

DOI:10.13718/j.cnki.zwyx.2024.01.002

# 昆虫病原真菌在螨类防治中的应用研究进展

王瑜笛, 田川北

江苏师范大学 生命科学学院, 江苏 徐州 221116

**摘要:** 昆虫病原真菌是一类重要的微生物杀虫剂, 广泛应用于各类农业和森林害虫的生物防治。植食性螨类在农林业生产及农产品储藏过程中的危害日益加重, 由于其抗药性日益增强, 被认为是最难防治的害虫之一。捕食螨是植食性害螨的有效天敌, 昆虫病原真菌和捕食螨联合防治害螨, 既可提高对害螨的防治效率又有益于环境保护。本文介绍了昆虫病原真菌几种代表种及昆虫病原真菌致病机理, 总结了昆虫病原真菌在螨类防治中的研究进展, 并展望了昆虫病原真菌作为极具潜力的生物农药与捕食螨联合防治害螨的未来发展方向。

**关键词:** 昆虫病原真菌; 螨类; 生物防治;

菌螨联合

中图分类号: S433.7

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



文章编号: 2097-1354(2024)01-0008-14

## Advances in the Application of Entomopathogenic Fungi on Mite Control

WANG Yudi, TIAN Chuanbei

College of Life Sciences, Jiangsu Normal University, Xuzhou Jiangsu 221116, China

**Abstract:** Entomopathogenic fungi are an important class of microbial insecticides, which are widely used in the biological control of agricultural and forestry pests. The harm of mites is very serious in the agricultural and forestry production and storage of agricultural products. Plant-feeding mites are recognized as one of the most difficult pests to control. Predatory mite are the natural enemies of mites. The combination of entomopathogenic fungi and predatory mites can not only increase the death rate of harmful mites but also protect the environment. In this paper, several representative species of entomopathogenic fungi and their pathogenic mechanisms

收稿日期: 2023-10-23

基金项目: 江苏省高等学校基础科学(自然科学)研究面上项目(22KJD210002); 江苏师范大学自然科学基金(21XSR013); 江苏省研究生科研与实践创新计划(KYCX22\_2831)。

作者简介: 王瑜笛, 硕士研究生, 主要从事害螨生物防治研究。

通信作者: 田川北, 博士, 讲师。

were introduced. The research progress of entomopathogenic fungi on mite control was summarized, and the future development direction of entomopathogenic fungi as a potential biological pesticide combined with predatory mites for mite control was prospected.

**Key words:** entomopathogenic fungi; mites; biological control; bacteria-mite association

螨类属于节肢动物门(Arthropoda),蛛形纲(Arachnida),蜱螨亚纲(Acari)<sup>[1]</sup>. 螨类在农林业生产及农产品储藏过程中的危害日益加重,其中,棉花<sup>[2]</sup>、果树<sup>[3]</sup>、蔬菜<sup>[4]</sup>、茶叶<sup>[5]</sup>等受影响最大. 害螨通常以成螨或若螨在叶片背面结网、刺吸汁液,造成叶片干枯、脱落,影响果实品质,造成减产,甚至绝收<sup>[6]</sup>. 植食性螨类中的害螨因其体型小、繁殖快、适应性强、易对化学药剂产生抗性等特点,被认为是最难防治的害虫之一<sup>[7]</sup>. 目前全世界已知大约有 30 000 种螨类,分别属于 2 个目、6 个亚目、105 个总科、380 科,是仅次于昆虫的第二大陆生动物. 螨类的食性复杂,包括植食性、捕食性的农林螨类,寄生性、吸血性的医牧螨类,腐食性、粪食性和菌食性的环境螨类<sup>[1]</sup>. 其中,叶螨俗称“红蜘蛛”,属真螨目(Acariformes)、叶螨科(Tetranychidae),是农林害螨中最大的群体,除一些寡食性种类外,绝大多数为多食性,适应性强,难以防控. 捕食螨是农业生产中一类重要的天敌,能捕食叶螨等其他害螨,其中以植绥螨科捕食螨应用最为广泛<sup>[8]</sup>. 捕食螨因其体积小、发育快、繁殖能力强、捕食力强、可进行规模性生产等特性,在害螨防治方面十分高效<sup>[9]</sup>.

昆虫病原真菌是一类寄生于昆虫体表和体内的真菌<sup>[10]</sup>. 据统计,全世界已记录的虫生真菌约有 100 属,800 多种,中国有 400 多种,其中昆虫病原真菌 215 种<sup>[11]</sup>. 昆虫病原真菌的孢子形成芽管后可直接穿透昆虫体壁进行侵染,随后在昆虫体内生长繁殖,引起昆虫代谢紊乱,并破坏体内组织,使其过早死亡<sup>[10, 12]</sup>,被侵染的昆虫虫体表面会长出明显的菌丝、子实体或多色的分生孢子<sup>[13]</sup>. 近年来,由于使用化学药剂会对环境造成严重影响,人们逐渐意识到生物防治的重要性,利用昆虫病原真菌来控制害螨是重要的生物防治方法之一<sup>[14]</sup>. 与化学农药相比,昆虫病原真菌具有生态友好、不易产生抗性及可传播扩散等优点<sup>[15]</sup>. 目前,昆虫病原真菌的常见应用方法是具有杀虫活性的真菌孢子溶解在水中<sup>[16]</sup>,然后喷洒在农作物叶片上<sup>[17]</sup>.

多天敌联合应用具有重要的生物防治潜力<sup>[18]</sup>. 对于单一的靶标害螨,昆虫病原真菌、捕食性或寄生性天敌的共同使用是综合治理研究的重要目标之一<sup>[19]</sup>. 单独使用捕食螨或昆虫病原真菌防治害螨存在效率低、防治能力有限等局限性<sup>[20]</sup>. 喷施昆虫病原真菌孢子悬浮液防治害螨,无法覆盖植株所有叶片部位,导致防治效果降低<sup>[21]</sup>;人工释放的捕食螨可通过主动搜索等方法取食害螨,但由于捕食螨体积小及捕食能力有限,通常在害螨低密度下使用<sup>[17]</sup>,因此对害螨的防治效果有限<sup>[21]</sup>. 为了提高生物防治效果,联合使用昆虫病原真菌和捕食螨来控制害螨已成为重要的害虫控制理念<sup>[22]</sup>. 捕食螨在田间通过主动搜索和扩散,能使昆虫病原真菌孢子传播至喷施时无法覆盖的地方<sup>[16]</sup>. 与传统单一释放天敌相比,多天敌联合应用在生物防治中又向前迈进了一步,但天敌间的相互作用和协调应用技术缺乏系统和充分研究. 多天敌联合应用对害螨的防治效果不稳定,其主要原因是昆虫病原真菌杀虫谱广,不仅破坏害螨种群,对天敌昆虫可能也有负面影响<sup>[17, 23]</sup>.

## 1 昆虫病原真菌的种类和作用机理

### 1.1 昆虫病原真菌的种类

在昆虫病原微生物中,昆虫病原真菌大约占有所有种类的 60%以上,该类真菌主要集中在藻

菌纲、子囊菌纲和半知菌类中,其中数量最多、最重要的是藻菌纲的虫霉目和半知菌类的丛梗孢目<sup>[11]</sup>。目前在昆虫病原真菌中,可以作为杀虫剂的有白僵菌属(*Beauveria*)、绿僵菌属(*Metarhizium*)、拟青霉属(*Paecilomyces*)、蜡蚧轮枝菌属(*verticillium lecanii*)、被毛孢属(*Hirsutella*)等<sup>[24]</sup>。

#### 1.1.1 白僵菌属

白僵菌属属于真菌门(Eumycota)、丝孢纲(Hyphomycetales)、从梗孢目(Moniliales)、从梗孢科(Moniliaceae),代表种类有球孢白僵菌(*Beauveria bassiana*)、布氏白僵菌(*Beauveria brongniartii*)、粘孢白僵菌(*Beauveria velata*)等<sup>[25]</sup>。白僵菌是最早被发现也是最常用的昆虫病原真菌之一,是一种有效的生物杀虫剂,是化学杀虫剂的替代品<sup>[26]</sup>。白僵菌属真菌不仅可以在土壤和植物根际存活<sup>[27]</sup>,也可以内生于植物<sup>[28]</sup>,但最多的报道是作为昆虫病原真菌被发现<sup>[29]</sup>。该菌属真菌分布范围广,寄主种类多,达15个目、149个科、521个属、707个种昆虫和10余种蜚蠊类害虫<sup>[11]</sup>,主要用于防治农林害虫,例如蚜虫<sup>[30]</sup>、玉米螟<sup>[31]</sup>、叶螨<sup>[32]</sup>等。白僵菌属真菌侵染寄主后致其死亡,寄主死后通常全身布满白毛,逐渐长满白色石灰状粉末,然后渐变成黄色且生出针状结晶,昆虫体表布满白色菌丝,称为“白僵病”<sup>[33]</sup>。由白僵菌属真菌引起的昆虫僵病最为常见,约占昆虫病原真菌病的20%以上<sup>[34]</sup>。该菌属真菌不仅田间残效长,且在越冬期仍有36%~55%的幼虫被寄生,使之来年不能羽化,因此,连年使用可大幅度降低虫量,其他药剂无法与之相比<sup>[35]</sup>。与化学杀虫剂联合使用,不仅可以提高防治效果,还可以降低化学杀虫剂对环境的影响<sup>[36]</sup>。

#### 1.1.2 绿僵菌属

绿僵菌属属于真菌门(Eumycota)、核菌纲(Pyrenomycetes)、球壳菌目(Sphaerizles)、麦角菌科(Lavicipitaceae)<sup>[37]</sup>,目前绿僵菌属主要分为金龟子绿僵菌(*Metarhizium anisopliae*)和黄绿绿僵菌(*Metarhizium flavoviride*)两大类<sup>[38]</sup>。该菌属真菌是最早用于防治农林害虫的真菌,也是第一批用于生物防治的广谱性昆虫病原真菌之一,对有害生物防治起重要作用。绿僵菌在多种环境里生存,大部分是腐生菌、根际真菌<sup>[39]</sup>及有益根系内生菌<sup>[40]</sup>。该菌属从北极地区到热带地区都有分布<sup>[33, 41]</sup>,且寄主种类多,已有研究表明绿僵菌属真菌能防治8目42科200多种昆虫、螨类及线虫<sup>[38]</sup>。目前,该菌属主要用来防治夜蛾<sup>[42-43]</sup>、飞虱<sup>[44]</sup>、螨虫<sup>[45]</sup>等。该菌在侵染害虫时,分生孢子附着在昆虫体表,孢子萌发后产生菌丝,穿过体壁,在昆虫体内大量繁殖,并产生毒素,导致寄主死亡<sup>[46]</sup>。由于绿僵菌对大多数寄主有着较强的致病力,发病迅猛,可在短期内有效遏制害虫数量的急剧增加,将害虫控制在经济损害水平以下<sup>[47]</sup>,防治效果显著,且对人畜和环境低毒无害,已成为目前我国研究较热门的昆虫病原真菌<sup>[48]</sup>。

#### 1.1.3 拟青霉属

拟青霉属属于子囊菌门(Ascomycota)、粪壳菌纲(Sordariomycetes)、肉座菌目(Hypocreales)、虫草科(Cordycipitaceae),是21世纪初由科学家划分出的一个新属<sup>[49]</sup>,比较重要而常见的是玫烟色拟青霉(*Paecilomyces fumosoroseus*)、粉质拟青霉(*Paecilomyces farinosus*)和淡紫色拟青霉(*Paecilomyces lilacinus*)。拟青霉属真菌作为一种重要的昆虫病原真菌,不仅对昆虫具有较强的毒杀作用,而且还能促进植物的生长,增加作物产量<sup>[50-52]</sup>。该菌属真菌是一类在自然界中广泛存在的寄生性真菌,能侵染8个目40多种昆虫和螨类<sup>[53]</sup>。拟青霉属真菌主要以寄生线虫闻名<sup>[50, 54]</sup>,但也有相关文献将其用来防治夜蛾<sup>[55-56]</sup>、害螨<sup>[57]</sup>等。拟青霉的侵染方式与其他昆虫病原真菌类似,但在侵染对象选择方面有细微差别,比如,玫烟色拟青霉侵染夜蛾时,

孢子附着在幼虫上<sup>[58]</sup>,淡紫色拟青霉侵染线虫时,多侵染虫卵、幼虫<sup>[59]</sup>.拟青霉属虫生真菌中,大多数种类具有生命力强、适应性广、易于培养和容易扩散的特点,并且能够寄生多种害虫,具有广阔的应用前景<sup>[53]</sup>.

#### 1.1.4 轮枝孢属

轮枝孢属(*Verticillium*)属于真菌门(Eumycota)、丝孢纲(Hyphomycetales)、从梗孢目(Moniliales)、淡色孢科(Moniliaceae),该菌属主要是植物病原真菌<sup>[60]</sup>,但有一种重要的昆虫病原真菌是蜡蚧轮枝菌属<sup>[61]</sup>.蜡蚧轮枝菌属真菌分布广泛,在热带、亚热带和温带均被发现<sup>[62]</sup>,而且寄主范围也十分广泛,能寄主粉虱<sup>[63]</sup>、蚜虫<sup>[64-65]</sup>和螨类<sup>[61]</sup>等<sup>[20]</sup>,其分泌的毒素对害螨有较强的杀伤力,与孢子制剂相比,稳定性好且受环境影响小<sup>[66]</sup>.蜡蚧轮枝菌对节肢动物的致病过程与白僵菌、绿僵菌等相似,包括接触体壁和分泌蜡蚧轮枝菌毒素<sup>[67]</sup>.相对其他虫生真菌的特别之处在于,蜡蚧轮枝菌不仅能够用于防治害虫和螨类,也可以通过感染植物病原菌的孢子及芽管形成重寄生机制,从而达到控制植物病害的目的<sup>[62]</sup>.蜡蚧轮枝菌还能作为共生菌,寄生于植物内,建立良好互利共生的寄生关系,具备其他昆虫病原真菌所没有的优势,是具有良好应用前景的昆虫病原真菌之一<sup>[62, 68]</sup>.

#### 1.1.5 被毛孢属

被毛孢属真菌属于子囊菌门(Ascomycota)、粪壳菌纲(Sordariomycetes)、肉座菌目(Hypocreales)、线虫草菌科(Ophiocordycipitaceae)<sup>[69]</sup>.该属自 1892 年建立以来,迄今已报道 80 余种,是昆虫病原真菌中最丰富和最重要的类群之一<sup>[70]</sup>.被毛孢属真菌分布范围广,在世界范围内除南极洲外各大洲均有分布,在我国大部分地区均有分布<sup>[71]</sup>.被毛孢属真菌能寄生多种昆虫的幼虫和蛹<sup>[72]</sup>,此外还寄生飞虱<sup>[73]</sup>、螨类<sup>[21]</sup>、线虫<sup>[74]</sup>等<sup>[75]</sup>.该菌属中的大多数真菌都是线虫草科真菌的无性型,而虫草是珍贵的传统中药,因此被毛孢属真菌无论作为昆虫病原菌还是其药用功效都备受关注<sup>[76-77]</sup>.

### 1.2 昆虫病原真菌的作用机理

昆虫病原真菌通过表皮侵入虫体,在害虫的防治中发挥了重要作用<sup>[53]</sup>.昆虫病原真菌侵染昆虫一般分为以下几个步骤:①孢子附着于表皮;②孢子萌发,形成特定的侵染结构,穿透表皮;③菌丝在血腔内繁殖并产生毒素;④寄主死亡,菌丝侵入寄主的所有器官<sup>[78]</sup>;⑤菌丝穿出表皮,产生孢子;⑥孢子扩散<sup>[11, 79]</sup>(图 1).

当昆虫病原真菌的孢子接触昆虫表皮时,分泌的黏性物质附着到昆虫表面<sup>[80]</sup>,待孢子萌发形成附着胞和芽管,并分泌特定的酶,降解蛋白质和几丁质,并逐步形成侵染钉等特定侵染结构,穿透表皮<sup>[81]</sup>.昆虫病原真菌除了以菌丝穿透表皮侵入虫体,也可通过消化道、气管和伤口侵入,大多数真菌以分生孢子作为侵染源<sup>[82]</sup>.

昆虫病原真菌在穿透昆虫体壁进入血液后,首先要克服寄主的免疫防御,从而有效地吸收寄主的营养物质<sup>[83]</sup>,以供其自身的生长需求,随后菌丝在寄主体内大量增殖,产生毒素,最终引起寄主死亡<sup>[10, 84]</sup>.

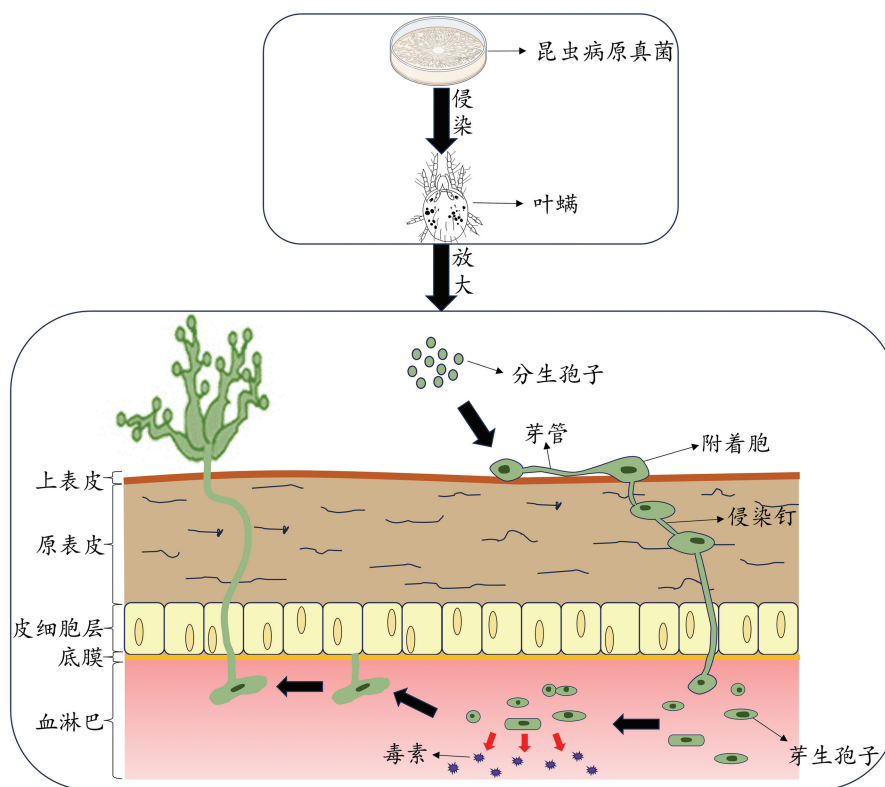


图1 昆虫病原真菌侵染的作用机理

## 2 病原真菌对害螨的防治作用

### 2.1 白僵菌属

白僵菌属中的球孢白僵菌是最早被发现的昆虫病原真菌，且在昆虫病原真菌中的研究应用最为广泛<sup>[81]</sup>，可侵染蜱螨目的6个科、10余种<sup>[85]</sup>。早在19世纪球孢白僵菌已被用来防治害螨，1997年球孢白僵菌的系列产品已在欧洲和美国上市<sup>[86]</sup>；2011年，中国允许球孢白僵菌粉剂用于害螨防治。在球孢白僵菌防治害螨的实际应用中，国内外研究人员评价了球孢白僵菌在控制朱砂叶螨(*Tetranychus cinnabarinus*)<sup>[87]</sup>、二斑叶螨(*Tetranychus urticae*)<sup>[88]</sup>等多种叶螨中的潜力，并在实际生产中使用<sup>[89]</sup>。徐华苹等<sup>[90]</sup>将球孢白僵菌 GZGY-1-3 孢子悬浮液用于防控二斑叶螨，探究其对二斑叶螨的致病力，发现二斑叶螨的校正死亡率随菌液孢子浓度的增加而升高， $1 \times 10^8$  个/mL 孢子浓度下，GZGY-1-3 对二斑叶螨的致病力最强。若将球孢白僵菌制作成药剂使用，该药剂对二斑叶螨的各个螨态都有良好的控制效果<sup>[91]</sup>，国外研究人员研制的白僵菌孢子制剂 Naturalis-L 可以有效控制温室玫瑰上的二斑叶螨<sup>[92]</sup>。在球孢白僵菌防治其他螨类方面，彭军<sup>[89]</sup>初步筛选出一株具有朱砂叶螨生物防治潜力的球孢白僵菌 Bb025，该菌应用于朱砂叶螨的幼螨、若螨和雌成螨后死亡率分别为 63.3%，77.8% 和 88.9%，表现出对朱砂叶螨有较好的控制潜力。此外，施卫兵等<sup>[93]</sup>发现球孢白僵菌 SG8702 菌株可以有效侵染朱砂叶螨的卵，导致卵死亡而不孵化。国外研究者发现球孢白僵菌对蔬菜上的侧多食跗线螨(*Polyphagotarsonemus latus*)也有防治作用，喷施孢子悬浮液后该螨死亡率可达 88%<sup>[94]</sup>。将球孢白僵菌和化学杀虫剂联合使用防治害螨，既可以减少杀虫剂的使用量，保护环境，又能增加害螨死亡率。李一玉<sup>[91]</sup>将球孢白僵菌 Bb025 与低剂量的乐斯本混合使用，当球孢白僵菌孢子浓度为

$1 \times 10^7$  个/mL 与  $2.5 \mu\text{g/mL}$  的达螨灵互作处理朱砂叶螨卵时,其致死率达到了 82.22%。施卫兵<sup>[95]</sup>将球孢白僵菌 Bb734 与低剂量乐斯本混用,田间试验的第 10 d 螨密度减退率为 83.9%,对朱砂叶螨卵的相对防效达 91.1%,显著提高杀螨卵活性。

## 2.2 绿僵菌属

绿僵菌属是当今世界应用最为广泛的一类昆虫病原真菌,其中金龟子绿僵菌<sup>[96]</sup>是该菌属最早用于生物防治的病原真菌,其寄主种类多<sup>[53]</sup>,也可侵染螨类<sup>[42]</sup>。在绿僵菌防治害螨中,比较成熟的方式是将绿僵菌的孢子制成孢子制剂<sup>[96]</sup>。近年来,国外在茄子上试验绿僵菌孢子制剂控制朱砂叶螨种群的作用,在实验室和田间试验中,朱砂叶螨死亡率分别为 90.3% 和 75.6%,降低了朱砂叶螨的种群密度<sup>[97]</sup>。徐美娟等<sup>[98]</sup>测定绿僵菌 MA-1 对苹果二斑叶螨雌成螨的致病力,结果表明,在  $1 \times 10^9$  个/mL 的孢子浓度时,MA-1 对苹果二斑叶螨的校正死亡率是 78.3%,MA-1 有防治苹果二斑叶螨的潜力。研究人员发现,二斑叶螨成螨比卵更易受到绿僵菌的影响,使用同一剂量的绿僵菌孢子制剂进行盆栽试验,卵死亡率仅有 12.8%~17.0%,而成螨死亡率高达 80.5%~90.5%<sup>[99]</sup>。绿僵菌孢子制剂单独使用时,要保证分生孢子能接触害螨,且具有良好萌发条件,在田间应用中存在缺陷。为解决孢子制剂的缺陷,经常将绿僵菌孢子制剂与化学杀虫剂联合应用来防治害螨。施卫兵<sup>[95]</sup>将金龟子绿僵菌 Ma456 与低剂量的乐斯本混用,第 10 d 对棉叶螨的螨密度减退率和防效分别可达 93.9% 和 96.4%。以阿维菌素和绿僵菌素为主要成分,可配成复配杀虫剂 2% 阿维·绿僵菌素悬浮剂,王兴民等<sup>[100]</sup>发现该悬浮剂对不同生长阶段的朱砂叶螨均具有较高的活性,在一定的温度范围内,其内部吸收和渗透能力较强,温度越高,杀螨效果越强。

## 2.3 拟青霉属

拟青霉属真菌是一种国际上研究和使用较多的昆虫病原真菌,寄主范围广包括螨类,生产中较为常用的有环链拟青霉(*Paecilomyces catenianulatus*)、玫烟色拟青霉等<sup>[101]</sup>。李丰伯等<sup>[102]</sup>的研究发现环链拟青霉对危害黄山松的细纹新须螨(*Cenopalpus lineola*)有较强的致病力,当环链拟青霉孢子密度为  $2.0 \times 10^7 \sim 11.0 \times 10^7$  个/mL 时,幼虫死亡率可达 44.4%~76.3%。施卫兵等<sup>[93]</sup>发现玫烟色拟青霉 Pfr153 菌株能有效侵染朱砂叶螨的卵,导致其死亡,在保湿条件下卵表长出菌丝并产生大量分生孢子,该真菌对朱砂叶螨的卵表现出很强的侵染作用。此外,用玫烟色拟青霉制成的“808”制剂还可以防治茶叶上的茶橙瘿螨(*Acaephylla theae*),螨危害期由 120 d 缩短至 9~14 d<sup>[10]</sup>。南印度在实验室条件下测试玫烟色拟青霉对咖啡小爪螨(*Oligonychus coffeae*)的防治效果。咖啡小爪螨每个螨态对玫烟色拟青霉都表现敏感,死亡率开始很低,但从施药后的第 4 d 开始明显增加。真菌悬浮液的杀螨率为  $(82.0 \pm 4.5)\% \sim 100\%$ ,可溶性粉剂为  $(82.0 \pm 4.4)\%$ <sup>[103]</sup>。姜淦等<sup>[104]</sup>研究了玫烟色拟青霉分生孢子与不同的化学杀螨剂之间的相容性,不同的化学杀螨剂、浓度、时间和试验方法会使相容性不同,但只有具备长期相容性的杀螨剂和菌剂之间才能实现复配,因此是否可以联合使用进行杀螨需要进一步研究。

## 2.4 轮枝孢属

轮枝孢属中作为杀虫剂资源的种类主要为蜡蚧轮枝菌<sup>[10]</sup>。该菌至少可寄生 43 种昆虫、2 种线虫和多种螨类<sup>[67]</sup>,其中螨类主要包括二斑叶螨、朱砂叶螨、狄斯瓦螨(*Varroa destructor*)等<sup>[53]</sup>。Chandler 等<sup>[21]</sup>对来自 6 个属的 40 株昆虫病原真菌分离株进行了二斑叶螨致病力测定,发现其中蜡蚧轮枝菌 99.450 对二斑叶螨具有致病性,喷洒该菌株孢子悬浮液二斑叶螨种群数量减少。Elhakim 等<sup>[61]</sup>利用蜡蚧轮枝菌对玉米上的二斑叶螨进行防治,研究发现其  $LC_{50}$  为

$5.2 \times 10^6$  个/mL, 致死率最高可达 72.50%。张仙红等<sup>[105]</sup>通过室内试验表明, 蜡蚧轮枝菌 V-816 菌株对棉叶螨有很强的致病性, 随着菌液浓度增加, 杀虫效果明显增强。Amjad 等<sup>[106]</sup>研究蜡蚧轮枝菌对大田作物主要害虫二斑叶螨的影响, 结果表明该菌株对卵和雌成螨均具有致病性, 雌成螨的死亡率随着孢子浓度的增加而增加, 卵的孵化率随着孢子浓度的增加而降低。狄斯瓦螨是养蜂业中的一种重要害虫, 直接吸食蜜蜂成虫和幼虫的血淋巴, 还可传播蜜蜂病毒病。Shaw 等<sup>[107]</sup>发现蜡蚧轮枝菌可侵染狄斯瓦螨, 当蜡蚧轮枝菌分生孢子浓度为  $1 \times 10^8$  个/mL 作用狄斯瓦螨 7 d 后, 致死率可达 100%。余德亿等<sup>[108]</sup>研究发现蜡蚧轮枝菌 V3450 菌株对斯氏钝绥螨 (*Amblyseius swirskii*) 有一定的致死性。

## 2.5 被毛孢属

目前报道能够侵染螨类的被毛孢属真菌有 12 种<sup>[72]</sup>, 其中研究最多的是汤普森被毛孢 (*Hirsutella thompsonii*), 它是一种螨类专性病原菌, 特别在瘿螨和叶螨上应用最多<sup>[109]</sup>。1950 年 Fisher 在美国佛罗里达州首次发现这种真菌可以侵染柑橘锈壁虱 (*Phyllocoptruta oleivora*)<sup>[110]</sup>。1981 年, 汤普森被毛孢还被注册为用于控制柑橘锈壁虱的杀虫剂 (Mycar)<sup>[111]</sup>。Omoto 等<sup>[112]</sup>从汤普森被毛孢的培养滤液中分离出了有毒蛋白质——Hirsutellin A, 该蛋白质可使柑橘锈壁虱死亡, 螨的死亡率随着 Hirsutellin A 浓度的增加而增加, 在浓度 100  $\mu\text{g/mL}$  时死亡率几乎达到 100%。该团队还发现随着 Hirsutellin A 浓度的增加, 卵的数量在 3 d 内显著减少, 表明柑橘锈壁虱死亡之前, 繁殖力也受到影响。此外, 国外研究人员发现, 汤普森被毛孢可侵染椰子叶螨, 经其孢子悬浮液处理的螨数量显著降低<sup>[113]</sup>。Kumar 等<sup>[114]</sup>新开发了一种汤普森被毛孢培养配方, 利用此配方培养的汤普森被毛孢在田间可致椰子叶螨种群数量下降 85.6%~97.1%。Peng 等<sup>[115]</sup>研究发现汤普森被毛孢可侵染狄斯瓦螨, 其中汤普森被毛孢分离株 3 323 株, 257 株和 1 947 株, 对狄斯瓦螨的  $\text{LT}_{50}$  分别为 52.7 h、77.2 h 和 96.7 h。研究人员通过显微操作技术, 将单个分生孢子接种到二斑叶螨上, 死亡率达 97%<sup>[95]</sup>。Rosas-Acevedo 等<sup>[116]</sup>发现汤普森被毛孢 HtM120I 菌株的孢子培养物的渗出物可抑制二斑叶螨卵繁殖力, 在实验的最初 6 d 内降低了 100%。任月萍等<sup>[117]</sup>分离并测试汤普森被毛孢对枸杞瘿螨 (*Aceri macrodonis*) 的致病力, 结果表明汤普森被毛孢对枸杞瘿螨的致死率随接种时间的延长以及相对湿度的增加而增加, 在温度 28  $^{\circ}\text{C}$ 、相对湿度 80% 的情况下, 接种 120 h 后, 致死率可达 74.5%。

## 3 病原真菌联合螨类天敌对螨类的防治作用

多天敌联合应用防治单一害虫是生物防治发展的重要方向<sup>[118]</sup>, 多天敌的共同使用对生物防治技术的应用有着重要的指导意义<sup>[119]</sup>。

孙莉等<sup>[120]</sup>利用胡瓜新小绥螨 (*Neoseiulus cucumeris*) 携带玫烟色拟青霉菌, 成功地在茄子上进行叶螨的防治试验, 证明了利用捕食螨携菌防治叶螨是可行的方法。雷仲仁研究团队评价菌螨联合的兼容性, 提出西花蓟马 (*Frankliniella occidentalis*) 的防治过程中, 白僵菌和捕食螨的联合使用可以提高控制效率, 结果表明, 巴氏新小绥螨对处理过的蓟马表现出 Holling II 型功能反应, 用白僵菌 12 h 的蓟马更易被捕食螨杀死, 同时受到捕食螨攻击的蓟马幼虫更容易被白僵菌侵染, 以上发现强调了菌螨联合的潜在用途, 并建立了防治蔬菜小型害虫的技术体系<sup>[121]</sup>。陈耀年<sup>[19]</sup>在巴氏新小绥螨 (*Neoseiulus barkeri*) 和顶孢霉 (*Acremonium*) 联用对二斑叶螨捕食功能影响的研究中, 发现顶孢霉几乎对巴氏新小绥螨无致病力, 二者联用可以增加顶孢霉对二斑叶螨的致死率, 具有较好的协同增效作用。Ullah 等<sup>[88]</sup>发现利用球孢白僵菌和智利小植

绥螨(*Phytoseiulus persimilis*)可以联合防控番茄上的二斑叶螨. 张晓娜等<sup>[122]</sup>在室内测定 17 株环链棒束孢菌(*Isaria cateinannulata*)芽孢子和分生孢子对二斑叶螨雌成螨的致死率, 选致死率最高的菌株为最优菌株, 并研究该菌株对尼氏真绥螨(*Euseius nicholsi*)雌成螨存活率的影响. 结果表明, 13 号菌株芽孢子和 17 号菌株分生孢子对二斑叶螨的致死率明显高于其他菌株; 用这 2 个菌株处理尼氏真绥螨, 在芽孢子和分生孢子浓度为  $2 \times 10^8$  个/mL 时, 存活率分别是 80.8% 和 70.8%. 因此, 在芽孢子和分生孢子浓度为  $2 \times 10^7$  个/mL 及以下时, 环链棒束孢和尼氏真绥螨可以联合应用. 彭军<sup>[89]</sup>初步筛选出了一株球孢白僵菌 Bb025, 它对朱砂叶螨雌成螨和卵均有较高的致死效果, 而且对胡瓜钝绥螨(*Amblyseius cucumeris*)雌成螨几乎没有致病性, 证实了实验室内协调使用球孢白僵菌和胡瓜钝绥螨控制朱砂叶螨的可行性. Dogan 等<sup>[99]</sup>将褐色绿僵菌(*Metarhizium brunneum*) V275 与加州新小绥螨(*Neoseiulus californicus*)联合使用防治棉叶螨, 最适条件下叶螨的死亡率最高可达 99.5%. 由于有些昆虫病原真菌具有杀虫广谱性, 其在侵染害虫的同时, 可能对天敌捕食螨也有潜在的侵染风险<sup>[90]</sup>. Ullah 等<sup>[123]</sup>发现在实验室中球孢白僵菌会对智利小植绥螨繁殖力、卵孵化率和成螨寿命产生负面影响, 三者均显著减少, 产生亚致死影响, 但在盆栽试验中表明, 二者在豆科植物上能够兼容, 其联合施用可以成功控制二斑叶螨<sup>[88]</sup>.

捕食螨和昆虫病原真菌二者联合应用不仅会产生协同增效, 还可能产生拮抗抑制作用<sup>[90]</sup>. Numa 等<sup>[124]</sup>为了防治玫瑰上的主要害虫二斑叶螨, 将智利小植绥螨和球孢白僵菌或玫烟色拟青霉联合应用, 结果发现菌螨联用未产生协同作用, 单独释放玫烟色拟青霉才是最有效的控制方法. Wu 等<sup>[20]</sup>通过在温室黄瓜中联合施用球孢白僵菌和捕食螨后发现, 二者并未产生协同效果, 真菌施用的防治效果比捕食螨的防治效果发生得更快; 连续 2 年的温室试验表明, 同时使用两种防治方法的效果几乎等同于单独使用白僵菌的效果, 这是由于二者的防治在时间上具有不同步性, 联合使用产生拮抗作用.

与传统生物防治相比, 昆虫病原真菌、多天敌的共同使用在生防技术上已取得了较大进步, 但到目前为止, 多种天敌与昆虫病原真菌间存在的相互影响以及它们共同使用所需要的技术手段和各自的应用潜力还未做探讨. 由于昆虫病原真菌寄主广泛, 其对捕食螨风险性一直是生防工作者关心的问题<sup>[22]</sup>. 昆虫病原真菌和捕食螨是否兼容以及田间如何使用均是联合应用是否能取得成功的关键.

## 4 总结

自然界中由真菌引起的疾病可限制害螨数量, 维护生态平衡. 此外, 昆虫病原真菌还具有种类多、不伤害天敌、不易产生抗性、能快速大量生产等优点, 故在生物防治中有着无可比拟的地位. 昆虫病原真菌作为一种防控害螨的重要材料, 已经得到广泛的关注, 但由于已知或利用的种类还很少, 还有很多种类尚未被发现, 寻找更多昆虫病原真菌资源和材料非常重要, 其挖掘和利用潜力还很大. 捕食螨以植食性害螨为食, 在防治害螨方面绿色无毒, 且在田间具有较强的主动搜索和扩散能力, 也是生物防治害螨的一种手段. 但昆虫病原真菌侵染条件严格、毒性弱, 杀虫效率低、侵染速度慢; 捕食螨活动范围小, 防治害螨有一定的容量限制. 因此, 提出多天敌联合应用的新思路, 利用昆虫病原真菌和捕食螨联合使用防治害螨, 增加害螨的致死率, 提高防治范围.

菌螨联合能够成功应用的关键在于昆虫病原真菌是否能与捕食螨兼容, 昆虫病原真菌和捕

食螨间的互作关系以及联合使用的试验方法是目前的研究难点,二者联合使用不仅有协同和增效作用,也可能产生拮抗作用使防治效果降低,或者各自独立发挥作用.因此,昆虫病原真菌对天敌生物的影响和二者能否兼容及协同应用方面的争议是研究热点.

#### 参考文献:

- [1] 吾玛尔·阿布力孜,孜比妮沙·吾布力,阿布都拉·阿巴斯.我国螨类研究的最新进展[J].生物学通报,2009,44(4):12-15.
- [2] BROWN S, KERNS D L, GORE J, et al. Susceptibility of Twospotted Spider Mites (*Tetranychus urticae*) to Abamectin in Midsouth Cotton [J]. Crop Protection, 2017, 98: 179-183.
- [3] LI L T, YU L C, HE L M, et al. Temperature-Dependent Development and Reproduction of *Tarsonemus confusus* (Acari: Tarsonemidae): an Important Pest Mite of Horticulture [J]. Experimental and Applied Acarology, 2022, 88(3-4): 301-316.
- [4] TIFTIKÇI P, KÖK Ş, KASAP İ. The Effect of Host Plant on the Biological Control Efficacy of the Predatory Mite, *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot Against Two-Spotted Spidermites, *Tetranychus urticae* Koch on Field-Grown Vegetables [J]. Crop Protection, 2022, 158: 106012.
- [5] SARMAH M, TALUKDAR T, HANDIQUE G, et al. *Millettia pinnata* and *Sesamum indicum* Seed Oil Based Green Pesticide Formulations for the Management of Tea Red Spider Mite, *Oligonychus coffeae* Nietner (Acari: Tetranychidae) [J]. International Journal of Tropical Insect Science, 2021, 41(1): 619-628.
- [6] 洪晓月,薛晓峰,王进军,等.作物重要叶螨综合防控技术研究示范推广[J].应用昆虫学报,2013,50(2): 321-328.
- [7] 章冰川,罗金香,赖婷,等.香豆素类化合物对朱砂叶螨的触杀活性及定量构效关系研究[J].农药学报,2016,18(1): 37-48.
- [8] 孙贝贝,郑书恒,梁铁双,等.几种常见捕食螨的研究与应用[J].农业工程技术,2020,40(1): 20-23.
- [9] 徐学农,吕佳乐,王恩东.国际捕食螨研发与应用的热点问题及启示[J].中国生物防治学报,2013,29(2): 163-174.
- [10] 王利军,谭万忠,罗华东,等.虫生真菌及其在害虫生物控制中的应用现状与展望[J].河南农业科学,2010,39(4): 119-125.
- [11] 刘艳梅,杨航宇,张宗舟.昆虫病原真菌的种类和致病机理[J].天水师范学院学报,2009,29(2): 40-43.
- [12] 徐心砚,初梦璇.虫生真菌防治茶叶害虫的研究[J].现代农机,2021(4): 99-101.
- [13] 王露露,王辉,熊焰,等.虫生真菌防治农作物害虫的研究进展[J].热带生物学报,2022,13(3): 309-314.
- [14] CANASSA F, TALL S, MORAL R A, et al. Effects of Bean Seed Treatment by the Entomopathogenic Fungi *Metarhizium robertsii* and *Beauveria bassiana* on Plant Growth, Spider Mite Populations and Behavior of Predatory Mites [J]. Biological Control, 2019, 132: 199-208.
- [15] 严森,任小云,王登杰,等.昆虫病原真菌在害虫防治中对天敌生物的影响研究进展[J].中国生物防治学报,2023,39(1): 221-230.
- [16] WRIGHT S P, RAMOS M E. Delayed Efficacy of *Beauveria bassiana* Foliar Spray Applications Against Colorado Potato Beetle: Impacts of Number and Timing of Applications on Larval and Next-Generation Adult Populations [J]. Biological Control, 2015, 83: 51-67.
- [17] 吴圣勇,杨清坡,徐长春,等.昆虫病原真菌和捕食螨间的互作关系及二者联合应用研究进展[J].中国生物防治学报,2019,35(1): 127-133.
- [18] IKEGAWA Y, EZOE H, NAMBA T. Adaptive Defense of Pests and Switching Predation can Improve Biological Control by Multiple Natural Enemies [J]. Population Ecology, 2015, 57(2): 381-395.
- [19] 陈耀年.巴氏新小绥螨及与顶孢霉联用对二斑叶螨捕食功能的研究[D].兰州:甘肃农业大学,2016.

- [20] WU S Y, GAO Y L, SMAGGHE G, et al. Interactions between the Entomopathogenic Fungus *Beauveria bassiana* and the Predatory Mite *Neoseiulus barkeri* and Biological Control of Their Shared Prey/Host *Frankliniella occidentalis* [J]. *Biological Control*, 2016, 98: 43-51.
- [21] CHANDLER D, DAVIDSON G, JACOBSON R. Laboratory and Glasshouse Evaluation of Entomopathogenic Fungi Against the Two-Spotted Spider Mite, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae), on Tomato, *Lycopersicon esculentum* [J]. *Biocontrol Science and Technology*, 2005, 15: 37-54.
- [22] 吴圣勇. 白僵菌、巴氏新小绥螨和西花蓟马间的互作关系研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2014.
- [23] ONG T W Y, VANDERMEER J H. Coupling Unstable Agents in Biological Control [J]. *Nature Communications*, 2015, 6(1): 5991.
- [24] 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): 37-41.
- [25] 余思源. 球孢白僵菌 BEdy1 对白背飞虱的亚致死效应研究及互作转录组分析 [D]. 四川农业大学, 2022.
- [26] SARANRAJ P, JAYAPRAKASH A. Agrobeneficial Entomopathogenic Fungi-*Beauveria Bassiana*: A Review [J]. *Indo-Asian Journal of Multidisciplinary Research*, 2017, 3(2): 1051-1087.
- [27] BRUCK D J. Fungal Entomopathogens in the Rhizosphere [J]. *Bio Control*, 2010, 55(1): 103-112.
- [28] BEHIE S W, JONES S J, BIDOCHKA M J. Plant Tissue Localization of the Endophytic Insect Pathogenic Fungi *Metarhizium* and *Beauveria* [J]. *Fungal Ecology*, 2015, 13: 112-119.
- [29] 郭东升, 翟颖妍, 任广伟, 等. 白僵菌属分类研究进展 [J]. *西北农业学报*, 2019, 28(4): 497-509.
- [30] KIM J J, JEONG G, HAN J H, et al. Biological Control of Aphid Using Fungal Culture and Culture Filtrates of *Beauveria bassiana* [J]. *Mycobiology*, 2013, 41(4): 221-224.
- [31] DAUD I D, JUNAID M, TUWO M. Endophytic Seed with *Beauveria bassiana* and Liquid Compost: Control of Pest Stem Borer of Corn, *Ostrinia furnacalis* and Increase Yield Resilient in Marginal Land? [J]. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2020, 486(1): 012142.
- [32] NAG S, BHULLAR M B, KAUR P. Efficacy of Biorationals Against Two-Spotted Spider Mite, *Tetranychus urticae* Koch, (Acari: Tetranychidae) Infesting Green Pepper Cultivated under Protected Conditions [J]. *International Journal of Acarology*, 2020, 46(7): 489-495.
- [33] ZIMMERMANN G. Review on Safety of the Entomopathogenic Fungi *Beauveria bassiana* and *Beauveria brongniartii* [J]. *Biocontrol Science and Technology*, 2007, 17(6): 553-596.
- [34] 赵薇. 一株白僵菌菌株的分离鉴定培养及致病力研究 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2019.
- [35] 李增智. 虫生真菌研究展望 [J]. *安徽农学院学报*, 1987, 14(3): 61-72.
- [36] WRIGHTSP, JACKSON M A, DEKOKC S L. Production, Stabilization and Formulation of Fungal Biocontrol Agents [M]//Fungi as Biocontrol Agents: Progress, Problems and Potential. UK: CABI Publishing, 2001: 253-287.
- [37] PENG Z Y, HUANG S T, CHEN J T, et al. An Update of a Green Pesticide: *Metarhizium anisopliae* [J]. *All Life*, 2022, 15(1): 1141-1159.
- [38] 裘维蕃. 评《安、比氏菌物辞典》第 8 版的内容 [J]. *吉林农业大学学报*, 1998, 20(S1): 12-13.
- [39] LAHEY S, ANGELONE S, DEBARTOLO M O, et al. Localization of the Insect Pathogenic Fungal Plant Symbionts *Metarhizium robertsii* and *Metarhizium brunneum* in Bean and Corn Roots [J]. *Fungal Biology*, 2020, 124(10): 877-883.
- [40] ST LEGER R J, WANG J B. *Metarhizium*: Jack of All Trades, Master of Many [J]. *Open Biology*, 2020, 10(12): 200307.
- [41] 余丹. 绿僵菌紫外诱变株的蛋白表达变化及 nrb6 基因突变分析 [D]. 广州: 华南农业大学, 2019.
- [42] 马丽娟, 滕忠才, 臧欢, 等. 对斜纹夜蛾高效绿僵菌的筛选 [J]. *植物保护*, 2012, 38(5): 78-83.
- [43] 雷妍圆, 王德森, 薛志洪, 等. 广州地区一株绿僵菌的鉴定及其对草地贪夜蛾的致病力测定 [J]. *南方农业学*

- 报, 2020, 51(6): 1265-1273.
- [44] TANG J F, LIU X Y, DING Y C, et al. Evaluation of *Metarhizium anisopliae* for Rice Planthopper Control and Its Synergy with Selected Insecticides [J]. Crop Protection, 2019, 121: 132-138.
- [45] FERNANDEZ FERRARI M C, FAVARO R, MAIR S, et al. Application of *Metarhizium anisopliae* as a Potential Biological Control of *Varroa destructor* in Italy [J]. Journal of Apicultural Research, 2020, 59(4): 528-538.
- [46] 裘晖, 吴振强, 梁世中. 金龟子绿僵菌及其杀虫机理 [J]. 农药, 2004, 43(8): 342-345.
- [47] 杨华, 杨恩兰, 张功营, 等. 绿僵菌防治烟田主要害虫的研究进展与展望 [J]. 中国烟草科学, 2015, 36(5): 101-107.
- [48] 张彦丰. 绿僵菌对东亚飞蝗中肠致病机理的研究 [D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2015.
- [49] 黄汉成, 吴天乐, 陈绍基, 等. 白色拟青霉分离鉴定及优势毒力菌株筛选 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2023, 45(7): 67-74.
- [50] MORENO-GAVÍRA A, HUERTAS V, DIÁNEZ F, et al. *Paecilomyces* and Its Importance in the Biological Control of Agricultural Pests and Diseases [J]. Plants, 2020, 9(12): 1746.
- [51] 闫芳芳, 曾庆宾, 官宇, 等. 猪屎豆与淡紫拟青霉联合防治烟草根结线虫病的效果评价 [J]. 中国农学通报, 2018, 34(9): 136-140.
- [52] KASSAM R, JAISWAL N, HADA A, et al. Evaluation of *Paecilomyces tenuis* Producing Huperzine A for the Management of Root-Knot Nematode *Meloidogyne incognita* (Nematoda: Meloidogynidae) [J]. Journal of Pest Science, 2023, 96(2): 723-743.
- [53] 王记祥, 马良进. 虫生真菌在农林害虫生物防治中的应用 [J]. 浙江林学院学报, 2009, 26(2): 286-291.
- [54] KIEWNICK S, SIKORA R A. Biological Control of the Root-Knot Nematode *Meloidogyne incognita* by *Paecilomyces lilacinus* Strain 251 [J]. Biological Control, 2006, 38(2): 179-187.
- [55] NGUYEN H C, VANANHTRANT, NGUYEN Q L, et al. Newly Isolated *Paecilomyces lilacinus* and *Paecilomyces javanicus* as Novel Biocontrol Agents for *Plutella xylostella* and *Spodoptera litura* [J]. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 2017, 45(1): 280-286.
- [56] HAN J H, JIN B R, KIM J J, et al. Virulence of Entomopathogenic Fungi *Metarhizium anisopliae* and *Paecilomyces fumosoroseus* for the Microbial Control of *Spodoptera exigua* [J]. Mycobiology, 2014, 42(4): 385-390.
- [57] CHANDLER D, DAVIDSON G, PELL J K, et al. Fungal Biocontrol of Acari [J]. Biocontrol Science and Technology, 2000, 10(4): 357-384.
- [58] 王宏民, 张奂, 郝赤, 等. 玫烟色拟青霉对小菜蛾幼虫的侵染过程及接菌方法对其致病力的影响 [J]. 中国生态农业学报, 2009, 17(4): 704-708.
- [59] 聂海珍. 棉隆与淡紫拟青霉联合防治番茄根结线虫病研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2015.
- [60] 张定朋. PUB25 和 PUB26 参与调控拟南芥对大丽花轮枝孢免疫反应机制的研究 [D]. 北京: 中国农业大学, 2016.
- [61] ELHAKIM E, MOHAMED O, ELAZOUNI I. Virulence and Proteolytic Activity of Entomopathogenic Fungi Against the Two-Spotted Spider Mite, *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) [J]. Egyptian Journal of Biological Pest Control, 2020, 30(1): 1-8.
- [62] 曾君. 蜡蚧轮枝菌耐热性菌株的筛选及耐热性机理的初步分析 [D]. 福州: 福建农林大学, 2014.
- [63] 曾君, 田麟, 王金明, 等. 蜡蚧轮枝菌侵染黑刺粉虱体表过程的显微观察 [J]. 武夷科学, 2013, 29(1): 186-191.
- [64] AQUEEL M A, LEATHER S R. Virulence of *Verticillium lecanii* (Z.) Against Cereal Aphids; Does Timing of Infection Affect the Performance of Parasitoids and Predators? [J]. Pest Management Science, 2013, 69(4):

- 493-498.
- [65] 杨通, 黄国泰. 蜡蚧轮枝菌对小麦长管蚜的致病效果初步研究 [J]. 广东农业科学, 2011, 38(20): 71-72.
- [66] GHAFARI S, KARIMI J, KAMALI S, et al. Biocontrol of *Planococcus citri* (Hemiptera: Pseudococcidae) by *Lecanicillium longisporum* and *Lecanicillium lecanii* under Laboratory and Greenhouse Conditions [J]. Journal of Asia-Pacific Entomology, 2017, 20(2): 605-612.
- [67] 张鹏飞, 张昕然, 张龙. 蜡蚧轮枝菌及其在有害生物防治中的应用研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2023, 45(4): 910-921.
- [68] WANG L, HUANG J, YOU M, et al. Time-Dose-Mortality Modelling and Virulence Indices for Six Strains of *Verticillium lecanii* Against Sweetpotato Whitefly, *Bemisia tabaci* (Gennadius) [J]. Journal of Applied Entomology, 2004, 128(7): 494-500.
- [69] HYDE K D, NORPHANPHOUN C, MAHARACHCHIKUMBURA SSN, et al. Refined Families of Sordariomycetes [J]. Mycosphere, 2020, 11(1): 305-1059.
- [70] SUNG G H, HYWEL-JONES N L, SUNG J M, et al. Phylogenetic Classification of *Cordyceps* and the Clavicipitaceous Fungi [J]. Studies in Mycology, 2007, 57(1): 5-59.
- [71] 曲德鹏, 邹晓. 被毛孢属真菌防治植食性螨类的研究进展 [J]. 现代农业科技, 2011(4): 36-38.
- [72] 邹晓, 韩燕峰, 梁宗琦, 等. 两个产孢梗束的节肢动物病原真菌新种 [J]. 山地农业生物学报, 2021, 40(6): 1-10.
- [73] 贾春生, 洪波. 一种潜在的褐飞虱生防真菌: 桔形被毛孢的分离、鉴定与培养 [J]. 东北农业大学学报, 2010, 41(7): 27-31.
- [74] CHEN S Y, LIU X Z. Control of the Soybean Cyst Nematode by the Fungi *Hirsutella rhossiliensis* and *Hirsutella minnesotensis* in Greenhouse Studies [J]. Biological Control, 2005, 32(2): 208-219.
- [75] CIANCIO A, COLAGIERO M, ROSSO L C, et al. Phylogeny and Morphology of *Hirsutella tunicata* Sp. Nov. (Ophiocordycipitaceae), A Novel Mite Parasite from Peru [J]. Mycoscience, 2013, 54(5): 378-386.
- [76] THONGTAN J, SAENBOONRUENG J, RACHTAWEE P, et al. An Antimalarial Tetrapeptide from the Entomopathogenic Fungus *Hirsutella* sp. BCC 1528 [J]. Journal of Natural Products, 2006, 69(4): 713-714.
- [77] FEI G E, LIN G, WAN-ZHEN L I. Study on Effects of *Hirsutella sinensis* Fermented Mycelia on Immunologic Function in Mice [J]. Chinese Journal of Clinical Pharmacology and Therapeutics, 2008, 13(8): 852.
- [78] WANG C S, HUG, ST LEGER R J. Differential Gene Expression by *Metarhizium anisopliae* Growing in Root Exudate and Host (*Manduca sexta*) Cuticle or Hemolymph Reveals Mechanisms of Physiological Adaptation [J]. Fungal Genetics and Biology, 2005, 42(8): 704-718.
- [79] 王磊. 爪哇虫草 YFS01 菌株的筛选及其与丽蚜小蜂对烟粉虱的联合控害技术研究 [D]. 广州: 华南农业大学, 2019.
- [80] 张君. 球孢白僵菌与 RNA 干扰技术联合喷雾控蚜研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2020.
- [81] 况再银, 童文, 孙佩, 等. 球孢白僵菌的侵染特性及应用研究进展 [J]. 微生物学通报, 2023, 50(7): 3187-3197.
- [82] LI J, YING S H, SHAN L T, et al. A New Non-Hydrophobic Cell Wall Protein (CWP10) of *Metarhizium anisopliae* Enhances Conidial Hydrophobicity when Expressed in *Beauveria bassiana* [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2010, 85(4): 975-984.
- [83] GOTTAR M, GOBERT V, MATSKEVICH A A, et al. Dual Detection of Fungal Infections in *Drosophila* via Recognition of Glucans and Sensing of Virulence Factors [J]. Cell, 2006, 127(7): 1425-1437.
- [84] 张娜. 金龟子绿僵菌对绵羊痒螨(兔亚种)的致病力及致病机制初探 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2018.
- [85] JIANG A, YUAN Y, YANG R, et al. *Beauveria bassiana* is a Potential Effective Biological Agent Against *Pso- roptes ovis* var. Cuniculi Mites [J]. Biological Control, 2019: 43-48.

- [86] 余素红, 曾明森, 吴光远. 球孢白僵菌的研究应用与展望 [J]. 茶叶科学技术, 2009, 50(3): 8-11.
- [87] SHI W B, FENG M G. Lethal Effect of *Beauveria bassiana*, *Metarhizium anisopliae*, and *Paecilomyces fumosoroseus* on the Eggs of *Tetranychus cinnabarinus* (Acari: Tetranychidae) with a Description of a Mite Egg Bioassay System [J]. Biological Control, 2004, 30(2): 165-173.
- [88] ULLAH M S, LIM U T. Synergism of *Beauveria bassiana* and *Phytoseiulus persimilis* in Control of *Tetranychus urticae* on Bean Plants [J]. Systematic and Applied Acarology, 2017, 22(11): 1924.
- [89] 彭军. 球孢白僵菌对胡瓜钝绥螨和朱砂叶螨的影响 [D]. 重庆: 西南大学, 2013.
- [90] 徐华苹, 贺小勇, 蒋洪丽, 等. 球孢白僵菌对二斑叶螨的致病性和对天敌智利小植绥螨的间接影响 [J]. 中国生物防治学报, 2021, 37(3): 436-442.
- [91] 李一玉. 球孢白僵菌 Bb025 对朱砂叶螨实验种群的控制作用研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2014.
- [92] SÁENZ-DE-CABEZÓN IRIGARAY F J, MARCO-MANCEBÓN V, PÉREZ-MORENO I. The Entomopathogenic Fungus *Beauveria bassiana* and Its Compatibility with Triflumuron: Effects on the Twospotted Spider Mite *Tetranychus urticae* [J]. Biological Control, 2003, 26(2): 168-173.
- [93] 施卫兵, 冯明光. 两种丝孢类昆虫病原真菌对朱砂叶螨卵的侵染及杀灭活性 [J]. 科学通报, 2003, 48(24): 2534-2538.
- [94] PENA J E, OSBORNE L S, DUNCAN R E. Potential of Fungi as Biocontrol Agents of *Polyphagotarsonemus latus* (Acari: Tarsonemidae) [J]. Entomophaga, 1996, 41(1): 27-36.
- [95] 施卫兵. 生防真菌对叶螨类植物害螨的微生物防治研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2007.
- [96] BUGEME D M, KNAPP M, EKESI S, et al. Efficacy of *Metarhizium anisopliae* in Controlling the Two-Spotted Spider Mite *Tetranychus urticae* on Common Bean in Screenhouse and Field Experiments [J]. Insect Science, 2015, 22(1): 121-128.
- [97] BATTA Y A. Production and Testing of Novel Formulations of the Entomopathogenic Fungus *Metarhizium anisopliae* (Metschnikoff) Sorokin (Deuteromycotina: Hyphomycetes) [J]. Crop Protection, 2003, 22(2): 415-422.
- [98] 徐美娟, 宋勇义. 一株绿僵菌对苹果二斑叶螨的室内致病力测定 [J]. 现代农业科技, 2012(4): 186, 188.
- [99] DOGAN Y O, HAZIR S, YILDIZ A, et al. Evaluation of Entomopathogenic Fungi for the Control of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) and the Effect of *Metarhizium brunneum* on the Predatory Mites (Acari: Phytoseiidae) [J]. Biological Control, 2017, 111: 6-12.
- [100] 王兴民, 邵振芳, SHAUKAT ALI, 等. 2%阿维·绿僵菌素悬浮剂对朱砂叶螨的生物活性 [J]. 热带农业工程, 2015, 39(2): 17-20.
- [101] 刘春来. 昆虫病原真菌在农林害虫生物防治中的应用 [J]. 黑龙江农业科学, 2017(3): 68-73.
- [102] 李丰伯, 汪传友, 姚剑飞, 等. 环链拟青霉防治黄山风景区细纹新须螨 [J]. 东北林业大学学报, 2011, 39(7): 77-78.
- [103] RAMARETHINAM S, MARIMUTHU S, MURUGESAN N V, et al. Evaluation of *Paecilomyces fumosoroseus*, an Entomopathogenic Fungus for Controlling the Red Spider Mite, *Oligonychus Coffeae* (Nietner) (Acarina: Tetranychidae), Infesting Tea in India [J]. Pestology, 2000, 24(9): 1-5.
- [104] 姜渝, 冯明光. 常用化学杀螨剂对两种生防真菌孢子的相容性测定 [J]. 应用生态学报, 2006, 17(7): 1264-1268.
- [105] 张仙红, 贺运春, 王建明, 等. 蜡蚧轮枝菌致病性初步研究 [J]. 昆虫天敌, 2000, 22(4): 155-159.
- [106] AMJAD M, BASHIR M, AFZAL M, et al. Synergistic Effect of Some Entomopathogenic Fungi and Synthetic Pesticides, Against Two Spotted Spider Mite, *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) [J]. Pakistan Journal of Zoology, 2012, 44(4): 977-984.
- [107] SHAW K E, DAVIDSON G, CLARK S J, et al. Laboratory Bioassays to Assess the Pathogenicity of Mito-

- sporic Fungi to *Varroa destructor* (Acari: Mesostigmata), an Ectoparasitic Mite of the Honeybee, *Apis mellifera* [J]. *Biological Control*, 2002, 24(3): 266-276.
- [108] 余德亿, 黄鹏, 姚锦爱, 等. 蜡蚧轮枝菌 V3450 菌株对榕管蓟马及斯氏钝绥螨的毒力比较 [J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2015, 43(8): 133-139.
- [109] 任月萍, 刘生祥. 汤普森多毛菌应用研究进展 [J]. *农业科学研究*, 2007, 28(1): 45-48.
- [110] 赵晓晖, 许艳丽. 生防真菌被毛孢的研究进展 [J]. *农业系统科学与综合研究*, 2011, 27(3): 376-381.
- [111] MCCOY C W, COUCH T L. Microbial Control of the Citrus Rust Mite with the Mycoacaricide, Mycar® [J]. *The Florida Entomologist*, 1982, 65(1): 116-126.
- [112] OMOTO C, MCCOY C W. Toxicity of Purified Fungal Toxin Hirsutellin a to the Citrus Rust Mite *Phyllocoptruta oleivora* (Ash.) [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1998, 72(3): 319-322.
- [113] FERNANDO L C P, MANOJ P, HAPUARACHCHI D C L, et al. Evaluation of Four Isolates of *Hirsutella thompsonii* Against Coconut Mite (*Aceria guerreronis*) in Sri Lanka [J]. *Crop Protection*, 2007, 26(7): 1062-1066.
- [114] KUMAR P S, SINGH L. Enabling Mycelial Application of *Hirsutella thompsonii* for Managing the Coconut Mite [J]. *Experimental and Applied Acarology*, 2008, 46(1): 169-182.
- [115] PENG C Y S, ZHOU X S, KAYA H K. Virulence and Site of Infection of the Fungus, *Hirsutella thompsonii*, to the Honey Bee Ectoparasitic Mite, *Varroa destructor* [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2002, 81(3): 185-195.
- [116] ROSAS-ACEVEDO J L, BOUCIAS D G, LEZAMA R, et al. Exudate from Sporulating Cultures of *Hirsutella thompsonii* Inhibit Oviposition by the Two-Spotted Spider Mite *Tetranychus urticae* [J]. *Experimental & Applied Acarology*, 2003, 29(3): 213-225.
- [117] 任月萍, 刘生祥, 李燕, 等. 枸杞瘿螨汤普森多毛菌的分离培养与鉴定 [J]. *农业科学研究*, 2006, 27(3): 31-33.
- [118] 吴圣勇, 徐丽荣, 李宁, 等. 天敌昆虫在诱集植物上的多样性及对温室蚜虫的防治作用 [J]. *中国农业科学*, 2016, 49(15): 2955-2964.
- [119] HARMONJ P, ANDOW D A. "Book-Review" Theoretical Approaches to Biological Control [J]. *The Quarterly Review of Biology*, 2001, 76(1): 110.
- [120] 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]. *Agricultural Science & Technology*, 2015, 16(12): 2720-2724, 2729.
- [121] WU S Y, GAO Y L, XU X N, et al. Compatibility of *Beauveria bassiana* with *Neoseiulus barkeri* for Control of *Frankliniella occidentalis* [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2015, 14(1): 98-105.
- [122] 张晓娜, 金道超, 邹晓, 等. 杀二斑叶螨高毒力环链棒束孢菌株的筛选及其对尼氏真绥螨的影响 [J]. *环境昆虫学报*, 2014, 36(3): 372-380.
- [123] ULLAH M S, LIM U T. Laboratory Evaluation of the Effect of *Beauveria bassiana* on the Predatory Mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2017, 148: 102-109.
- [124] NUMA VERGEL S J, BUSTOS R A, RODRÍGUEZ C D, et al. Laboratory and Greenhouse Evaluation of the Entomopathogenic Fungi and Garlic-Pepper Extract on the Predatory Mites, *Phytoseiulus persimilis* and *Neoseiulus californicus* and Their Effect on the Spider Mite *Tetranychus urticae* [J]. *Biological Control*, 2011, 57(2): 143-149.