

# 한국에서 분리된 파밤나방 핵다각체병 바이러스의 전체 유전체 분석

최재방 · 김현수<sup>1</sup> · 우수동<sup>1\*</sup>

(주)옵티팜, <sup>1</sup>충북대학교 농업생명환경대학 식물의학과

## Complete Genome Analysis of *Spodoptera exigua* Nucleopolyhedrovirus Isolated in Korea

Jae Bang Choi, Hyun-Soo Kim<sup>1</sup> and Soo-Dong Woo<sup>1\*</sup>

Optipharm Inc., Osong 28158, Korea

<sup>1</sup>Department of Plant Medicine, College of Agriculture, Life & Environment Science, Chungbuk National University, Cheongju 28644, Korea

**ABSTRACT:** The morphology and whole genome sequence of *Spodoptera exigua* nucleopolyhedrovirus K1 (SeNPV-K1) isolated in Korea were analyzed for the use as an eco-friendly control source against *S. exigua*. The polyhedra of SeNPV-K1 was amorphous with a size of 0.6-1.8  $\mu\text{m}$ , and there was no external difference with the previously reported SeNPV. As a result of analyzing the nucleotide sequence of the whole genome, it was composed of 135,756 bp, which is 145 bp more than that of the previously reported SeNPV. The G+C content was 44% and there were 6 homologous repeated sequences, so there was no significant difference from the previous report. As a result of ORF analysis, SeNPV-K1 had 137, two fewer than those previously reported, and 4 ORFs present only in SeNPV-K1 were confirmed. These 4 ORFs are non-essential genes and were not considered to have a significant influence on the characteristics of the SeNPV. The genome vista analysis showed that the overall sequence similarity between SeNPV-K1 and the previously reported SeNPV was very high. The whole genome of SeNPV-K1 analyzed for the first time in Korea was found to be similar to the previously reported SeNPV, but it was confirmed that it was a novel resource in Korea with different isolate.

**Key words:** *Spodoptera exigua*, Nucleopolyhedrovirus, SeNPV-K1, Whole genome, ORF analysis

**조 록:** 광식성 난방제 해충인 파밤나방(*Spodoptera exigua*)의 친환경적 방제원으로써 이용을 위해 국내에서 분리된 파밤나방 핵다각체병바이러스(*S. exigua* nucleopolyhedrovirus K1: SeNPV-K1)의 형태 및 전체 유전체 서열을 분석하였다. SeNPV-K1의 다각체(polyhedra)는 0.6-1.8  $\mu\text{m}$  크기의 부정형으로, 기 보고된 SeNPV와 외형적 차이는 보이지 않았다. 전체 유전체의 염기서열을 분석한 결과, 기 보고된 SeNPV와 비교할 때 145 bp 더 많은 135,756 bp로 확인되었으며, G+C 함량은 44% 였고 상동반복영역은 6개로 두 바이러스간에 차이는 없었다. ORF 분석결과, SeNPV-K1은 기 보고된 것과 비교할 때 2개 더 적은 137개를 가지며, SeNPV-K1에만 존재하는 ORF는 4개가 확인되었다. 이들 4개의 ORF는 비필수 유전자로 바이러스의 특성에는 큰 영향을 주지 않을 것으로 여겨졌다. 유전체의 vista 분석 결과, SeNPV-K1과 기 보고된 SeNPV의 전체 염기서열 유사도가 매우 높은 것으로 확인되었다. 국내에서 처음으로 분석한 SeNPV-K1의 전체 유전체는 기 보고된 SeNPV와 유사한 것으로 나타났으나 서로 다른 분리주로 국내 고유자원임을 확인하였다.

**검색어:** 파밤나방, 핵다각체병바이러스, SeNPV-K1, 전체 유전체, ORF 분석

파밤나방(*Spodoptera exigua* Hubner)은 나비목, 밤나방과에 속하는 해충으로, 지역에 따라 차이가 있으나 우리나라의 경우 5월말부터 11월말까지 년 4-5회 이상 발생하여 피해를 주고

있다(Kim and Kim, 1997). 주로 우리나라 남부 지역에서 그 피해가 더 심각하였으나, 내한성 기작으로 월동이 가능하게 되고 시설 재배지의 확대와 최근의 기온상승으로 발생세대수가 증가하면서 해마다 피해범위와 정도가 증대되고 있는 실정이다(Kim and Kim, 1997; Zheng et al., 2011). 파밤나방은 배추, 파, 대파, 고추, 콩, 무, 수박, 장미, 국화, 감자 등의 채소, 화훼 그리

\*Corresponding author: [sdwoo@cbnu.ac.kr](mailto:sdwoo@cbnu.ac.kr)

Received May 16 2022; Revised June 18 2022

Accepted July 1 2022

고 과수 등 40과 200여종의 식물에 피해를 주는 대표적인 광식성 해충이다(Smagghe et al., 2003). 따라서 그 방제가 매우 중요하게 여겨지는 해충중의 하나이지만, 연중 많은 세대 발생으로 인하여 살충제에 대한 저항성 획득이 쉬우며, 비교적 살충제에 감수성이 높은 어린 유충 시기에 줄기 속으로 들어가 안에서 가해를 하여 약제에 노출될 기회가 적고, 3령 유충 이상이 되면 살충제에 대한 저항성이 강해지므로 방제가 어려운 난방제 해충으로 여겨지고 있다(Park and Goh, 1992). 최근까지 이 해충의 방제를 위해서는 주로 유기인계, 카바메이트계, 피레스로이드계 등의 화학살충제를 사용하고 있지만, 화학살충제의 지속적인 사용은 환경오염 문제 유발, 해충의 약제 저항성 획득 그리고 사람들의 건강에 대한 우려로 친환경적인 방제 방법에 대한 관심이 높아지고 있다(Hernández-Martínez et al., 2009). 저항성이 크게 문제되지 않는 천적이나 다양한 미생물을 이용하여 파밤나방의 방제를 위한 연구가 꾸준히 이루어져오고 있으나, 파밤나방 병원성 바이러스를 이용한 바이러스 살충제만이 현재까지 가장 효과적인 해결 방안으로 제시되고 있는 실정이다(Moar et al., 1995; Black et al., 1997; Moscardi, 1999).

바이러스 살충제 개발에 이용되는 대표적인 곤충 병원성 바이러스는 배큘로바이러스(baculovirus) 중의 하나인 핵다각체 병바이러스(nucleopolyhedrovirus: NPV)로서, 다른 동물 바이러스와는 다르게 다각체(polyhedra)라는 거대한 결정성 단백질 덩어리인 봉입체(occlusion body)내에 바이러스 입자가 매립되어 쉽게 바이러스의 존재 여부를 확인할 수 있는 특이한 바이러스이다(Miele et al., 2011). 핵다각체병바이러스에 의한 곤충의 치사는 다각체 상태의 바이러스를 곤충이 먹이 활동과정 중에 우연히 섭취하게 되면, 곤충의 증장에 도달한 다각체가 증장의 강알칼리 환경에 의해 분해되면서 다각체 내의 바이러스 입자가 방출된다(Friesen, 1997; O'Reilly et al., 1994). 그 후 방출된 바이러스 입자(occlusion derived virus)는 위식막을 통과하고 증장 상피세포의 세포막과 융합하여 세포내로 침입하고 바이러스의 증식이 이루어지게 된다. 초기 침입 세포에서 증식된 바이러스 입자(budded virus)는 곤충 충체 내의 거의 모든 조직의 세포로 감염을 이어가고 바이러스 증식의 결과, 곤충은 생리 활동 저하를 비롯한 이상 증상을 보이며 다각체를 형성하고 죽게 된다. 바이러스의 증식과정을 통해 곤충의 치사가 일어나기 때문에, 치사에 이르기까지는 비교적 많은 시간이 소요되며 곤충에 따라 그리고 바이러스에 따라 차이가 있으나 일반적으로 5-7일 정도 소요된다. 핵다각체병바이러스의 다각체는 자연 환경에서 매우 안정적으로 존재하며 바이러스 입자를 보호하는 역할을 할 뿐 아니라 결정성 형태라는 특징으로 인해 살충제로서 개발이 가능하였다(Rohrmann, 1986). 또한, 핵다각체

병바이러스를 비롯한 대부분의 곤충 바이러스는 곤충 외의 동식물에는 무해하기 때문에 다양한 난방제 해충들에 대한 바이러스 살충제로 개발되고 이용되어 오고 있다(Black et al., 1997). 파밤나방에 대해 병원성을 지닌 파밤나방 핵다각체병바이러스(*S. exigua* NPV: SeNPV)를 이용한 바이러스 살충제도 국외에서는 이미 개발되어 이용되고 있으나(Moscardi, 1999), 국내에서는 이용된 적이 없을 뿐 아니라 그 자원 확보에 대한 연구도 매우 미약한 실정이다.

NPV를 비롯한 배큘로바이러스는 약 80-180 kb 크기의 이중 가닥의 원형 DNA 유전체(genome)로 이루어져있고(Jehle et al., 2006), 대표적인 NPV인 *Autographa californica* multiple NPV (AcMNPV)의 전체 염기서열이 보고된 후로(Ayres et al., 1994), 염기서열 분석 기술과 유전체학의 발달로 차세대 염기서열 분석 기술(Next Generation Sequencing : NGS)이 소개되면서 현재까지 배큘로바이러스 유전체는 60종 이상이 GenBank에 등록되어 있고 지속적으로 보고되고 있다. 바이러스 살충제의 개발을 위해서는 소재인 바이러스에 대한 자원 확보가 가장 우선적으로 이루어져야 하며, 동시에 확보된 소재의 특성 분석을 통해 자체 자원화가 이루어져야만 살충제 개발과 제품화가 용이하다. 유전체 해독은 바이러스의 기본적인 유전자 서열 정보나 재조합 단백질 발현, 유전자 기능 분석, 바이러스 진화에 대한 중요한 정보를 제공할 뿐 아니라 바이러스 분리주의 고유 특성을 제공할 수 있는 기초자료가 된다. 국내에서도 NPV의 기본 특성이나 병원성에 대한 많은 연구가 이루어져 왔으나, 유전체에 대한 연구는 담배거세미나방 핵다각체병 바이러스(*Spodoptera litura* NPV: SpliNPV)와 담배거세미나방 과립병 바이러스(*S. litura* granulovirus: SpliGV)(Wang et al., 2011), 그리고 도둑나방 핵다각체병 바이러스(*Mamestra brassicae* NPV: Mabr-NPV)만이 보고되었고(Choi et al., 2013), 그 외에 국내 배큘로 바이러스 유전체에 대한 연구는 거의 보고되지 않고 있는 실정이다. 따라서 본 연구에서는 국내에서 분리 확보하고 파밤나방에 대해 그 병원성이 확인된 SeNPV에 대한 전체 유전체 분석을 통해, 국내 분리주의 특징 파악과 더불어 국외에서 기 보고된 SeNPV와의 차별성을 확보하고자 하였다.

## 재료 및 방법

### 곤충 사육 및 바이러스

실험에 사용된 파밤나방은 충북대학교 곤충생태 및 독성학 실험실에서 분양 받아 온도 25°C, 광주기 16L:8D, 상대습도 70% 조건으로 사육하였고, 인공사료(120 g wheat germ, 16 g

yeast powder, 16 g casein, 2.4 g methyl-4-hydroxybenzoate, 1.5 g sorbic acid, 7.2 g ascorbic acid, 6 g mineral mix, 4 g vitamin mix, 1.8 mL formaldehyde solution, 2 mL linseed oil, 20 g agar, 570 mL 증류수)를 공급하여 누대 사육하며 바이러스 증식에 이용하였다. 바이러스의 증식은 충북지역에서 분리 확보된 SeNPV 분리주인 SeNPV-K1의 다각체를 파밤나방 유충에 경구접종하고, 사충으로부터 바이러스 다각체를 분리 정제하여 실험에 이용하였다.

## 바이러스 다각체 및 DNA 분리

바이러스의 다각체는 파밤나방 사충에 10배 부피의 0.05% SDS 용액을 첨가하고 마쇄하여 4점의 거즈로 여과하고, 500 rpm으로 1분간 원심분리하여 유충의 찌꺼기를 제거한 후 3000 rpm으로 5분간 3-4회 원심분리를 반복하여 정제한 다음 -20°C에 보관하면서 실험에 사용하였다. 바이러스 DNA의 분리는 정제된 다각체를 알칼리용액(0.1 M Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>, pH 10.9)에 부유시켜 37°C에서 30분 동안 처리하고, 13000 rpm으로 5분간 원심분리 하여 DNA가 함유된 상청액에 SDS와 proteinase K (TaKaRa, Japan)가 각각 1%, 0.5 mg/mL가 되도록 첨가하여 37°C에서 4시간 이상 처리한 후, phenol : chloroform : isoamyl alcohol (25 : 24 : 1) 용액을 동량 첨가하고 혼합하여 4°C, 13000 rpm으로 5분간 원심분리하여 DNA가 함유된 상청액을 수거하였다. 수거한 상청액에 chloroform : isoamyl alcohol (24 : 1) 용액을 동량 첨가하고 혼합하여 같은 방법으로 원심분리 하여 상청액을 분리하고 냉 에탄올로 DNA 침전을 얻어 멸균 증류수에 녹여 -20°C에 보관하면서 실험에 사용하였다.

## 주사전자현미경 관찰

바이러스의 다각체의 주사전자현미경(scanning electron microscope: SEM) 관찰은 알루미늄 원반 시료대 위에 정제된 다각체 부유액을 분주하고 자연건조 후, SC502 (polaron, UK)에서 금으로 coating하여 주사전자현미경 LEO-1530 (LEO company, Germany)을 이용하여 관찰하였다.

## 염기서열 결정 및 gap filling

바이러스 유전체 염기서열 해독은 Macrogen (Korea)사에 의뢰하여 차세대 염기서열 분석 기술 중 Roche (Swaziland)사의 454 pyrosequencing 방법을 통해 전체 염기서열을 결정하였다. 결정 염기 서열은 GS De Novo Assembler version 2.6

(<http://www.454.com/products-solutions/analysis-tools/gsdenuovo-assembler.asp>)을 이용하여 contig를 제작하고, BLAST (Basic Local Alignment Search Tool) databases를 통해 바이러스 유전체 배열을 결정하였다. 결정된 유전체 염기서열은 구성된 contig 사이 또는 내부 염기서열에 gap이 존재하는 경우, gap 영역을 얻기 위해 중합효소연쇄반응(polymerase chain reaction: PCR)을 실시하였으며 사용된 primer는 표 S1와 같다. PCR은 AccuPower PCR Premix (Bioneer Co., Korea)를 이용하여 94°C 5분 1회, 94°C 30초, 49-64°C 30초, 72°C 1분 30회 반복 과정 후, 72°C 7분의 과정을 Thermal Cycler (TaKaRa, Japan)에서 수행하였다. PCR 산물은 0.7% agarose gel에서 전기영동 하여 확인 후, DokDo-Prep™ Gel Extraction Kit (Elpis-biotech, Korea)를 이용하여 정제하고, 정제된 PCR 산물은 pTA cloning vector (RBC Bioscience, Taiwan)에 클로닝 하였다. 그 후 제한효소(restriction enzyme)를 처리하여 확인 하고 Macrogen (Korea)사에 의뢰하여 염기서열을 결정하였다

## 유전체 구조 및 생물정보학적 분석

결정된 전체 유전체 서열을 이용하여 바이러스의 ORF (open reading frame)는 FGENESV0 (<http://linux1.softberry.com/berry.phtml>)와 NCBI ORF finder (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/gorf/gorf.html>) 프로그램을 이용하여 예측하였다. 예측된 ORF는 50개 이상의 아미노산을 기준으로 선별하였고, 유전자는 ORF 간의 서열이 최소한으로 중복되게 결정되었다. 결정된 각 바이러스의 전체 ORF는 Standard protein-protein BLAST algorithm (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>)을 이용하여 GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>)의 database에 기 보고된 서열과 비교하여 근연 관계에 있는 바이러스들과 상동성을 비교 분석하였다. 전체 유전체 염기서열 비교 분석은 PipMaker (<http://pipmaker.bx.psu.edu/cgi-bin/pipmaker?advanced>)와 gVISTA (<http://genome.lbl.gov/cgi-bin/GenomeVista>)를 이용하여 수행하였다. 반복 염기서열의 분석은 Tandem Repeats Finder (<http://tandem.bu.edu/trf/trf.html>)와 JDotter (<http://pgcr.ipk-gatersleben.de/jdotter>) 프로그램을 사용하였다. 또한 전체 유전체 지도는 Lasergene7(DNASTAR)를 사용하여 작성하였다.

## 계통수

바이러스의 유전적 근연 관계를 예측하기 위해 NCBI GenBank에 등록된 52종의 배쿨로바이러스(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genomes/GenomesGroup.cgi?taxid=10442>)의 27개 핵산

유전자의 아미노산 서열을 이용하였다. Cygwin (<http://www.cygwin.com>) 프로그램을 이용하여 아미노산 서열을 align하고 MEGA version 5.05 (<http://www.megasoftware.net/>)를 사용하여 Neighbor-Joining (NJ) 방법(Saitou and Nei, 1987)을 이용하여 계통수를 작성 하였다. 통계적 신뢰성 분석을 위해 bootstrap은 2000번 반복 수행하였다(Felsenstein, 1985).

## 결과 및 고찰

### SeNPV-K1의 기본 특성

SeNPV-K1의 다각체 형태를 주사전자현미경으로 관찰한 결과, 지름 약 0.6~1.8 um 크기의 부정형을 나타내었다(Fig. S1). 이러한 형태는 국내에서 기 보고된 SeNPV의 다각체와 유사한 것이었다(Jin et al., 1991). 바이러스 입자를 보호하는 다각체의 형태는 바이러스에 따라 다양하게 나타나며, 육면체와 이십면체 같이 일정한 형태를 가지는 바이러스는 소수에 불과하고 대부분의 바이러스 일정한 모양을 보이지 않는 부정형의 다각체를 형성한다(Rohrmann, 1986). 바이러스에 따라 다각체의 모양이 다양한 이유에 대해서는 현재까지 밝혀지지 않고 있으며, 크기 또한 지름 0.6~2 um 내외로 바이러스에 따라 다양한 크기를 가지는 것으로 보고되고 있다. 다각체의 외부형태만으로는 SeNPV-K1만의 고유 특징을 확인할 수 없기에 전체 유전체 분석을 실시하였다.

### 전체 유전체 염기서열 결정 및 gap filling

NGS를 이용한 전체 염기서열을 결정한 결과, 기 보고된 SeNPV 유전체(NCBI GenBank Accession No. AF169823.1) 크기의 약 132배에 달하는 염기서열을 확보할 수 있었으며, 확보된 염기서열을 assemble한 결과 1개의 contig를 얻을 수 있었다(Fig. S2A). Contig는 BLAST를 통해 다각체 단백질(polyhedrin) 유전자의 시작 코돈인 ATG의 A염기를 시작으로 순서대로 배열하고 BLAST를 통하여 기 보고된 SeNPV의 유전체(Ijkel et al., 1999)와 비교하였다. 그 결과, 기 보고된 전체 유전체 서열 대비 5곳에서 염기서열의 누락이 예상되었다. 누락 염기서열을 결정하기 위해 누락이 예상되는 지역 바깥쪽에서 PCR primer를 제작하여 PCR을 수행하고 sequencing하여 gap filling을 실시한 결과, 예상된 5곳 중 2곳에서만 실제 염기서열 누락이 있는 것으로 확인되었다(Fig. S2B). 누락된 염기서열을 추가하여 전체 유전체 염기서열을 완성하고 GenBank에 등록하였다(Accession no. OM746694).

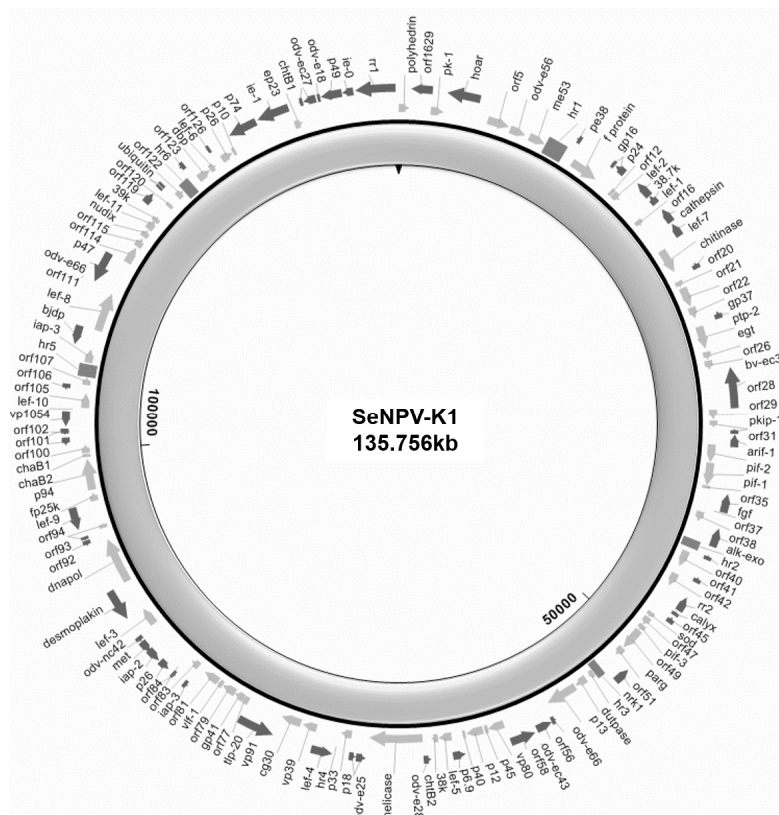
### 전체 유전체 염기서열 분석

유전체의 전체 염기서열을 분석한 결과, SeNPV-K1은 135,756 bp 크기의 유전체를 가지며, Ijkel et al. (1999)에 의해 처음으로 보고된 SeMNPV의 유전체와 비교하면, SeNPV-K1이 145 bp 큰 135,756 bp로 두 바이러스의 유전체 크기는 근소한 차이를 가지는 것으로 확인되었다. G+C 함량은 SeNPV-K1과 SeMNPV 모두 44%로 동일하게 나타났으며, 이는 NPV의 경우 A+T 함량이 높다는 기 보고와 일치하는 결과였다. 그러나 A+T 나 G+C의 함량이 생물학적으로 어떠한 의미를 갖는지는 아직 밝혀지지 않고 있다.

### 유전체의 ORF 분석

ORF 분석은 다각체단백질 유전자를 시작 기준으로, 50개 이상의 아미노산으로 이루어진 ORF를 선별하고 ORF 간의 중복을 최소화하여 실시하였다. ORF 분석 결과, SeNPV-K1은 137개의 ORF를 갖는 것으로 확인되었으며, 그 중 75개가 시계 방향의 방향성을 가졌고, 62개가 반 시계방향의 방향성을 가진 것으로 확인되었다(Fig. 1, Table 1). 기 보고된 SeMNPV의 경우에는 139개의 ORF로 2개 더 많은 것으로 확인되었다. 한편, 대부분의 NPV에 존재하며 바이러스의 복제나 감염에 영향을 주는 것으로 보고된(Zhou et al., 2012) 배쿨로바이러스 반복 ORF (baculovirus repeated ORF; bro)는 기 보고된 SeMNPV에서와 마찬가지로 SeNPV-K1에도 존재하지 않았다.

두 바이러스 간의 ORF를 비교한 결과, 132개 ORF가 SeNPV-K1과 SeMNPV에 공통적으로 존재하였으며, 두 바이러스 간 특이적 ORF는 SeNPV-K1에 4개, SeMNPV에 6개가 각각 존재하였다(Table 1). 그 중 SeNPV-K1의 유전체에만 존재한 것으로 확인된 ORF8 (cg30) 유전자는 다각체 형성과 전사에 영향을 주는 유전자로 기 보고된 데이터베이스 상에서 누락된 것으로 확인되어 SeNPV-K1은 ORF18, ORF21, ORF22가 특이적으로 확인되며, SeMNPV는 ORF17, ORF18, ORF21, ORF22, ORF23, ORF24를 특이적으로 가지고 있는 것으로 확인되었다. 그 중 SeNPV-K1의 ORF18만이 Ief7 유전자로 확인되었으며, 나머지 ORF들은 그 기능이 보고되지 않은 것들이었다. 두 바이러스간의 ORF의 약 1/3 이상인 50개의 ORF가 아미노산 수준에서 100% 상동성을 갖는 것으로 나타났고, 전체적인 평균 ORF의 상동성은 99%로 두 바이러스는 매우 유사한 유전자를 가진 것으로 확인되었다. ORF들 중 Garavaglia et al. (2012)에 의해 37개로 알려진 배쿨로바이러스의 증식에 필요한 37개의 핵심 유전자는 SeNPV-K1과 SeMNPV에 모두 존재



**Fig. 1.** Circular map of the complete SeNPV-K1 genome. ORFs are represented by arrows with position and direction. Homologous repeat regions are represented by square boxes. A scale in kb is provided in the center of figure.

**Table 1.** Characteristics of putative ORFs of SeNPV-K1 and SeMNPV. The core genes are printed in bold

SeNPV-K1				SeMNPV				Similarity (%)
ORF no.	Name	Position	Length (aa)	ORF no.	Name	Position	Length (aa)	
1	<i>polyhedrin</i>	1 > 741	246	1	<i>polyhedrin</i>	1 > 741	246	100
2	<i>1629</i>	804 < 2204	466	2	<i>1629</i>	845 < 2233	462	97
3	<i>pk-1</i>	2203 > 3093	296	3	<i>pk-1</i>	2232 > 3119	295	99
4	<i>hoar</i>	3156 < 5339	727	4	<i>hoar</i>	3182 < 5356	712	96
5		6171 > 7682	503	5		6190 > 7713	507	98
6	<b><i>odv-e56</i></b>	<b>7817 &gt; 8932</b>	<b>371</b>	6	<b><i>odv-e56</i></b>	<b>7848 &gt; 8963</b>	<b>371</b>	<b>100</b>
7	<i>me53</i>	9230 > 10402	390	7	<i>me53</i>	9261 > 10433	390	99
8	<i>hr1</i>	10484 - 11830			<i>hr1</i>	10515 - 11645		
9	<i>cg30</i>	12041 < 12391	116					
10	<i>fprotein</i>	12651 > 14648	665	8		12498 > 14495	665	100
11	<i>gp16</i>	14770 < 15054	94	9	<i>gp16</i>	14632 < 14916	94	100
12	<i>p24</i>	15098 < 15844	248	10	<i>p24</i>	14953 < 15699	248	99
13	<i>lef-2</i>	16205 > 16834	209	11		15784 > 16101	105	98
14	<i>38.7k</i>	16879 < 17994	371	12	<b><i>lef-2</i></b>	<b>16064 &gt; 16693</b>	<b>209</b>	<b>98</b>
15	<i>lef-1</i>	17994 < 18644	216	13	<i>38.7k</i>	16738 < 17829	363	95
				14	<b><i>lef-1</i></b>	<b>17829 &lt; 18479</b>	<b>216</b>	<b>100</b>

**Table 1.** Continued

SeNPV-K1				SeMNPV				Similarity (%)
ORF no.	Name	Position	Length (aa)	ORF no.	Name	Position	Length (aa)	
16		18682 > 19137	151	15		18520 > 18984	154	95
17	<i>cathepsin</i>	19143 < 20156	337	16	<i>cathepsin</i>	18990 < 20003	337	99
18	<i>lef-7</i>	20271 < 21200	309	17		20121 < 20456	111	
				18		20471 < 20989	172	
19	<i>chitinase</i>	21333 > 23054	573	19	<i>chitinase</i>	21122 > 22840	572	99
20		23121 < 23558	145	20		22907 < 23344	145	99
21		23738 > 24196	152	21		23524 > 23820	98	
				22		24059 > 24370	103	
22		24273 > 25664	463	23		24594 > 25229	211	
				24		25229 > 25447	72	
23	<i>gp37</i>	25728 > 26534	268	25	<i>gp37</i>	25512 > 26315	267	99
24	<i>ptp-2</i>	26549 < 27046	165	26	<i>ptp-2</i>	26330 < 26827	165	100
25	<i>egt</i>	27147 > 28718	523	27	<i>egt</i>	26928 > 28499	523	100
26		28939 > 29511	190	28		28720 > 29292	190	100
27	<i>bv-ec31</i>	29511 > 30192	213	29		29332 > 29973	213	100
28		30228 < 32888	886	30		30009 < 32669	886	100
29		32927 > 33655	242	31		32708 > 33433	241	97
30	<i>pkip-1</i>	33735 > 34229	164	32	<i>pkip-1</i>	33513 > 34007	164	99
31		34261 < 34599	112	33		34037 < 34377	112	100
32	<i>arif-1</i>	34611 < 35456	281	34	<i>arif-1</i>	34389 < 35234	281	99
<b>33</b>	<b><i>pif-2</i></b>	<b>35368 &gt; 36609</b>	<b>413</b>	<b>35</b>	<b><i>pif-2</i></b>	<b>35146 &gt; 36387</b>	<b>413</b>	<b>99</b>
<b>34</b>	<b><i>pif-1</i></b>	<b>36637 &gt; 38220</b>	<b>527</b>	<b>36</b>	<b><i>pif-1</i></b>	<b>36415 &gt; 37995</b>	<b>526</b>	<b>99</b>
35		38217 > 38459	80	37		37992 > 38234	80	96
36	<i>fgf</i>	38487 < 39707	406	38	<i>fgf</i>	38262 < 39476	404	99
37		39679 > 39861	60	39		39448 > 39630	60	98
38		40037 > 40762	241	40		39806 < 40531	241	100
<b>39</b>	<b><i>alk-exo</i></b>	<b>40771 &lt; 42012</b>	<b>413</b>	<b>41</b>	<b><i>alk-exo</i></b>	<b>40540 &lt; 41781</b>	<b>413</b>	<b>99</b>
	<i>hr2</i>	42044 - 42586			<i>hr2</i>	41812 - 42353		
40		42594 < 42929	111	42		42361 < 42606	81	97
41		42928 > 44088	386	43		42696 > 43856	280	99
42		44153 < 44545	130	44		43890 < 44312	140	97
43	<i>rr2</i>	44641 > 45582	313	45	<i>rr2</i>	44408 > 45349	313	99
44	<i>calyx</i>	45650 < 46657	335	46	<i>calyx</i>	45417 < 46424	335	99
45		46758 < 47069	103	47		46525 < 46836	103	99
46	<i>sod</i>	47208 < 47663	151	48	<i>sod</i>	46971 < 47426	151	100
47		47751 > 48143	130	49		47514 > 47906	130	99
<b>48</b>	<b><i>pif-3</i></b>	<b>48169 &gt; 48813</b>	<b>214</b>	<b>50</b>	<b><i>pif-3</i></b>	<b>47932 &gt; 48576</b>	<b>214</b>	<b>100</b>
49		48818 > 49246	142	51		48581 > 49009	142	100
50	<i>parg</i>	49256 > 50845	529	52		49019 > 50608	529	99
51		50904 > 51572	222	53		50667 > 51335	222	100

Table 1. Continued

SeNPV-K1				SeMNPV				Similarity (%)
ORF no.	Name	Position	Length (aa)	ORF no.	Name	Position	Length (aa)	
52	<i>nrk1</i>	51641 < 52735	364	54		51404 < 52498	364	100
	<i>hr3</i>	52947 - 53457			<i>hr3</i>	52710 - 53237		
53	<i>dutpase</i>	53528 > 53959	143	55	<i>dutpase</i>	53308 > 53739	143	99
54	<i>p13</i>	54181 > 55032	283	56	<i>p13</i>	53935 > 54786	283	99
55	<i>odv-e66</i>	55099 > 57282	727	57	<i>odv-e66</i>	54855 > 57026	723	95
56		57279 < 57623	114	58		57023 < 57367	114	100
<b>57</b>	<b><i>odv-ec43</i></b>	<b>57632 &lt; 58702</b>	<b>356</b>	<b>59</b>		<b>57376 &lt; 58446</b>	<b>356</b>	<b>99</b>
58		58686 < 58865	59	60		58430 < 58609	59	100
59	<i>vp80</i>	58862 < 60541	559	61	<i>vp80</i>	58606 < 60276	556	96
<b>60</b>	<b><i>p45</i></b>	<b>60601 &gt; 61728</b>	<b>375</b>	<b>62</b>		<b>60366 &gt; 61463</b>	<b>375</b>	<b>100</b>
61	<i>p12</i>	61718 > 62038	106	63		61453 > 61773	106	99
<b>62</b>	<b><i>p40</i></b>	<b>62071 &gt; 63237</b>	<b>388</b>	<b>64</b>		<b>61806 &gt; 62972</b>	<b>388</b>	<b>100</b>
<b>63</b>	<b><i>p6.9</i></b>	<b>63302 &gt; 63529</b>	<b>75</b>	<b>65</b>	<b><i>p6.9</i></b>	<b>63037 &gt; 63264</b>	<b>75</b>	<b>100</b>
<b>64</b>	<b><i>lef-5</i></b>	<b>63526 &lt; 64365</b>	<b>279</b>	<b>66</b>	<b><i>lef-5</i></b>	<b>63261 &lt; 64100</b>	<b>279</b>	<b>99</b>
<b>65</b>	<b><i>38k</i></b>	<b>64261 &gt; 65163</b>	<b>300</b>	<b>67</b>		<b>63996 &gt; 64898</b>	<b>300</b>	<b>93</b>
66	<i>chtb2</i>	65193 > 65669	158	68		64928 > 65413	161	96
<b>67</b>	<b><i>odv-e28</i></b>	<b>65759 &lt; 66271</b>	<b>170</b>	<b>69</b>		<b>65502 &lt; 66014</b>	<b>170</b>	<b>99</b>
<b>68</b>	<b><i>helicase</i></b>	<b>66237 &gt; 69905</b>	<b>1222</b>	<b>70</b>	<b><i>helicase</i></b>	<b>65980 &gt; 69648</b>	<b>1222</b>	<b>99</b>
<b>69</b>	<b><i>odv-e25</i></b>	<b>69989 &lt; 70639</b>	<b>216</b>	<b>71</b>	<b><i>odv-e25</i></b>	<b>69732 &lt; 70382</b>	<b>216</b>	<b>99</b>
<b>70</b>	<b><i>p18</i></b>	<b>70636 &lt; 71109</b>	<b>157</b>	<b>72</b>		<b>70379 &lt; 70852</b>	<b>157</b>	<b>99</b>
<b>71</b>	<b><i>p33</i></b>	<b>71121 &gt; 71879</b>	<b>252</b>	<b>73</b>		<b>70864 &gt; 71622</b>	<b>252</b>	<b>99</b>
	<i>hr4</i>	71969 - 72048			<i>hr4</i>	71712 - 71779		
<b>72</b>	<b><i>lef-4</i></b>	<b>72176 &lt; 73576</b>	<b>466</b>	<b>74</b>	<b><i>lef-4</i></b>	<b>71844 &lt; 73244</b>	<b>466</b>	<b>99</b>
<b>73</b>	<b><i>vp39</i></b>	<b>73575 &gt; 74555</b>	<b>326</b>	<b>75</b>	<b><i>vp39</i></b>	<b>73243 &gt; 74223</b>	<b>326</b>	<b>99</b>
74	<i>cg30</i>	74710 > 76095	461	76	<i>cg30</i>	74454 > 75839	461	100
<b>75</b>	<b><i>vp91</i></b>	<b>76187 &lt; 78628</b>	<b>813</b>	<b>77</b>	<b><i>vp91</i></b>	<b>75935 &lt; 78376</b>	<b>813</b>	<b>99</b>
76	<i>tlp-20</i>	78597 > 79178	193	78		78345 > 78935	196	97
<b>77</b>		<b>78994 &gt; 79707</b>	<b>237</b>	<b>79</b>		<b>78742 &gt; 79464</b>	<b>240</b>	<b>98</b>
<b>78</b>	<b><i>gp41</i></b>	<b>79691 &gt; 80698</b>	<b>335</b>	<b>80</b>	<b><i>gp41</i></b>	<b>79448 &gt; 80443</b>	<b>331</b>	<b>99</b>
<b>79</b>		<b>80707 &gt; 81096</b>	<b>129</b>	<b>81</b>		<b>80465 &gt; 80848</b>	<b>127</b>	<b>97</b>
<b>80</b>	<b><i>vlf-1</i></b>	<b>81098 &gt; 82216</b>	<b>372</b>	<b>82</b>	<b><i>vlf-1</i></b>	<b>80850 &gt; 81968</b>	<b>372</b>	<b>100</b>
81		82511 < 82870	119	83		82262 < 82621	119	100
82	<i>iap-3</i>	82768 > 83403	211	84		82519 > 83154	211	100
83		83542 < 83835	97	85		83336 < 83593	85	99
84		83769 > 83945	58	86		83527 > 83703	58	98
85	<i>p26</i>	84165 < 84920	251	87	<i>p26</i>	83928 < 84680	248	99
86	<i>iap-2</i>	84991 < 85944	317	88	<i>iap-2</i>	84751 < 85704	317	98
87	<i>methyltransferase</i>	85739 < 86638	299	89		85499 < 86398	299	99
<b>88</b>	<b><i>odv-nc42</i></b>	<b>86628 &lt; 87029</b>	<b>133</b>	<b>90</b>		<b>86388 &lt; 86789</b>	<b>133</b>	<b>100</b>
89	<i>lef-3</i>	87028 > 88296	422	91	<i>lef-3</i>	86788 > 88056	422	98

**Table 1.** Continued

SeNPV-K1				SeMNPV				Similarity (%)
ORF no.	Name	Position	Length (aa)	ORF no.	Name	Position	Length (aa)	
<b>90</b>	<i>desmoplakin</i>	<b>88352 &lt; 90466</b>	<b>704</b>	<b>92</b>		<b>88110 &lt; 90224</b>	<b>704</b>	<b>99</b>
<b>91</b>	<i>dnapol</i>	<b>90468 &gt; 93674</b>	<b>1068</b>	<b>93</b>	<i>dnapol</i>	<b>90226 &gt; 93417</b>	<b>1063</b>	<b>99</b>
92		93713 < 94102	129	94		93456 < 93845	129	100
93		94113 < 94370	85	95		93856 < 94113	85	100
94		94493 > 94849	118	96		94236 > 94577	113	90
<b>95</b>	<i>lef-9</i>	<b>94884 &lt; 96371</b>	<b>495</b>	<b>97</b>	<i>lef-9</i>	<b>94614 &lt; 96101</b>	<b>495</b>	<b>99</b>
96	<i>fp25k</i>	95459 > 97046	195	98	<i>fp25k</i>	96189 > 96776	195	100
97	<i>p94</i>	97238 > 99397	719	99	<i>p94</i>	96968 > 99127	719	99
98	<i>chaB2</i>	99514 > 99783	89	100		99254 > 99523	89	100
99	<i>chaB1</i>	99797 > 100384	195	101		99537 > 100124	195	99
100		100377 < 100916	179	102		100117 < 100653	178	99
101		101076 < 101402	108	103		100813 < 101094	93	97
102		101287 < 101496	67	104		101036 < 101239	67	100
<b>103</b>	<i>vp1054</i>	<b>101627 &lt; 102667</b>	<b>346</b>	<b>105</b>	<i>vp1054</i>	<b>101370 &lt; 102410</b>	<b>346</b>	<b>100</b>
104	<i>lef-10</i>	102522 > 102755	77	106	<i>lef-10</i>	102265 < 102498	77	100
105		102950 > 103975	341	107		102694 < 103728	344	99
<b>106</b>		<b>104054 &lt; 104467</b>	<b>137</b>	<b>108</b>		<b>103820 &lt; 104233</b>	<b>137</b>	<b>99</b>
107		104530 > 105066	178	109		104296 > 104784	162	99
	<i>hr5</i>	105111 - 105912			<i>hr5</i>	104879 - 105679		
108	<i>iap-3</i>	106058 > 106993	311	110	<i>iap-3</i>	105825 > 106766	313	96
109	<i>bjdp</i>	107053 < 108312	419	111		106826 < 108073	415	98
<b>110</b>	<i>lef-8</i>	<b>108333 &gt; 111041</b>	<b>902</b>	<b>112</b>	<i>lef-8</i>	<b>108094 &gt; 110814</b>	<b>906</b>	<b>98</b>
111		111086 < 111259	57	113		110859 < 111032	57	100
112	<i>odv-e66</i>	111293 < 113356	687	114	<i>odv-e66</i>	111066 < 113123	685	98
<b>113</b>	<i>p47</i>	<b>113402 &gt; 114604</b>	<b>400</b>	<b>115</b>	<i>p47</i>	<b>1131696 &gt; 114371</b>	<b>400</b>	<b>100</b>
114		114698 > 115375	225	116		114465 > 115142	223	100
115		115482 > 116057	191	117		115249 > 115824	191	99
116	<i>nudix</i>	116107 > 116892	261	118		115874 > 116659	261	97
117	<i>lef-11</i>	116763 > 117197	144	119	<i>lef-11</i>	116650 > 116964	103	98
118	<i>39k</i>	117315 > 118115	266	120	<i>39k</i>	116927 > 117880	317	100
119		118143 > 118463	106	121		117908 < 118198	98	100
120		118535 < 118744	69	122		118299 < 118508	69	100
121	<i>ubi</i>	118732 < 118974	80	123	<i>ubi</i>	118496 < 118738	80	100
122		119067 > 119630	187	124		118828 > 119391	187	100
	<i>hr6</i>	119681 - 120382			<i>hr6</i>	119442 - 120222		
123		120409 < 120816	135	125		120249 < 120656	135	100
124	<i>dbp</i>	120962 > 121939	325	126	<i>dbp</i>	120802 > 121788	328	97
125	<i>lef-6</i>	121967 > 122458	163	127	<i>lef-6</i>	121816 > 122307	163	98
126		122499 < 122759	86	128		122347 < 1227578	136	100
127	<i>p26</i>	123025 > 123861	278	129	<i>p26</i>	122862 > 123698	278	99



**Table 1.** Continued

SeNPV-K1				SeMNPV				Similarity (%)
ORF no.	Name	Position	Length (aa)	ORF no.	Name	Position	Length (aa)	
128	<i>p10</i>	123903 > 124169	88	130	<i>p10</i>	123740 > 124006	88	100
<b>129</b>	<b><i>p74</i></b>	<b>124262 &lt; 126205</b>	<b>647</b>	<b>131</b>	<b><i>p74</i></b>	<b>124099 &lt; 126060</b>	<b>653</b>	<b>98</b>
130	<i>ie-1</i>	126342 < 128489	715	132	<i>ie-1</i>	126197 < 128341	714	99
131	<i>ep23</i>	128522 > 129127	201	133		128374 > 128976	200	98
132	<i>chtb</i>	129218 < 129496	92	134		129067 < 129345	92	100
<b>133</b>	<b><i>odv-ec27</i></b>	<b>129511 &lt; 130356</b>	<b>281</b>	<b>135</b>	<b><i>odv-ec27</i></b>	<b>129360 &lt; 130205</b>	<b>281</b>	<b>99</b>
<b>134</b>	<b><i>odv-e18</i></b>	<b>130408 &lt; 130650</b>	<b>80</b>	<b>136</b>	<b><i>odv-e18</i></b>	<b>130260 &lt; 130502</b>	<b>80</b>	<b>100</b>
<b>135</b>	<b><i>p49</i></b>	<b>130686 &lt; 132068</b>	<b>460</b>	<b>137</b>		<b>130540 &lt; 131922</b>	<b>460</b>	<b>97</b>
136	<i>ie-0</i>	132083 < 132817	244	138	<i>ie-0</i>	131937 < 132671	244	100
137	<i>rr1</i>	132941 < 135550	869	139	<i>rr1</i>	132794 < 135106	869	99

하였다. 핵심 유전자의 상동성은 38k 유전자만이 93%의 비교적 낮은 아미노산 상동성을 보였고, 나머지 36개 유전자는 97% 이상의 높은 아미노산 상동성을 갖는 것으로 확인되었다. 가장 낮은 93%의 아미노산 상동성을 보인 ORF65 (38k) 유전자는 필수 유전자로 바이러스 복제에 필수적인 뉴클레오캡시드 (nucleocapsid) 형성에 있어서 vp1054, vp39, vp80 유전자와 상호작용하는 것으로 밝혀져 있다(Wu et al., 2006; Wu et al., 2008). 38k 유전자와 상호작용하는 유전자 vp80(ORF59), vp39(ORF73), vp1054(ORF103)은 SeNPV-K1과 SeMNPV에서 96-100%의 높은 아미노산 상동성을 가지며, 38k 유전자가 비교적 낮은 상동성을 가지긴 하나 여러 유전자와 상호작용하기 때문에 두 바이러스 간에 유전자의 기능 차이는 크지 않을 것으로 예상되었다.

### 상동반복영역

배콜로바이러스의 유전자 외에 유전체내에 존재하는 중요 서열로 상동반복영역(homologous repeated sequence: hrs)이 알려져 있다. Hrs는 거의 모든 배콜로바이러스에 존재하며, 그 수는 4-13개로, 바이러스마다 차이가 크고, 크기 또한 약 30-2,000 bp로 다양하게 존재하며, 유전자가 아닌 유전자와 유전자 사이의 반복서열로 회문 구조(palindrome sequence)로 이루어져 있다(Theilmann and Stewart, 1992). Hrs의 기능은 아직 정확하게 밝혀지지 않았으나, RNA polymerase II를 조절하여 바이러스의 early 유전자의 전사를 증가시켜 바이러스의 병원성에도 영향을 준다는 가능성이 제시되고 있다(Landais et al., 2006). SeNPV-K1에는 hrs가 6개 존재하였으며, 크기는

80-1347 bp로 확인되었으며, SeMNPV와 큰 차이는 없는 것으로 나타났다(Table 1).

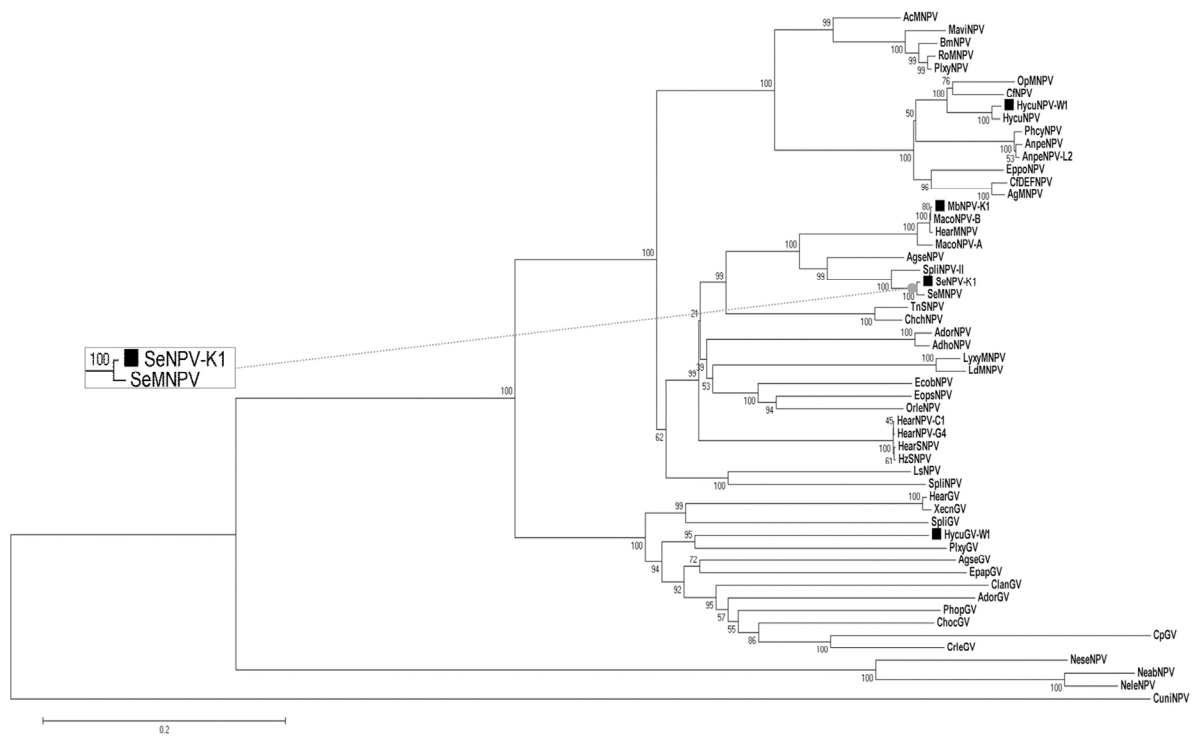
### 계통수 분석

SeNPV-K1과 다른 배콜로바이러스들의 근연 관계를 알아보기 위해 기존에 보고된 바이러스를 포함하여 56개의 배콜로바이러스의 27개 핵심 유전자 아미노산 서열을 이용하여 Neighbour-joining (NJ) 방법으로 계통수를 작성하였다(Fig. 2). 그 결과, SeNPV-K1은 기 보고된 SeMNPV와 매우 가깝게 나타났다며 유전적 차이 또한 크지 않을 것임을 보여주었다.

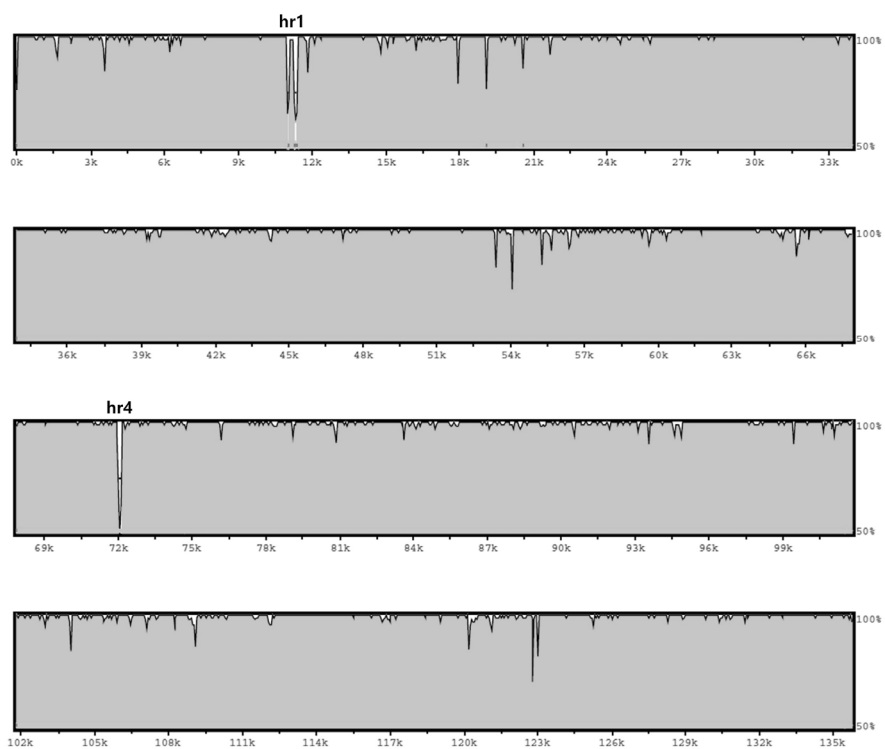
### 유전체의 vista 분석

ORF 분석에서 높은 상동성을 보인 SeNPV-K1과 SeMNPV의 전체 유전체 염기서열을 이용하여 염기서열 수준에서 차이를 보기 위해 vista 분석을 실시하였다. 그 결과, SeNPV-K1과 SeMNPV는 ORF 수준에서뿐만 아니라 전체 유전체 염기서열이 매우 유사하게 존재함을 다시 한번 확인할 수 있었다(Fig. 3). Coding 서열 부분은 대부분 95% 이상의 염기서열 유사성을 확인할 수 있었으며, coding 서열이 아닌 flanked 서열 지역에서는 염기서열의 변이가 존재 하였다. 가장 큰 차이를 보이는 지역은 hrs로 확인되었다. 유전자 지역이 아닌 hrs 지역은 coding 서열 영역에 비해 변이가 심한 지역으로 동일한 바이러스들의 분리주 간에도 많은 차이를 보인 것으로 추정되었다.

국내에서 SeNPV-K1을 분리하여 기 보고된 SeMNPV와 유



**Fig. 2.** Phylogenetic analysis of deduced amino acid sequence alignment of core genes of 56 currently sequenced genomes. The evolutionary history was inferred using the Neighbour-Joining method. Numbers at nodes indicate bootstrap scores for the NJ analysis (2,000 replicates, NJ bootstrap). Evolutionary analyses were conducted in MEGA5 software. The location of SeNPV-K1 are expressed by black square.



**Fig. 3.** Vista analysis of the complete SeNPV-K1 genome. Graphical representation of the most divergent regions of the SeNPV-K1 and SeMNPV genomes.

전체를 비교 분석한 결과, 유전체 크기가 거의 동일하게 나타났으나, ORF의 수나 크기에는 일부 차이가 확인되었다. 전체적인 비교 결과를 볼 때, SeNPV-K1과 SeMNPV는 매우 유사한 유전체 서열과 구성을 보이는 동일한 바이러스이지만 지역적인 차이 또는 진화 과정에서 발생한 서로 다른 분리주임이 확인되었다. 이러한 결과는 국내에서 분리된 SeNPV-K1의 살충제 또는 다른 응용을 위한 중요한 기초자료를 제공할 뿐 만 아니라, 국외에서 보고된 것과는 다른 고유 자원임을 확인시켜주는 것이었다.

## 사 사

이 논문은 충북대학교 국립대학육성사업(2021)지원을 받아 작성되었음.

## Supplementary Information

Supplementary data are available at Korean Journal of Applied Entomology online (<http://www.entomology2.or.kr>).

## 저자 직책 및 역할

최재방: (주)옵티팜, 책임연구원, 실험수행, 자료수집 및 분석, 논문초안작성 및 수정

김현수: 충북대, 박사과정; 자료분석, 논문검토 및 수정

우수동: 충북대, 교수; 실험구성, 자료분석, 논문검토 및 수정

모든 저자는 원고를 읽고 투고에 동의하였음.

## Literature Cited

- Ayres, M.D., Howard, S.C., Kuzio, J., Lopez-Ferber, M., Possee, R.D., 1994. The complete DNA sequence of *Autographa californica* nuclear polyhedrosis virus. *Virology*, 202, 586-605. doi: 10.1006/viro.1994.1380.
- Black, B.C., Brennan, L.A., Dierks, P.M., Gard, I.E., 1997. Commercialization of baculoviral insecticides. In: Miller, L.K. (ed.), *The baculoviruses. The viruses*. Springer, Boston, MA. doi: 10.1007/978-1-4899-1834-5\_13.
- Choi, J.B., Heo, W.I., Shin, T.Y., Bae, S.M., Kim, W.J., Kim, J.I., Kwon, M., Choi, J.Y., Je, Y.H., Jin, B.R., Woo, S.D., 2013. Complete genomic sequences and comparative analysis of *Mamestra brassicae* nucleopolyhedrovirus isolated in Korea. *Virus Genes*. 47, 133-151. doi: 10.1007/s11262-013-0922-2.
- Felsenstein, J., 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*. 39, 783-791. doi: 10.1111/j.1558-5646.1985.tb00420.x.
- Friesen, P.D., 1997. Regulation of baculovirus early gene expression. In: Miller, L.K. (ed.), *The baculoviruses. The viruses*. Springer, Boston, MA. doi: 10.1007/978-1-4899-1834-5\_6.
- Garavaglia, M.J., Miele, S.A.B., Iserte, J.A., Belaich, M.N., Ghiringhelli, P.D., 2012. The ac53, ac78, ac101, and ac103 genes are newly discovered core genes in the family Baculoviridae. *J. Virol.* 86, 12069-12079. doi: 10.1128/JVI.01873-12. Matias Javier
- Hernández-Martínez, P., Ferré, J., Escriche, B., 2009. Broad-spectrum cross-resistance in *Spodoptera exigua* from selection with a marginally toxic Cry protein. *Pest. Manag. Sci.* 65, 645-650.
- Ijkel, W.F., van Strien, E.A., Heldens, J.G., Broer, R., Zuidema, D., Goldbach, R.W., Vlak, J.M., 1999. Sequence and organization of the *Spodoptera exigua* multicapsid nucleopolyhedrovirus genome. *J. Gen. Virol.* 80, 3289-3304. doi: 10.1099/0022-1317-80-12-3289.
- Jehle, J.A., Blissard, G.W., Bonning, B.C., Cory, J.S., Herniou, E.A., Rohrmann, G.F., Vlak, J.M., 2006. On the classification and nomenclature of baculoviruses: a proposal for revision. *Arch. Virol.* 151, 1257-1266. doi: 10.1007/s00705-006-0763-6.
- Jin, B.R., Park, B.S., Je, Y.H., Kang, S.K., 1991. Biochemical characteristics of *Spodoptera exigua* nuclear polyhedrosis virus. *Korean J. Appl. Entomol.* 30, 144-149.
- Kim, Y., Kim, N., 1997. Cold hardiness in *Spodoptera exigua* (Noctuidae: Lepidoptera). *Environ. Entomol.* 26, 1117-1123. doi: 10.1093/ee/26.5.1117.
- Landais, I., Vincent, R., Bouton, M., Devauchelle, G., Duonor-Cerutti, M., Ogliastro, M., 2006. Functional analysis of evolutionary conserved clustering of bZIP binding sites in the baculovirus homologous regions (*hrs*) suggests a cooperativity between host and viral transcription factors. *Virology* 344, 421-431. doi: 10.1016/j.viro.2005.08.036.
- Miele, S.A.B., Garavaglia, M.J., Belaich, M.N., Ghiringhelli, P.D., 2011. Baculovirus: molecular insights on their diversity and conservation. *Int. J. Evol. Biol.* 2011:379424. doi: 10.4061/2011/379424.
- Moar, W.J., Pusztai-Carey, M., Faassen, M.N., Bosch, D., Frutos, R., Rang, C., Luo, K., Adang, M.J., 1995. Development of *Bacillus thuringiensis* CryIC resistance by *Spodoptera exigua* (Hubner)(Lepidoptera: Noctuidae). *Appl. Environ. Microbiol.* 61, 2086-2092. doi: 10.1128/aem.61.6.2086-2092.1995.
- Moscardi, F., 1999. Assessment of the application of baculoviruses for control of Lepidoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 44, 257-289. doi: 10.1146/annurev.ento.44.1.257.
- O'Reilly, D.R., Miller, L.K., Luckow, V.A., 1994. *The baculovirus expression vectors: a laboratory manual*. Oxford University Press, Oxford.
- Park, J.D., Goh, H.G., 1992. Control of beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae), using synthetic sex pheromone. I.

- Control by mass trapping in *Allium fistulosum* Field. Korean J. Appl. Entomol. 31, 45-49.
- Rohrmann, G.F., 1986. Polyhedrin structure. J. Gen. Virol. 67, 1499-1513. doi: 10.1099/0022-1317-67-8-1499.
- Saitou, N., Nei, M., 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. Mol. Biol. Evol. 4, 406-425. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a040454.
- Smagghe, G., Pineda, S., Carton, B., Estal, P.D., Budia, F., Viñuela, E., 2003. Toxicity and kinetics of methoxyfenozide in greenhouse-selected *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). Pest. Manag. Sci. 59, 1203-1209. doi: 10.1002/ps.756.
- Theilmann, D.A., Stewart, S., 1992. Tandemly repeated sequence at the 3' end of the IE-2 gene of the baculovirus *Orgyia pseudotsugata* multicapsid nuclear polyhedrosis virus is an enhancer element. Virology 187, 97-106. doi: 10.1016/0042-6822(92)90298-4.
- Wang, Y., Choi, J.Y., Roh, J.Y., Liu, Q., Tao, X.Y., Park, J.B., Je, Y.H., 2011. Genomic sequence analysis of granulovirus isolated from the tobacco cutworm, *Spodoptera litura*. Plos One, 6, e28163. doi: 10.1371/journal.pone.0028163.
- Wu, W., Liang, H., Kan, J., Liu, C., Yuan, M., Liang, C., Pang, Y., 2008. *Autographa californica* multiple nucleopolyhedrovirus 38K is a novel nucleocapsid protein that interacts with VP1054, VP39, VP80, and itself. J. Virol. 82, 12356-12364. doi: 10.1128/JVI.00948-08.
- Wu, W., Lin, T., Pan, L., Yu, M., Li, Z., Pang, Y., Yang, K., 2006. *Autographa californica* multiple nucleopolyhedrovirus nucleocapsid assembly is interrupted upon deletion of the 38K gene. J. Virol. 80, 11475-11485. doi: 10.1128/JVI.01155-06.
- Zheng, X., Cheng, W., Wang, X., Lei, C., 2011. Enhancement of supercooling capacity and survival by cold acclimation, rapid cold and heat hardening in *Spodoptera exigua*. Cryobiology, 63, 164-169. doi: 10.1016/j.cryobiol.2011.07.005.
- Zhou, J.B., Li, X.Q., De-Eknankul, W., Suraporn, S., Xu, J.P., 2012. Identification of a new *Bombyx mori* nucleopolyhedrovirus and analysis of its bro gene family. Virus Genes, 44, 539-547. doi: 10.1007/s11262-012-0721-1.