

矫丽曼, 杨志岩, 冯连荣, 等. 舞毒蛾生防菌 *Entomophaga maimaiga* 研究进展[J]. 江苏农业学报, 2018, 34( 5 ): 1183-1190.  
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2018.05.030

## 舞毒蛾生防菌 *Entomophaga maimaiga* 研究进展

矫丽曼<sup>1</sup>, 杨志岩<sup>1</sup>, 冯连荣<sup>1</sup>, 纪纯阳<sup>1</sup>, 韩 丹<sup>2</sup>, 秦秀义<sup>3</sup>

(1. 辽宁省杨树研究所, 辽宁 盖州 115200; 2. 锦州市林业培训中心, 辽宁 锦州 121000; 3. 桓仁满族自治县八里甸子林场, 辽宁 桓仁 117200)

**摘要:** *Entomophaga maimaiga* 是一种天然存在的舞毒蛾幼虫的专性真菌病原体, 本文主要介绍了 *Entomophaga maimaiga* 国外相关的研究进展, 包括其分布、孢子种类、生物生态学特征、孢子特征、检测技术及生防菌 *Entomophaga maimaiga* 在北美、欧洲及亚洲舞毒蛾防治中的应用。介绍了中国舞毒蛾生物防治方法, 并对 *Entomophaga maimaiga* 在国内的发展前景进行了展望。

**关键词:** 舞毒蛾; 生防菌 *Entomophaga maimaiga*; 分生孢子; 休眠孢子

**中图分类号:** S476 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2018)05-1183-08

## Research progress of biocontrol fungi *Entomophaga maimaiga* against *Lymantria dispar* L.

JIAO Li-man<sup>1</sup>, YANG Zhi-yan<sup>1</sup>, FENG Lian-rong<sup>1</sup>, JI Chun-yang<sup>1</sup>, HAN Dan<sup>2</sup>, QIN Xiu-yi<sup>3</sup>

(1. Liaoning Provincial Institute of Poplar, Gaizhou 115200, China; 2. Jinzhou Training Center of Forestry, Jinzhou 121000, China; 3. Huanren Manchu Autonomous County Balidianzi Forest Farm, Huanren 117200, China)

**Abstract:** *Entomophaga maimaiga* is a naturally occurring fungal pathogen specific to *Lymantria dispar* L. larvae. This study mainly introduced the related foreign research advances of *Entomophaga maimaiga*, including the distribution, species of spores, bioecological characteristics, characteristics of spores, detection techniques and application of the biocontrol fungi *Entomophaga maimaiga* in the control of *Lymantria dispar* L. in North America, Europe and Asia. The biological control methods of Chinese *Lymantria dispar* L. were introduced, and the development prospects of *Entomophaga maimaiga* in China were forecasted.

**Key words:** *Lymantria dispar* L.; biocontrol fungi *Entomophaga maimaiga*; conidia; resting spores

舞毒蛾 (*Lymantria dispar* L.) 属鳞翅目 (Lepidoptera) 毒蛾科 (Lymantridae) 毒蛾属 (*Lymantria*), 别名苹果毒蛾、柿毛虫、秋千毛虫, 是一种食性广谱的食叶类害虫<sup>[1]</sup>。在中国, 舞毒蛾分布于西北、东北、华东、华北、华南、华中、西南等地区, 它具有分布

广、危害重、食性杂、幼虫顺风迁移等特点。1981年, 美国约有  $6.0 \times 10^6$  hm<sup>2</sup> 森林遭受损害, 在欧洲舞毒蛾危害发生也很普遍, 在中国舞毒蛾也经常周期性的发生, 是森林、园林、果树、蚕业上的一大害虫, 给中国林业生产造成了巨大的经济损失<sup>[2]</sup>。因此有效控制舞毒蛾种群密度, 使林木免受危害, 是一项长期而艰巨的任务。

1986年欧洲舞毒蛾引入北美, 而在近年亚洲舞毒蛾也被传入北美<sup>[3]</sup>, 构成北美种群。欧洲舞毒蛾和亚洲舞毒蛾的主要区别在于, 前者雌成虫不具有

收稿日期: 2018-04-27

基金项目: 国家林业局“948”项目 (2014-4-02)

作者简介: 矫丽曼 (1981-), 女, 辽宁铁岭人, 硕士, 工程师, 主要从事杨树转基因育种和森林保护等方面的研究工作。(E-mail) jiaoliman1025@163.com

飞翔能力,而后者雌虫具有较强的飞翔能力<sup>[4]</sup>。据美国农业部相关部门分析数据显示,亚洲舞毒蛾成虫的迁移飞行能力强,而且其寄主范围比欧洲舞毒蛾广很多,所以其蔓延和传播的速度比欧洲舞毒蛾快,如果亚洲舞毒蛾在北美定居,对北美的危害将比欧洲舞毒蛾更厉害,侵染和传播能力更强<sup>[5-6]</sup>。

舞毒蛾最常用的生物防治方法有昆虫天敌、核型多角体病毒(LDNPV)、Bt杀虫剂和昆虫性信息素等,而在一些国家和地区发现了一种新的生防真菌 *Entomophaga maimaiga*,它是一种天然存在的舞毒蛾幼虫的专性真菌病原体<sup>[7]</sup>。*E.maimaiga* 首先在日本发现,在当地舞毒蛾发生后其群体常会出现 *E.maimaiga* 菌的流行病,经常能见到舞毒蛾的群体被 *E.maimaiga* 消灭的现象。据美国 Massachusetts Amherst 大学的 Thomas.S 教授介绍, *E.maimaiga* 是北美地区控制舞毒蛾非常有效的生物制剂。而 *E.maimaiga* 的研究和应用在中国未见报道,本文较详细介绍 *E.maimaiga* 国外相关研究进展,为其在国内进一步研究与应用提供参考。

## 1 *E.maimaiga* 的分布、孢子种类及生物生态学特征

*E.maimaiga* 是舞毒蛾生物防治菌,属接合菌门(Zygomycota)、虫霉目(Entomophthorales)、虫霉科(Entomophthoraceae)、噬虫霉属(*Entomophaga*),是一种专一性强的虫生真菌,属于北半球温带鳞翅目幼虫病原菌 *Entomophaga aulicae* 种群复合体<sup>[8]</sup>。

*E.maimaiga* 被认为起源于亚洲,目前广泛分布于北美、欧洲及亚洲的一些国家和地区。*E.maimaiga* 通常产生2种类型的孢子,一种是分生孢子,另一种是休眠孢子。分生孢子是在受侵染的虫体外产生,寿命相对较短,并在同一时期被积极地排出以引起感染,一年可形成多次侵染;休眠孢子是尸体产生的厚壁孢子,在形成后通常进入休眠,在不利条件下存活,可适应不良环境条件存活数年,在条件适宜时会萌发对舞毒蛾进行侵染<sup>[9]</sup>。

*E.maimaiga* 的生命周期与舞毒蛾的发育正好是同步,春季真菌病原体活动与害虫幼虫的发育相一致。它具有对舞毒蛾毒性强,特异性高,对其他昆虫没有作用等特点。因此,在日本和美国等国家, *E.maimaiga* 被公认为天然防治舞毒蛾最重要、最有效的生防真菌<sup>[10]</sup>。

## 2 *E.maimaiga* 分生孢子和休眠孢子的特性

### 2.1 分生孢子的侵染特性及动态

Ann 等<sup>[11]</sup>采用生物分析法和扫描电镜法,比较舞毒蛾和4种冬夜蛾亚科(Cuculline)幼虫角质层上 *E.maimaiga* 分生孢子附着和萌发情况。Cuculline 角质层的分生孢子主要分布在大而松散节间区域,且很少萌发,扫描电镜显示有一层厚厚粘膜包裹着分生孢子,推测分生孢子会被这种厚粘膜包裹,只是松散地附着在幼虫角质层上。而舞毒蛾幼虫角质层上分生孢子也是松散吸附,却未发现类似的粘膜包裹。用测角仪测定了幼虫角质层的相对疏水性,舞毒蛾比 Cuculline 更具疏水性,表明高的疏水性可能是影响 *E.maimaiga* 分生孢子在角质层上附着和萌发能力的一个必要因素。用正己烷、甲醇和氯仿依次提取舞毒蛾和4种 Cuculline 的角质层,将分生孢子淋在不同提取物上,研究发现,分生孢子在3种舞毒蛾提取物中,大部分产生胚芽管,这是表皮穿透的先决条件。分生孢子在 Cuculline 氯仿和正己烷提取物中产生次生分生孢子,减少发芽,而在 Cuculline 甲醇提取物中发芽产生胚芽管。以上研究结果表明,舞毒蛾易感染 *E.maimaiga*。

Ann 等<sup>[8]</sup>进行了 *E.maimaiga* 空气分生孢子动态研究。1992年,在发生地森林冠层采集 *E.maimaiga* 的空气分生孢子,密度很高,达到每 1 hm<sup>2</sup> 20 000 卵块,但在1993年初期,当地舞毒蛾种群已降到每 1 hm<sup>2</sup> 100 卵块,几乎检测不到,舞毒蛾从三龄到化蛹,空气中 *E.maimaiga* 分生孢子偶然发生,并且当地舞毒蛾种群感染仅在空气分生孢子生长第一个峰值后增加,在达到峰值后的 5~14 h 分生孢子量与叶片湿度呈正相关。笼养在地面 0.5 m 处的幼虫感染也与叶片湿度有关。笼养在含有 *E.maimaiga* 休眠孢子和分生孢子地面的幼虫在整个季节都被感染,而笼养在含有空气分生孢子的幼虫偶尔被感染,表明地面幼虫的感染是由休眠孢子和分生孢子引发的,而且水分对分生孢子存活和感染至关重要。

### 2.2 休眠孢子的特性、分布及影响因素

Ann 等<sup>[12]</sup>研究9种 *E.maimaiga* 菌株在体外和体内是否产生休眠孢子。在体外产生分生孢子的3种 *E.maimaiga* 菌株,在体内也能产生休眠孢子,另外2种仅在体内产生休眠孢子。体外产生分生孢子比

不产生分生孢子的菌株更频繁地在体内产生休眠孢子。休眠孢子产生随时间而变化。经过 2 a 以上冷藏后,3 种菌株继续在体内产生休眠孢子,另 3 种菌株在体内不再产生休眠孢子。

Ann 等<sup>[13]</sup>研究了 *E.maimaiga* 休眠孢子在土壤和树皮上不均等的分布。由 *E.maimaiga* 致死的舞毒蛾尸体常常附着在树干上数周后才脱落并落在地上,这些尸体主要含休眠孢子。采用密度梯度离心法测定土壤和树皮中休眠孢子数量,在离树基部 0~10 cm 处土壤中休眠孢子滴度最高,并且随着距离增加而减少,在土壤表层中滴度也非常高,随着土壤深度的增加,其数量急剧减少。而从树皮中获得的休眠孢子,密度远远低于树基部有机土壤层。用笼养的舞毒蛾幼虫进行田间生物测定,比较感染水平与树基部距离的关系,感染率最高的是距离树基部 50.0 cm 处,而最低感染率则在距离树基部 0.5 m 处。试验结果表明,舞毒蛾幼虫在含休眠孢子的土壤表面易受到感染,而被埋藏距土壤表面 1 cm 以下深处的幼虫,未被休眠孢子感染。

Ann 等<sup>[14]</sup>研究了 *E.maimaiga* 休眠孢子的非寄生性:隔离和冷暴露的影响。近期死亡含未成熟休眠孢子的幼虫尸体在 1% 水琼脂 20 °C 下放置 14 d 后,休眠孢子成熟,这是成熟休眠孢子的接合时间。将尸体中休眠孢子悬浮液转移至 15 °C 潮湿土壤中,4 d 后将舞毒蛾幼虫连续暴露,持续 196 d,生物测定开始后的 24~28 d 幼虫中首次发现感染,且感染潜力持续 196 d。发芽试验证实了休眠孢子的萌发。

### 2.3 *E.maimaiga* 孢子的形成和对舞毒蛾种群爆发的影响

Ann 等<sup>[15]</sup>研究 *E.maimaiga* 产生孢子类型及影响因子,调查 *E.maimaiga* 感染舞毒蛾的环境因子(温度、光周期、寄主蜕皮状态)和真菌因子(分离物、剂量、菌株衰减)与产生分生孢子和休眠孢子的关系。舞毒蛾尸体产生的孢子包括尸体表面的分生孢子、尸体内的休眠孢子或 2 种孢子同时存在。对产生孢子类型影响最大的因素是寄主龄期:二龄幼虫尸体在任何温度下几乎不产生休眠孢子,而五龄幼虫尸体在较高温度下产生休眠孢子。光周期是唯一一个不会显著影响孢子产生的因素。休眠孢子产量与蜕皮周期呈负相关,在感染和死亡期间蜕皮或表现出蜕皮前期特征的尸体包含较少休眠孢子。增加真菌剂量产生更多的休眠孢子,如同广泛连续传代一样,

同时导致分生孢子的减少。以上结果显示 *E.maimaiga* 的寄主状况以及它周围的环境都会影响产生孢子的类型。

Nielsen 等<sup>[7]</sup>研究舞毒蛾感染 *E.maimaiga* 后死亡和孢子形成的日变化,来评估 1 d 中舞毒蛾死亡时间是否受 *E.maimaiga* 操纵。在 15 °C 和 20 °C 下进行室内生物测定,以记录在光 14 h/暗 10 h 光周期和 100% 相对湿度下 24 h 内舞毒蛾幼虫死亡和孢子形成模式。结果表明, *E.maimaiga* 感染的舞毒蛾幼虫主要在下午死亡,并且夜间产生真菌孢子,这种节律与真菌分离物和幼虫死亡后产生的孢子类型无关。将温度从 15 °C 提高到 20 °C,致死时间缩短并且在晚上较早开始孢子形成。

James 等<sup>[16]</sup>研究天气作用引起 *E.maimaiga* 对舞毒蛾种群爆发的影响。通过测量宾夕法尼亚州中部 12 个地点 3 年以上的真菌感染率、土壤湿度、降雨量、温度和湿度。利用野外采集的幼虫和实验室笼养在森林地面上的幼虫来评估真菌感染引起的死亡率。水分相关可变因素(降雨量、相对湿度和土壤湿度)对野外采集的幼虫和实验室笼养在森林地面上的幼虫真菌感染引起的死亡率都具有显著正效应。温度对野外采集的幼虫死亡率具有显著的负效应,对笼养幼虫的死亡率没有明显影响,可能与休眠孢子和分生孢子引起感染的微气候效应有关。

## 3 *E.maimaiga* 的检测技术

Louela 等<sup>[17]</sup>开发了 DNA 提取和实时 PCR 检测 2 种方法,用于检测和量化森林土壤有机层中 *E.maimaiga* 休眠孢子。用去污剂和珠磨机均质化处理土壤,然后使用 Sephadex-聚乙烯聚吡咯烷酮微柱纯化粗 DNA 提取物,提取土壤中休眠孢子 DNA。纯化步骤消除了土壤样品中基因组 DNA 共提取的大部分环境污染物,但检测试验仍然需要添加牛血清白蛋白以减轻 PCR 抑制。决定检测灵敏度的关键因素是土壤背景 DNA 和共提取污染物。根据对不同森林土壤中休眠孢子滴度进行比较得出该方法是对休眠孢子密度相对较高的有机土壤评估最好的方法。

Tonya 等<sup>[18]</sup>设计了一种捕获空气中分生孢子的孢粉式捕集器,通过定量 PCR 技术来检测 *E.maimaiga* 空气分生孢子,用于量化空气分生孢子的沉积。*E.maimaiga* 空气分生孢子相对较大(大小与花



粉相似),具有特殊特征,并且需要特殊方法进行收集和量化。干采样法因分生孢子的 DNA 快速降解未被采用。后又设计了一种用于孢粉学的腔室式捕集器,来捕获缓冲液中沉降孢子。2016 年夏季对宾夕法尼亚州舞毒蛾爆发区进行了大规模孢子捕获调查,测试了这种湿捕集方法。在老龄期和蛹发育期,收集的 4 d 里,检测到来自空气中不同量的分生孢子沉降,数量随着季节和距离新落叶区域的距离而变化。

Ann 等<sup>[19]</sup>为了提高土壤中 *E.maimaiga* 休眠孢子对环境的适应性,改进和测试了 2 种用于 *E.maimaiga* 休眠孢子的定量方法。这 2 种方法用于恢复时大于每 1 g 干土 100 个的休眠孢子是非常有效的。Weseloh 和 Andreadis<sup>[20]</sup>最初描述的改进方法比 Percoll 密度梯度改进方法获得了更多的休眠孢子,但 2 种方法估算真实密度的能力是相似的。用 2 种方法预测真实休眠孢子的密度,回归方程式的  $R^2$  值都大于等于 0.90。

Louela 等<sup>[21]</sup>研究森林土壤中和 *E.maimaiga* 休眠孢子相关的变异寄生菌检测。通过研究发现舞毒蛾种群在感染水平上表现出高度变异性,一种可能的生物因素是受变异寄生菌攻击的 *E.maimaiga* 休眠孢子在土壤里的持久性。使用诱饵和分子技术,调查推定 *E.maimaiga* 休眠孢子上的变异寄生菌为子囊菌 (*Pochonia* sp.) 和卵菌 (*Pythium* spp.)。

## 4 生防菌 *E.maimaiga* 在舞毒蛾防治中的应用

### 4.1 生防菌 *E.maimaiga* 在北美舞毒蛾防治中的应用

Theodore 等<sup>[22]</sup>在整个北美东北部的许多森林和居民区中发现 *E.maimaiga*。该菌在舞毒蛾爆发种群中广泛流行传播,它的出现与异常湿润季节有关。大多数真菌感染的舞毒蛾幼虫在其第四或第五龄期大量死亡,并且其头部紧贴着树干指向下方。当新死的幼虫放置在潮湿的环境中,在舞毒蛾尸体产生厚壁的休眠孢子和感染性的分生孢子。

Charlotte 等<sup>[23]</sup>研究北美初级种群和亚洲源种群 *E.maimaiga* 的遗传多样性。*E.maimaiga* 起源于亚洲,它可以抑制舞毒蛾爆发流行病。亚洲源种群比美国种群更加多样化。AFLP 数据分析结果表明,北美菌株形成了一个与日本菌株(除东京外)关系最密切的分支,没有检测到来自不同地理位置 *E.maimaiga* 的形态变化。

Nathan 等<sup>[24]</sup>评估美国中北部 *E.maimaiga* 流行病的气候潜力。调查了 16 个 *E.maimaiga* 流行病相关天气条件与 1 351 个北美地区气候条件,根据 CLIMEX 气候相似性的总体指数,在美国东部的大部分地区年度气候条件与流行病的发生条件相似。对 1971 年至 2000 年 9 个中北部州的月天气记录进行调查,比较降水和温度与 *E.maimaiga* 流行期间观测到的条件,根据记录流行病学确定的气候平均值,6 个地区的温度和降水条件比另 3 个地区更有利于流行病发生,这在近 30 年内可能至少有 6 年的时间利于 *E.maimaiga* 流行病的发生。

Patrick 等<sup>[25]</sup>研究舞毒蛾种群发生岛屿上 *E.maimaiga* 的释放和最初传播,还比较了 3 个岛屿上舞毒蛾核型多角体病毒感染率与寄生虫寄生率。*E.maimaiga* 初始传播速率为 0.8 km/a,1 年后在距离释放点 6.1 km 检测到 *E.maimaiga* 存在。在 *E.maimaiga* 被释放的岛屿上,病毒和寄生虫感染率远远低于 *E.maimaiga* 感染率,然而,在没有任何真菌病原体被释放的情况下,幼虫的寄生虫寄生率最高,这表明真菌病原体比幼虫寄生虫具有更高的感染率。

Ann 等<sup>[26]</sup>研究了 *E.maimaiga* 持久性及其对土著舞毒蛾的影响,估计土著舞毒蛾何时何地可能接触到 *E.maimaiga* 病原菌。野外生物测定结果表明, *E.maimaiga* 休眠孢子 4 月份在树基部土壤中开始活跃,特别是土壤潮湿时。

Ann 等<sup>[27]</sup>研究舞毒蛾幼虫行为对真菌感染的影响。舞毒蛾老龄幼虫从树冠上下来游走,白天在黑暗地方休息。距树干 200~300 cm 区域采样,在地面上发现舞毒蛾老龄幼虫占 71%。在干净的土壤表面提供黑暗的休息地点,老龄幼虫会在这里迅速定居。在有落叶的地方距离树干 0~50 cm 与 50~200 cm 相比,舞毒蛾幼虫更普遍存在。在有 *E.maimaiga* 地区,将幼虫笼养在光区或黑暗区的树干上、叶子中或土壤表层,1 d 的 2 个时间里,感染水平最高的总是发生在土壤上,感染最低的则是叶子中,感染水平光区高于黑暗区。在土壤上幼虫白天暴露 30 min 和 60 min 后感染率分别为 4.7% 和 6.1%,随着暴露时间延长,感染率增加。舞毒蛾种群高水平的真菌感染率与老龄舞毒蛾幼虫强烈的杂物寄居行为有关。在地面上其他鳞翅目幼虫的稀有性,可能有助于解释该真菌病原体在野外的寄主特异性。

Ann 等<sup>[28]</sup>研究由真菌病原体 *E.maimaiga* 取代

显性病毒病原体控制区域森林舞毒蛾爆发。前期的工作结果表明,降水影响北美舞毒蛾爆发的时空模式,间接地影响病原菌感染效应;也报道了舞毒蛾核型多角体病毒是造成舞毒蛾爆发区域崩溃死亡的主要因子,然而,在舞毒蛾多发的美国大西洋中部地区,*E.maimaiga*已经取代引起寄主种群死亡的主要病毒。真菌和病毒的关系与当地生物和非生物条件有关,但降水明显影响真菌和病毒的流行。这项研究结果证明,*E.maimaiga*在舞毒蛾爆发崩溃期间占主导地位,并强调小范围微气候条件也发挥了重要作用。

## 4.2 生防菌*E.maimaiga*在欧洲舞毒蛾防治中的应用

Georgi 等<sup>[29]</sup>在保加利亚调查了*E.maimaiga*和寄生虫复合体与舞毒蛾幼虫之间的相互作用。在*E.maimaiga*最初引入橡树林中9个地点和通过自然延伸入侵范围的10个地点收集舞毒蛾幼虫。总共检测4375个舞毒蛾幼虫,它们中出现了401个寄生幼虫。在这些地点,由寄生虫引起的寄主死亡率为0~48.5%。新出现的成虫寄生虫54个个体属于6个种类:*Compsilura concinnata*, *Exorista larvarum*, *Senometopia separata*, *Senometopia excisa*, *Drino inconspiqua* 和 *Zenilia libatrix*。其余86.5%的寄生虫在蛹期死亡,蛹的表面观察到*E.maimaiga*休眠孢子,这表明舞毒蛾幼虫感染了真菌,在寄生虫体内没有观察到休眠孢子。寄生虫高死亡率可能是与*E.maimaiga*在同一寄主发育期间竞争的结果。

Contarini 等<sup>[30]</sup>研究了土著舞毒蛾种群对外来*E.maimaiga*的不同感染性,评估了巴尔干地区未被该真菌侵染的意大利半岛及主要岛屿上*E.maimaiga*对舞毒蛾种群的有效性和适应性。不同生物测定结果证实了*E.maimaiga*感染舞毒蛾幼虫,还报道了该真菌对同一地区其他鳞翅类物种缺乏显著的感染性。

Pilarska 等<sup>[31]</sup>对保加利亚2种舞毒蛾种群*E.maimaiga*的建立及流行性进行了监测。在卡尔洛沃地区,1999年引入*E.maimaiga*种群,流行时感染率从6.1%到15.9%不等;由*Endoreticulatus* sp. (微孢子虫)引起的感染每年也被记录,流行发病率从2.1%和5.0%不等。在斯沃盖地区,2000年*E.maimaiga*被引入,2002年首次发现,流行感染率从8.8%上升到13.8%。在这2种舞毒蛾种群中由*Cotesia melanoscela*(柳毒蛾盘绒茧蜂),*Protapanteles liparidis*(膜翅目,茧蜂科)以及Tachinid(双翅目,缘

虫科)引起的幼虫寄生率很低。

Jang 等<sup>[32]</sup>在俄罗斯远东滨海边疆区研究蛾类寄生虫复合体攻击舞毒蛾,符拉迪沃斯托克3个地点及滨海边疆区中部7个地点长期的收集结果显示有15种主要寄生虫和3种病原体:1种卵寄生虫,11种幼虫寄生虫,1种幼虫-蛹寄生虫,1种寄生线虫,1种外寄生虫以及核型多角体病毒和*E.maimaiga*在内的3种病原菌。绒茧蜂属(姬蜂科)占据寄生复合体主体,符拉迪沃斯托克5.5%舞毒蛾有寄生幼虫,滨海9.3%的舞毒蛾有寄生幼虫,比俄罗斯和东北亚其他地区寄生率低很多,这2个地区昆虫复合体有些萎缩。俄罗斯东部平均寄生率为11.8%,与美国的12.0%相似,这2个地区都有大量舞毒蛾爆发。

Mara 等<sup>[33]</sup>报道了塞尔维亚爆发新的昆虫病原菌*E.maimaiga*。在贝尔格莱德和瓦列沃地区森林中老龄舞毒蛾幼虫死亡率较高。对死亡原因的田间和室内的研究结果表明,死亡幼虫中存在*E.maimaiga*分生孢子和休眠孢子,塞尔维亚是报告这种真菌的第三个欧洲国家。

Pilarska 等<sup>[34]</sup>报道了欧洲*E.maimaiga*首次引入保加利亚南部的一个种群。结果发现,在5个试验地收集的所有舞毒蛾幼虫中,6.3%含有*E.maimaiga*分生孢子和休眠孢子,14.2%含有寄生虫,2.3%含有核型多角体病毒(NPV)。从不同采集日期和试验地块观察,尸体中有真菌的存在。

Milan 等<sup>[35]</sup>报道了2013年在斯洛伐克首先发现*E.maimaiga*。解剖来自不同种群密度的2个地点的舞毒蛾老龄幼虫来评估病原体的存在。结果确认这2个地点舞毒蛾尸体中存在*E.maimaiga*的分生孢子和休眠孢子。

Daniela 等<sup>[36]</sup>报道了巴尔干半岛*E.maimaiga*流行传播的概况。经过15年时间,对保加利亚*E.maimaiga*的分布进行持续监测,该真菌通过自然传播或引入方式已经在22个国家的许多地方存在。保加利亚由于引入*E.maimaiga*,在过去15年几乎没有使用过杀虫剂,节省了 $5.00 \times 10^6$ 欧元。在2005年、2010年和2011年*E.maimaiga*流行病在邻国发生,进一步加剧了传播,到2013年底已经扩大到整个巴尔干半岛。*E.maimaiga*真菌目前已引入塞尔维亚、希腊、马其顿、欧洲的土耳其、克罗地亚、波斯尼亚和黑塞哥维那等部分地区并传播,清晰地显示了

其对舞毒蛾种群的巨大影响,具有在有利气候条件下阻止舞毒蛾爆发并在较低水平上维持害虫种群密度的能力。

Milan<sup>[37]</sup>等报道了欧洲*E.maimaiga*控制舞毒蛾的潜力。1999年,在保加利亚*E.maimaiga*成功引入舞毒蛾种群,随后*E.maimaiga*在欧洲迅速传播,真菌的潜力已成为调节欧洲舞毒蛾种群的重要因素。

#### 4.3 生防菌*E.maimaiga*在亚洲舞毒蛾防治中的应用

Charlotte等<sup>[38]</sup>研究亚洲舞毒蛾是否易受北美*E.maimaiga*菌株感染。来自亚洲、欧洲和北美的6种*E.maimaiga*病原菌菌株对亚洲舞毒蛾都有致病性,所有真菌菌株和舞毒蛾结合的死亡率都在86%以上,说明亚洲舞毒蛾易受北美*E.maimaiga*感染。但这些分离菌株的毒力作用时间存在差异,俄罗斯菌株作用时间最慢,日本菌株最快。

Kereslidzea等<sup>[39]</sup>首次报道了格鲁吉亚地区*E.maimaiga*。2005年,格鲁吉亚舞毒蛾发生地区,舞毒蛾死亡率很高,在幼虫尸体内发现典型的昆虫致病真菌休眠孢子,并且分子分析证实该病原体是*E.maimaiga*。

### 5 中国舞毒蛾生物防治方法

近几年,舞毒蛾发生严重,防治困难,该类虫害生物防治的研究和应用在中国取得了一定的成绩,但都比较滞后。

#### 5.1 昆虫天敌

据统计数据显示中国舞毒蛾寄生性昆虫有57种<sup>[40]</sup>,其中最多的是幼虫寄生性天敌,寄生率很高<sup>[41]</sup>。据报道毒蛾绒茧蜂[*Apanteles liparidis* (Bouche)]对舞毒蛾的幼虫寄生率高达15%~40%,4种舞毒蛾绒茧蜂的自然寄生率为32%,绒茧蜂等天敌对舞毒蛾前期幼虫的自然寄生率达44%<sup>[42-43]</sup>。

#### 5.2 舞毒蛾核型多角体病毒(LDNPV)

在国内应用比较多的是用喷雾器喷洒舞毒蛾核型多角体病毒来防治舞毒蛾幼虫<sup>[44]</sup>,用LDNPV防治后舞毒蛾幼虫的死亡率达到80%以上<sup>[45]</sup>。该方法是舞毒蛾生物防治的重要手段之一,但研究结果表明该方法防治的害虫死亡比较慢,需要大约32 d<sup>[46-47]</sup>,另外病毒的工厂化生产也是影响其推广应用的一个非常重要的因素<sup>[48]</sup>。

#### 5.3 Bt杀虫剂

Bt杀虫剂是苏云金杆菌(*Bacillus thuringiensis*)

的简称,是一类比较广谱的具有选择性的微生物杀虫剂<sup>[49]</sup>,只对舞毒蛾起作用,对捕食性动物和有益昆虫没有影响,对植物和人没有害处<sup>[50]</sup>,是昆虫类病原细菌中应用最广最多的一类,也是目前世界上产量最大的一类微生物杀虫剂<sup>[51-52]</sup>。

#### 5.4 昆虫性信息素

昆虫性信息素作为一种防治害虫的手段一直被人们探索利用,但其释放条件及应用环境受到很大限制<sup>[53]</sup>。舞毒蛾成虫趋化性较强,尤其对雌蛾释放出的性信息素具有趋向性特征,根据舞毒蛾的这一特点可采用人工合成的性引诱剂来诱杀舞毒蛾成虫<sup>[54]</sup>。根据研究结果,温度是调节性信息素分泌周期的重要因子<sup>[55]</sup>。雌蛾的头部是产生性信息素调控因子的主要部位,通过舞毒蛾腹神经索传导的促信息素因子是调控性信息素的重要因子<sup>[56]</sup>。

### 6 生防菌*E.maimaiga*在中国的应用前景

舞毒蛾生防真菌*E.maimaiga*被认为是北美、欧洲和亚洲舞毒蛾害虫最重要的天敌,它来源于自然界,具有无抗性、无污染、控制作用持久等特点,已在北美等国家大规模生产并进行了大面积应用,目前基本取代化学农药,并取得了显著的经济、社会和生态效益。而该生防真菌的研究和应用在中国未见报道。*E.maimaiga*菌种及其生产技术引进中国,必将带来广阔的应用前景。

(1)生防菌*E.maimaiga*用于森林舞毒蛾的防治,对林木舞毒蛾有较强的专一性,对其他昆虫无害,它的应用必将改变国内舞毒蛾防治依赖化学农药的局面,同时还能弥补中国舞毒蛾生物防治的不足,促进对该类虫害生物防治的发展,对中国森林虫害的防治具有重要的意义和推动作用,而且还可保证中国天然林保护工程、退耕还林工程等的顺利实施。

(2)生防菌*E.maimaiga*也可应用于观赏树木、园林、果树等植物的舞毒蛾防治,具有特殊的防治效果,保护树木、园林及果树等植物免受舞毒蛾的危害,促使它们健康生长。对于经济价值较大的果树、观赏价值高的树木等的产量和质量都将起着不可估量的作用。

(3)生防菌*E.maimaiga*在中国对外贸易进出口货物的动植物检疫中也起到重要的作用。中国北方的一些港口已被美国动植物检疫局列为可能传播亚洲舞毒蛾的港口<sup>[57]</sup>,生防菌*E.maimaiga*在国内舞毒



蛾防治中的应用,必将减少中国境内舞毒蛾的爆发和流行,使进出口货物和船舶免受舞毒蛾的侵袭,减少对外贸易动植物检疫带来的不利影响,促进中国对外贸易更好更快的发展。

## 参考文献:

- [1] 许娜,孙宝丽.舞毒蛾的发生及防治[J].现代农业科技,2009(17):172-173.
- [2] 胡春祥.舞毒蛾生物防治研究进展[J].东北林业大学学报,2002,30(4):40-43.
- [3] 王德浩.梨茎蜂的防治研究[J].中国农业科学,1952(7):22-24.
- [4] 王晓伟,姬兰柱,张庆贺,等.美国的舞毒蛾管理及其启示(I)[J].中国森林病虫,2013,32(3):22-25,38.
- [5] 王晓伟,姬兰柱,张庆贺,等.美国的舞毒蛾管理及其启示(II)[J].中国森林病虫,2013,32(3):31-35.
- [6] 钱天荣.舞毒蛾在美国发生危害及美国农业部采取的措施[J].植物检疫,2000,14(5):317-318.
- [7] NIELSEN C, ANN E H. Diurnal pattern of death and sporulation in *Entomophaga maimaiga*-infected *Lymantria dispar* [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2006, 118: 237-243.
- [8] ANN E H, CARA H O, JOSEPH S E, et al. Dynamics of airborne conidia of the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) fungal pathogen *Entomophaga maimaiga* (Zygomycetes: Entomophthorales) [J]. *Biological Control*, 1999, 16: 111-117.
- [9] MITSUAKI S. *Entomophaga maimaiga* (虫霉目虫霉科)越冬休眠孢子的侵染活性[J].福建林业科技,1990(2):66-69.
- [10] ANN E H. *Entomophaga maimaiga* reproductive output is determined by the spore type initiating an infection [J]. *Mycological Research*, 1997, 101(8): 971-974.
- [11] ANN E H, CALLIE C E. Attachment and germination of *Entomophaga maimaiga* conidia on host and non-host larval cuticle [J]. *Invertebrate Pathology*, 2003, 82: 12-22.
- [12] ANN E H, RUTH C P. Variability in azygospore production among *Entomophaga maimaiga* isolates [J]. *Invertebrate Pathology*, 2010, 104: 157-159.
- [13] ANN E H, BAUET L, MCMANUS M L, et al. Distribution of resting spores of the *Lymantria dispar* pathogen *Entomophaga maimaiga* in soil and on bark [J]. *Bio Control*, 1998, 43: 189-200.
- [14] ANN E H, ALISON E B, CHARLOTTE N, et al. Nondormancy in *Entomophaga maimaiga* azygospores: effects of isolate and cold exposure [J]. *Mycologia*, 2008, 100(6): 833-842.
- [15] ANN E H, MITSUAKI S. Types of spores produced *Entomophaga maimaiga* infecting the gypsy moth *Lymantria dispar* [J]. *Can J Bot*, 1996, 74: 708-715.
- [16] JAMES R R, ANN E H, ANDREW M L, et al. Impact of *Entomophaga maimaiga* (Entomophthorales: Entomophthoraceae) on outbreak gypsy moth populations (Lepidoptera: Erebidae): the role of weather [J]. *Environmental Entomology*, 2014, 43(3): 632-641.
- [17] LOUELA A C, THOMSEN L, JUNEJA P, et al. Detection and quantification of *Entomophaga maimaiga* resting spores in forest soil using real-time PCR [J]. *Mycological Research*, 2007, 111: 324-331.
- [18] TONYA D B, ANN E H, ANDREW M L, et al. Modification of a pollen trap design to capture airborne conidia of *Entomophaga maimaiga* and detection of conidia by quantitative PCR [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2017, 83(17): 1-11.
- [19] ANN E H, RUTH C P, JAMES R R. Comparing two methods for quantifying soil-borne *Entomophaga maimaiga* resting spores [J]. *Invertebrate Pathology*, 2012, 111: 193-195.
- [20] WESELOH R M, ANDREADIS T G. Detecting the titer in forest soils of spores of the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) fungal pathogen, *Entomophaga maimaiga* (Zygomycetes: Entomophthorales) [J]. *Can Entomol*, 2002, 134: 269-279.
- [21] LOUELA A C, ANN E H. Detection of presumptive mycoparasites associated with *Entomophaga maimaiga* resting spores in forest soils [J]. *Invertebrate Pathology*, 2015, 124: 87-89.
- [22] THEODORE G, READIS, RONALD M W. Discovery of *Entomophaga maimaiga* in North American gypsy moth, *Lymantria dispar* [J]. *Proc Natl Acad Sci*, 1990, 87: 2461-2465.
- [23] CHARLOTTE N, MICHAEL G M, ANN E H. Genetic diversity in the gypsy moth fungal pathogen *Entomophaga maimaiga* from founder populations in North America and source populations in Asia [J]. *The British Mycological Society*, 2005, 109(8): 941-950.
- [24] NATHAN W S, DEBORAH G M, ROBERT C V, et al. Assessing the climatic potential for epizootics of the gypsy moth fungal pathogen *Entomophaga maimaiga* in the North Central United States [J]. *Can J For Res*, 2009, 39: 1958-1970.
- [25] PATRICK C T, ANN E H. Release, establishment and initial spread of the fungal pathogen *Entomophaga maimaiga* in island populations of *Lymantria dispar* [J]. *Biological Control*, 2012, 63: 31-39.
- [26] ANN E H, JOHN S S, MICHEAL M W, et al. Persistence of the fungal pathogen *Entomophaga maimaiga* and its impact on native Lymantriidae [J]. *Biological Control*, 2004, 30: 466-473.
- [27] ANN E H. Larval behavior in *Lymantria dispar* increases risk of fungal infection [J]. *Oecologia*, 2001, 126: 285-291.
- [28] ANN E H, PATRICK C T, KYLE J H. Replacement of a dominant viral pathogen by a fungal pathogen does not alter the collapse of a regional forest insect outbreak [J]. *Oecologia*, 2015, 177: 785-797.
- [29] GEORGI G, ZDRAVKO H, MARGARITA G, et al. Interactions between the introduced fungal pathogen *Entomophaga maimaiga* and indigenous tachinid parasitoids of gypsy moth *Lymantria dispar* in Bulgaria [J]. *Phytoparasitica*, 2013, 41: 125-131.
- [30] CONTARINI M, RUIUL L, PILARSKA D, et al. Different susceptibility of indigenous populations of *Lymantria dispar* to the exotic entomopathogen *Entomophaga maimaiga* [J]. *Entomol*, 2016, 140: 317-321.
- [31] PILARSKA D, MCMANUS M, PILARSKI P, et al. Monitoring the establishment and prevalence of the fungal entomopathogen *Entomophaga maimaiga* in forest soils [J]. *Forest Pathology*, 2017, 47: 1-11.

- mophaga maimaiga* in two *Lymantria dispar* L. populations in Bulgaria[J]. J Pest Sci, 2006, 79: 63-67.
- [32] JANG H L, ROBERT W P. Parasitoid complex of the Asian gypsy moth (*Lymantria dispar*) (Lepidoptera: Lymantriidae) in Primorye Territory, Russian Far East [J]. Biocontrol Science and Technology, 2010, 20(2): 197-211.
- [33] MARA T T, GEORGI G, PLAMEN M, et al. *Entomophaga maimaiga*-New entomopathogenic fungus in the Republic of Serbia [J]. African Journal of Biotechnology, 2012, 11(34): 8571-8577.
- [34] PILARSKA D, MCMANUS M, ANN E H, et al. Introduction of the entomopathogenic fungus *Entomophaga maimaiga* Hum., Shim. & Sop. (Zygomycetes: Entomophthorales) to a *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) population in Bulgaria [J]. JPest Science, 2000, 73: 125-126.
- [35] MILAN Z, MAREK B, DANIELA P, et al. First record of *Entomophaga maimaiga* (Entomophthorales: Entomophthoraceae) in Slovakia [J]. Biocontrol Science and Technology, 2014, 24(6): 710-714.
- [36] DANIELA P, GEORGI G, VASSIL G. *Entomophaga maimaiga* (Entomophthorales: Entomophthoraceae) in Balkan Peninsula-An overview [J]. Silva Balcanica, 2016, 17(1): 31-34.
- [37] MILAN Z, ANN E H, DANIELA P, et al. The potential for *Entomophaga maimaiga* to regulate gypsy moth *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Erebidiae) in Europe [J]. Journal of Applied Entomology, 2016, 27(5): 132-140.
- [38] CHARLOTTE N, MELODY K, ANN E H. Virulence and Witness of the fungal pathogen *Entomophaga maimaiga* in its host *Lymantria dispar*, for pathogen and host strains originating from Asia, Europe, and North America [J]. Invertebrate Pathology, 2005, 89: 232-242.
- [39] KERESLIDZE M, PILARSKA D, ANN E H, et al. First record of *Entomophaga maimaiga* (Entomophthorales: Entomophthoraceae) in Georgia [J]. Biocontrol Science and Technology, 2011, 21(11): 1375-1380.
- [40] 杨学军. 舞毒蛾生物防治研究进展 [J]. 陕西林业科技, 1996(1): 68-73.
- [41] 丁峰, 高宗川. 舞毒蛾生物学特性观察及综合防治技术研究 [J]. 中国林副特产, 2016(5): 36-37.
- [42] 严静君, 姚德富, 刘后平, 等. 山东崑崙山舞毒蛾天敌的研究 [J]. 林业科学研究, 1992(1): 5-8.
- [43] 冯继华, 闫国增, 姚德富, 等. 北京地区舞毒蛾天敌昆虫及其自然控制研究 [J]. 林业科学, 1999, 35(2): 50-56.
- [44] 岳书奎, 侯爱菊, 王志英, 等. 飞机喷撒舞毒蛾核型多角体防治舞毒蛾的试验 [J]. 东北林学院学报, 1984, 12(2): 21-26.
- [45] 胡春祥. 舞毒蛾生物防治研究进展 [J]. 东北林业大学学报, 2002, 30(4): 40-43.
- [46] 赵连吉. 舞毒蛾核型多角体病毒在林业上的应用 [J]. 吉林林业科技, 1996(6): 49-50.
- [47] 朱丽春, 段立清, 特木欣, 等. 舞毒蛾核型多角体病毒 3 个地理品系的毒力比较 [J]. 中国森林病虫, 2008, 27(5): 4-6.
- [48] 罗萌, 卢雪璟. 舞毒蛾及其防治方法 [J]. 现代园艺, 2016, (12): 49.
- [49] 杨自文, 岳书奎. 苏芸金杆 MP-342 菌株发酵工艺技术 [J]. 东北林业大学学报, 2001, 29(1): 138-146.
- [50] 陈颖. 苏芸金杆菌杀虫晶体蛋白基因转化美洲黑杨的研究 [J]. 林业科学, 1995, 31(2): 97-103.
- [51] 林风, 连云阳, 程元荣. 苏芸金杆菌达姆斯特亚种新菌株 Bid61 的鉴定及其晶体蛋白基因型的初步分析 [J]. 福建农业大学学报, 1996, 25(2): 177-181.
- [52] 杨自文, 吴宏文, 王开梅, 等. 从土壤中高效分离苏芸金杆菌的方法 [J]. 中国生物防治, 2000, 16(1): 26-30.
- [53] 赵博光. 美国及加拿大利用性信息素进行森林虫害预报的研究进展 [J]. 北京林业大学学报, 1996, 18(2): 90-94.
- [54] 刘长利. 我国舞毒蛾防治技术的研究进展探析 [J]. 农业经济与技术, 2017, (24): 21.
- [55] 吕中明, 高立军, 李晓颖. 利用性诱剂预测舞毒蛾的种群密度 [J]. 吉林林业科技, 1999(3): 19-21.
- [56] 钟锋, 韩宙, 黄其亮. 我国舞毒蛾防治技术的研究进展 [J]. 世界农药, 2015, 37(3): 33-39.
- [57] 钱天荣. 舞毒蛾在美国发生危害及美国农业部采取的措施 [J]. 植物检疫, 2000, 14(5): 317-319.

(责任编辑: 陈海霞)