

水生甲壳类动物病毒研究动态-I. 杆形病毒*

石正丽¹, 祝海燕^{1,2}

(1. 中国科学院武汉病毒研究所, 无脊椎动物病毒学联合开放实验室, 湖北武汉 430071; 2. 华中师范大学生命科学院, 湖北武汉 430078)

Advance in Aquatic Crustacean Viruses-I. Bacilliform Viruses

SHI Zheng-li¹, ZHU Hai-yan^{1,2}

(1. Joint Laboratory of Invertebrate Virology, Wuhan Institute of Virology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430071, China; 2. School of Life Science, Central China Normal University, Wuhan 430078, China)

关键词: 水生甲壳类动物病毒; 杆形病毒

中图分类号: S945 文章标识码: A 文章编号: 1003-5125(2002)03-0279-07

水生甲壳类动物病毒的研究始于一种地中海螃蟹(*Portunus depurator* 或 *Liocarcinus depurator*)体内发现的类呼肠孤病毒^[1]。随后, 人们相继在这类动物体内发现多种病毒, 其中约 17 种为杆形病毒。这些杆形病毒的多数往往只是被它们的宿主携带(尤其是螃蟹和淡水甲壳类动物)而不引发疾病, 其研究仅限于组织病理和形态的描述。而在对虾体内发现的杆形病毒却对对虾养殖业造成巨大的经济损失, 成为研究的热点。其中, 有两种形成核多角体的对虾病毒在感染部位、形态和血清学特征等方面非常接近杆状病毒科的核多角体病毒属, 被称为对虾杆状病毒。其它不形成核多角体的杆形病毒没有确定的分类地位。为了避免概念上的混淆, 本综述将所有不形成核多角体或核包埋体的^[2]、具有杆状形态的病毒通称为杆形病毒。对形成核多角体或核包埋体的、具有杆状形态的病毒称为杆状病毒。本文将着重介绍水生甲壳类动物体内发现的杆状病毒和杆形病毒的动态研究。表 1 列出了在水生甲壳类动物体内发现的杆形病毒的基本特性。

1 形成多角体的杆状病毒

在这些报道的水生甲壳类动物杆状病毒中, 有三种病毒和昆虫杆状病毒的典型特征非常相似, 即在靶细胞核内形成多角体。其中对虾杆状病毒(*Baculovirus penaeid*, BP)和斑节对虾杆状病毒(*Monodon Baculovirus*, MBV)已经被国际病毒学命

名与分类大会接受为杆状病毒科的成员。而新近报道的杆状病毒 BBV (*Metapenaeus bennettiae* baculovirus) 或 MbSNPV (*Metapenaeus bennettiae* single nucleopoyhedrosis virus) 在病毒的结构和病理学上与 MBV 相似, 但用 MBV 的探针原位杂交检测的结果表明, BBV 不同于 MBV。但关于 BBV 的报道仅限于组织病理的初步报道^[3]。

1.1 对虾杆状病毒(*Baculovirus penaeid*, BP)

对虾杆状病毒首先是在野生的桃红对虾(*Penaeus duorarum*) 虾体内发现的^[4,5], 该病毒与后来发现的类似病毒被总称为对虾杆状病毒。

1.1.1 组织病理学和形态结构 BP 感染的细胞部位是肝胰腺上皮细胞和中肠上皮细胞的细胞核并形成多角体, 平常观察的 BP 在肝胰腺上皮细胞形成多角体的情况比在中肠细胞普遍的多。BP 的多角体是由三角型的侧面形成的金字塔形的四面体, 用新鲜研磨的组织碎片在光镜下即可以看到。从金字塔的顶部到底部的高度为 0.5~20 μ m。多角体用汞溴酚蓝(Mercury bromophenol blue)染色时呈淡蓝到深蓝, 用甲基绿和焦宁(methyl green-pyronin)染色呈亮红色, 说明多角体有核糖蛋白存在, PAS 反应呈阴性, 大部分为福尔根阴性反应, 用 H&E 染色时呈嗜碱性反应。

在电镜下观察, BP 的易感细胞是肝胰腺的吸收细胞, 其次是胚胎细胞和分泌细胞^[5]。在细胞内, 成熟的 BP 多角体包含有杆型的、具囊膜的核衣壳,

收稿日期: 2001-11-23, 修回日期: 2002-04-28

* 作者简介: 石正丽(1964-), 女, 河南西峡籍, 研究员, 博士, 研究方向为水生动物病毒学。

有些病毒粒子在一端会出现突起结构,病毒粒子的长度为 260~320 nm,直径为 50~80 nm。多角体的晶格结构由 15~18.5nm 的蛋白亚单位排列组成网格结构。在高倍镜下,可以看到这些对称的、球形的蛋白亚单位有一个电子密度高的外壳和电子密度低的核心。它们呈平行的线性排列,这些线性排列行可以被想象的等腰三角型切割。Bonami 等^[6]提出了 BP 多角体晶格结构的模型,他们认为, BP 多角体的晶格结构是由三个蛋白亚单位组成的三重体从三个方向交替排列形成的。这种排列不仅形成多角体的四面体结构,也形成了呈 60°切割的亚单

位排列线。以这种方式排列的结果是,每一个亚单位要与相邻的 12 个亚单位接触。在多角体晶格里,一些病毒粒子被包围在网格结构内,一些病毒粒子被包涵在网格的周围,每一个囊膜包涵一个病毒核衣壳。

在细胞外,负染的病毒粒子在一端有一个尾巴状结构,另一端有一个小的突起,核衣壳表面有交叉的花纹结构,两端稍微变窄为平头。负染的病毒粒子长度为 312~320 nm,直径为 75~87 nm,核衣壳的长度为 306~312 nm,直径为 62~68 nm^[7]。

表 1 水生甲壳类动物体内发现的杆形病毒

Table 1 Bacilliform viruses found in aquatic crustacean

病毒名称 Name of virus	宿主 Host	靶组织 Target tissue	病毒大小 Size of virion(nm)	核衣壳大小 Size of nucleocapsid(nm)
BP	Penaeidae	HP & MG	312~320×75~87*	306~312×62~68*
MBV	Penaeidae	HP & MG	265~282×68~77*	250~269×62~68*
MbSNPV	<i>Metapenaeus bennettiae</i>	HP	300~387×54~56	238~288×37~38
Baculovirus A	<i>Callinectes sapidus</i>	HP	300×50*	?
Virus Tau	<i>Carcinus mediterraneus</i>	HP & MG	340~380×80~90*	300~320×65~70*
BMNV	Penaeid	HP & MG	310×722	250×?
Baculovirus PP	<i>Paralithodes platypus</i>	HP	230~265×70	190~210×37~40
SBV	<i>Scylla serrata</i>	HP	253×44	205×23
CqBV	<i>Cherax quadricarinatus</i>	HP	199×?	154×34
AaBV	<i>Astacus astacus</i>	HP & MG	343×71	261×51
CdBV	<i>Cherax destructor</i>	HP	304×68	262×49
Baculovirus of <i>C. maenas</i>	<i>Carcinus maenas</i>	HC & CN	300~320×? 320~34×80~85*	250~280×75~80
B2 virus	<i>Carcinus mediterraneus</i>	HC & CN	350×120*	320~360×70~85*
Baculo B	<i>Callinectes sapidus</i>	HC & HM	370~390×85~100	220~260×75~85
RV-CM	<i>Carcinus maenas</i>	HC & HM	?	235~280×95~100
PHRV	Hybrid <i>P. esculentus</i> by <i>P. monodon</i>	ME & EC	430~640×112~125	410~600×80~90
WSSV	crustacea	ME & EC	250~350×80~130*	300~420×70~95*

* = 病毒粒子负染的大小 (size of viral particle by negative staining), ? = 缺乏数据, HP = 肝胰腺 (Hepatopancreas), MG = 中肠 (Midgut), HC = 血细胞 (Hemocytes), HM = 造血组织 (Hematopoietic tissues), CN = 结缔组织 (connective tissues); ME + EC = Tissue originated from mesoderm and ectoderm.

1.1.2 宿主范围和地理分布 BP 的宿主范围很广,自然和实验感染桃红对虾,凡纳对虾 (*P. vannamei*), 蓝氏对虾 (*P. stylirostris*), 白对虾 (*P. setiferus*), 南方白对虾 (*P. schmitti*), 斑节对虾 (*P. monodon*), 长毛对虾 (*P. penicillatus*), 褐对虾 (*P. aztecus*), 缘沟对虾 (*P. marginatus*) 等。

BP 主要流行于美洲,已从墨西哥、秘鲁、夏威夷和巴西分离到不同的 BP 分离株^[3,8~11]。

1.1.3 病毒的生化特性 提纯的 BP 病毒粒子的氯化铯密度为 1.265g/cm³^[7], 估计的 DNA 长度为 114 kb, 其中 40% 的基因组片段已被克隆, 部分基因组片段已被用来制备探针进行 BP 的早期诊断。

用 SDS-PAGE 确定了 BP 的多角体蛋白由一条分子量为 52 kD 的多肽组成. Summer^[12]用抗苜蓿银纹夜蛾核型多角体病毒 (Autographa Californica Nuclear Polyhedrosis Virus, AcNPV) 多角体蛋白的抗血清与 BP 的血清学反应表明, BP 的多角体蛋白具有和 AcNPV 的多角体蛋白有某些共同抗原决定簇, 他也发现二者之间具有不同的抗原决定簇。但没有文献报道该病毒的基因组与昆虫杆状病毒的基因组进行比较的结果。

1.2 斑节对虾杆状病毒 (Monodon Baculovirus, MBV)

斑节杆状病毒因其最早在斑节对虾体内发现而命名^[13]。和 BP 相似, 其靶细胞是消化器官的上皮组织细胞。在 80 年代曾经对泰国和台湾等对虾养殖业造成经济损失, 现在已经不造成大规模的流行病。

1.2.1 组织病理学和形态结构

MBV 的靶细胞组织是对虾后期幼体、子虾和成虾的肝胰腺小管和导管上皮组织以及对虾后期幼体的后中肠上皮组织。MBV 在靶细胞内形成不规则的球形多角体, 被病毒感染的细胞核肿大。多角体用 H & E 染色时颜色很浅, 姬姆萨染色呈深颜色, 孔雀绿染色可以区分染色深的多角体和染色浅的脂肪粒, 过碘酸-萘夫氏染色反应阴性, 福尔根染色呈弱阴性反应。

MBV 在细胞内的感染有明显的三个阶段: 第一阶段表现出肝胰腺细胞略微增大的细胞核, 有少量的完整的病毒粒子, 但不含包埋体; 第二阶段靶细胞核肿大, 病毒的包埋体形成并拥有完整的病毒粒子; 第三阶段靶细胞核里充满病毒的包埋体和游离病毒粒子, 随着第三阶段的出现, 细胞肿胀、坏死和裂解并释放病毒粒子和包埋体。在细胞内, 病毒粒子的直径为 323×33 nm, 长度为 75×4 nm, 核衣壳的直径为 236×15 nm^[14], 长度为 42×3 nm。细胞外, 负染的病毒粒子囊膜在一端有突起, 长度为 $265 \sim 282$ nm, 直径为 $68 \sim 77$ nm, 核衣壳表面有交叉的花纹结构, 长度为 $250 \sim 269$ nm, 直径为 $62 \sim 68$ nm^[15]。

MBV 多角体晶格结构由大小为 $21 \sim 23$ nm 的结构蛋白组成, Bonami 等^[6]认为, MBV 多角体完全由有 12 个蛋白亚单位组成的空心的“玫瑰花结”结构排列而成。每一个“玫瑰花结”由四个三重体组成, 在这种“玫瑰花结”结构里, 只有一个真正的三重体坐落在一个环的顶端或底部, 而这个环是由其

它三个三重体的 6 个亚单位组成, 这三个三重体的另三个蛋白亚单位相互连接形成一个假的三重体, 和真正的三重体呈相对方向。MBV 的多角体就由这些“玫瑰花结”按紧密-疏松交替顺序堆积而成, 每一个“玫瑰花结”与它周围的上下左右平面里的“玫瑰花结”共享一个蛋白亚单位, 在 MBV 的多角体结构里, 每一个蛋白亚单位与 8 个蛋白亚单位相邻, 排列后形成的蛋白亚单位行列相互切割形成在电镜下观察到 60° 。

1.2.2 宿主范围和地理分布

MBV 可以感染斑节对虾, 凡纳对虾, 澳洲对虾 (*P. plebejus*), 长毛对虾, 刀额新对虾 (*Metapenaeus ensis*), 墨吉对虾 (*P. merguensis*), 食用对虾 (*P. esculentus*), 短沟对虾 (*P. semisulcatus*), 欧洲对虾 (*P. kerathurus*)。主要分布在东南亚, 意大利, 南非, 以色列和科威特等地区和国家^[13, 14, 16, 17]。

1.2.3 病毒的生化特性

提纯的 MBV 粒子在 SDS-PAGE 中表现出一条分子量为 58 kD 的主要多肽, 其基因组长度为 160 kb。关于 MBV 血清学性质, Vickers^[16]等用 AcNPV 多角体蛋白的抗血清与 MBV 的多角体蛋白进行结合实验, 结果表明二者具有某些共同的血清学特性。而由 BP 和 MBV 制备的核酸探针进行的杂交结果却表明, MBV 和 BP 是两种不同的对虾杆状病毒, 但没有进行二者基因组序列的深入研究。根据已有的生物学证据, 国际病毒学命名委员会已将这两种病毒划分到杆状病毒科的核型多角体病毒属。

2 无包埋体的杆形病毒

到目前为止, 在水生甲壳类动物中约 13 种无包埋体的杆形病毒被报道, 其中, 大部分是在海水野生蟹里发现, 只是被它们的宿主携带, 因此这些蟹病毒的研究只限于光镜与电镜以及组织病理方面的描述。这类病毒最有代表性的是在对虾体内发现的、并对对虾养殖业造成严重经济损失的对虾白斑综合症病毒 (White Spot Syndrome Virus, WSSV)。在分类地位上, 这类病毒曾经被归到杆状病毒科的 C 亚组^[19]。但第六次国际病毒学命名与分类委员会 (International Committee on Taxonomy of Viruses, ICTV) 决定, 杆状病毒科只有核多角体病毒和颗粒体病毒两个亚属, 原来的 C 亚组病毒被归到待分类病毒^[20]。因此根据这类病毒的靶细胞部位, 本文暂时将它们分成两组: 感染消化器官的病毒和感

染造血器官和结缔组织的病毒。

2.1 感染消化器官的病毒

这类病毒有在日本对虾体内发现的杆形的中肠腺坏死病毒 (Baculoviral Midgut Gland Baculovirus, BMNV)^[21], 美青蟹 (*Callinectes sapidus*) 体内发现的杆形病毒 A (Baculovirus A)^[9], 地中海真蟹 (*Carcinus mediterraneus*) 体内分离的 Tau 杆形病毒^[22], 扁平拟石蟹 (*Paralithodes platypus*) 体内发现的杆形病毒 PP^[9] 和锯缘青蟹 (*Scylla serrata*) 体内发现的锯缘青蟹杆形病毒 (*Scylla serrata* Baculovirus, SsBV)^[23], 还有从淡水虾体内发现的几种杆形病毒如红螯螯虾杆形病毒 (*Cherax quadricarinatus* baculovirus, CqBV)^[23,24], 澳洲淡水虾 (*Cherax destructor*) 杆形病毒 (*Cherax destructor* Bacilliform Virus, CdBV)^[25] 和河螯虾 (*Astacus astacus*) 杆形病毒 (*Astacus astacus* Bacilliform Virus, AaBV)^[26]。

这组病毒中, Tau 病毒和 BMNV 被证实分别是地中海真蟹和日本对虾的病原, 研究的程度稍微深入一些。其它病毒则没有相应的感染实验证明为其宿主的病原。但这些病毒的组织病理和形态结构有一些明显的共同特征: 被感染的靶器官为肝胰腺或中肠 (或二者); 病变细胞的细胞核不同程度的肿大, 核染色质边移; 病毒粒子的囊膜为三层膜结构, 和核衣壳结合紧密 (除 CqBV 外); 病毒粒子和核衣壳的杆形结构有不同程度的改变, 如有尾巴状的结构, Tau 病毒的核衣壳表面还有类似 BP 和 BMNV 的交叉的花纹结构。

2.2 感染血细胞和造血组织的无包埋体杆形病毒

这组病毒包括在三叶真蟹 (*Carcinus maenas*) 体内发现的杆形病毒 (Baculovirus of *C. maenas*)^[26], 地中海真蟹的杆形病毒 B2 (Baculo-B2)^[28] 和美青蟹的杆形病毒 B (Baculo-B)^[29] 以及在对虾体内发现对虾血细胞杆形病毒 (Penaeid haemocytes rod-shaped virus, PHRV)^[30] 和对虾白斑综合征病毒 (White Spot Syndrome Virus, WSSV)^[31~33]。这类病毒在组织病理和超微结构上有如下相似的特征: 病毒的靶细胞是血细胞和造血组织; 病毒的囊膜在一端有一个延伸的尾巴结构; 核衣壳为不对称的圆柱状结构, 一端为平头, 另一端为头盔状; 细胞内, 蟹体内发现的病毒的核衣壳在囊膜内呈 U 或 V 型状; 负染的核衣壳的横截面有平行的条纹结构; 病毒粒子的囊膜是新生的。蟹体内发现的病毒并不造成寄

主的死亡, 而对虾体内发现的对虾白斑综合征病毒是对虾的病原, 并给对虾养殖业造成直接经济损失。

3 对虾白斑综合征病毒 (White spot syndrome virus, WSSV)

1993 年以来, 一种被称为“爆发性对虾流行病”的病毒病袭击了我国、日本、泰国、朝鲜等太平洋地区的对虾养殖国家, 给对虾业造成严重的经济损失^[31~33]。该病毒的临床症状表现在被病毒感染的对虾甲壳上出现白斑沉淀, 因此被暂时命名为对虾白斑综合征病毒^[34]。该病毒病随后传播至美洲如美国、墨西哥、厄瓜多尔等对虾养殖国家, 成为对对虾养殖业危害最大的病毒之一。同时由于该病毒的宿主范围广泛, 可以感染大部分水生甲壳类动物, 因此也成为潜在的对水生甲壳类动物威胁最大的病毒。

3.1 WSSV 的组织病理和临床症状

该病毒的病理组织和靶组织与其它感染结缔组织细胞和消化器官以外的上皮组织细胞的病毒如 Baculo B, B2 等非常相似。被病毒感染的对虾通常表现出厌食、活动量减弱、甲壳上出现白色斑点、沉入虾池底部等症状, 而且在 3~8d 内出现 80%~100% 的死亡率。

3.2 WSSV 的宿主范围

该病毒有广泛的宿主范围和传播途径。在自然环境中检测和人工感染实验证明, 该病毒可以感染所有的对虾, 部分螃蟹如斑纹蜆 (*Charybdis feriatus*), 晶莹蜆 (*Charybdis lucifera*), 颗粒蜆 (*Charybdis granulata*), 远海梭子蟹 (*Portunus pelagicus*), 红星梭子蟹 (*Portunus sanguinolentus*), 锯缘青蟹, 三齿厚蟹 (*Helice tridens*), 相手蟹属的 (*Sesarma oceanica*), 红线黎明蟹 (*Matuta planipes*, *Liocarcinus puber*, *L. depurator*), 龙虾 (*Palinurus versicolor*) 和淡水甲壳类动物如 (*Orconectes punctimanus*), 克氏原螯虾 (*Procambarus sp.*), 罗氏沼虾 (*Macrobrachium sp.*)。而且对虾养殖环境中的长臂虾科动物和桡足纲动物也是 WSSV 的携带者^[34~41]。

3.3 WSSV 的形态与大小

该病毒是杆形的无包埋体病毒, 不同的作者报道的大小有所不同, 黄捷等^[32]用烟草花叶病毒做标定物测得的完整的病毒粒子大小为 450×150 nm, 核衣壳的大小为 390×90 nm。在超微切片中观察

到的病毒粒子的囊膜为 6~7nm 厚的三层膜结构。负染的病毒粒子一端有一个尾巴状的结构,有的病毒的另一端还有一个短的突起。负染的核衣壳一端钝圆,另一端为平头,表面有分段的与病毒粒子的长轴垂直的花纹结构,据推测横纹结构可能是由指环环(ring-structure)堆积形成的,而每一个指环结构则是由一排直径为 10nm 的亚单位组成^[42,43]。而且与报道的杆形病毒 B 和 B2 非常相似,但它的花纹结构有 15 节。

3.4 WSSV 的基因组研究

WSSV 的基因组研究是迄今为止报道的水生甲壳类动物病毒中最深入的。其基因组为双链的 DNA,已经报道了两个分离株的基因组序列,一个是杨丰等^[44]报道的 305107 bp,另外一个为荷兰农业大学报道的 29 2967 bp^[45],是目前报道的基因组最大的动物病毒之一。

3.4.1 结构基因 荷兰农业大学的 van Hulten 等对四条主要的结构多肽进行了详细的分析。这四条主要结构多肽是 Vp28, Vp26, Vp24, Vp19^[46],其中 Vp28 和 Vp19 定位在病毒粒子囊膜上,Vp26 和 Vp24 定位在病毒粒子核衣壳上。他们通过对 Vp24, Vp26 和 Vp28 的二级结构预测和蛋白序列的分析发现这三种蛋白之间有 41% 以上的同源序列,并且高度保守区段主要集中在三部分,位置与蛋白质二级结构预测中表明的 2 个 α -螺旋和 β -折叠的位置正好相符^[47]。研究中还发现,保守的氨基酸中 2/3 是参与蛋白质折叠的疏水性氨基酸,这进一步解释了 Vp24, Vp26, Vp28 蛋白质在二级结构上十分相似的原因。

研究推测 Vp24, Vp26, Vp28 三个结构蛋白之所以氨基酸序列高度同源是由于分别编码三个结构蛋白的基因实际上是一个基因在基因组中的多拷贝和变异形成的。三个基因相似的大小(Vp24 编码 208 个氨基酸;Vp26, 204 个氨基酸;Vp28 为 204 个氨基酸),核酸序列的高度同源性(40% 以上)都证实了这三个蛋白基因可能来源于同一个基因的推论。但同源性比较发现 Vp24, Vp26, Vp28 蛋白序列与昆虫杆状病毒的囊膜蛋白和核衣壳蛋白序列之间没有明显的同源性。与其他 DNA 病毒的结构蛋白比较,在 Genbank 中也没有发现同源序列,证明了 WSSV 病毒结构蛋白的独特性。

用 Vp28 的抗体与病毒粒子结合明显降低了病毒对宿主的感染性实验说明,该囊膜蛋白与病毒对

宿主的侵染有关^[48]。

3.4.2 功能基因 与结构蛋白基因从蛋白到基因的研究路线不同,功能蛋白基因的研究主要基于核酸序列的同源性比较。WSSV 全基因组序列分析发现,该病毒只有 6% 的基因与已知基因有同源性,所以目前研究的功能基因主要集中在几个保守基因上。这些保守基因信息的获得对于确立 WSSV 病毒的分类地位有重要作用。

已经报道的预测的功能基因有核糖核酸还原酶 RR1 和 RR2 基因^[49],胸腺核苷激酶(Thymidine Kinase, TK)和胸腺核苷酸激酶(Thymidylate Kinase, TMK)基因^[50],DNA 聚合酶基因^[45,51]和 TATA 盒结合蛋白基因^[41]。用这几个基因构建的进化树都表明,WSSV 与已知的病毒科的成员相差甚远,应属于一个新的病毒科的成员。

根据已有生物学证据,一些专家提议立一个新的病毒科 Nimaviridae, WSSV 被列为这个新科的新属 Whispovirus(个人交流),这样的话,已经报道的类似 WSSV 的病毒很有可能在这个新科里找到它们的分类地位。

参考文献

- [1] Vago C. A virus disease in crustacea (*Portunus depurator* L.) [J]. Nature, 1966, 209: 1290.
- [2] 陆承平. 注意杆状病毒科分类的变化[J]. 中国病毒学, 2001, 16: 363.
- [3] Spann K M, Lester R J G. Baculovirus of *Metapenaeus bennettiae* from the Moreton Bay region of Australia[J]. Dis Aquat Org, 1996, 27: 53-58.
- [4] Couch J A. Free and occluded virus, similar to Baculovirus, in hepatopancreas of pink shrimp[J]. Nature, 1974, 237: 229-231.
- [5] Couch J A. An enzootic nuclear polyhedrosis virus of pink shrimp: Ultrastructure, prevalence, and enhancement [J]. J Invertebr Pathol, 1974, 23: 311-331.
- [6] Bonami J R, Aubert H, Mari J, et al. The polyhedra of the occluded baculoviruses of marine decapod crustacea: a unique structure, crystal organization, and proposed model [J]. J Structural Biol, 1997, 120: 134-145.
- [7] Bonami J R, Bruce L D, Poulos B T, et al. Partial characterisation and cloning of the genome of PvSNPV (= BP-type virus) pathogenic for *Penaeus vannamei* [J]. Dis Aquat Org, 1995, 23: 59-66.
- [8] Brock J A, Nakagawa L K, van Campen H, et al. Record of Baculovirus penaei from *Penaeus marginatus* Randall in Hawaii [J]. J. Fish Dis., 1986, 9: 353-355.
- [9] Johnson P T, Lightner D V. Rod-shaped nuclear virus of crus-

- taceans: gut - infecting species [J]. *Dis Aquat Org*, 1988, 5: 123 - 141.
- [10] Lightner D V, Redman R M. *Baculovirus penaei* in *Penaeus stylirostris* (Crustacea: Decapoda) cultured in Mexico: unique cytopathology and a new geographic record [J]. *J Invertebr Pathol*, 1989, 53: 137 - 139.
- [11] Bueno S L S, Nascimento R M, Nascimento I. *Baculovirus penaei* infection in *Penaeus subtilis*: a new host and a new geographic range of the disease [J]. *J World Aquaculture Soc*. 1990, 21: 235 - 237.
- [12] Summers M D. Characterization of shrimp baculovirus [J]. *Ecological Research Series*, 1977, EPA - 600/3 - 77 - 130: 1 - 35.
- [13] Lightner D V, Redman R M. A baculovirus - caused disease of the penaeid shrimp [J]. *Penaeus monodon* [J]. *J Invertebr Pathol*, 1981, 38: 299 - 302.
- [14] Lightner D V, Redman R M, Bell T A. Observations on the geographic distribution, pathogenesis and morphology of the baculovirus from *Penaeus monodon* Fabricius [J]. *Aquaculture*, 1983, 32: 209 - 233.
- [15] Mari J, Bonami J R, Poulos B, Lightner D V, *et al.* Preliminary characterization and partial cloning of the genome of a baculovirus from *Penaeus monodon* (PmSNPV = MBV) [J]. *Dis Aquat Org*, 1993, 16: 207 - 215.
- [16] Chang P S, Wang Y C, Lo, C F, *et al.* Purification and biochemical characteristics of occlusion body of *Penaeus monodon* - type baculovirus (MBV) [J]. *Fish Pathol*, 1992, 27: 127 - 130.
- [17] Lester R J G, Doubrovsky A, Paynter J L, *et al.* Light and electron microscope evidence of baculovirus infection in the prawn *Penaeus plebejus* [J]. *Dis Aquat Org*, 1987, 3: 217 - 219.
- [18] Vickers J E, Lester R J G, Spadbrow P B, *et al.* Evidence for homology between polydrin gene of baculoviruses of a prawn and an insect [J]. *J Invertebr Pathol*, 1994, 63: 207 - 208.
- [19] Francki R I B, Fauquet C M, Knudson D L, *et al.* Classification and nomenclature of viruses [J]. *Arch VirOL, Suppl*, 1991, 2: 1 - 450.
- [20] Murphy F A, Fauquet C M, Bishop D H L, *et al.* Virus taxonomy. *Archives of virology* [M]. Vienna: Springer - Verlag, Vienna, 1995, 586.
- [21] Sano T, Nishimura T, Oguma K, *et al.* Baculovirus infection of cultured Kuruma shrimp, *Penaeus japonicus* Japan [J]. *Fish Pathol*. 1981, 15: 185 - 191.
- [22] Pappalardo R, Mari J, Bonami J R. (Tau) virus infection of *Carcinus mediterraneus*: histology, cytopathology and experimental transmission of the disease [J]. *J Invertebr Pathol*, 1986, 47: 361 - 368.
- [23] Anderson I G, Prior H C. Baculovirus infections in the mud crab, *Scylla serrata*, and a freshwater crayfish, *Cherax quadricarinatus*, from Australia [J]. *J Invertebr Pathol*, 1992, 60: 265 - 273.
- [24] Edgerton B F, Owens L. Age at first infection of *Cherax quadricarinatus* by *Cherax quadricarinatus* bacilliform virus and *Cherax Gadiavirus* - like virus, and production of putative virus - free crayfish. *Aquaculture*, 152: 1 - 12.
- [25] Edgerton B F. A new bacilliform virus in Australian *Cherax destructor* (Decapoda: Parastacidae) with notes on *Cherax quadricarinatus* bacilliform virus (= *Cherax baculovirus*) [J]. *Dis Aquat Org*, 1996, 27: 43 - 52.
- [26] Edgerton B, Paasonen P, Henttonen P, *et al.* Description of a bacilliform virus from the freshwater crayfish, *Astacus astacus* [J]. *J Invertebr Pathol*, 1996, 68: 187 - 190.
- [27] Bazin F, Monsarrat T P, Bonami J R, *et al.* Particules virales de type baculovirus observées chez le crabe *Carcinus maenas* [J]. *Rev Trav Inst Pêches Marit*, 1974, 38: 205 - 208.
- [28] Mari J, Bonami J R. Les infections virales du crabe *Carcinus mediterraneus* Czerniavski. 1984. In: *Pathology in Marine Aquaculture* [M]. C. P. Vivares, J. R. Bonami & E. Jasper (Eds), European Aquaculture Society, Special Publication No9, Bredene, Belgium, 1986, 283 - 293.
- [29] Johnson P T. Rod - shaped nuclear viruses of crustaceans: hemocyte - infecting species [J]. *Dis Aquat Org*, 1988, 5: 111 - 122.
- [30] Owens L. Description of the first haemocytic rod - shaped virus from a penaeid prawn [J]. *Dis Aquat Org*, 1993, 16: 217 - 221.
- [31] Takahashi Y, Itami T, Kondo M, *et al.* Electron microscopy evidence of bacilliform virus infection in Kuruma shrimp (*Penaeus japonicus*) [J]. *Fish Pathol*, 1994, 29: 121 - 125.
- [32] 黄捷, 于佳, 宋晓玲, 等. 对虾皮下及造血组织坏死杆状病毒的精细结构、核酸、多肽及血清学研究 [J]. *海洋水产研究*, 1995, 16: 11 - 23.
- [33] Wongteerasupaya C, Vickers J E, Sriuiratana S, *et al.* A non - occluded, systemic baculovirus that occurs in cells of ectodermal and mesodermal origin and cause high mortality in the black tiger prawn *Penaeus monodon* [J]. *Dis Aquat Org*, 1995, 21: 69 - 77.
- [34] Lightner, D V. A handbook of shrimp pathology and diagnostic procedures for diseases of cultured penaeid shrimp [M]. Baton Rouge: World Aquaculture Society. LA, USA, 1996.
- [35] Lo C F, Ho C H, Peng S E, *et al.* White spot syndrome baculovirus (WSBV) detected in cultured and captured shrimp, crabs and other arthropods [J]. *Dis Aquat Org*, 1996, 27: 215 - 225.
- [36] Peng S E, Lo C F, Ho C H, *et al.* Detection of white spot baculovirus (WSBV) in giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*, using polymerase chain reaction [J]. *Aquaculture*, 1998, 164: 253 - 262.
- [37] Chang P S, Chen H C, Wang Y C. Detection of white spot syndrome associated baculovirus in experimentally infected wild shrimp, crab and lobsters by *in situ* hybridization [J]. *Aquaculture*, 1998, 164: 233 - 232.
- [38] Otta S K, Shubha G, Joseph B, *et al.* Polymerase chain reaction (PCR) detection of white spot syndrome virus (WSSV) in cul-

- tured and wild crustaceans in India [J]. *Dis Aquat Org*, 1999, 38: 67-70.
- [39] Richman L K, Montali R J, Nichols D K, *et al.* A newly recognized fatal baculovirus infection in freshwater crayfish [A]. 1997, *Proceedings of the American Association of Zoo Veterinarians*.
- [40] 黄灿华 石正丽 张建红等. 中国对虾无包涵体杆状病毒体内增殖模型的建立[J]. *中国病毒学*, 1999, 14:358-363.
- [41] Shi Z. Etude d'un virus bacilliforme des crevettes Penaeidae ("White Spot Syndrome Virus", WSSV): clonage, analyse partielle du genome et outils de diagnostic [D]. Montpellier, Montpellier University II, Thesis (in French).
- [42] Durand S, Lightner D V, Redman R M, *et al.* Ultrastructures and morphogenesis of White Spot Syndrome Baculovirus (WSSV) [J]. *Dis Aquat Org*, 1997, 29: 205-211.
- [43] Nadala E C B, Tapay L M, Loh P C. Characterization of a non-occluded baculovirus-like agent pathogenic to penaeid shrimp [J]. *Dis Aquat Org*, 1998, 33:221-229.
- [44] Yang F, He J, Lin X, *et al.* Complete genome sequence of the shrimp white spot bacilliform virus [J]. *J Virol*, 2001, 75: 11811-11820.
- [45] van Hulten M C, Witteveldt J, Peters S, *et al.* The white spot syndrome virus dna genome sequence [J]. *Virology* 2001, 286: 7-22.
- [46] Hulten M C W, Westenberg M, Goodall S D, *et al.* Identification of two major virion protein genes of white spot syndrome virus of shrimp [J]. *Virology*, 2000, 266: 227-236.
- [47] Hulten M C, Goldbach R W, Vlaskin J M. Three functionally diverged major structural protein of white spot syndrome evolved by gene duplication [J]. *J Gen Virology*, 2000, 81: 2525-2529.
- [48] Van Hulten M C, Witteveldt J, Snippe M, *et al.* White spot syndrome virus envelope protein vp28 is involved in the systemic infection of shrimp [J]. *Virology*, 2001, 285:228-33.
- [49] Hulten M C W, Tsai M F, Schipper C A, *et al.* Analysis of a genomic segment of White Spot Syndrome Virus of shrimp containing ribonucleotide reductase genes and repeated regions [J]. *J Gen Virol*, 2000, 81: 307-316.
- [50] Tsai M F, Yu H T, Tzeng H F, *et al.* Identification and Characterization of a Shrimp White Spot Syndrome Virus (WSSV) Gene That Encodes a Novel Chimeric Polypeptide of Cellular-Type Thymidine Kinase and Thymidylate Kinase [J]. *Virology*, 2000, 277: 100-110.
- [51] 石正丽, Durand S, Bonami J R. 用简并寡核苷酸探针筛选对虾白斑综合征病毒 DNA 多聚酶基因片段[J]. *中国病毒学*, 2000, 15:302-307.

欢迎订阅《应用与环境生物学报》

刊号: $\frac{\text{ISSN } 1006-698X}{\text{CN51-1482/Q}}$, 邮发代号: 62-15

本刊是中国科学院主管、中国科学院成都生物研究所主办、科学出版社出版、国内外公开发行的全国性学术科技期刊(学报级),是我国应用生物学和环境生物学的核心刊物。主要报道我国应用生物学、环境生物学及相关科学领域的基础研究、应用基础研究和应用研究的成果,包括研究论文、研究简报和本刊邀约的综述或述评,读者对象主要为本学科的科研人员、大专院校师生和科研管理干部,本刊获中国科学院科学出版基金资助。

《应用与环境生物学报》为双月刊(1999年由季刊改为双月刊),双月25日出版,每期96页,2001年起改为大16开,高档铜板纸印刷,定价仍为每期11.00元,年定价66.00元。全国各地邮局(所)均可订阅,新订户可向本刊编辑部补购1995、1996、1997、1998、1999、2000、2001年各卷(卷价分别为32.00元、44.00元、44.00元、66.00元、66.00元、66.00元和66.00元)。以及1999年增刊(环境微生物学研究),订价每册22.00元。编辑部地址:成都市人民南路4段9号,中国科学院成都生物研究所学报编辑部,邮编:610041,电话:(028)85229903,85237341(联系人:刘东渝);E-mail:biojaeb@cib.ac.cn