

# 球孢白僵菌植物内生性及其应用研究进展

路 杨, 徐文静, 隋 丽, 汪洋洲, 张正坤\*, 李启云\*

(吉林省农业科学院植物保护研究所/农业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, 吉林 公主岭 136100)

**摘 要:**球孢白僵菌(*Beauveria bassiana*)是世界上研究和应用最多的昆虫病原真菌之一,已在害虫生物防治方面发挥了重要的作用。近年研究表明,球孢白僵菌具有植物内生性,能够在自然状态下或采用不同人工接种方式定殖在植物中,对多种植物害虫、病原菌有很好的抑制作用,可以提高寄主作物的抗病虫能力和促进作物生长,因此,其具有双重生防活性和促生作用。本文在介绍白僵菌植物内生性的基础上对植物内生白僵菌在植物保护中的应用进行综述,对利用植物内生菌防治植物病虫害存在的问题及未来发展前景进行了讨论。

**关键词:**球孢白僵菌;植物内生菌;双重生防活性;促生作用

中图分类号:S476

文献标识码:A

文章编号:1003-8701(2016)01-0073-05

## *Beauveria bassiana*: Endophytic Colonization and Applications in Plant Protection

LU Yang, XU Wenjing, SUI Li, WANG Yangzhou, ZHANG Zhengkun\*, LI Qiyun\*

(Institute of Plant Protection, Jilin Academy of Agricultural Sciences / Key Laboratory of Integrated Pest Management on Crops in Northeastern China, Ministry of Agriculture / Jilin Key Laboratory of Agricultural Microbiology, Gongzhuling 136100, China)

**Abstract:** *Beauveria bassiana* was one of the most widely studied insect pathogenic fungi in the world, and it played an important role in the biological control of pests. However, recent research showed that *B. bassiana* could occur as endophytes by colonization naturally or inoculation artificially. Endophytic *B. bassiana* could not only improve the pests and diseases resistance of the host plants, but also promote their growth, which showed *B. bassiana* was a dual biocontrol microbe with growth promoting activity on host plants. This paper summarized the progress of endophytic colonization of *B. bassiana* and its application in plant protection. In addition, the problems and prospects about endophytic *B. bassiana* on biological control of plant diseases and pests were discussed.

**Key words:** *Beauveria bassiana*; Endophyte; Dual biocontrol; Growth promoting activity

昆虫病原真菌在昆虫数量上起着重要的调控作用,是具有广泛应用前景的生物杀虫剂之一。球孢白僵菌因其寄生范围广,可侵染包括15个目、149个科的700多种昆虫及蜚蠊目的6科10余

种螨和蜉,易大规模生产等特点,从而被认为是目前世界上研究和应用最多的昆虫病原真菌之一<sup>[1]</sup>。近年研究发现,球孢白僵菌对(*Beauveria bassiana*)多种土传病原菌和叶部病害病原菌具有一定拮抗能力,是一种双重生防菌。球孢白僵菌能抑制小麦全蚀病菌(*Gaeumannomyces graminis*)<sup>[2]</sup>、蜜环菌(*Armillaria mellea*)<sup>[3]</sup>、尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)<sup>[4-5]</sup>、灰霉病菌(*Botrytis cinerea*)<sup>[5]</sup>和立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)<sup>[6]</sup>等多种病原菌的生长。除此之外,球孢白僵菌还可以通过诱导终极腐霉(*Pythium ultimum*)、德氏腐霉(*P. debaryanum*)和小麦颖枯病菌(*Septoria nodorum*)的细胞壁溶解来达到抑菌的作用<sup>[7]</sup>。在我国,球孢白僵菌已被广泛应用于亚洲玉米螟(*Ostrinia fur-*

收稿日期:2015-08-23

基金项目:吉林省农业微生物研究与利用创新团队(20121812);吉林省留学人员科技创新创业项目(0010504);吉林省科技厅青年基金(20130522064JH);吉林省人力资源和社会保障厅博士后基金(0010406);吉林省农业科学院博士启动基金(c4207010305)

作者简介:路 杨(1983-),男,助理研究员,博士,主要从事生物农药研究。

通讯作者:张正坤,男,博士,副研究员,E-mail: zhangzhengkun1980@126.com

李启云,男,博士,研究员,E-mail: qyli@cjaas.com

*nacalis* Guenée)和马尾松毛虫(*Dendrolimus punctatus* Walker)等多种大田及林业害虫的防治。近5年来,仅吉林省每年通过白僵菌制剂防治玉米螟面积就达33万hm<sup>2</sup>左右。

植物内生菌(Endophyte)一词是由德国科学家De Bary于1866年首先提出的,将其定义为生活在植物组织内的微生物,以区分那些生活在植物表面的表生菌<sup>[8]</sup>。随着研究的深入,目前植物内生菌泛指那些在其生活史的一定阶段或全部阶段生活于健康植物的各种组织和器官内部,又不引起植物明显病害的微生物<sup>[9-10]</sup>。近年来的研究表明,几乎所有植物中都存在内生菌,其种类极其丰富,主要包括:真菌、细菌和放线菌等。它们主要生长在植物表皮下的组织当中。植物内生菌长期生活于植物体内的特殊环境中并与植物协同进化,建立了一种互惠共生关系:一方面内生菌从寄主植物中获得养分和稳定的生长环境;另一方面,寄主植物可以利用内生菌或内生菌产生的代谢产物促进自身的生长及防止外部环境和病虫害的破坏等<sup>[11]</sup>。

近年来有越来越多的研究表明球孢白僵菌具有植物内生性,是一种植物内生菌。已有许多利用球孢白僵菌植物内生性提高植物对病虫害抗性的研究报道。本文将在介绍白僵菌植物内生性的基础上对植物内生白僵菌在植物保护中的应用进行综述和展望。

## 1 白僵菌菌株的植物内生性

近年研究表明,一些昆虫病原真菌能够在自然状态下或采用不同的人工接种方式定殖在植物中<sup>[8]</sup>。其中,球孢白僵菌是目前研究最为深入的植物内生昆虫病原真菌之一<sup>[11-24]</sup>。Bing和Lewis<sup>[11]</sup>首次从玉米中发现了球孢白僵菌,他们推测白僵菌与玉米植株是一种共生的关系,一方面玉米植株为白僵菌提供营养和生存空间,另一方面寄生的白僵菌可防止植食性昆虫对玉米植株的侵害。随后又从棉花、罂粟、土豆、番茄、铁梨木、白松、椰枣树、可可树、咖啡树等植物中相继发现了内生的白僵菌,随着研究的不断深入,科学家们推测会从更多的植物中发现白僵菌<sup>[8]</sup>。研究表明,球孢白僵菌可以通过灌根<sup>[19, 25]</sup>、种子包衣<sup>[23]</sup>、浸种<sup>[19]</sup>、根部拌药<sup>[18, 20]</sup>、根或根茎浸泡<sup>[16, 21, 23]</sup>、茎基部注射<sup>[25]</sup>、叶面喷施<sup>[19, 25-26]</sup>和花朵喷施<sup>[27]</sup>等方式接种到植物中,其中种子包衣、浸种和茎基部注射等是常用的人工接种球孢白僵菌的方法<sup>[28]</sup>,通过这

些接种方法,研究者们能够将球孢白僵菌接种到玉米<sup>[13, 29-32]</sup>、高粱<sup>[19, 33]</sup>、小麦<sup>[13]</sup>、菜豆<sup>[13, 28]</sup>、南瓜<sup>[13]</sup>、黄麻<sup>[34-35]</sup>、罂粟<sup>[26]</sup>、棉花<sup>[13, 15]</sup>、番茄<sup>[13, 15]</sup>、香蕉树<sup>[16]</sup>、可可树<sup>[18]</sup>、咖啡树<sup>[25]</sup>、枣椰树<sup>[17]</sup>、松树<sup>[23]</sup>等粮食作物、经济作物和林木中。研究证实,球孢白僵菌能从接种部位向周围组织扩散并能够在相当长的一段时间内定殖在植物中<sup>[8]</sup>。Brownbridge等<sup>[23]</sup>用球孢白僵菌分离种F647和F688对新西兰辐射松(*Pinus radiata*)种子进行包衣后播种,发现它们在根部和苗中至少存活4个月。

## 2 植物内生白僵菌对植物虫害的防治

研究发现,定殖在植物体内的球孢白僵菌能够显著增强宿主植株对害虫的抗性,提高植食性害虫的死亡率,降低害虫侵害作物的几率,延缓害虫侵食和繁殖速度<sup>[11-13, 32-33, 36-39]</sup>。1991年,Bing和Lewis<sup>[11]</sup>首次利用白僵菌植物内生性开展了害虫防治研究,他们用球孢白僵菌分生孢子悬液对玉米叶面进行喷施开展欧洲玉米螟防治研究,结果表明,叶面处理组能极大程度地降低欧洲玉米螟蛀孔数量。次年,Bing和Lewis<sup>[29]</sup>采用茎基部注射的方法接种处于花期的玉米,发现注射的白僵菌能够侵入到玉米植株中,并沿着植株维管束向上扩散,处理组玉米中欧洲玉米螟蛀孔数量较对照组显著降低。Reddy等<sup>[33]</sup>对播种28d的高粱幼苗进行喷施接种,接种15d后对高粱幼苗进行螟虫幼虫人工接虫。结果表明,处理组植株的螟虫数量和蛀孔长度都较对照组明显降低。对照组植株中有40%发生了枯心,而处理组中则没有发生。在幸存的对照组植株中,由螟虫蛀成的蛀孔数量显著高于白僵菌处理的高粱。Akello等<sup>[12]</sup>采用白僵菌分生孢子悬液对香蕉树根进行了浸泡,14d后对香蕉树进行香蕉象甲人工接虫。结果表明,处理组中香蕉象甲幼虫死亡率较对照组提高了24%~89%,并且幼虫为害程度降低了42.0%~86.7%。Biswas等<sup>[35]</sup>通过孢子悬液浸种的方式成功地将球孢白僵菌接种到黄麻种子中。实验发现,接种白僵菌的植株能降低茎象甲侵害黄麻的几率,其中接种ITCC 5408和ITCC 6063这两种菌株的黄麻植株中仅有10.44%和14.06%被害虫侵害,而对照组中害虫侵害几率达35.44%。Gurulingappa等<sup>[13]</sup>对棉花、菜豆、玉米、小麦、番茄和南瓜6种作物进行了根部拌药接种实验。结果表明,这些作物都能被白僵菌侵染,寄生在作物中的白僵

菌虽不能直接导致棉花蚜虫和小麦蝗虫的死亡,但能够在很大程度上延缓蚜虫的繁育和蝗虫的生长,处理组中棉花蚜虫若虫的个数较对照组下降了50%,蝗虫的体重也较对照组减轻了50%。

关于植物内生白僵菌这种杀虫机制还存在着一定争论。大致可分为3类:①孢子感染。Powell等<sup>[40]</sup>发现谷实夜蛾(*Helicoverpa zea*)幼虫在取食球孢白僵菌寄生的番茄叶片后体表长满白色菌丝,这表明植物体内可能有感染性的分生孢子存在,通过昆虫取食进入其内部进行感染;②产生毒性物质。1992年,Bing和Lewis<sup>[41]</sup>调查了接种白僵菌的玉米植株中欧洲玉米螟死亡原因,发现1623条死亡幼虫中只有65条僵虫,并且在这些玉米植株中未发现白僵菌分生孢子的存在。他们推测这可能是定殖在植物体内的白僵菌向植株中分泌大量对玉米螟具有毒性的物质所导致的。Gurulingappa等<sup>[37]</sup>对植物内生球孢白僵菌培养物过滤液进行了毒性检测。结果表明这些过滤液能够显著抑制棉花蚜虫生长,其中甲醇提取的组分毒性最强,因而推断寄生在植物中的白僵菌通过分泌大量的对害虫具有毒性的物质促使其寄主能够杀死害虫或对害虫产生一定的拒食作用;③竞争营养物质。有报道认为植物内生真菌能够与昆虫竞争宿主植物的能源供应,因而改变了植物对害虫的营养水平,引起害虫生长缓慢和食物转化率降低<sup>[42]</sup>。

### 3 植物内生白僵菌对植物病害的防治

近年研究证明,白僵菌对多种土壤和叶部病害病原菌均具有一定的拮抗作用。随后,人们发现植物内生球孢白僵菌也能够增强作物的抗病性<sup>[15,43]</sup>。Ownley等<sup>[15,43]</sup>将球孢白僵菌Bb11-98的分生孢子混在含有2%甲基纤维素溶液中,对棉花和番茄种子进行包衣处理后播种。结果表明,Bb11-98菌株能显著增强番茄幼苗对立枯丝核菌和群结腐霉菌(*P. myriotylum*)的抵抗力,提高棉花和西红柿幼苗在含有这两种病菌的土壤中的存活率,降低番茄幼苗倒伏率,同时还发现球孢白僵菌能够诱导棉花产生对细菌性叶枯病的系统抗性。在球孢白僵菌与群结腐霉菌对峙培养实验中发现球孢白僵菌的菌丝对群结腐霉菌具有重寄生作用。目前关于植物内生白僵菌提高寄主抗病性的相关机制研究报道较少,只能参考其他植物内生菌的相关研究成果来推测其生防机制,可能的方式是通过以下几种:①竞争营养物质和定殖位

点;②产生抗菌活性物质;③诱导寄主产生系统抗性;④溶菌作用和重寄生作用<sup>[44]</sup>。

### 4 植物内生白僵菌促生作用

随着研究的不断深入,研究者发现植物内生球孢白僵菌不仅可以提高作物抗病虫害的能力,还能促进作物生长。Gurulingappa等<sup>[13]</sup>发现经球孢白僵菌侵染的小麦植株比未处理组粗壮,小麦地上部分干重提高1.60倍,地下部分干重提高2.25倍。Griffin<sup>[45]</sup>发现,经球孢白僵菌Bb11-98C菌株分生孢子处理棉花种子长出的棉花苗地上部分干重较对照提高20.03%,地下部分干重提高22.65%,棉花苗高度增加17.19%。但是关于球孢白僵菌促生机制的研究还不完善,目前普遍认为它可能与其他具有促生作用的植物内生真菌类似,也能产生一些农用活性代谢物质如萘、植物生长调节剂(如IAA和ABA)和麦角甾类物质等化合物<sup>[46]</sup>。

### 5 展望

目前,国外对利用白僵菌植物内生性提高作物抗虫能力研究较为深入,相关技术也正逐步走向成熟,但国内还少有相关研究报道。国外研究表明,将球孢白僵菌接种到玉米、高粱等禾本科作物中,利用其内生菌特性可以显著提高作物对螟虫抗性。利用球孢白僵菌植物内生性这一特征,通过对作物种子、植株或土壤进行人工接种,使白僵菌在作物体内定殖,成为其内生真菌,伴随植株生长并发挥抗病虫和促生能力,成为植物的“疫苗”,为寄主作物植株提供全天候的保护,降低病虫害造成的危害,促进作物生长和产量提升。在前期工作中,也已初步阐明通过田间灌根可以实现白僵菌在玉米不同部位定殖,白僵菌和玉米形成的共生体对亚洲玉米螟具有可持续生态控制作用<sup>[47]</sup>,并进一步在温室试验中证明回收白僵菌可能由于寄主玉米的影响导致其交配型基因发生变异<sup>[48]</sup>,同时,研究发现球孢白僵菌内生定殖还对玉米苗期病原菌扩散具有明显抑制作用(未发表),这为更好利用白僵菌防治玉米螟和玉米病害提供了新思路,并为研究白僵菌-玉米-玉米病虫害之间的互作机理奠定了基础。但是,如何实现白僵菌内生性在作物全生育期可持续作用、节省用量、施用技术简单,并实现大面积应用等目标,仍需进一步对球孢白僵菌在植物内生定殖技术进行优化,提高定殖效率,阐明定殖机理和在

实现作物促生、抗病虫、抗逆等生态意义等方面开展系统的研究,才能推动球孢白僵菌植物内生性研究及应用的不断深入。总的来说,随着进一步深入研究,球孢白僵菌植物内生性的应用将有望进一步提升其在生物防治领域地位,并产生更显著的经济、社会和生态效益。

#### 参考文献:

- [ 1 ] Feng M, Poprawski T, Khachatourians G. Production, formulation and application of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* for insect control: current status[J]. *Biocontrol Science and Technology*, 1994, 4(1): 3-34.
- [ 2 ] Campbell R, Coe S. Assessment of *in vivo* screening systems for potential biocontrol agents of *Gaeumannomyces graminis*[J]. *Plant Pathology*, 1991, 40(4): 524-532.
- [ 3 ] Reisenzein H, Tiefenbrunner W. Growth inhibiting effect of different isolates of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*(Bals.) Vuill. to the plant parasitic fungi of the genera *Fusarium*, *Armillaria* and *Rosselinia*[J]. *Pflanzenschutz Berichte*, 1997 (57): 15-24.
- [ 4 ] Bark Y G, Lee D G, Kang S C, et al. Antibiotic properties of an entomopathogenic fungus, *Beauveria bassiana*, on *Fusarium oxysporum* and *Botrytis cinerea*[J]. *Korean Journal of Plant Pathology*, 1996(12): 245-250.
- [ 5 ] Lee S M, Yeo W H, Jee H J, et al. Effect of entomopathogenic fungi on growth of cucumber and *Rhizoctonia solani*[J]. *Journal of Forest Science*, 1999(62): 118-125.
- [ 6 ] Ownley B H, Pereira R M, Klingeman W E, et al. *Beauveria bassiana*, a dual purpose biocontrol organism, with activity against insect pests and plant pathogens[A]. In: Lartey R T, Caesar A J, eds. *Emerging concepts in plant health management 2004*[C]. Trivandrum, 2004: 255-269.
- [ 7 ] Veselý D, Koubova D. In vitro effect of entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana*(Bals.-Criv.) Vuill. and *Beauveria brongniartii*(Sacc.) Petch on phytopathogenic fungi[J]. *Ochrana Rostlin*, 1994, 30(2): 113-120.
- [ 8 ] Vega F E. Insect pathology and fungal endophytes[J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2008, 98(3): 277-279.
- [ 9 ] 程 功, 张国财, 张欣倩, 等. 植物内生菌生物防治作用机制的探讨[J]. *中国林副特产*, 2011, 4(2): 77-80.
- [ 10 ] 郝晓娟. 植物内生菌[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2010: 15.
- [ 11 ] Bing L A, Lewis L C. Suppression of *Ostrinia nubilalis*(Hübner) (Lepidoptera: Pyralidae) by endophytic *Beauveria bassiana*(Balsamo)Vuillemin[J]. *Environmental Entomology*, 1991, 20(4): 1207-1211.
- [ 12 ] Akello J, Dubois T, Coyne D, et al. Endophytic *Beauveria bassiana* in banana(*Musa* spp.) reduces banana weevil(*Cosmopolites sordidus*) fitness and damage[J]. *Crop Protection*, 2008, 27(11): 1437-1441.
- [ 13 ] Gurulingappa P, Sword G A, Murdoch G, et al. Colonization of crop plants by fungal entomopathogens and their effects on two insect pests when in planta[J]. *Biological Control*, 2010, 55(1): 34-41.
- [ 14 ] Akello J, Dubois T, Coyne D, et al. Effect of endophytic *Beauveria bassiana* on populations of the banana weevil, *Cosmopolites sordidus*, and their damage in tissue-cultured banana plants[J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2008, 129(2): 157-165.
- [ 15 ] Ownley B H, Griffin M R, Klingeman W E, et al. *Beauveria bassiana*: endophytic colonization and plant disease control[J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2008, 98(3): 267-270 .
- [ 16 ] Akello J, Dubois T, Gold C S, et al. *Beauveria bassiana*(Balsamo) Vuillemin as an endophyte in tissue culture banana(*Musa* spp.)[J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2007, 96(1): 34-42.
- [ 17 ] Gomez-Vidal S, Lopez-Llorca L V, Jansson H, et al. Endophytic colonization of date palm(*Phoenix dactylifera* L.) leaves by entomopathogenic fungi[J]. *Micron*, 2006, 37(7): 624-632 .
- [ 18 ] Wen C, Guyer D. Image-based orchard insect automated identification and classification method[J]. *Computers and Electronics in Agriculture*, 2012(89): 110-115.
- [ 19 ] Tefera T, Vidal S. Effect of inoculation method and plant growth medium on endophytic colonization of sorghum by the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*[J]. *Bio Control*, 2009, 54 (5): 663-669.
- [ 20 ] Posada F, Vega F E. Inoculation and colonization of coffee seedlings(*Coffea arabica* L.) with the fungal entomopathogen *Beauveria bassiana*(Ascomycota: Hypocreales)[J]. *Mycoscience*, 2006, 47 (5): 284-289.
- [ 21 ] Akello J, Dubois T, Coyne D, et al. The effects of *Beauveria bassiana* dose and exposure duration on colonization and growth of tissue cultured banana (*Musa* sp.) plants[J]. *Biological Control*, 2009, 49(1): 6-10.
- [ 22 ] Posada F, Aime M C, Peterson S W, et al. Inoculation of coffee plants with the fungal entomopathogen *Beauveria bassiana*(Ascomycota: Hypocreales) [J]. *Mycological Research*, 2007, 111(6): 748-757.
- [ 23 ] Brownbridge M, Reay S D, Nelson T L, et al. Persistence of *Beauveria bassiana*(Ascomycota: Hypocreales) as an endophyte following inoculation of radiata pine seed and seedlings[J]. *Biological Control*, 2012, 61(3): 1195-2000.
- [ 24 ] Posada F J, Chaves F C, Gianfagna T J, et al. Establishment of the fungal entomopathogen *Beauveria bassiana* as an endophyte in cocoa pods(*Theobroma cacao* L.)[J]. *Revista UDCA actualidad & divulgación científica*, 2010, 13(2): 71-78.
- [ 25 ] 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): 128-134.
- [ 26 ] Quesada-Moraga E, Landa B B, Munoz-Ledesma J, et al. Endophytic colonisation of opium poppy, *Papaver somniferum*, by an entomopathogenic *Beauveria bassiana* strain[J]. *Mycopathologia*, 2006, 161(5): 323-329.
- [ 27 ] Posada F, Vega F E. Establishment of the fungal entomopathogen *Beauveria bassiana*(Ascomycota: Hypocreales) as an endo-

- phyte in cocoa seedlings(*Theobroma cacao*)[J].Mycologia, 2005, 97(6): 1195-1200.
- [28] Parsa S, Ortiz V, Vega F. Establishing fungal entomopathogens as endophytes: towards endophytic biological control[J].Journal of Visualized Experiments, 2013(74): 50360.
- [29] Bing L A, Lewis L C. Endophytic *Beauveria bassiana*(Balsamo) vuillemin in corn: The influence of the plant growth stage and *Ostrinia nubilalis*(Hübner)[J]. Biocontrol Science and Technology, 1992, 2(1): 39-47 .
- [30] Wagner B L, Lewis L C. Colonization of corn, *Zea mays*, by the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*[J].Applied and Environmental Microbiology, 2000, 66(8): 3468-3473 .
- [31] Lewis L C, Bruck D J, Gunnarson R D, et al. Assessment of plant pathogenicity of endophytic in Bt transgenic and non-transgenic corn[J].Crop Science, 2001, 41(5): 1395-1400.
- [32] Cherry A J, Banito A, Djegui D, et al. Suppression of the stem-borer *Sesamia calamistis*(Lepidoptera; Noctuidae) in maize following seed dressing, topical application and stem injection with African isolates of *Beauveria bassiana*[J].International Journal of Pest Management, 2004, 50(1): 67-73.
- [33] Reddy N P, Ali Khan A P, Devi U K, et al. Treatment of millet crop plant(*Sorghum bicolor*) with the entomopathogenic fungus (*Beauveria bassiana*) to combat infestation by the stem borer, *Chilo partellus* Swinhoe (Lepidoptera: Pyralidae)[J].Journal of Asia-Pacific Entomology, 2009, 12(4): 221-226.
- [34] Biswas C, Dey P, Satpathy S, et al. Establishment of the fungal entomopathogen *Beauveria bassiana* as a season long endophyte in jute(*Corchorus olitorius*) and its rapid detection using SCAR marker[J].Bio Control, 2012, 57(4): 565-571.
- [35] 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.
- [36] Quesada-Moraga E, Munoz-Ledesma F J, Santiago-Alvarez C. Systemic protection of *Papaver somniferum* L. against *Iraella luteipes* (Hymenoptera: Cynipidae) by an endophytic strain of *Beauveria bassiana*(Ascomycota: Hypocreales) [J].Environmental Entomology, 2009, 38(3): 723-730.
- [37] Gurulingappa P, Mcgee P A, Sword G. Endophytic *Lecanicillium lecanii* and *Beauveria bassiana* reduce the survival and fecundity of *Aphis gossypii* following contact with conidia and secondary metabolites[J].Crop Protection, 2011, 30(3): 349-353.
- [38] Bing L A, Lewis L C. Occurrence of the entomopathogen *Beauveria bassiana*(Balsamo) Vuillemin in different tillage regimes and in *Zea mays* L. and virulence towards *Ostrinia nubilalis* (Huebner)[J].Agriculture, Ecosystems and Environment, 1993, 45(1-2): 147-156.
- [39] Raps A, Vidal S. Indirect effects of an unspecialized endophytic fungus on specialized plant - herbivorous insect interactions[J].Oecologia, 1998, 114(4): 541-547.
- [40] Powell W A, Klingeman W E, Ownley B H, et al. Endophytic *Beauveria bassiana* in tomatoes yields mycosis in tomato fruit-worm larvae[J].Hort Science, 2007(42): 933.
- [41] Bing L A, Lewis L C. Temporal relationships between *Zea mays*, *Ostrinia nubilalis*(Lep.: Pyralidae) and endophytic *Beauveria bassiana*[J].Entomophaga, 1992, 37(4): 525-536.
- [42] 林玲, 乔勇升, 顾本康. 植物内生真菌及其生物防治植物病害的研究进展[J]. 江苏农业学报, 2008, 24(6): 969-974.
- [43] Ownley B, Gwinn K, Vega F. Endophytic fungal entomopathogens with activity against plant pathogens: ecology and evolution [M].The Ecology of Fungal Entomopathogens. Springer Netherlands, 2010: 113-128.
- [44] 王学霞, 杨民和, 王国红. 植物-内生真菌共生体对昆虫种群的影响[J].生态学报, 2009, 29(10): 5618-5626.
- [45] Griffin M R. *Beauveria bassiana*, a cotton endophyte with bio-control activity against seedling disease[D].knoxville: University of Tennessee, 2007.
- [46] 林燕青, 洪伟. 植物内生真菌研究及应用前景[J]. 福建林业科技, 2012, 39(3): 186-193.
- [47] 王冰. 球孢白僵菌不同交配型菌株致病机理与田间生态定殖研究[D]. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学, 2014.
- [48] 李晓慧, 汪洋洲, 张军, 等. 不同交配型球孢白僵菌在玉米植株中的定殖及其交配型基因变异比较研究[J]. 中国生物防治学报, 2014, 30(6): 743-749.

(责任编辑:王昱)