

玉米内吸白僵菌素对玉米螟和玉米蚜虫 取食行为和存活的影响研究

卢奕灼^{1,2}, 隋丽², 许孟南^{1,2}, 路杨², 李启云², 刘剑锋¹, 张正坤^{1,2}

(1. 吉林师范大学生命科学学院, 吉林 四平 136000;

2. 吉林省农业科学院植物保护研究所/农业农村部东北作物有害生物综合治理重点实验室/吉林省农业微生物重点实验室, 长春 136100)

摘要: 白僵菌素(Beauvericin, BEA)是球孢白僵菌代谢的主要毒素, 不仅能通过球孢白僵菌感染害虫后在其体内代谢影响害虫生存, 并且对昆虫具有直接毒性。球孢白僵菌定殖植物后能否代谢BEA以及植物体内的BEA对害虫的作用尚未明确。采用高效液相色谱法(HPLC)测定球孢白僵菌芽生孢子(blastospore, BS)定殖玉米后BEA的代谢水平, 利用选择性和非选择性试验评价玉米内吸BEA后对玉米害虫亚洲玉米螟(*Ostrinia furnacalis*)幼虫和玉米蚜虫(*Rhopalosiphum maidis*)成虫取食行为和生存的影响。结果表明, BS定殖玉米后, 能在玉米植株内代谢BEA。内吸BEA后0~48 h内, BEA处理组中玉米叶片上玉米螟幼虫和蚜虫取食率显著低于对照组, 取食灌根白僵菌素玉米叶片的害虫死亡率显著高于对照组。明确BEA是球孢白僵菌定殖植物后生态控制害虫的重要因素, 为微生物源农药BEA的研发提供依据。

关键词: 玉米; 白僵菌素; 亚洲玉米螟; 蚜虫; 取食行为

中图分类号: S435.131

文献标识码: A

Effects of Internal Absorption of Beauvericin in Corn on Feeding Behavior and Survival of Corn Borer and Aphids

LU Yi-zhuo^{1,2}, SUI Li², XU Meng-nan^{1,2}, LU Yang², LI Qi-yun², LIU Jian-feng¹, ZHANG Zheng-kun^{1,2}

(1. College of Life Science, Jilin Normal University, Siping 136000;

2. Institute of Plant Protection, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Key Laboratory of Integrated Crop Pest Management in Northeast China, Key Laboratory of Agricultural Microbiology, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Changchun 136100, China)

Abstract: Beauvericin(BEA) is a major toxin metabolized from *B. bassiana*, which not only affects the survival of insect pests after metabolization within the insect's body, but also has direct toxicity to insects. However, whether *B. bassiana* can metabolize BEA after colonization, and its direct or indirect effects on pests have not been clarified. This study used High-Performance Liquid Chromatography(HPLC) to determine the metabolic levels of BEA from blastospores(BS) after colonization in corn. Both selective and non-selective tests were used to evaluate the effects of inhaled BEA in corn on feeding behavior and survival of two pests, *Ostrinia furnacalis* larvae and *Rhopalosiphum maidis* adults. The results showed that the colonized *B. bassiana* could metabolize BEA. The feeding rates of two pests on corn in BEA treatment group were both significantly lower than that in the control group, and the mortality of pests in the BEA treatment group was significantly higher than that in the control group during 0-48 hours after BEA absorption. This study identified that BEA was an important factor for ecological pest control of *B. bassiana* after colonization, and provided a basis for the research and development of microbial-derived pesticide BEA.

Key words: Corn; Beauvericin; Asian corn borer; Aphids; Feeding behavior

录用日期: 2024-03-03

基金项目: 吉林省科技厅中青年科技创新创业卓越人才(团队)项目(创新类)(20230508011RC)

作者简介: 卢奕灼(1998-), 女, 硕士, 主要从事生物防治研究。E-mail: lu1079286361@163.com

隋丽为本文共同第一作者。

张正坤和刘剑锋为本文通信作者。E-mail: zhangzhengkun1980@126.com E-mail: jianfengliu1976@163.com

球孢白僵菌(*Beauveria bassiana*)是世界范围内广泛应用的昆虫病原真菌,对害虫的直接影响包括孢子吸附^[1]、穿透表皮^[2]、营养竞争^[3]和代谢毒素^[4]、直接毒杀害虫^[5]或分泌次级代谢毒素,不断消耗寄主昆虫的各种营养物质和水分直至其死亡^[6-7]。球孢白僵菌侵入寄主后能够产生多种毒素,主要包括白僵菌素(Beauvericin, BEA)、白僵菌黄色素(Bassianin)、球孢交酯(Bassianolide)、卵孢白僵菌素(Tenellin)、卵孢霉素(Oosporein)、草酸(Oxalic acid)等物质^[8]。其中, BEA 是球孢白僵菌感染并致死昆虫的重要因素,也是白僵菌代谢的主要毒素。

BEA 是一种环状六肽真菌毒素^[9],由许多包括球孢白僵菌、部分棒束孢白僵菌和镰孢菌属(*Fusarium* spp.)真菌在实验室培养条件下以及感染虫体和植物后产生^[10-12]。BEA 具有较好的药理活性和生物活性^[13-15]。Hamil R L 于 1969 年首次从球孢白僵菌的菌丝体中提取获得了 BEA^[16],且证明 BEA 具有杀虫活性。微量的 BEA 即可对斜纹夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)、麦二叉蚜(*Schizaphis graminum*)和埃及伊蚊(*Aedes aegypti*)等具有杀虫效果^[17-19]。BEA 会破坏昆虫中的细胞器,使细胞凋亡,同时会明显抑制细胞合成,降低细胞的吞噬能力,最终导致昆虫死亡^[20-22]。农林害虫在世界范围内均有大规模发生,给粮食产量和食品安全带来严重威胁^[23]。目前, BEA 主要在工业上用作杀虫剂,其作为一种天然无毒的生物农药,用于农林业防治多种害虫具有广阔的开发前景。

近年来,球孢白僵菌内生定殖植物及其对病虫害具有生态控制作用已成为研究热点。有研究表明,球孢白僵菌在植物中定殖对多种农林害虫具有趋避和降低种群数量等生态防控作用^[24-25],包括对幼虫的忌避作用^[26]、影响害虫产卵^[27]和影响害虫取食量^[28],从而降低害虫种群数量^[29]。作为球孢白僵菌的代谢产物,球孢白僵菌能否在定殖植物组织内代谢 BEA 及 BEA 是否能间接影响害虫取食和生存未明确。本实验测定球孢白僵菌定殖植物后 BEA 的代谢水平及 BEA 在玉米植株中对主要害虫亚洲玉米螟(*Ostrinia furnacalis*)和蚜虫(*Rhopalosiphum maidis*)取食行为的影响和毒杀作用,明确球孢白僵菌的抗虫机理,为创制 BEA 作为农林生物防治新农药提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

1.1.1 生物制剂

球孢白僵菌 BbDH1-5 菌株由本实验室保存。

BEA 购于上海阿拉丁公司,相对分子质量为 783.95,纯度为 95%。

1.1.2 昆虫

供试亚洲玉米螟幼虫由吉林省农业科学院植物保护研究所饲养。于 26 ℃[光周期 14L: 10D, RH (60±10)%]的养虫室培养,每 2 d 更换 1 次人工饲料,选择蜕皮后不超过 24 h 的亚洲玉米螟 3 龄幼虫开展实验。

玉米蚜虫为吉林省农业科学院植物保护研究所试验田中采集的野生成虫,挑选大小一致的虫体用于实验。

1.1.3 植物

拟南芥(*Arabidopsis thaliana*),由本实验室种植在育苗盘中,待其生长至 6 叶期备用。

玉米品种为市售品种垦黏一号(KN1),由公主岭吉农绿色高新科技发展有限公司选育。利用花盆单粒播种,生长至 5~6 叶期进行处理,取心叶叶片和茎秆作为实验材料。

1.2 方法

将 1 mg BEA 溶于 10 μL 的二甲基亚砜,再用无菌水定容到 8 mL,即为 160 μmol/L 的 BEA 溶液。依次倍比稀释得到 80、40 μmol/L 的 BEA 溶液,然后将配制好的 BEA 溶液保存在 4 ℃的冰箱中备用,避免失活。球孢白僵菌芽生孢子(BS)悬浮液浓度为 1.0×10^8 个/mL,制备方法参考隋丽方法^[30]。

将灭过菌的注射器向每个植株根部各灌根 BEA 溶液,对照清水组用相同浓度的二甲基亚砜进行处理;灌根球孢白僵菌芽生孢子悬浮液时操作同上,对照组用 Tween-80 进行处理。6 叶期的拟南芥灌根 5 mL,4 叶期玉米灌根 10 mL。每隔 24 h 灌根 1 次,共灌根 3 次,第 3 次灌根 24 h 后取样。

1.2.1 玉米内吸 BEA 及球孢白僵菌芽生孢子后在玉米中各部位含量的测定

取白僵菌素标准品 1 mg,用甲醇定容至 1 mL,准确仪器标准溶液适量定容于 10 mL 容量瓶中,用甲醇定容得浓度为 0.25、0.50、1.00、2.50、5.00、10.00 和 25.00 μg/mL 标准溶液,用 0.22 μm 滤膜滤过,将注射器连接到高效液相色谱(HPLC)(日本岛津,型号: 2010AT,紫外检测器)色谱柱(岛津 ODS-SP C18, 250×4.6 mm, 5 μm),并将样品注入到色谱柱中,检测波长为 215 nm,柱温 30 ℃,流速 1.0 mL/min,流动相 A 为 10 mmol/L 磷酸二氢钾(pH 值为 2.5,国药集团,色谱纯),B 柱为乙腈(国药集团,色谱纯),进行液相分析,并制作标准曲线。梯度洗脱条件见表 1。

表1 色谱柱洗脱条件
Table 1 Chromatographic column elution conditions

时间(min) Time	B泵(%) Pump B	时间(min) Time	B泵(%) Pump B
0.01	30	35.00	95
10.00	60	40.00	30
30.00	90	45.00	30

将经过 80、160 $\mu\text{mol/L}$ 的 BEA 溶液、浓度为 1.0×10^8 个/mL 的球孢白僵菌 BS 孢悬液灌根处理 24 h 后的样品茎秆和叶片分离,并分别用液氮冷冻, $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 保存。准确称取 2.00 g 于研钵中,加入 5.00 mL 80%(v/v)甲醇溶液,加入海沙 2 g,研磨至碎后,用 15.00 mL 80%(v/v)甲醇溶液冲洗至磨口锥形瓶中,超声提取 45 min,过滤,滤液定容至 20 mL 具塞比色管中。取上述处理后的滤液 3.00 mL 于小烧杯中,蒸干,用甲醇复容,定容 1.0 mL,用 0.22 μm 滤膜过滤,利用上述体系进行 BEA 含量分析。

1.2.2 BEA 最适浓度的筛选

利用选择性实验将对照组和 BEA 处理组(160、80、40 $\mu\text{mol/L}$ 的 BEA)用于亚洲玉米螟 3 龄幼虫取食选择。取 15 cm 塑料培养皿,将 1 张直径 14 cm 滤纸放置在培养皿底部中央,加入 3 mL 蒸馏水使滤纸保持湿润,沿四周交替放置清水处理的拟南芥叶片及不同浓度 BEA 处理过的拟南芥叶片,共 8 片,滤纸中央放置 10 头亚洲玉米螟 3 龄幼虫,接虫后立即将培养皿用一层黑棉布和一层红棉布制成的遮光布覆盖,移入养虫室观察。实验设 10 次重复,分别在接虫后第 2、4、6、8、10、12、24、36 和 48 h 检查幼虫所在位置及幼虫数量,计算选择在不同叶片上取食的百分率,用取食率表示。

1.2.3 BEA 对亚洲玉米螟及玉米蚜虫取食行为的影响

采用选择性实验及非选择性实验明确 BEA 对亚洲玉米螟及玉米蚜虫取食行为的影响。

选择性实验中,将 BEA 处理的玉米叶片和清水处理的玉米叶片交替放置在培养皿底部中央,每个皿中放置 8 片叶片,10 头玉米螟幼虫(玉米蚜虫为 20 头);非选择性实验中,将两个处理组叶片分别放置在不同培养皿底部中央,其余处理同上述 1.2.2,每组试验 20 次重复。

1.2.4 BEA 对昆虫存活率的影响

将经过 BEA 处理和对照清水处理的玉米叶片分别饲喂亚洲玉米螟幼虫(30 头/重复)和蚜虫成虫

(50 头/重复),实验设 5 次重复。饲喂 24 h 后更换未经 BEA 处理的材料,之后每隔 24 h 更换 1 次材料直至死亡,分别在 24、36、48 h 调查昆虫活虫数量,计算死亡率=死亡虫数/总虫数 $\times 100\%$ 。

1.2.5 数据处理与分析

采用 SPSS 25.0 软件对数据进行描述性统计及方差齐性检测,通过 Duncan's 方法进行多重比较及显著性分析,利用 Graphpad 8.0.2 软件作图。

2 结果与分析

2.1 玉米内吸 BEA 和 BS 后在玉米中各部位含量的测定

利用 BEA 标准品检测到 BEA 样品峰值出现在 23.85 min(图 1)。通过不同浓度样品分析制作标准曲线,线性方程: $Y=74\,449.81X-32\,602.93$; 相关系数: $R^2=0.999\,3$,用于样品中 BEA 浓度测定(表 2)。清水处理的对照组中,无论茎部还是叶片均检测到少量 BEA,在球孢白僵菌芽生孢子定殖的叶片和茎秆内均检测到大量 BEA,其中,在叶片中的含量为 72.57 $\mu\text{g/g}$,在茎秆中的含量为 50.53 $\mu\text{g/g}$; 160 $\mu\text{mol/L}$ BEA 和 80 $\mu\text{mol/L}$ BEA 处理的玉米叶片中的含量分别为 90.04 $\mu\text{g/g}$ 和 44.25 $\mu\text{g/g}$,可见明显检测峰,茎秆中检测出 BEA 的含量相对较少,分别为 8.24 $\mu\text{g/g}$ 和 10.44 $\mu\text{g/g}$,检测峰值较低(图 2)。

表2 不同样品测定白僵菌素含量
Table 2 Data of beauvericin content in different samples

样 品 Sample	叶 片 Leaf	茎 秆 Stem
CK	0.44±0.127 d	0.48±0.044 d
80 $\mu\text{mol/L}$ BEA	44.25±0.141 c	10.44±0.237 b
160 $\mu\text{mol/L}$ BEA	90.04±0.117 a	8.24±0.046 c
BS	72.57±0.099 b	50.53±0.600 a

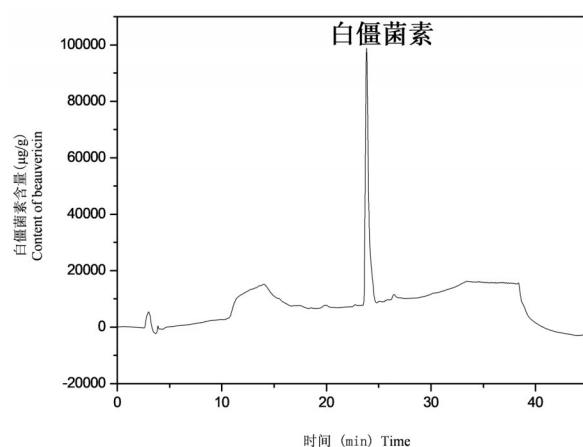
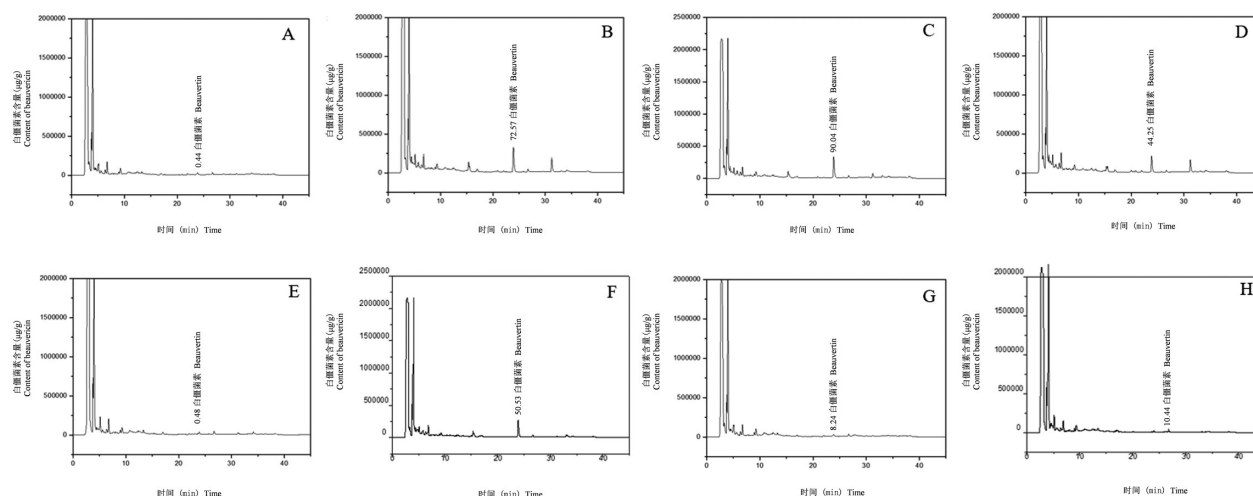


图1 白僵菌素标准品色谱图

Fig.1 Chromatogram of beavericin standard



注: A表示对照组叶片; B表示BS组叶片; C表示160 $\mu\text{mol/L}$ BEA叶片; D表示80 $\mu\text{mol/L}$ BEA叶片; E表示对照组茎秆; F表示BS组茎秆; G表示160 $\mu\text{mol/L}$ BEA茎秆; H表示80 $\mu\text{mol/L}$ BEA茎秆。

Note: A, control leaves; B, BS leaves; C, 160 $\mu\text{mol/L}$ BEA leaves; D, 80 $\mu\text{mol/L}$ BEA leaves; E, control stems; F, BS stems; G, 160 $\mu\text{mol/L}$ BEA stems; H, 80 $\mu\text{mol/L}$ BEA stems.

图2 样品中玉米叶片和茎秆中白僵菌素的含量

Fig.2 Content of beavericin in corn leaves and stems in samples

2.2 BEA最适浓度的筛选

在160 $\mu\text{mol/L}$ 和80 $\mu\text{mol/L}$ BEA的灌根浓度下,不同处理时间内, BEA处理的拟南芥叶片上取食的害虫数量均显著低于对照组害虫数量。将拟南芥用40 $\mu\text{mol/L}$ 的BEA溶液灌根后,对玉米螟幼虫的趋避作用在前10 h内差异不显著,而在第12~48 h差异显著(图3)。因此,选取80 $\mu\text{mol/L}$ 为BEA供试浓度。

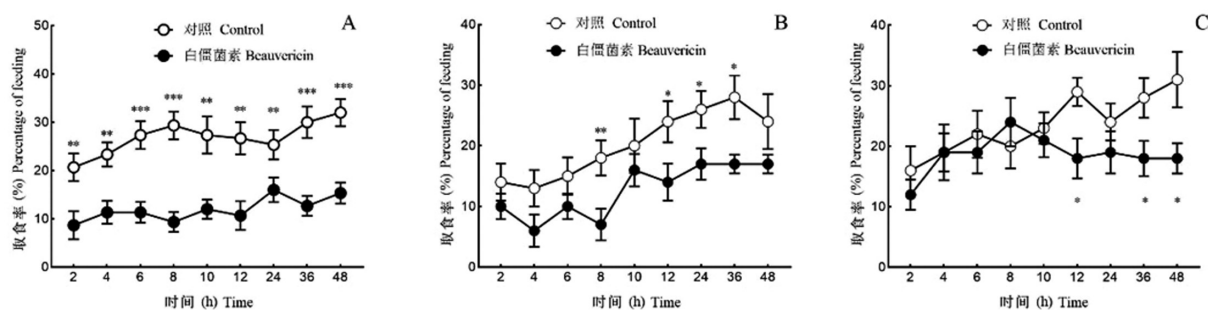
2.3 BEA对亚洲玉米螟取食行为的影响

非选择性实验中(图4),亚洲玉米螟3龄幼虫在BEA处理及对照组玉米叶片上的取食率在4~8 h随着时间的延长,清水组幼虫取食率呈增加趋势,而BEA处理组呈下降趋势,且具有显著性差异($P <$

0.05),其中,第4~6 h差异极显著($P < 0.01$)。选择性实验中,在不同时间段,亚洲玉米螟3龄幼虫在对照组玉米上的取食率均显著高于BEA处理过的玉米上的取食率。

2.4 BEA对玉米蚜虫取食的影响

玉米蚜虫的取食行为48 h非选择性实验结果表明,在不同时间段,玉米蚜虫在BEA处理组玉米叶片上的取食率均显著低于对照组,第4~8 h对照组玉米与BEA处理过的玉米差异极显著($P < 0.01$)。选择性实验结果表明,玉米蚜虫在BEA处理组玉米的取食率均显著低于对照组,且48 h内取食率差异极显著($P < 0.001$),对照组取食率为35.5%~46.0%,而BEA处理的玉米上的取食率为20.5%~25.8%(图5)。

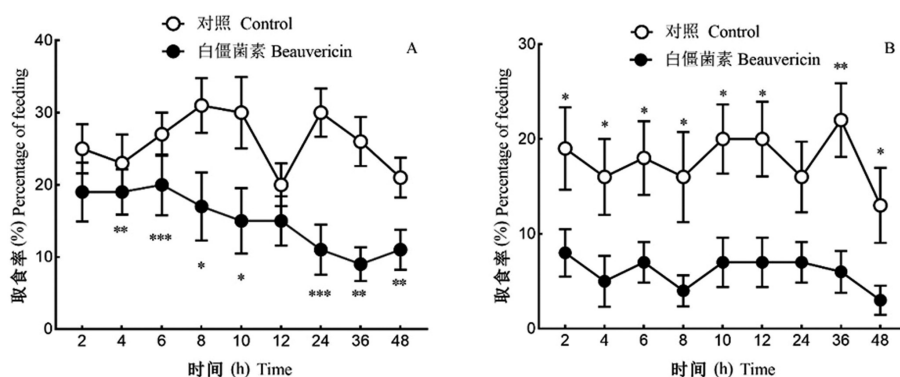


注: A为拟南芥内吸浓度 160 $\mu\text{mol/L}$ 的 BEA; B为拟南芥内吸浓度 80 $\mu\text{mol/L}$ 的 BEA; C为拟南芥内吸浓度 40 $\mu\text{mol/L}$ 的 BEA。图中数据为平均值 $\pm$ 标准误。图中“*”代表 $P<0.05$; “**”代表 $P<0.01$; “***”代表 $P<0.001$ 。下图同。

Note: A is Arabidopsis internal absorption of 160 $\mu\text{mol/L}$ BEA; B is Arabidopsis internal absorption of 80 $\mu\text{mol/L}$ BEA; C is Arabidopsis internal absorption of 40 $\mu\text{mol/L}$ BEA. The data were presented as mean $\pm$ SE. * in the figure represents $P<0.05$; ** in the figure represents $P<0.01$; *** in the figure represents $P<0.001$. The same below.

图3 拟南芥内吸白僵菌素对亚洲玉米螟取食率的影响

Fig.3 Effect of Arabidopsis thaliana leaves internal absorption of beauvericin of percentage of feeding Asiatic corn borer



注: A为非选择性实验; B为选择性实验。下图同。

Note: A is non-selective experiment; B is selective experiment. The same below.

图4 亚洲玉米螟在 80 $\mu\text{mol/L}$ 的 BEA 及对照玉米材料上不同时间的取食率

Fig.4 Percentage of feeding Asiatic corn borer on 80 $\mu\text{mol/L}$ BEA and control corn materials at different time

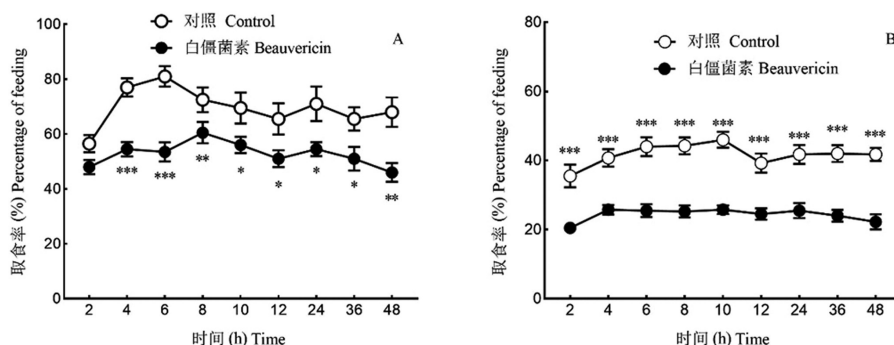


图5 蚜虫在 80 $\mu\text{mol/L}$ 的 BEA 及对照玉米材料上不同时间的取食率

Fig.5 Percentage of feeding for corn aphids on 80 $\mu\text{mol/L}$ BEA and control corn materials at different time

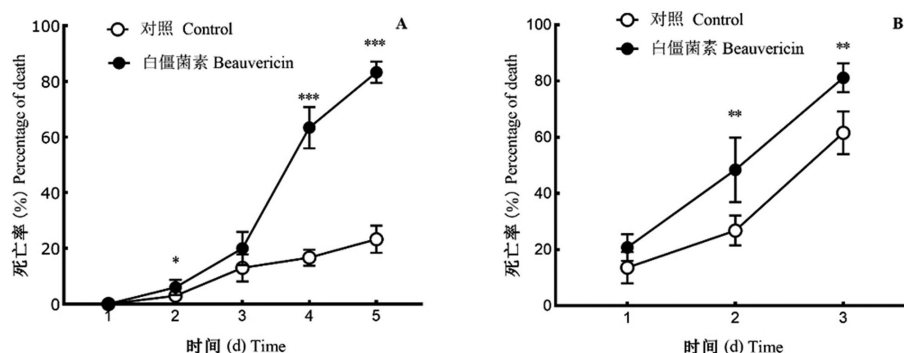
2.5 玉米内吸 BEA 对害虫存活率的影响

玉米内吸 BEA 对饲喂亚洲玉米螟实验结果表明(图6), 两组处理的幼虫死亡率均随时间的增加而上升, BEA 对幼虫的死亡率影响更大。饲喂第2天开始, BEA 处理组玉米螟死亡率为 6.0%, 比对照组

高 3.0%, 差异显著($P<0.05$); 饲喂第 3 d ~ 5 d, BEA 处理组亚洲玉米螟死亡率骤升, 第4天 BEA 处理组死亡率为 63.4%, 比对照组增加 46.7%, 差异极显著($P<0.001$); 第5 d 死亡率为 83.3%, 比对照组增加 60.0%, 差异极显著($P<0.001$)。

玉米内吸 BEA 饲喂玉米蚜虫实验表明(图 6),玉米蚜虫死亡率在饲喂 3 d 内随时间增加而上升,且 BEA 会加速玉米蚜虫死亡。饲喂第 2 天开始,BEA 处理组玉米蚜虫死亡率为 48.4%,显著高于对照组

死亡率 26.8%,差异极显著($P<0.001$);饲喂后第 3 天,BEA 处理组蚜虫死亡率为 81.2%,此时对照组死亡率为 61.6%,差异极显著($P<0.01$)。



注:A为80 $\mu\text{mol/L}$ 的BEA对亚洲玉米螟的毒杀作用;B为80 $\mu\text{mol/L}$ 的BEA对玉米蚜虫的毒杀作用。

Note: A represents the effect of toxicity of 80 $\mu\text{mol/L}$ beauvericin to Asian corn borer; B represents the effect of toxicity of 80 $\mu\text{mol/L}$ beauvericin to corn aphids.

图6 亚洲玉米螟和玉米蚜虫取食BEA与清水对照组玉米叶片不同时间的死亡率

Fig.6 Percentage of death for Asian corn borer and corn aphids fed with beauvericin and control corn leaves at different time

3 结论与讨论

玉米螟是危害玉米的重要害虫之一,在我国玉米种植区广泛发生,严重时会造成玉米减产30%~60%^[31]。近年来玉米蚜虫发生不断加重,不仅影响玉米产量^[32],还能够传播病毒^[33],导致次级病害。化学农药的应用取得了良好的防治效果,其产生的抗药性和环境污染严重影响防治效果和食品安全。球孢白僵菌作为世界范围内应用最为广泛的生物杀虫剂,对多种农林害虫具有直接毒杀作用,并且具有多重杀虫机制^[34-35]。白僵菌素(BEA)是球孢白僵菌感染昆虫后代谢的主要毒素,也是造成被感染昆虫死亡的重要因素,作为真菌代谢产物的BEA对昆虫具有细胞毒性。吴灵芝等发现,BEA对家蚕血细胞数量、形态和活性产生了一定影响^[36]。BEA不仅能够由球孢白僵菌感染害虫后在害虫体内代谢,并且还能够由镰孢菌^[37-38]代谢,并且在其感染害虫和定殖植物后被代谢^[39]。球孢白僵菌定殖植物后是否能够代谢BEA尚不明确。本研究利用标准品建立了BEA检测体系,并且在球孢白僵菌芽生孢子处理的玉米茎秆和叶片中均检测到BEA,说明球孢白僵菌在定殖植物后能够代谢BEA。

研究发现,球孢白僵菌能够定殖于植物体内,并且对害虫产生忌避和降低种群数量的作用。Clifton等用球孢白僵菌处理大豆种子后,大豆蚜虫对处理后的植株取食率显著降低^[40]。球孢白僵菌内生定殖

于玉米后,不仅会对害虫产卵产生影响^[41],并且球孢白僵菌-玉米共生体还会对玉米螟幼虫有明显的趋避作用,且球孢白僵菌芽生孢子对亚洲玉米螟的取食行为也会产生负效应^[42],同时会对昆虫体内酶活性造成影响^[43]。本研究发现,在选择性和非选择性实验中,BEA均能对玉米螟幼虫和蚜虫成虫产生显著的忌避作用,这与球孢白僵菌定殖玉米后对害虫的影响相同。因此,BEA可能是球孢白僵菌定殖植物后生态控制害虫的重要因素。

在内吸BEA的玉米茎和叶片中,无论是80 $\mu\text{mol/L}$ 还是160 $\mu\text{mol/L}$ 处理浓度下,茎中BEA含量都显著低于叶片,这可能是由于经过玉米筛管的运输,大量BEA随水分代谢被运输至叶片,所以茎中的BEA含量相对较少。BS进入到玉米体内代谢出BEA的含量高于直接用80 $\mu\text{mol/L}$ BEA进行灌根处理的玉米代谢的含量,并且玉米茎部BEA含量也较多,表明在球孢白僵菌进入到玉米植株后,孢子会随着输导组织运输至植株各个部位并代谢BEA。前期研究结果表明,球孢白僵菌芽生孢子定殖植物后,会萌发并形成菌丝^[44],这些菌丝可能是BEA的主要代谢来源。

目前,BEA已通过代谢菌培养条件的优化实现大量生产,作为杀虫剂在工业害虫上得到应用^[45],其在农业害虫的防治中还未见报道。本实验验证了玉米螟幼虫和玉米蚜虫成虫取食BEA处理过的玉米后会造成种群数量下降,未来可以利用BEA创制新

型微生物源农药用于二者的防治。BEA是生防微生物代谢产物,具有一定细胞毒性,其应用浓度和应用技术对粮食加工产品、非靶标昆虫及环境的安全性还需进一步评价。

参考文献:

- [1] 杨 芷. 松毛虫赤眼蜂携带球孢白僵菌防治亚洲玉米螟研究[D]. 长春:吉林农业大学,2020.
- [2] 翟锦彬,黄秀梨. 球孢白僵菌在棉铃虫表皮上萌发的研究[J]. 微生物学报,1997(2):154-158,166.
ZHAI J B, HUANG X L. Study on the germination of *Beauveria bassiana* on the epidermis of *Helicoverpa armigera* Hubner[J]. Microbiology China, 1997(2): 154-158, 166. (in Chinese)
- [3] Dash K C. 球孢白僵菌在寄主植物体内定植及其对寄主植物—二斑叶螨—小植绥螨三级营养关系的影响[D]. 福州:福建农林大学,2022.
- [4] 武 艺,黄秀梨,邓继先. 球孢白僵菌毒素对昆虫体外培养细胞胞内同功酶和代谢水平的影响[J]. 北京师范大学学报(自然科学版),1997(1):117-121.
WU Y, HUANG X L, DENG J X. Effects of *Beauveria bassiana* toxin on intracellular isozyme and metabolism of insect cells in vitro[J]. Journal of Beijing Normal University(Natural Science Edition), 1997(1): 117-121. (in Chinese)
- [5] 徐毓笛,魏红爽,石嘉伟,等. 三株球孢白僵菌对草地贪夜蛾的毒力比较[J]. 植物保护学报,2020,47(4):867-874.
XU Y D, WEI H S, SHI J W, et al. Comparison of virulence of three strains of *Beauveria bassiana* to *Spodoptera frugiperda*[J]. Journal of Plant Protection, 2020, 47(4): 867-874. (in Chinese)
- [6] CLARKSON J M, CHARNLEY A K. New insights into the mechanisms of fungal pathogenesis in insects[J]. Trends in Microbiology, 1996, 4(5): 197-203.
- [7] 谷彩霞. 球孢白僵菌细胞表面蛋白基因 *Bbcspl*(BBA-09174)的功能研究与分析[D]. 重庆:西南大学,2020.
- [8] WANG H, PENG H, LI W, et al. The toxins of *Beauveria bassiana* and the strategies to improve their virulence to insects[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 2375-2380.
- [9] 霍秦秦,郝玉有,储 炬,等. 产白僵菌素镰孢菌发酵培养基的初步研究[J]. 中国抗生素杂志,2012,37(11):817-820,836.
HUO Q Q, HAO Y Y, CHU J, et al. Preliminary study on the fermentation medium for the production of beauvericin from *Fusarium concentricum*[J]. Chinese Journal of Antibiotics, 2012, 37(11): 817-820, 836. (in Chinese)
- [10] ALBONICO M, SCHUTZ L F, CALONI F, et al. In vitro effects of the *Fusarium* mycotoxins fumonisin B1 and beauvericin on bovine granulosa cell proliferation and steroid production[J]. Toxicon, 2017, 128: 38-45.
- [11] BECCARI G, COLASANTE V, TINI F, et al. Causal agents of *Fusarium* head blight of durum wheat(*Triticum durum* Desf.) in central Italy and their invitro biosynthesis of secondary metabolites[J]. Food Microbiology, 2018, 70(APR.): 17-27.
- [12] MALLEBRERA B, PROSPERINI A, FONT G, et al. In vitro mechanisms of beauvericin toxicity: A review[J]. Food & Chemical Toxicology, 2018, 111: 537-545.
- [13] XU L J, LIU Y S, ZHOU L G, et al. Modeling of *Fusarium redolens* Dzf2 mycelial growth kinetics and optimal fedbatch fermentation for beauvericin production[J]. Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology, 2011, 38(9): 1187-1192.
- [14] LEE H S, SONG H H, AN J H, et al. Statistical optimization of growth medium for the production of the Entomopathogenic and Phytotoxic Cyclic Depsipeptide beauvericin from *Fusarium oxysporum* KFCF 11363P[J]. Journal of Microbiology & Biotechnology, 2008, 18(1): 138.
- [15] GUPTA S, MONTLLOR C H, WANG Y S. Isolation of novel beauvericin Analogues from the Fungus *Beauveria bassiana*[J]. J. Nat Prod, 1995, 58(5): 733-738.
- [16] HAMILL R L, HIGGINS C E, BOAZ H E, et al. The structure of beauvericin, a new depsipeptide antibiotic toxic to artemia salina [J]. Archives of Environmental Contamination and Toxicology, 1969, 10(49): 4255-4258.
- [17] WANG Q, XU L. Beauvericin, a Bioactive compound produced by fungi: A short review[J]. Molecules, 2012, 17(3): 2367-2377.
- [18] MONTI S M, FOGLIANO V, LOGRIECO A, et al. Simultaneous determination of beauvericin, enniatins, and fusaproliferin by high performance liquid chromatography[J]. Journal of Agricultural & Food Chemistry, 2000, 48(8): 3317.
- [19] SHIMADA A, FUJIOKA S, KOSHINO H, et al. Nematicidal activity of beauvericin produced by the fungus *Fusarium bulbicola*[J]. Zeitschrift Fur Naturforschung Section C, 2010, 65(3-4): 207-210.
- [20] 李建庆,张永安,张星耀,等. 昆虫病原真菌毒素的研究进展[J]. 林业科学研究,2003(2):233-239.
LI J Q, ZHANG Y A, ZHANG X Y, et al. Research progress of entomopathogenic mycotoxins[J]. Forestry Scientific Research, 2003(2): 233-239. (in Chinese)
- [21] 黄晓静,王少敏,毛 丹,等. 镰刀菌属真菌毒素的毒性研究进展[J]. 食品安全质量检测学报,2017,8(8):3117-3128.
HUANG X J, WANG S M, MAO D, et al. Research progress on toxicity of *Fusarium* mycotoxins[J]. Journal of Food Safety and Quality, 2017, 8(8): 3117-3128. (in Chinese)
- [22] FICHEUX A S, SIBIRIL Y, PARENT-MASSIN D. Effects of beauvericin, enniatin B and moniliformin on human dendritic cells and macrophages: An in vitro study[J]. Toxicon, 2013, 71(2): 1-10.
- [23] 黄艳青. 玉米种植中玉米螟的综合防治技术[J]. 种子科技, 2022,40(10):76-78.
HUANG Y Q. Integrated control technology of corn borer in maize planting[J]. Seed Technology, 2022, 40(10): 76-78. (in Chinese)
- [24] 冯树丹,李晓慧,汪洋洲,等. 二种交配型球孢白僵菌对亚洲玉米螟的生态控制作用[J]. 生态学报,2017,37(2):650-658.
FENG S D, LI X H, WANG Y Z, et al. Ecological control of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis*(Guenée) by two cloned *Beauveria bassiana* strains[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(2): 650-658. (in Chinese)
- [25] BISWAS C, DEY P, SATPATHY S, et al. Endophytic colonization of white jute(*Cochorus capsularis*) plants by different *Beauveria bassiana* strains for managing stem weevil(*Apion corchori*)[J]. Phytoparasitica, 2013, 41(1): 17-21.
- [26] 隋 丽,徐文静,朱 慧,等. 球孢白僵菌-玉米共生体对亚洲玉

- 米螟取食行为的影响[J]. 中国生物防治学报, 2020, 36(1): 46–51.
- SUI L, XU W J, ZHU H, et al. Effects of *Beauveria bassiana*–corn endophytic symbionts on feeding behavior of the Asian corn borer *Ostrinia furnacalis*[J]. Chinese Journal of Biological Control, 2020, 36(1): 46–51. (in Chinese)
- [27] ZHU H, FU J, WANG H, et al. Fitness consequences of oviposition choice by an herbivorous insect on a host plant colonized by an endophytic entomopathogenic fungus[J]. Journal of Pest Science, 2022, 96(2): 745–758.
- [28] BISWAS C, DEY P, SATPATHY S, et al. Endophytic colonization of white jute(*Corchorus capsularis*) plants by different *Beauveria bassiana* strains for managing stem weevil(*Apion corchori*) [J]. Phytoparasitica, 2013, 41(1): 17–21.
- [29] WHITE J F, BULTMAN T L. Endophyte–host associations in forage grasses. viii. heterothallism in epichloë typhina[J]. American Journal of Botany, 1987, 74(11): 1716–1721.
- [30] 隋 丽, 徐文静, 张正坤, 等. GFP标记的球孢白僵菌在玉米中的定殖[J]. 中国生物防治学报, 2018, 34(6): 848–857.
- SUI L, XU W J, ZHANG Z K, et al. Colonization of GFP–tagged *Beauveria bassiana* in maize[J]. Chinese Journal of Biological Control, 2018, 34(6): 848–857. (in Chinese)
- [31] 史振声, 张喜华, 吴玉群, 等. 2005年辽宁省玉米减产的主要因素分析[J]. 辽宁农业科学, 2006(5): 19–21.
- SHI Z S, ZHANG X H, WU Y Q, et al. Analysis of main factors of maize yield reduction in Liaoning Province in 2005[J]. Liaoning Agricultural Sciences, 2006(5): 19–21. (in Chinese)
- [32] 李 红, 张松生, 谢志刚, 等. 玉米螟的发生量对玉米产量的影响[J]. 黑龙江气象, 2004(2): 17–19.
- LI H, ZHANG S S, XIE Z G, et al. Effect of occurrence of corn borer on maize yield[J]. Heilongjiang Meteorology, 2004(2): 17–19. (in Chinese)
- [33] 王朝敏, 薛春梅, 秦瑞芬. 玉米蚜虫的发生及防治[J]. 现代农业科技, 2021(11): 107, 113.
- WANG C M, XUE C M, QIN R F. Occurrence and control of maize aphids[J]. Modern Agricultural Science and Technology, 2021(11): 107, 113. (in Chinese)
- [34] 徐文静, 隋 丽, 高 鹏, 等. 球孢白僵菌可湿性粉剂防治玉米螟的研究与应用[J]. 中国生物防治学报, 2020, 36(6): 862–865.
- XU W J, SUI L, GAO P, et al. Study and application of wettable powder of *Beauveria bassiana* to control corn borer[J]. Chinese Journal of Biological Control, 2020, 36(6): 862–865. (in Chinese)
- [35] 林志伟, 曹强伟, 黄志岳, 等. 几丁质诱导球孢白僵菌产酶及杀虫作用研究[J]. 黑龙江农业科学, 2016(1): 64–66.
- LIN Z W, CAO Q W, HUANG Z Y, et al. Research on enzyme producing and insecticidal action of *Beauveria bassiana* induced by chitin[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2016(1): 64–66. (in Chinese)
- [36] 吴灵芝. 球孢白僵菌及其代谢毒素对家蚕血细胞的影响[D]. 晋中: 山西农业大学, 2023.
- [37] 田艺帆, 张正坤, 隋 丽, 等. 斜纹夜蛾高致病力生防真菌的筛选与鉴定[J]. 中国生物防治学报, 2024, 40(2): 282–290.
- TIAN Y F, ZHANG Z K, SUI L, et al. Screening and identification of biocontrol fungus with high pathogenicity against *Spodoptera litura*[J]. Chinese Journal of Biological Control, 2024, 40(2): 282–290. (in Chinese)
- [38] 赵雪怡, 柴军发, 张暄翊, 等. 木贼镰刀菌的鉴定及其对桃蚜的致病性测定[J]. 中国生物防治学报, 2023, 39(1): 69–76.
- ZHAO X Y, CHAI J F, ZHANG X Y, et al. Identification of *Fusarium equiseti* and its pathogenicity to peach aphid[J]. Chinese Journal of Biological Control, 2023, 39(1): 69–76. (in Chinese)
- [39] 陈洪瑞. 白僵菌素在尖孢镰刀菌导致香蕉枯萎病中的作用研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2020.
- [40] CLIFTON E H, JARONSKI S T, COATES B S, et al. Effects of endophytic entomopathogenic fungi on soybean aphid and identification of *Metarhizium* isolates from agricultural fields[J]. PLoS One, 2018, 13(3): e0194815.
- [41] 付 军. 球孢白僵菌对亚洲玉米螟产卵选择行为的调控机制[D]. 长春: 东北师范大学, 2018.
- [42] 隋 丽, 路 杨, 谢 敏, 等. 亚洲玉米螟对球孢白僵菌分生孢子和芽生孢子–玉米共生体的取食选择和嗅觉反应[J]. 昆虫学报, 2023, 66(11): 1482–1489.
- SUI L, LU Y, XIE M, et al. Feeding preference and olfactory responses of *Ostrinia furnacalis*(Lepidoptera: Pyralidae) to *Beauveria bassiana* aerial conidia and blastospores–corn symbionts[J]. Insect Science, 2023, 66(11): 1482–1489. (in Chinese)
- [43] 费泓强. 球孢白僵菌在苗期玉米中的定殖及对亚洲玉米螟保护酶的影响[D]. 长春: 吉林农业大学, 2016.
- [44] SUI L, LU Y, ZHU H, et al. Endophytic blastospores of *Beauveria bassiana* provide high resistance against plant disease caused by *Botrytis cinerea*[J]. Fungal Biology, 2022, 126(8): 528–533.
- [45] MORETTI A, MULÉ G, RITIENI A, et al. Cryptic subspecies and beauvericin production by *Fusarium subglutinans* from Europe[J]. International Journal of Food Microbiology, 2008, 127(3): 312–315.

(责任编辑: 姜媛媛)