

杆状病毒生态学研究进展*

孙修炼**，胡志红，彭辉银

(中国科学院病毒研究所病毒学国家重点实验室，湖北武汉，430071)

Recent Advances in Baculovirus Ecology

SUN Xiu-lian, HU Zhi-hong, PENG Hui-yin

(State Key Laboratory of Virology, Wuhan Institute of Virology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430071, China)

关键词：杆状病毒；种群生态学；病毒与宿主相互作用；环境生态学；流行病学

中图分类号：Q939.4

文献标识码：A

文章编号：1003-5125 (2006) 02-0200-07

杆状病毒是一类寄生于鳞翅目、膜翅目和双翅目昆虫及其它节肢动物的病原体，是具有囊膜的双链环状 DNA 病毒。目前至少已从 600 多种昆虫中发现有杆状病毒的感染，其中一部分能够引起宿主种群不同程度的流行病。杆状病毒在分类上独立为杆状病毒科，其典型的结构特征是病毒粒子包埋于蛋白质基质的包涵体中。根据包涵体的形态和病毒诱导的细胞病理学特征，杆状病毒分为核多角体病毒属 (nucleopolyhedrovirus, NPV) 和颗粒体病毒属 (granulovirus, GV)，它们的包涵体基质蛋白分别为 NPV 的多角体蛋白 (polyhedrin) 或 GV 的颗粒体蛋白 (granulin) [1]。

由于杆状病毒对宿主昆虫具有高度的致病性，对非靶标生物十分安全，不污染环境，害虫不易产生抗性等优点，世界上有数十种杆状病毒已经成功用于防治农、林、牧业甚至与兽医及医学等相关害虫。另一方面，杆状病毒也存在一些缺点，如对高龄幼虫的毒性低、杀虫速度相对较慢、宿主范围窄等。因此，限制了它们的进一步推广和应用。为了克服这些缺点，近年来遗传工程技术已经成功用于杆状病毒杀虫性状的改良。小规模、限制性的田间实验结果表明，一些遗传重组杆状病毒的杀虫效果优于野生型病毒 [2,3]。

安全、有效地应用杆状病毒取决于对它们的生物学、与宿主的相互作用以及受环境因子的影响等知识的了解。评价遗传工程病毒杀虫剂的安全性，需要对其流行病学规律及其环境安全性进行深入

的研究。本文从种群生态学、病毒与宿主相互作用、环境生态学以及流行病学等方面综述杆状病毒 (包括遗传工程杆状病毒) 生态学领域的研究进展。

1 种群生态学

1.1 种内的地理变异株

从不同的地理环境甚至同一昆虫种群采集到的杆状病毒分离株，无论是 NPV 还是 GV，其限制性内切酶图谱都有所不同。例如，从亚洲的四个国家分离到的 9 株斜纹夜蛾 (*Spodoptera litura*) NPV，它们的 4 种限制性内切酶图谱均有所不同 [4]。Graham 等在英国 Orkney Robert 的 11 个冬尺蠖蛾 (*Operophtera brumata*) 的种群中，分离到 26 种 *SalI* 酶切图谱不同的 NPV 变异株 [5]。从加拿大英属哥伦比亚不同岛屿分离的西方天幕毛虫 (*Malacosoma californicum pluviale*) 的 39 个 NPV 分离株中，发现了 13 个不同的主要基因型变异株，而且从同一岛屿的不同昆虫种群、或同一昆虫种群的不同个体中分离到的 NPV 的内切酶图谱也不相同 [6]。杆状病毒种群中广泛存在这种基因型多样性对它们的生存具有重要意义，这种现象被归纳为寄生物与宿主协同进化的地理马赛克理论 [7]。

1.2 基因型多样性

不仅杆状病毒不同地区分离株之间的 DNA 限制性内切酶图谱存在不同程度的差异，即使同一个地区分离株，也很少只含有单一个基因型。在分析杆状病毒自然分离株的 DNA 酶切图谱时，往往会不

收稿日期：2005-11-22 修回日期：2005-12-19

作者简介：国家高技术研究发展计划(2003AA214050)；973 项目(2003CB114202)；中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-SW-315)

** 通讯作者：孙修炼(1968-)，男，湖北省籍，副研究员。研究方向为病毒学。

Corresponding author. Tel: 027-87198641. E-mail: sunxl@pentium.whiov.ac.cn.

同程度地出现亚克分子带, 这说明野生型分离株本身包含多个基因型不同的变异株, 其中以—个基因型占主导地位。分离这些野生病毒株的不同基因型可以通过体外细胞培养进行空斑纯化^[8], 也可以通过虫体克隆的方法进行筛选^[9]。虫体克隆方法的原理是用低剂量(例如只引起5%的死亡率)的病毒感染幼虫时, 绝大多数的感染是由单个病毒的繁殖引起的, 收集单条死虫所含的病毒, 经过鉴定后可得到单一的病毒基因型。很多杆状病毒, 如绝大多数GV, 由于缺乏合适的细胞系, 进行虫体克隆是分离、纯化这些病毒基因型的唯一方法。某些核多角体病毒, 如甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*) NPV, 在进行细胞培养传代时会出现较大片段缺失的情况^[10], 因此在研究这些病毒的基因型多样性时, 用虫体克隆的方法比较合适。

1.3 表型多样性

杆状病毒不仅存在基因型多样性, 其表型也同样存在差异。从不同地点的同一种昆虫分离得到的杆状病毒在致病性和杀虫速度方面均有较大差异。无论是用空斑纯化还是用虫体克隆^[11]的方法, 从同一杆状病毒种群分离到的不同基因型的毒力也有所不同。例如, 黎豆夜蛾(*Anticarsia gemmatalis*) NPV (AgNPV) 的不同空斑克隆株对宿主的半致死剂量(LD₅₀)相差超过100倍。不同冬夜蛾(*Panolis flammea*) NPV 基因型的LD₅₀相差7倍, 其杀虫速度和子代病毒的产量也均存在显著性差异。草地贪夜蛾(*Spodoptera frugiperda*) NPV 的不同空斑纯化株感染宿主幼虫后, 宿主在死亡时的液化程度十分不同, 形成的包涵体(OB)大小也相差悬殊, 而宿主的液化和病毒OB的大小对杆状病毒在自然界的传播和滞留具有较大的影响。

杆状病毒在体外细胞系连续传代过程中会出现少多角体(Few polyhedra, FP)突变。杆状病毒的一个编码25kDa蛋白的基因(*fp25k*)被证明与其FP表型相关。Katsuma等发现FP25K基因突变的BmNPV感染家蚕幼虫后死虫的液化程度比野生型感染的死虫低, 而且半致死量(LD₅₀)比野生型病毒高1000倍^[12]。杆状病毒的一些基因型的表型的改变, 是因为缺失了一些主要基因。灰翅夜蛾NPV缺失一个4.5-kb片段的空斑纯化株不能通过口服的方法感染其宿主, 进一步研究表明它缺失了一个叫做口服感染因子(*pif*)的基因^[13]。

最近的研究发现, 多种基因型混合感染一种宿主时, 比单个基因型感染时得到更高的病毒产量^[14]。混合感染时所用基因型越多, 需要的LD₅₀越低

^[9]。另外, 宿主昆虫取食的植物种类也对不同基因型的感染性及产量存在较大的影响。

2 病毒与宿主相互作用

2.1 宿主对病毒的敏感性

大量的研究表明, 宿主昆虫随着龄期的增长对杆状病毒的敏感性逐渐下降, 这种现象被称为成熟免疫性。例如, 苜蓿银纹夜蛾NPV (AcMNPV) 对草地贪夜蛾1龄幼虫的LD₅₀为2-16 OB, 3龄幼虫为5000 OB, 4龄幼虫需要超过20,000 OB, 6龄幼虫则需要10⁶ OB才能够被感染。宿主幼虫对病毒的敏感性随龄期下降并不能简单地解释为幼虫体重的增加, 因为病毒的半致死剂量与宿主幼虫的重量并不呈线性关系, 如棉铃虫(*Helicoverpa armigera*) NPV (HaSNPV) 对棉铃虫幼虫的LD₅₀与受试幼虫的重量之间呈指数方程关系^[3]。Washburn等发现在利用重组AcMNPV感染半敏感宿主美洲棉铃虫(*Helicoverpa zea*)和高度敏感宿主烟芽夜蛾(*Heliothis virescens*)时, 最初在中肠的感染位点几乎是相等的, 但随后在美洲棉铃虫中感染的位点逐渐减少, 说明随着半敏感幼虫的发育, 它们在一定程度上消除了病毒的感染。

尽管宿主的成熟免疫性是怎样参与它们对病毒敏感性的机制还不是很清楚, 但影响这种相互作用的外界因子还是得到了广泛的研究。如宿主幼虫对病毒敏感性与幼虫的饲养密度有关。在较高密度饲养时, 昆虫对病毒感染的敏感性降低。非洲粘虫(*Spodoptera exempta*)在集中饲养时比单独饲养时对NPV的感染更不敏感, 这与高密度饲养时虫体血淋巴中酚氧化酶的活性较高有关。另外, 食物质量和种类对宿主的感受性方面也有影响, 如棉铃虫在喂饲棉叶、番茄叶片及人工饲料时, 对病毒的感受性显著不同^[5]。昆虫的宿主植物的营养条件也可以影响它们对病毒的敏感性, 例如当宿主植物衰老或营养值变低时, 昆虫对病毒的敏感性降低。另外, 影响昆虫对病毒敏感性的环境条件还包括湿度和温度等。

不仅不同龄期的昆虫对病毒的敏感性不同, 在同一龄期的不同阶段, 幼虫对病毒的感受性也不同。例如粉纹夜蛾的4龄幼虫在刚刚蜕皮时对AcMNPV的感染最为敏感。研究表明, 昆虫幼虫在蜕皮时同时退掉中肠的围食膜。在幼虫蜕皮几个小时内, 围食膜重新形成, 并随着幼虫的发育围食膜逐渐增厚。因此, 幼虫在某一个龄期的后期更难被病毒感染。一些荧光增效剂能通过破坏围食膜而增

强昆虫对病毒的感受性^[16,17]。

2.2 宿主对杆状病毒的抗性

昆虫对病毒的抗性可以定义为一个昆虫种群能够耐受足以致死同一种昆虫的正常种群中绝大多数个体的病毒剂量的能力。一般认为昆虫对病毒的感染不易产生抗性。但也有资料证实马铃薯蠹蛾 (*Phthorimaea operculella*) 种群与GV长期接触之后,便会产生抗性。昆虫种群对杆状病毒抗性可以通过筛选的方法获得。例如,在一定剂量NPV的压力下,草地贪夜蛾对NPV的敏感性逐代降低^[18]。对NPV产生抗性的草地贪夜蛾对其它病毒也有交叉抗性。与此类似,粉纹夜蛾对NPV的抗性也与GV有交互抗性^[19]。

与对化学农药的抗性不同的是,昆虫对病毒的抗性是可以回复的。例如,当草地贪夜蛾连续6代喂食一定剂量的NPV后,一旦停止喂食病毒,就可以恢复到最初对病毒的敏感性^[20]。相似地,黎豆夜蛾在连续3代暴露于AgNPV后获得抗性。在撤去病毒压力后,即可恢复对病毒的敏感性^[21]。尽管这些对NPV曾经产生抗性的黎豆夜蛾能够迅速完全恢复对病毒的敏感性,但是它们的遗传学特性不再与那些没有接触NPV的对照昆虫相同。另外,无论是对NPV产生抗性的草地贪夜蛾还是黎豆夜蛾,对环境的适应性都有所减弱。与敏感个体相比,对NPV具有抗性的草地贪夜蛾的生命周期更短,单雌产卵量更低,卵的孵化率也低;而对NPV产生抗性的黎豆夜蛾的生命周期较长,蛹较轻,成虫的产卵量较少,产卵率较低^[21]。但也有些不同的报道,如对NPV产生抗性的粉纹夜蛾的适应性则没有太大的改变^[22]。

2.3 病毒对宿主行为的操控

昆虫被病毒感染后其行为往往也被改变。病毒感染的幼虫在死亡前趋向于爬到宿主植物的高处,倒悬而死。被NPV感染的甘蓝夜蛾 (*Mamestra brassicae*) 比对照幼虫爬行更长的距离,而且向甘蓝的顶部集中。在重力或雨水的作用下,被感染的幼虫爬向植物顶部的行为增强了病毒的传播能力。最近,病毒编码的酪氨酸磷酸酶基因被认为与这种病毒与宿主相互作用的机制有关^[23]。

其它杆状病毒基因,如蜕皮激素甾体葡萄糖基转移酶基因 (*egt*),几丁质酶基因,组织蛋白酶基因也被发现能够操控宿主的行为。*egt* 基因的产物能够阻止幼虫的蜕皮,从而增加幼虫个体的大小和子代病毒的产量。几丁质酶基因和组织蛋白酶基因共同作用,消化细胞外(特别是昆虫表皮)的蛋白

和几丁质,从而促进病毒包涵体从虫尸中向环境释放的速度^[24,25]。

3 环境生态学

3.1 在植物表面的失活

杆状病毒对阳光中的紫外线十分敏感,病毒多角体直接暴露在阳光下杆状病毒在数小时内就会丧失感染性。在杆状病毒制剂的剂型中,一般会加入如木质素磺酸盐、明胶、二氧化钛、均二苯乙烯等光保护剂,在这种情况下病毒的平均半数存活期为2~5d。Furuta等试图通过构建一种表达来源于海藻病毒噬啮二聚体特异性的糖基化酶(*cv-PDG*)来提高病毒对紫外线的抗性,因为*cv-PDG*参与了受损DNA的修复过程。这种重组病毒的出芽病毒抗紫外线的能力比野生型病毒高3倍,但重组病毒的多角体并没有表现出比野生型病毒更好的抗性^[26]。最近, van Oers等从裸纹夜蛾 (*Chrysodeixis chalcytes*) NPV基因组中鉴定了一种编码光解酶的基因,它有可能用于增加杆状病毒的滞留能力^[27]。

杆状病毒在棉花、橡树等作物上的失活速度不仅与太阳辐射有关,这些植物的一些腺体能分泌多酚类物质,产生氧自由基,使昆虫病毒很快失活。将SOD酶与棉铃虫病毒共同感染饲养在棉叶上的棉铃虫,可以大幅度增加病毒的感染性^[28]。

3.2 在土壤环境中的滞留

相比在植物表面的快速失活,杆状病毒在土壤中则可以存活更长的时间。有报道表明核多角体病毒在土壤中保存40年仍然具有活性。当表达昆虫特异性毒素(如AaIT)的重组病毒感染宿主昆虫时,引起幼虫麻痹,垂死的幼虫以一个完整的个体落入土壤中;同时,与野生型病毒相比较,这类重组病毒致死的虫尸需要更长的时间液化。一般认为重组病毒在土壤中的浓度会比野生型病毒高,重组病毒在土壤中的滞留能力也比野生型病毒更强^[29]。然而,Fuxa等发现在棉花的一个生长季节应用野生型美洲棉铃虫NPV(HzSNPV)或表达蝎子毒素(LqhIT2)的重组病毒防治棉铃虫后,野生型病毒在土壤中的累积量是重组病毒的2.3倍^[30]。另外,他们也发现重组病毒在土壤样品中并不比野生型病毒更成团分布^[30]。在棉花的一个生长季节应用野生型HaSNPV及表达AaIT的重组病毒防治棉铃虫后不同时间采集土壤样品,生物测定结果表明,在棉花生长季节即将结束时,野生型和重组型HaSNPV的多角体在土壤中的滞留量最大,在随后的10个月内病毒的种群数量显著下降,在这一段

时间内野生型和重组型病毒在土壤中的滞留量没有显著差异。但在距第一次释放后 550d, 从土壤中仍可检测到有活性的野生型病毒存在, 但并没有检测到有活性的重组型病毒存在^[31]。

3.3 在环境中的运输

对于杆状病毒在环境中运输的报道可以大致分为病毒多角体在寄主植物的根系土壤与植物冠层之间的转运以及病毒在环境中的长距离扩散两类。

土壤是引起昆虫种群爆发病毒流行病的主要病毒源。病毒在土壤与植物冠层之间的转运在杆状病毒的流行病学中占有重要地位。病毒从植物冠层向土壤的转运机制包括生物性和非生物性的途径。非生物途径包括重力、雨水和风等, 而生物途径主要包括天敌、传媒昆虫等的活动^[32]。在多次应用 HaSNPV 防治棉铃虫的一个季节里, 在土壤中检测到有活性的病毒多角体的数量约为应用到田间病毒多角体以及病毒杀死幼虫产生的多角体数量总和的 0.4% 到 2.2%^[31]。病毒多角体从土壤向植物冠层的转运速率与土壤的性质、风速以及雨水的大小有关。在发生草地贪夜蛾危害的牧场, 每克土壤中含有 2 个多角体就足以引起害虫 24% 的死亡率。Fuxa 和 Richter 的研究表明约有 1.1×10^{-7} 到 1.3×10^{-6} 的 HzSNPV 多角体可以从土壤转移到棉花植株表面^[32]。在这个系统中每克土壤含有 30-100 个多角体可以引发宿主昆虫的低水平感染 (<5%)^[33]。

病毒多角体在环境中的长距离扩散机制主要包括哺乳动物、鸟类、捕食性天敌等生物途径。在多种半翅目、鞘翅目和直翅目昆虫、蜘蛛、膜翅目或双翅目天敌种类体内都检测到 NPV 的存在。鸟类和农事操作与杆状病毒的扩散也有关。亚致死感染的昆虫成虫的飞行也是病毒长距离扩散的一个重要途径。舞毒蛾 (*Lymantria dispar*) NPV 在 1 年内可以扩散到 290 ha 的范围; 僧尼舞毒蛾 (*Lymantria monacha*) NPV 1 年内可以扩散 30 m; 黎豆夜蛾 NPV 1 年内则可以扩散的 69 m。

4 流行病学

在昆虫宿主种群中, 任何疾病的流行关键在于病源物的传播能力。在自然界中, 杆状病毒的传播包括水平传播 (从感染的个体传播到健康个体) 和垂直传播 (从亲代传播到子代)。

4.1 水平传播

杆状病毒水平传播的主要机制是在被感染幼虫死亡后, 尸体液化, 向植物和土壤释放出大量包

涵体, 健康幼虫取食时摄入这些病毒包涵体而被感染。理论上水平传播率 (η) 与被感染个体 (传染源) 的密度 (I) 及敏感个体的密度 (S) 呈线性关系, 即 $\eta \propto vIS$ 。其中 v 是一个表示传播效率的系数^[34]。但也有学者认为水平传播率还与昆虫种群的总量 (N) 有关, 即 $\eta \propto vIS/N$ ^[35]。这个模型源自 1980 年 Anderson 和 May 提出的一个关于动物 - 病原体种群动态的模型。随后, 这个模型被不断改进, 用于杆状病毒流行病学的研究。如 Hails 和 Cory 认为并不是环境中所有的敏感昆虫都能够被传染, 即一部分敏感宿主处于一个“庇护所 (refuge)”中。他们在上述模型中增加一个 refuge 参数 (π_R) 后, 能够更好地模拟 AcMNPV 感染粉纹夜蛾和甘蓝夜蛾幼虫后的水平传播动态^[29]。Dwyer 等基于昆虫对病毒敏感性的不均一性, 提出了病毒传播与被感染个体密度之间的非线性模型^[36]。

如果要将这些模型应用于预测杆状病毒在宿主种群中流行动态, 必须先通过实验确定其中的一个重要参数, 即传播系数 (v)。在几乎所有已进行的实验中, 传播系数都随着被感染幼虫的密度增加而下降^[37,38]。然而, 传播系数与健康敏感幼虫密度之间的关系则相对较复杂。在甘蓝夜蛾与其 NPV 系统中, 传播系数随敏感幼虫密度的增加而增加。与此相反, 舞毒蛾 NPV 在其宿主种群中, 传播系数随健康幼虫的密度增加而降低。Zhou 等在田间罩笼中测定了在不同被感染虫密度下棉铃虫 NPV 的传播系数。在经过验证性试验后, 应用这些参数可以成功地预测在大田环境下 HaSNPV 在不同被感染虫密度时的水平传播率^[39]。

4.2 垂直传播

杆状病毒的垂直传播可以通过病毒污染卵表 (经卵巢传播) 或者经过卵内携毒传播 (卵内传播)。在实验室内, 在 *Mythimra*, *Pseudoplusia*, *Spodoptera*, *Lymantria* 和 *Trichoplusia* 等属的八个种中, 当幼虫分别接触病毒后, 因垂直传播导致的子代幼虫的死亡率从 0.5 到 57.1% 不等; 在田间, 未经过表面消毒的卵块孵出的幼虫死亡率从 2 到 80% 不等, 而经过表面消毒后子代幼虫的死亡率仅为 0.1 到 9%^[40]。这些结果表明, 经卵巢传播可能占垂直传播的主导地位; 卵内传播虽然只占很小比例, 但对于维持杆状病毒在宿主种群中的存在具有十分重要的意义。组织病理学研究表明, 病毒最开始时感染敏感的组织器官, 而在感染的晚期, 幼虫的精母细胞和卵母细胞中滋卵细胞也被感染^[41]。

杆状病毒的垂直传播甚至可以通过室内选择

而得到提高。例如,通过连续 6 代的筛选,使 AcMNPV 在草地贪夜蛾中的垂直传播率从 4.3% 上升到 12.7%。这种具有高垂直传播率的病毒株的基因组图谱也不同于出发病毒。理论上讲,因为宿主存活率和繁殖力的增加将使寄生物受益,所以为了垂直传播病毒往往会选择毒力较低的变异株。例如,具有高垂直传播率的 AcMNPV 对草地贪夜蛾的 1 龄幼虫具有较低的毒力。插入蝎子毒素而毒力增加的重组 AcMNPV 明显地降低了其垂直传播率^[42]。表达蝎子毒素的 HaSNPV 在棉铃虫中的垂直传播率也同样显著低于野生型病毒^[39]。

潜伏性感染是杆状病毒垂直传播的一种特殊形式。在潜伏感染过程中,病毒在宿主内以一种无感染性、不复制的状态存在,不造成明显病变。但是当宿主处于某种诱导条件下时,如密度过高、营养不足、寄生物的浸染、其它病原物的感染、环境的急剧变化等,病毒会开始复制,引起宿主发病。

用 PCR 的方法可以从甘蓝夜蛾的一个实验室品系的所有生活期检测到潜伏性 NPV 的存在,但随后的反转录 PCR 结果表明在这一过程中有一些低水平的病毒转录本存在。最近有报道表明,在印度谷螟 (*Plodia interpunctella*) 中检测到 GV 的一些基因甚至有低水平的表达^[43]。因此,在很多情况下,杆状病毒在宿主昆虫中不是一种严格意义上的潜伏性感染,而是一种持续性感染。

4.3 自然流行病和数学模型

杆状病毒流行病在农业、森林或园艺昆虫种群中的不定期爆发对这些昆虫的种群动态具有重大的影响。病毒流行病的爆发需要在特定的生态环境中同时存在一定数量的病原体 and 敏感的宿主昆虫。对加拿大 41 种自然爆发的鳞翅目森林害虫或叶蜂的调查表明,只有 9 种昆虫种群的下降与 NPV 的感染有关^[44]。对于那些自然病毒流行病很罕见的森林害虫种群,引入病毒进行防治效果往往并不好,如用 NPV 制剂对西方云杉毛虫 (*Choristoneura occidentalis*) 进行喷雾,可以引起 50% 的死亡率和一定量的垂直传播,但病毒的引入并不足以控制害虫的爆发^[45]。而对于一些在种群动态与病毒感染相关的森林害虫,用病毒进行防治则相对容易成功。如用病毒喷雾处理黄杉毒蛾 (*Orgyia pseudotsugata*) 种群,能够成功导致病毒流行病并控制害虫种群。

有关昆虫种群动态的长期变化与病毒流行病的关系的实验报道还比较少^[46]。大量的计算机模型已经用于昆虫 - 昆虫病原物长期动态关系的研

究。这些模型是在 Anderson 和 May 1980 年提出的模型的基础上在某些方面进行了改进,如非线性传播,种群密度依赖性,宿主种群的年龄结构,宿主不连续的世代和季节性繁殖^[47],亚致死感染^[48]以及结合宿主寄生性天敌模型等^[49]。这些分析型模型适合于一些稳定的昆虫种群病毒流行病爆发周期的研究。最近,一些基于进程的数字型模型用于定量研究病毒 - 宿主昆虫 - 寄主植物生态系统的复杂关系。这些模型用积分的方法计算系统中的多种事件,然后对这些定量化的信息进行综合,因而可以用于帮助解决应用病毒防治害虫过程中的实际问题,如施药时间、使用剂量以及使用频次等。这类模型已经成功用于评价野生型及重组型杆状病毒在温室防治甜菜夜蛾的效果^[50,51]以及野生型和重组型 HaSNPV 在不同应用方案、使用剂量以及光保护剂等条件下对棉铃虫的防治效果以及它们在环境中的行为等^[31]。

5 展望

杆状病毒生态学的研究为了解昆虫与病原物相互作用提供了大量的信息,这些信息包括从基因水平到种群水平。现今迅速发展的分子生物学技术,如生物芯片、基因组学等,为研究杆状病毒的多样性、宿主范围、病毒与宿主相互作用机制以及潜伏性感染的分子机制提供了基础,也为用遗传改良的方法克服杆状病毒的一些固有缺点提供了可能。

作为化学农药的替代品,杆状病毒要在更大的规模得到应用,必须解决如下几个方面的问题:1、提高病毒活性和作用速度;2、提高在苛刻环境(如高温、干旱、高辐射等)条件下的可应用性;3、提高生产效率和降低生产成本;4、提供药效持久、使用方便的新剂型;5、深入了解病毒在害虫-作物系统的适应性,充分发挥病毒可持续控制害虫的作用;6、充分发挥病毒杀虫剂在环境友好方面的优越性,并为使用者和公众普遍接受。

要达到这些目的,必须对杆状病毒的生态学和分子生态学规律进行更深入的研究。虽然杆状病毒存在的一些缺陷可以利用基因工程的方法解决,但遗传改良的病毒杀虫剂在得到大规模应用之前,必须进行全面而系统的环境安全性评价。

References

- [1] Van Regenmorte M H V, Fauquet C M, Bishop D H L, et al. Virus Taxonomy. Seventh Report of the International Committee on

- Taxonomy of Virus [M]. New York; San Diego: Academic Press, 2000.
- [2] Smith C R, Heinz K M, Sansone C G, *et al.* Impact of recombinant baculovirus applications on target heliothines and nontarget predators in cotton [J]. *Biol Control* 2000, 19: 201-214.
- [3] Sun X L, Wang H L, Sun X C, *et al.* Biological activity and field efficacy of a genetically modified *Helicoverpa armigera* SNPV expressing an insect-selective toxin from a chimeric promoter [J]. *Biol Control* 2004, 29: 124-137.
- [4] Takatsuka J, Okuno S, Nakai M, *et al.* Genetic and biological comparison of ten geographic isolates of a nucleopolyhedrovirus that infects *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Biol Control* 2003, 26: 32-39.
- [5] Graham R I, Tyne W I, Possee R D, *et al.* Genetically variable nucleopolyhedroviruses isolated from spatially separate populations of the winter moth *Operophtera brumata* (Lepidoptera: Geometridae) in Orkney [J]. *J Invertebr Pathol* 2004, 87: 29-38.
- [6] Cooper D, Cory J S, Myers J H. Hierarchical spatial structure of genetically variable nucleopolyhedroviruses infecting cyclic populations of western tent caterpillars [J]. *Mol Ecol* 2003, 12: 881-890.
- [7] Thompson J N, Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution [J]. *Am Nat* 1999, 153: S1-S14.
- [8] Stiles S, Himmerich B. *Autographa californica* NPV isolates: restriction endonuclease analysis and comparative biological activity [J]. *J Invertebr Pathol* 1998, 72: 174-177.
- [9] Cory J S, Green B M, Paul R K, *et al.* Genotypic and phenotypic diversity of a baculovirus population within an individual insect host [J]. *J Invertebr Pathol* 2005, 89: 101-111.
- [10] Muñoz D, Caballero P. Persistence and effects of parasitic genotypes in a mixed population of the *Spodoptera exigua* nucleopolyhedrovirus [J]. *Biol Control* 2000, 19: 259-264.
- [11] Hodgson D J, Vanbergen A J, Watt A D, *et al.* Phenotypic variation between naturally co-existing genotypes of a Lepidopteran baculovirus [J]. *Evol Ecol Res*, 2001, 3: 687-701.
- [12] Katsuma S, Noguchi Y, Zhou CL, *et al.* Characterization of the 25K FP gene of the baculovirus *Bombyx mori* nucleopolyhedrovirus: implications for post-mortem host degradation [J]. *J Gen Virol*, 1999, 80: 783-91.
- [13] Kikhno I, Gutierrez S, Crozier L, *et al.* Characterisation of *pif*, a gene required for the per os infectivity of *Spodoptera littoralis* nucleopolyhedrovirus [J]. *J Gen Virol*, 2002, 82: 301-322.
- [14] Hodgson D J, Hitchman R B, Vanbergen A J, *et al.* Host ecology determines the relative fitness of virus genotypes in mixed-genotype nucleopolyhedrovirus infections [J]. *J Evol Biol*, 2004, 17: 1018-1025.
- [15] Washburn J Q, Woog J F, Volk L E, Comparative pathogenesis of *Helicoverpa Zea* nucleopolyhedrovirus in noctuid larvae [J]. *J Gen Virol*, 2001, 82: 1777-1784.
- [16] Shapiro M, Argauer R, Relative effectiveness of selected stilbene optical brighteners as enhancers of the beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) nuclear polyhedrosis virus [J]. *J Econ Entomol*, 2001, 94: 339-343.
- [17] Martin S, Domek J, Relative effects of ultraviolet and visible light on the activities of corn earworm and beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) nucleopolyhedroviruses [J]. *J Econ Entomol* 2002, 95: 261-268.
- [18] Fuxa J R, Mitchell F L, Richter A R, Resistance of *Spodoptera frugiperda* (Lep.: Noctuidae) to nuclear polyhedrosis virus in the field and laboratory [J]. *Entomophaga*, 1988, 33: 55-63.
- [19] Milks M L, Myers J H. Cabbage looper resistance to a nucleopolyhedrovirus confers cross-resistance to two granuloviruses [J]. *Environ Entomol*, 2003, 32: 286-289.
- [20] Fuxa J A, Fuxa J R, Richter A R, Host-insect survival time and disintegration in relation to population density and dispersion of recombinant and wild-type nucleopolyhedroviruses [J]. *Biol Control* 1998, 12: 143-150.
- [21] Fuxa J R, Richter A R. Repeated reversion of resistance to nucleopolyhedrovirus by *Anticarsia gemmatilis* [J]. *J Invertebr Pathol*, 1998, 71: 159-164.
- [22] Milks M L, Myers J H, Leptich M K. Costs and stability of cabbage looper resistance to a nucleopolyhedrovirus [J]. *Evol Ecol* 2002, 16: 369-385.
- [23] Kamita S G, Nagasaka K, Chua J W, *et al.* A baculovirus-encoded protein tyrosine phosphatase gene induces enhanced locomotory activity in a lepidopteran host [J]. *PNAS*, 2005, 102: 2584-2589.
- [24] Hawtin R E, Zarkowska T, Arnold K, *et al.* Liquefaction of *Autographa californica* nucleopolyhedrovirus-infected insects is dependent on the integrity of virus-encoded chitinase and cathepsin genes [J]. *Virology*, 1997, 238: 243-253.
- [25] Slack J M, Kuzio J, Faulkner P. Characterization of v-cath, a cathepsin L-like proteinase expressed by the baculovirus *Autographa californica* multiple nuclear polyhedrosis virus [J]. *J Gen Virol*, 1995, 76: 1091-1098.
- [26] Furuta M, Schrader J O, Schrader H S, *et al.* Chlorella virus PBCV-1 encodes a homolog of the bacteriophage T4 UV damage repair gene denV [J]. *Appl Environ Microbiol*, 1997, 63: 1551-1556.
- [27] Van Oers M M, Herniou E A, Usmany M, *et al.* Identification and characterization of a DNA photolyase-containing baculovirus from *Chrysodeixis chalcites* [J]. *Virology* 2004, 330: 460-470.

- [28] Zhou M Z, Sun X C, Hu Z H (周明哲, 孙新城, 胡志红), *et al.* SOD Enhances Infectivity of *Helicoverpa armigera* single nucleocapsid nucleopolyhedrovirus against *H. armigera* larvae [J]. *Virologica Sinica* (中国病毒学), 2004, 18: 506-507.
- [29] Hails R S, Hernández-Crespo P, Sait S M, *et al.* Transmission patterns of natural and recombinant baculoviruses [J]. *Ecology*, 2002, 83: 906-916.
- [30] Fuxa J R, Richter A R. Quantification of soil-to-plant transport of recombinant nucleopolyhedrovirus: effects of soil type and moisture, air currents, and precipitation [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2001, 67: 5166-5170.
- [31] Sun X L, van der Werf, W, Bianchi F J J A, *et al.* Modelling biological control with wild-type and genetically modified baculoviruses in the *Helicoverpa armigera* - cotton system [J]. *Ecol model*, 2006, in press.
- [32] Fuxa J R, Richter A R. Quantification of soil-to-plant transport of recombinant nucleopolyhedrovirus: effects of soil type and moisture, air currents, and precipitation. *Appl Environ Microbiol* 2001, 67: 5166-5170.
- [33] Fuxa J R. Ecology of insect nucleopolyhedroviruses [J]. *Agr Ecosyst Environ*, 2004, 103: 27-43.
- [34] Dwyer G, Elkinton J S. Using simple models to predict virus epizootics in gypsy moth populations [J]. *J Anim Ecol*, 1993, 62: 1-11.
- [35] McCallum H, Barlow N, Hone J. How should pathogen transmission be modeled [J]? *Trends Ecol Evol*, 2001, 16: 295-300.
- [36] Dwyer G, Elkinton J S, Buonaccorsi J P. Host heterogeneity in susceptibility and disease dynamics: Tests of a mathematical model [J]. *Am Nat*, 1997, 150: 685-707.
- [37] Beisner B E, Myers J H. Population density and transmission of virus in experimental populations of the western tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae) [J]. *Environ Entomol*, 1999, 28: 1107-1113.
- [38] Knell R J, Begon M, Thompson D J. Transmission of *Plodia interpunctella* granulosis virus does not conform to the mass action model [J]. *J Anim Ecol*, 1998, 67: 592-599.
- [39] Zhou M Z, Sun X L, Sun X C, *et al.* Horizontal and vertical transmission of wild-type and recombinant *Helicoverpa armigera* single-nucleocapsid nucleopolyhedrovirus [J]. *J Invertebr Pathol*, 2005, 89: 165-175.
- [40] Kukan B. Vertical transmission of nucleopolyhedrovirus in insects [J]. *J Invertebr Pathol*, 1999, 74: 103-111.
- [41] Khurad A M, Mahulikar A, Rathod M K, *et al.* Vertical transmission of nucleopolyhedrovirus in the silkworm, *Bombyx mori* L. [J]. *J Invertebr Pathol*, 2004, 87: 8-15.
- [42] Fuxa J R, Richter A R, Ameen A O, *et al.* Vertical transmission of TnSNPV, TnCPV, AcMNPV, and possibly recombinant NPV in *Trichoplusia ni* [J]. *J Invertebr Pathol*, 2002, 79: 44-50.
- [43] Burden J P, Griffiths C M, Cory J S, *et al.* Vertical transmission of sublethal granulovirus infection in the Indian meal moth, *Plodia interpunctella* [J]. *Mol Ecol*, 2002, 11: 547-555.
- [44] Myers J H. Population fluctuations of the western tent caterpillar in southwestern British Columbia [J]. *Popul Ecol*, 2000, 42: 231-241.
- [45] Otvos I S, Cunningham J C, Kaupp W J. Aerial application of two baculoviruses against the western spruce budworm *Choristoneura occidentalis* Freeman (Lepidoptera: Tortricidae) in British Columbia Canada [J]. *Can Entomol*, 1989, 121: 209-218.
- [46] Woods S A, Elkinton J S. Bimodal patterns of mortality from nuclear polyhedrosis virus in gypsy moth *Lymantria dispar* populations [J]. *J Invertebr Pathol*, 1987, 50: 151-157.
- [47] Dwyer G, Dushoff J, Elkinton J S, *et al.* Pathogen-driven outbreaks in forest defoliators revisited: Building models from experimental data [J]. *Am Nat*, 2000, 156: 105-120.
- [48] Boots M, Norman R. Sublethal infection and the population dynamics of host-microparasite interactions [J]. *J Anim Ecol*, 2000, 69: 517-524.
- [49] Dwyer G, Dushoff J, Yee S H. The combined effects of pathogens and predators on insect outbreaks [J]. *Nature*, 2004, 430: 341-345.
- [50] Bianchi F J J A, Vlaskin J M, Rabbinge R, *et al.* Biological control of a beet armyworm, *Spodoptera exigua*, with baculoviruses in greenhouses: Development of a process-based model [J]. *Biol Control*, 2002, 23: 35-46.
- [51] Bianchi F J J A, Vlaskin J M, Van der Werf W. Evaluation of the control of beet armyworm, *Spodoptera exigua*, with baculoviruses in greenhouses using a process-based simulation model [J]. *Biol Control* 2002, 24: 277-284.