

昆虫病原真菌在农林害虫生物防治中的应用

刘春来

(黑龙江省农业科学院 植物保护研究所,黑龙江 哈尔滨 150086)

摘要:长期以来,昆虫病原真菌作为一类重要的生防资源,在农林害虫种群自然调节中发挥了重要作用。综述了昆虫病原真菌资源的利用情况、对害虫的侵染致病机理及主要属种在农林害虫生防中的应用现状,分析了昆虫病原真菌防治中的限制因素,并指出了今后昆虫病原真菌研究利用中应加强的方面。

关键词:昆虫病原真菌;农林害虫;致病机理;生物防治

中图分类号:S476⁺.12 **文献标识码:**A **文章编号:**1002-2767(2017)03-0068-06 DOI:10.11942/j.issn1002-2767.2017.03.0068

昆虫病原真菌(entomopathogenic fungi)是指能够直接侵入健康昆虫体内、迅速增殖和导致昆虫死亡的真菌类群。作为最早被鉴定为昆虫病原的微生物,已成为昆虫病原微生物中最大的类群和多种农、林、卫生害虫的重要寄生性天敌。其侵染方式独特,与细菌、线虫和病毒相比,是唯一具有直接穿透寄主体壁实现成功侵入的昆虫病原微生物。经调查证实,在自然界中,由于真菌流行病的发生引起昆虫死亡的比例占到60%^[1],足以看出,昆虫病原真菌在控制害虫种群消长中具有非常重要的生态作用。昆虫病原真菌作为农作物害虫的一类重要致病菌,具有种类多、寄主范围广、安全有效、不伤害天敌,不易产生抗性问题的优点。目前,国际上诸多学者对昆虫病原真菌开展了广泛而深入的研究工作,取得了显著效果^[2]。作为一种可开发为环境友好型生物农药的重要资源,昆虫病原真菌的研究和应用将具有广阔的前景^[3]。

1 昆虫病原真菌资源和主要种类

全世界蕴含的虫生真菌资源极为丰富,所属种类几乎遍布真菌分类的所有亚门。据美国科学院1979年统计,全世界约有700多种虫生真菌。不断有新的虫生真菌种类被发现,迄今已记载的虫生真菌有100属1000多种。我国已有云南^[4]、广东^[5]、安徽^[6]、山西^[7]和吉林^[8]等多个省分别报道了所存在的丰富的虫生真菌资源,也有

新记录种的报道^[9]。安徽省自20世纪70年代以来就开展了虫生真菌资源的收集分离研究,目前已建成我国最大、世界前五的虫生真菌菌种保存库。截止目前我国已发现的昆虫病原真菌也涉及40多个属405种,其中虫草属Cordyceps真菌80种,捕食和寄生线虫的真菌10种,寄生昆虫的真菌215种,报道的新种达24种^[10]。由于虫生真菌制成的真菌杀虫剂对森林害虫、土壤害虫和刺吸式口器害虫具有无可代替的吸引力,60年代以来国际上已有171种真菌杀虫剂产品进行了登记注册,其中球孢白僵菌(*Beauveria bassiana*)最多,达58种,占产品种类总数的33.9%^[11]。涉及的种类主要有球孢白僵菌(*Beauveria bassiana*)、布氏白僵菌(*Beauveria brongniartii*)、金龟子绿僵菌(*Metarhizium anisopliae*)、汤普森被毛孢(*Hirsutella thompsonii*)、玫烟拟青霉(*Paecilomyces furmosoroseus*)和蜡蚧轮枝孢(*Verticillium lecanii*)。

2 昆虫病原真菌侵染致病机理

昆虫病原真菌对寄生昆虫侵染致病是一个相对复杂的过程,实现成功致病取决于病原菌的快速生长、对寄主营养物质的利用、产生表皮降解酶以便刺入昆虫体壁、产生毒素对昆虫造成毒害作用以及抵抗昆虫免疫系统等等遗传潜力的大小^[12]。致病过程可分为5个阶段:1)真菌分生孢子黏附于寄主昆虫体壁上;2)孢子萌发产生芽管,形成特定的侵染结构,如附着胞、穿透钉等,穿透寄主体壁;3)真菌以菌丝的形式生长扩繁,实现在寄主体内定殖;4)通过菌体的生长、繁殖及毒素的分泌致使寄主昆虫死亡;5)昆虫病原真菌在死亡寄主体内营腐生生长一段时间后,菌丝穿出寄主

收稿日期:2017-02-24

基金项目:国家国际科技合作专项资助项目(2012DFR30810)

作者简介:刘春来(1975-),男,山东省平度市人,硕士,副研究员,从事微生物农药研究。E-mail: liuchunlai@163.com。

体壁,产生大量侵染单位进行再侵染。在真菌孢子对寄主昆虫体壁进行识别和粘附过程中,会分泌与附着有关的糖蛋白类^[13];孢子成功附着在寄主表皮后,多数真菌会分化出附着胞结构,其主要功能是提供穿透寄主体壁的机械压力和分泌一些降解体壁成分的水解酶类,借助压力和水解酶作用侵入昆虫体表。这些酶类主要包括蛋白酶、几丁质酶、酯酶和脂酶等,不同真菌分泌的水解酶种类和数量不尽相同。其中分泌的蛋白酶对昆虫病原真菌的毒力有重要影响^[14]。绿僵菌分泌的蛋白酶主要包括 Pr1(类枯草杆菌蛋白酶)、Pr2(胰蛋白酶)和 Pr3(金属蛋白酶)3 种,Pr1 是碱性蛋白酶、Pr2 和 Pr3 是酸性蛋白酶;酯酶可以降解昆虫表皮最外层的蜡质层,活性与 Pr1 可能有关,同样被认为在侵入寄主表皮中起重要作用^[15];几丁质酶是一种诱导酶,在真菌侵染寄主过程的后期表达,已鉴定出的几丁质酶基因包括来源于球孢白僵菌中的 Bbchit1 和 Bbchit2,来源于金龟子绿僵菌的 CHIA、CHI11、CHI2、CHI3 和 CHIT42^[16]。真菌孢子穿透寄主表皮后,以菌体形式在昆虫体内进行定殖和繁殖,一方面降低了昆虫的免疫反应,干扰和破坏了昆虫正常的生理功能,另一方面是汲取宿主的营养,最终造成寄主昆虫的衰竭死亡。真菌在虫体内大量生长的过程中,还会伴随产生次生代谢产物-真菌毒素^[17],毒素的作用可直接或间接的致使昆虫发病死亡。目前已发现许多种类虫生真菌产生的毒素^[18],至少达 34 种以上。目前,针对真菌毒素已有许多研究报道,可被认为是昆虫病原真菌控制昆虫的一种有效手段^[19]。

3 主要属种及在害虫生防中的应用

3.1 白僵菌属(*Beauveria*)

白僵菌属归类于半知菌亚门(*Deuteromycotina*)丝孢菌纲(*Hyphomycetes*),其中两个主要的代表种为球孢白僵菌(*B. bassiana*)和布氏白僵菌(*B. brongniartii*)。关于白僵菌的记载最早始见于 2000 年前我国的药学专著《神农本草经》中记载的白僵菌感染家蚕(*Bombyx mori*)幼虫(白僵蚕),具有药用价值,目前该菌已成为世界上研究和应用最多的一种虫生真菌。前苏联、美国、法国、德国和日本等国家注册了多个商品杀虫剂,用于农林重要害虫的防治。前苏联用球孢白僵菌微生物杀虫剂防治马铃薯甲虫(*Leptinotarsa de-*

cemlineata)、苹果小食心虫(*Grapholitha inopinata*)、小麦盾蝽(*Poecilcoris* sp.)、玉米螟(*Ostrinia furnacalis*)和甜菜象甲(*Bothynoderes punctiventris*)等^[20]。日本也开发出以布氏白僵菌为来源的杀虫剂用于林业上重要害虫柳杉天牛(*Semanotus ponicus*)的防治,并针对蛀干害虫松墨天牛(*Monochamus alternatus*)的活动加剧了松材线虫(*Bursaphelenchus xylophilus*)病的传播,采用制成的球孢白僵菌无纺布菌条悬挂于树干来防治松墨天牛幼虫,林间平均致死率达 80%^[21]。我国自 1956 年林伯欣报道了用白僵菌防治甘薯象甲(*Cylas formicarius*)以来,陆续用该菌防治过玉米螟(*Ostrinia nubilalis*)、马尾松毛虫(*Dendrolimus punctatus*)和栎褐天社蛾(*Ochrostigma aIbibus*)等农林害虫,目前,涉及的防治对象至少有 58 种害虫,包括林业害虫 27 种,农业害虫 21 种,茶树害虫 5 种,果树害虫 4 种,卫生害虫 1 种^[22]。我国自 20 世纪 70 年非商品化大规模应用白僵菌防治林业害虫马尾松毛虫获得成功以来,现在已成为世界上生产和使用白僵菌最多的国家,每年应用白僵菌防治和预防的总面积在 66 万 hm^2 左右,其中防治面积较大的主要是松毛虫、玉米螟和水稻叶蝉(*Nephotettix*)等。近年来,许多学者对白僵菌防治其它害虫进行了试验,如袁盛勇等^[23]利用球孢白僵菌 Bb080717 菌株对榕母管蓟马(*Gynaikothrips ficorum*)成虫和若虫进行了室内毒力测定,表明该菌株对榕母管蓟马具有很高的毒性,有良好的应用前景;张璐璐等^[24]测定了球孢白僵菌菌株 SD-DZ-9 对西花蓟马(*Frankliniella occidentalis*)具有高效致病力。

3.2 绿僵菌属(*Metarhizium*)

绿僵菌是最早用于防治农业害虫的真菌,可寄生 8 个目,30 个科的 200 多种昆虫,也能寄生螨类。目前,世界上已经有 17 种绿僵菌杀虫剂进行了登记注册,涉及的主要防治对象包括沫蝉(*Cercopidae*)、蝗虫、蛴螬、蟑螂和白蚁等。生产的国家包括美国、巴西、德国、澳大利亚、墨西哥、前苏联和中国等。美国先后于 1993 和 1995 年批准金龟子绿僵菌(*Metarhizium anisopliae*)用于防治蟑螂和白蚁,目前美国已将绿僵菌广泛应用于控制牧草虫、甲虫、苍蝇、蚊子和蝉^[25]。针对蝗虫的治理研究,英国和澳大利亚研制的杀蝗

绿僵菌生物农药用于非洲沙漠蝗(*Schistocerca gregaria*)和草原蝗虫的防治,均获得了90%以上的防治效果^[26]。巴西和委内瑞拉的绿僵菌产品(Metaquino, Cobican)主要用于防治甘蔗沫蝉。Malsam等^[27]利用绿僵菌油剂防治温室白粉虱,最终的防效高达100%。我国自1993年中国农业科学院生物防治研究所开展利用绿僵菌防治东亚飞蝗(*Locusta migratoria manilensis*)的室内试验开始,已经有2个绿僵菌杀虫剂进行了登记生产,分别为中国农业科学院植物保护研究所研发的我国第一个真菌杀虫剂商品名为“百澳克”,主要对卫生害虫蟑螂、蚂蚁等具有较好的防治效果;另一个产品是重庆真菌农药研制工程中心研制的“蝗敌1号”,主要推广和应用用于我国部分北方省份蝗虫发生区。杜广祖等^[28]研究表明,黄绿绿僵菌(*Metarhizium flavoviride*)KM1104菌株对灰飞虱(*Laodelphax striatellus*)成虫和3龄若虫都具有较强的毒力,30℃下毒力最强。陈自宏等^[29]测定了来源于不同生境的6株金龟子绿僵菌菌株对果蝇(*Drosophila melanogaster*)的致病力,筛选得到MAX-2菌株的致病力最强,其LT₅₀为3d。针对其它多种农林害虫,绿僵菌也都有较好的杀虫效果,如对甘蔗金龟(*Alissonotum impressicolle*)的防治,效果可达90.6%;还可用于防治马尾松毛虫(*Dendrolimus punctatus*)、蛱螬、桃小食心虫(*Carposina sasakii*)、天牛(*Cerambycidae*)、椰心叶甲(*Brontispa longissima*)、柑橘吉丁虫(*Agrilus citri*)和甘蔗沫蝉等。目前,绿僵菌已成为当今世界上研究和应用最多的虫生真菌之一,仅次于白僵菌。

3.3 拟青霉属(*Paecilomyces*)

拟青霉菌也是一种国际上研究和应用较为广泛的昆虫病原真菌,寄主范围包括8个目的40多种昆虫。中国已记载的拟青霉菌共有16种,生产中较为常用的种是玫烟色拟青霉(*Paecilomyces fumosoroseus*)、粉质拟青霉(*Paecilomyces farinosus*)和淡紫拟青霉(*Paecilomyces lililacinus*)。前苏联、美国、荷兰、比利时、澳大利亚和菲律宾等国都注册有拟青霉产品,目标害虫主要包括柑橘粉虱(*Dialeurodes citri*)、白粉虱(*Trialeurodes vaporariorum*)、蚜虫和根结线虫等。

玫烟拟青霉是一种地理分布广泛,可侵染寄生包括同翅目、鳞翅目、双翅目、鞘翅目、膜翅目等

多种昆虫,特别是对蚜虫、粉虱等刺吸式口器昆虫具有较高的毒力,同时也是一种常见的土壤分离菌种之一^[30]。方棋霞等^[31]用玫烟色拟青霉北京变种防治蔬菜上的温室白粉虱(*Trialeurodes vaporariorum*),显著降低了黄瓜上粉虱的种群数量及上层叶片的成虫数量。徐祥斌研究认为玫烟色拟青霉对菜青虫(*Pieris rapae*)也具有较强的致病能力,对低虫龄的毒力更强一些,而且玫烟色拟青霉对菜青虫取食量也有一定影响^[32]。孙莉等^[33]成功的利用胡瓜新小绥螨(*Neoseiulus cucumeris*)携带玫烟色拟青霉菌的创新方法,开展了对茄子植株上的蚜虫和叶螨的防治研究,第10天调查时,1×10⁸孢子·mL⁻¹浓度下,蚜虫和胡瓜新小绥螨的累积校正死亡率分别为86.52%和41.78%,证明了利用捕食螨带菌同时防治蚜虫和红蜘蛛是可行的方法。除以上害虫外,还有报道玫烟色拟青霉菌对稻飞虱、茶小绿叶蝉(*Empoasca pirusuga*)、茶橙瘿螨(*Acaephylla theae*)和松毛虫也有较好的防治效果。

粉质拟青霉(*Paecilomyces farinosus*)也是拟青霉属中研究较多的一个种,可寄生于鳞翅目、鞘翅目、同翅目、半翅目、双翅目等多种昆虫。美国和日本曾用该菌分别防治甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)幼虫和赤松毛虫(*Dendrolimus spectabilis*),前苏联登记的产品Penilomin用于防治柑橘粉虱。我国的武颀文用该菌防治油松毛虫(*Dendrolimus tabulaeformis*),越冬幼虫的死亡率约为70%^[34]。安建梅等^[35]报道了粉质拟青霉9905菌株对黄刺蛾(*Cnidocampa flavescentis*)幼虫的致病性,当孢子浓度为5.0×10⁹孢子·mL⁻¹时,10d后幼虫死亡率为84%。朱永敏^[36]从自然染病桃小食心虫(*Carposina sasakii*)虫尸上分离得到了1株高致病性的粉质拟青霉,也是首次发现该菌可寄生桃小食心虫。此外,该菌还曾报道用于球果螟、球果尺蠖、落叶松卷叶蛾(*Ptychalomoides aertferanus*)、桑天牛(*Apriona germari*)和菜螟(*Hellula undalis*)等农林害虫的防治。由于茶园环境荫蔽潮湿,温度变化小,形成相对稳定的生态系,非常适宜拟青霉属虫生真菌的繁殖、扩散。已有很多实例证明拟青霉属真菌对茶园中的多种害虫具有很好的防治效果,因此,开展利用拟青霉属虫生真菌对茶叶生产中小绿叶蝉(*Jacobiasca formosana*)、螨类、

介壳虫类、黑刺粉虱(*Aleurocanthus spiniferus*)等刺吸式口器害虫的生物防治将具有广阔的前景^[37]。

淡紫拟青霉是一种线虫的重要寄生真菌,对保护地蔬菜作物根结线虫^[38]和大豆胞囊线虫病具有较好的防治效果,并且菌株生长时可在发酵液中分泌类植物生长素功能的蛋白活性因子,其功能具有促进植物生长的作用^[39]。

3.4 汤普森被毛孢(*Hirsutella thompsonii*)

汤普森被毛孢是一种主要可寄生多种螨类的重要昆虫病原真菌。自从 1950 年 Fisher 在柑桔锈壁虱(*Eriophyes oleivorus*)虫体上发现汤普森被毛孢以来,美国已先后批准 2 个以汤普森被毛孢为主要成分的杀螨剂,主要防治对象为柑橘锈螨(*Phyllocoptruta oleivora*)。Gardner 研究了利用汤普森被毛孢分生孢子接种到二斑叶螨(*Tetranychus urticae*)并置于较高湿度环境,死亡率高达 97%^[40]。我国的韩智杰等^[41]研究了汤普森被毛孢对二斑叶螨的致死情况,并构建了致死率与温度、湿度和浓度关系的数学模型。

3.5 蜡蚧轮枝菌(*Leticillium lecanii*)

蜡蚧轮枝菌是一种重要的虫生真菌,属于半知菌类轮枝孢属,是轮枝孢的典型代表种。蜡蚧轮枝菌宿主种类众多,对蚜虫类、粉虱类及蚧虫类等害虫具有较好的生防效果,同时,对一些植物病原菌如锈病菌和白粉病菌等也具有一定的生防作用。20 世纪 80 年代英国 Hall 博士率先完成了蜡蚧轮枝菌安全性评价,与企业合作,并主持了该菌制剂商品化的研究,以商品名 VertalecR 进行商品化并首次成功将其应用于防治黄瓜上的温室白粉虱。到目前为止已有多个国家分别以商品名 AgroBiocontrol Verticillium 50、Mycolab 'S、Thripta、Vertalec、Vertisol、Verticon、Verticillin 等进行生产、销售,用于温室等场所的蚜虫、粉虱和蓟马等害虫防治,均取得了良好效果^[42]。录丽平等^[43]对从石斛象甲上分离获得的 6 株蜡蚧轮枝菌的生物学特性进行了研究,并比较了菌株间对烟蚜(*Myzus persicae*)的致病力,发现菌株 S-0701 的校正死亡率在各菌株中最高,第 5 天时校正死亡率达到了 91.34%。陈宇平^[44]研究表明,当用浓度为 1.1×10^4 孢子·mL⁻¹ 分生孢子处理烟粉虱若虫时,其 LT₅₀ 为 11.568 d,且随浓度增加其杀虫速度加快。闫鹏飞等^[45]研究表明蜡蚧轮

枝菌 KMZW-1 菌株对扶桑绵粉蚧(*Phenacoccus solenopsis*)若虫和雌成虫均具有较高的毒力。通过连续 4 d 于夜间喷施雾化水提高湿度的方法,蜡蚧轮枝菌对菊花上的桃蓟马(*Taneiothrips inconsequens*)达到了很高的寄生率^[46]。蜡蚧轮枝菌还能寄生包括白粉病菌、锈病菌等 20 余种植物病原真菌^[47-48]。如 Verhaar 等研究表明,蜡蚧轮枝菌能相对有效地防治温室白粉病菌,在接种 63 d 后,黄瓜的抗病品种的叶片侵染率仍可以控制在 15% 以下^[49]。

3.6 莱氏野村菌(*Nomuraea rileyae*)

莱氏野村菌在分类上属于半知菌亚门野村属,其寄主范围较广,自然寄主包括 40 多种昆虫。特别对斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)、甜菜夜蛾(*Spodoptera exguia*)、棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)、黎豆夜蛾(*Anticarsia gemmatilis*)、三叶草夜蛾(*Scotogramma trifolii*)、大豆夜蛾(*Pseudoplusia includens*)、小地老虎(*Agrotis ypsilon*)、谷实夜蛾(*Heliothis zea*)和粉纹夜蛾(*Trichoplusia ni*)等多种农作物上鳞翅目重要害虫具有较强的致病力。国外对莱氏野村菌的研究利用开始于 20 世纪 70 至 80 年代,美国进行了大量的基础研究,并开展了相关的田间防治效果研究工作,巴西、印度、葡萄牙等国也有较多的相关研究。我国于 1978 年从棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)上首次成功分离到该菌后,对其培养性状、生物学特性、发酵培养条件及对不同防治对象的致病性等方面都开展了深入的研究^[50-51]。

4 存在问题与展望

昆虫病原真菌在实际应用中会受到环境因子的限制,其中主要的影响因素为温、湿度。较高的湿度环境是孢子萌发、侵入以及孢子形成和成功侵染的必要条件,较为适宜的温度对昆虫病原真菌的侵染是有利的,过高、过低的温度和干燥的环境均不利于真菌流行病的发生。同时环境中的紫外线的强弱、包括一些杀菌剂、除草剂和化学杀虫剂也会影响到防治效果的稳定性。真菌杀虫剂毒杀效果较慢,与化学杀虫剂相比不能起到立竿见影的防治效果,也成为昆虫病原真菌防治中的一个限制因素。另外,真菌的杀虫效果有时还会受到寄主植物的影响。目前,昆虫病原真菌的发酵生产、制剂剂型、稳定性和货架期等问题,包括昆虫病原真菌对害虫的侵染、致病过程中真菌毒素

的作用机制及昆虫流行病的流行机制等,还缺乏深入的认识。以上问题都限制和影响了昆虫病原真菌在生产实际中的应用效果。

昆虫病原真菌作为一类重要的害虫致病菌,已成为昆虫种群自然调节的重要因子。今后应加强昆虫病原真菌资源的收集,高毒力菌株筛选、发酵培养工艺、剂型化工艺、杀虫真菌侵染致病机理、真菌代谢产物中杀虫毒素物质的研究利用以及利用基因工程技术进行毒力菌株的改造等方面的研究工作,创制出更加适合我国病虫害发生实际情况的制剂产品。相信在国家绿色种植、减肥减药等政策提出的背景下,昆虫病原真菌在病虫害的治理中将发挥出更大的作用。

参考文献:

- [1] 蒲蛰龙. 害虫生物防治的原理和方法[M]. 北京: 科学出版社, 1998: 154, 175-178.
- [2] Nicolai V M, Eilenberg J. Ecology of the entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* in temperate agroecosystems: potential for conservation biological control[J]. *Biological Control*, 2007, 43: 145-155.
- [3] 喻子牛, 柯云, 刘子铎, 等. 微生物农药在病虫害可持续控制中的应用及发展策略[M]// 喻子牛. 微生物农药及其产业化. 北京: 科学出版社, 2000: 12.
- [4] 张颖, 许远钊, 郑志兴. 云南化佛山自然保护区大型真菌多样性及分布特征分析[J]. *植物资源与环境学报*, 2012, 21(1): 111-117.
- [5] 贾春生, 刘发光. 车八岭国家级自然保护区森林昆虫病原真菌初报[J]. *西北林学院学报*, 2010, 25(5): 108-111.
- [6] 王四宝, 黄勇平, 樊美珍, 等. 安徽大别山区虫生真菌区系的物种多样性研究[J]. *生物多样性*, 2003, 11(6): 475-479.
- [7] 戴建青, 李文英, 张仙红, 等. 山西省虫生真菌种类资源概貌[J]. *山西农业大学学报*, 2005, 25(4): 413-415.
- [8] 贾春生, 由士江, 王广发. 吉林省的虫生真菌资源[J]. *吉林林业科技*, 2003, 32(6): 70-71.
- [9] 王术荣, 李玉. 辽宁省虫生真菌的2个新记录种[J]. *菌物研究*, 2011, 9(1): 3-4, 8.
- [10] 王清海, 万平平, 黄玉杰, 等. 虫生真菌在害虫生物防治中的应用研究[J]. *山东科学*, 2005, 18(4): 37-40.
- [11] Faria M R, Wraight S P. Mycoinsecticides and Mycoacaricides: A comprehensive list with worldwide coverage and international classification of formulation types[J]. *Biological Control*, 2007, 43: 237-256.
- [12] 黄自然, 陈劲伟. 昆虫防御机制研究的一些进展[J]. *生物学通报*, 1990(10): 9-10.
- [13] Boucias D G, Pendland J C, Latge J P. Nonspecific factors involved in the attachment of entomopathogenic deuteromycetes to host insect cuticle[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1988, 54: 1795-1805.

- [14] St Leger R J, Roberts D W, Staples R C. Calcium-and-calmodulin-mediated protein synthesis and protein phosphorylation during germination growth and protease production by *M. anisopliae* [J]. *Gen. Microbiol.*, 1989, 135: 2141-2154.
- [15] St Leger R J, Cooper R M, Charnley A K. Characterization of chitinase and chitinase produced by the entomopathogenic fungi *Metarhizium anisopliae* [J]. *Inver Pathol.*, 1991, 58: 415-426.
- [16] Bogo M R, Rota C A, Pinto H, et al. A chitinase encoding gene from the entomopathogen *Metarhizium anisopliae*: isolation and characterization of genomic and full-length cDNA[J]. *Curr Microbiol.*, 1998, 37(4): 221-225.
- [17] 李建庆, 张永安, 张星耀, 等. 昆虫病原真菌毒素的研究进展[J]. *林业科学研究*, 2003, 16(2): 233-239.
- [18] Boucias D G, Pendland J C. Principles of insect pathology[M]. Boston /Dordrecht /London: Kluwer Academic Publishers, 1998: 322-364.
- [19] 蒲蛰龙, 李增智. 昆虫病原真菌学[M]. 合肥: 安徽科学技术出版社, 1996: 76-111.
- [20] Zimmermann G. Review on safety of the entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Beauveria brongniartii* [J]. *Biocontrol Science and Technology*, 2007, 17(5): 553-596.
- [21] Shimazu M. Microbial control of *Monochamus alternatus*: Hope by application of nonwoven fabric strips with *Beauveria bassiana* on infested tree trunks [J]. *Appl Entomol Zool.*, 1995, 30(1): 207-213.
- [22] 李增智. 虫生真菌在害虫治理中的应用现状[J]. *安徽农学院学报*, 1987, 14(2): 59-66.
- [23] 袁盛勇, 孔琼, 李珣, 等. 球孢白僵菌对榕母管蓟马成虫和若虫的毒力[J]. *中国森林病虫*, 2013, 32(4): 21-23.
- [24] 张璐璐, 吴圣勇, 王帅宇, 等. 防治蓟马的球孢白僵菌 SD-DZ-9 菌株液体发酵工艺优化[J]. *中国农业科学*, 2015, 48(15): 2985-2994.
- [25] St Leger R J, Wang C S. Genetic engineering of fungal biocontrol agents to achieve greater efficacy against insect pests [J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2010, 85: 901-907.
- [26] 雷仲仁, 问锦曾. 绿僵菌治蝗研究进展[J]. *植物保护*, 2004, 30(4): 14-17.
- [27] Malsam O, Kilian M, Oerke EC, et al. Oils for increased efficacy of *Metarhizium anisopliae* to control whiteflies[J]. *Biocontrol Science and Technology*, 2002, 12(3): 337-348.
- [28] 杜广祖, 杨卫秋, 周跃能, 等. 黄绿绿僵菌 KM1104 对灰飞虱的毒力[J]. *植物保护*, 2015, 41(5): 207-211.
- [29] 陈自宏, 徐玲, 杨晓娜, 等. 金龟子绿僵菌对果蝇的生防效果[J]. *贵州农业科学*, 2015, 43(4): 88-91.
- [30] 武巍文, 王德祥. 中国虫生真菌研究与应用[M]. 中国农业科技出版社, 1993: 203-210.
- [31] 方祺霞, 周悦悦, 胡亚梅, 等. 防治温室白粉虱的玫瑰烟色拟

- 青霉北京变种强株系选育[J]. 生物防治通报, 1985, 1(2): 15-18.
- [32] 徐祥斌. 玫烟色拟青霉生物学特性及致病机理研究[D]. 太谷: 山西农业大学, 2004.
- [33] 孙莉, 张艳璇, 赵玲玲, 等. 利用胡瓜新小绥螨携带玫烟色拟青霉菌兼防茄子蚜虫和叶螨[J]. 中国农学通报, 2015, 31(20): 91-96.
- [34] 武颀文. 应用拟青霉等真菌防治油松毛虫[J]. 林业科学, 1988, 24(1): 34-39.
- [35] 安建梅, 贺运春, 白锦荣, 等. 虫生真菌粉质拟青霉对黄刺蛾幼虫的致病性研究[J]. 山西农业大学学报, 2000, 20(2): 105-107.
- [36] 朱永敏. 桃小食心虫病原真菌的致病性[D]. 太原: 山西大学, 2011.
- [37] 唐美君. 拟青霉属虫生真菌的研究应用概况与展望[J]. 中国茶叶, 2001(3): 32-33.
- [38] 张万明, 杨爱宾, 王东生, 等. 1.5 亿活孢子/克淡紫拟青霉颗粒剂防治蔬菜根结线虫病试验初报[J]. 农业开发与装备, 2014(3): 67-68.
- [39] 杨婷, 廖美德, 贺玉广, 等. 淡紫拟青霉 PL-HN-16 促进植物生长活性因子的初步研究[J]. 华北农学报, 2015, 30(6): 170-175.
- [40] Gardner W A, Ronald D O, Gregory K S. Susceptibility of the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* Koch, to the fungal pathogen *Hirsutiella thompsonii* Fisher[J]. The Florida Entomologist, 1982, 65(4): 458-465.
- [41] 韩智杰, 瞿娇娇, 张晓娜, 等. 汤普森被毛孢对二斑叶螨致死率的建模分析[J]. 应用昆虫学报, 2013, 50(2): 406-412.
- [42] 谢明, 扈新萍, 万方浩. 国外蜡蚧轮枝菌应用进展[C]//中国植物保护学会. 科技创新与绿色植保——中国植物保护学会 2006 学术年会论文集, 北京: 中国农业科学技术出版社, 2006.
- [43] 录丽平, 孙常德, 杨美林, 等. 石斛象甲蜡蚧轮枝菌 6 菌株生物学特性及对烟蚜致病性的比较[J]. 江西农业学报, 2009, 21(6): 94-96.
- [44] 陈宇平, 张红艳, 张 龙. 蜡蚧轮枝菌 (*Lecanicillium lecanii*) Bj085-1 菌株对烟粉虱的毒力测定[J]. 中国植保导刊, 2010, 30(11): 5-9.
- [45] 闫鹏飞, 孙跃先, 邓裕亮, 等. 蜡蚧轮枝菌 KMZW-1 菌株对扶桑绵粉蚧的毒力测定[J]. 华中农业大学学报, 2013, 32(4): 38-42.
- [46] Helyer N, Gill G, Bywater A, et al. Elevated humidities for control of chrysanthemum pests with *Verticillium lecanii*[J]. Pestic Sci, 1992, 36(4): 373-378.
- [47] Hall R A. Effect of repeated subculturing on agar and passaging through an insect host on pathogenicity, morphology, and growth rate of *Verticillium lecanii*[J]. Journal of invertebrate pathology, 1980, 36(2): 216-222.
- [48] Askaiy H, Benhamou N, Brodeur J. Ultrastructural and cytochemical investigations of the antagonistic effect of *Verticillium lecanii* on cucumber powdery mildew[J]. Phytopathology, 1997, 87(3): 359-368.
- [49] Verhaar M A, Hijwegen T, Zadoks J C. Glasshouse experiments on biocontrol of cucumber powdery mildew (*Sphaerotheca fuliginea*) by the mycoparasites *Verticillium lecanii* and *Sporothrix rugulosa* [J]. Biological control, 1996, 6(3): 353-360.
- [50] 杜广祖, 陈斌, 李正跃, 等. 莱氏野村菌不同菌株生物学特性及其对甜菜夜蛾的毒力[J]. 西南农业学报, 2011, 24(5): 1761-1765.
- [51] 唐维媛, 彭小东, 王欢, 等. 不同地域莱氏野村菌的培养性状及对斜纹夜蛾的毒力[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2013, 39(3): 279-281.

Application of Entomopathogenic Fungi in Biological Control of Agricultural and Forestry Pests

LIU Chun-lai

(Plant Protection Institute of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin, Heilongjiang 150086)

Abstract: For a long time, entomopathogenic fungi has played an important role in the natural regulation of insect pests in agriculture and forestry as a kind of important biocontrol agents. The current utilization of entomopathogenic fungi resources, the pathogenesis to insect pests and the application status of main species in controlling agricultural and forestry pests were reviewed. The limiting factors in entomopathogenic fungi against to pests were analyzed, and the main area in the research and utilization of entomopathogenic fungi that require strengthening in the future were pointed out.

Keywords: entomopathogenic fungi; agricultural and forest pests; pathogenesis; biological control