

烟青虫高毒力白僵菌菌株筛选及其感菌后 体内保护酶活性的变化

周建云¹, 刘明科², 肖丽娜¹, 陈德鑫^{2,3}, 任春燕¹, 刁朝强¹, 张国超⁴, 汪显群², 李茂业^{2*}

(1. 贵州省烟草公司贵阳市公司, 贵阳 550001; 2. 安徽农业大学植物保护学院, 合肥 230036;

3. 中国烟草总公司青州烟草研究所, 青岛 266001; 4. 山东烟草研究院有限公司, 济南 250089)

摘要: 从烟田烟青虫 (*Helicoverpa assulta*) 自然感病虫体上新分离鉴定一株球孢白僵菌 Bb062, 将其与已有的不同来源地和寄主的 10 株白僵菌 (*Beauveria* spp.) 一起, 分别测定其对烟青虫 3 龄幼虫致病力以及烟青虫 3 龄幼虫感染高毒力白僵菌后体内保护酶活性的变化。结果表明, 在供试的 11 个白僵菌菌株中, Bb062 对烟青虫 3 龄幼虫毒力最高, 10 d 累计校正死亡率达 91.07%, LT_{50} (致死中时) 为 4.67 d, 且与其他菌株差异显著。以孢子 1.0×10^6 、 1.0×10^7 和 1.0×10^8 个·mL⁻¹ 悬浮液处理时, 烟青虫 3 龄幼虫累计死亡率随菌液浓度的提高和接菌后时间的延长而增大, LC_{50} (致死中浓度) 为孢子 1.82×10^7 个·mL⁻¹。烟青虫 3 龄幼虫感染球孢白僵菌后 72 h, 其体内超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD) 和过氧化氢酶 (CAT) 活性均表现出先急剧升高, 再急剧下降的变化过程。在所测试的菌株中, Bb062 菌株对烟青虫毒力最高, 且能够显著抑制其体内保护酶活性, 因此, 该菌株具有作为烟青虫生防菌的应用潜力。

关键词: 烟青虫; 白僵菌; 毒力; 保护酶

中图分类号: S476.12

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2017)06-1119-05

Screening of high virulent isolate of *Beauveria* spp. against *Helicoverpa assulta* and changes of protective enzymes activities in the larvae infected by fungi

ZHOU Jianyun¹, LIU Mingke², XIAO Lina¹, CHEN Dexin^{2,3}, REN Chunyan¹,
DIAO Chaoqiang¹, ZHANG Guochao⁴, WANG Xianqun², LI Maoye²

(1. Guiyang Tobacco Company, Guiyang 550001; 2. School of Plant Protection, Anhui Agricultural University, Hefei 230036;

3. Qingzhou Tobacco Research Institute, China National Tobacco Corporation, Qingdao 266001;

4. Shandong Tobacco Research Institute Corporation, Jinan 250089)

Abstract: Eleven isolates of *Beauveria* spp., including *B. bassiana* (Bb062) newly isolated from *Helicoverpa assulta*, and other seven *B. bassiana* isolates and three *B. brongniartii* isolates that were originally isolated from different geographic origins and various hosts, were tested against the 3rd larvae of *H. assulta*. Changes of the protective enzyme activity in 3rd larvae of *H. assulta* infected by a high virulent isolate were also assayed. The results showed that isolate Bb062 had the highest virulence to 3rd larvae among eleven isolates of *Beauveria* spp., with a corrected mortality reaching 91.07% within 10 days after treatment, and the LT_{50} value was 4.67 d. After inoculated with 3 concentrations (1.0×10^6 , 1.0×10^7 and 1.0×10^8 conidia·mL⁻¹) of Bb062 conidial suspension, the accumulative mortality of the *H. assulta* larvae increased with an increase of concentration and observation time, and the LC_{50} value was 1.82×10^7 conidia·mL⁻¹. Activities of superoxide dismutase, peroxidase and catalase in *H. Assulta* larvae were rapid increased then dropped sharply within 72 h. Bb062 had a high virulence to *H. assulta* and could inhibit activities of protective enzymes, so it will be a promising biocontrol agent against *H. assulta*.

Key words: *Helicoverpa assulta*; *Beauveria* spp.; virulence; protective enzymes

收稿日期: 2017-02-20

基金项目: 贵州省烟草公司贵阳市公司重大专项 (2016-06), 安徽省高校自然科学基金 (03087060), 中国烟草总公司山东省公司面上项目 (KJ20170413), 国家烟草行业烟草病虫害监测与综合治理重点实验室项目 (IPM-201411) 和中国烟草总公司四川省公司重点科技项目 (SCYC201703) 共同资助。

共同第一作者: 周建云, 农艺师。E-mail: 362047505@qq.com; 刘明科, 硕士研究生。E-mail: 371318589@qq.com

* 通信作者: 李茂业, 副教授。E-mail: sj412bq@163.com

烟青虫 (*Helicoverpa assulta*) 又名烟草夜蛾, 为中国重要的农作物害虫, 主要危害烟草、番茄和辣椒等作物^[1]。目前, 防治烟青虫主要依靠化学农药, 导致该虫已对多种农药产生抗性, 同时对环境产生严重污染^[2]。已有研究表明, 采用生物防治法不仅可以降低化学药剂的使用量, 还可以保护天敌和减轻对环境的污染^[3]。昆虫病原真菌侵入害虫体内以菌丝颗粒进行快速繁殖, 破坏其体内组织器官, 吸收害虫营养和水分, 导致其新陈代谢紊乱和失水而死亡^[4]。此外, 昆虫病原真菌具有易于人工大量培养、产孢量大、运输和使用方便等优点, 许多种类已被注册成为微生物杀虫剂商品, 成功防治多种农林害虫^[5]。球孢白僵菌 (*Beauveria bassiana*) 是重要的昆虫病原真菌之一, 其寄主多达 15 个目 149 科 700 多种昆虫 (蚜虫 (*Myzus persicae*)、飞虱 (*Nilaparvata lugens*)、蝗虫 (*Melanoplus sanguinipes*)、红脂大小蠹 (*Dendroctonus valens*)、斜纹夜蛾 (*Sprodenia litura*) 等) 和 6 科 10 多种螨类等动物^[6-9]。对该真菌的已有研究, 为烟青虫的生物防治提供较好的基础。利用昆虫病原真菌防治烟青虫前提是筛选到对其具有高致病力的真菌菌种 (菌株), 但目前有关这方面的报道较少。

昆虫在正常生理代谢过程中, 体内一般存在超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶 (peroxidase, POD) 和过氧化氢酶 (catalase, CAT) 等保护酶系统, 这些酶协调一致并处于动态平衡, 对于维持其体内的代谢平衡起着重要作用^[10-11]。

当昆虫遇到逆境时, 体内保护酶活性显著变化, 甚至破坏体内保护酶的动态平衡, 致使其代谢功能紊乱。近年来, 国内外对昆虫保护酶的研究报道较多, 但主要为恶劣环境因子、杀虫剂等对昆虫体内保护酶活性的影响^[12]。也有学者研究昆虫病原真菌感染昆虫体内后其体内保护酶活性的变化, 如李世广等^[13]研究表明对菜青虫高毒力金龟子绿僵菌能显著抑制其体内保护酶活性, 但有关烟青虫感染白僵菌后体内保护酶活性变化的研究目前还尚未见报道。

本研究测定比较了不同来源地和寄主的 2 种昆虫病原真菌 (球孢白僵菌和布氏白僵菌) 的 11 个菌株对烟青虫 3 龄幼虫的毒力, 筛选出对其具有高致病力的菌株, 并测定了该菌感染烟青虫 3 龄幼虫后其体内保护酶 (SOD, POD 和 CAT) 活性的变化, 以期如烟青虫的生物防治提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 供试菌株和供试昆虫

供试昆虫病原真菌菌株共 11 株 (见表 1), 其中, 球孢白僵菌 Bb062 菌株系从贵州省贵阳市烟田烟青虫自然感病虫体分离鉴定所得, 所有菌株均保存于安徽农业大学植物保护学院生物防治研究室。

供试烟青虫虫源为 2016 年 7 月采自贵州省贵阳市开阳县烟草田内, 并在安徽农业大学植物保护学院人工气候培养箱内 ((25±1) °C、L:D=14:10) 用云烟 85 烟草繁殖 2 代以上, 获得大量不同虫态烟青虫, 备用。

表 1 供试菌株的原始采集地及寄主

Table 1 The original localities and hosts of the tested isolates

菌株 Strains	寄主 Host	原始采集地 Original locality
<i>Beauveria bassiana</i> 062	烟青虫 <i>Helicoverpa assulta</i>	贵州贵阳 Guiyang, Guizhou
<i>B.bassiana</i> 908	棉叶蝉 <i>Empoasca biguttula</i>	河北保定 Baoding, Hebei
<i>B.bassiana</i> 1876	象甲 <i>Anthonomus grandis</i>	安徽牯牛降 Guniujiang, Anhui
<i>B.bassiana</i> 1933	松墨天牛 <i>Monochamus alternatus</i>	安徽黄山 Huangshan, Anhui
<i>B.bassiana</i> 2009	马尾松角胫象 <i>Shirahoshizo patruelis</i>	安徽宣城 Xuancheng, Anhui
<i>B.bassiana</i> 2101	蛴螬 <i>Anomala corpulenta</i>	安徽滁州 Chuzhou, Anhui
<i>B.bassiana</i> 2366	角蝉 <i>Leptocentrus taurus</i>	安徽宁国 Ningguo, Anhui
<i>B.bassiana</i> 2371	叶甲 <i>Colaphellus bowringi</i>	安徽宣城 Xuancheng, Anhui
<i>B. brongniartii</i> 06	天牛 <i>Anoplophora chinensis</i>	安徽岳西 Yuexi, Anhui
<i>B. brongniartii</i> 13	茶翅蝽 <i>Halyomorpha picus</i>	安徽黄山 Huangshan, Anhui
<i>B. brongniartii</i> 17	小地老虎 <i>Agrotis ypsilon</i>	安徽亳州 Bozhou, Anhui

1.2 烟青虫幼虫高毒力菌株的筛选

将 11 个菌株分别接种于萨氏葡萄糖琼脂酵母膏培养基 (SDAY) 上, 于人工气候培养箱中 ((25±1) °C、RH>80%、L:D=14:10) 培养 15 d, 待充分产生孢子后, 将分生孢子粉分别移至含 10 mL 0.02% 吐温-80 的无菌水溶液的 11 个试管中, 在涡旋振荡

器上充分振荡 (30 min) 混匀后, 利用血球计数板将分生孢子配制成 1.0×10^8 个·mL⁻¹ (孢子) 的悬浮液。实验以烟青虫 3 龄幼虫为处理对象, 共 11 个处理, 每个处理接种 30 头, 4 次重复。挑取烟青虫 3 龄幼虫, 在球孢白僵菌孢子 1.0×10^8 个·mL⁻¹ 悬浮液中浸蘸 6~8 s 后取出, 将幼虫放在无菌滤纸上晾干

其体表水分, 移入含已称量块状人工饲料的指形管 (直径=2.5 cm, 高=10 cm), 每个指形管 1 头幼虫, 用带孔的盖子盖住。以 0.02%吐温-80 的无菌水溶液浸渍处理 3 龄幼虫作为对照。将处理的烟青虫置于人工气候培养箱中 ((25±1) °C、RH>80%、L:D=14:10) 饲养 10 d。逐日记录烟青虫死亡虫数和存活虫数。每隔 24 h 称量各龄幼虫和饲料重量。

1.3 白僵菌不同浓度悬浮液对烟青虫的毒力测定

用白僵菌 Bb062 和 Bbr17 菌株 3 种浓度 (孢子 1×10^6 , 1×10^7 和 5×10^8 个·mL⁻¹) 分别浸渍烟青虫 3 龄幼虫。以 0.02%吐温-80 的无菌水溶液浸渍处理 3 龄幼虫作为对照。每处理重复 4 次。烟青虫接菌方法、饲养及观察记录方法同 1.2。

1.4 酶液制备

分别取染菌 8、16、24、32、40、48、56、64 和 72 h 后的烟青虫 3 龄幼虫和对照处理幼虫并准确称重, 利用 0.02 mol·L⁻¹ pH 7.2 的 PBS (磷酸缓冲液) 漂洗试虫, 并用无菌滤纸吸干虫体表面水分, 移入含 1 mL 同浓度 PBS 预冷研钵中, 在冰浴中进行研磨, 使其成组织匀浆, 并移入预冷的 5 mL 离心管中, 同时用 PBS 清洗研钵 2 次, 并配制成 10%组织匀浆液, 于冷冻离心机 (4°C 和 3 000 r·min⁻¹) 离心 10 min, 将上清液移入新的离心管中作为待测酶液。

1.5 酶活性的测定

SOD、POD、CAT 酶活性和酶液蛋白含量测定所需药剂试剂盒均购自南京建成生物工程研究所, 并按照其说明书进行测定。各处理均重复 3 次。

1.6 数据处理与分析

采用 Microsoft Excel2007 对实验数据进行统计, 并以平均值±标准偏差表示。通过 DPS7.0 软件计算回归方程、致死中时 (LT₅₀) 和致死中浓度时 (LC₅₀), 同时进行方差和 Duncan 氏多重比较差异显著性分析^[4,14], 并以 Abbott 公式计算校正死亡率:

$$\text{校正死亡率 (\%)} = \left[\frac{\text{处理组死亡率} - \text{对照组死亡率}}{1 - \text{对照组死亡率}} \right] \times 100$$

2 结果与分析

2.1 不同种白僵菌菌株对烟青虫幼虫致病力比较

从表 2 可知, 球孢白僵菌和布氏白僵菌对烟青虫 3 龄幼虫均有致病性。筛选的 11 个菌株对烟青虫 3 龄幼虫表现出不同的累积校正死亡率, 且存在差异显著性 ($F_{10,33}=9.41$, $P<0.05$), 其中球孢白僵菌 Bb062 菌株和布氏白僵菌 Bbr17 菌株对烟青虫 3 龄幼虫表现出较强的致病力, 10 d 后累积校正死亡率分别达 91.07%和 75.11%; Bb062 菌株的 LT₅₀ 最小, 为 4.72 d (表 2)。

表 2 不同菌株对烟青虫 3 龄幼虫的致病力

Table 2 Virulence of different isolates to the 3rd instar of *Helicoverpa assulta*

处理 Treatment	累积死亡率/% Accumulative mortality rate	累积校正死亡率/% Adjusted accumulative mortality rate	毒力回归方程 Regression equation	卡方 χ^2	相关系数/r Correlation coefficient	LT ₅₀ /d
Bb062	91.67±4.30 ^a	91.07±4.61 ^a	$Y=0.9622+5.9948X$	6.76	0.9626	4.72
Bbr17	75.83±3.19 ^b	74.11±1.79 ^b	$Y=1.4546+4.5563X$	6.57	0.9766	6.86
Bb2009	52.50±1.67 ^c	49.11±1.79 ^c	$Y=2.1282+3.2587X$	7.32	0.9416	7.61
Bb1933	39.17±3.19 ^d	34.82±3.42 ^d	$Y=2.6057+2.1798X$	4.71	0.9082	12.54
Bbr13	36.67±3.84 ^{de}	32.14±4.12 ^{de}	$Y=2.2676+2.5990X$	2.75	0.9559	11.25
Bb2101	30.83±3.19 ^e	25.89±3.42 ^e	$Y=2.1982+2.3638X$	2.69	0.9312	13.16
Bb1876	25.83±1.67 ^f	20.54±1.79 ^f	$Y=1.7349+2.9170X$	4.22	0.9048	>14
Bb2371	25.00±1.92 ^f	19.64±2.06 ^{ef}	$Y=1.9999+2.5432X$	1.89	0.9390	>14
Bb2366	22.50±1.67 ^{fg}	16.96±1.78 ^{fg}	$Y=2.6377+1.7854X$	1.31	0.9161	>14
Bb908	21.67±1.92 ^{fg}	16.07±2.06 ^{fg}	$Y=2.1273+2.3286X$	2.42	0.9332	>14
Bbr06	19.16±1.67 ^g	13.39±1.79 ^g	$Y=1.9970+2.5665X$	4.87	0.8945	>14
CK	6.67 ^g	—	—	—	—	—

注: 表中相同小写字母表示 0.05 水平上差异不显著。Note: Values followed with the same letters do not differ significantly ($P \leq 0.05$).

2.2 不同浓度白僵菌菌株处理的烟青虫死亡率

从图 1 可知, 烟青虫 3 龄幼虫在白僵菌菌株 Bb062 和 Bbr17 各浓度处理第 3 天后, 累计死亡率随处理后时间的延长而显著增加, 而且浓度越高其累计死亡率越高。各浓度的 Bb062 菌株对烟青虫 3 龄幼虫的累计死亡率变化趋势为: 第 3~7 天急剧

上升, 第 8 天后渐趋平缓 (图 1A)。各浓度的 Bbr17 菌株对烟青虫 3 龄幼虫的累计死亡率变化趋势为: 第 3~8 天平稳上升, 第 9 天后渐趋平缓 (图 1B)。各浓度的 Bb062 和 Bbr17 菌株对烟青虫 3 龄幼虫致病过程的 χ^2 值均较小, LC₅₀ 分别为孢子 1.82×10^7 和 3.16×10^7 个·mL⁻¹ (表 3)。

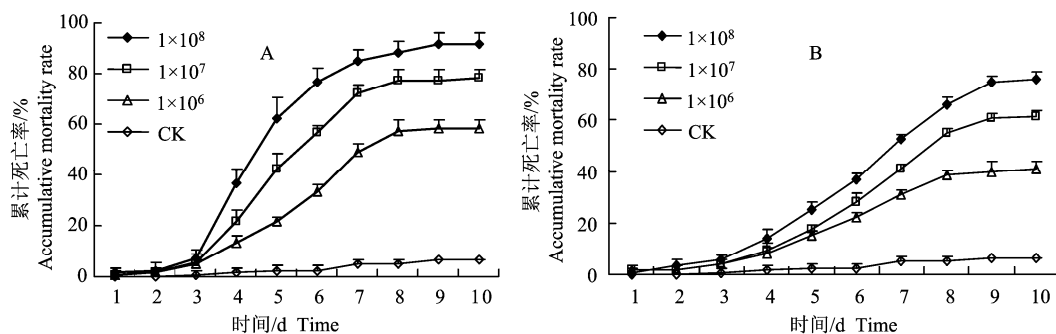


图 1 不同浓度白僵菌菌株 Bb062 (A) 和 Bbr17 (B) 处理的烟青虫 3 龄幼虫逐日累计死亡率

Figure 1 The daily accumulative mortalities at different concentrations of *Beauveria* Bb062 (A) and Bbr17 (B) to the 3rd instar of *Helicoverpa assulta*

表 3 白僵菌菌株对烟青虫 3 龄幼虫的半致死浓度

Table 3 Mean lethal concentration of *Beauveria* against the 3rd instar larvae of *Helicoverpa assulta*

菌株 Isolate	截距 Intercept	斜率 Slope	相关系数 Correlation coefficient	致死中浓度 LC_{50} with 95% CI (conidia/mL)			卡方 χ^2
				Lower	LC_{50}	Upper	
Bb062	2.33	1.97	0.983	1.17×10^7	1.82×10^7 a	2.55×10^7	1.59
Bbr17	3.71	1.12	0.987	2.39×10^7	3.16×10^7 b	3.91×10^7	1.96

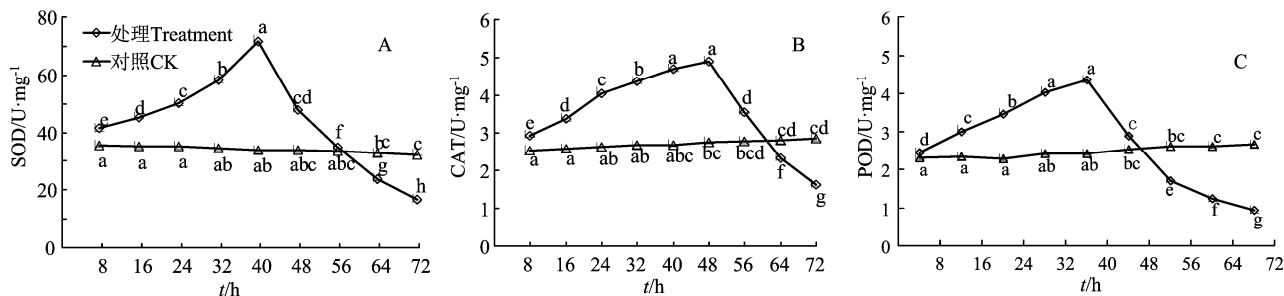


图 2 烟青虫 3 龄幼虫感染球孢白僵菌 (Bb062) 后体内 SOD (A)、CAT (B) 和 POD (C) 活性的变化

Figure 2 Change of the SOD (A), CAT (B) and POD (C) activity in the 3rd instar larvae of *Helicoverpa assulta* after infection with *Beauveria bassiana* Bb062

2.3 烟青虫 3 龄幼虫感染白僵菌后体内保护酶变化

经球孢白僵菌处理后烟青虫体内 SOD 活性和 CAT 活性变化结果 (图 2) 显示, 烟青虫 3 龄幼虫感染球孢白僵菌后 72 h 内, 随着分生孢子接触虫体并在虫体萌发、增殖, SOD、CAT 和 POD 活性变化均表现出先急剧升高, 再急剧下降的变化过程, 且差异显著 (SOD 活性: $F_{8,18}=791.51, P<0.05$; CAT 活性: $F_{8,18}=583.91, P<0.05$; POD 活性: $F_{8,18}=640.94, P<0.05$)。感染球孢白僵菌后, 3 龄幼虫体内 SOD、CAT 和 POD 活性的变化均有峰值, 其中 SOD 和 POD 活性峰值均出现在第 40 小时, 分别为 $71.67 \text{ U} \cdot \text{mg}^{-1}$ 和 $4.34 \text{ U} \cdot \text{mg}^{-1}$, 且 56 h 后 SOD 活性低于对照值, 48 h 后 POD 活性低于对照值; 而 CAT 峰值出现在第 48 h, 为 $4.70 \text{ U} \cdot \text{mg}^{-1}$, 64 h CAT 活性低于对照值; 对照组幼虫体内 SOD、CAT 和 POD 活性在观察时间内变化平缓, SOD 活性整体变化为逐渐下降, 而 CAT 和 POD 活性整体变化为逐渐上升 (图 2)。

3 讨论与结论

昆虫病原真菌对靶标害虫的生防潜力衡量指标一般包括累积校正死亡率、 LT_{50} 和 LC_{50} 等等。昆虫病原真菌菌株对靶标害虫的累积校正死亡率越高, LT_{50} 和 LC_{50} 越小, 表明其致病性越强^[15]。Jin 等^[16]采用累积校正死亡率、 LT_{50} 和 LC_{50} 作为衡量绿僵菌对褐飞虱 (*Nilaparvata lugens*) 生防潜力标准, 从 35 株来源不同国家昆虫寄主分离的绿僵菌中筛选到 2 株 Ma456 和 Ma576 对褐飞虱具有田间生防潜力。Kim 和 Kim^[17]采用生物测定法, 从 6 株不同昆虫病原真菌中筛选到一株对棉蚜 (*Aphis gossypii*) 具有生防潜力的蜡蚧菌 CS625 菌株, 该菌株分生孢子以 1.0×10^8 个 $\cdot \text{mL}^{-1}$ 孢子对棉蚜累积校正死亡率达 100%, LT_{50} 为 2.73 d, 且分别与其他菌株差异显著。

本实验通过生物测定法从 11 个白僵菌菌株筛选到 Bb062 菌株对烟青虫 3 龄幼虫累积校正死亡率

最高, LT_{50} 和 LC_{50} 最小, 表明 Bb062 菌株对烟青虫 3 龄幼虫具有较强的致病力。

分离自原寄主害虫的昆虫病原真菌对其具有较高的致病力。Poprawski 等^[18]认为虫生真菌对原始寄主的毒力一般高于其他寄主, 对原寄主种类的害虫进行生物防治容易取得成效。本实验中, 球孢白僵菌 Bb062 菌株为田间采集并分离自烟青虫自然感病虫体, 室内生测结果表明其对烟青虫 3 龄幼虫具有较高的致病力, 说明其在田间自然环境中具有致病与繁殖扩散能力。同时, 这也与一些学者提出高致病力的昆虫病原真菌菌株采集分离自田间原寄主或原寄主的相近种假说具有一致性^[19-20]。

害虫感染昆虫病原真菌后, 其体内 SOD、CAT 和 POD 保护酶活性均受到不同程度影响。唐维媛等^[21]研究斜纹夜蛾 (*Spodoptera litura*) 幼虫感染莱氏野村菌后的 SOD、CAT、POD 保护酶活性变化, 结果表明其体内保护酶活性出现较大的变化, SOD 和 CAT 活性先升后降, 且其变化趋势与幼虫所处的发育阶段具有相关性, 同时得出在染菌幼虫和未接菌幼虫(对照)中均未测得 POD 活性。在本实验中烟青虫 3 龄幼虫感染球孢白僵菌后其体内 SOD 和 CAT 活性变化随着时间的延长呈先升高后降低的趋势, 与以上学者研究结果相一致。烟青虫幼虫感染球孢白僵菌初期, 其体内免疫系统酶活力增强以阻碍病原菌对其侵染, 从而维持虫体的正常生理功能, 然而随着感染时间的延长, 球孢白僵菌在烟青虫 3 龄幼虫虫体内的数量增殖致使免疫系统严重破坏, 表现出体内保护酶活性迅速下降。

在所测试的菌株中, Bb062 菌株对烟青虫毒力最高, 且能够显著抑制其体内保护酶的活性, 因此, 该菌株具有作为烟青虫生防菌的应用潜力。

参考文献:

- [1] LIM H J, KANG T J, KIM H H, et al. Effect of a non-host plant *Phaseolus vulgaris* on larval performance and oviposition of the oriental tobacco budworm *Helicoverpa assulta* (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. Entomol Res, 2016, 46(2): 170-175.
- [2] WANG K Y, ZHANG Y, WANG H Y, et al. Influence of three diets on susceptibility of selected insecticides and activities of detoxification esterases of *Helicoverpa assulta* (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. Pestic Biochem Phys, 2010, 96(1): 51-55.
- [3] 李茂业, 陈德鑫, 林华峰, 等. 黄绿绿僵菌悬乳剂与低剂量阿维菌素对 Q 型烟粉虱的联合防治作用[J]. 中国农业科学, 2016, 49(13): 2553-2560.
- [4] 蒲蛰龙, 李增智. 昆虫真菌学[M]. 合肥: 安徽科学技术出版社, 1996: 53-60.
- [5] 李茂业, 林华峰, 李世广, 等. 黄绿绿僵菌 Mf82 菌株对不同虫态褐飞虱的毒力[J]. 昆虫学报, 2012, 55(3): 316-323.
- [6] HOLDOM D G, TAYLOR P S, SOPER R S. Activity of entomophthoran fungal isolates (Zygomycetes) against *Nilaparvata lugens* and *Sogatodes orizicala* (Homoptera: Delphacidae) [J]. J Invertebr Pathol, 1988, 52(2), 221-230.
- [7] BIDOCHKA M J, KHACHATOURIANS G G. Identification of *Beauveria bassiana* extracellular protease as a virulence factor in pathogenicity toward the migratory grasshopper, *Melanoplus sanguinipes*[J]. J Invertebr Pathol, 1990, 56(3), 362-370.
- [8] LI M Y, LI S G, XU A M, LIN H F, et al. Selection of *Beauveria* (Hyphomycetes) isolates pathogenic to adults of *Nilaparvata lugens*[J]. J Insect Sci, 2014, 14(32):1-12.
- [9] ZHANG L W, LIU Y J, YAO J, et al. Evaluation of *Beauveria bassiana* (Hyphomycetes) isolates as potential agents for control of *Dendroctonus valens*[J]. Insect Sci, 2011, 18(2): 209-216.
- [10] SEZER B, OZALP P. Effect of juvenile hormone analogue, pyriproxyfen on antioxidant enzymes of greater wax moth, *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae: Galleriinae) Larvae[J]. Pak J Zool, 2015, 47(3): 665-669.
- [11] JIA M, CAO G C, LI Y B, et al. Biochemical basis of synergism between pathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* and insecticide chlorantraniliprole in *Locusta migratoria* (Meyen)[J]. Sci Rep-UK, 2016, 6: 28424.
- [12] TUNCSOY B S, OZALP P. Combined effects of pyriproxyfen and *Bacillus thuringiensis* on antioxidant activity of hemolymph, midgut and fat body of *Galleria mellonella* larvae[J]. Fresen Environ Bull, 2016, 25(5): 1661-1666.
- [13] 李世广, 窦婷婷, 付小伶, 等. 菜青虫感染金龟子绿僵菌后体内几种保护酶活性的变化[J]. 植物保护, 2016, 42(3): 133-136.
- [14] 唐启义, 冯明光. 实用统计分析及其 DPS 数据处理系统[M]. 北京: 科学出版社, 2002: 295-304.
- [15] 李茂业, 陈德鑫, 李世广, 等. 绿僵菌对 Q 型烟粉虱 2 龄若虫的致病性及与毒力关联的培养性状研究[J]. 中国生物防治学报, 2015, 31(1): 83-89.
- [16] JIN S F, FENG M G, CHEN J Q. Selection of global *Metarhizium* isolates for the control of the rice pest *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae)[J]. Pest Manag Sci, 2008, 64(10): 1008-1014.
- [17] KIM J J, KIM K C. Selection of a highly virulent isolate of *Lecanicillium attenuatum* against cotton aphid[J]. J Asia-Pac Entomol, 2008, 11(1): 1-4.
- [18] POPRAWSKI T J, Marchal M, Robert P H. Comparative susceptibility of *Otiiorhynchus sulcatus* and *Sitona lineatus* (Coleoptera: Curculionidae) early stage to five entomopathogenic hyphomycetes[J]. Environ Entomol, 1985, 14(3): 247-253.
- [19] JACKSON C D, HEALE J B, HALL R A. Traits associated with virulence to the aphid *Macrosiphoniella sanborni* in eighteen isolates of *Verticillium lecanii*[J]. Ann Appl Biol, 1985, 106(1): 39-48.
- [20] SOARES G G JR, MARCHAL M, FERRON P. Susceptibility of *Otiiorhynchus sulcatus* (Coleoptera: Curculionidae) larvae to *Metarhizium anisopliae* and *Metarhizium flavoviridae* (Deuteromycotina: Hyphomycetes) at two different temperatures[J]. Environ Entomol, 1983, 12(6): 1886-1890.
- [21] 唐维媛, 邢丛丛, 董永刚, 等. 斜纹夜蛾幼虫感染莱氏野村菌后的抗氧化酶活性变化[J]. 昆虫学报, 2015, 58(5): 526-534.