

安徽虫瘟霉诱发的桃蚜流行病与流行模型

冯明光*, 李惠萍**

(浙江大学微生物研究所, 杭州 310029)

摘要: 在 15°C 与 100% RH 的组合条件下以接种安徽虫瘟霉 (*Zoophthora anhuiensis*) 和未接种的桃蚜 (*Myzus persicae*) 成蚜按不同比例混合 (0 : 6, 1 : 5, 2 : 4, 3 : 3, 4 : 2, 5 : 1 及 6 : 0) 建立蚜群, 3 次重复, 考察流行病的发生与发展。结果表明, 在带菌蚜 50% 以上的蚜群中, 活蚜的数量增长因高强度的流行病发生而得到有效控制, 活蚜数始终未超过 50 头/90 cm², 第 22 天观察结束时与对照 (0 : 6) 蚜群的 656 头/90 cm² 相比控蚜效果高达 93.24%~100%。在接菌与未接菌比例 1 : 5 和 2 : 4 的蚜群中, 蚜病的发生虽未能充分控制蚜虫的数量增长, 但结束时的蚜虫数量均显著低于对照, 分别为 356 头/90 cm² 和 207 头/90 cm², 控蚜效果亦分别达 46% 和 68%。各处理蚜群中病害流行随时间的变化很好地拟合 Gompertz 模型 ($r^2=0.97$), 由此估计出安徽虫瘟霉不同初始菌量在蚜群中的流行速度 (R) 及最高流行水平 (K)。线性回归分析表明, 初始侵染体密度确定了 R ($r^2=0.89$) 和 K ($r^2=0.90$) 估计值的 90% 变异, 充分显示安徽虫瘟霉流行病的发生及流行强度对初始侵染体和寄主密度的依赖性。

关键词: 安徽虫瘟霉; 桃蚜; 初始侵染体; 寄主密度; 流行模型

Development of *Zoophthora anhuiensis* induced epizootic in *Myzus persicae* colonies and an analytical model to describe its trend

FENG Ming-Guang, LI Hui-Ping (Research Institute of Microbiology, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(10): 1607~1612.

Abstract: In an attempt to evaluate the impact of initial inocula and host density on the development of the epizootic of the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer), caused by the entomophthoraceous fungus, *Zoophthora anhuiensis* (Li) Humber, 6-aptera colonies were initiated with each including different number of inoculated and uninoculated apterous adults (ratios: 0 : 6, 1 : 5, 2 : 4, 3 : 3, 4 : 2, 5 : 1, and 6 : 0) and then were allowed freely for reproduction, fungal infection and mycosis dissemination at the optimal regime of 15°C and 100% RH. High levels of epizootic occurred in the colonies initiated with ≥50% apterae inoculated. The density of living aphids (apterae and their offspring) in the colonies never exceeded 50 aphids per 90 cm² during a 22-day period of observation, and was 93%~100% lower than 656 aphids per 90 cm² in the control (0 : 6). In the colonies initiated with fewer apterae inoculated (1 : 5 and 2 : 4), the aphid density decreased by 46%~68% (356 and 207 aphids per 90 cm²) compared to that in the control though the epizootic was insufficient to suppress the increase of aphid colonies. The development of fungal epizootic in each of the colonies was well described using a modified Gompertz model ($r^2=0.97$), which is usually used for modeling plant epidemic. The initial proportion of apterae inoculated in the

基金项目: 国家杰出青年科学基金(39525004)和国家自然科学基金(39870513, 39770016)

* 通讯作者: E-mail: mgfeng@cls.zju.edu.cn.

** 现工作单位: 山西省动植物检疫局

收稿日期: 2000-08-25; 修订日期: 2000-02-22

作者简介: 冯明光(1957~), 男, 四川人, 博士, 教授。主要从事微生物研究。

colonies was highly correlated to R ($r^2 = 0.89$) and K ($r^2 = 0.90$), the apparent infection rate and the capacity of epizootic estimated from fitting the model. This indicates that fungal inocula and host density are highly important for the development of *M. persicae* epizootic induced by *Z. anhuiensis*.

Key words: *Zoophthora anhuiensis*; *Myzus persicae*; initial inocula; host density; epizootic modeling

文章编号:1000-0933(2001)10-1607-06 中图分类号:Q949.32,S436.621.2⁺¹ 文献标识码:A

昆虫流行病是病原微生物与寄主在一定环境条件下相互作用的表现形式^[1]。病原侵染体的数量动态及空间分布影响流行病的发生^[2~4],尤其初始侵染体的作用更不容忽视^[5]。而病原侵染体增殖所依赖的寄主密度同样也影响到病害的流行。对此,有关的研究结果并不一致,针对不同的寄主—病原物系统,甚至会有截然相反的结论,且相关分析往往难以揭示这种影响实质^[6~8]。

安徽虫瘟霉 *Zoophthora anhuiensis* (Li) Humber 是一种目前仅见于我国的蚜虫病原真菌(虫霉目:虫霉科),常引发蚜虫流行病^[9],其对蚜害的自然控制作用近年来倍受关注。该菌对桃蚜 *Myzus persicae* 的毒力、侵染速率及产孢性状等同国外广泛深入研究的根虫瘟霉 *Z. radicans* (Brefeld) Batko 类似^[10~13],但其流行规律及相关的限制因子尚未有较深入的研究报道。本文在适合虫霉流行的环境条件下,通过定量控制初始侵染体与寄主的密度,研究和分析安徽虫瘟霉引发桃蚜流行病所需要的寄主与侵染源密度,以认识该流行系统中病原菌与寄主的互作关系。

1 材料与方法

1.1 供试菌株与接种体制备

所用菌株 F97029 于 1997 年自杭州郊区菜地自然感病的桃蚜上分离纯化而得。菌株低温(3℃)黑暗条件下保存于牛奶-蛋黄培养基(SEMA)上,并定期转接。接种体制备始于 15℃ 下 SEMA 平板上活化培养 14 d,然后将菌落划成碎块移入装有 15 ml 萨氏培养液(SDB)另加 0.2% 芝麻油的 50 ml 锥形瓶中,恒温(18±1℃)振荡(100 r/min)培养 2~3 d 后,再将菌液等分 3 份分别移入装有 30 ml SDB 的 100 ml 锥形瓶中扩大培养 2 d,所得菌液均匀涂布于 150 mm 水琼脂(2%)平板上,用无菌滤纸吸去多余水份,在 15℃ 全光照培养箱中倒置培养 24~32 h 即为产孢高峰,用于接种^[13]。

1.2 供试虫源

准备新鲜京丰 1 号甘蓝(*Brassica oleracea*)离体叶片,并以吸足 Hoagland-Snyder 蔬菜营养液的棉球包裹叶柄基部。将 20℃ 下饲养的 9 日龄无翅成蚜 20~30 头移至叶片上,在 20℃ 和 12L:12D 条件下繁殖 24 h 后移去,保留若蚜在相同条件下饲养至完成最后一次脱皮。然后置于上述产孢平板之下接受“孢子浴”(接种剂量控制在 60 个孢子/mm² 以上),获得接种蚜。

1.3 处理设置

以最适于安徽虫瘟霉产孢和萌发的 15℃ 与 100%RH^[12]作为本实验的温湿度组合条件。将接种成蚜立即与发育一致的未接种成蚜以 0:6、1:5、2:4、3:3、4:2、5:1 及 6:0 的比例轻移于约 90 cm² 的新鲜甘蓝叶上(每叶片上的成蚜总数均为 6 头),任其自然繁殖和发病及相互感染。菜叶叶柄预先用 1000×10⁻⁶ (v/v) 萘乙酸(NAA)处理 1 min 左右,以促使其产生可吸收营养及水分的不定根,从而维持较长时间。然后用吸足 Hoagland-Snyder 营养液(另加四合霉素 20 U/ml)的棉球包裹叶柄基部。每处理重复 3 次,在 15℃、100%RH 和 12L:12D 的组合条件下饲养观察。自处理后每 2 天检查 1 次并分别记录各处理及重复的死蚜与活蚜数,分别代表病原与桃蚜的数量动态。连续观察 4 周,直至对照处理(0:6)的蚜群因密度高和营养恶化开始逃逸时为止。

1.4 数据处理与分析

用各处理每次观察的平均活蚜数和病死蚜数计算各处理的死亡率,并以 Abbott 公式计算校正死亡率如下:

万方数据

$$\text{校正死亡率} (\%) = \frac{\text{处理死亡率} - \text{对照死亡率}}{1 - \text{对照死亡率}} \times 100$$

各处理桃蚜的累计感病死亡率(X)随时间(t)的变化,用改进的描述植物病害季节性流行的 Gompertz 模型^[14]:

$$X = K \cdot \exp(-B \cdot \exp(-Rt))$$

进行拟合,式中 K 、 B 和 R 为待估参数,其中 K 表示特定寄主-病原-环境系统中的感病死亡率上限, B 仅为位置参数, R 为表观侵染速率,指在单位时间内新增病害数量相当于原有病害数量的比率,是流行速度的表达方式之一。

将各处理观察值拟合上述模型,获得各参数的估计值,再将 R 和 K 的估计值分别对初染原(以接种蚜虫数表示)密度的反正弦函数进行回归分析,以明确它们之间的相关性。以上所有分析运算采用 DPS 数据处理系统软件完成^[15]。

2 结果与分析

2.1 活蚜数量动态

桃蚜营孤雌生殖,短期内即可建立一定规模的居群。本实验选择刚完成最后一次脱皮的接菌与未接菌成蚜,旨在建立桃蚜-安徽虫瘟霉系统,考察病原菌和寄主的群体动态变化。图 1 给出引入安徽虫瘟霉后各处理和对照的活蚜数量随时间的动态变化。在 24 d 的观察期间,所有引入接菌蚜处理的蚜虫数量均比对照低。在观察期末,对照活蚜数已达到 700 头/ 90 cm^2 ,此时叶片开始发黄,有翅蚜出现,预示该叶片蚜群将进入扩散期,观察遂停止。所有引入接菌蚜的处理自第 6 天开始活蚜数与对照相比呈递减趋势,且随时间推移而差距增大。在 1:5 与 2:4 的处理中,前 18 d 活蚜数量几乎无差异,但低于对照而高于其它处理;第 18 天以后,两处理中的活蚜数也开始出现差异,并显著低于对照但仍高于其它处理。而在 3:3、4:2、5:1 及 6:0 的处理中,活蚜的数量增长因高强度的流行病而得到有效控制,活蚜数始终未超过 50 头/ 90 cm^2 ,第 22 天观察结束时与对照(0:6)蚜群的 656 头/ 90 cm^2 相比控制蚜效果高达 93.24%~100%,且相互间无显著差异。在 1:5 和 2:4 的处理中,蚜病的发生未能充分控制蚜虫的数量增长(观察期间活蚜数呈增长趋势),但结束时的蚜虫数量均显著低于对照,分别为 356 头/ $\times 90\text{ cm}^2$ 和 207 头/ 90 cm^2 ,控蚜效果亦分别达 46% 和 68%。

2.2 病原菌的数量动态

所有接种蚜在病原菌潜伏 3~4 d 后相继死亡,并正常产孢传播,成功引发再侵染循环,使流行病在蚜群中扩散。病原菌的数量动态以蚜虫的累计感病死亡率表示。图 2 A 给出各处理中校正累计死亡率随时间变化的过程。在所有引入接菌蚜的处理中,安徽虫瘟霉流行病都不同程度发生。对照在整个观察期间未发现安徽虫瘟霉感染致死的个体。各处理中流行病发展趋势一致,流行水平随着时间的推移而不断提高。流行前期,死亡率的日增幅较大,到后期逐渐减缓,但流行程度在不同处理间差异较大。在观察期末,1:5、2:4、3:3、4:2、5:1 及 6:0 的处理中桃蚜的累计感病死亡率分别为 19.27%、32.56%、57.39%、75.96%、86.86% 及 100%。

表 1 给出各处理中流行病发生程度随时间变化的 Gompertz 模型拟合参数估计。拟合结果表明,各处理累计发病模型的决定系数(r^2)均达到 0.97 以上,模型 F 检验及各参数的 t 检验(t 值为参数估计值与标准误之比)均达到极显著水平($P < 0.01$),表明该模型拟合安徽虫瘟霉流行病的效果很好。图 2 A 给出各处理相应的~~病原菌数据~~数据,不难发现各处理蚜病发展的观察值几乎与模型拟合曲线重合,直观表明拟合效果非常理想。

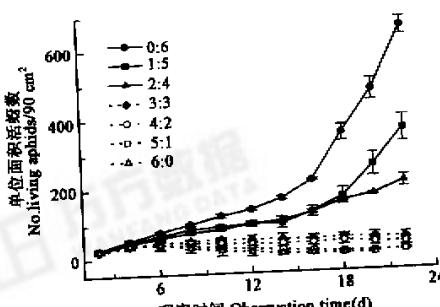


图 1 不同比例接菌蚜与未接菌蚜的处理中活蚜数量随时间的变化

Fig. 1 The development of *M. persicae* colony on 90 cm^2 cabbage leaf starting from 6 apterae inoculated with *Z. anhuiensis* and uninoculated, mixed at different ratios

表 1 给出各处理中流行病发生程度随时间变化的 Gompertz 模型拟合参数估计。拟合结果表明,各处理累计发病模型的决定系数(r^2)均达到 0.97 以上,模型 F 检验及各参数的 t 检验(t 值为参数估计值与标准误之比)均达到极显著水平($P < 0.01$),表明该模型拟合安徽虫瘟霉流行病的效果很好。图 2 A 给出各处理相应的~~病原菌数据~~数据,不难发现各处理蚜病发展的观察值几乎与模型拟合曲线重合,直观表明拟合效果非常理想。

2.3 流行速度与最高流行水平

通过 Gompertz 模型拟合各处理安徽虫瘟霉在蚜群中的流行过程,获得流行速度 R 及最高流行水平 K (病害发展上限)的估计值(表 1)。 R 与 K 分别对初始带菌蚜比值的反正弦函数进行回归分析,结果表明两者均与初始接菌蚜比值显著正相关($F=34.61, P<0.01, r^2=0.89$; $F=32.48, P<0.01, r^2=0.90$)。如图 2 B 所示,流行速度 R 随初始接菌蚜比例的提高而增大,其回归斜率为 0.072。流行最高水平 K 同样也随初始接菌蚜比例而增加,其回归斜率为 0.57。显然,代表初染源密度的带菌蚜比例在很大程度上决定了安徽虫瘟霉在蚜群中的最高流行水平。

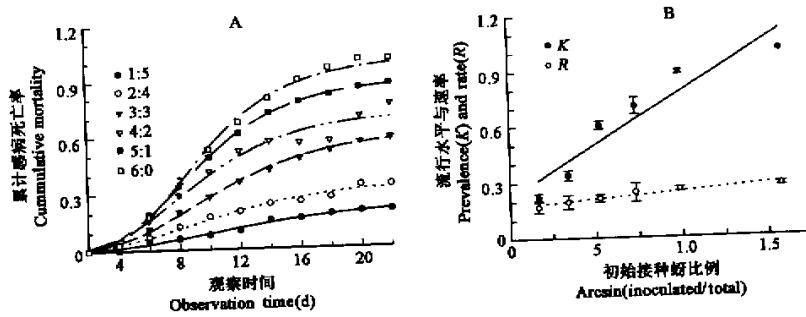


图 2 在不同比例的接菌蚜与未接菌蚜建立的蚜群中累计感病死亡率(A)与流行水平及速率(B)随时间的变化(符号表示观察值,曲线表示模拟值, K 表示最高流行水平, R 表示流行速度)

Fig. 2 (A) The cumulative mortality in *M. persicae* colonies, started from 6 apterous adults including individuals inoculated with *Z. anhuiensis* and uninoculated at different ratios (symbol: observed values; lines: fitted values from Compertz model). (B) The regression of the parameters K and R from fitting of Gompertz model against the arcsine-transformed ration of *Z. anhuiensis*-inoculated apterae in the colony

表 1 随时间变化的累计死亡率拟合 Gompertz 模型的参数估计

Table 1 Estimates of parameters from fitting the infection-caused cumulative mortality of *M. persicae* colonies to Gompertz model

接菌蚜比例 Ratio of inoculated apterae over uninoculated	参数估计值(均值±标准误) Estimates of parameters (mean±SE)				
	$K \pm SE$	$B \pm SE$	$R \pm SE$	F test	r^2
1:5	0.224 ± 0.019	5.475 ± 1.121	0.171 ± 0.028	284.4	0.9861
2:4	0.338 ± 0.026	5.416 ± 1.440	0.195 ± 0.037	180.8	0.9784
3:3	0.601 ± 0.021	6.490 ± 0.962	0.212 ± 0.019	788.3	0.9950
4:2	0.706 ± 0.046	6.471 ± 2.341	0.241 ± 0.050	133.7	0.9709
5:1	0.888 ± 0.012	7.547 ± 0.644	0.255 ± 0.011	2970.0	0.9987
6:0	1.000 ± 0.000	9.336 ± 1.045	0.273 ± 0.012	2839.6	0.9968

3 讨论

3.1 初始感染源数据与病

以上结果表明,安徽虫瘟霉可通过人工引入定殖于桃蚜种群并引起流行病。这与国外关于蝇虫霉

Entomophthora muscae 对蝇类^[16]、新蚜虫痨霉 *Padora neoaphidis* 和弗雷生新接霉 *Neozygites fresnii* 对蚜虫的研究结果一致^[6,17]。田间害虫流行病一般多发生在害虫高峰之后,这种“时滞”现象在很大程度上归因于田间初始侵染体数量的不足,即病原微生物需要在寄主种群中一定时间的增殖和积累才能达到引发其流行病的水平。因此,通过适当方式人工放菌可缩短病原菌的累积过程,促发病害流行而有效抑制害虫种群的增长。这是利用昆虫病原真菌控制害虫的重要生物学依据之一。在本研究的实验条件下,即使以 1 : 5 (接种:未接种) 的比例引入安徽虫瘟霉到桃蚜居群中,3 周以后感病死亡率也达 19.27% (图 2A)。随着接菌蚜比例的增大,流行速度加快(表 1),最终的累计死亡率急剧升高。按 3 : 3 以上的比例引入接菌蚜,蚜群的增长均被有效抑制(图 1)。桃蚜营孤雌生殖,繁殖力强,初发期以居群为单元点片发生。而接菌活蚜在安徽虫瘟霉潜伏期内的生殖力虽显著下降,但仍能繁殖一定数量的若蚜。因此,接菌与未接菌成蚜混合组成的居群在病害潜伏期内的繁殖数量达到一定水平,足以使后继病死蚜产生的孢子在居群中有效扩散和传播,从而引发再侵染而不断强化流行,最终将蚜群控制在低水平。

初始侵染源的数量影响安徽虫瘟霉的流行水平。对于人为干扰频繁的农田生态系统,初始侵染源显然对当季的病害流行至关重要,但田间调查结果并不一致。如空中孢子的捕获量与苜蓿地豌蚜 *Acyrthosiphon pisum* 感病水平的相关系数仅为 0.5 左右^[18],而对豆田甜菜蚜 *Aphis fabae* 发病率的相关系数则高达 0.98^[3]。由于虫霉孢子较大,自虫尸表面弹射后大部分下沉,使得生境冠层的分生孢子密度低于栖境下层,因而以空中孢子的捕获量代表病原菌数量必有所偏差。以病原真菌感染致死的虫尸数表示侵染体的密度,在昆虫流行病学研究中相当实用。如豆田微叶蝉 *Empoasca kraemerir* 根虫瘟霉病的流行程度与田间虫尸密度显著相关^[4],松针钝喙大蚜的加拿大虫瘟霉 *Z. canadensis* 流行病的发生与林间蚜尸密度显著相关^[5]。

3.2 寄主密度与流行

在本研究中,接菌蚜与未接菌蚜按 3 : 3、4 : 2、5 : 1 和 6 : 0 的比例混合均对蚜群增长有很好的抑制作用,且相互间最终控蚜水平接近(图 1)。虽然 6 : 0 处理比 3 : 3 处理的初始接菌蚜数量多一倍,但因接菌蚜的生殖力下降^①,使得 3 : 3 处理在潜伏期的若蚜增长数要大于 6 : 0 处理,最终导致两处理的控蚜能力表现一致。这说明当病原菌满足一定初始数量(本研究中为蚜虫带菌率 50%),则寄主的较高密度有利于流行加快,能达到与蚜虫带菌率 100% 相当的控蚜效果。

有关寄主密度对流行病的影响程度一直存有争议。这可能与研究对象和分析方法的不同有关。当病原真菌的侵染体数量在栖境中广泛分布时,流行病的发生发展可能独立于寄主密度^[2]。但是,病原菌在蚜虫个体之间的传播似乎与居群大小无关,但不同居群之间的传播却有可能与单位植株的蚜虫密度有关^[3]。相关分析是流行病学研究中最常用的方法,但分析因子的选择至为关键。Feng 等^[19]在分析麦蚜感染水平(死亡率)与种群密度的依赖关系时考虑了时滞因素,即把前一周的蚜群密度与后一周的田间死亡率进行相关分析,结果发现在 58 例流行病中有 54 例存在极显著的密度依赖关系。此外,相关分析只是提示相关因子及其关联程度,并不能说明其间的因果关系,后者只能通过实验证明。本研究给出了关于安徽虫瘟霉流行速率和程度与初始侵染体密度及寄主密度间关系的一个实证。

3.3 Gompertz 模型的进一步应用

通过 Gompertz 模型^[14]拟合获得的安徽虫瘟霉流行速度 R 与最高流行水平 K 对病原初始密度的回归结果与佛罗里达新接霉 *Neozygites floridana* 对二斑叶螨 *Tetranychus urticae* 的结果相似^[20]。后者只考虑了单侵染循环,而且直接以病死螨尸移入叶螨实验种群中,未考虑再侵染。Gompertz 模型是用于植物流行病研究的经典模型之一,用于描述植物病害季节性流行的变化趋势。其参数 R 是一个表观侵染速率,只把寄主—病原系统粗略分为病、健两类,忽略了处于潜伏期的中间类型。因此,用 R 表达侵染速率有一定局限性,不能反映病害流行的细节。作者首次将 Gompertz 模型用于描述安徽虫瘟霉在桃蚜实验种群中的流行动态,获得较为理想的拟合结果。这说明该模型对流行病规律的揭示具有一定普遍意义。

参考文献

- [1] 冯明光, 李增智. 虫霉菌及其利用. 见:陈涛主编. 有害生物的微生物防治原理和技术. 武汉: 湖北科学技术出版社, 1995, 273~291.
- [2] Missonnier J, Robert Y, Thoizon G. Circonstances épidémiologiques semblant favoriser le développement des mycoses des entomophthorales chez trois aphides, *Aphis fabae* Scop., *Capitophorus horni* Börner et *Myzus persicae* Sulz. *Entomophaga*, 1970, **15**: 169~178.
- [3] Wilding N, Perry J N. Studies on *Entomophthora* in population of *Aphis fabae* on field bean. *Ann. Appl. Biol.*, 1980, **94**: 367~378.
- [4] Galaini-Wright S, Wright S, Carruthers R I, et al. Description of a *Zoophthora radicans* (Zygomycetes: Entomophthoraceae) epizootic in a population of *Empoasca kraemerii* (Homoptera: Cicadellidae) on beans in central Brazil. *J. Invertebr. Pathol.*, 1991, **58**: 311~326.
- [5] Soper R S, MacLeod D M. Descriptive epizootiology of an aphid mycosis. *U.S. Dep. Agr. Tech. Bull.* No., 1981, 1632~1636.
- [6] Wilding N. The effect of introducing aphid-pathogenic Entomophthoraceae into field population of *Aphis fabae*. *Ann. Appl. Biol.*, 1981, **99**: 11~23.
- [7] Ekbom B S, Pickering J. Pathogenic fungal dynamics in a fall population of the blackmargined aphid (*Monella carycella*). *Entomol. Exp. Appl.*, 1990, **57**: 29~37.
- [8] Feng M G, Johnson J B, Halbert S E. Natural control of cereal aphids (Homoptera: Aphididae) by entomopathogenic fungi (Zygomycetes: Entomophthorales) and parasitoids (Hymenoptera: Braconidae and Encyrtidae) on irrigated spring wheat in southwestern Idaho. *Environ. Entomol.*, 1991, **20**: 1699~1710.
- [9] 李增智. 蚜虫的病原真菌新种——安徽虫瘟霉. 真菌学报, 1986, **5**(1): 1~6.
- [10] 许 谦, 冯明光, 徐均焕等. 安徽虫瘟霉菌株的强毒杀蚜效应与侵染速率. 菌物系统, 2000, **19**(2): 241~247.
- [11] 李惠萍, 冯明光. 温度与光照对安徽虫瘟霉产孢格局的影响. 菌物系统, 2000, **19**(3): 348~353.
- [12] 李惠萍. 安徽虫瘟霉的流行学特征及引发桃蚜流行病的机制研究. 杭州: 浙江大学博士学位论文, 2000. 1~91.
- [13] Feng M G, Liu C L, Xu J H, et al. Modeling and biological implication of time-dose-mortality data for the entomophthoralean fungus, *Zoophthora anhuiensis*, on the green peach aphid *Myzus persicae*. *J. Invertebr. Pathol.*, 1998, **72**: 246~251.
- [14] Berger R D. Comparision of the Gompertz and Logistic equations to describe plant disease progress. *Phytopathol.*, 1981, **71**: 716~719.
- [15] 唐启义, 冯明光. 实用统计分析及其计算机处理平台. 北京: 中国农业出版社, 1997. 1~407.
- [16] Shimazu M, Kuramoto H. Introduction of *Entomophthora muscae* (Zygomycotina: Entomophthorales) to caged house fly population. *Appl. Entomol. Zool.*, 1994, **29**: 563~569.
- [17] Dedryver C A. Déclenchement en serre d'une épidémie par *Entomophthora fresenii* Nowak, sur *Aphis fabae* Scop. par introduction d'inoculum et régulation de l'Humidité relative. *Entomophaga*, 1979, **24**: 443~453.
- [18] Wilding N. *Entomophthora* species infecting pea aphid. *Trans. Br. Entomol. Soc.*, 1975, **127**: 171~183.
- [19] Feng M G, Johnson J B, Nowierski R M, et al. Epizootics caused by entomophthoralean fungi (Zygomycetes: Entomophthorales) in populations of cereal aphids (Homoptera: Aphididae) in irrigated small grains of southwestern Idaho, USA. *J. Appl. Entomol.*, 1992, **113**: 376~390.
- [20] Brown G C, Hasibuan R. Conidial discharge and transmission efficiency of *Neozygites floridana*, an entomopathogenic fungus infecting two-spotted spider mites under laboratory condition. *J. Invertebr. Pathol.*, 1995, **65**: 10~16.