

УДК 578.42+578.2

ВЕРТИКАЛЬНАЯ ПЕРЕДАЧА БАКУЛОВИРУСОВ

© 2019 г. **А. В. Ильиных**[®]

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Россия, 630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
®E-mail: ifa83@mail.ru

Поступила в редакцию 06.03.2017 г.

После доработки 19.03.2018 г.

Принята к публикации 17.05.2018 г.

Отмечено, что бакуловирусы и их насекомые-хозяева – удобные объекты для исследования взаимоотношений в системе патоген–хозяин. Установлено, что интерес к вирусам этого семейства связан с их применением в качестве молекулярных векторов для введения и экспрессии чужеродных генов в организме насекомых и культурах клеток. Отмечено, что в последние десятилетия с помощью методов молекулярной биологии получен целый ряд принципиальных данных диагностики скрытых вирусов у насекомых и доказательств их вертикальной передачи. Представлены сведения о роли вертикальной передачи в системе взаимоотношений между бакуловирусами и их насекомыми-хозяевами на различных экологических уровнях.

DOI: 10.1134/S0002332919030032

Насекомые представляют самую многочисленную группу среди всех известных видов, а бакуловирусы широко распространены в популяциях насекомых, обуславливающих вспышки массового размножения (Rohrmann, 2008; Arif *et al.*, 2011; Harrison *et al.*, 2013). Для многих биологически и практически значимых видов насекомых разработаны искусственные питательные среды и методики культивирования в лабораторных условиях, что позволяет изучать механизмы взаимодействия бакуловирусов с их естественными насекомыми-хозяевами. Бакуловирусы безвредны для млекопитающих, рыб, птиц и рекомендованы Всемирной организацией здравоохранения для применения в качестве действующего вещества в составе вирусных инсектицидов. Не менее значительный интерес к вирусам этого семейства стал проявляться в связи с их применением в качестве молекулярных векторов для введения и экспрессии чужеродных генов в организме насекомых и клеточных культурах.

Согласно современной таксономии (Harrison *et al.*, 2018) к семейству бакуловирусов (Baculoviridae) относят четыре рода: альфа-бакуловирусы (Alphabaculovirus) – вирусы ядерного полиэдроза (ВЯП), бета-бакуловирусы (Betabaculovirus) – вирусы гранулеза (ВГ), гамма-бакуловирусы (Gambaculovirus) – ВЯП, дельта-бакуловирусы (Deltabaculovirus) – ВЯП. Таксономия бакуловирусов и их распространение в отрядах поражаемых насекомых (Rohrmann, 2013) представлены в табл. 1. О распространении вирусов среди насекомых имеются и другие данные, но в сводке Рор-

мана (Rohrmann, 2013) содержатся только документально подтвержденные.

Чтобы избежать путаницы в терминологии, передачу вируса от особи к особи одной генерации или между генерациями через среду обитания называют горизонтальной (контактной) передачей, а под вертикальной передачей в энтомовирусологии понимают передачу вируса от родителей потомкам (Kukan, 1999).

РЕЗИСТЕНТНОСТЬ НАСЕКОМЫХ К ВИРУСНОЙ ИНФЕКЦИИ

Основной путь проникновения бакуловирусов в организм насекомых – оральный, при котором вирус с пищей попадает в кишечник (Passarelli, 2011). В среднем отделе кишечника под действием пищеварительных протеаз и высокого рН происходит разрушение телец-включений и освобождение вирусных частиц (вирионов). Барьерную функцию, направленную на защиту насекомых от проникновения патогенов (в том числе вирусов) из полости кишечника в клетки эпителия, выполняет перитрофическая мембрана (Wang, Granados, 1998; Passarelli, 2011). Однако у ряда альфа- и бета-бакуловирусов были выявлены факторы, которые вызывают специфические биохимические и структурные изменения перитрофической мембраны (Wang *et al.*, 1994; Roelvink *et al.*, 1995; Wang, Granados, 1997; Popham *et al.*, 2001). Это увеличивает ее проницаемость и способствует проникновению вируса в клетки насекомых. Однако инфицирование личинок вирусом не во всех случаях приводит

Таблица 1. Таксономия бакуловирусов и их распространение в отрядах поражаемых насекомых

Отряды поражаемых насекомых	Вирусы ядерного полиэдроза*	Вирусы гранулеза*
Чешуекрылые (Lepidoptera)	Alphabaculovirus (456)	Betabaculovirus (148)
Перепончатокрылые (Hymenoptera)	Gammabaculovirus (30)	
Двукрылые (Diptera)	Deltabaculovirus (27)	

* В скобках указана численность видов насекомых, поражаемых вирусами.

к гибели насекомых: часть из них завершают развитие, спариваются и дают потомство. Было предположено, что развитие болезни преодолевается метаморфозом (Murray *et al.*, 1991; Kukan, 1999), поскольку в это время может происходить гистологический чувствительных к инфекции клеток. Другой способ преодоления инфицирования связан с увеличением устойчивости личинок к бакуловирусной инфекции с возрастом (Evans, 1983; Elam *et al.*, 1990; Engelhard, Volkman, 1995). Основной причиной возрастной устойчивости к ВЯП может быть изменение pH среднего кишечника и, соответственно, активности пищеварительных протеаз (Milks, Myers, 2001). Возрастная устойчивость личинок к гамма-бакуловирусам может быть связана со способностью эпителия средней кишки к слущиванию инфицированных клеток в просвет кишечника (Engelhard, Volkman, 1995).

Имеются данные о гормональном контроле вирусной инфекции у насекомых. В частности, репликация вируса у гусениц тутового шелкопряда *Bombyx mori* (L.) подавлялась β -экдизоном (Hou, Yang, 1990; Hoover *et al.*, 2002). Кроме того, ювенильный гормон и экдизон — ключевые регуляторы роста, линьки и метаморфоза насекомых — могут выполнять функцию модуляторов иммунного ответа. Так, иммунный ответ у тутового шелкопряда был индуцирован ювенильным гормоном III и 20-гидроксиэкдизоном и проявлялся в стимулировании развития эноцитозидов и гранулоцитов (Han *et al.*, 1995; Hoover *et al.*, 2002). В свою очередь, вирусная инфекция может влиять на гормональный баланс зараженных особей. Для ряда альфа-бакуловирусов показано наличие гена эрдистероидной UDP-глюкозилтрансферазы (*egt*-ген) — фермента, инактивирующего экдизон (O'Reilly, Miller, 1989; Park *et al.*, 1996; Shikata *et al.*, 1998; Slavicek *et al.*, 1999; Cory *et al.*, 2004; Han *et al.*, 2015). Резистентность насекомых может быть также обусловлена клеточным иммунным ответом на вирусную инфекцию. Было показано, что инфицированные вирусом клетки личинок капустной метателлюидки *Trichoplusia ni* (Hb.) были инкапсулированы гемоцитами и разрушены (Washburn *et al.*, 1996).

Одним из возможных способов преодоления вирусной инфекции может быть апоптотический ответ клеток насекомого. Так, при заражении куль-

туры клеток *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) ВЯП было обнаружено, что латентная инфекция — результат делеции или мутации гена-супрессора апоптоза *p35* (Lee *et al.*, 1998). Кроме того, были получены доказательства индукции апоптоза *in vivo* в личинках *Spodoptera litura* (F.), зараженных ВЯП (Zhang *et al.*, 2002). Для некоторых альфа-бакуловирусов и их хозяев показано, что в целях предупреждения запрограммированной гибели клеток белковые продукты вирусных генов-ингибиторов (*iap*-генов) и генов-супрессоров апоптоза (*p35*, *p49*) могут блокировать функции клеточных каспаз — ключевых ферментов апоптоза (Bump *et al.*, 1995; Bertin *et al.*, 1996; Manji *et al.*, 1997; Bryant, Clem, 2009; Ikeda, 2013).

Очевидно, следствие преодоления вирусной инфекции или болезни — изменение биологических показателей выживших насекомых. Авторы наблюдали задержку развития особей (Patil *et al.*, 1989; Shikata *et al.*, 1998; Slavicek *et al.*, 1999; Goldberg, 2002), снижение массы куколок (Milks *et al.*, 1998; Myers *et al.*, 2000; Matthews *et al.*, 2001), редукцию плодовитости самок (Sait *et al.*, 1994a, 1998; Matthews *et al.*, 2001; Milks *et al.*, 2002) и жизнеспособности яиц (Young, Yearian, 1982; Sait *et al.*, 1994b) у выживших после заражения насекомых.

ИССЛЕДОВАНИЕ ВЕРТИКАЛЬНОЙ ПЕРЕДАЧИ БАКУЛОВИРУСОВ В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

В табл. 2 представлены результаты исследования вертикальной передачи бакуловирусов на лабораторных культурах насекомых. В этих экспериментах насекомых заражали ВЯП или ВГ в личиночной фазе. При этом часть насекомых погибала от вирусной инфекции. В большинстве случаев у насекомых регистрировали трансфазную передачу вируса (между различными фазами у одной особи) (Kukan, 1999). Выживших насекомых выращивали до фазы имаго, скрещивали, и от них получали потомство. Поверхность полученных яйцекладок стерилизовали для инактивации экзогенного вируса; обычно для этой цели применяли гипохлорит натрия.

Зараженность насекомых вирусом в дочернем поколении (F_1) определяли с помощью светового или электронного микроскопа. Кроме того, в ра-

Таблица 2. Вертикальная передача бакуловирусов у насекомых при инфицировании личинок в лабораторных условиях

Насекомое-хозяин	Возраст личинок в родительском поколении	Доля погибших особей от вироза в дочернем поколении, %		Источник
		контроль*	инфицирование*	
<i>Trichoplusia ni</i>	I	0 (157)	0 (947)	(Vail, Hail, 1969)
	V	0 (1443)	15.4 (2601)	(Fuxa <i>et al.</i> , 2002)
<i>Mythimra separata</i>	VI	2.0 (199)	16.5–57.1 (1128)	(Neelgund, Mathad, 1978)
<i>Pseudoplusia includens</i>	IV	0.5 (750)	0.5–3.4 (750)	(Young, Yearian, 1982)
	V	1.2 (750)	1.7–5.2 (750)	
	VI	2.3 (750)	4.3–8 (750)	
<i>Spodoptera littoralis</i>	III	1–8 (100)	38–48 (100)	(Abul-Nasr <i>et al.</i> , 1979)
	V	1–8 (100)	44–48 (100)	
<i>S. exigua</i>	V	4.2 (60)	10–28 (60/группу)	(Smith, Vlask, 1988)
	IV	0 (96)	0 (96)	(Virto <i>et al.</i> , 2013)
<i>S. frugiperda</i>	III	0–0.3	3.6–5.3 (300/группу)	(Fuxa, Richter, 1991)
	V	0.2–0.8	13.8–23.1	
<i>S. ornitogalli</i>	IV	0 (250)	0 (250)	(Young, 1990)
<i>Lymantria dispar</i>	II	<2 (22)	<2 (29)	(Murray, Elkinton, 1989)
	II	0 (1440)	4.7–11.5	(Shapiro, Robertson, 1987)
	V	0.5 (1036)	0.5 (1036)	(Myers <i>et al.</i> , 2000)
	IV	1.3 (150)	11.3–19.1 (600)	(Ильиных, Поленогова, 2012)
<i>Mamestra brassicae</i>	IV, V	0 (1021)	0.55 (3528)	(Goulson, Cory, 1995)
<i>Bombyx mori</i>	V	0 (514)	100 (136)	(Khurad <i>et al.</i> , 2004)
<i>Plodia interpunctella</i>	V	0 (н/д)	0 (н/д)	(Burden <i>et al.</i> , 2002)

Примечание. н/д – нет данных; * – указано число насекомых в опыте и контроле.

ботах последних лет у потомков выживших после заражения насекомых определяли уровень скрытой вирусной инфекции с помощью метода полимеразной цепной реакции (ПЦР) или его модификаций (Virto *et al.*, 2013). В 12 случаях из 16 у потомков инфицированных насекомых отмечалась гибель от вироза, смертность варьировала в широком диапазоне – от 0.5% у *Pseudoplusia includens* (Walker) (Young, Yearian, 1982) до 100% у тутового шелкопряда (Khurad *et al.*, 2004). Кроме того, в двух случаях (Burden *et al.*, 2002; Virto *et al.*, 2013) в отсутствие смертности от вироза у потомков выживших после заражения насекомых отмечался высокий уровень скрытой вирусной инфекции. Уровень проявления инфекции был выше, если личинок заражали в старших возрастах. Характерно, что в контрольных группах в большинстве экспериментов также регистрировалась смертность насекомых от вироза, хотя и относительно низкая.

Наибольшее число работ (четыре) по исследованию вертикальной передачи ВЯП было выполнено на непарном шелкопряде, однако полученные результаты неоднозначны. По данным Мур-

рея и Элкинтона (Murray, Elkinton, 1989), гибель насекомых от ВЯП среди потомков особей, выживших после заражения вирусом в фазе гусеницы II возраста, составила <2%. Авторы полагают, что смертность от ВЯП среди потомков родительского поколения была результатом случайной лабораторной контаминации насекомых вирусом. Однако Шапиро и Робертсон (Shapiro, Robertson, 1987) показали, что гибель насекомых от ВЯП в дочернем поколении варьировала от 4.7 до 11.5%. Сходные результаты были продемонстрированы в работе Ильиных, Поленоговой (2012). Эти авторы, как и Шапиро, Робертсон (Shapiro, Robertson, 1987), считают смертность насекомых от ВЯП среди потомков инфицированного поколения обусловленной вертикальной передачей вируса. Сравнивая результаты этих работ, необходимо подчеркнуть, что в экспериментах Шапиро и Робертсона (Shapiro, Robertson, 1987) смертность особей родительского поколения от ВЯП варьировала от 10 до 90%, в работе Ильиных, Поленоговой (2012) – от 33.3 до 78%, а в опытах Муррея и Элкинтона (Murray, Elkinton, 1989) этот показатель составил 17%. В работе Мейерс с соавт. (Му-

ers *et al.*, 2000) эти данные не приведены. Возможно, относительно низкого значения смертности от ВЯП среди особей родительского поколения, определенного в экспериментах Муррея и Элкинтона (Murray, Elkinton, 1989), недостаточно для демонстрации смертности от вируса в дочернем поколении. Смертность особей непарного шелкопряда от ВЯП в родительском поколении прямо коррелировала со смертностью в дочернем поколении, но этих результатов недостаточно для обобщения (Shapiro, Robertson, 1987; Ильиных, Поленогова, 2012).

В яйцах, отложенных непарным шелкопрядом, были диагностированы вирусные частицы, что рассматривалось как доказательство вертикальной передачи вируса в виде открытой инфекции через внутреннее содержимое яйца (Обермок, 2008). Однако в этой работе не сообщается об источнике вирусной инфекции, а также о роли вируса в инфекционном процессе у насекомых родительского поколения.

Отметим, что уровень инфицирования или смертности особей от вируса в поколении F₁, вероятно, зависит от видовой принадлежности насекомых и степени их резистентности к вирусной инфекции. Частота передачи бакуловирусов дочернему поколению также может быть обусловлена биологической активностью вирусов и их способностью преодолевать защитные барьеры насекомых.

ВЛИЯНИЕ ПОЛОВОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ НАСЕКОМЫХ НА ВЕРТИКАЛЬНУЮ ПЕРЕДАЧУ ВИРУСА

В этих экспериментах выживших после заражения насекомых, а также контрольных (неинфицированных) особей выращивали до фазы имаго. Далее скрещивали самок, полученных от инфицированных личинок, с контрольными самцами, а контрольных самок — с инфицированными самцами. В двух других вариантах скрещивали в обоих случаях инфицированных либо неинфицированных насекомых. Уровень вертикальной передачи вируса определяли, исходя из проявления смертности или уровня инфекции у насекомых родительского поколения.

Исследование проявления спонтанного ВЯП у особей непарного шелкопряда поколения F₁, полученных в результате скрещивания инфицированных самок с контрольными самцами, а также контрольных самок с инфицированными самцами, значимых различий не выявило: смертность насекомых составила 12.4 ± 1.1 и $10.1 \pm 0.9\%$ соответственно ($P < 0.01$) (Ильиных, Поленогова, 2012). Сходные результаты были получены при изучении вертикальной передачи ВГ у индийской моли *Plodia interpunctella* (Hübner). В ходе исследова-

ний было обнаружено, что вирус передавался как самцами, так и самками насекомых, выживших после инфицирования (Burden *et al.*, 2002).

Интересные данные были получены при исследовании влияния пола у тутового шелкопряда на передачу ВЯП (Khurad *et al.*, 2004). 100%-ная смертность насекомых дочернего поколения от ВЯП отмечалась во всех случаях, когда оба или один из партнеров были инфицированы в родительском поколении. При спаривании неинфицированных особей гибели у потомков от ВЯП не отмечалось (Khurad *et al.*, 2004).

Для *Spodoptera exigua* (Hb.) было продемонстрировано, что сублетально инфицированные самцы, которых спаривали с неинфицированными самками, давали потомство с 26% инфицированных насекомых (Virto *et al.*, 2013). В контроле доля инфицированных особей составила 8%, различия статистически значимы. Для сравнения: когда спаривали инфицированных самок с неинфицированными самцами, доля инфицированных особей составляла 49%. В случае когда оба родителя были инфицированы, доля инфицированных потомков была 44%. Эти результаты показывают, что вертикальная передача вируса через самок была примерно в 2 раза выше таковой через самцов (Virto *et al.*, 2013).

Было показано, что при инфицировании насекомых сублетальными дозами локализация и репликация вируса происходят, в частности, в гонадах насекомых (Sait *et al.*, 1998; Khurad *et al.*, 2004), вследствие чего передача вируса может осуществляться как самцами, так и самками особей, выживших после инфицирования.

ФОРМИРОВАНИЕ ЛАТЕНТНОСТИ У БАКУЛОВИРУСОВ

Моделирование латентной инфекции ВГ у индийской моли (Burden *et al.*, 2002) показало, что у выживших после заражения личинок РНК-транскрипты гена гранулина в значительных количествах присутствуют на стадии куколки и имаго. Анализ потомства выживших особей с помощью обратной транскрипции (ОТ)-ПЦР показал, что мРНК гранулина обнаруживается у 60–80% личинок на протяжении пяти дочерних генераций, тогда как исследование контрольных особей во всех случаях выявило 100%-ный отрицательный результат. Ген гранулина — поздно экспрессирующийся, поэтому наличие его транскрипта — показатель завершения репликации вирусной ДНК (Burden *et al.*, 2002). Таким образом, впервые в экспериментальных условиях удалось продемонстрировать, что латентная вирусная инфекция может формироваться у насекомых, выживших после заражения бакуловирусом. Сходная работа была выполнена на *S. exigua* (Cabodevilla *et al.*,

2011b). С помощью ОТ-ПЦР было выявлено, что транскрипты ДНК-полимеразы обнаруживаются у 15–16.7% особей на протяжении 5 генераций у потомков насекомых, сублетально инфицированных вирусом в родительском поколении. Для моделирования латентной инфекции у хлопковой совки *Helicoverpa armigera* (Hbn) личинок третьего возраста заражали рекомбинантным ВЯП с геном зеленого флуоресцентного белка (GFP). ДНК рекомбинантного бакуловируса была определена в личинках каждого из трех последующих поколений и составила 34, 20 и 8% соответственно (Liu *et al.*, 2001).

Скрытая вирусная инфекция была диагностирована у внешне здоровых особей лабораторной культуры *S. exigua* (Murillo *et al.*, 2011). При этом были идентифицированы два вируса: ВЯП *Spodoptera exigua* (SeMNPV) и ВЯП *Mamestra brassicae* (MbNPV). С помощью количественной ПЦР было обнаружено, что оба вируса передавались двум следующим поколениям насекомых.

Описана латентная вирусная инфекция в культуре клеток *Heliothis zea* (Boddie) (Lin *et al.*, 1999). Установлено, что продуктивная вирусная репликация наблюдается >5 сут при спонтанной вирусной реактивации в клеточных линиях с <0.2% инфицированных клеток. Персистентно-инфицированные клетки в отдельных случаях содержали вирусную ДНК (до 16% общей ДНК). ДНК-гибридизация показала, что вирусная ДНК включена в хромосомы клеток хозяина (Lin *et al.*, 1999).

Очень интересные данные были получены при заражении самок тутового шелкопряда рекомбинантным вирусом со встроенным геном GFP, замещавшим ген полиэдрина (Yamao *et al.*, 1999). После заражения самок скрещивали с нормальными самцами и получали дочернее поколение насекомых. Анализ геномной ДНК потомства показал, что химерный ген интегрировал в геном тутового шелкопряда по механизму гомологичной рекомбинации и стабильно передавался потомству (Yamao *et al.*, 1999). Однако прямых доказательств выхода вируса из хромосомы насекомого-хозяина в литературе не обнаружено. Кроме того, принципиален вопрос о том, сохраняет ли вирус инфекционность в случае выхода из хромосомы хозяина. Возможно, вирусные последовательности в геноме насекомого в результате мутаций могут утратить свою патогенность.

Латентная бакуловирусная инфекция может быть результатом делеции или мутации гена-супрессора апоптоза *p35* (Lee *et al.*, 1998). Заражение культуры клеток *S. frugiperda* (J.E. Smith) ВЯП *Autographa californica* приводило к гибели клеток, однако их инфицирование вирусом с мутацией или делецией в гене *p35* позволяло клонировать клетки с персистирующими геномами ВЯП. Перси-

стентная инфекция блокировалась при стабильной трансфекции клеток геном *p35* или при встраивании в геном ВЯП *iap*-гена (ингибитора апоптоза). Персистентно-инфицированные ВЯП клетки были более устойчивы к последующему заражению вирусом, а некоторые из этих линий клеток несли ДНК ВЯП, способную к экспрессии ранних генов (Lee *et al.*, 1998).

СКРЫТАЯ БАКУЛОВИРУСНАЯ ИНФЕКЦИЯ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ НАСЕКОМЫХ

В литературе имеются данные по исследованию проявления вироза у насекомых, выращенных в лаборатории из яиц кладок, собранных в природных условиях и стерилизованных с поверхности для инактивации экзогенного вируса. Сообщается, что смертность от ВЯП гусениц непарного шелкопряда, выращенных из яиц кладок двух североамериканских популяций, варьировала от 0.1 до 0.7%, а смертность гусениц *Malacosoma pluviale* (D.) – от 2 до 9% (Kukan, 1999). Изучение скрытого вирусоносительства в природных популяциях капустной совки на территории Англии с использованием ОТ-ПЦР показало, что вирусная ДНК присутствует у насекомых из всех 10 исследованных географически удаленных районов (Burden *et al.*, 2003). Уровень вирусоносительства в популяциях варьировал от 50 до 100%. При культивировании этих насекомых в лаборатории (в условиях профилактики экзогенного вируса) вирусная ДНК обнаруживалась в последующих генерациях капустной совки. Характерно, что уровень вирусоносительства к пятому поколению (период наблюдения) не снижался. Полученные результаты показывают, что латентная вирусная инфекция широко представлена в исследованных популяциях капустной совки.

Применение ПЦР для диагностики скрытого вируса в популяциях яблонной плодовой гусеницы *Cydia pomonella* (L.) в Британской Колумбии (Канада) показало, что 23% личинок несут ВГ, и этот вирус также присутствовал в лабораторных культурах насекомого (Eastwell *et al.*, 1999). Сходные результаты были получены японскими исследователями, которые показали, что скрытый вирус присутствует в среднем у 22.6% особей *S. litura* (Fabricius), собранных в различное время на территории префектуры Когашима (Япония) (Kouassi *et al.*, 2009). Любопытно, что практически такой же результат (20% особей-вирусоносителей) был получен на “здоровых” насекомых из лабораторной культуры. Заражение лабораторных насекомых гетерологичным вирусом, выделенным из личинки *Mythimna separata* (Walker), приводило к активации собственного скрытого вируса (Kouassi *et al.*, 2009). В личинках и куколках зимней пяденицы *Operophtera brumata* (L.) из природной популяции на территории штата Массачусетс был также об-

наружен скрытый вирус: 28% проанализированных личинок и 10% куколок имели положительные пробы на вирусную ДНК (Burand *et al.*, 2011). При этом в исследуемой популяции вирусные эпизоотии не наблюдались.

Показан высокий уровень скрытой вирусной инфекции в популяции *S. exempta* (Walker) в Танзании (Vilaplana *et al.*, 2010). Все насекомые, собранные в полевых условиях, дали положительные пробы на вирус, определенный с помощью ПЦР. При этом наличие вирусных транскриптов было выявлено лишь у 60% насекомых с помощью ОТ-ПЦР. Авторы связывают высокий уровень инфицирования в основном с вертикальной передачей ВЯП из-за высокой миграционной активности взрослых насекомых, которые перемещаются на сотни километров в течение одной генерации. Локальное распространение вируса может быть обусловлено биотическими (например, хищники) или абиотическими факторами (дожди). Однако в сухой сезон плотность популяции низкая, а уровень ультрафиолета – высокий. Поэтому авторы считают маловероятным, что персистенция вируса обеспечивается за счет его горизонтальной передачи (Vilaplana *et al.*, 2010). Исследована динамика скрытой бакуловирусной инфекции в популяции *S. exempta* (Graham *et al.*, 2015). С помощью количественного ПЦР-анализа показано, что пик инфекции приходится на ранние личиночные возрасты, а у личинок старших возрастов и у взрослых насекомых ее уровень низкий. Вскрытие имаго показало, что вирусная нагрузка была наибольшей в головной части, крыльях и конечностях, а самой низкой – в грудной и брюшной областях насекомого (Graham *et al.*, 2015).

Присутствие сублетальной вирусной инфекции было обнаружено в природной популяции *S. exigua* в Испании (Cabodevilla *et al.*, 2011a). Наличие транскриптов гена полиэдрина вируса было выявлено методом ОТ-ПЦР у 16.1% особей. У потомков собранных насекомых смертность отмечалась как среди содержащих мРНК полиэдрина (10–33%), так и среди не содержащих мРНК данного гена (9–49%). Сублетально инфицированные насекомые были более чувствительны к ВГ (в 2.3–4.6 раза). Изоляты, которые передавались горизонтально, были в среднем более чем в 20 раз сильнее патогенны для насекомых, чем изоляты, которые передавались вертикально (Cabodevilla *et al.*, 2011a).

У особей *S. exigua* из садоводческих теплиц на юге Испании с помощью количественной ПЦР и ОТ-ПЦР кроме скрытой бакуловирусной инфекции были диагностированы два РНК-геномных вируса семейства Iflaviridae (Virto *et al.*, 2014). Потомство этих насекомых выращивали в лабораторных условиях и анализировали для опреде-

ления передачи вируса. Все вирусы передавались следующей генерации независимо от того, была ли у самок родительского поколения скрытая инфекция или нет. Было также показано, что смешанная инфекция с участием трех вирусов выявлена у 6.5% лабораторно выращенных потомков.

ИНДУКЦИЯ ВИРУСНОГО ЦИКЛА

Относительно подробно индукция вирусной репликации в различные периоды онтогенеза изучена у биологически и экономически значимых видов насекомых: тутового шелкопряда (Карпов, 1979) и непарного шелкопряда (Ильиных, Ульянова, 2005). Показано, что в младших возрастах активация скрытого вируса у тутового шелкопряда происходит редко даже после воздействия такого индуцирующего фактора, как охлаждение, а в старших возрастах ВЯП индуцируется довольно легко (Карпов, 1979). Смертность от ВЯП у тутового шелкопряда может быть вызвана голоданием гусениц, их питанием листьями несвойственных видов растений, добавлением к корму гидроксилamina, соединением фтора, рентгеновским облучением гусениц и рядом других воздействий (Aguga, 1963; Карпов, 1979). Частота активации скрытого вируса у разных пород и гибридов тутового шелкопряда не одинакова, т.е. зависит от генотипа хозяина, а также от его физиологического состояния (Aguga, 1963).

Для непарного шелкопряда известно, что ядерный полиэдроз может быть вызван обработкой корма различными химическими соединениями, в частности сульфатами железа и меди (Luhl, 1974; Ilyinykh *et al.*, 2004). Было показано, что наибольшее индуцирующее воздействие проявляется при обработке корма у гусениц III–IV и V–VI возрастов 0.6%-ным раствором сульфата меди, а гусеницы I–II возрастов менее чувствительны к действию индуцирующего агента (Ilyinykh *et al.*, 2004). Кроме того, активация ВЯП у непарного шелкопряда отмечалась при инфицировании гусениц чужеродным вирусом (Wood *et al.*, 1988), а также в период культивирования насекомых на искусственной питательной среде, обедненной витаминами (Lindroth *et al.*, 1991).

В литературе также описаны случаи активации вирусной инфекции у таких видов, как яблонная плодожорка (Карпов, 1979), шелкопряд-монашенка *Lymantria monacha* (L.) (Ильиных, Ульянова, 2005), капустная совка (Wood *et al.*, 1988), капустная металлоидка (Fuxa *et al.*, 1999, 2002), *Malacosoma disstria* (Hb.) (Cooper *et al.*, 2003) и других насекомых. Однако в литературе не обнаружено сведений, прямо указывающих на то, что смертность насекомых в описанных случаях была результатом активации именно скрытой, а не открытой вирусной инфекции. А в цитированных выше работах по моделированию латентной ви-

русной инфекции у индийской моли (Burden *et al.*, 2002) и *S. exigua* (Cabodevilla *et al.*, 2011b) эксперименты по активации скрытой инфекции, к сожалению, не проводились.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вертикальная передача бакуловирусов у насекомых продемонстрирована как в полевых условиях, так и при искусственном разведении лабораторных культур насекомых. Вирус может передаваться следующей генерации насекомых в виде открытой инфекции, а также в латентном состоянии, не вызывая смертности особей дочернего поколения. Смертность у разных видов насекомых в результате вертикальной передачи вируса варьирует от 0.5 до 100%. По-видимому, уровень инфекции или смертности особей от вироза в поколении F₁ зависит от видовой принадлежности насекомых и степени их резистентности к вирусной инфекции. Частота вертикальной передачи может быть обусловлена также биологической активностью вирусов и их способностью преодолевать защитные барьеры насекомых. Латентная вирусная инфекция может формироваться в результате инфицирования насекомых вирусом и передаваться следующим поколениям, не приводя к заболеваниям и смертности особей-вирусоносителей.

Предстоит выяснить механизмы блокирования репликации и сборки бакуловирусов при латентных инфекциях. Кроме того, не продемонстрирована способность скрытого вируса к инициации острой инфекции, приводящая к смертности особей, в прямых экспериментах. Изучение этих вопросов может стать ключом к пониманию механизмов формирования бакуловирусных заболеваний в культурах клеток насекомых, лабораторных линиях и природных популяциях массовых видов насекомых.

Работа выполнена в рамках Программы фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2013–2020 гг. (№ VI.51.1.5) при финансовой поддержке РФФИ (грант 14-04-00615а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ильиных А.В., Поленогова О.В. Демонстрация отдаленного эффекта вертикальной передачи бакуловируса на примере непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Lymantriidae) // Журн. общ. биологии. 2012. № 5. С. 389–395.

Ильиных А.В., Ульянова Е.Г. Латентность бакуловирусов // Изв. РАН. Сер. биол. 2005. № 5. С. 599–606.

Карпов А.Е. Латентность бакуловирусов и ее практическое значение // Мол. биология. 1979. Т. 22. С. 74–83.

Оберемок В.В. Доказательство трансвариальной передачи вируса ядерного полиэдроза непарного шелкопряда *Lymantria dispar* Nucleopolyhedrovirus

(Fam. Baculoviridae) методом RAPD-PCR // Журн. общ. биологии. 2008. № 5. С. 397–399.

Abul-Nasr S.E., Ammar E.D., Abul-Ela S.M. Effects of nuclear polyhedrosis virus on various developmental stages of the cotton leafworm *Spodoptera littoralis* (Boisd) // J. Appl. Entomol. 1979. V. 88. P. 181–187.

Arif B., Escasa S., Pavlik L. Biology and genomics of viruses within the genus Gammabaculovirus // Viruses. 2011. V. 3. P. 2214–2222.

Aruga H. Induction of virus infection / Ed. Steinhaus E.A. Insect Pathology, An Advanced Treatise. V. 1. N.Y.: Acad. Press, 1963. P. 499–530.

Bertin J., Mendrysa S.M., LaCount D.J., Gaur S., Krebs J.F., Armstrong R.C., Tomaselli K.J., Friesen P.D. Apoptotic suppression by baculovirus P35 involves cleavage by and inhibition of a virus-induced CED-3/ICE-like protease // J. Virol. 1996. V. 70. P. 6251–6259.

Bryant B., Clem C.J. Caspase inhibitor P35 is required for the production of robust baculovirus virions in *Trichoplusia ni* TN-368 cells // J. Gen. Virol. 2009. V. 90. P. 654–661.

Bump N.J., Hackett M., Hugunin M., Seshagiri S., Brady K., Chen P., Ferenz C., Franklin S., Ghayur T., Li P., Licari P., Mancovich J., Shi L., Greenberg A.H., Miller L.K., Wong W.W. Inhibition of ICE family proteases by baculovirus antiapoptotic protein p35 // Science. 1995. V. 269. P. 1885–1888.

Burand J.P., Kim W., Welch A., Elkinton J.S. Identification of a nucleopolyhedrovirus in winter moth populations from Massachusetts // J. Invertebr. Pathol. 2011. V. 108. P. 217–219.

Burden J.P., Griffiths C.M., Cory J.S., Smith P., Sait S.M. Vertical transmission of sublethal granulovirus infection in the Indian meal moth, *Plodia interpunctella* // Mol. Ecol. 2002. V. 11. P. 547–555.

Burden J.P., Nixon C.P., Hodgkinson A.E., Rossee R.D., Sait S.M., King L.A., Hails R.S. Covert infections as a mechanism for long-term persistence of baculoviruses // Ecol. Lett. 2003. V. 6. P. 524–531.

Cabodevilla O., Ibacez I., Simyn O., Murillo R., Caballero P., Williams T. Occlusion body pathogenicity, virulence and productivity traits vary with transmission strategy in a nucleopolyhedrovirus // Biol. Control. 2011a. V. 56. P. 184–192.

Cabodevilla O., Villar E., Virto C., Murillo R., Williams T., Caballero P. Intra- and intergenerational persistence of an insect nucleopolyhedrovirus: adverse effects of sublethal disease on host development, reproduction, and susceptibility to superinfection // Appl. Environ. Microbiol. 2011b. V. 77. P. 2954–2960.

Cooper D., Cory J.S., Theilmann D.A., Myers J.H. Nucleopolyhedroviruses of forest and western tent caterpillars: cross-infectivity and evidence for activation of latent virus in high-density field populations // Ecol. Entomol. 2003. V. 28. P. 41–50.

Cory J.S., Clarke E.E., Brown M.L., Hails R.S., O'Reilly D.R. Microparasite manipulation of an insect: the influence of the egt gene on the interaction between a baculovirus and its lepidopteran host // Funct. Ecol. 2004. V. 18. P. 443–450.

Eastwell K.C., Cossentine J.E., Bernardy M.G. Characterisation of *Cydia pomonella* granulovirus from codling

- moths in a laboratory colony and in orchards of British Columbia // *Ann. App. Biol.* 1999. V. 134. P. 285–291.
- Elam P., Vail P.V., Schreiber F. Infectivity of *Autographa californica* nuclear polyhedrosis virus extracted with digestive fluids of *Heliothis zea*, *Estigmene acrea*, and carbonate solutions // *J. Invertebr. Pathol.* 1990. V. 55. P. 278–283.
- Engelhard E.K., Volkman L.E. Developmental resistance in fourth instar *Trichoplusia ni* orally inoculated with *Autographa californica* M nuclear polyhedrosis virus // *Virology*. 1995. V. 209. P. 384–389.
- Evans H.F. The influence of larval maturation on responses of *Mamestra brassicae* L. to nuclear polyhedrosis virus infection // *Arch. Virol.* 1983. V. 75. P. 163–170.
- Fuxa J.R., Richter A.R. Selection for an increased rate of vertical transmission of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) nuclear polyhedrosis virus // *Environ. Entomol.* 1991. V. 20. P. 603–609.
- Fuxa J.R., Sun J.-S., Weidner E.H., LaMotte L.R. Stressors and rearing diseases of *Trichoplusia ni*: evidence of vertical transmission of NPV and CPV // *J. Invertebr. Pathol.* 1999. V. 74. P. 149–155.
- Fuxa J.R., Richter A.R., Ameen A.O., Hammock B.D. Vertical transmission of TnSNPV, TnCPV, AcMNPV, and possibly recombinant NPV in *Trichoplusia ni* // *J. Invertebr. Pathol.* 2002. V. 79. P. 44–50.
- Goldberg A.V., Romanowski V., Federici B.A., Sciocco de Cap A. Effect of the epap granulovirus on its host, *Epinotia aporema* (Lepidoptera: Tortricida) // *J. Invertebr. Pathol.* 2002. V. 80. P. 148–159.
- Goulson D., Cory J.S. Sublethal effects of baculovirus in the cabbage moth, *Mamestra brassicae* // *Biol. Control.* 1995. V. 5. P. 361–367.
- Graham R.I., Tummala Y., Rhodes G., Cory J.S., Shirras A., Grzywacz D., Wilson K. Development of a real-time qPCR assay for quantification of covert baculovirus infections in a major African crop pest // *Insects*. 2015. V. 6. P. 746–759.
- Han Y., van Houte S., Drees G.F., van Oers M.M., Ros V.I.D. Parasitic manipulation of host behaviour: baculovirus SeMNPV EGT facilitates tree-top disease in *Spodoptera exigua* larvae by extending the time to death // *Insects*. 2015. V. 6. P. 716–731.
- Harrison R.L., Keena M.A., Rowley D.L. Classification, genetic variation and pathogenicity of *Lymantria dispar* nucleopolyhedrovirus isolates from Asia, Europe, and North America // *J. Invertebr. Pathol.* 2013. V. 116. P. 27–35.
- Harrison R.L., Herniou E.A., Jehle J.A., Theilmann D.A., Burand J.P., Becnel J.J., Krell P.J., van Oers M.M., Mowery J.D., Bauchan G.R., *Ictv Report Consortium*. ICTV Virus Taxonomy Profile: Baculoviridae // *J. Gen. Virol.* 2018. V. 99. P. 1185–1186.
- Hoover K., Grove M.J., Su S. Systemic component to intrastadial developmental resistance in *Lymantria dispar* to its baculovirus // *Biol. Control.* 2002. V. 25. P. 92–98.
- Ikeda M., Yamada H., Hamajima R., Kobayashi M. Baculovirus genes modulating intracellular innate antiviral immunity of lepidopteran insect cells // *Virology*. 2013. V. 435. P. 1–13.
- Ilyinykh A.V., Shternshis M.V., Kuzminov S.V. Exploration into a mechanism of transgenerational transmission of nucleopolyhedrovirus in *Lymantria dispar* L. in Western Siberia // *BioControl*. 2004. V. 49. P. 441–454.
- Khurad A.M., Mahulikar A., Rathod M.K., Rai M.M., Kanginakudru S., Nagaraju J. Vertical transmission of nucleopolyhedrovirus in the silkworm, *Bombyx mori* L. // *J. Invertebr. Pathol.* 2004. V. 87. P. 8–15.
- Kouassi L.N., Tsudo K., Goto C., Mukarava S., Sakamaki S., Kusigemati K., Nakamura M. Prevalence of latent virus in *Spodoptera litura* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae) and its activation by heterologous virus // *Appl. Entomol. Zool.* 2009. V. 44. P. 95–102.
- Kukan B. Vertical transmission of nucleopolyhedrovirus in insects // *J. Invertebr. Pathol.* 1999. V. 74. P. 103–111.
- Lee J.-C., Chen H.-H., Chao Y.-C. Persistent baculovirus infection results from deletion of the apoptotic suppressor gene p35 // *J. Virol.* 1998. V. 72. P. 9157–9165.
- Lin C.-L., Lee J.-C., Chen H.-H., Wood H.A., Li M.-L., Li C.-F., Chao Y.-C. Persistent Hz-1 virus infection in insect cells: evidence for insertion of viral DNA into host chromosomes and viral infection in a latent status // *J. Virol.* 1999. V. 73. P. 128–139.
- Lindroth R.L., Barmann M.A., Weisbrod A.V. Nutrient deficiencies and the gypsy moth, *Lymantria dispar*: effect on banal performance and detoxication enzyme activities // *J. Insect. Physiol.* 1991. V. 37. P. 45–52.
- Liu Z., Yang F., Qi Y., Zhu Y., Zhu F. Vertical transmission of baculovirus and expression of baculovirus-mediated green fluorescent protein gene in successive generations of *Helicoverpa armigera* // *Acta Entomol. Sinica*. 2001. V. 44. P. 1–8.
- Luhl R. Versuche mit insectenpatigenen polyederviren und chemischen stressoren zur bekämpfung forstschädlicher raupen // *Z. Angew. Entomol.* 1974. Bd 76. S. 49–53.
- Manji G.A., Hozar R.R., LaCount D.J., Frisen P.D. Baculovirus inhibitor of apoptosis functions at or upstream of the apoptotic suppressor P35 to prevent programmed cell death // *J. Virol.* 1997. V. 71. P. 4509–4516.
- Matthews H.J., Smith I., Edwards J.P. Lethal and sublethal effects of a granulovirus on the tomato moth *Lacanobia oleracea* // *J. Invertebr. Pathol.* 2001. V. 80. P. 73–80.
- Milks M.L., Burnstyn I., Myers J.M. Influence of larval age on the lethal and sublethal effects of nucleopolyhedrovirus of *Trichoplusia ni* in the cabbage looper // *Biol. Control.* 1998. V. 12. P. 119–126.
- Milks M.L., Myers J.M. The development of larval resistance to a nucleopolyhedrovirus is not accompanied by an increased virulence in the virus // *Evol. Ecol.* 2001. V. 14. P. 645–664.
- Milks M.L., Myers J.M., Leptich M.K. Costs and stability of cabbage looper resistance to a nucleopolyhedrovirus // *Evol. Ecol.* 2002. V. 16. P. 369–385.
- Murillo R., Hussey M.S., Possee R.D. Evidence for covert baculovirus infections in a *Spodoptera exigua* laboratory culture // *J. Gen. Virol.* 2011. V. 92. P. 1061–1070.
- Murray K.D., Elkington J.S. Environmental contamination of egg masses as a major component of transgenerational transmission of gypsy moth nuclear polyhedrosis virus (LdMNPV) // *J. Invertebr. Pathol.* 1989. V. 53. P. 324–334.
- Murray K.D., Shieds K.S., Burand J.P., Elkington J.S. The effect of gypsy moth metamorphosis on the development of nuclear polyhedrosis virus infection // *J. Invertebr. Pathol.* 1991. V. 57. P. 352–361.

- Myers J., Malakar H.R., Cory J.S. Syblethal nucleopolyhedrovirus infection effects on female pupal weight, egg mass size, and vertical transmission in gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) // Environ. Entomol. 2000. V. 29. P. 1268–1272.
- Myers J.H., Cory J.S. Ecology and evolution of pathogens in natural populations of Lepidoptera // Evol. Appl. 2016. V. 9. P. 231–247.
- Neeglund Y.F., Mathad S.B. Transmission of nuclear polyhedrosis virus in laboratory population of the armyworm, *Mythimna (Pseudaletia) separata* // J. Invertebr. Pathol. 1978. V. 31. P. 143–147.
- O'Reilly D.R., Miller L.K. A baculovirus blocks insect molting by producing ecdysteroid UDP-glucosyltransferase // Science. 1989. V. 245. P. 1110–1112.
- Park E.J., Yin C.-M., Burand J.P. Baculovirus replication alters hormone-regulated host development // J. Gen. Virol. 1996. V. 77. P. 547–554.
- Passarelli A.L. Barriers to success: How baculoviruses establish efficient systemic infections // Virology. 2011. V. 411. P. 383–392.
- Patil U.R., Savanurmath C.J., Mathad S.B., Aralaguppi P.I., Ingalthalli S.S. Effects of polyhedrosis virus on the growth, development and reproduction in surviving generations of the armyworm *Mythimna (Pseudaletia) separate* (Walker) // J. Appl. Entomol. 1989. V. 108. P. 527–532.
- Popham H.J.R., Bischoff D.S., Slavicek J.M. Both *Lymantria dispar* nucleopolyhedrovirus Enhancin genes contribute to viral potency // J. Virol. 2001. V. 75. P. 8639–8648.
- Roelvink P.W., Corsaro B.G., Granados R.R. Characterization of the *Helicoverpa armigera* and *Pseudaletia unipuncta* granulovirus enhancin genes // J. Gen. Virol. 1995. V. 76. P. 2693–2705.
- Rohrmann G.R. Baculovirus molecular biology. 3rd ed. Bethesda (MD): Nat. Center Biotechnol. Inform. (US), 2013. 347 p.
- Sait S.M., Begon M., Thompson D.J. The influence of a sublethal baculovirus infection in the Indian meal moth, *Plodia interpunctella* // J. Anim. Ecol. 1994a. V. 63. P. 541–550.
- Sait S.M., Begon M., Thompson D.J. Long-term population dynamics of the Indian meal moth *Plodia interpunctella* and its granulosis virus // J. Anim. Ecol. 1994b. V. 63. P. 861–870.
- Sait S.M., Gage M.J.G., Cook P.A. Effect of a fertility-reducing baculovirus on sperm numbers and sizes in the Indian meal moth, *Plodia interpunctella* // Funct. Ecol. 1998. V. 12. P. 56–62.
- Shapiro M., Robertson J.L. Yield and activity of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) nucleopolyhedrosis virus recovered from survivors of viral challenge // J. Econ. Entomol. 1987. V. 80. P. 901–905.
- Shikata M., Shibata H., Sakurai M., Sano Y., Hashimoto Y., Matsumoto T. The ecdysteroid UDP-glucosyltransferase gene of *Autographa californica* nucleopolyhedrovirus alters the molting and metamorphosis of a non-target insect, the silkworm, *Bombyx mori* (Lepidoptera, Bombycidae) // J. Gen. Virol. 1998. V. 76. P. 1547–1551.
- Slavicek J.M., Popham H.J.R., Riegel C.I. Deletion of the *Lymantria dispar* multicapsid nucleopolyhedrovirus ecdysteroid UDP-glucosyltransferase gene enhances viral killing speed in the last instar of the gypsy moth // Biol. Control. 1999. V. 16. P. 91–103.
- Smith P.H., Vlak J.M. Biological activity of *Spodoptera exigua* nuclear polyhedrosis virus against *S. exigua* larvae // J. Invertebr. Pathol. 1988. V. 51. P. 107–114.
- Vail P.V., Hall I.M. Susceptibility of the pupa of the cabbage looper, *Trichoplusia ni*, to nucleopolyhedrosis virus // J. Invertebr. Pathol. 1969. V. 14. P. 227–236.
- Vilaplana L., Wilson K., Redman E.M., Cory J.S. Pathogen persistence in migratory insects: high levels of vertically-transmitted virus infection in field populations of the African armyworm // Evol. Ecol. 2010. V. 24. P. 147–160.
- Virto C., Zarate C.A., Lopez-Ferber M., Murillo R., Caballero P., Williams T. Gender-mediated differences in vertical transmission of a nucleopolyhedrovirus // PLoS One. 2013. V. 8. P. e70932.
- Virto C., Navarro D., Tellez M.M., Herrero S., Williams T., Murillo R., Caballero P. Natural populations of *Spodoptera exigua* are infected by multiple viruses that are transmitted to their offspring // J. Invertebr. Pathol. 2014. V. 122. P. 22–27.
- Wang P., Granados R.R. An intestinal mucin is the target for a baculovirus enhancin // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1997. V. 94. P. 6977–6982.
- Wang P., Granados R.R. Observations on the presence of the peritrophic membrane in larval *Trichoplusia ni* and its role in limiting baculovirus infection // J. Invertebr. Pathol. 1998. V. 72. P. 57–62.
- Wang P., Hammer P.A., Granados R.R. Interaction of *Trichoplusia ni* granulosis virus-encoded enhancin with the midgut epithelium and peritrophic membrane of four lepidopteran insects // J. Gen. Virol. 1994. V. 66. P. 541–550.
- Washburn J.O., Kirkpatrick B.E., Volkman L.E. Insect protection against viruses // Nature. 1996. V. 383. P. 767.
- Wood H.A., Smith I.R.L., Crook N.E. Do latent baculoviruses exist and what is their importance? // Proc. 18th Int. Congr. Entomol. Abstract Vol. Vancouver: Entomol. Soc. America, 1988. P. 251.
- Yamao M., Katayama N., Nakazawa H., Yamakawa M., Hayashi Y., Hara S., Kamei K., Mori H. Gene targeting in the silkworm by use of a baculovirus // Genes Dev. 1999. V. 13. P. 511–516.
- Young S.Y., Yearian W.C. Nuclear polyhedrosis virus infection of *Pseudaletia includens* (Lep.: Noctuidae) larvae: effect on post larval stages and transmission // Entomophaga. 1982. V. 27. P. 61–66.
- Young S.Y. Effect of nuclear polyhedrosis virus in *Spodoptera ornitogalli* larvae on post larval stages and dissemination of adults // J. Invertebr. Pathol. 1990. V. 55. P. 69–75.
- Zhang P., Yang K., Dai X., Pang Y., Su D. Infection of wild-type *Autographa californica* multicapsid nucleopolyhedrovirus induces in vivo apoptosis of *Spodoptera litura* larvae // J. Gen. Virol. 2002. V. 83. P. 3003–3011.

The Vertical Transmission of Baculoviruses

A. V. Ilyinikh[#]

Institute of Animal Systematics and Ecology SB RAS, ul. Frunze 11, Novosibirsk, 630091 Russia

[#]e-mail: ifa83@mail.ru

Baculoviruses and their host insects are commonly used objects for study interrelations in host-pathogen system. The great interest to baculoviruses is related to their use as molecular vectors for the delivery and expression of foreign genes in the insect organism and cell cultures. Important data on diagnostics of latent viruses in insects and evidence of their vertical transmission were obtained during the last decades by molecular biology methods. The data available on the role of the vertical transmission in the system of interrelations between baculoviruses and their host insects at various ecological levels are reviewed.