

虫生真菌多样性 及其在害虫生物防治中的作用

王联德^{1,2}, 尤民生¹, 黄建², 周然²

(1. 福建农林大学 应用生态研究所, 福建 福州 350002; 2. 福建农林大学 生物农药与化学生物学教育部重点实验室, 福建 福州 350002)

摘要: 综述虫生真菌的资源、应用方式多样性, 及其次生代谢产物的种类、结构和作用方式的多样性, 并就虫生真菌多样性在害虫生物防治中的作用进行讨论。为更好地利用虫生真菌生物防治害虫奠定基础。

关键词: 虫生真菌; 多样性; 代谢产物; 生物防治

中图分类号: S476 文献标志码: A 文章编号: 1000-2286(2010)05-0920-08

Diversity of Entomopathogenic Fungi and Their Application in Biological Control

WANG Lian-de^{1,2}, YOU Min-sheng¹, HUANG Jian², ZHOU Ran²

(Institute of Applied Ecology, Fujian Agriculture & Forestry University, Fuzhou 350002, China; Key Laboratory of Biopesticide and Chemical Biology, Ministry of Education, Fujian Agriculture & Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: The diversity of entomopathogenic fungi, including their resources, applying approaches, categories, structures and action modes of entomopathogenic fungi secondary metabolites is summarized. The application of entomopathogenic fungi and their secondary metabolites against pest insects in biological control are also discussed.

Key words: entomopathogenic fungi; diversity; secondary metabolites; biological control

昆虫病原真菌(虫生真菌)能感染和杀死害虫, 具有较大的利用和开发价值。真菌病原物一般通过体壁侵入寄主昆虫, 无需从口器摄入^[1]。利用虫生真菌防治害虫成为以生物防治为主的综合治理的一个重要方面, 虫生真菌是害虫种群自然调节的重要因子和害虫生物防治的重要材料^[2]。如何利用种类十分丰富的虫生真菌及其代谢产物, 是近 20 多年来发达国家许多实验室的主攻方向, 亦将是跨世纪的研究热点^[3]。本文就虫生真菌多样性在害虫生物防治中的应用进行综述。

1 虫生真菌资源的多样性

昆虫病原真菌是昆虫病原微生物中一个最大的类群, 全世界已报道的约有 100 多个属 800 多种, 寄

收稿日期: 2010-09-21

基金项目: 国家自然科学基金(30771452)和农业部 948 项目(2008Z-17)资助

作者简介: 王联德(1968—), 男, 江西于都人, 博士后, 教授。1986 年 9 月—1990 年 7 月在江西农业大学植保专业学习, 获学士学位。现为《Journal of Entomology & Nematology》副主编, 先后赴加拿大、德国、美国留学和访问研究。主持和参加国家、省部级科研项目各 10 项, 发表学术论文 34 篇(其中 SCI 收录 7 篇)。3 项科研成果获福建省科学技术二等奖(1 项排名第一, 2 项排名第二); 获第九届福建青年科技奖; 福建省百千万人才工程人选; 福建省高等学校新世纪优秀人才资助计划人选。研究方向为虫生真菌、害虫生物防治与昆虫生态。E-mail: wangliande@yahoo.com。

主范围较广,可寄生5个目100多个属的215种昆虫。1980以前我国发现和记录的虫生真菌种类仅30余种^[4],至2000年已增加到430种^[5-6]。在害虫的微生物防治中,具有利用和开发价值的杀虫真菌主要包括两大类,一是属于半知菌亚门的丝孢菌类(Hyphomycetes),如白僵菌、绿僵菌、拟青霉和轮枝菌等,二是属于接合菌亚门的虫霉目(Entomophthorales)真菌,后者包含许多经常引发高强度害虫流行病的种类,如虫疔霉、虫瘟霉、虫疫霉等。

2 虫生真菌的应用方式的多样性

1879年Metchnikoff^[7]用绿僵菌防治奥国丽金龟获得成功,并且生产出大量用于生物防治的绿僵菌孢子产品。随后昆虫病原微生物用来防治害虫的研究与应用渐多。其研究应用的方式主要在以下几个方面。

2.1 真菌杀虫剂

由于虫生真菌具有可观的扩散效果、较长的土壤宿存能力、独特的体壁侵染方式,以及害虫抗药性发展缓慢和容易生产等显著优点,使得真菌杀虫剂在刺吸式口器害虫、森林害虫和土壤害虫的防治中始终具有无可代替的吸引力。近20年来菌剂大量生产、采收、稳定化和制剂技术的进展,大大提高了生产效率、产品的储藏期、应用特性和田间效果,国际上先后有171种产品登记注册,其中球孢白僵菌(*Beauveria bassiana*)最多,达58种,占产品种类总数的33.9%^[8]。根据互联网上关于欧美生产企业产品的不完全资料,目前仍见于市场的有8种真菌的约30种产品。球孢白僵菌的知名产品有Mycotech公司的Mycotrol和BotaniGard等(防治多种害虫),布氏白僵菌有Ago Biocontrol公司的Ago Biocontrol Beauveria(防治多种害虫),金龟子绿僵菌有Bayer公司的Bio EcoScience公司的BioBlast等(防治金龟子、白蚁等土栖害虫),金龟子绿僵菌蝗变种有Biological Control Products公司的Green Muscle(防治蝗虫),莱氏野村菌有Ago Biocontrol公司的Ago Biocontrol Nomaraea(防治鳞翅目害虫),玫烟色棒束孢有Thermo Triology公司的PFR-97(防治白粉虱、蚜虫、蓟马等),蚁霉有Koppert公司的Mycotal(防治白粉虱)和Uertalec(防治蚜虫),大链壶菌有AgraQuest公司的Laginex(防治蚊子)等。前苏联和前捷克斯洛伐克的球孢白僵菌产品Boverin, Boverol和Boverosil曾是上世纪70年代以来的著名品牌,但近年来鲜见报道。巴西的真菌杀虫剂产品注册比我国早,在10年前即有关于至少6种产品注册^[9]的报道,主要用于防治甘蔗沫蝉等^[9]。

我国市场上现有江西天人生态工业有限责任公司、合肥农药厂、重庆重大生物技术发展有限公司、浙江宁波舜宏化工有限公司和澳大利亚克德伍德公司的球孢白僵菌、金龟子绿僵菌小孢变种和蝗变种等3种真菌的11种真菌杀虫剂产品登记注册(表1)^[9],包括球孢白僵菌和金龟子绿僵菌的母药(原粉)及油悬浮剂、可湿性粉剂及无纺布菌条(挂条)等几种剂型,球孢白僵菌主要用于防治松毛虫、天牛等森林害虫以及茶假眼小绿叶蝉和蚜虫等刺吸式口器的害虫,金龟子绿僵菌蝗变种用于防治蝗虫^[9]。

真菌制剂剂型多样化,有粉剂、可湿性粉剂、悬乳剂、油悬浮剂、颗粒剂、粘膏、胶囊剂、微胶囊剂等,它们可使用与同样剂型的化学农药相同的方法用各种药械进行喷粉、喷雾、涂刷茎干或处理土壤。另有专门用于防治天牛等蛀干害虫的无纺布菌条剂型,应用方法是将其悬挂在树干上^[9]。

2.2 昆虫真菌流行性疾病的人工诱发及调控

人工诱发及调控昆虫真菌流行性疾病,是利用虫生真菌的另一面,这种途径实质上是地方性疾病的强化,包括适时利用人工培养的病原物扩散、诱发、克服自然流行性疾病的时滞现象,调整流行高峰出现的时间和进度;改善环境条件及利用害虫本身的习性等^[10]。

典型的例子有高日霞等研究了粉虱座壳孢对柑桔粉虱的寄生、毒力、使用方法及流行规律等,提出“挂枝法”控制桔园柑桔粉虱,即在柑桔粉虱发生严重的桔园,于柑桔春梢期用挂枝(枝上有粉虱座壳孢感染的柑桔粉虱尸体)法引进粉虱座壳孢,田间粉虱密度较大时,采用多点或隔行挂。此技术在福建推广面积达0.67万hm²,在华南、西南、浙江、台湾等都得到推广,并取得明显效果^[11-12]。

改变引种地的生态条件,创造菌物定殖的环境,也是造成疾病流行的有力措施。关雄等从桔园生态条件出发,运用统计学和生态学的理论,对柑桔粉虱和座壳孢在福建的地理分布、消长动态、空间分布型及座壳孢对粉虱的跟随和控制效能,以及改变植物—虫—菌等系统功能影响的若干问题,进行了统计学

的数量分析 提出在桔园的现有生态系统中引进霍香蓟等绿肥作物 提高荫蔽度以改变林间小气候 从而使粉虱座壳孢的寄生率大大提高^[13]。

表 1 我国登记的真菌杀虫剂商品^[9]

Tab. 1 Fungal insecticide registied in China

真菌 Fungus	含量与剂型 Content and formulation	商品名 Trade name	防治对象 Control objects	生产厂商 Manufacture
金龟子绿 僵菌	100 亿/mL(孢子/油悬浮剂) ¹ 500 亿/g(孢子/母药) ²	克洛卡 -	飞蝗 -	重庆重大生物技术 发展有限公司
<i>M. anisopliae</i>	700 亿/g(孢子/原药)	-	-	江西天人生态工业有限责任公司
var. <i>acridurn</i>	200 亿/g(孢子/母药)	-	-	澳大利亚克德伍德公司
	600 亿/mL(孢子/油悬浮剂)	-	飞蝗	
球孢白僵 菌	100 亿/g(孢子/母药) 300 亿/mL(孢子/油悬浮剂)	- -	- 松毛虫	合肥农药厂
<i>B. bassiana</i>	400 亿/g(孢子/可湿粉剂)	-	松毛虫	江西天人生态工业有限 责任公司
	2 亿/cm ² (孢子/挂条)	-	松褐天牛	
	500 亿/g(孢子/母药)	-		
	100 亿/mL(孢子/油悬浮剂)	-	茶小绿叶蝉: 十字花科蔬菜蚜虫	浙江宁波舜宏化工有限公司

1. 100 亿/mL(孢子/油悬浮剂) (克洛卡) 系金龟子绿僵菌蝗变种, 其余金龟子绿僵菌制剂皆小孢变种; 2. 原药与母药皆指本制剂的主要成分为分生孢子(含有少量菌丝)的培养物。

1. The formulation of one billion conidial spores/mL oil suspension Carols is from *M. anisopliae* var. *acridurn*, the others are *M. anisopliae* var. *anisopliae*. 2. Original drug and the parent drug are unformulated biocide which the main content are culture *i. e.* conidial spores(few myceliums).

2.3 虫生真菌的研究被结合进害虫综合治理体系

在害虫综合治理(IPM)系统中,虫生真菌是一类十分重要的控制因子。由于虫生真菌能侵染各类昆虫和昆虫的各个发育阶段,不少能大量产孢并扩散流行,因而在IPM中有其独到的作用。国内外通过合理使用化学农药、其它微生物制剂、天敌昆虫和栽培技术措施,有效调节了虫生真菌的作用,发挥了良好的治虫效果^[14]。荷兰和捷克利用粉虱座壳孢(*Aschersonia aleyrodalis*)和粉虱蚜丽小蜂(*Encarsia formosa*)配合防治温室白粉虱,取得85%的防治效果,均比单独利用粉虱座壳孢或粉虱蚜丽小蜂控制效果高^[15-16];前苏联以座壳孢与瓢虫相结合防治黑刺粉虱(*Aleurocanthus spiniferus*)也取得良好的防效^[10];在美国依荷华州,球孢白僵菌能与捕食性瓢虫(*Coleomegilla maculata*)协调控制玉米地的欧洲玉米螟 [*Ostrinia nubilalis* (Hübner)]^[17]。

2.4 利用其代谢产物

虫生真菌形成的毒素物质种类很多,一些非真正病原的兼性病原乃至腐生真菌也能产生对昆虫有毒的次生代谢产物^[18]。虫生真菌作用方式多种多样,在害虫防治中具有广阔的应用前景^[19]。虫生真菌毒素的室内研究工作虽然十分活跃,但在应用方面,特别是在田间防治害虫方面,成功的例子不多,当前,在商品杀虫剂中不没有真正的真菌代谢产物。因此,这方面的研究应大力加强。

3 虫生真菌代谢产物的多样性

真菌侵染昆虫后,不仅在虫体内大量生长、掠夺营养,而且往往还产生有毒的次生代谢物质—毒素,从而引起昆虫死亡。动、植物病原菌的次生代谢产物称为毒素。关于毒素对虫生真菌的重要性有不同的评价,但是对有些虫生真菌的活性来说,必须先产生毒素。对于半知菌类的虫生真菌来说,寄主的死亡多与虫生真菌毒素有关,病理切片显示,有些虫生真菌是以毒素杀死昆虫的,而不是对寄主组织造成侵染。因此,毒素被认为是昆虫病原真菌对昆虫的一种有效手段^[10]。

1952年 Aoki 和 Shimodara 报道,培养过白僵菌 1 个月的培养基对家蚕有毒,这首次证明了虫生真菌产生有杀虫活性的代谢产物^[20]。其后 Kodaira 研究了 9 种虫生真菌的 17 个菌株在人工培养基中产生有毒代谢产物的可能性,指出如果培养条件合适,还可以产生好几种毒性物质^[20]。他同时证明,从被

表 2 昆虫病原真菌产生的几种重要毒素结构与作用方式

Tab. 2 Structure and action mode of several important toxins from entomopathogenic fungi

名称 Toxin	产生菌 Fungus	化学结构 Chemical structure	作用方式 Action mode	文献 Ref.
白僵菌素 (beauvericin)	<i>Beauveria</i> . Vuill <i>Paecilomyces fumosaroseus</i>	环状缩羧肽	影响离子运载	[1 32 - 33 35 - 39] [41 45 - 46]
白僵菌素类似物 (beauvericin analogs)	<i>Verticillium lecanii</i>	环状缩羧肽	拒食和忌避作用	[40]
白僵菌交酯 (beauverolides) H, I	<i>B. bassiana</i> (Bals.) Vuill <i>B. brongniartii</i> <i>P. fumosaroseus</i>	环状缩羧肽	作用于围心细胞	[1 57] [5]
球孢交酯 (bassianolide)	<i>B. bassiana</i> (Bals.) Vuill <i>Verticillium lecanii</i>	环状缩羧肽	核变性	[1]
棒束孢交酯 (isarolide) A, B, C	<i>B. brongniartii</i>	环状缩羧肽	未知	[1 48]
色素 (pigments)	<i>Beauveria</i> Vuill <i>Fusarium</i> Link ex Fr.	未知	未知	[1 42 - 44 47 - 48] [1]
破坏素或绿僵菌素 (destruxin A - E)	<i>Metarhizium anisopliae</i>	环状缩羧肽	强直麻痹	[1 52] [3 52]
细胞松弛素 (cytochalasins)	<i>M. anisopliae</i>	吡啶环	抑制细胞运动和分裂	[1]
莱氏野村菌素	<i>Nomuraea rileyi</i>	吡啶环	肌肉麻痹	[1]
虫草菌素(cordycepin)	<i>Cordyceps</i> (Fr) Link	腺苷类似物	阻碍 RNA 合成	[3]
黄曲霉毒素 (aflatoxin)	<i>Aspergillus flavus</i>	双呋喃蚕豆 素衍生物	绝育	[1]
赭曲菌素(aspochracin)	<i>Aspergillus ochraceus</i>	环三肽	麻痹, 触杀	[1]
虫曲霉毒素(asperentin)	<i>Aspergillus flavus</i>	酚类化合物	影响蛹发育拒食	[1]
虫霉毒素	<i>Entomophthora</i> Fres	蛋白酶 有机酸	麻痹	
镰红菌素(fusarubrin)	<i>Fusarium</i> Link ex Fr.	羧酸	影响幼虫发育和卵孵化	[1]
Javanicin	<i>Fusarium</i> Link ex Fr.	有机酸	未知	[49]
镰孢菌酸(Fusaric acid)	<i>Fusarium</i> Link ex Fr.	有机酸	未知	[49]
Efrapeptins	<i>Tolypocladium</i> spp.	多肽	抑制线粒体 ATP 酶活性	[63]
Tolypin	<i>Tolypocladium</i> spp.	多肽	未知	[63]
Cyclosporin A	<i>Tolypocladium</i> spp. <i>V. lecanii</i>	多肽		[63] [54]
Hirsutellin A	<i>B. bassiana</i> (Bals.) Vuill <i>Hirsutella thompsonii</i>	多肽	胃毒	[3] [34 58 - 60]
Hirsutellin B	<i>H. thompsonii</i>	多肽	胃毒	[57]
Phomalactone	<i>H. thompsonii</i>		胃毒	[59]
磷酸酯	<i>V. lecanii</i>	磷酸酯	胃毒, 触杀	[39 - 41]
吡啶 2,6 - 二羧酸 (dipicolinic acid)	<i>V. lecanii</i> <i>B. bassiana</i> (Bals.) Vuill	吡啶 2,6 - 二羧酸	胃毒, 触杀, 拒食, 忌避	[42 - 45] [56]
吡啶二羧酸类似物 (dipicolinic acid analogs)	<i>V. lecanii</i>	吡啶二羧酸衍生物		[55]

在蒲蛰龙和李增智^[10], Boucias & Pendland^[27]基础上作了补充。

Revised on the base of ref. Pu and Li^[10] and Boucias & Pendland^[27].

绿僵菌(*Metarhizium* sp.) 或赭曲霉(*Aspergillus ochraceus*) 侵染的家蚕幼虫的血液中提取的物质注入健康家蚕的体腔中能致死家蚕, 从而表明有毒素存在^[20]。病理观察证明, 绿僵菌菌丝还没有侵入到的细胞也发生典型的病理变化, 这被认为是毒素所致^[21]。对感染白僵菌的昆虫超微结构的研究结果同样证实了这一点, 说明了白僵菌也产生毒素^[10]。绿僵菌培养物的滤液通过注射可将大蜡螟(*Galleria mellonella*) 幼虫致死, 其菌丝的抽提物通过接触对家蚕成虫也有毒害, 也会引起幼虫的死亡^[22]。Suzuki^[23] 和 Chamlin^[24] 分别从患病死亡的昆虫和从感染真菌病的昆虫体内分离、探测到了真菌毒素, 用分离到的真菌处理昆虫后与该真菌感染昆虫后得了相似的结果^[25]。Ferron^[26] 认为真菌毒素是许多半知菌亚门真菌感染昆虫后死亡的真正原因。昆虫病原真菌毒素能引起部分致病效应加快昆虫的致死进程。

由虫生真菌产生的毒素已发现很多^[27]。大约有 13 个属 47 种或变种的真菌可产生对昆虫有毒的次生代谢产物 34 种以上^[10, 18-19, 28-33]。除白僵菌、绿僵菌外, 从莱氏野村菌及曲霉、轮枝菌、拟青霉、镰孢、虫草等属和一些虫霉的菌丝或培养液中也曾分离出一系列毒素^[34]。目前研究较多的虫生真菌毒素见表 2。

(1) 种类繁多: 对昆虫有毒性作用的真菌毒素种类包括有环缩肽类、氨基酸、酶、有机酸、腺苷、吡啶苯酸以及类似于 DDT 的物质等, 这些物质多数结构简单, 性质稳定, 对昆虫具一定毒性^[1]。

(2) 作用方式多样: 它们可阻碍核酸合成(虫草菌素^[1]), 使细胞核变性(球孢交酯^[1]), 降低血淋巴中吞噬细胞的活动和囊化作用(细胞松弛素^[1]), 肌肉麻痹(野村菌毒素^[1]), 绝育(黄曲霉毒素^[1]), 影响变态(曲酸^[1]), 拒食作用(单端孢霉素^[1]、绿僵菌素^[52]、蜡蚧轮枝菌毒素^[56]) 以及影响幼虫发育和卵孵化(镰刀菌毒素^[1]) 等。

(3) 昆虫病原真菌毒素不同于通常在食物和饲料中引起人、畜中毒的真菌毒素(mycotoxins), 如 aflatoxins, citrinin, ergot, patulin 和 zearalanone 等^[31]。除少数一些昆虫病原真菌毒素, 如黄曲霉毒素具有致癌作用, 虫生镰孢有一些菌产生的 T2 毒素能引起造血组织坏死和肝脏出血, 一般来说, 昆虫病原真菌的杀虫毒素很少对哺乳动物有毒性, 对天敌也相对安全^[1, 56]。

4 讨 论

包括蜡蚧轮枝菌在内的所有虫生真菌, 在生防中最大的局限是菌剂的孢子萌发、感染和传授受到环境的制约。蜡蚧轮枝菌孢子萌发要求温度 15 ~ 25 °C, RH 85% ~ 90%, 而这个温湿条件恰好是植物病原真菌发生的良好条件^[29]。菌丝生长温度范围较窄, 高于 32 °C 多数停止生长, 而在南方的大棚温室中, 晴天白天大棚内的最高气温大大超过 32 °C (有时甚至达到 40 °C 以上, 与棚外温差 18.7 °C)^[58]。在冬天由于给温室加温设施, 导致棚内温度极低, 因此不管是大棚内的温度还是湿度条件都不适于蜡蚧轮枝菌发挥生防效益, 而大棚作物上的烟粉虱都能适应极端的高温和低湿^[59-60]。限制虫生真菌应用的一个主要因素是孢子萌发和侵染过程要求高湿条件。为了克服这一障碍, 就需筛选出在较高温和较低湿度条件下致病性较强的菌株。同时还必须更加深入了解控制流行病发生的各类环境因子。目前通过调节环境温度来提高虫生真菌的活性和持续性的研究已开展较多, 然而同时要保证不提高植物病原真菌的致病性仍然是一个挑战。

真菌杀虫剂生防效果不稳定, 微生物活体的局限性是真菌杀虫剂应用中遇到的一个大问题。菌剂施用受到杀菌剂、除草剂和某些杀虫剂、太阳紫外光影响, 孢子萌发率大大限制^[60]; 蜡蚧轮枝菌的流行常常受到杀菌剂使用的干扰^[61], 并且菌剂的时间影响较大, 应用效果的不稳定性, 以及与化学杀虫剂处于劣势的竞争性, 都是制药菌剂应用的障碍。

作用效果缓慢, 有时难以充分保护作物不受损害, 也是真菌杀虫剂与化学杀虫剂竞争中处于劣势的一个原因。对不中同发育阶段虫态的致病力不同, 蜡蚧轮枝菌对成虫毒杀作用较低^[61]。

防治成本高, 真菌杀虫剂的生产、贮藏和标准化问题尚有困难, 对害虫侵染的生物学和流行规律的研究基础薄弱。对真菌的次生代谢产物以及虫生真菌毒的了解太少^[10]。

然而真菌的次生代谢产物已引起人们的极大兴趣, 研究真菌对昆虫的有毒代谢产物有以下目的: ①探索虫生真菌对昆虫的作用方式; ②寻求新的防治害虫的化学杀虫剂; ③评价用作杀虫剂的真菌的安全性^[62]; ④进行天然物化学的基础研究^[10]; ⑤根据毒素的多少选择供防治害虫用的菌株^[10]。在穿透寄主

体壁能力相等的情况下,高毒菌株能杀死寄主更快,保护植物的作用比不产生毒素的菌株更为显著。鉴定毒素和选择高毒分离株的研究将有助于我们获得用于防治害虫的优良品系,因此这方面的研究具有很大的潜力。但迄今尚未开发出任何真菌代谢产物的商业制剂^[10]。

利用真菌次生代谢产物中杀虫毒素,可以不受环境、温度、湿度、紫外光以及杀菌剂、除草剂等的外界因素的影响。因此开发利用虫生真菌代谢产物中杀虫毒素物质,将是虫生真菌的一个十分重要的发展方向^[10 20]。

参考文献:

- [1]冯明光. 开发真菌杀虫剂防治刺吸式口器害虫[C]//中国植物保护学会生物防治专业委员会,中华昆虫学会. 1998 海峡两岸害虫生物防治学术研讨会论文摘要. 北京, 1998: 8-11.
- [2]郑爱萍,李和平. 微生物生物防治存在的问题及发展方向[J]. 中国农学通报, 2000, 16(6): 28-32.
- [3]李增智. 菌物在害虫、植病和杂草治理中的现状和未来[J]. 中国生物防治, 1999, 15(1): 35-40.
- [4]李荣森,罗绍彬,张用梅,等. 我国微生物防治害虫研究的成就[J]. 微生物学通报, 1979, 6(5): 1-7.
- [5]戴美学. 拟青霉属一新种及其杀蚜活性[J]. 菌物系统, 1998, 17(3): 209-213.
- [6]李荣森. 我国微生物防治研究与微生物农药产业化的进展(1980—1999) [J]. 中国病毒学, 2000, 15(专刊): 1-15.
- [7]Ferron P. Biological control of insect pests by entomogenous fungi [J]. Ann Rev Entomol, 1978, 23: 409-442.
- [8]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.
- [9]李增智,王联德. 昆虫病原真菌的利用[M]//林乃铨. 害虫生物防治. 北京: 科学出版社, 2010: 239-265.
- [10]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.
- [11]梁宗琦,叶玉昌. 昆虫真菌病[M]//蒲蛰龙. 昆虫病理学. 广州: 广东科技出版社, 1994: 341-404.
- [12]高日霞,欧阳曾,高志祥,等. 应用柑桔粉虱座壳孢菌防治柑桔粉虱初报[J]. 生物防治通报, 1985, 1(4): 45-46.
- [13]关雄,高日霞. 不同生境下粉虱座壳孢对柑桔粉虱的控制效能[C]//中国植物学会虫生真菌专业组《中国虫生真菌研究与应用》编委会. 中国虫生真菌研究与应用. 北京: 学术期刊出版社, 1991: 225-227.
- [14]Mccoy C W. Citrus: Current status of biological control in folrida [M]//Hoy M A, Herzog D C. Biological control in agricultural IPM systems, London. New York: Academic Press, 1985: 481-499.
- [15]Ramakers P M, Samson R A. *Aschersonia aleyrodis* a fungal Pathogen of whitefly (II): Application as a biological insecticide in glasshouses [J]. Z Ang Entomologie, 1984, 97: 1-8.
- [16]Fransen J J, Van Lanteren J C. Host selection and survival of the parasitoid *Encarsia formosa* on green house whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* in the presence of hosts infected with the fungus *Aschersonia aleyrodis* [J]. Entomol Exp Appl, 1993, 69: 239-249.
- [17]Geer D E. The fungus *Beauveria bassiana* (Balsamo) vaillemin in a corn ecosystem: Its effect on the insect predator *Coleomegilla maculata* [J]. Biol control, 1996, 6: 137-141.
- [18]Tamura S, Takashi N. Destruixins and piercidens [M]//Jacobson M, Grosby D G. Naturally occurring insecticides [M]. New York: Marcel Dekker, 1971: 499-539.
- [19]包建中,古德祥. 中国生物防治 [M]. 太原: 山西科学技术出版社, 1998.
- [20]Kodaira Y. Studies on the new toxic substances to insects destruxins A and B produced by oospora destructor part (I): Isolation and purification of destruxin A and B [J]. Agri Biol Chem, 1962, 26: 36-42.
- [21]Weiser J, Matha V. The insecticidal activity of cyclosporeins on mosquito larvae [J]. J Invertebr Pathol, 1988, 51: 92-93.
- [22]Roberts D W. Toxins from the entomopathogenous *M. anisopliae*. (II): Symptoms and detectiou of moribund hosts [J]. J Invertebr Pathol, 1966, 8: 222-227.
- [23]Suzuki A, Kawakami K, Tamura S. Detection of destruxins in silkworm larvae infected with *Metarhizium anisopliae* [J]. Agri Biol Chem, 1971, 35: 1641-1643.
- [24]Champlin F R, Grula E A. Noninvolvement of beauvericin in the entomopathogenicity of *Beauveria bassian* [J]. Appl Environ Microbiol, 1979, 37: 1122-1125.
- [25]Mazet I, Huang S Y, Boucias D G. Detection of toxic metabolites in the hemolymph of *Beauveria amorpha* [J]. Experimenta, 1994, 50: 142-147.
- [26]Sloman I S, Reynolds S E. Inhibition of ecdysteroid secretion from *Manduca sexta* prothoracic glands in vitro by destruxins - cyclic depsipeptide toxins from the insect pathogenic fungi *Metarhizium anisopliae* [J]. Insect Biochem Molec Biol, 1993,

23: 43 – 46.

- [27] Boucias D G , Pendland J C. Principles of insect pathology [M]. Boston/Dordrecht/London: Kluwer Academic Publishers , 1998: 322 – 364.
- [30] Heale J B , Issac J E , Chandler D. Prospects for strain improvement in entomopathogenic fungi [J]. Pestic Sci , 1989 , 26: 79 – 92.
- [31] Strasser H , Abendstein D , Stuppner H , et al. Monitoring the distribution of secondary metabolites produced by the entomogenous fungus *Beauveria brongniartii* with particular reference to oosporein [J]. Mycolgical Research , 2000 , 104: 1227 – 1233.
- [32] Mollier P , Lagnel J , Fournet B , et al. Glycoprotein highly toxic for *Galleria mellonella* larvae secreted by the entomopathogenic fungus *Beauveria sulfurescens* [J]. J Invertebr Pathol , 1994 , 64: 200 – 207.
- [33] Mollier P , Lagnel J , Quiot J M , et al. Cytotoxic activity in culture filtrates from the entomopathogenic fungus *Beauveria sulfurescens* [J]. J Invertebr Pathol , 1994 , 64: 208 – 213.
- [34] Bandani A R , Khambay B P S , Faull J , et al. Production of efrapeptins by *Tolypodadium* species (Deuteromycotina: Hyphomycetes) and evaluation of their insecticidal and antimicrobial properties [J]. Mycological Research , 2000 , 104: 537 – 544.
- [35] Qadri S , Mohiuddin S , Anwa N , et al. Larvicidal activity of β -exotoxin and beauvericin against two dipterous species [J]. Pakistan Journal of Scientific and Industrial Research , 1989 , 32: 467 – 470.
- [36] Hamill R L , Higgens C E , Boaz H E , et al. The structure of beauvericin , a new depsipeptide antibiotic toxic to *Artemia salina* [J]. Tetrahedron Letters , 1969 , 49: 4255 – 4258.
- [37] Ovchinnikov Y A , Ivanov V T , Mikhaleva I I. The synthesis and some properties of beauvericin [J]. Tetrahedron Letters , 1971 , 2: 159 – 162.
- [38] Grove J F , Pople M. The insecticidal effect of beauvericin and the enniatin complex [J]. Mycopathologia , 1980 , 70: 103 – 105.
- [39] Genthner F J , Cripe G M , Crosby D J. Effect of *Beauveria bassiana* and its toxins on *Mysidopsis bahia* (Mysidacea) [J]. Archives of Environmental Contamination and Toxicology , 1994 , 26: 90 – 94.
- [40] Gupta S , Montillor C , Hwang Y S. Isolation of novel beauvericin analogues from the fungus *Beauveria balliana* [J]. J Nat Products , 1995 , 58: 733 – 738.
- [41] Zizka J , Weiser J. Effect of beauvericin: A toxic metabolite of *Beauveria bassiana* on the ultrastructure of *Culex pipiens autotonicus* larvae [J]. Cytobios , 1993 , 75: 13 – 19.
- [42] Elbasyouni A H , Brewer D , Yining L C. Pigments of the genus *Beauveria* [J]. Canadian Journal of Botany , 1998 , 46: 441 – 448.
- [43] Eyal J , Mabud A , Fischbein K L , et al. Assessment of *Beauveria bassiana* Nov. EO1 strain , which produces a red pigment for microbial control [J]. Appl Biochem Biotech , 1994 , 44: 65 – 80.
- [44] Jeffs L B , Khachatourians G G. Toxic properties of *Beauveria* pigments on erythrocyte membranes [J]. Toxicon , 1997 , 35: 1351 – 1356.
- [45] Takahashi S , Kakinuma N , Uchida K , et al. Pyridovericin and pyridomacrolidin: Novel metabolites from entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* [J]. J Antibiotics , 1998 , 51(6) : 596 – 598.
- [46] Takahashi S , Uchida K , Kakinuma N , et al. The structure of pyridomacrolidin , new metabolites from the entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* [J]. J Antibiotics , 1998 , 51(11) : 1051 – 1054.
- [47] Lloyd B J , George G , Khachatourians G G. Toxic properties of beauveria pigments on erythrocyte membranes [J]. Toxicon , 1997 , 35(8) , 1351 – 1356.
- [48] Aregger E. Conidia production of the fungus *Beauveria brongniartii* on barley and quality evaluation during storage at 2 °C [J]. J Invertebr Pathol , 1992 , 59: 2 – 10.
- [49] McCoy C W , Samson R A , Boucias D G. Entomogenous fungi [C] // Ignoffo C M. CRE handbook of natural pesticides , Vol. V , microbial insecticides , part A , entomogenous protozoa and fungi. Boca Raton: CRC Press , 1988: 151 – 236.
- [50] 胡丰林 樊美珍 李增智. 一种白僵菌代谢产物中生物活性物质的研究 I: 具有清除自由基的活性物质的分离和制备 [J]. 菌物系统 , 2000 , 19(4) : 522 – 528.
- [51] Kershaw M J , Moorhouse E R , Bateman R , et al. The role of destruxins in the pathogenicity of *Metarhizium anisopliae* for three species of insects [J]. J Invertebr Pathol , 1999 , 74: 213 – 223.
- [52] Amiri B , Ibrahim L , Butt T M. Antifeedant properties of destruxins and their use with the entomogenous fungus *Metarhizium anisopliae* for improved control of crucifer pests [J]. Biocon Sci Technol , 1999 , 9: 487 – 498.
- [53] Loutelier C , Lang E , Cassier C , et al. Non extractive metabolism study of dtx E and A in the locust , *Locusta migratoria*—Direct high performance liquid chromatography analysis and parallel fast atom bombardment mass spectrometry monitoring [J]. Journal of Chromatography , 1994 , 656: 281 – 292.

- [54] Abendstein D , Pernfuss B , Strasser H. Evaluation of and its metabolite oosporein regarding phytotoxicity on seed potatoes [J]. *Biocon Sci Technol* ,2000 ,10: 789 – 796.
- [55] Soman A G , Glor J B , Angawi R F , et al. Verticillanins: New phenopicolinic acid analogs from *Verticillium lecanii* [J]. *J Nat Prod* ,2001 , 64 ,189 – 192.
- [56] Wang L , Huang J , You M , et al. Toxicity and deterrent activity of toxin from *Verticillium lecanii* (Fungi: Hyphomycetes) against sweetpotato whitefly , *Bemisia tabaci* (Gennadius) [J]. *Pest Management Science* 2007 63(4) : 381 – 387.
- [57] Liu W Z , Boucias D G , McCoy C W. Extration and characterization of the insecticidal toxin *Hirsutellin A* produced by *Hirsutella thompsonii* var. *thompsonii* [J]. *Experimental Mycology* ,1995 ,19: 254 – 262.
- [58] Krasnoff S B , Gupta S. Identification of the antibiotic phomalactone from the entomopathogenic fungus *Hirsutella thompsonii* var. *synnematosus* [J]. *J Chem Ecol* ,1994 20(2) : 293 – 302.
- [59] Boucia D G , Farmieria W G , Pendlan D J C. Cloning and sequencing of the insecticidal toxin *Hirsutellin A* [J]. *J Invertebr Pathol* ,1998 72: 258 – 261.
- [60] Vey A , Quot J M , Mazet I , et al. Toxicity and pathology of crude broth filtrate produced by *Hirsutella thompsonii* var. *thompsonii* in shake culture [J]. *J Invertebr Pathol* ,1993 61: 131 – 137.
- [61] Maimala S , Tartar A , Boucias D , et al. Detection of the toxin *Hirsutellin A* from *Hirsutella thompsonii* [J]. *J Invertebr Pathol* , 2002 80(2) : 112 – 126.
- [62] Bandani A R , Butt T M. Insecticidal , antifeedant , growth inhibitory activities of efrapeptins , metabolites of the entomogenous fungus *Tolypocladium* [J]. *Biocon Sci Technol* ,1999 9: 499 – 506.

(上接第 867 页)

- [22] Henter J H , Elinder G , Ost A. Diagnostic guidelines for haemophagocytic lymphohistiocytosis. The FHL study Group of the Histiocyte Society [J]. *Semin Oncol* ,1991 ,18(1) : 29 – 33.
- [23] Favara B E. Haemophagocytic lymphohistiocytosis: a haemophagocytic syndrome [J]. *Semin Diagn Pathol* ,1992 9(1) : 63 – 74.
- [24] 李玉谷 , 崔聪颖 , 周泉鹤 , 等. 一株 H5N1 亚型高致病力禽流感病毒人工感染鸭的 18 项血液生化指标测定 [J]. *中国畜牧兽医* 2009 36(4) : 36 – 42.
- [25] 周新 , 涂植光. 临床生物化学和生物化学检验 [M]. 北京: 人民卫生出版社 2004: 48 – 348.
- [26] Togashi T , Matsuzono Y , Narta M. Epidemiology of influenza – associated encephalitis – encephalopathy in Hokkaido , the northernmost island of Japan [J]. *Pediatr Int* 2000 42(2) : 192 – 196.
- [27] Agyeman P , Duppenhaler A , Heininger U , et al. Influenza – associated myositis in children [J]. *Infection* 2004 32(4) : 199 – 203.
- [28] Hu J J , Kao C L , Lee P I , et al. Clinical features of influenza A and B in children and association with myositis [J]. *J Microbiol Immunol Infect* 2004 37(2) : 95 – 98.
- [29] Yoshino M , Suzuki S , Adachi K , et al. High incidence of acute myositis with type A influenza virus infection in the elderly [J]. *Intern Med* 2000 39(5) : 431 – 432.
- [30] Davis L E , Kornfeld M. Experimental influenza B viral myositis [J]. *J Neurol Sci* 2001 ,187(1 – 2) : 61 – 67.
- [31] Sanchez – Lanier M , Davis LE , Blisard KS , et al. Influenza A virus in the mouse: hepatic and cerebral lesions in a Reye ' s syndrome – like illness [J]. *Int J Exp Pathol* ,1991 72(5) : 489 – 500.
- [32] Hornickova Z. Different progress of MDCK cell death after infection by two different influenza virus isolates [J]. *Cell Biochem Funct* ,1997 ,15(2) : 87 – 93.