

프루텔고치벌(*Cotesia plutellae*) 폴리드나바이러스 복제와 산란 습성김용균* · 배상기 · 이선영
안동대학교 농생물학과Polydnavirus Replication and Ovipositional Habit of *Cotesia plutellae*

Yonggyun Kim*, Sangki Bae and Sunyoung Lee

Department of Agricultural Biology, Andong National University, Andong, Republic of Korea

ABSTRACT : An endoparasitoid wasp, *Cotesia plutellae*, has been used for a biological control agent against the diamondback moth, *Plutella xylostella*. It has a symbiotic polydnavirus in their reproductive tract, which is required for its successful parasitization. Here, we measured a specific replication time of the polydnavirus during female development of *C. plutellae*. We, also, analyzed the reproductive potentials of female *C. plutellae* under mating or different host conditions. At 25°C, pupal *C. plutellae* began to develop adult tissues such as compound eyes and wings since day 2. At day 5, all adult tissues including antennae were developed and were ready to emerge. With polyclonal antibody raised against *C. plutellae* polydnavirus, an immunoblotting could confirm virus replication at day 4 during pupal stage. Virus particles could be visualized by transmission electron microscope in the oviduct lumen of day 5 pupae. After adult eclosion, venom gland and ovarian calyx increased in size, though ovarioles did not. Mated females layed large number of eggs (over 60%) at first 4 days during their mean longevity of ca. 8 days at 25°C. Unmated females showed less active ovipositional behavior, where all the eggs developed into males. *C. plutellae* parasitized both *P. xylostella* and fall webworm, *Hyphantria cunea*. However, *C. plutellae* developed faster and showed higher successful parasitization in *P. xylostella* than in *H. cunea*.

KEY WORDS : *Cotesia plutellae*, Endoparasitoid, Oviposition, Polydnavirus, Virus replication

초 록 : 내부기생충의 일종인 프루텔고치벌(*Cotesia plutellae*)이 배추좀나방(*Plutella xylostella*)을 대상으로 생물적 방제제로 이용되고 있다. 이 기생충은 생식기관에 폴리드나바이러스를 공생시키고, 이 바이러스의 존재는 기생충의 성공적 기생에 필수적이다. 본 연구는 암컷 프루텔고치벌 성장에 따라 폴리드나바이러스의 복제시기를 결정하였으며, 또한 교미나 기주 요인에 따른 암컷의 생식 능력을 분석하였다. 기생충은 25°C 발육조건에서 용화 2일째 접눈과 날개와 같은 성충조직을 발달시키기 시작했으며, 5일째에는 촉각을 포함한 모든 성충조직이 발달되어 우화 직전 단계의 모습을 보였다. 프루텔고치벌 폴리드나바이러스에 대한 다클론성항체에 의한 면역블로팅 분석은 용화 4일째에서 바이러스 복제를 확인할 수 있었다. 바이러스 입자들은 용화 5일째 산란관 내부에서 투과전자현미경으로 관찰되었다. 우화후 난소소관의 길이는 변하지 않았지만, 독샘과 난소반침의 크기는 증가했다. 교미한 암컷은 25°C에서 약 8일간 생존하였으며, 초기 4일동안 집중된(60% 이상) 산란을 보였다. 미교미 암컷은 교미한 암컷에 비해 낮은 산란을 보였으며, 이 미수정난은 모두 수컷으로 발육하였다. 프루텔고치벌은 배추좀나방과 미국흰불나방(*Hyphantria cunea*) 모두를 기생시킬 수 있었다. 그러나 배추좀나방에서 더 빠르고, 높은 기생율을 보였다.

검색어 : 프루텔고치벌, 내부기생충, 산란, 폴리드나바이러스, 바이러스복제

*Corresponding author. E-mail: hosanna@andong.ac.kr

프루텔고치벌(*Cotesia plutellae*)은 내부기생충으로 대상 곤충의 혈강에 산란후 고치를 형성하기 직전에 기주 체내에서 탈출하여 기주를 사망에 이르게 한다. 이 고치벌은 국내 배추좀나방(*Plutella xylostella*)의 우점 천적으로 보고되었다(Oh *et al.*, 1997). 이 고치벌에 기생된 배추좀나방은 면역능력이 저하되고(Bae and Kim, 2004), 유충기간이 연장되는(Lee and Kim, 2004) 생리적 변화를 겪게 된다. 이러한 특성들은 이 고치벌을 이용한 국내 배추좀나방의 생물적 방제 전략에 응용될 수 있음을 제시하고 있다.

일부 맵시벌상과(Ichneumonoidea)에 속한 일부 곤충 종들은 폴리드나바이러스를 체내에 공생시킨다(Webb, 1998). 비교적 많은 종들이 폴리드나바이러스를 보유하고 있다고 보고된 밤나방살이고치벌아과(Microgastrinae)에 속한 종들과 같이 이 아과에 속한 프루텔고치벌도 이들 바이러스를 생식기관에 가지고 있다(Bae and Kim, 2004). 이 폴리드나바이러스는 프로바이러스 형태로 기주 기생충의 계놈상에 자신들의 계놈이 흩어진 조각 형태로 존재하며, 기생충의 세대진행에 따라 수직적으로 자신들의 영속성을 띤다(Stoltz and Vinson, 1979; Stoltz, 1993).

폴리드나바이러스의 복제는 암컷 기생충 산란관 영역인 난소기부(ovarian calyx)에서 주로 국한된다(Stoltz *et al.*, 1976). 복제의 시기와 기작은 잘 알려지지 않았지만, 맵시벌 일종인 *Camponotus sonorensis*의 경우 번데기 발육시기에 탈피호르몬의 영향으로 유도되는 것으로 보고되고 있다(Webb and Summers, 1992). 복제된 바이러스는 산란관 내강에 존재하다가 기생충의 산란과 함께 대상 곤충의 혈강안으로 주입된다. 대상 곤충 혈강에서 폴리드나바이러스는 최종 목표 조직들에서(예, 혈구, 지방체 등) 이들의 유전자들이 발현되며, 이에 따라 대상 곤충의 면역 및 발육 생리를 교란시켜 기주 기생충의 발육에 유리한 방향으로 돕게 된다. 프루텔고치벌 폴리드나바이러스는 비자연 기주인 파밤나방(*Spodoptera exigua*)에 주입될 경우, 유충기간을 연장시키고, 용화를 억제시키는 효과를 보였다(Kim and Kim, 2004).

본 연구는 프루텔고치벌의 성공적 기생에 중요한 폴리드나바이러스의 복제시기를 결정하는 데 목표를 가졌고, 또한 이후 암컷의 산란 습성을 교미와 기주에 따라 조사하였다.

재료 및 방법

프루텔고치벌 증식

고치벌의 증식 기주로서 배추좀나방(*P. xylostella*)을 이용하였다. 배추좀나방 유충은 배추잎으로 사육되었고, 성충은 10% 설탕물을 공급받았다. 전 사육기간 동안 온도 $25 \pm 1^\circ\text{C}$, 상대습도 $60 \pm 10\%$, 광주기 16 : 8h (L : D)의 조건에서 유지되었다. 미국흰불나방(*H. cunea*) 유충은 누에 사료(한국잠사협회, 청원)로 사육되었다. 일반적 사육조건은 배추좀나방과 동일하였다.

프루텔고치벌은 안동에서 채집되어 실내 누대 사육된 집단(Bae and Kim, 2004)을 이용하였다. 우화된 암수 모두에게 50% 설탕물이 공급되고, 24시간동안 상기의 일반 사육 조건에서 교미하게 했다. 배추좀나방 2령충 시기에 교미된 암수를 투입시켜 상기의 사육조건에서 24시간 기생시켰다. 이때 배추좀나방과 암컷 고치벌의 비율은 3 : 1로 맞추었다. 동일 고치벌 집단은 3회 이상 기생에 이용되지 않았다. 용화된 고치벌은 매일 수거하였으며, 일반 사육조건에서 일별 성충 조직 발달 분석에 이용하였다.

조직 및 폴리드나바이러스 관찰

고치벌 생식기관 관찰은 Kim and Kim (2004)의 방법으로 난소소관, 독샘, 그리고 난소받침의 크기를 각각 조사하였다. 이때 각 조직의 크기는 조직의 장축의 최대 길이를 측정된 것을 대표하였다.

폴리드나바이러스를 관찰하기 위해 투과전자현미경을 이용하였다. 5일째 번데기 암컷으로부터 생식기관을 적출하고, 실내온도 2시간동안 3% glutaraldehyde가 포함된 0.2 M 인산완충용액(pH 7.0)에서 고정되었으며, 이후 2%의 OsO_4 에서 2시간동안 다시 후고정 처리되고, 0.1% aqueous uranyl acetate에 12시간 이상 노출시켰다. 탈수 처리는 에탄올 농도별 (30-100%)로 30분씩 6단계에서 실시되었다. 이때 spurr resin (EMS, WA, USA)으로 70°C 에서 18시간동안 포매 처리되었다. 초절편(80 nm) 시료는 2% uranyl acetate에서 15분 그리고 0.5% lead citrate에서 7분씩 이중 염색되었다. 이후 투과전자현미경(EM 109, Zeiss, Germany)을 이용하여 관찰하였다.

면역블로팅 분석

프루텔고치벌의 폴리드나바이러스 복제시기를 결정하기 위해서 일별 발육된 고치벌 용에서 단백질을 추출하고, 이를 10% SDS-PAGE (sodium dodecylsulfate-polyacrylamide gel electrophoresis)에서 변성전기영동하였다. 분리된 단백질을 반건조상태로 nitrocellulose membrane으로 옮겼다(Moon and Kim, 2003). 프루텔고치벌 폴리드나바이러스 항체(1,000배 희석)와 결합시킨 후 2차 항체의 alkaline phosphatase를 대상으로 nitro blue tetrazolium/5-bromo-4-chloro-3-indolyl phosphate (NBT/BCIP, Sigma, USA)로 발색 반응시켰다.

자료 분석

고치벌 발육기간, 조직 크기 및 산란수 결과 분석은 SAS 프로그램(SAS Institute, 1989)의 one-way ANOVA 분석후 최소유의차 검정법으로 평균간 비교를 실시하였다.

결 과

폴리드나바이러스 복제시기

우화 첫째 날부터 프루텔고치벌은 대상 곤충을 기생시킬 수 있다는 것이 관찰되었다. 이는 용 시기부터 미리 난황축적과정이나 폴리드나바이러스 복제가 시작되었다는 것을 의미한다. 정확한 바이러스 복제시기를 결정하기 위해 25°C에서 사육된 고치벌 용을 일별로 분리하였다. 용 표피를 제거하고 성충조직의 발달을 조사한 결과, 용화 2일째부터 뚜렷한 성충조직(예, 접눈, 날개)의 발달을 볼 수 있었고, 용화 5일째에는 촉각까지 모든 성충조직의 발달을 마치고, 우화 직전 단계를 보여주었다(Fig. 1A). 이러한 일별 고치벌 용으로부터 단백질을 추출하여, 프루텔고치벌 폴리드나바이러스 항체로 면역블로팅 분석을 실시한 결과, 35 kDa의 바이러스 표피단백질이(Kim and Kim, 2004) 성충조직의 암화가 일어나는 4일째 및 5일째 추출물로부터 확인되었다(Fig. 1B). 전자현미경으로 5일째 고치

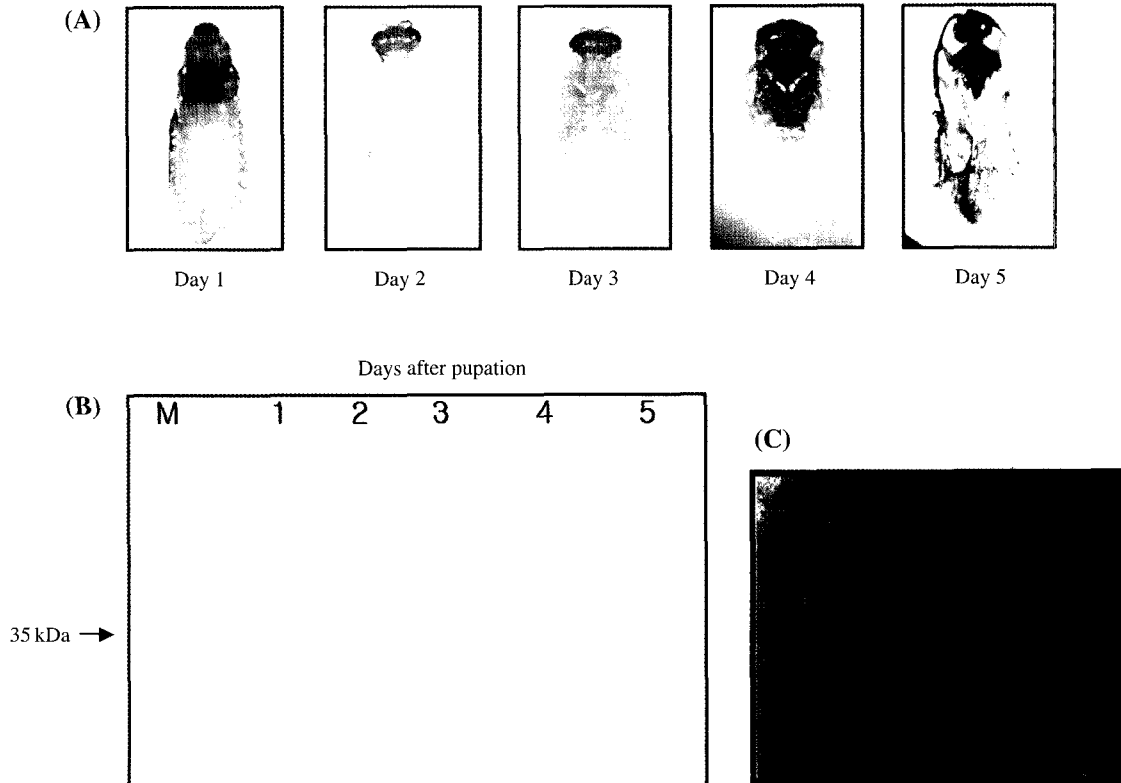


Fig. 1. Replication period of *Cotesia plutellae* polydnavirus. (A) Adult tissue development observed after opening pupal cuticle (B) Immunoblotting analysis of polydnavirus in different-aged pupae. 'M' indicates molecular weight marker. (C) Transmission electron microscope observation (under 3,597× magnification) of polydnavirus in the oviduct lumen of 5 days old pupa at 25°C.

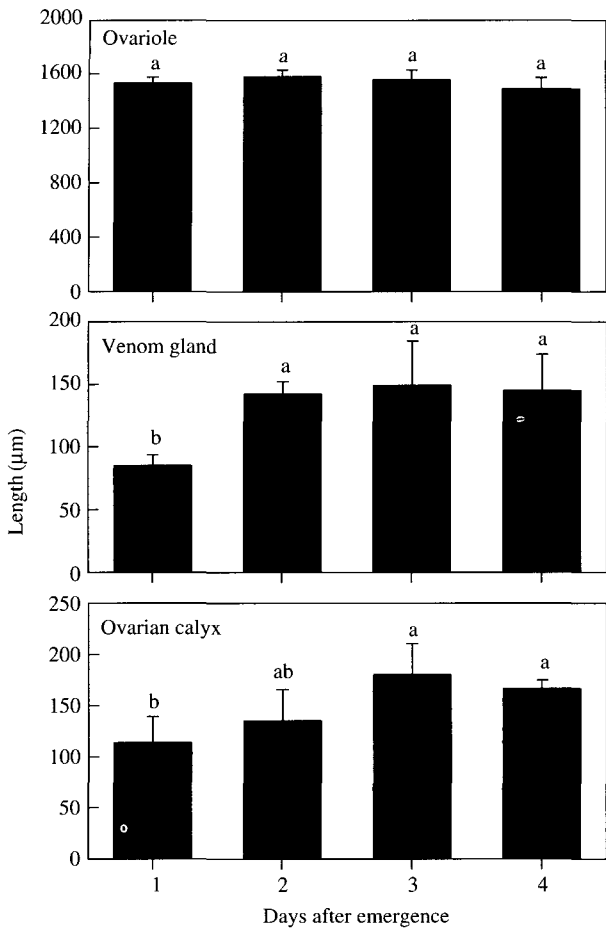


Fig. 2. Comparative growth of internal reproductive organs of adult *Cotesia plutellae*. Each measurement consisted of more than 10 observations. Error bar indicates standard deviation. Different letters above error bars indicate significant difference between means at $\alpha=0.05$ (LSD test).

벌 용 산란관을 살펴보면 전형적 폴리드나바이러스 입자가 자리하고 있는 것을 확인할 수 있었다(Fig. 1C).

프루텔고치벌 생식 능력

암컷 프루텔고치벌의 생식 및 기생 능력과 직접적 관련이 있는 기관인 난소소관, 독샘 그리고 난소받침 구조가 우화이후 분석되었다(Fig. 2). 프루텔고치벌의 난소는 긴(2mm 이상) 끝끝에 연결되어 체벽에 부착되어 있으며, 다수의 난소소관이 난소의 장축 방향으로 모여 있는 구조를 보였다. 난소소관의 길이는 우화 이후 변화가 없었다. 이는 알 형성에 필요한 난황축적 과정이 용시기에 진행되었음을 내포하고 있다. 그러나 기생에 중요한 독샘과 난소받침은 우화 이후 초기 2

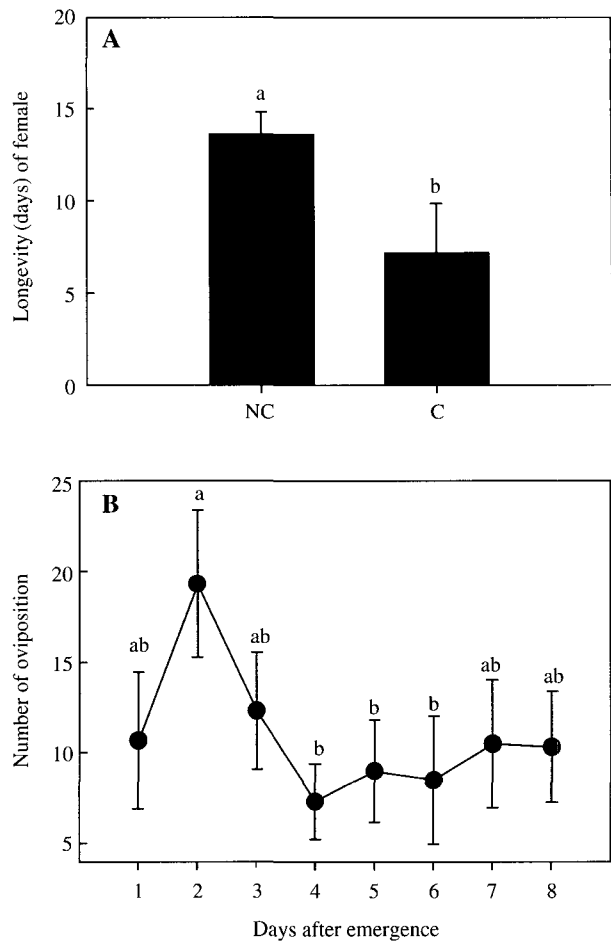


Fig. 3. Ovipositional capacity of *Cotesia plutellae*. (A) Comparison of life span between non copulated ('NC') and copulated ('C') females, where N = 30. (B) Daily fecundity of the mated females on 2nd instar larvae of *Plutella xylostella*. Each oviposition cage (10 × 10 × 10 cm) consisted of 1 female and 3 males in addition to more than 50 *P. xylostella* larvae. Each measurement consisted of 5 replications. Error bar indicates standard deviation. Different letters above error bars indicate significant difference between means at $\alpha=0.05$ (LSD test).

일동안 뚜렷한 성장을 보였고, 이후 일정한 크기를 유지하였다.

정상적으로 교미하는 암컷은 25°C에서 약 7-8일의 성충 수명을 보였다(Fig. 3A). 그러나 미교미 암컷은 약 13일까지 수명이 연장되었다. 교미 상태(암컷 1마리: 수컷 3마리)의 암컷은 약 86개의 산란을 보였으며, 성충 우화후 초기 4일까지 전체 60%의 산란이 이뤄졌다(Fig. 3B). 교미 암컷의 일별 평균 산란수는 12.7±1.6개인 반면, 미교미 암컷은 9.0±1.4개를 나타냈다. 교미된 암컷은 암수 모두의 자손을 생성하는 반면, 미교미 암컷은 수컷 자손만 형성하는 생식 형태를 보였다.

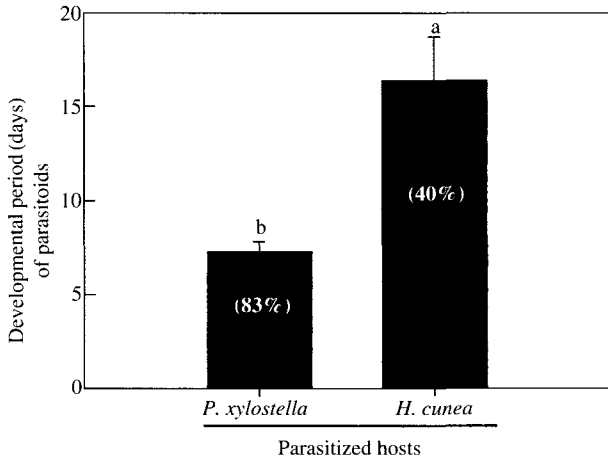


Fig. 4. Comparison of parasitization and development of *Cotesia plutellae* against two natural hosts, *Plutella xylostella* and *Hyphantria cunea*. The numbers in the parentheses indicate the mean parasitization efficiencies of the wasp against two hosts. Developmental period indicates time from oviposition to pupation. Each measurement consisted of 10 replications. Error bar indicates standard deviation. Different letters above error bars indicate significant difference between means at $\alpha=0.05$ (LSD test).

프루텔고치벌은 배추좀나방 뿐만 아니라 미국흰불나방도 기생시킬 수 있었다. 두 기주에서 각각 프루텔고치벌의 기생율과 산란이후 고치형성까지의 기간을 비교한 결과, 배추좀나방 기주에서 2배 이상의 기생율과 빠른 발육 속도를 보였다(Fig. 4).

고찰

폴리드나바이러스의 복제는 기작면에서 매우 흥미 있는 연구 대상이 된다. 비록 폴리드나바이러스의 게놈이 기주 기생봉의 게놈에 프로바이러스 형태로 자리하기 때문에 어떠한 기주 세포에서도 바이러스 복제가 이론적으로 가능하지만, 현재까지 알려진 기생봉-폴리드나바이러스 복합체에서는 단지 특정 시기의 암컷 생식기관에서만 바이러스 복제가 주로 이뤄진다고 보고되고 있다(Norton and Vinson, 1983; Webb and Summers, 1992). 본 연구의 프루텔고치벌의 폴리드나바이러스도 용시기에 바이러스 복제가 시작되며, 우화할 때는 산란관에 바이러스가 밀집되어 있는 모습을 보였다. 그러나 이러한 특이적 바이러스 복제 기작에 관해서 알려진 사실은 없다. 단지, 용시기에 성충 조직의 발달과 더불어 분비되는 탈피호르몬이 폴리드나바이러스 복제를 유도할 수 있다고 맵시벌류에서 보고

되고 있다(Webb and Summers, 1992). 본 연구에서도 성충조직의 암화가 일어나는 시기인 용화 4, 5일째 복제가 일어났다는 점에서 탈피호르몬이 본 기생봉의 바이러스 복제를 유도했을 것이라고 여겨진다.

용시기에 탈피호르몬의 분비 신호에 따라 폴리드나바이러스 복제 관련 유전자의 발현이 비روت되고 바이러스 복제를 유도한다는 가설은 이들 유전자의 유용성에 비해 매우 흥미를 갖게 한다. 일부 폴리드나바이러스의 유전자 전체 서열이 밝혀지면서, 이 바이러스 유래의 다양한 유전자 기능군이 보고되고 있다. 특별히 바이러스 복제에 관련되어 발현되는 유전자군을 class 1로 분류하여, 기생후 대상 곤충에서 발현하는 class 2 유전자군과 구별하였다(Theilmann and Summers, 1988). 바이러스 복제는 기생봉 게놈에서 바이러스 게놈 조각의 절제(excision) 단계를 거쳐, 회전환 모형(rolling circle model)으로 복제되는 것으로 추정된다(Webb, 1998). 이러한 이유는 바이러스 복제를 실시하는 세포수가 매우 적은 데도 불구하고 일시에 많은 숫자의 바이러스를 확보한다는 점에서 기인될 수 있다. 또한 각 바이러스 게놈 조각은 양쪽 말단이 마치 전이인자(transposons)에서 보는 바와 같은 긴 말단반복(long terminal repeat) 구조를 가지고 있다는 점이다. 즉, 복제가 시작될 무렵 긴 말단반복 구조는 절제과정으로 기생봉 게놈으로부터 빠져나오게 하고, 회전환모형 복제과정을 통해 이러한 반복구조는 재조합을 가능하게 하여 각 바이러스 게놈조각이 원형 구조를 갖게 한다. 이는 폴리드나바이러스 복제의 특징이라 할 수 있는 바이러스 조각의 불균등 복제량을 설명하는 데도 도움을 준다. 즉, *C. sonorensis*에서 보듯이 정확한 말단반복 구조를 가지는 W 바이러스 조각은 용이한 절제과정을 유도하여 많은 양으로 복제되는 반면, 불완전한 말단반복 구조를 지니는 B 바이러스 조각은 아마도 정확한 절제과정인식이 어려워 훨씬 적은 양으로 복제될 수 있다는 점이다(Cui and Webb, 1997). 그러나, 이상의 바이러스 복제 기작은 실험적으로 증명된 것이 아니라 여러 정황으로 추정된 가설이다.

다음으로 발육에 따른 바이러스 복제활동의 변이에 관해서 고찰해 볼 수 있다. 본 연구는 용화 4일째보다는 5일째 더욱 많은 바이러스 양을 검출할 수 있었다. 전자현미경 구조 관찰은 5일째 용시기 보다는 우화 첫날의 성충이 산란관에 더욱 많은 바이러스 입자를 가지고 있다는 것을 보였다(미보고자료). 이는 프루텔

고치벌에서는 비록 용시기에 폴리드나바이러스 복제가 유도되지만, 다른 기생봉에서 보는 바와 같이 성충 초기까지는 복제 속도가 증가할 수 있다는 것으로 해석된다(Webb, 1998). 본 연구의 조직별 구조 크기 성장 관찰자료를 살펴보면 초기 성충시기에 바이러스 복제 관련 구조가 증가하는 점에서도 이를 뒷받침하고 있다. 또한 여러 번의 기생(산란) 후 소모된 산란관 내 바이러스는 복제를 통해 빠르게 보충된다는 점에서(Strand *et al.*, 1992) 바이러스 복제와 기주의 산란 습성과는 밀접한 관계가 있는 것으로 여겨진다.

프루텔고치벌은 우화 초기부터 기생이 가능했고, 교미는 이러한 기생활동을 촉진시키는 결과를 초래했다. 또한 두 자연기주중 배추좀나방에 대해서 월등한 발육 속도 및 기생율을 보였다. 본 연구에서는 한 마리의 프루텔고치벌 암컷이 약 86마리의 배추좀나방을 기생시킬 수 있다고 측정하였는 데, 이는 Oh *et al.* (1997)이 발표한 평균 31.8개에 비해서 훨씬 월등한 산란수를 보였다. 이는 산란수를 조사하는 방법의 차이에서 기인된다고 볼 수 있다. 즉, Oh *et al.* (1997)은 암수의 비를 1:1로 제공하고, 배추좀나방 2, 3령을 매일 20마리씩 산란을 위해 공급하였다. 본 연구는 암수 비를 1:3으로 하여 교미를 더욱 유도하였고, 배추좀나방 2령충을 매일 100마리 이상 공급하여 산란의 최적 조건을 제공하였다. 그래서 본 연구에서 보듯 우화 2일째에서는 일부 반복에서는 20개 이상의 산란을 기록하여 Oh *et al.* (1997)이 제공한 20마리의 배추좀나방은 중복기생을 유도할 수 있는 기생조건이었다고 볼 수 있다.

흥미있는 것은 미국흰불나방에서 보다 배추좀나방 기주에서 프루텔고치벌은 더욱 빠른 발육 속도를 보였다는 것이다. 이는 프루텔고치벌은 기주 조건에 따라 발육 속도를 조절할 수 있다는 점이다. 즉, 기주의 발육관련 호르몬의 영향에 기생봉이 노출되어 있고, 이에 따라 기생봉의 발육 속도가 조절될 수 있다는 가설이다. 이러한 관계는 다른 고치벌류인 *Diachasmimorpha longicaudata*에서 찾아볼 수 있다. *D. longicaudata*의 발육은 기주의 탈피호르몬 주기에 의존하였다(Lawrence, 1988, 1991). 이는 이 기생봉의 기내 배양 시험에서 처리된 [³H]-ecdysone이 기생봉(*D. longicaudata*) 체내에서 [³H]-20-hydroxyecdysone으로 전이된다는 사실에서 뒷받침되었다(Lawrence and Hagedorn, 1986). 이러한 결과는 프루텔고치벌의 발육 속도 변이는 기주의 발육 관련 호르몬의 분비 주기와

관련이 있음을 추정하게 한다. 즉, 탈피호르몬 주기와 같이 기생봉의 발육 속도가 조절된다면, 미국흰불나방의 탈피주기가 배추좀나방에 비해 느리기 때문에 미국흰불나방에서는 기생봉의 발육 속도가 늦어지게 된다는 추론이다.

사 사

본 연구과제 수행은 농촌진흥청 바이오그린21사업과 한국과학재단의 지역대학우수과학자지원프로그램에서 지원받았다. 연구에 필요한 기자재는 농촌진흥청에서 지원하는 농학특성화대학 지원사업으로 확보되어 본 연구에 이용되었다.

Literature Cited

- Bae, S. and Y. Kim. 2004. Host physiological changes due to parasitism of a braconid wasp, *Cotesia plutellae*, on diamond-back moth, *Plutella xylostella*. *Comp. Biochem. Physiol.* 138A: 39-44.
- Cui, L. and B.A. Webb. 1997. Homologous sequences in the *Camponotus pennsylvanicus* polydnavirus genome are implicated in replication and nesting of the W segment family. *J. Virol.* 71: 8504-8513.
- Kim, Y. and J. Kim. 2004. Inhibitory effect of *Cotesia plutellae* bracovirus (CpBV) on development of a non-natural Host, *Spodoptera exigua*. *Korean J. Appl. Entomol.* 43: In press.
- Lawrence, P.Q. 1988. Ecdysteroid titers and integument changes in superparasitized puparia of *Anastrepha suspensa*. *J. Insect Physiol.* 34: 603-608.
- Lawrence, P.O. 1991. Hormonal effects on insects and other endoparasites *in vitro*. *In Vitro Cell. Dev. Biol.* 27: 487-496.
- Lawrence, P.O. and H.H. Hagedorn. 1986. Relationship between the ecdysteroid titres of a host and those of its parasite. *Insect Biochem.* 16: 163-168.
- Lee, S. and Y. Kim. 2004. Juvenile hormone esterase of diamond-back moth, *Plutella xylostella*, and parasitism of *Cotesia plutellae*. *J. Asia-Pacific Entomol.* 7: In press.
- Moon, J. and Y. Kim. 2003. Purification and characterization of vitellin and vitellogenin of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Noctuidae: Lepidoptera). *J. Asia-Pacific Entomol.* 6: 37-43.
- Norton, W.N. and S.B. Vinson. 1983. Correlating the initiation of virus replication with a specific pupal developmental phase of an ichneumonid parasitoid. *Cell Tissue Res.* 231: 387-398.
- Oh, M.R., S.S. Kim, J.D. Park, J.C. Paik and D.I. Kim. 1997. Biological characteristics of *Cotesia plutellae* (Hymenoptera: Braconidae), a larval parasitoid of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Korean J. Entomol.* 27: 79-84.
- Stoltz, D.B. 1993. The polydnavirus life cycle. pp. 167-187. *In Parasites and pathogens of insects. Volume 1: Parasites*, eds. by N.E. Beckage, S.N. Thompson and B.A. Federici. Academic Press, New York.
- Stoltz, D.B. and S.B. Vinson. 1979. Viruses and parasitism in insects. *Adv. Virus Res.* 24: 125-171.
- Stoltz, D.B. and S.B. Vinson and E.A. Mackinnon 1976. Baculo-

- virus-like particles in the reproductive tract of female parasitoid wasps. *Can. J. Microbiol.* 22: 1013~1023.
- Strand, M.R., D.I. McKenzie, V. Grassl, B.A. Dover and J.M. Aiken. 1992. Persistence and expression of *Microplitis demolitor* polydnavirus in *Pseudoplusia includens*. *J. Gen. Virol.* 73: 1627~1635.
- Theilmann, D.A. and M.D. Summers. 1988. Identification and comparison of *Campoletis sonorensis* virus transcripts expressed from four genomic segments in the insect hosts *Campoletis sonorensis* and *Heliothis virescens*. *Virology* 167: 329~341.
- Webb, B.A. 1998. Polydnavirus biology, genome structure, and evolution. pp. 105~139. *In* The insect viruses, eds. by L.K. Miller and L.A. Ball. Plenum Press, New York.
- Webb, B.A. and M.D. Summers. 1992. Stimulation of polydnavirus replication by 20-hydroxyecdysone. *Experientia* 48: 1018~1022.

(Received for publication 11 August 2004;
accepted 9 September 2004)