

昆虫病原真菌防控草地贪夜蛾的现状、问题与展望

张维, 彭国雄, 夏玉先*

(重庆大学生命科学学院/重庆大学基因工程研究中心/重庆市杀虫真菌农药工程技术研究中心, 重庆 400030)

摘要: 草地贪夜蛾是世界性重大农业害虫, 危害大、防控难。昆虫病原真菌菌种资源丰富, 具有易流行、害虫不易产生抗性等优点, 在草地贪夜蛾防控中应用潜力大。本文综述了昆虫病原真菌在草地贪夜蛾防治中的现状, 分析了存在的问题, 重点指出了昆虫病原真菌在草地贪夜蛾防治中的发展方向, 为进一步发挥昆虫病原真菌在草地贪夜蛾防控中的作用提供参考。

关键词: 草地贪夜蛾; 化学农药; 抗药性; 真菌生物农药; 综合防治

中图分类号: S476.1 文献标识码: A 文章编号: 1005-9261(2019)05-0674-08

Current Status, Problems and Prospects of Entomopathogenic Fungi in Controlling Fall Armyworm *Spodoptera frugiperda*

ZHANG Wei, PENG Guoxiong, XIA Yuxian*

(Genetic Engineering Research Center/College of Life Sciences, Chongqing University/Chongqing Engineering Research Center for Fungal Insecticides, Chongqing 400030, China)

Abstract: The fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) is an important agricultural pest worldwide, damages crops seriously and is difficult to control. Entomopathogenic fungi have abundant strains with some important advantages in controlling insect pests, e.g. easy prevalence, hardly eliciting resistance in insect pests. Thus, they have great potential in controlling the fall armyworm. To make full use of entomopathogenic fungi in *S. frugiperda* control, we reviewed here the current status and analyze problems existing in control of the fall armyworm with fungal pathogen. Directions in future research on controlling of *S. frugiperda* with entomopathogenic fungi were also proposed.

Key words: *Spodoptera frugiperda*; chemical pesticide; resistance; fungal pesticide; integrated pest management

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) 是世界性重大农业害虫, 在 100 多个国家都已产生了严重危害^[1], 尤其是对玉米等农作物的生产造成了巨大的损失^[2,3]。自 2019 年 1 月草地贪夜蛾在我国云南首次发现以来, 数月之内已扩散到 21 个省。草地贪夜蛾具有为害隐蔽、多虫态共存、迁飞和繁殖能力强、抗药性强等特点^[4]。在长期的防控实践中, 国内外尝试过多种方法, 目前以化学防治和种植转基因 Bt 玉米为主^[5], 但草地贪夜蛾对许多化学农药^[6,7]和多种 Bt 毒蛋白^[8]都产生了严重的抗药性。由于病毒、细菌和真菌等昆虫病原微生物^[9]和天敌昆虫^[10]具有持续控害的作用, 在草地贪夜蛾防治中日益受到重视。大力推动微生物杀虫剂及天敌昆虫在草地贪夜蛾防治中的应用, 对于实现减药控害的目标十分必要。

昆虫病原真菌菌种资源丰富, 具有害虫不易产生抗性、易流行等优点, 在草地贪夜蛾防治中具有很大的应用潜力。为了更好地发挥昆虫病原真菌在草地贪夜蛾防控中的作用, 本文从研究和应用角度综述了昆虫病原真菌在草地贪夜蛾防治中的现状和存在的问题, 并重点阐述了昆虫病原真菌在草地贪夜蛾防治中的发展方向。

收稿日期: 2019-09-10

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFD0201208); 重庆市高校创新研究群体(CXQT19004)

作者简介: 张维, 讲师, 博士后, E-mail: zhangwei976@126.com; *通信作者, 教授, 博士, E-mail: yuxianxiag@cqu.edu.cn.

DOI: 10.16409/j.cnki.2095-039x.2019.05.030

1 昆虫病原真菌在草地贪夜蛾防治中的现状

昆虫病原真菌菌种资源丰富。自然界中60%以上的昆虫死亡是由真菌病引起。目前,对草地贪夜蛾有较好防控潜力的菌株已有很多报道。田间调查发现印度有大量草地贪夜蛾被莱氏野村菌 *Nomuraea rileyi* (现名莱氏绿僵菌 *Metarhizium rileyi*) 感染^[11]。Komivi 等^[12]对20个分离自非洲的杀虫真菌对草地贪夜蛾的杀虫效果进行了分析,发现大部分真菌对卵和1龄幼虫有较好防效(60%~90%),但只有1株白僵菌对2龄幼虫的防效可达到30%左右。在墨西哥分离的97株白僵菌中有1株对草地贪夜蛾2龄幼虫致死率可达97%^[13]。Carneiro 等^[14]发现24株分离自巴西的白僵菌中有4株对2龄草地贪夜蛾幼虫致死效果可达100%。Thomazoni 等^[15]分析了49株白僵菌和绿僵菌对草地贪夜蛾3龄幼虫的毒力,其中1株白僵菌可造成44.5%的死亡率。在我国云南也分离获得了1株能够侵染草地贪夜蛾的莱氏绿僵菌^[16]。广州地区田间调查发现近21%草地贪夜蛾被白僵菌侵染^[17]。赵胜园等^[18]发现1株球孢白僵菌对草地贪夜蛾2龄幼虫致死率约为60%。

昆虫病原真菌的杀虫速度和杀虫谱主要受真菌侵染机制、寄主昆虫防卫机制和环境条件影响。当前,昆虫病原真菌与草地贪夜蛾互作机制(包括真菌侵染和寄主防卫机制)的研究报道还较少。尽管有170余种杀虫真菌产品被登记^[19],但仅有1个白僵菌(*Beauveria bassiana* strain R444)产品被登记用于草地贪夜蛾防治^[3],尚未见真菌杀虫剂在草地贪夜蛾田间防治的应用报道。

2 昆虫病原真菌在草地贪夜蛾防治中的主要问题

2.1 基础研究

尽管自然界中能够侵染草地贪夜蛾的杀虫真菌资源极为丰富,但大部分仅对草地贪夜蛾低龄幼虫防效较好,对草地贪夜蛾3龄以上的高龄幼虫及其他虫态的昆虫病原真菌菌株报道较少。

不同病原真菌对草地贪夜蛾侵染机制和草地贪夜蛾对不同真菌的免疫应答机制可能存在很大差异。昆虫病原真菌对草地贪夜蛾不同虫态的影响也缺乏研究。例如,目前报道的大部分真菌只对草地贪夜蛾低龄幼虫防效较好,但对高龄虫防效较低。不同虫态体表结构不一样^[20],可能导致真菌孢子附着和侵染进程不一样。除昆虫病原真菌对草地贪夜蛾的侵染机制和寄主免疫应答机制外,昆虫病原真菌在草地贪夜蛾种群中的流行病学及其对天敌种群影响的研究都尚属空白。

2.2 应用

菌株特性直接影响生产效率和田间防效。缺乏对草地贪夜蛾高龄幼虫和其他虫态防效较好的真菌菌株,极大限制了防治草地贪夜蛾的真菌杀虫剂开发和应用。此外,国内外真菌杀虫剂的生产工艺和装备落后,导致真菌杀虫剂面临生产效率低、成本高、产品质量不稳定等问题。迄今为止仅有极少企业能够大规模生产真菌杀虫剂,因此虽有针对草地贪夜蛾等许多重大害虫的真菌杀虫剂产品登记,却无产品大量供应。

剂型对真菌杀虫剂的稳定性有很大影响,并决定了施药方式。可分散油悬浮剂和可湿性粉剂是最常见的真菌杀虫剂剂型。这些剂型主要采用喷雾施药,喷雾施药的时机和部位都直接影响防效。草地贪夜蛾存在隐蔽为害的特点,即2龄以上草地贪夜蛾的幼虫通常会钻入玉米叶心^[21]或进入果穗区域为害玉米^[22];化蛹前幼虫还会钻入土中,通过产丝将周围一些土壤,或将地表叶片等粘连在一起形成松散的茧,最终在距地表2~8 cm处完成化蛹。缺乏真菌杀虫剂对草地贪夜蛾不同虫态影响的研究,严重制约了真菌杀虫产品的剂型开发和真菌防控草地贪夜蛾的应用技术研究。

3 昆虫病原真菌防控草地贪夜蛾的发展方向

3.1 基础研究

3.1.1 昆虫病原真菌菌株选育 昆虫病原真菌的毒力主要受自身毒力相关基因和寄主抵抗力影响。通过自然选育和分子改良等方式有望选育出对草地贪夜蛾高龄幼虫和多种虫态均有显著防效的菌株。

(1) 自然选育 我国地貌多样、气候条件复杂,通过对野生菌株进行大量毒力测试,有望筛选获得对草地贪夜蛾高龄幼虫和不同虫态都有显著防效的真菌菌株。徐玲等^[23]通过分析金龟子绿僵菌 *Metarhizium anisopliae*、玫烟色棒束孢 *Isaria fumosorosea*、球孢白僵菌 *Beauveria bassiana* 和蝉棒束孢 *Isaria cicadae* 对

黄粉虫 *Tenebrio molitor* 不同虫态的侵染作用,发现绿僵菌和玫烟色棒束孢对黄粉虫幼虫、蛹和成虫都有较好防效。金龟子绿僵菌对豆类花蓟马 *Megalurothrips sjostedti* 的成虫、蛹和幼虫都有毒力,且能影响成虫产卵和受精能力^[24]。闫鹏飞等^[25]发现蜡蚧轮枝菌 *Verticillium lecanii* 对扶桑绵粉蚧 *Phenacoccus solenopsis* Tinsley 的幼虫和成虫都有较强毒力。

(2) 分子改良 通过分子生物学技术可以快速获得杀虫效果显著提高的昆虫病原真菌菌种。例如,超表达昆虫病原真菌自身 Pr1 类蛋白酶(subtilisin-like serine protease)^[26]、几丁质酶 Bbchit1 (*Beauveria bassiana* chitinase gene)^[27], 以及外源蝎毒素^[28]和昆虫必需基因的 dsRNA^[29]等方法都可以显著提高病原真菌杀虫效果。

(3) 其他 利用昆虫病原真菌对环境的适应性,通过连续侵染寄主的方式有望获得毒力显著提高的真菌株。利用辐射、微重力等独特的环境条件可以快速获得大量随机突变的菌种资源,通过室内生测有望筛选获得毒力显著提高的昆虫病原真菌菌株。

3.1.2 昆虫病原真菌防控机理研究 真菌杀虫剂在草地贪夜蛾防控中虽然还没有大面积应用的报道,随着草地贪夜蛾侵入我国并大面积扩散,甚至定殖成为常发虫害,我国有望成为率先大面积应用真菌杀虫剂防控草地贪夜蛾的国家。因此,需要在以下几个方面开展真菌杀虫剂对草地贪夜蛾防控机理的研究。

(1) 真菌入侵和寄主防卫机制研究 多数昆虫病原真菌对草地贪夜蛾高龄幼虫防效不佳,这与真菌的侵染机制和草地贪夜蛾防卫机制可能密切相关。真菌孢子表面的疏水蛋白、脂酶和寄主昆虫体表的抗菌物质决定了真菌孢子能否在寄主昆虫体表成功附着和萌发^[30-32]。真菌中与机械膨压和水解酶相关的基因在寄主体壁穿透过程中发挥关键作用^[33,34,27]。昆虫病原真菌一旦穿透进入宿主血腔,昆虫的血细胞、脂肪体等组织会产生强烈的天然免疫应答以抵抗病原真菌的侵染^[35];为了逃避寄主的免疫应答,真菌会以细胞壁成分不完整的酵母态生长或释放毒素^[36-39]。寄主死亡后,真菌还能通过释放毒素进一步抑制其他微生物的繁殖^[40]。由于不同菌株侵染能力和寄主昆虫对它们的感知能力差异很大,不同种类的昆虫和不同虫态的昆虫体表物质组成和防卫能力也有很大变化,对真菌侵染和寄主防卫机制的研究有利于针对性地选育杀虫活性显著提高或杀虫特性显著改善的昆虫病原真菌菌株。

(2) 对迁飞和繁殖的影响 草地贪夜蛾的迁飞性是导致其能够在短时间内快速扩散的关键因素。由于寄主昆虫被真菌感染后,通常需要 3~15 d 开始逐渐死亡,这些带病的草地贪夜蛾可以成为真菌传播的载体。例如,有翅型蚜虫可以携带病原真菌迁飞,进而通过流行病传播病原真菌^[41,42]。此外,成虫被侵染后,其繁殖能力会显著降低,减少后代的产生。因此,开展昆虫病原真菌对草地贪夜蛾成虫迁飞和繁殖能力影响的研究,有助于为草地贪夜蛾迁飞和繁殖能力强的问题提供针对性解决方案。

(3) 持续控制作用 昆虫被病原真菌感染致死,能在其尸体上产生大量孢子,孢子可借助风力或流水扩散到周边空气、草丛、地表、叶表或其他昆虫个体上,进而通过形成流行病侵染周边害虫。如球孢白僵菌在沙棘木蠹蛾 *Holcocerus hippophaecolus* 中存在自然流行的现象^[43]。研究昆虫病原真菌在草地贪夜蛾发生区域的流行性,有利于阐明昆虫病原真菌在草地贪夜蛾发生区域形成真菌流行病的机制,为充分利用昆虫病原真菌的流行特性奠定基础。

(4) 对天敌的影响 昆虫病原真菌通常不侵染害虫的天敌昆虫,且一些害虫天敌不取食感病害虫,甚至对天敌的种类和数量具有显著的保护作用^[44,45]。草地贪夜蛾的卵、幼虫或蛹可以被 206 种寄生性天敌和 40 种捕食性天敌寄生或捕食。我国多家科研单位对草地贪夜蛾的天敌进行了研究,发现蜀蝽 *Arma chinensis* (Fallou)^[46]、益蝽 *Picromerus lewisi* Scott^[47]、大草蛉^[48]、东亚小花蝽 *Orius sauteri* (Poppius)^[49,50]和异色瓢虫 *Harmonia axyridis* (Pallas)^[51,52]等捕食性天敌和螟黄赤眼蜂 *Trichogramma chilonis* (Ishii)、夜蛾黑卵蜂 *Telenomus remus* (Nixon)^[53]、斯氏侧沟茧蜂 *Microplitis similis* (Lyle)^[54]、赤眼蜂和甲腹茧蜂 *Chelonus* sp.^[55]等寄生性天敌对草地贪夜蛾卵或幼虫具有明显防效。因此,研究昆虫病原真菌对草地贪夜蛾天敌昆虫种群的影响,有助于了解真菌杀虫剂对生态系统的影响,为发挥昆虫病原真菌与天敌协同防控作用提供依据。

3.1.3 昆虫病原真菌与植物和微生物互作机制 昆虫病原真菌与植物和其他微生物的互作影响了昆虫病原真菌在田间的持效性。

(1) 与植物的互作 昆虫病原真菌喷洒在植物叶表后,可以在植物叶表存续一段时间,且对植物内在微生物群落影响较小,甚至可以促进有益微生物的短暂增加^[56]。此外,昆虫病原真菌可以在植物体内定殖。为此,通过在植物体内定殖昆虫病原真菌,有望获得防治草地贪夜蛾的植物-真菌体系。已报道有39种病原真菌可以通过与植物共生的方式侵染8个目17个属的33种昆虫^[57]。Scot等^[58]的共生分析表明,有的绿僵菌菌株主要在植物的根际共生,而有的白僵菌菌株能在整株植物的不同部位共生。通过向高粱中引入共生的罗伯茨绿僵菌 *Metarhizium robertsii* 和玫烟色棒束孢 *Isaria fumosorosea* 可以有效防止蛀茎叶蛾的钻入,且钻入后幼虫的死亡率达到70%~100%^[59]。在欧洲油菜中建立金龟子绿僵菌 *M. anisopliae* (Metch.) 共生植株,可以有效侵染小菜蛾 *Plutella xylostella* L.^[60]。通过在玉米体内定殖球孢白僵菌,可以有效感染草地贪夜蛾^[61]。因此,建立能与玉米等作物共生的昆虫病原真菌体系有助于解决草地贪夜蛾隐蔽为害的特点。

(2) 与微生物的互作 昆虫病原真菌在土壤中可以以孢子形式长时间存续。田间施用真菌后,真菌也能存续较长时间。例如,金龟子绿僵菌在土壤中的半衰期大约为19~29 d,120 d后种群数量才开始显著下降,对寄主的侵染率在131 d前可以维持在90%以上。尽管后期种群数量大幅下降,但重新侵染寄主后,孢子数量可以得到迅速补充^[62]。昆虫病原真菌对植物根际微生物的影响还不明确,有些报道表明对细菌和真菌的组成影响很大,而有些则没有显著影响^[63]。这可能与病原真菌施用方式、植物种类、生长阶段和病原真菌类型有关系。研究昆虫病原真菌对土壤微生物的影响对于发挥昆虫病原真菌在草地贪夜蛾持续控害中的作用十分有价值。

3.2 应用

3.2.1 生产工艺 真菌杀虫剂的生产常用发酵方法主要有液态发酵法、固态发酵法和液-固双相发酵法。其中,液-固双相发酵法在生产中应用较多。液-固双相发酵是通过液体发酵产生种子液,通过固体发酵生产孢子粉。发酵条件对真菌杀虫剂的特性有重要影响,虽然有不少实验室条件下的研究,但是缺乏在工业生产条件下的调控研究。发酵工业中液体发酵的工艺和装备十分成熟,然而在大规模固态发酵纯培养方面一直未能取得突破。虽然全球范围内对杀虫真菌生产工艺开展了大量研究,但受制于固态发酵工艺和装备,这些工艺在大规模生产中迟迟无法得到应用。

孢子粉的收集和生对真菌的毒力、制剂储藏稳定性和田间防效具有重要影响。当前孢子粉的收集方法主要包括筛网分离法、离心分离法、过滤分离法、真空冷冻干燥法、喷雾干燥法、喷雾冷冻干燥法等。开发能工业化生产出高质量孢子粉的收集方法对于真菌杀虫剂的产业化十分必要。

剂型对产品稳定性、货架期和田间防效有极大影响。真菌杀虫剂的剂型主要包括原粉或粉剂、可湿性粉剂、乳剂、油剂、微胶囊剂、混合剂、干菌丝、无纺布菌条等,其中50%以上为油悬浮剂。开发货架期长和抗逆能力强的真菌杀虫剂制剂,对于提高真菌杀虫剂在草地贪夜蛾的田间防效稳定性中的作用十分关键。

规模化生产工艺和装备是制约国内外真菌杀虫剂大规模生产和大面积应用的核心。我国重庆聚立信生物公司最近在规模化生产工艺和装备方面取得重大突破,2018年实现了杀虫真菌孢子粉和高质量制剂的规模化生产,具备了生产多种杀虫真菌制剂的能力,目前年产能达到3000吨。该公司生产的产品:“80亿孢子/mL金龟子绿僵菌油悬浮剂”和“100亿孢子/mL球孢白僵菌油悬浮剂”能作用于多种虫态的草地贪夜蛾,包括卵、幼虫和蛹,两者联用还可进一步提高杀虫效果。因此,它们有望在草地贪夜蛾防控中发挥重要作用。尽管我国在真菌杀虫剂规模化生产方面取得了巨大的进步,新产品的研发依然面临成本高、周期长和人才资源有限等不足。因此,未来国家和企业都应该加大资金投入,为草地贪夜蛾杀虫真菌发酵工艺的优化、中试和应用技术研究等提供资金支持。此外,新产品的研发及应用技术研究涉及众多学科,包括生物工程、化学工程、生物化学、微生物学、昆虫学和基因组学等,应该加快培养相关人才,尤其是跨学科人才,以提高研发的技术水平和研发速度、简化应用技术。

3.2.2 昆虫病原真菌与其他防治措施组合 草地贪夜蛾高龄幼虫具有钻入叶心为害的特点,且大部分真菌菌株对低龄幼虫防效更好。因此,普遍认为真菌杀虫剂的应用仅限于低龄幼虫和低密度区域,最佳防治时期是1~2龄幼虫大规模发生期,这极大地限制了真菌杀虫剂的应用时期和应用范围。为了充分发挥真菌杀虫剂在持续控害中的作用,实现减药控害,必须在选育出作用于不同虫态、高龄幼虫的杀虫菌株的基础

上,强化应用技术研究。如果选育的杀虫真菌菌株能够影响卵的孵化和侵染高龄幼虫,则防控时期可以提前到产卵高峰期喷施。如果选育的杀虫真菌菌株能够影响蛹的羽化,则可以利用真菌杀虫剂处理草地贪夜蛾发生区域的地面和地下,如通过施用颗粒剂控制蛹的羽化来控制成虫数量。当草地贪夜蛾种群数量大、多种虫态共存时,可与其他防治措施联合使用,以提高防效、减少化学杀虫剂的用量、克服害虫的抗药性,可探索的联合防治措施包括:

(1) 与其他生物防控技术联合应用 大量研究表明昆虫病原真菌与其他生物防治手段(包括细菌、植物源杀虫剂、引诱剂和天敌昆虫等)联合使用,可以显著提高昆虫病原真菌的防效。例如,金龟子绿僵菌与Bt细菌混用可以显著提高真菌对马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* (Say) 的杀虫效果^[64]。利用黄绿绿僵菌 *M. flavoviride* 和金龟子绿僵菌与八角茴香提取物混用,可以显著提高真菌对桃蚜 *Myzus persicae* (Sulzer) 的杀虫效果^[65]。通过金龟子绿僵菌无纺布菌剂与引诱剂结合使用可以显著提高绿僵菌对短角幽天牛 *Spondylis buprestoides* 的防效^[66]。利用天敌昆虫绿步甲 *Carabus smaragdinus* 携带金龟子绿僵菌可以较好防治东亚飞蝗 *Locusta migratoria manilensis*^[67]。因此,开展昆虫病原真菌与其他生防技术联合应用的研究,将为草地贪夜蛾的绿色防控创造广阔的应用空间。

(2) 与化学杀虫剂联合应用 化学杀虫剂在草地贪夜蛾防治中发挥重要作用,但草地贪夜蛾对很多化学农药产生了较强抗药性,包括传统的有机磷类、氨基甲酸酯类、拟除虫菊酯类,以及新型的大环内酯类、酰胺类和取代脲类杀虫剂等,如甲萘威^[68]、毒死蜱^[69]、氯虫苯甲酰胺^[70]、多杀菌素^[71]等。作用靶点单一是导致化学农药易于产生抗药性的重要因素之一。真菌杀虫剂复杂的侵染机制不仅使得害虫难以产生抗药性,而且与化学农药混用可以显著提高杀虫速度、降低化学农药用量。例如,球孢白僵菌和金龟子绿僵菌与毒死蜱、乙基多杀菌素混用,可以增加草地贪夜蛾的死亡率和提高真菌在尸体上的产孢量^[72]。此外,真菌与化学农药混合后,可明显降低昆虫对化学农药的抗药性^[73]。因此,开展真菌生物农药与化学农药混用技术研究,对于减药控害、克服草地贪夜蛾对化学农药抗药性具有重要的应用价值。

(3) 与转基因作物结合使用 转基因玉米在草地贪夜蛾幼虫的防治中发挥着重要作用。然而,长时间种植带来的选择压使得草地贪夜蛾对Bt玉米产生了很强的抗药性^[74]。例如,巴西草地贪夜蛾对表达Cry1F^[75], Cry1Ab^[76], Cry1^[77]的玉米产生了强抗性。波多黎各^[78]和美国^[79]草地贪夜蛾对Cry1F玉米产生了抗性。在转基因玉米地中施用真菌杀虫剂有望提高转基因玉米的杀虫效率,降低草地贪夜蛾对转基因玉米的抗性。

真菌杀虫剂在害虫防治中潜力大,规模化生产技术是制约真菌杀虫剂大面积应用的瓶颈,也影响了真菌杀虫剂产品研制和应用技术研究。虽然我国在真菌杀虫剂规模化生产的突破性进展,为大面积应用奠定了基础,但相关基础研究和应用技术研究都需要大量人力、物力。为尽快实现减药控害,降低草地贪夜蛾对化学农药和转基因玉米的抗药性和保护生态环境,有必要进一步加大投入力度,为真菌杀虫剂的研制与相关应用技术的研究提供可靠保障。

参 考 文 献

- [1] 喜超,姜玉英,木霖,等.草地贪夜蛾在云南的潜在适生区分析及经济损失预测[J].南方农业学报,2019,50(6):1226-1233.
- [2] Hruska A J, Gould F. Fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) and *Diatraea lineolata* (Lepidoptera: Pyralidae): Impact of larval population level and temporal occurrence on maize yield in Nicaragua[J]. Journal of Economic Entomology, 1997, 90(2): 611-622.
- [3] Prasanna B M, Huesing J E, Eddy R, et al. Fall armyworm in Africa: a guide for integrated pest management[R]. Mexico, CDMX: CIMMYT, 2018.
- [4] 郭井菲,何康来,王振营.草地贪夜蛾的生物学特性,发展趋势及防控对策[J].应用昆虫学报,2019,56(3):361-369.
- [5] 李红梅,万敏,顾蕊,等.基于文献计量学的重大入侵害虫草地贪夜蛾的研究动态分析[J].植物保护,2019,45(4):34-42.
- [6] 李永平,张帅,王晓军,等.草地贪夜蛾抗药性现状及化学防治策略[J].植物保护,2019,45(4):14-19.
- [7] 王芹芹,崔丽,王立,等.草地贪夜蛾对杀虫剂的抗性研究进展[J].农药学报,2019,21(4):401-408.
- [8] 吴超,张磊,廖重宇,等.草地贪夜蛾对化学农药和Bt作物的抗性机制及其治理技术研究进展[J].植物保护学报,2019,46(3):503-513.
- [9] 陈万斌,李玉艳,王孟卿,等.草地贪夜蛾的昆虫病原微生物资源及其应用现状[J].植物保护,2019,DOI:10.16688/j.zwbh.2019453.
- [10] 陈万斌,王孟卿,刘晨曦,等.草地贪夜蛾的天敌昆虫资源、应用现状及存在的问题与建议[J].中国生物防治学报,2019,DOI:10.16409/j.cnki.

2095-039x.2019.05.013.

- [11] Shylesha A N, Jalali S K, Gupta A, *et al.* Studies on new invasive pest *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) and its natural enemies[J]. *Journal of Biological Control*, 2018, 32(3): 1-7.
- [12] Akutse K S, Kimemia J W, Ekessi S, *et al.* Ovicidal effects of entomopathogenic fungal isolates on the invasive fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. *Journal of Applied Entomology*, 2019, 143(6): 626-634.
- [13] García C, Bautista N. Pathogenicity of isolates of entomopathogenic fungi against *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and *Epilachna varivestis* (Coleoptera: Coccinellidae)[J]. *Revista Colombiana de Entomología*, 2011, 37(2): 217-222.
- [14] Carneiro A A, Gomes E A, Guimarães C T, *et al.* Molecular characterization and pathogenicity of isolates of *Beauveria* spp. to fall armyworm[J]. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 2008, 43(4): 513-520.
- [15] Thomazoni D, Formentini M A, Alves L F A. Patogenicidade de isolados de fungos entomopatogênicos à *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. *Arquivos do Instituto Biológico*, 2014, 81(2): 126-133.
- [16] 郑亚强, 胡惠芬, 付玉飞, 等. 草地贪夜蛾莱氏绿僵菌的分离鉴定[J]. *植物保护*, 2019, DOI: 10.16688/j.zwbh.2019399.
- [17] 程东美, 洪婉雯, 孙辉, 等. 草地贪夜蛾幼虫僵虫发生率调查及致病菌分离鉴定[J]. *环境昆虫学报*, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1640.Q.20190717.1722.002.html>, (2019-09-13).
- [18] 赵胜园, 杨现明, 孙小旭, 等. 常用生物农药对草地贪夜蛾的室内防效[J]. *植物保护*, 2019, 45(3): 21-26.
- [19] Srivastava C N, Maurya P, Sharma P, *et al.* Prospective role of insecticides of fungal origin[J]. *Entomological Research*, 2009, 39(6): 341-355.
- [20] 谭清, 高熹, 庞仁乙, 等. 家蝇不同虫态附着蜡蚧轮枝菌分生孢子能力及其与体表结构的关系[J]. *南方农业学报*, 2015, 46(2): 241-249.
- [21] Siebert M W, Tindall K V, Leonard B R, *et al.* Evaluation of corn hybrids expressing CryIF (Herculex® I insect protection) against fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in the southern United States[J]. *Journal of Entomological Science*, 2008, 43(1): 41-51.
- [22] Pannuti L E R, Baldin E L L, Hunt T E, *et al.* On-plant larval movement and feeding behavior of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) on reproductive corn stages[J]. *Environmental Entomology*, 2015, 45(1): 192-200.
- [23] 徐玲, 张鸭关, 陈自宏, 等. 4种虫生真菌对储粮害虫黄粉虫不同虫态的生防研究[J]. *西南农业学报*, 2017, 30(8): 1784-1789.
- [24] Ekessi S, Maniania N K. Susceptibility of *Megalurothrips sjostedti* developmental stages to *Metarhizium anisopliae* and the effects of infection on feeding, adult fecundity, egg fertility and longevity[J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2000, 94(3): 229-236.
- [25] 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.
- [26] Leger R J S T, Joshi L, Bidochka M J, *et al.* Construction of an improved mycoinsecticide overexpressing a toxic protease[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1996, 93(13): 6349-6354.
- [27] Fang W, Leng B, Xiao Y, *et al.* Cloning of *Beauveria bassiana* chitinase gene Bbchit1 and its application to improve fungal strain virulence[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(1): 363-370.
- [28] Peng G, Xia Y. Integration of an insecticidal scorpion toxin (Bj α IT) gene into *Metarhizium acridum* enhances fungal virulence towards *Locusta migratoria manilensis*[J]. *Pest Management Science*, 2015, 71(1): 58-64.
- [29] Hu J, Xia Y. Increased virulence in the locust - specific fungal pathogen *Metarhizium acridum* expressing dsRNAs targeting the host F1F0-ATPase subunit genes[J]. *Pest Management Science*, 2019, 75(1): 180-186.
- [30] Zhang S, Xia Y X, Kim B, *et al.* Two hydrophobins are involved in fungal spore coat rodlet layer assembly and each play distinct roles in surface interactions, development and pathogenesis in the entomopathogenic fungus, *Beauveria bassiana*[J]. *Molecular Microbiology*, 2011, 80(3): 811-826.
- [31] 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.
- [32] Ortiz-Urquiza A, Keyhani N. Action on the surface: entomopathogenic fungi versus the insect cuticle [J]. *Insects*, 2013, 4(3): 357-374.
- [33] Wang C, Leger R J S. The *Metarhizium anisopliae* perilipin homolog MPL1 regulates lipid metabolism, appressorial turgor pressure, and virulence[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2007, 282(29): 21110-21115.
- [34] Wang S, Fang W, Wang C, *et al.* Insertion of an esterase gene into a specific locust pathogen (*Metarhizium acridum*) enables it to infect caterpillars[J]. *PLoS Pathogens*, 2011, 7(6): e1002097.
- [35] Zhang W, Chen J, Keyhani N O, *et al.* Comparative transcriptomic analysis of immune responses of the migratory locust, *Locusta migratoria*, to challenge by the fungal insect pathogen, *Metarhizium acridum*[J]. *BMC Genomics*, 2015, 16(1): 867.

- [36] Yang Z, Jiang H, Zhao X, *et al.* Correlation of cell surface proteins of distinct *Beauveria bassiana* cell types and adaption to varied environment and interaction with the host insect[J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2017, 99: 13-25.
- [37] Wang C, Leger R J S. A collagenous protective coat enables *Metarhizium anisopliae* to evade insect immune responses[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2006, 103(17): 6647-6652.
- [38] Wang B, Kang Q, Lu Y, *et al.* Unveiling the biosynthetic puzzle of destruxins in *Metarhizium* species[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2012, 109(4): 1287-1292.
- [39] Feng P, Shang Y, Cen K, *et al.* Fungal biosynthesis of the bibenzoquinone oosporein to evade insect immunity[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2015, 112(36): 11365-11370.
- [40] Fan Y, Liu X, Keyhani N O, *et al.* Regulatory cascade and biological activity of *Beauveria bassiana* oosporein that limits bacterial growth after host death[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2017, 114(9): E1578-E1586.
- [41] 陈春, 冯明光. 桃蚜迁飞性有翅蚜携带传播蚜虫病病原真菌的证据[J]. *科学通报*, 2002, 47(17): 1332-1334.
- [42] 黄志宏. 云南低纬度高原地区随寄主迁飞扩散传播的蚜虫病病原真菌以及努利虫病毒的侵染生物学特征[D]. 杭州: 浙江大学, 2008.
- [43] 彭凡, 黄勃, 周根土, 等. 虫生真菌在准格尔旗沙棘木蠹蛾上的流行[J]. *经济林研究*, 2007(4): 38-40, 49.
- [44] 董辉, 苏红田, 高松, 等. 绿僵菌对蝗虫及其捕食性天敌的影响[J]. *中国生物防治*, 2005, 21(1): 60-62.
- [45] Flexner J L, Lighthart B, Croft B A. The effects of microbial pesticides on non-target, beneficial arthropods[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 1986, 16(3-4): 203-254.
- [46] 唐艺婷, 李玉艳, 刘晨曦, 等. 蠋蝽对草地贪夜蛾的捕食能力评价和捕食行为观察[J]. *植物保护*, 2019, 45(4): 65-68.
- [47] 唐艺婷, 王孟卿, 陈红印, 等. 益蝽对草地贪夜蛾的捕食能力评价和捕食行为观察[J]. *中国生物防治学报*, 2019, DOI: 10.16409/j.cnki.2095-039x.2019.04.005.
- [48] 徐庆宣, 王松, 田仁斌, 等. 大草蛉对草地贪夜蛾捕食潜能研究[J]. *环境昆虫学报*, 2019, 41(4): 754-759.
- [49] 赵雪晴, 刘莹, 石旺鹏, 等. 东亚小花蝽对草地贪夜蛾幼虫的捕食效应[J]. *植物保护*, 2019, DOI: 10.16688/j.zwbh.2019375.
- [50] 代晓彦, 翟一凡, 陈福寿, 等. 东亚小花蝽对草地贪夜蛾幼虫的捕食能力评价[J]. *中国生物防治学报*, 2019, DOI: 10.16409/j.cnki.2095-039x.2019.05.003.
- [51] 赵英杰, 郑亚强, 符成悦, 等. 异色瓢虫对草地贪夜蛾2龄幼虫的捕食功能反应[J]. *植物保护*, 2019, DOI: 10.16688/j.zwbh.2019370.
- [52] 刘本菊, 秦得强, 周游, 等. 异色瓢虫对草地贪夜蛾的捕食行为观察与评价[J]. *华南农业大学学报*, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1110.S.20190828.2122.002.html>, (2019-09-13)
- [53] 李志刚, 吕欣, 押玉柯, 等. 粤港两地田间发现夜蛾黑卵蜂与螟黄赤眼蜂寄生草地贪夜蛾[J]. *环境昆虫学报*, 2019, 41(4): 760-765.
- [54] 陈壮美, 赵琳超, 刘航, 等. 斯氏侧沟茧蜂对草地贪夜蛾幼虫的寄生行为及寄生效应[J]. *植物保护*, 2019, DOI: 10.16688/j.zwbh.2019341.
- [55] 戴鹏, 孙佳伟, 陈永明, 等. 赞比亚发现三种防治草地贪夜蛾的卵寄生蜂简报[J]. *吉林农业大学学报*, 2019, DOI: 10.13327/j.jjlau.2019.5310.
- [56] Hong M, Peng G, Keyhani N O, *et al.* Application of the entomogenous fungus, *Metarhizium anisopliae*, for leafroller (*Cnaphalocrocis medinalis*) control and its effect on rice phyllosphere microbial diversity[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2017, 101(17): 6793-6807.
- [57] Vega F E. The use of fungal entomopathogens as endophytes in biological control: a review [J]. *Mycologia*, 2018, 110(1): 4-30.
- [58] 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.
- [59] Mantzoukas S, Chondrogianis C, Grammatikopoulos G. Effects of three endophytic entomopathogens on sweet sorghum and on the larvae of the stalk borer *Sesamia nonagrioides*[J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2015, 154(1): 78-87.
- [60] Batta Y A. Efficacy of endophytic and applied *Metarhizium anisopliae* (Metch.) Sorokin (Ascomycota: Hypocreales) against larvae of *Plutella xylostella* L. (Yponomeutidae: Lepidoptera) infesting *Brassica napus* plants[J]. *Crop Protection*, 2013, 44(1): 128-134.
- [61] Ramirez-Rodriguez D, Sánchez-Peña S R. Endophytic *Beauveria bassiana* in *Zea mays*: Pathogenicity against Larvae of Fall Armyworm, *Spodoptera frugiperda*[J]. *Southwestern Entomologist*, 2016, 41(3): 875-879.
- [62] 樊学珍, 李增智. 绿僵菌在土壤中的延续及控制桃小食心虫的潜力[J]. *应用生态学报*, 1996, 7(1): 49-55.
- [63] Granzow S, Kaiser K, Wemheuer B, *et al.* The effects of cropping regimes on fungal and bacterial communities of wheat and faba bean in a greenhouse pot experiment differ between plant species and compartment[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 902.
- [64] Yaroslavtseva O N, Dubovskiy I M, Khodyrev V P, *et al.* Immunological mechanisms of synergy between fungus *Metarhizium robertsii* and bacteria

- Bacillus thuringiensis* ssp. *morrisoni* on Colorado potato beetle larvae[J]. *Journal of Insect Physiology*, 2017, 96(1): 14-20.
- [65] 王卅. 八角茴香提取物与几种绿僵菌对桃蚜的协同作用研究[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2016.
- [66] 夏成润, 丁德贵, 刘云鹏, 等. 金龟子绿僵菌无纺布菌剂与引诱剂结合使用防治短角幽天牛的试验[J]. *安徽农业大学学报*, 2005, 32(4): 15-18.
- [67] 秦兴虎, 吴惠惠, 王广君, 等. 以绿步甲为载体携播绿僵菌对东亚飞蝗的协同控制作用研究[J]. *中国生物防治学报*, 2015, 31(2): 284-290.
- [68] Yu S J, Nguyen S N, Abo-Elghar G E. Biochemical characteristics of insecticide resistance in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith)[J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2003, 77(1): 1-11.
- [69] Carvalho R A, Omoto C, Field L M, *et al.* Investigating the molecular mechanisms of organophosphate and pyrethroid resistance in the fall armyworm *Spodoptera frugiperda*[J]. *PLoS ONE*, 2013, 8(4): e62268.
- [70] Boaventura D, Bolzan A, Padovez F E O, *et al.* Detection of a ryanodine receptor target - site mutation in diamide insecticide resistant fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*[J]. *Pest Management Science*, 2019, DOI: 10.1002/ps.5505.
- [71] Nascimento A R B, Farias J R, Bernardi D, *et al.* Genetic basis of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) resistance to the chitin synthesis inhibitor lufenuron[J]. *Pest Management Science*, 2016, 72(4): 810-815.
- [72] Rivero-Borja M, Guzmán-Franco A W, Rodríguez-Leyva E, *et al.* Interaction of *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* with chlorpyrifos ethyl and spinosad in *Spodoptera frugiperda* larvae[J]. *Pest Management Science*, 2018, 74(9): 2047-2052.
- [73] Farenhorst M, Mouatcho J C, Kikankie C K, *et al.* Fungal infection counters insecticide resistance in African malaria mosquitoes[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, 106(41): 17443-17447.
- [74] McGaughey W H, Whalon M E. Managing insect resistance to *Bacillus thuringiensis* toxins[J]. *Science*, 1992, 258(5087): 1451-1455.
- [75] Farias J R, Andow D A, Horikoshi R J, *et al.* Field-evolved resistance to Cry1F maize by *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil[J]. *Crop Protection*, 2014, 64(1): 150-158.
- [76] Omoto C, Bernardi O, Salmeron E, *et al.* Field - evolved resistance to Cry1Ab maize by *Spodoptera frugiperda* in Brazil[J]. *Pest Management Science*, 2016, 72(9): 1727-1736.
- [77] Bernardi O, Bernardi D, Ribeiro R S, *et al.* Frequency of resistance to Vip3Aa20 toxin from *Bacillus thuringiensis* in *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) populations in Brazil[J]. *Crop Protection*, 2015, 76(1): 7-14.
- [78] Storer N P, Babcock J M, Schlenz M, *et al.* Discovery and characterization of field resistance to Bt maize: *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Puerto Rico[J]. *Journal of Economic Entomology*, 2010, 103(4): 1031-1038.
- [79] Huang F, Qureshi J A, Meagher JR R L, *et al.* Cry1F resistance in fall armyworm *Spodoptera frugiperda*: single gene versus pyramided Bt maize[J]. *PLoS ONE*, 2014, 9(11): e112958.