有 458 种, 占有所有植物病毒 31.80% (表 3)。dsDNA-RT 病毒有 68 种 (占 4.72%), dsRNA 病毒有 61 种 (占 4.24%), -ssRNA 病毒有 58 种 (占比 4.03%), ssRNA-RT 病毒有 25 种 (占 1.74%)。

3 讨论

2017 版病毒分类系统相对于 ICTV 第九次分类报告而言, 增加了 3 个目, 44 科, 27 亚科, 453 属, 2 569 种; 病毒种类倍增。期间还经过了 6 次网络版更新, 因此新增的病毒目、科、属和种被 ICTV 正式确认的时间有先后, 均可以在 ICTV 2017 网络版分类系统 (<https://talk.ictvonline.org/taxonomy/>) 中找到提交及 ICTV 确认的时间。在此只对新增的 3 个病毒目进行简要说明。相对于 ICTV 第九次分类报告, 新增的 *Ortervirales* (转录病毒目) 是逆转录病毒, 2017 年 6 月提交 ICTV 审核, 2017 年正式确认发布, 包括 5 科的逆转录病毒, 是 ICTV 最新增加的一个目。需要说明的是, *Ortervirales* (转录病毒目) 并非包括已知所有的逆转录病毒, *Hepadnaviridae* (嗜肝 DNA 病毒科) 的 dsDNA-RT 病毒尚未确定目。 *Hepadnaviridae* (嗜肝 DNA 病毒科) 成员的聚合酶除了具有逆转录酶和 RNase-H 功能特征外, 与其他 5 科的逆转录病毒的聚合酶存在差异, 其他 5 科的聚合酶还具有蛋白酶功能并且外壳蛋白和核蛋白体具备很高的同源

性^[8,9]。相对于 ICTV 第九次分类报告,新增的 *Bunyvirales*(布尼亚病毒目)是-ssRNA 病毒,2016 年 7 月提交 ICTV 审核,包括 9 科 13 属,2016 年 9 月正式确认发布。*Bunyvirales*(布尼亚病毒目)整合了第九次分类报告中 *Bunyviridae*(布尼亚病毒科)(三分体-ssRNA 病毒)的成员、新发现的近 250 种类似布尼亚病毒(*Bunyviruses*)的病毒、新发现的二分体-ssRNA 病毒以及多分体的植物-ssRNA 病毒^[10]。相对于 ICTV 第九次分类报告,新增的 *Ligamenvirales*(线状病毒目)是 dsDNA 病毒,2011 年 6 月提交 ICTV 审核,2012 年正式确认发布。寄主是古细菌,病毒基因组是线性的,包括 2 个科 *Lipothrixviridae*(脂毛噬菌体科)和 *Rudiviridae*(小杆状噬菌体科),这 2 科成员的病毒粒子结构和基因组性质表明其进化的相近性^[11,12]。

从 ICTV 第九次分类报告到 2017 版病毒分类系统,病毒种类实现了倍增,其中更大范围(如海洋环境)的样品采集和宏基因组测序技术起到了关键作用^[13-17]。另外,ICTV 在 2016 年专门组织会议讨论宏基因组测序与病毒的分类与命名,认为单纯通过宏基因组测序且具有丰富基因组信息的病毒可支持其分类和命名^[2, 18-19]。因此,大范围取样和宏基因组测序是造成 ICTV 的 2016 和 2017 版病毒分类系统中病毒数剧增的根本原因。

2017 版分类系统中存在几个值得关注的问题:第一, *Pleolipoviridae*(嗜盐菌多形病毒科)8 个病毒成员的核酸类型和特征多样化^[20, 21],如 8 种病毒中 7 种是环形 DNA,1 种线型 DNA(澳大利亚盐盒噬菌体 2 型 *His2 virus*, *His2*);8 种病毒中 4 种是 ssDNA(*HHPV-2*、*HRPV-6*、*HRPV-2* 和 *HRPV-1*),4 种 dsDNA(*HHPV-1*、*HRPV-3*、*HGPV-1* 和 *His2*),其中 *HRPV-3* 和 *HGPV-1* 基因组还含有一段单链 DNA^[22]。第二,具有特殊性质的 ssDNA 病毒,如 *Smacoviridae*(小环形 DNA 病毒科)是一类新型的 CRESS(*circular replication-associated protein(Rep)-encoding single-stranded*, CRESS) DNA 病毒,该科的复制酶 Rep 与 *Geminiviridae*(双生病毒科)、*Nanoviridae*(矮缩病毒科)以及 *Circoviridae*(圆环病毒科)的复制酶具有一定的相似性^[23]。第三,具有特殊性质的 dsDNA 病毒, *Portogloboviridae*(带球病毒科)只有 1 种病毒(*Sulfolobus alphaportoglobovirus 1*),该病毒与其他 dsDNA

病毒的包装方式不同,其环形 DNA 基因组与病毒颗粒蛋白形成圆线圈状,然后被包膜环绕,再进一步被外层的二十面体的衣壳蛋白包装^[24]。

参考文献

- [1] King A M Q, Adams M J, Carstens E B, *et al.* Virus taxonomy: ninth report of the International Committee on Taxonomy of Viruses [M]. San Diego: Elsevier Academic Press, 2012:1-1327.
- [2] Lefkowitz E J, Dempsey D M, Hendrickson R C, *et al.* Virus taxonomy: the database of the International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV) [J]. *Nucleic Acids Research*, 2018, 46(D1):D708-D717.
- [3] Ge X, Li Y, Yang X, *et al.* Metagenomic analysis of viruses from bat fecal samples reveals many novel viruses in insectivorous bats in China [J]. *Journal of Virology*, 2012, 86(8):4620-4630.
- [4] Donaldson E F, Haskew A N, Gates J E, *et al.* Metagenomic analysis of the viromes of three North American bat species: viral diversity among different bat species that share a common habitat [J]. *Journal of Virology*, 2010, 84(24):13004-13018.
- [5] Baker K S, Leggett R M, Bexfield N H, *et al.* Metagenomic study of the viruses of African straw-coloured fruit bats: Detection of a chiropteran poxvirus and isolation of a novel adenovirus [J]. *Virology*, 2013, 441(2):95-106.
- [6] Zerbini F M, Bridson R W, Idris A, *et al.* ICTV Report Consortium. 2017, ICTV Virus Taxonomy Profile: Geminiviridae [J]. *Journal of General Virology*, 2017, 98:131-133.
- [7] Wylie S J, Adams M, Chalam C, *et al.* ICTV Report Consortium. 2017, ICTV Virus Taxonomy Profile: Potyviridae [J]. *Journal of General Virology*, 2017, 98: 352-354.
- [8] Krupovic M, Koonin E V. Homologous capsid proteins testify to the common ancestry of retroviruses, caulimoviruses, pseudoviruses, and metaviruses [J]. *Journal of Virology*, 2017, 91(12):e00210-17.
- [9] Menéndez-Arias L, Sebastián-Martín A, Álvarez M. Viral reverse transcriptases [J]. *Virus Research*, 2017, 234:153-176.

- [10] Walker P J, Widen S G, Wood T G, *et al.* A global genomic characterization of nairoviruses identifies nine discrete genogroups with distinctive structural characteristics and host vector associations[J]. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 2016, 94(5):1107-1122.
- [11] Krupovic M, Prangishvili D. A new proposed taxon for double-stranded DNA viruses, the order “Ligamenvirales” [J]. *Archive of Virology*, 2012, 157(4): 791-795.
- [12] Krupovic M, White M, Forterre P, *et al.* Postcards from the edge: structural genomics of archaeal viruses [J]. *Advances in Virus Research*, 2012, 82: 33-62.
- [13] Edwards R A, Rohwer F. Viral metagenomics [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2005, 3:504-510.
- [14] Koonin E V, Dolja V V, Krupovic M. Origins and evolution of viruses of eukaryotes; the ultimate modularity[J]. *Virology*, 2015, 479-480: 2-25.
- [15] Monier A, Claverie J M, Ogata H. Taxonomic distribution of large DNA viruses in the sea[J]. *Genome Biology*, 2008, 9(7): R106. I-R106.15.
- [16] Rascovan N, Duraisamy R, Desnues C. Metagenomics and the human virome in asymptomatic individuals[J]. *Annual Review of Microbiology*, 2016, 70: 125-141.
- [17] Simmonds P. Methods for virus classification and the challenge of incorporating metagenomic sequence data [J]. *Journal of General Virology*, 2015, 96: 1193-1206.
- [18] Editorial N R M. A sea change for virology[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2017, 15: 129.
- [19] Simmonds P, Adams M J, Benko M, *et al.* Consensus statement: Virus taxonomy in the age of metagenomics [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2017, 15: 161-168.
- [20] Sencilo A, Paulin L, Kellner S, *et al.* Related haloarchaeal pleomorphic viruses contain different genome types [J]. *Nucleic Acids Research*, 2012, 40(12): 5523-5534.
- [21] Roine E, Kukkaro P, Paulin L, *et al.* New, closely related haloarchaeal viral elements with different nucleic acid types [J]. *Journal of Virology*, 2010, 84(7): 3682-3689.
- [22] Bamford D H, Pietilä M K, Roine E, *et al.* ICTV Report Consortium, 2017, ICTV Virus Taxonomy Profile: Pleolipoviridae [J]. *Journal of General Virology*, 2017, 98: 2916-2917.
- [23] Steel O, Kraberger S, Sikorski A, *et al.* Circular replication-associated protein encoding DNA viruses identified in the faecal matter of various animals in New Zealand [J]. *Infection, Genetics and Evolution*, 2016, 43:151-164.
- [24] Liu Y, Ishino S, Ishino Y, *et al.* A novel type of polyhedral viruses infecting Hyperthermophilic Archaea [J]. *Journal of Virology*, 2017, 91(13): e00589-17.

责任编辑:于金枝