

中国科学院中国孢子植物志编辑委员会 编辑

中国真菌志

第十三卷

虫霉目

李增智 主编

科学出版社

中国科学院中国孢子植物志编辑委员会 编辑

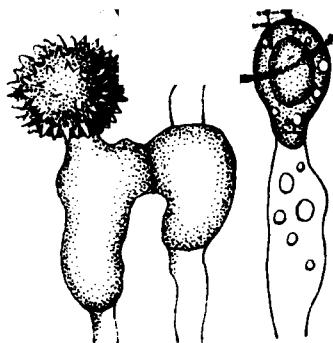
中 国 真 菌 志

第 十 三 卷

虫 霉 目

李增智 主编

中国科学院知识创新工程重大项目
国家自然科学基金重大项目
(国家自然科学基金委员会 ~~中国科学院~~ 国家科学技术部 资助)



科学出版社

CONSILIO FLORARUM CRYPTOGAMARUM SINICARUM
ACADEMIAE SINICAE EDITA

FLORA FUNGORUM SINICORUM

VOL. 13

ENTOMOPHTHORALES

REDACTOR PRINCIPALIS

Li Zengzhi

**A Major Project of the Knowledge Innovation Program
of the Chinese Academy of Sciences**

A Major Project of the National Natural Science Foundation of China

(Supported by the National Natural Science Foundation of China,
the Chinese Academy of Sciences, and the Ministry of Science and Technology of China)

SCIENCE PRESS
2000

内 容 简 介

虫霉目是孢子植物志的重要内容之一。本书是作者的研究成果，具有较高的理论水平。书中记录的不少材料对植物虫害的生物防治具有重要的指导意义，为虫生真菌资源的合理利用打下了物质基础。

本书共记载了虫霉目真菌 4 科 12 属 59 种。

本书可供大专院校生物系师生、科研院所及林业、农业、环保、园艺、医疗卫生等部门的科研人员参考阅读。

中国科学院中国孢子植物志编辑委员会 编辑

中国真菌志

第十三卷

虫霉目

李增智 主编

责任编辑 彭克里

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码：100717

中国科学院印刷厂 印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

2000 年 5 月第一 版 开本：787×1092 1/16

2000 年 5 月第一次印刷 印张：11 3/4 插页：22

印数：1—1 000 字数：250 000

ISBN 7-03-008108-0/Q·930

定价：40.00 元

(如有印装质量问题，我社负责调换(科印))

虫 霉 目

本 卷 著 者

李增智 樊美珍 黄 勃

(安徽农业大学)

武觐文 王德祥

(北京林业大学)

黄耀坚

(厦门大学)

王未名

(山东省农业科学院)

AUCTORES

Li Zengzhi Fan Meizhen Huang Bo

(*Universitas Agriculturae Anhuica*)

Wu Jinwen Wang Dexiang

(*Universitas Sylviculturae Bejingica*)

Huang Yaojian

(*Universitas Xiamenica*)

Wang Weiming

(*Academia Scientiae Agriculturae Shandongica*)

中国孢子植物志第四届编委名单

(1998年4月)

(右上角有*者为常委)

主编 曾呈奎*

常务副主编 魏江春*

副主编 余永年* 吴鹏程* 毕列爵*

编 委 (以姓氏笔画为序)

王全喜 白金铠 田金秀* 刘 波 庄文颖*

庄剑云* 齐雨藻 齐祖同* 朱浩然 应建浙*

吴继农 邵力平 陈灼华 陈建斌* 陆保仁

林永水 郑柏林 郑儒永* 姜广正 赵震宇

施之新 胡人亮 胡征宇 胡鸿钧 高 谦

夏邦美 谢树莲 臧 穆 黎兴江

序

中国孢子植物志是非维管束孢子植物志，分《中国海藻志》、《中国淡水藻志》、《中国真菌志》、《中国地衣志》及《中国苔藓志》五部分。中国孢子植物志是在系统生物学原理与方法的指导下对中国孢子植物进行考察、收集和分类的研究成果；是生物多样性研究的主要内容；是物种保护的重要依据；对人类活动与环境甚至全球变化都有不可分割的联系。

中国孢子植物志是我国孢子植物物种数量、形态特征、生理生化性状、地理分布及其与人类关系等方面的综合信息库；是我国生物资源开发利用，科学研究与教学的重要参考文献。

我国气候条件复杂，山河纵横，湖泊星布，海域辽阔，陆生与水生孢子植物资源极其丰富。中国孢子植物分类工作的发展和中国孢子植物志的陆续出版，必将为我国开发利用孢子植物资源和促进学科发展发挥积极作用。

随着科学技术的进步，我国孢子植物分类工作在广度和深度方面将不断补充、修订和提高。

中国科学院中国孢子植物志编辑委员会

1984年4月·北京

致 谢

本卷是在中国科学院中国孢子植物志编辑委员会的组织和关怀下完成的，先后得到中国科学院基金、国家自然科学基金委员会面上项目“我国虫霉目真菌资源的研究”和重大项目“中国孢子植物志的编研”、中国科学院知识创新工程重大项目以及中国科学院科学出版基金的资助，使本卷册得以问世，在此谨致深切的谢意！

山东省农业科学院原子能利用研究所陆文华研究员和福建林学院郑本暖副教授曾参加过部分研究，对本卷作出过贡献；在编研中，徐庆丰、陈祝安、黄运霞、李宏科、梁宗琦、秦启贤、韩宝瑜、鲁绪祥、马圣安、张效良、唐歌云、丁永官和陈家骅等先生曾向我们慷慨提供标本或文献；安徽农业大学森林利用学院刘玉珍、李农昌、唐晓庆、王成树、姚剑、李春如、李连德、丁德贵、王滨、王四宝、刘竞男、吴茜茜、陈晓玲、胡家富和耿德桂等同志也为本书的编写付出了辛勤的劳动；此外，本书附录Ⅲ“虫霉目名录”参考了郑儒泳先生为《拉汉真菌名称》（未出版）编纂、由李增智修订补充的虫霉目菌名拉汉对照名录，在此一并致以诚挚的谢意！

说 明

1. 本书是对中国虫霉目的研究总结。全书包括五大部分：一、通论，二、专论，三、附录，四、参考文献，五、索引。
2. 通论部分分 5 章概括地叙述虫霉目的经济重要性、形态学特征、与昆虫的相互关系、分类历史以及分类系统，向读者较全面地介绍这类菌物的全貌和研究进展，并阐明我们的分类观点以及在本书中所采用的分类系统。
3. 专论部分共报道中国的虫霉目真菌 4 科 12 属 59 种。对科有形态描述、讨论和分属检索表。科、属、种均按学名字母顺序排列。属下和种下有正名、异名及其文献引证、形态描述、讨论；属下有分种检索表，种下有按学名字母顺序排列的寄主名单、国内分布、标本代号和国内有关报道的引证以及世界分布。
4. 有 7 个种因未见标本，只能放在附录中记载。关于我国台湾报道的 12 个种，除台湾大学严奉琰 (Yen, 1962) 先生发表的新种灰灯蛾虫瘴霉 (*Furia creatonoti* (Yen) Humber)、台湾师范大学简秋源 (Chien 1987) 先生发表的固孢蛙粪霉 *Basidiobolus haptosporus* Drechsler 以及台湾食品工业研究所保藏的大孢蛙粪霉 *B. magnus* Drechsler 外，其余 9 种本卷均有详细记载。1993 年李增智在台湾短期逗留时曾专门在台湾大学寻找严先生 (当时已退休) 的模式标本，惜已无保存。在台湾师范大学时也因时间有限而未能看到简先生的标本。因此，大陆尚未见记载的 3 个台湾种只得放在附录 I “中国虫霉资料补遗” 中处理。另外，在戴芳澜 (1979) 先生的《中国真菌总汇》、南开大学生物系昆虫教研室 (1979) 的《昆虫病理学》，以及上海第一医科大学秦启贤等先生 (1979)、内蒙古农牧大学张国贤等先生 (1986) 和 Skvortzow (1925) 的论文中提到的几个种的标本也一直未能见到，皆一并放在附录 I 中记载。
5. 附录 II 是“中国有关昆虫及螨类寄主上的虫霉目录”。鉴于虫霉目分类历史悠久，系统复杂，异名混乱，本书有附录 III “虫霉目名录”，共收录正名和异名 588 条。该名录参考了郑儒泳先生为《拉汉真菌名称》(未出版) 编纂、由李增智修订补充的虫霉目菌名拉汉对照名录。
6. 参考文献部分按作者姓氏字母顺序排列。中国作者按汉语拼音字母顺序排列，其他非英语国家作者按拉丁化后的字母顺序排列。中国及其他各国作者的姓名、题目或书名、期刊名称或出版处 (社) 除在括号内附汉语拼音或拉丁化的姓名外，均按发表时所用语种列出。
7. 索引部分包括：① 寄主汉名索引；② 菌物汉名索引；③ 寄主学名索引；④ 菌物学名索引。
8. 虫霉菌的学名全部按 1981 年在悉尼通过的《国际植物命名法规》订正。寄主的学名及汉名主要参照《拉英汉昆虫名称》(1983, 科学出版社)、《英汉农业昆虫词汇》

- (1983, 农业出版社) 及《拉汉英昆虫·蜱螨·蜘蛛·线虫名称》(1997, 中国林业出版社) 等; 按动物命名法规, 学名改隶后只保留原加词的定名人并加括号。
- 9. 专论部分各级分类单位的形态描述和数据, 除非另有说明外, 均系根据对我国材料的直接研究和测量所得。
 - 10. 本书共有插图 75 幅, 除附录 I 中的 4 幅系转绘外, 其余绝大部分为本书作者根据标本所作的显微绘图; 另有症状彩色图版 4 幅 (图版 I ~ IV) 和黑白图版 39 幅, 皆为作者自己根据标本拍摄的。
 - 11. 本书所引证的标本多保存在安徽农业大学虫生菌研究中心 (原安徽农学院林学系森林保护教研室, 代号 ACAFP), 模式标本则全部保存在这里; 标本号绝大多数为采集号, 数字前的字母代号为采集地名缩写, 少数为原标本室代号 ACAFP。
 - 12. 世界分布系根据文献整理而成, 按各大洲的顺序排列。
 - 13. 附录 I 收集的是过去文献报道过, 但我们无机会研究的标本的种类。对这些种类, 除列出名称和文献引证外, 还抄录了原始描述、寄主、分布及绘图等, 并作了必要的说明或讨论。有的种无插图, 便从其他文献中转绘。

目 录

序	
致谢	
说明	
通论	(1)
一、绪言	(1)
二、虫霉的经济重要性	(1)
三、虫霉的生物学和形态学特征	(3)
(一) 原生质体	(3)
(二) 菌丝段与菌丝	(4)
(三) 假囊状体	(5)
(四) 假根	(6)
(五) 分生孢子梗	(7)
(六) 分生孢子	(7)
(七) 休眠孢子	(12)
四、虫霉与昆虫的相互关系	(14)
(一) 虫霉的致病机制及活体营养方式对寄主的影响	(14)
(二) 寄主及其行为对虫霉及虫霉病的影响	(16)
五、虫霉目的分类历史及分类系统	(19)
(一) 概况	(19)
(二) 分类历史	(20)
(三) Humber 分类系统	(23)
专论	(26)
一、新月霉科 Ancylistaceae	(27)
耳霉属 <i>Conidiobolus</i> Brefeld	(27)
1. 耳霉亚属 Subgenus <i>Conidiobolus</i> Ben-Ze'ev & Kenneth	(28)
暗孢耳霉 <i>C. obscurus</i> (Hall & Dunn) Remaudière & Keller	(28)
有味耳霉 <i>C. osmodes</i> Drechsler	(30)
垫状耳霉 <i>C. stromoideus</i> Srinivasan & Thirumalachar	(31)
块状耳霉 <i>C. thromboides</i> Drechsler	(32)
2. 德拉霉亚属 Subgenus <i>Delacroixia</i> (Saccardo & Sydow) Tyrrell & MacLeod	(34)
冠耳霉 <i>C. coronatus</i> (Constantin) Batko	(35)
异孢耳霉 <i>C. incongruus</i> Drechsler	(36)
大育耳霉 <i>C. megalotocus</i> Drechsler	(38)

噬菌耳霉 <i>C. mycophagus</i> Srinivasan & Thirumalachar	(39)
多育耳霉 <i>C. polytocos</i> Drechsler	(40)
粉蚧耳霉 <i>C. pseudococci</i> (Speare) Tyrrell & MacLeod	(41)
二、蛙粪霉科 Basidiobolaceae	(42)
蛙粪霉属 <i>Basidiobolus</i> Eidam	(42)
裂孢蛙粪霉 <i>B. meristosporus</i> Drechsler	(43)
蛙生蛙粪霉 <i>B. ranarum</i> Eidam	(44)
三、虫霉科 Entomophthoraceae	(46)
(一) 巴科霉属 <i>Batkoa</i> Humber	(47)
尖突巴科霉 <i>B. apiculata</i> (Thaxter) Humber	(47)
大孢巴科霉 <i>B. major</i> (Thaxter) Humber	(49)
乳突巴科霉 <i>B. papillata</i> (Thaxter) Humber	(51)
(二) 噬虫霉属 <i>Entomophaga</i> Batko	(52)
灯蛾噬虫霉 <i>E. aulicae</i> (Reichardt ex Bail) Humber	(53)
堆集噬虫霉 <i>E. conglomerata</i> (Sorokin) Keller	(55)
蝗噬虫霉 <i>E. grylli</i> (Fresenius) Batko	(56)
堪萨斯噬虫霉 <i>E. kansana</i> (Hutchison) Batko	(58)
(三) 虫霉属 <i>Entomophthora</i> Fresenius	(60)
库蚊虫霉 <i>E. culicis</i> (Braun) Fresenius	(60)
蝇虫霉 <i>E. muscae</i> (Cohn) Fresenius	(62)
普朗肯虫霉 <i>E. planchoniana</i> Cornu	(64)
(四) 虫疫霉属 <i>Erynia</i> (Nowakowski ex Batko) Remaudière & Hennebert	(65)
摇蚊虫疫霉 <i>E. chironomis</i> (Fan & Li) Fan & Li	(66)
弯孢虫疫霉 <i>E. curvispora</i> (Nowakowski)	(68)
巨孢虫疫霉 <i>E. gigantea</i> Li, Chen & Xu	(69)
卵孢虫疫霉 <i>E. ovispora</i> (Nowakowski) Remaudière & Hennebert	(71)
(五) 虫瘴霉属 <i>Furia</i> (Batko) Humber	(72)
壳状虫瘴霉 <i>F. crustosa</i> (MacLeod & Tyrrell) Humber	(73)
福建虫瘴霉 <i>F. fujiana</i> Huang & Li	(74)
胶孢虫瘴霉 <i>F. gloeospora</i> (Vuillemin) Li, Huang & Fan	(74)
伊萨卡虫瘴霉 <i>F. ithacensis</i> (Kramer) Humber	(76)
粉蝶虫瘴霉 <i>F. pieris</i> (Li & Humber) Humber	(77)
山东虫瘴霉 <i>F. shandongensis</i> Wang, Lu & Li	(79)
三角突虫瘴霉 <i>F. triangularis</i> (Villacarlos & Wilding) Li, Fan & Huang	(81)
(六) 虫疠霉属 <i>Pandora</i> Humber	(82)
菜叶蜂虫疠霉 <i>P. athaliae</i> (Li & Fan) Li, Fan & Huang	(84)

毛蚊虫病霉 <i>P. bibionis</i> Li, Huang & Fan	(85)
布伦克虫病霉 <i>P. blunckii</i> (Lakon ex Zimmermann) Humber	(85)
北虫病霉 <i>P. borea</i> (Fan & Li) Li, Huang & Fan	(88)
金龟虫病霉 <i>P. brahmiae</i> (Bose & Mehta) Humber	(89)
丽蝇虫病霉 <i>P. calliphorae</i> (Giard) Humber	(91)
叶蝉虫病霉 <i>P. cicadellis</i> (Li & Fan) Li, Fan & Huang	(92)
飞虱虫病霉 <i>P. delphacis</i> (Hori) Humber	(92)
双翅虫病霉 <i>P. dipterigena</i> (Thaxter) Humber	(94)
刺孢虫病霉 <i>P. echinospora</i> (Thaxter) Humber	(96)
近藤虫病霉 <i>P. kondoiensis</i> (Milner) Humber	(97)
新蚜虫病霉 <i>P. neoaphidis</i> (Remaudière & Hennebert) Humber	(98)
努利虫病霉 <i>P. nouri</i> (Remaudière & Hennebert) Humber	(100)
陕西虫病霉 <i>P. shaanxiensis</i> Fan & Li	(101)
(七) 斯魏霉属 <i>Strongwellsea</i> Batko & Weiser	(102)
绝育斯魏霉 <i>S. castrans</i> Batko & Weiser	(103)
(八) 干尸霉属 <i>Tarichium</i> Cohn	(104)
黑孢干尸霉 <i>T. atrospermum</i> Petch	(105)
蝇干尸霉 <i>T. cyrtoneurae</i> Giard	(105)
大孢干尸霉 <i>T. megaspermum</i> Cohn	(106)
食蚜蝇干尸霉 <i>T. syrphis</i> Li, Huang & Fan	(107)
(九) 虫瘿霉属 <i>Zoophthora</i> Batko	(108)
安徽虫瘿霉 <i>Z. anhuiensis</i> (Li) Humber	(109)
蚜虫瘿霉 <i>Z. aphidis</i> (Hoffmann ex Fresenius) Batko	(110)
加拿大虫瘿霉 <i>Z. canadensis</i> (MacLeod, Tyrrell & Soper) Remaudière & Hennebert	(112)
蝽虫瘿霉 <i>Z. pentatomis</i> (Li, Chen & Xu) Li, Fan & Huang	(113)
根虫瘿霉 <i>Z. radicans</i> (Brefeld) Batko	(115)
四、新接霉科 <i>Neozygitaceae</i>	(117)
新接霉属 <i>Neozygites</i> Witlaczil	(118)
佛罗里达新接霉 <i>N. floridana</i> (Weiser & Muma) Remaudière & Keller	(119)
弗雷生新接霉 <i>N. fresenii</i> (Nowakowski) Remaudière & Keller	(120)
附录 I 中国虫霉资料补遗	(123)
三浦新月霉 <i>Ancylistes miurii</i> Skvortzow	(123)
固孢蛙粪霉 <i>Basidiobolus haptosporus</i> Drechsler	(123)
大孢蛙粪霉 <i>B. magnus</i> Drechsler	(124)
美洲虫瘴霉 <i>Furia americana</i> (Thaxter) Humber	(125)
灰灯蛾虫瘴霉 <i>F. cretonoti</i> (Yen ex Humber) Humber	(125)

夜蛾虫疣霉 <i>P. gammae</i> (Weiser) Humber	(127)
方喙象干尸霉 <i>Tarichium cleoni</i> (Wize) Lakon	(128)
附录 II 中国有关昆虫及螨类寄主上的虫霉目录	(129)
附录 III 虫霉目名录	(135)
参考文献	(149)
寄主汉名索引	(158)
菌物汉名索引	(161)
寄主学名索引	(163)
菌物学名索引	(165)
图版 I~XLIII	

通 论

一、绪 言

虫霉目是接合菌门 Zygomycota 中的重要目，迄今世界上已记录 200 余种。该目真菌广布于全世界，多为陆生节肢动物（主要是昆虫）的专性病原菌，少数侵染水生昆虫，是昆虫种群自然控制的重要因子和害虫生物防治的重要材料。因此，虫霉目真菌不仅是菌物学者的研究内容，也是昆虫病理学者和害虫生物防治工作者的重要研究材料，具有较大的经济价值。有少数种类侵染线虫和缓步动物等低等无脊椎动物。其次，有不少种类是腐生菌，对于动植物尸体和动物粪便的分解起着重要作用。此外，也有少数种类寄生于藻类和蕨类植物上。

二、虫霉的经济重要性

虫霉目真菌多为昆虫的专性病原菌，具有如下引人注目的特点。①有效的活体营养方式：感病活虫仍能到处活动，从而有利于其扩散转播。②独特的扩散形式：多数种类能产生主动强力弹射、重复发芽并具粘性的分生孢子，或是产生因具有长梗或星状角而易被昆虫碰上脱落的毛管孢子或水生四歧孢子。③可靠的宿存机制：许多虫霉具厚壁的休眠孢子，不具休眠孢子的虫霉也具有其他有效的宿存机制。④侵染过程一般较快，能较有效地利用短暂的阴雨天气迅速形成流行高峰。

由于这些特点，许多虫霉能在合适的环境条件下迅速形成大规模流行病，在短期内扑灭大面积、高密度的虫灾，从而成为昆虫种群自然调节的重要因子。此中最典型的是蝗噬虫霉 *Entomophaga grylli* (Fresenius) Batko，该菌对于抑制世界各国的无数蝗虫种群造成的灾害起了极其重要的作用，甚至在干旱的澳大利亚中部 (Roberts & Humber 1981) 和我国新疆都有记载。我国 1000 年前的《旧五代史·五行志》早就有过记载：“后汉乾佑二年（即公元 949 年），宋州奏，蝗一夕抱草而死。”这里描述的是蝗虫因感染蝗噬虫霉而死的典型症状。此后有不少史籍都有过类似“抱禾草而毙不为灾”的记载。可以推测，世界各大陆铺天盖地的蝗灾的消长动态同该菌关系十分密切。例如 20 世纪 60 年代初加拿大西部大发生的蝗灾就是因该虫霉病的流行而被抑制下去的，蝗虫的感病率高达 95% (Cherwonogradzky 1980)；其中 1963 年在萨斯凯彻温省的流行，几乎消灭了该省中部及东部的透翅土蝗 *Camnula pellucida* (Scudd) (Pickford & Riegert 1964)。另一种世界广布的虫霉新蚜虫痨霉 *Pandora neoaphidis* (Remaudière & Hennebert) Humber 在十字花科蔬菜和小麦蚜虫中延绵不绝地流行，对于中国人大量食用的蔬菜生产以及世界的蔬菜生产具有极其重要的意义；秋末至整个冬春该菌和安徽虫瘟霉 *Zoophthora an-huiensis* (Li) Humber 及普朗肯虫霉 (*Entomophthora planchoniana* Cornu) 在我国秦岭淮河以南地区的混合流行，以及秋季该菌和普朗肯虫霉在我国新疆的混合流行规模都十分

可观，稍加注意便可发现。根虫瘟霉 *Zoophthora radicans* (Brefeld) Batko 也是世界广布种，其寄主范围很广，可自然侵染鳞翅、同翅、双翅、鞘翅和膜翅等目的许多种昆虫，其流行病在我国云南（臧穆、罗享文 1976）、四川茶区抑制重要害虫茶小绿叶蝉 *Empoasca flavescens* (Fabricius) 以及在皖浙苏茶区抑制另一重要害虫茶尺蠖 *Ectropis obliqua hypulina* Wehrli 的显著作用是大面积的，对于减少化学杀虫剂用量起了无可替代的作用。除了这些常见种以外，有些罕见种一旦发展成流行病而爆发开来，作用极其壮观。例如只在北美安大略一带的多脂松林区中造成松针钝喙大蚜 *Schizolachnus piniradiatae* Davidson 种群中造成大规模流行病的加拿大虫瘟霉 *Z. canadensis* (MacLeod, Soper & Tyrrell) Remaudière & Hennebert, 1987 年春在皖南的马尾松林中造成松大蚜 *Cinara pinitabulaeformis* Zhang & Zhang 的大规模流行病，急剧摧毁各地的蚜群，感染死亡率高达 99% 以上（李增智等 1988a, 1989）。虫霉还有另一个特点，即寄主范围适中，既不像昆虫病毒之窄，又不如白僵菌之广，不必担心对非目标昆虫造成影响，比较适合综合治理的要求。因此，有些虫霉是害虫生物防治的重要材料。长期以来，虫霉目真菌不仅是菌物学者的研究内容，也是害虫生物防治工作者的重要研究材料。本世纪以来，Sawyer (1929)、Müller-Kögler (1959) 及 Gustaffson (1965b) 等在虫霉培养方面相继取得重要进展，从而使得 70 年代以来，人们曾一度醉心于发展虫霉杀虫剂。

虫霉分生孢子生产技术虽简单，但要得到质量均一的产品不容易；其次，其寿命不仅太短，抗逆性极低，而且还能反复发芽弹射出次级分生孢子，浪费其储藏物质；此外，人们对于刺激分生孢子形成的因子和分生孢子的保藏技术也缺乏了解，故至少在目前来看，生产分生孢子不具实用价值。

70 年代，美国和拉脱维亚在虫霉休眠孢子的大量生产方面获得成功，将人们的视线引向虫霉休眠孢子杀虫剂的开发。美国农业部于 1972 年开始研究块状耳霉 *Conidiobolus thromboides* Drechsler 的工业生产。拉脱维亚在 70 年代初大量生产过暗孢耳霉 *C. obscurus* (Hall & Dunn) Remaudière & Hennebert 的休眠孢子，产品称“虫霉素”(entomophthorin) (Sikura 1974)。法国也先后采用深层发酵技术生产有味耳霉 *C. osmodes* Drechsler 和暗孢耳霉 (Latge et al. 1977; Latge 1980)。然而，由于致病性方面的问题，上述 3 种虫霉的休眠孢子制剂始终未能进行成功的田间试验。应用不成功不仅由于受天气影响较大，而且与休眠孢子发芽率低，发芽同步性差关系极大。此外，休眠孢子本身并非侵染单元，需萌发产生芽分生孢子才能侵染昆虫。休眠孢子萌发最多的时候可能是田间气候及寄主状况不利于侵染循环反复出现的时候。尽管人们已研究出从土壤中定量检测虫霉休眠孢子的方法，但对其数量与昆虫种群动态的关系仍难以了解 (Li et al. 1988)。Latge (1982) 以生物测定计算出，需要 100~2000L 培养基才能产生出够 1hm^2 有效侵染所使用的休眠孢子。显然这样来应用真菌杀虫剂是不现实的。再说，能在液体培养中产生休眠孢子的仅少数耳霉中的一些菌株；对于在昆虫活体内及体外形成休眠孢子的条件至今了解甚少。由于这些原因，将休眠孢子开发为真菌杀虫剂仍是目前科技水平无法实现的。因此，有些人转向毒素和菌丝的开发。

由于多数虫霉是活体营养方式，因此除耳霉外，很少有产生毒素的种类。有人研究块状耳霉的毒素时发现，该毒素的分子结构与六六六相似，对蚜虫有触杀作用，因此一

时使人对将该毒素发展为杀虫剂甚感兴趣 (Roberts & Humber 1981)。然而，指望从培养物中提取毒素是不现实的，而合成的难度又很大，因此迄今无甚进展。

菌丝生产技术是从根虫瘟霉开始的，McCabe 和 Soper 以此技术获两项专利，后又被人推广到丝孢菌球孢白僵菌 *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin 和金龟子绿僵菌 *Metarrhizium anisopliae* Sorokin 的生产 (Pereira & Roberts 1987)。然而，这里也存在一些重要问题：首先，菌丝和休眠孢子一样不是侵染单元；其次，体外生产的菌丝储藏期很短，冷冻储藏和机械粉碎对菌丝活力影响很大 (Li et al. 1993)；更重要的是，田间应用菌丝制剂尚未获得稳定效果。鉴于此，现阶段虫霉目真菌尚不具备发展真菌杀虫剂的条件。为了使这类流行潜力极大的昆虫种群自然调节因子能在害虫防治中更好地发挥作用，必须从利用昆虫种群的自然流行病着眼，研究昆虫与虫霉的相互关系以及虫霉病在昆虫种群中的流行规律。

在发展虫霉杀虫剂的过程中，人们对于虫霉的安全性问题甚为关注，这是因冠耳霉 *C. coronatus* (Constantin) Batko 能引起人和马的鼻腔瘤；然而，全部病例都在热带国家。另外，固孢蛙粪霉 *Basidiobolus haptosporus* Drechsler 在非洲和东南亚也能引起皮下感染，甚至在我国江西 (秦启贤等 1979) 和江苏 (薛筑云 1996) 也已发现过 3 个病例，然而，药物治疗疗效很好。这些都与伤口或在土壤中暴露有关。只要注意防护，这些机会性病原侵染人畜的可能性是极小的。

三、虫霉的生物学和形态学特征

多数虫霉在生活史中同时具有分生孢子和休眠孢子两个循环，一般包括原生质体、菌丝段、菌丝、分生孢子梗、分生孢子及休眠孢子等阶段。有些种类缺乏原生质体阶段，有些种类缺乏或尚未发现休眠孢子阶段，而有些种类则只从休眠孢子得到描述，尚未发现分生孢子阶段。应结合这类真菌的生物学特性采用合理的制片及观察方法 (李增智 1988)。除非研究组织病理，一般都不需制作切片。挑片和孢子弹射制片是较常用的方法。由于虫霉在人工培养基上形态变异较大，故除腐生种类外，多不采用载片培养制片。

(一) 原生质体

有许多种虫霉如新蚜虫疠霉 *Pandora neoaphidis* Remaudière & Hennebert、灯蛾噬虫霉 *Entomophaga aulicae* (Reichardt) Humber、蝗噬虫霉 *Entomophaga grylli* (Fresenius) Batko 和大孢斯魏霉 *Strongwellsea magna* Humber 等在寄主血腔内形成原生质体 (protoplast)。原生质体为丝状、卵状、变形虫状、球状或不规则形状 (图 1, 图版 XVI-3)。有人认为球形的原生质体仅仅是在遇到渗透压的急剧变化时才能产生，但蝗噬虫霉原生质体后期则正常地产生球形的原生质体，或称球形质体 (sphaeroplast)。

原生质体不具细胞壁，其超微结构同有壁的真菌细胞相比，线粒体较小，团聚的粗内质网和多泡体 (multivesicular body) 较多，胞质外表面有一层在有壁的细胞中见不到的毛绒绒的纤维状外被；同时，也缺乏像有壁细胞里的那种电子致密体 (Butt et al.