

球孢白僵菌不同碳氮源的研究及对烟粉虱的时间-剂量-死亡率模型分析*

姜 灵** 谢 婷 洪 波 王新谱 贾彦霞^{1***}

(宁夏大学农学院, 银川 750021)

摘 要 【目的】明确不同碳、氮源对球孢白僵菌 *Beauveria bassiana* 生长的影响, 确定适合该菌株生长的碳、氮源; 通过研究球孢白僵菌对烟粉虱 *Bemisia tabaci* 的致病力, 评价球孢白僵菌防治烟粉虱的潜力。

【方法】在培养基中添加不同碳、氮源, 研究其对球孢白僵菌生长速率和产孢量的影响, 用浸叶法研究不同孢子浓度 (1×10^4 、 1×10^5 、 1×10^6 、 1×10^7 、 1×10^8 个/mL) 的球孢白僵菌对烟粉虱的致病力并利用时间-剂量-死亡率模型对数据进行拟合, 分析该模型的时间效应和剂量效应。【结果】蔗糖作为碳源、酵母作为氮源时球孢白僵菌的生长速率快和产孢量高; 利用时间-剂量-死亡率模型对测定的数据进行拟合分析得出, 随着接种天数的增加, 球孢白僵菌的 LC_{50} 、 LC_{90} 逐渐降低, 剂量效应增强; 随着孢子浓度的增加, LT_{50} 逐渐降低, 时间效应增强。【结论】球孢白僵菌的合适碳源为蔗糖, 最适氮源为酵母。该菌株对烟粉虱有较强致病力, 1×10^8 个/mL 的孢子浓度可作为防治烟粉虱的理想浓度, 本试验为球孢白僵菌对烟粉虱的生物防治提供有力依据。

关键词 球孢白僵菌, 碳源, 氮源, 致病力, 时间-剂量-死亡率模型

Effects of different carbon and nitrogen sources on *Beauveria bassiana* and a time-dose-mortality model of effectiveness of *B. bassiana* as a biological control for *Bemisia tabaci*

JIANG Ling** XIE Ting HONG Bo WANG Xin-Pu JIA Yan-Xia***

(School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

Abstract 【Objectives】To understand the effects of different carbon and nitrogen sources on the growth of *Beauveria bassiana*, identify optimum carbon and nitrogen sources for this species, investigate the virulence of *Bemisia tabaci* and evaluate the potential of *B. bassiana* as a biological control for this pest. 【Methods】The growth and sporulation of *B. bassiana* were investigated using growth medium with different carbon and nitrogen sources, and the virulence of *B. bassiana* to *B. tabaci* was measured by immersing leaves in a conidial suspension at concentrations of 1×10^4 , 1×10^5 , 1×10^6 , 1×10^7 , 1×10^8 conidia/mL. A time-dose-mortality model was used to analyze the effects of dosage and time on the virulence of *B. bassiana* to *B. tabaci*. 【Results】*B. bassiana* maintained higher growth and sporulation rates in medium containing sucrose and yeast. A time-dose-mortality model showed that LC_{50} and LC_{90} decreased over time, whereas the dose effect increased. The LT_{50} decreased at higher conidial suspension concentrations and the time effect increased. 【Conclusion】The best carbon source was sucrose and the best nitrogen source was yeast. *B. bassiana* had high virulence to *B. tabaci* and the best control was achieved at a concentration was 1×10^8 conidia/mL. These results indicate that *B. bassiana* is a promising biological control agent for *B. tabaci*.

Key words *Beauveria bassiana*, carbon sources, nitrogen source, virulence, time-dose-mortality model

*资助项目 Supported projects: 宁夏“十三五”重大科技专项(2016BZ09-03)

**第一作者 First author, E-mail: 1285615808@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: helenjia_2006@126.com

收稿日期 Received: 2017-08-16, 接受日期 Accepted: 2017-11-21

烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 属半翅目 (Hemiptera) 粉虱科 (Aleyrodidae), 是设施蔬菜的主要害虫之一。其寄主广泛, 杂食性强, 可为害包括茄科和豆科蔬菜在内的 121 科 898 种植物 (向玉勇等, 2004; 张灿等, 2015)。烟粉虱的若虫和成虫吸取寄主植物的汁液, 造成叶片退绿、卷曲, 其繁殖力强, 对设施蔬菜为害十分严重。由于化学杀虫剂的高频、大量使用, 造成害虫抗药性增加, 贾尊尊等 (2017) 发现吐鲁番地区的烟粉虱成虫对吡虫啉、啉虫脒等新烟碱类杀虫剂抗性上升较快, 此外化学杀虫剂对环境和人畜的安全性也存在风险。因此, 利用虫生病原真菌防治害虫是众多学者研究的热点。

球孢白僵菌 *Beauveria bassiana* 是一种广谱的虫生病原真菌, 可侵染 149 科 700 多种昆虫 (林海萍等, 2006), 我国已登记注册 20 余种白僵菌产品 (周哲宇等, 2016), 主要用于防治玉米螟、马尾松毛虫、甘薯象甲等农林害虫 (李增智, 2015), 刘兴磊等 (2011) 还用于防治大豆蚜虫, 对温室害虫的防治主要为烟粉虱 (Wraight, 1998; 曹伟平等, 2007; 王登杰等, 2015; 王艳秋等, 2016)。设施园艺是宁夏战略主导产业之一, 粉虱又是为害设施蔬菜的主要害虫, 目前宁夏地区利用虫生真菌防治害虫并不广泛, 通过探究球孢白僵菌对该地区粉虱的防治效果, 为生物防治提供有效途径。球孢白僵菌可利用多种营养物质来满足自身生长, 包括碳源、氮源及微量元素 (陆晴等, 2008), 不同的营养物质会影响球孢白僵菌的生长和产孢, 进而影响杀虫活性 (李农昌等, 1996)。本试验研究 5 种碳源和 5 种氮源对球孢白僵菌生长的影响, 筛选球孢白僵菌生长最佳的碳源和氮源; 在室内对烟粉虱若虫进行生物测定, 利用时间-剂量-死亡率模型 (简称 TDM 模型) 对球孢白僵菌对烟粉虱致病力进行模拟分析, 得出球孢白僵菌对烟粉虱的时间效应和剂量效应, 进一步明确球孢白僵菌对烟粉虱的防治潜力, 为温室大规模应用提供有力依据。

1 材料与方 法

1.1 供试菌株与虫源

供试菌株: 球孢白僵菌 (*B. bassiana*) 编号

为 BNCC 122077, 由苏州北纳创联生物技术有限公司提供, 在前期试验中对烟粉虱有较高的致病力。

供试虫源: 饲养于宁夏大学农科实训基地的温室, 温室中种植番茄, 品种为京番 301。

试验时将盆栽的番茄植株放入温室, 48 h 后取出, 清除所有成虫后放入光照培养箱, 25℃ 下培养, 12 d 后选取带有 3 龄若虫的叶片备用。

1.2 不同碳源对球孢白僵菌生长的影响

基础培养基: 葡萄糖 30 g、 NaNO_3 2 g、KCl 0.5 g、 K_2HPO_4 1 g、 MgSO_4 0.5 g、 FeSO_4 0.01 g、琼脂粉 20 g、 H_2O 1 L。根据 8 g/L 的含碳量, 以蔗糖、麦芽糖、乳糖、山梨醇、可溶性淀粉替换基础培养基的葡萄糖, 制成含不同碳源的培养基。将生长均匀的球孢白僵菌用直径 5 mm 的打饼器制出菌饼, 放入不同的培养基中央, 每种培养基设 5 次重复, (25 ± 1)℃ 培养。每隔 2 d, 利用十字交叉法测量其直径, 10 d 后, 计算球孢白僵菌的生长速率并在菌落边缘与中心 1/2 处用直径 5 mm 的打饼器制出 2 个菌饼, 放入 20 mL 含 0.05% 吐温 80 的无菌水中, 磁力搅拌器充分混匀, 4 层纱布过滤, 再次混匀后血球计数板计数, 计算产孢量。

1.3 不同氮源对球孢白僵菌生长的影响

同 1.3 的基础培养基, 根据 0.5 g/L 的含氮量, 以硫酸铵、尿素、蛋白胨、酵母粉、甘氨酸替换基础培养基中的硝酸钠, 制成不同氮源的培养基。接种和统计方法同 1.3。

1.4 球孢白僵菌对烟粉虱若虫的致病力测定

将 PDA 培养基上培养 10 d 的球孢白僵菌的孢子粉轻轻刮入含 0.05% 吐温 80 的无菌水中, 充分洗脱后, 磁力搅拌器充分混匀, 4 层纱布过滤, 充分混匀后, 血球计数板计数, 将孢子浓度调至 1×10^8 个/mL, 依次稀释为 1×10^7 、 1×10^6 、 1×10^5 、 1×10^4 个/mL。选取带有若虫的番茄叶片, 每叶片保留大小一致的 30 头若虫, 多余若虫用接种针轻轻挑去。将带有若虫的叶片分别浸入不同浓度的孢子悬液中, 30 s 后取出, 置于吸

水纸上自然晾干,然后放入有滤纸保湿的培养皿中,叶柄处用无菌水浸湿的棉球包住。培养皿用保鲜膜封口,用昆虫针扎出小孔,保证皿内外空气正常流动,培养皿置于光照培养箱内(26 ± 1),相对湿度 80%, L:D=14:10 下培养,每个处理设 3 次重复,每天观察记录粉虱的死亡情况,计算累计死亡率。将死亡的粉虱轻轻挑入滤纸保湿的培养皿中保湿培养,有菌丝长出为有效侵染致死。以浸入 0.05%吐温 80 的无菌水的处理为对照。

1.5 数据处理

菌株生长速率、产孢量利用 Duncan's 新复极差法分析数据的差异显著性。

粉虱致病力的数据利用时间-剂量-死亡率模型(简称 TDM 模型)进行拟合分析,方法参考唐启义和冯明光等(2007):受试生物在时间 t_j ($j=1, 2, \dots, j$)被供试因子的剂量 d_i ($i=1, 2, \dots, i$)致死的概率表达见式(1)。

$$p_{ij}=1-\exp[-\exp(\tau_i + \beta \lg(d_i))] \quad (1)$$

式(1)中, β 为每个存在的每个供试受体所接受的活(毒)性分子的平均数目,即剂量效应的斜率, τ_j 是至时间 t_j 的时间效应参数, p_{ij} 是剂量 d_i 在第 j 个时间单位产生的累计死亡概率,由于累计死亡率概率在时间上是连续的,因此考虑在时间区间 $[t_{i-1}, t_j]$ 内可能遭受的死亡率即条件死亡概率即条件死亡概率,可表示为式(2)。

$$p_{ij}=1-\exp[-\exp(\gamma_j + \beta \lg(d_i))] \quad (2)$$

式(2)中 β 与(1)中含义相同, γ_j 为描述时间区间 $[t_{i-1}, t_j]$ 内时间效应的待估参数,由于条件死亡概率是独立的随机变量,所以式(2)更适于进行模型的拟合。该式可通过二项分布最大似然函数的逼近,获得 γ_j 和 β 的估计值。

所有数据的分析和模型的模拟通过 DPS7.05 数据处理软件完成。

2 结果与分析

2.1 不同碳源对球孢白僵菌生长的影响

不同碳源对球孢白僵菌的生长速率和产孢量的影响不同,蔗糖作为碳源时,球孢白僵菌生

长最快,生长速率能达到 2.51 mm/d,显著高于其他碳源($P<0.05$),其次为葡萄糖,可溶性淀粉和麦芽糖,而甘露醇和山梨醇作为碳源时,菌株生长较慢,生长速率在不同碳源中均存在显著差异($P<0.05$);产孢量在蔗糖和可溶性淀粉培养基中较高,分别为 9.07×10^5 、 9.0×10^5 个/mL,二者之间无显著差异,但显著高于其他碳源($P<0.05$),其次为甘露醇、葡萄糖、麦芽糖,在山梨醇中产孢最少(表 1)。

表 1 不同碳源对球孢白僵菌生长指标的影响
Table 1 Effects of different carbon sources on the growth of *Beauveria bassiana*

碳源 Carbon sources	生长速率(mm/d) Rate of growth	产孢量(10^5 个/mL) Sporulation
蔗糖 Sucrose	$2.51 \pm 0.10a$	$9.07 \pm 0.41a$
可溶性淀粉 Soluble starch	$2.13 \pm 0.06b$	$9.00 \pm 0.42a$
甘露醇 Mannite	$1.56 \pm 0.05d$	$6.47 \pm 0.35b$
麦芽糖 Maltose	$1.82 \pm 0.05c$	$5.80 \pm 0.58bc$
山梨醇 Sorbitol	$1.34 \pm 0.01e$	$4.40 \pm 0.35c$
葡萄糖 Glucose(CK)	$2.29 \pm 0.05b$	$6.53 \pm 0.35b$

表中数据为平均数 $\pm$ 标准误,同列数据后标有不同小写字母表示差异显著(Duncan's 新复极差法, $P<0.05$)。表 2 同。

Data in the table are mean $\pm$ SE, and followed by the different letters in the same column indicate significant difference (Duncan's new multiple range test, $P<0.05$). The same as table 2.

2.2 不同氮源对球孢白僵菌生长的影响

不同氮源对球孢白僵菌的生长速率和产孢量影响不同,酵母为氮源时,球孢白僵菌生长最快,生长速率为 4.48 mm/d,显著高于其他氮源($P<0.05$),其次为蛋白胨,生长速率可达到 4.21 mm/d,而在硫酸铵、尿素、甘氨酸和硝酸钠培养基中生长较慢,菌株的生长速率都在 2 mm/d 左右,差异不显著;球孢白僵菌的产孢量在酵母培养基中最高,可达到 12.27×10^5 个/mL,与其他氮源差异显著($P<0.05$),其次为蛋白胨、甘氨酸,产孢较少的硫酸铵、硝酸钠、尿素培养基,三者之间无显著差异($P<0.05$)。各种供试

氮源比较,有机氮源的生长速率和产孢量均高于无机氮源(表2)。

表 2 不同氮源对球孢白僵菌生长指标的影响
Table 2 Effects of different nitrogen sources on the growth of *Beauveria bassiana*

氮源	生长速率 (mm/d)	产孢量 (10 ⁵ 个/mL)
Nitrogen sources	Rate of growth	Sporulation
酵母 Yeast	4.48 ± 0.02a	12.27 ± 0.58a
蛋白胨 Peptone	4.21 ± 0.06b	8.87 ± 0.57b
甘氨酸 Glycine	2.66 ± 0.10c	7.64 ± 0.13c
硫酸铵 (NH ₄) ₂ SO ₄	2.14 ± 0.10d	6.40 ± 0.12cd
尿素 Carbamide	2.30 ± 0.07d	5.86 ± 0.12d
硝酸钠 NaNO ₃ (CK)	2.29 ± 0.05d	6.27 ± 0.13d

2.3 不同浓度的球孢白僵菌对烟粉虱的致病力

由图 1 可以看出,球孢白僵菌的孢子浓度越大,对粉虱的致病力越强,死亡率越高;接种后时间越长,各浓度下粉虱的死亡率也逐渐增加,在接种 2 d 后,所有处理的粉虱若虫开始死亡,孢子浓度为 1 × 10⁸ 个/mL 时,侵染 7 d 的粉虱累积校正死亡率可达到 82.76%,处理死亡的若虫保湿培养后均表现出为真菌侵染致死的症状,即虫体表面长出菌丝,随后产生大量粉状孢子。

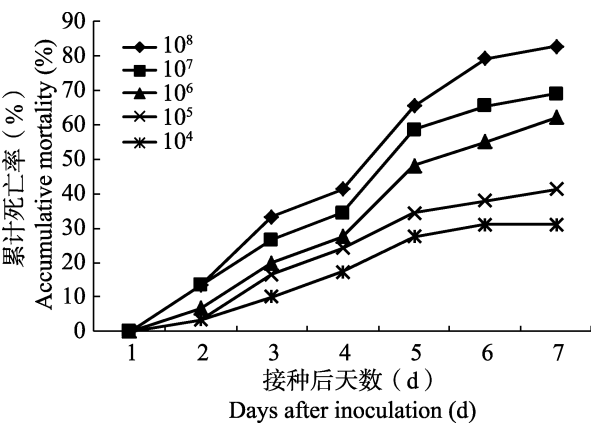


图 1 接种球孢白僵菌后烟粉虱的逐日累积死亡率
Fig. 1 The daily accumulative mortality of *Bemisia tabaci* after treatment with *Beauveria bassiana*

2.4 球孢白僵菌对烟粉虱致病力的时间-剂量-死亡率模型

利用时间-剂量-死亡率模型对图 1 处理的数据进行模拟,各参数的估计值 β 、 γ_j 的 t -检验均

达到极显著水平,累积时间效应参数 τ_i 随着接种时间的增加而增大,说明供试菌株的剂量和时间对烟粉虱的死亡率作用显著。由于接种菌株 1 d 后,无粉虱死亡,因此模型从接种后第 2 天的数据开始进行模拟分析。该条件死亡率模型进行 Hoser-Lemeshown 拟合度分析得出: $\chi^2=2.3631$, 由于 $df=8$ 时, $\chi^2_{0.05}=15.51$, 现 $\chi^2<15.51$, 因此所建模型拟合不存在异质性,即能无偏差的描述不同浓度的球孢白僵菌与烟粉虱间的互作关系(表 3)。

2.5 球孢白僵菌对烟粉虱致死的剂量效应

由图 2 得出,根据 TDM 模型估计出球孢白僵菌侵染烟粉虱若虫不同时间的剂量效应,随着接种天数的增加,粉虱致死的孢子浓度随之降低, LC_{50} 、 LC_{90} 也逐渐降低,剂量效应增强;在接种 7 d 后, LC_{50} 、 LC_{90} 的估计值对应的孢子浓度分别为 2.21×10^5 个/mL、 7.95×10^8 个/mL,在实际试验中,接种 7 d 后,孢子浓度为 1×10^8 个/mL 时粉虱的累积死亡率没有达到 90%,因此 LC_{90} 的估计值偏大。

2.6 球孢白僵菌对烟粉虱致死的时间效应

根据 TDM 模型估计出球孢白僵菌侵染烟粉虱若虫致死的时间效应,随着孢子浓度的增加, LT_{50} 逐渐降低, 1×10^6 、 1×10^7 、 1×10^8 个/mL 的孢子浓度下对应的 LT_{50} 分别为 5.42、4.56、4.02 d,由于孢子浓度为 1×10^4 、 1×10^5 个/mL 时,粉虱死亡率未达到 50%,所以无法计算 LT_{50} ,在整个试验处理中各浓度均为达到 90% 的死亡率,因此也无法计算 LT_{90} 。

3 结论与讨论

营养物质是影响球孢白僵菌生长的主要因素之一,主要包括碳源、氮源、无机盐及微量元素等,营养物质不足,会导致菌株生长受限,产孢量减少,从而影响菌株的稳定性及杀虫活性 (James, 2001; 程国华等, 2006; 齐永霞等, 2011)。碳、氮源作为主要的营养物质,对保持球孢白僵菌侵染力及菌株稳定性有重要意义。

表 3 球孢白僵菌对烟粉虱若虫的 TDM 模型模拟与参数估计
Table 3 Parameters estimated by fitting the time-dose-mortality (TDM) model to assay data of *Beauveria bassiana* against the nymphs of *Bemisia tabaci*

条件概率模型 Conditional mortality model					累计概率模型 Cumulative mortality mode			
参数 Parameter	估计值 Value	标准误差 SE	<i>t</i> -检验 <i>t</i> -test	<i>P</i> 值 <i>P</i> value	参数 Parameter	估计值 Value	方差 τ	协方差 τ, β
β	0.337 6	0.079 6	4.244 2	0.000 3	β	0.337 6	0.001 1	0.001 1
γ_2	- 4.610 8	0.603 7	7.637 3	0.000 1	τ_2	- 4.610 8	0.065 9	- 0.007 6
γ_3	- 3.956 5	0.563 4	7.022 1	0.000 1	τ_3	- 3.537 9	0.054 9	- 0.007 5
γ_4	- 4.080 6	0.566 8	7.199 3	0.000 1	τ_4	- 3.079 8	0.051 9	- 0.007 4
γ_5	- 3.280 4	0.546 5	6.003 0	0.000 1	τ_5	- 2.481 9	0.050 1	- 0.007 4
γ_6	- 3.950 1	0.596 9	6.617 3	0.000 1	τ_6	- 2.274 6	0.049 6	- 0.007 4
γ_7	- 4.489 3	0.672 9	6.671 8	0.000 1	τ_7	- 2.171 0	0.049 3	- 0.007 3

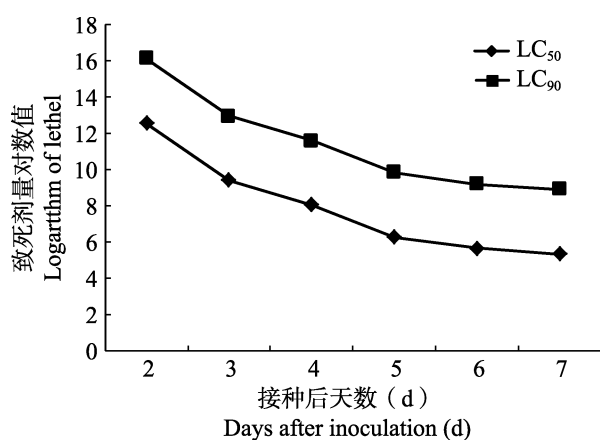


图 2 球孢白僵菌对烟粉虱若虫致死剂量对数值
Fig. 2 LC_{50} and LC_{90} values of *Beauveria bassiana* against the nymphs of *Bemisia tabaci*

本试验研究了不同碳氮营养对球孢白僵菌生长指标的影响,结果表明:在不同供试碳源培养基中,球孢白僵菌产孢量正常,但菌苔较薄,颜色呈白色偏黄。蔗糖作碳源时,球孢白僵菌生长最快且产孢最高,即球孢白僵菌对蔗糖的利用率高,这与齐永霞等(2011)人研究结果一致;在不同供试氮源培养基中,球孢白僵菌生长茂盛,菌苔较厚,颜色正常呈乳白色,在酵母培养基中生长最快且产孢最高,陆晴等(2008)研究中指出尿素和硫酸铵等抑制球孢白僵菌生长及产孢,但本试验中尿素和硫酸铵作为氮源时,生长指标较低,并未表现出抑制,由于试验菌株为购买菌株,在生产说明书上只说明了适合真菌通用的 PDA 培养基,最适的碳源、氮源并未给出,该试验研究不同的碳氮源对菌株生长及产孢的

影响,选取蔗糖为最适碳源,酵母为最适氮源,使菌株增加产孢,为大田试验提供产孢基础。通常菌株在经过继代培养后总会出现杀虫活性下降的现象,这与菌株培养的条件有关,选择合适的培养条件是本试验今后要研究的重要内容。

时间-剂量-死亡率模型将时间和剂量效应统一到一个模型中,同时分析时间、剂量及两者互作的效应,更能充分体现生物测定数据的完整性和客观性,有利于评价微生物杀虫剂对害虫防治效果,对生物测定有重要理论和实践价值(谢宁等,2010;王定锋等,2013)。通过时间-剂量-死亡率模型分析致病力,可以从不同角度评价菌株的防治效果。长期以来,诸多研究者利用虫生真菌防治粉虱,但是菌株的来源和种类不同,对粉虱的防治效果也有差别,王联德等(2003)利用蜡蚧轮枝菌 Vp28、V16063 防治烟粉虱,两株菌的致死中时 LT_{50} 在孢子浓度为 10^5 - 10^6 个/mL 时接近,但孢子浓度增加或减少两株菌表现出不同的杀虫效果,田晶等(2017)利用玫烟色棒束孢 IF-1106 防治不同龄期的烟粉虱,对 3 龄若虫的死亡率未达到 50%,在本试验中,当球孢白僵菌孢子浓度为 10^8 个/mL 时, LC_{50} 为 4.02 d,防治效果强于玫烟色棒束孢 IF-1106,因此, 1×10^8 个/mL 的孢子浓度可作为防治烟粉虱的理想浓度。由 TDM 模型分析得出的 β 值为 0.3376,该值小于国外研究多种杀虫剂的参数估计范围(1.4-3.5)(Preisler and Robertson, 1989),说明该菌株与化学杀虫剂相比,前期的杀虫效果较

慢,符合微生物杀虫的一般规律。若在温室施用该菌株,要达到理想的防治效果,对温度、湿度等环境条件要求较高,摸索温室中最佳施用条件也是下一步试验研究的内容,从而安全有效地控制烟粉虱。

参考文献 (References)

- Cao WP, Wang JY, Feng SL, Wang RY, Du LX, Song J, Chen HY, 2007. Selection of HFW-05 strain by UV mutagenesis of *Beauveria bassiana* and its virulence to *Bemisia tabaci* nymph. *Chinese Journal of Biological Control*, 23(2): 133–137.[曹伟平, 王金耀, 冯书亮, 王容燕, 杜立新, 宋健, 陈红印, 2007. 球孢白僵菌 HFW-05 的诱变筛选及其对烟粉虱若虫的毒力测定. 中国生物防治, 23(2): 133–137.]
- Cheng GH, Shu J, Ding KJ, 2006. Study on Nutrition demand and culture condition of *Beauveria bassiana*. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 22(5): 365–368.[程国华, 舒静, 丁克坚, 2006. 球孢白僵菌营养需求及培养条件研究. 中国农学通报, 22(5): 365–368.]
- James RR, 2001. Effects of exogenous nutrients on conidial germination and virulence against the silverleaf whitefly for two *Hyphomycetes*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 77(2): 99–107.
- Jia ZZ, Wang XW, Fu KY, Ding XH, Guo WC, Jiang WH, Tuerxun A, Kader A, 2017. Biotype identification of *Bemisia tabaci* and 11 kinds of common pesticides resistance status in Xinjiang main agricultural areas. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 54(2): 304–312.[贾尊尊, 王小武, 付开赞, 丁新华, 郭文超, 吐尔逊·阿合买提, 姜卫华, 卡德·艾山, 2017. 新疆主要农区烟粉虱生物型鉴定及其对 11 种常用杀虫剂的抗性监测. 新疆农业科学, 54(2): 304–312.]
- Li NC, Fan MZ, Li CR, Li H, Gao ZH, Zhu RD, 1996. Relationship between culture condition and virulence of *Beauveria bassiana*. *Journal of Anhui Agricultural University*, 23(3): 254–259.[李农昌, 樊美珍, 李春如, 李华, 高智辉, 朱润德, 1996. 白僵菌有关培养条件及其与毒力关系的研究. 安徽农业大学学报, 23(3): 254–259.]
- Li ZZ, 2015. History, progress and current status of the application of fungi against pest insects in China. *Chinese Journal of Biological Control*, 31(5): 699–711.[李增智, 2015. 我国利用真菌防治害虫的历史、进展及现状. 中国生物防治学报, 31(5): 699–711.]
- Lin HP, Han ZM, Zhang X, Mao SF, 2006. Current research situation on *Beauveria bassiana* and prospects of how to improve its pesticidal effects. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 23(5): 575–580.[林海萍, 韩正敏, 张昕, 毛胜凤, 2006. 球孢白僵菌研究现状及提高其杀虫效果展望. 浙江林学院学报, 23(5): 575–580.]
- Liu XL, Zhang ZG, Xu WJ, Liu Y, Wang JG, Li QY, 2011. Toxicity of fifteen strains of *Beauveria bassiana* against *Aphis glycines*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(6): 1699–1702.[刘兴磊, 张正坤, 徐文静, 刘影, 王金刚, 李启云, 2011. 球孢白僵菌对大豆蚜毒力的室内生物学测定. 应用昆虫学报, 48(6): 1699–1702.]
- Lu Q, Cao WP, Dong JZ, Wang JY, Feng SL, Wang RY, Du LX, 2008. Effects of different carbon and nitrogen sources on the growth and extracellular protease production of *Beauveria bassiana* HFW-05. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 23(5): 142–146.[陆晴, 曹伟平, 董建臻, 王金耀, 冯书亮, 王容燕, 杜立新, 2008. 不同碳、氮营养对球孢白僵菌 HFW-05 的生长及胞外蛋白酶产量的影响. 华北农学报, 23(5): 142–146.]
- Preisler HK, Robertson JL, 1989. Analysis of time-dose-mortality data. *Journal of Economic Entomology*, 82(6): 1534–1542.
- Qi YX, Chen FX, Li ZZ, 2011. Effect of Carbon sources and nitrogen sources on the biological characteristics and antifungal activity of *Beauveria bassiana*. *Acta Laser Biology Sinica*, 20(1): 38–44.[齐永霞, 陈方新, 李增智, 2011. 不同碳、氮营养对球孢白僵菌生物学特性和抑菌活性的影响. 激光生物学报, 20(1): 38–44.]
- Tang QY, Feng MG, 2007. DPS Data Processing System: Experimental Design, Statistical Analysis and Data Mining. Beijing: Science Press. 336–342.[唐启义, 冯明光, 2007. DPS 数据处理系统: 实验设计、统计分析及数据挖掘. 北京: 科学出版社. 336–342.]
- Tian J, Tian HK, Diao HL, Fu SJ, Hao C, Ma RY, 2017. Time-dose-mortality model of *Isaria fumosorosea* against *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 46(1): 70–75.[田晶, 田浩楷, 刁红亮, 付淑慧, 郝赤, 马瑞燕, 2017. 玫烟色棒束孢对烟粉虱致病的时间-剂量-死亡率模型分析. 河南农业科学, 46(1): 70–75.]
- Wang DF, Liu FJ, Wu GY, 2013. Time-dose-mortality Model Analysis of *Beauveria bassiana* XJBb 3005 against *Myloecerus aurolinatus*. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 28(8): 807–811.[王定锋, 刘丰静, 吴光远, 2013. 球孢白僵菌 XJBb3005 对茶丽纹象甲致病力的时间-剂量-死亡率模型分析. 福建农业学报, 28(8): 807–811.]
- Wang DJ, Wu SY, Lei ZR, Wang HH, 2015. Transcriptome analysis

- of *Bemisia tabaci* nymphs infected with *Beauveria bassiana*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(1): 47–55.[王登杰, 吴圣勇, 雷仲仁, 王海鸿, 2015, 感染球孢白僵菌的烟粉虱若虫免疫应答转录组分析. 应用昆虫学报, 52(1): 47–55.]
- Wang LD, Huang J, Lin GY, Liang ZS, 2003. The time-dose-mortality model of two *Verticillium lecanii* isolates on sweetpotato whitefly, *Bemisia tabaci*. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*, 32(2): 167–171. [王联德, 黄建, 林谷园, 梁智生, 2003. 蜡蚧轮枝菌对烟粉虱的时间-剂量-死亡率模型研究. 福建农业大学学报, 32(2): 167–171.]
- Wang YQ, Zhou TT, Lin HF, Jin P, Li Mao Y, Chen DX, 2016. Time-dose-mortality of the *Beauveria bassiana* strain Bb84 on Q-biotype *Bemisia tabaci*. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 18(4): 459–464.[王艳秋, 周婷婷, 林华峰, 金鹏, 李茂业, 陈德鑫, 2016. 球孢白僵菌 Bb84 对 Q 型烟粉虱的时间-剂量-死亡率模型分析. 农药学学报, 18(4): 459–464.]
- Wraight SP, Carruthers RI, Bradley CA, Jaronski ST, Lacey LA, Wood P, Galaini-Wraight S, 1998. Pathogenicity of the entomopathogenic fungi *Paecilomyces* spp. and *Beauveria bassiana* against the silverleaf whitefly, *Bemisia argentifolii*. *Invertebr. Pathol.*, 71(3): 217–226.
- Xiang YY, Li ZZ, Zhang F, Luo C, 2004. Progress of study on *Bemisia tabaci* (Gennadius) and *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood). *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 23(4): 352–359.[向玉勇, 李子忠, 张帆, 罗晨, 2004. 烟粉虱和温室粉虱的研究进展. 山地农业生物学报, 23(4): 352–359.]
- Xie N, Wang ZK, Zhang JW, Chen H, Yin YP, 2010. Time-dose-mortality model analysis of emulsifiable powder formulation of *Metarhizium anisopliae* CQMa128 against *White Grubs*. *Chin. J. Biological Control*, 26(4): 436–441.[谢宁, 王中康, 张建伟, 陈环, 殷幼平, 2010. 绿僵菌 CQMa128 乳粉剂对蛴螬时间-剂量-死亡率模型分析. 中国生物防治, 26(4): 436–441.]
- Zhang C, Wang XM, Ren SX, 2015. Review of current research on *Bemisia tabaci* (Gennadius). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(1): 32–46.[张灿, 王兴民, 任顺祥, 2015. 烟粉虱热点问题研究进展. 应用昆虫学报, 52(1): 32–46.]
- Zhou ZY, Zhang HH, Wu Hao, Zhu Hong, 2016. Pathogenicity and infestation differentiations of *Beauveria bassiana* against *Bemisia tabaci* and *Plutella xylostella*. *Chinese Journal of Biological Control*, 32(6): 728–734.[周哲宇, 张航航, 吴昊, 朱虹, 2016. 球孢白僵菌对烟粉虱和小菜蛾的致病力及其侵染差异分析. 中国生物防治学报, 32(6): 728–734.]
- Zhu MY, Tian L, 2012. Advanced in the research of conidium preparation additives and formulations of *Beauveria bassiana*. *Journal of Shandong Polytechnic University*, 26(1): 13–17.[朱明媛, 田丽, 2012. 球孢白僵菌分生孢子制剂助剂及剂型研究进展. 山东轻工业学院学报, 26(1): 13–17.]