# 蟲生真菌與昆蟲天敵間的關係

蔡勇勝、高穗生

## 前　　言

長久以來，化學農藥幾乎已是作物蟲害防治唯一的依賴，但在過量使用下，也產生諸多的副作用，包括對環境的污染、有害生物產生抗藥性、殘毒問題、對人的危害和生態平衡的破壞...等。由於世人已警覺到維護自然生態及自身健康的重要性，對化學性殺蟲劑的使用更加小心，而且發展以生物防治法為主的綜合管理策略。因此不論是站在降低化學農藥的依賴或在蟲害綜合管理的策略應用，生物防治法的利用已是必然的趨勢。

廣義的生物防治包括寄生性天敵、捕食性天敵和蟲生病原微生物的利用，當這些防治因子共同存在時，彼此間一定會相互影響，Ferguson 和 Stiling(1996)認為其間之交互作用包括協力作用(synergistic effects)、加乘作用(additive effects)和拮抗作用(antagonistic effects)。為使蟲害綜合管理工作能發揮最大效能，應將引進到該系統內各因子間之不利影響減至最輕。部分蟲生病原微生物(如蟲生真菌)因可大量生產開發成微生物殺蟲劑，以類似化學殺蟲劑之施用方式廣佈於田間，由於其使用量較自然發生情形高出許多，與害蟲寄生性和捕食性天敵的接觸無可避免，如何減少其間負面作用發生，或甚至讓其等發揮協助作用，均有待從瞭解此等天然防治資源間之關係著手。

本文僅就能蒐集到有關蟲生真菌與天敵間作用的文獻，做摘要整理，期能對擬出最有效的防治策略有所助益。

## 加乘或協力作用

### 一、天敵協助蟲生真菌之散佈或感染

蟲生病原微生物在田間能否引起流行病，除受環境因子之影響限制外，與寄主族群密度和病原微生物本身接種源(inoculum)密度也有關聯，而兩者的關係真正發生在蟲生病原微生物如何有效的傳播到寄主棲息處，並接觸蟲體體壁，完成侵染。事實上，有大量的蟲生病原微生物

接種源會在被寄生死亡的蟲屍上產生，但其中大部份都無法感染新寄主(Shimazu & Soper，1986)，所以田間接種源濃度及有效的散佈是能否引起流行之關鍵因子。蟲生病原之散佈方式有被動和主動兩種方式：主動方式為具感染能力繁殖體之主動釋放，被動方式之散佈則全賴外力之作用，主要有氣候因子(風雨)及生物因子(寄主或非寄主之攜帶)。重要蟲生病原微生物大多以被動式的散佈方式來傳播接種源，主動式的散佈中僅發生在線蟲及少數蟲生真菌上(洪及楊, 1997)，團孢霉屬(*Massospora*)之蟲生真菌可藉由分生孢子柄產生之力量釋放分生孢子飛越樹層(Steinkraus *et al.*，1996)。

蟲生真菌與天敵在自然界共存所發生之加乘協力作用，便是天敵對蟲生真菌散佈上的協助。Roy 等人(1997)在實驗中發現如果將捕食性之七星瓢蟲(*Coccinella septempunctata*)的成蟲餵食在葉面上有被新蚜蟲瘟霉(*Erynia neoaphidis*)感染死亡產孢之蟲屍時，瓢蟲可將新蚜蟲瘟霉之孢子攜帶到他處(無被蚜蟲感染之地方)，實驗更發現即使只有一隻蟲屍，瓢蟲仍舊會攜帶孢子。從這個結果看來，當田間產生之新蚜蟲瘟霉接種源密度不足以利用空氣或水來有效傳播時，瓢蟲之傳播可能是對該菌之散佈貢獻最大。雖然未查到寄生性天敵直接攜帶蟲生真菌孢子的例子，但 Akalach 等人(1992)認為昆蟲能因產卵而幫忙傳播植物病原，沒有道理不會傳播蟲生真菌，他們並指出產卵器在產卵過程中會有機械傳播的情形。

Roy 等人(1998)在另一實驗中發現一有趣的情形，即當有捕食性瓢蟲存在時，豌豆蚜(*Acyrthosiphon pisum*)之移動速度會加快，如葉面上有新蚜蟲瘟霉感染死亡之蟲屍，蚜蟲之移動加快將會提高接觸及感染機會，所以天敵的存在將有助於新蚜蟲瘟霉之散佈(圖 1.)。這種因天敵的存在而使寄主昆蟲移動速度加快，進而提高與蟲生真菌接觸感染的情形，不單發生在捕食性天敵，寄生性天敵也有相似的例子，前述蟲生真菌新蚜蟲瘟霉之散佈能力也會因寄生天敵縊管蚜繭蜂(*Aphidius rhopalosiphi*)存在而提升。

在實室中發現另一個例子，即當寄生性天敵彎尾姬蜂(*Diadegma semiclausum*)存在時，可明顯促進小菜蛾(*Plutella xylostella*)幼蟲的移動，進而有助於根蟲瘟霉(*Zoophthora radicans*)之散佈。但另一種寄生性天敵小菜蛾小繭蜂(*Cotesia plutellae*)存在時所能發揮的作用就明顯不如彎尾姬蜂(Furlong & Pell，1996)，顯示這種因天敵存在而提高蟲生真菌傳播能力的情形，會因天敵種類不同而有所差異，間接指出這種效應在田間是難以預期的。

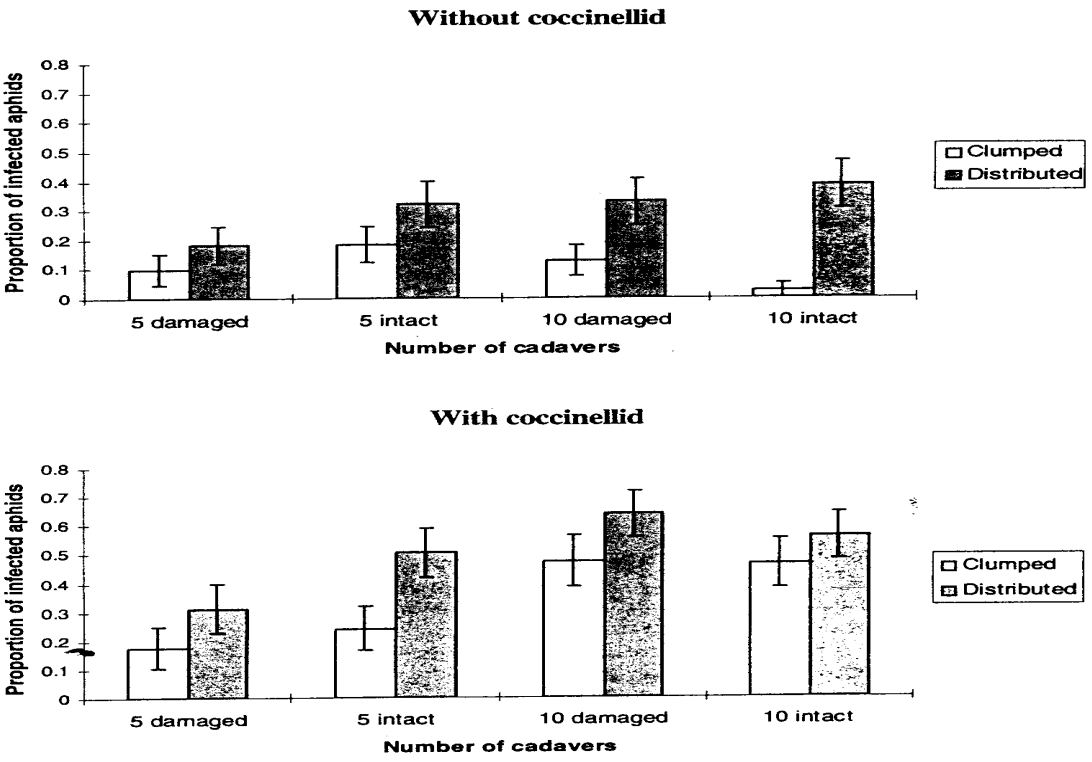



**圖1．七星瓢蟲的捕食行為與新蚜蟲瘟霉的散播感染。**

**(引自Roy *et al.*, 1998)**

**除了天敵的協助外，花媒昆蟲存在也有利於蟲生真菌散佈的例子。Butt 等人(1998)在油菜開花季節，改裝蜂箱出入口成孢子分注器，利用蜜蜂來散佈黑殭菌(*Metarhizium anisopliae*)孢子，發現可使為害油菜心芽及花器之花粉甲蟲(*Meligethes aeneus*)死亡率增加(表1.)。**

**表1．蜜蜂在田間對黑殭菌散播之協助**

| Sample date | Week number | Average temperature (°C) maximum and minimum | Total sunshine (h) | Total rain (mm) | Pollen beetles only | Pollen beetles + bees | Pollen beetles + bees + *M. anisopliae* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 24.6.97 | 1 | 15.4, 9.7 | 15.2 | 61.0 | 23 (4.9) | 23 (4.4) | 99 (1.1) |
| 1.7.97 | 2 | 16.8, 6.2 | 20.2 | 8.4 | 10 (3.1) | 8 (2.8) | 69 (4.8) |
| 8.7.97 | 3 | 23.3, 11.0 | 58.0 | Trace | 8 (2.8) | 3 (1.9) | 27 (4.6) |
| 15.7.97 | 4 | 21.4, 12.7 | 43.0 | 8.5 | 7 (2.6) | 8 (2.8) | 60 (5.1) |

**(引自Butt et al., 1998)**

## 二、蟲生真菌降低昆蟲對捕食性或寄生性天敵之警戒反應及脫逃能力

蟲生真菌侵染寄主後，在發病過程中會產生毒素(mycotoxins)，這些毒素在低濃度時會影響寄主的行為或行動能力，此將降低昆蟲對捕食性或寄生性天敵之警戒反應或脫逃能力。如黑殭菌能產生多種黑殭素(destruxins)，將該毒素注射到菸草天蛾(*Mandula sexta*)五齡幼蟲體內，發現蟲體會有持續痙攣的狀態(Samuels *etal.*, 1986)。但在 Artuurs 和 Thomas (2001)進行的實驗結果中，沙漠飛蝗(*Schistocerca gregaria*)被 *M. anisopliae* var. *acridum* 感染後，蟲體移動情形較對照組明顯，這種移動增加的反應，會提高蟲體被天敵捕食的風險。

在另一實驗中發現，該蟲在蟲生真菌感染後對模擬天敵攻擊的反應及脫逃能力明顯降低(圖 2.)，此結果再次證實蟲生真菌的感染有利捕食性天敵的捕食。一些昆蟲在遭受天敵攻擊時會產生警戒費洛蒙(alarm pheromone)，同種昆蟲在接受到訊息後，可能採取防禦行動(如分散或攻擊)，以避免族群太大的傷亡，但無論是產生警戒費洛蒙的量或對警戒費洛蒙反應的能力，會受蟲生真菌感染的影響。當新蚜蟲癘霉感染豌豆蚜後 2 3 天，豌豆蚜對這種警戒費洛蒙的反應能力幾乎降至一半(Roy *et al.*, 1999)。這種因蟲生真菌感染而降低蟲體對警戒費洛蒙反應的結果，可能有利於捕食性天敵，但不見得有利於寄生性天敵，因為寄生性天敵與蟲生病原真菌在蟲體內競爭，大多處於劣勢(Hochberg & Lawton, 1990)，幸好天敵大多能辨識被蟲生真菌感染的蟲體，並避免取食或產卵在該蟲上(Akalach *et al.*, 1992；Roy & Pell, 2000)。

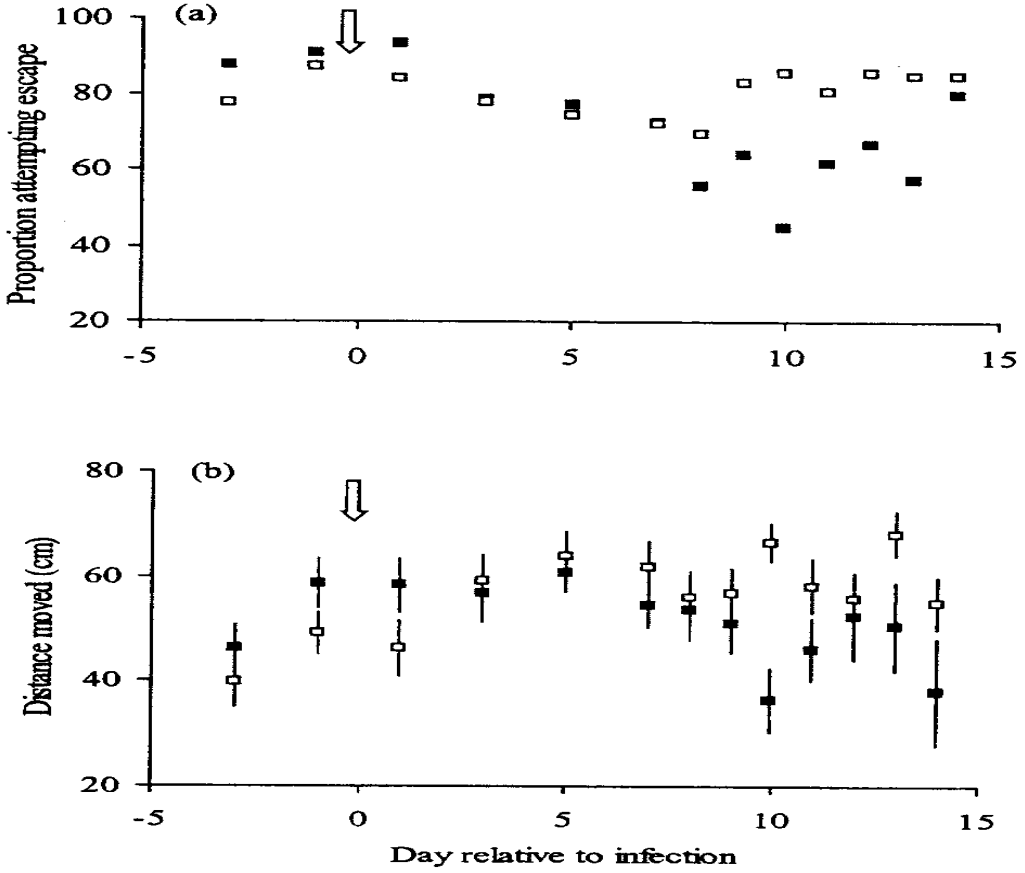



圖2．沙漠飛蝗被*M. anisopliae* var. *acridum*感染後對模擬天敵攻擊之反應和脫逃能力 （■處理組；□對照組)

(引自Artuurs & Thomas，2001)

# 拮抗作用

## 一、蟲生真菌直接感染天敵

目前已知重要蟲生病原微生物中，以蟲生真菌之寄主範圍最廣，施用此類蟲生病原微生物，在田間造成直接感染有益天敵的問題是無法避免的。Lacey 等(1997)認為大多數的蟲霉目(Entomophthorale)一般以蚜蟲為寄主，且有相當的專一性，對非標的生物及天敵之危險性不高。加上此類蟲生真菌不易量產，其孢子活性也不易保存，開發成真菌性殺蟲劑的機會不大，對害蟲天敵的威脅相對不存在，相較之下不完全菌的威脅就大的多。不過蟲霉目對天敵具病原性之例子還是有：以能寄生小菜蛾之兩種寄生性天敵彎尾姬蜂、小菜蛾小繭蜂和蟲生真菌根蟲瘟霉間之關係為例，根蟲瘟霉對彎尾姬蜂具病原性，但致病力只有根蟲瘟霉對小菜蛾的1/70　133，而根蟲瘟霉對小菜蛾小繭蜂則不具致病力，(Furlong *et al.*，1996)。

不完全菌的寄主範圍雖廣，但菌株致病力還是有寄主不同選擇性的差異，即使同一菌株面對分類地位相近之昆蟲(談等,1991、Ignoffo *et al.*, 1976)，此種現象也發生在天敵與蟲生真菌間。James 和 Lighthart(1994)比較幾種重要蟲生真菌白殭菌(*Beauveria bassiana*)、黑殭菌、玫煙色擬青黴菌(*Paecilomyces fumosoroseus*)及綠殭菌(*Nomuraea rileyi*)對捕食性瓢蟲 *Hippodamia convergens* 的病原性，結果以綠殭菌最安全，未發現有感染情形。相較之下兩株白殭菌及黑殭菌與玫煙色擬青黴菌就危險多了，分別造成 95、75、97 及 56%的供試瓢蟲死亡(表 2.)。但在 Poprawski 等人(1998)的研究中，白殭菌對另一種瓢蟲 *Serangium parcesetosum* 一樣具強病原性，而玫煙色擬青黴菌則幾乎不具致病力。這種普遍存在蟲生真菌與天敵間的寄主選擇性及病原性差異，是可利用來降低田間發生的不利關係。

表2. 不同蟲生真菌對捕食性瓢蟲(*Hippodamia convergens*)之病原性比較

| Fungus | Log $LC_{50}$(95% fiducial limits) | Slope±SEM |
|---|---|---|
| *Metarhizium anisopliae* | 6.62(5.43-8.48) | 0.68±0.16 |
| *Beauveria bassiana* ARSEF2883 | 6.51(5.93-6.86) | 1.04±0.21 |
| *Beauveria bassiana* ARSEF252 | 6.73(6.33-7.23) | 0.50±0.08 |
| *Paecilomyces fumosoroseus* | 7.73(7.18-8.66) | 0.38±0.07 |
| *Nomuraea rileyi* | 18.60 | 0.10±0.17 |

(引自James & Lighthart, 1994)

在玫煙色擬青黴菌對膜翅目寄生性天敵苜蓿斑蚜蚜小蜂(*Aphelinus asychis*)之病原性測試試驗中，發現直接侵染的不利作用與環境因子有關，在高溼度(≧95%RH)的條件下有利於蟲生真菌發展，玫煙色擬青黴菌在 $3.75x10^3$conidia/$cm^2$ 濃度下會造成 87.8%的苜蓿斑蚜蚜小蜂供試蟲體死亡，但相同濃度在低溼度(55%RH)下只有 32.8%的死亡率(Lacey *etal.*, 1997)。天敵對蟲生真菌的感病性不僅受環境因子影響，亦會受蟲齡、性別及蟲體本身的營養條件、飢餓狀況左右，特別是營養問題，原因可能與蟲體內抵抗微生物物質的合成有關(Donegan & Lighthaart, 1989)。

表3．玫煙色擬青黴菌在不同濕度條件下對苜蓿斑蚜蚜小蜂之行動和蒐尋能力的影響

| Hours after treatment | High humidity,[b] Mean % of time ± SE | | | Mean speed, $mm^2/s$ | Mean % mortality | Low humidity,[c] Mean % of time ± SE | | | Mean speed, $mm^2/s$ | Mean % mortality |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Walking | Resting | Turning | | | Walking | Resting | Turning | | |
| | | | | | Treated | | | | | |
| 24 | 76.7 ± 4.9 | 20.2 ± 4.4 | 3.0 ± 0.8 | 3.1 ± 0.2 | 3.3 | 79.5 ± 4.2 | 18.9 ± 4.1 | 1.6 ± 0.2 | 3.6 ± 0.2 | 0.0 |
| 48 | 69.6 ± 5.5 | 28.3 ± 5.3 | 2.1 ± 0.3 | 2.9 ± 0.2[d] | 3.3 | 75.7 ± 5.3 | 22.2 ± 5.0 | 2.2 ± 0.4 | 3.7 ± 0.3[d] | 3.3 |
| 72 | 76.7 ± 5.3 | 21.7 ± 5.2 | 1.7 ± 0.2 | 3.2 ± 0.2 | 20.0 | 75.3 ± 5.0 | 21.3 ± 4.6 | 3.5 ± 1.0 | 3.6 ± 0.3 | 10.0 |
| 96 | 71.7 ± 7.0 | 26.0 ± 6.7 | 2.4 ± 0.6 | 2.9 ± 0.2[d] | 26.7 | 86.4 ± 3.6 | 12.0 ± 3.4 | 1.6 ± 0.2 | 3.6 ± 0.2[d] | 16.7 |
| | | | | | Control | | | | | |
| 24 | 87.5 ± 2.2 | 10.8 ± 2.0 | 1.7 ± 0.2 | 3.4 ± 0.2 | 0.0 | 84.4 ± 3.2 | 13.9 ± 3.1 | 1.7 ± 0.2 | 3.7 ± 0.2 | 0.0 |
| 48 | 88.1 ± 2.7 | 10.1 ± 2.4 | 1.8 ± 0.3 | 3.5 ± 0.2 | 0.0 | 81.8 ± 4.4 | 16.2 ± 4.1 | 1.9 ± 0.3 | 3.7 ± 0.2 | 0.0 |
| 72 | 90.9 ± 1.3 | 7.8 ± 1.2 | 1.2 ± 0.1 | 3.6 ± 0.2 | 3.3 | 85.6 ± 3.6 | 12.6 ± 3.3 | 1.8 ± 0.3 | 3.8 ± 0.2 | 0.0 |
| 96 | 83.0 ± 3.6 | 15.3 ± 3.4 | 1.7 ± 0.2 | 3.2 ± 0.2 | 3.3 | 82.0 ± 4.4 | 16.1 ± 4.1 | 1.8 ± 0.3 | 3.5 ± 0.2 | 0.0 |

(引自 Lacey et al., 1997)

除了直接感染造成死亡外，進一步試驗也發現寄生性天敵的行為會因蟲生真菌的存在而改變。苜蓿斑蚜蚜小蜂雌蟲在高溼度環境經玫煙色擬青黴菌處理後，其平均行走距離較對照組短，移動速度較慢，休息時間也較長，轉向次數也較多(表3.)。另 *Gyranussoidea tebygi* 對柑桔瓢蟲(*Rastrococcus invadens*)之產卵行為(以產卵器插入寄主體內)，也會因在先前處理過隱菌核多毛菌(*Hirsutella cryptosclerotium*)而減少，蒐尋寄主的時間也有延長的現象，不過若有發生產卵行為，其產卵數並不會減少(Akalach *et al.*, 1992)。

雖然實驗室資料証實蟲生真菌對寄生性天敵及捕食性天敵確具病原性，但在整理相關文獻資料後，Roy 和 Pell(2000)再次確認生態感病性(ecological susceptibility)往往低於生理感病性(physiological susceptibility)之事實，學者也認為實驗室結果很難反應出田間確實情形(Furlong & Pell, 1996 ; Roy & Pell, 2000)。Roy 和 Pell(2000)提出 Hajek 等人在 1995 和 1996 年的研究為例子進行說明；Hajek 等人以對吉普賽蛾(*Lymantria dispa*)有防治效果的蟲生真菌舞蛾噬蟲霉(*E. maimaiga*)為材料，測試對 78 種鱗翅目蟲體之致病性，實驗室結果有 35.6%會感病，但田間實際只有 2 種會被感染。

# 競　　爭

蟲生真菌與捕食性、寄生性天敵對寄主昆蟲有一共同作用，即是降低寄主族群密度，所以當兩者或兩者以上在田間一起發生時，彼此間的競爭是很難避免的事實。除了因競爭對手的存在，使可利用寄主數量減少的影響外，寄生性天敵的卵或幼蟲與蟲生真菌共同存在寄主體內的情形有可能發生，在兩者均需以寄主為生長發育營養的情形，其影響之大不言可喻。

理論上，在寄主體內的競爭也會發生在同種或不同種寄生性天敵間，但田間少有重複寄生或超寄生的現象發生，因大多數寄生性天敵有辨識寄主是否已被同種或異種天敵先行寄生的能力。至於其原因，學者認為有兩種可能，先前產卵者留下標記(如 pheromone；費洛蒙)或被寄生之寄主在生理上的改變(Chow & Mackauer，1986)。寄生性天敵也有辨識被蟲生真菌感染之寄主的能力，但這種辨識能力大多在感染中、後期(Brobyn *et al.*，1988、Fransen & van Lenteren，1993)。寄生性天敵會避免產卵在已能辨識被蟲生真菌感染的寄主上，但蟲生真菌無法做類似的選擇，所以先寄生的寄生性天敵常需面對後寄生的蟲生真菌威脅。

當玉米穗蟲(*Heliothis zea*)被側溝繭蜂(*Microplitis croceipes*)寄生一天後再被綠殭菌感染時，側溝繭蜂之發育明顯受抑制(King & Bell,1978)。蠟蚧輪枝菌(*Verticillium lecanii*)和蚜蟲之寄生性天敵黑足蚜繭蜂(*Aphidius nigripes*)共同存在時，蠟蚧輪枝菌會妨礙蟲體內黑足蚜繭蜂幼蟲之發育(Askary & Brodeur,1999)。Hochberg 和 Lawton(1990)認為當寄生天敵與蟲生真菌間有競爭作用時，大多數較有利於蟲生真菌，前述的例子確實符合他們說法。但兩者競爭的結果如何，真正決定在於天敵寄生及真菌感染的時間差，且隨寄生性天敵種類而異(圖3.)。Askary 和 Brodeur(1999)發現蠟蚧輪枝菌雖然會妨礙蟲體內黑足蚜繭蜂之發育，但只要在寄生性天敵寄生後 4 天再接種蠟蚧輪枝菌，則大部份之黑足蚜繭蜂皆能發育完全。

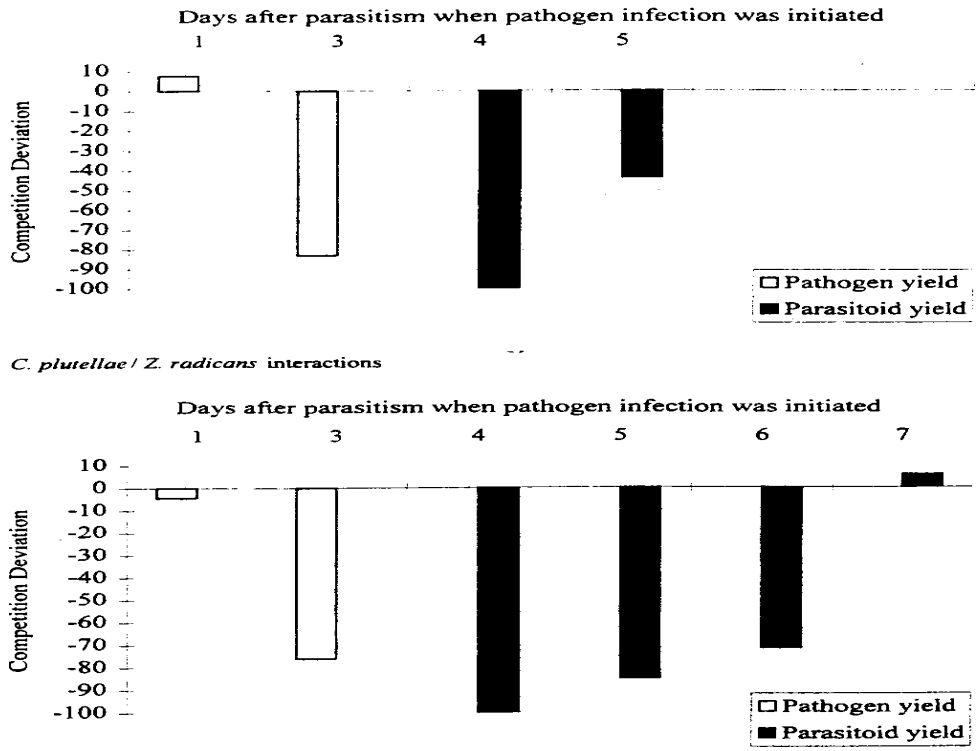



**圖** 3. **根蟲瘟霉和兩種寄生天敵彎尾姬蜂、小菜蛾小繭蜂之競爭比較。**

(**引自** Furlong & Pell, 2000)

**捕食性天敵捕食被蟲生真菌寄生蟲隻後，直接能想到的結果是蟲生真菌接種源的減少，至於天敵本身會有何種影響，全視蟲生真菌種類而定。Poprawski 等人(1998)以先接種白殭菌和玫煙色擬青黴菌的銀葉粉蝨(*Bemisia argentifolii*)餵食 *S. parcesetosum*，發現 *S. parcesetosum* 在取食白殭菌感染的蟲隻後，不但發育速度減緩，蟲隻死亡率高達 86%，玫煙色擬青黴菌對 *S. parcesetosum* 則無任何影響。在無從選擇的環境下，七星瓢蟲及一種步行蟲(*Pterostichus madidus*)會取食被新蚜蟲瘟霉感染而且病原菌發展到末期之蚜蟲，造成蟲生真菌接種源數量減少之情形(Pell *et al.*, 1997；Roy *et al.*, 1998)，有趣的是七星瓢蟲幼蟲所造成的蟲生真菌接種源數量減少情形較成蟲嚴重，Roy 等人(1998)推測此可能與唾液內酵素不同有關。不過在田間實際觀察，並無此情形(Roy, 1997)，且即使有取食蟲屍的情形發生，也只是部分取食，接種源減少的量有限，也不影響病原菌的散播。但在有選擇的機會下，大多數捕食性天敵與寄生性天敵一樣會以健康寄主為食餌(也有特殊的例外(Roy & Pell, 2000)。**

**寄生性天敵與蟲生真菌的競爭也不盡然居於劣勢，部分種類之寄生性天敵在寄主體內會產生抗微生物物質來抑制蟲生真菌的生長，Lacey 等(1997)在其文章討論中，就提到多篇有關的研究文獻。**

# 結　　論

雖然蟲生真菌與天敵間拮抗或競爭的例子多於加乘或協力作用，但 Roy 和 Pell(2000)在整理文獻後認為這不足以憂慮，因捕食性天敵與寄生性天敵能夠辨識被蟲生真菌感染的寄主，避免和蟲生真菌發生衝突外，且在長久演化調整下，其間之發生有時間、空間及環境(溫度)差異，如天敵真正無法避開蟲生真菌的直接威脅，其感受性在自然情形下仍會受生態和生理因子影響。

一般而言，實驗室的試驗條件較田間嚴苛而且不利於天敵，且不同蟲生真菌對天敵之病原性存著極大差異，選擇適當者配合使用，當可使干擾或負面作用降至最低。以對小菜蛾具病原性之根蟲瘟霉接種該蟲兩種寄生性天敵小菜蛾小繭蜂及彎尾姬蜂之成蟲，結果根蟲瘟霉對小菜蛾小繭蜂不具致病能力，但可殺死彎尾姬蜂(Furlong& Pell，1996；Furlong & Pell，2000)，田間實際應用時，選擇根蟲瘟霉配合小菜蛾小繭蜂，當可避免蟲生真菌直接傷害天敵的情形發生。況且根蟲瘟霉發生偏好高濕、冷涼條件，也與小菜蛾小繭蜂、彎尾姬蜂截然不同(Furlong& Pell，2000)。

另外施用的時間差也可考慮，如粉蝨座殼孢菌(*Aschersonia aleyrodis*)在釋放粉蝨麗蚜小蜂(*Encarsia Formosa*)7 天後施用，對溫室粉蝨(*Trialeurodes vaporariorium*)有很好的防治效果(Fransen & van Lenteren，1993)。相較於化學性農藥殺蟲大的殺傷力，蟲生真菌與天敵間的拮抗或競爭傷害可說微不足道，況且共同存在時其防治作用總是較單一處理時為佳，舉個例子來說：隱菌核多毛菌雖然會干擾 *G. tebygi* 寄生，但兩者共同存在時所造成的總死亡率均較單一處理為高(Akalach *et al.*，1992)。就已發表的資料而言，蟲生真菌與天敵間的關係極為複雜，無一定的準則，所以當要選擇生物防治因子導入農業生態系時，不僅要考慮其單一的作用，更要考慮各因子間的互補作用。

# 參考文獻


1.洪華珠、楊紅 1997。殺蟲微生物綱要。華中師範大學出版社。 400 pp.

2.談迎春、張永安、陳昌洁 1991。不同菌株白殭菌菌絲蛋白圖譜的差異及其與毒力的關係研究。 中國蟲生真菌研究與應用(第二卷)。 中國農業科技出版社。 pp.96-103.

3.Akalach, M., E. Fernandez-Garcia, and D. Moore. 1992. Interaction between *Rastrococcus invadens*(Hom.:Pseudococcodae) and two natural enemies. Entomophaga 37,99-106.

4.Artuurs, S., and M. B. Thomas. 2001. Behavioural changes in *Schistocerca gregaria* following infection with a fungal pathogen: implications for susceptibility to predation. Ecological Entomology 26,227-234.

5.Askary, H., and J. Brodeur. 1999. Susceptibility of larval stages of the aphid parasitoid *Aphidius nigripes* to the entomopathogenic fungus *Verticillium lecanii*. Journal of Invertebrate pathology 73: 129-132.

6.Ball, B. V., B. J. Pye, N. L. Carreck, D. Moore, and R. P. Bateman. 1994. Laboratory testing of the mycoinsecticide on non-target organisms: the effects of an oil formulation of *Metarhizium anisopliae* applied to *Apis mellifera*. Biocontrol Science and Technology 4,289-296.

7.Brobyn, P. J., S. J. Clark, and N. Wilding. 1988. The effect of fungus infection of *Metopolophium dirhodum*(Hom.:Aphididae) on the oviposition behaviour of the aphid parasitoid *Aphidius rhopalosiphi*(Hym.:Aphidiidae). Entomophaga 33,333-338.

8.Butt, T. M., N. L. Carreck, L. Ibrahim, and I. H. Williams, 1998. Honey-bee-mediated infection of pollen beetles (*Meligethes aeneus* Fab.) by the insect-pathogenic fungus, *Metarhizium anisopliae*. Biocontrol Science and Technology 8,533-538.

9.Chow, F. J., and M. Mackauer. 1986. Host discrimination and larval competition in the aphid parasite *Ephedrus californicus*. Entomol. Exp. Appi. 41, 243-254.

10.Danfa, A., and H. C. H. G. Van der Valk. 1999. Laboratory testing of *Metarhizium* spp. and *Beauveria bassiana* on Sahelian non-target arthropods. Biocontrol Science and Technology 9,187-198.

11.Donegan, K., and B. Lighthaart. 1989. Effect of several stress factors on the susceptibility of the predatory insect, *Chrysoperla carnea*(Neuroptera: Chrysopidae), to the fungal pathogen *Beauveria bassiana*. Journal of Invertebrate pathology 54,79-84.

12.Feng, M. G., T. J. Poprawski, and G. G. Khachatourians. 1994. Production, formulation and application and application of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* for insect control: current status. Biocontrol Science and Technology 4,3-34.

13.Ferguson, K. I., and P. Stiling. 1996. Non-additive effects of multiple natural enemies on aphid populations. Oecologia 108,375-379.

14.Fransen, J. J., and J. C. van Lenteren. 1993. Host selection and survival of the parasitoid *Encarsia Formosa* on greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporario-rium*, in the presence of hosts infected with the fungus, *Aschersonia aleyrodis*. Entomologia Experimentalis et Applicata 69,239-249.

15.Furlong, M. J., and J. K. Pell. 2000. Conflicts between a fungal fungal entomopathogen, *Zoophthora radicans*, and two larval parasitoids of the diamondback moth. Journal of Invertebrate pathology 76, 85-94.

16. Furlong, M. J., and J. K. Pell. 1996. Interaction between the fungal entomopa thogen *Zoophthora radicans* Brefeld (Entomophthorales) and two hymenopteran parasit - oids attacking diamondback moth, *Plutella xylostella* L. Journal of Invertebrate pathology 68, 15 -21.
17. Hajek, A. E., L. Butler, and M. W. Wheeler. 1995. Laboratory bioassay s testing the host range of the gypsy moth fungal pathogen *Entomophaga maimaiga*. Biological Control 5,530 -544.
18. Hochberg, M. E., and J. H. Lawton. 1990. Competition between kingdoms. Trends in Evolution and Ecology 5,367 -371.
19. Ignoffo, C. M. 1981. The fungus *Nomuraea rileyi* as a microbial insecticide, in Microbial Control of Pests and Plant Diseases 1970 -1980 (Burges, H.D., Ed.). Academic Press, San Diego.
20. Ignoffo, C. M., Puttler, B., Hostetter, D. L., and Dickerson. W. A. 1976. Susceptibility of the cabbage looper, *Trichoplusia ni*, and the velvetbean caterpillar, *Anticarsia gemmatalis*, to several isolates of the entomopathogenic fungus *Nomuraea rileyi*. Journal of Invertebrate pathology 28:259 -262.
21. James, R. R. and B. Lighthart. 1994. Susceptibili ty of the convergent lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) to four entomogenous fungi. Environmental Entomology. 23,190-192.
22. James, R. R., B. T. Shaffer, B. Croft, and B. Lighthart. 1995. Field evaluation of *Beauveria bassiana*: its persistence and eff ects on the pea aphid and anon -target coccinellid in alfalfa. Biocontrol Science and Technology 5,425 -437.
23. James, R. R., B. A. Croft, B. T. B. T. Shaffer, and B. Lighthart. 1998. Impact of tempe- rature and humidity on host -pathogen interactions between *Beauveria bassiana* and a coccinellid. Environmental Entomology 27,1506 -1513.
24. Jaronski, S. T., J. Load, J. Rosinska, C. Bradley, K. Hoelmer, G. Simmons, R. Osterlind, C. Brown, R. Staten, and L. Antilla. 1998. Effect of *Beauveria bassiana*-based myconinsecticide on benefical insects under field condition. The 1998 Brighton Conference—pests and diseases, 651 -656.
25. King, E.G., and J. V. Bell. 1978. Interactions between a Braconid, *Microplitis croceipes*, and a fungus, *Nomuraea rileyi*, in laboratory -reared bollworm larvae. Journal of Invertebrate Pathology 31,337 -340.
26. Lacey, L. A., A. L. M. Mesquita, G. Mercadier, R. Debire, D. J. Kazmer, and F. Leclant. 1997. Acute and sublethal activity of the ntomopathogenin fungus *Paecilomyces fumosoroseusd* (Deuteromycotina:Hyphomycetes) on adult *Aphelinus asychis*(Hymenoptera: Aphelinidae). Environ. Entomol. 26,1452 -1460.
27. Levin, D. B., J. E. Lang, R. P. Jaques, and J. E. Corigan. 1983. Transmission of the granulosis virus of *Pieris rapae* (Lepidopteran: Pieridae) by the parasitoid *Apanteles glomeratus* (Hymenopteran: Braconidaae). Environmental Entomology 12,166-170.
28. Magalhaes, B. P., J. C. Lord, S. P. Wraight, R. A. Daoust, and D. W. Roberts, 1988. Pathogenicity of *Beauveria bassiana* and *Zoophthora radicans* to the coccinellid predators *Coleomegilla maculata* and *Eriopsis connexa*. Invertebrate Pathology 52,471-473.
29. Mesquita, A. L. M., L. A. Lacey, and F. Leclant. 1997. Individual and combined effects of the fungus *Paecilomyces fumosoroseus* and parasitoid, *Aphelinus asychis* Walker (Hym., Aphelinidae) on confined populations of Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Mordvilko) (Hom., Aphididae) under field conditions. Journal of Applied Entomology 121,155 -163.

30. Pell, J. K., E. D. M. Macaulay, and N. Wilding. 1993. A pheromone trap for the dispersal of the pathogen *Zoophthora radicans* Brefeld. (Zygomycetes: Entomophthorales) amongst populations of the diamondback moth, *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Yponomeutidae). Biocontrol Science and Technology 3,315-320.
31. Pell, J. K., R. Pluke, S. J. Clark, M. G. Kenward, and P. G. Alderson. 1997. Interactions between two aphid natural enemies, the entomopathogenic fungus *Erynia neoaphidis* Remaudiere & Hennebert (Zygomycetes: Entomophthorales) and the predatory beetle *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). Journal of Invertebrate Pathology 69,261-268.
32. Poprawski, T. J., J. Crisostomo Legaspi, and P. E. Parker. 1998. Influence of entomopathogenic fungi on *Serangium parcesetosum* (Coleoptera: Coccinellidae), an important predator of whiteflies (Homoptera: Aleyrodidae). Environmental Entomology 27,785-795.
33. Roy, H. E. 1997. Interactions between aphid predators and the entomopathogenic fungus *Erynia neoaphidis*. PhD Thesis, Nottingham University, Uk.
34. Roy, H. E., and J. K. Pell. 2000. Interactions between entomopathogenic fungi and other natural enemies: Implications for biological control. Biocontrol Science and Technology 10,737-752.
35. Roy, H. E., J. K. Pell, S. J. Clark, and P. G. Alderson. 1998. Implications of predator foraging on aphid pathogen dynamics. Journal of Invertebrate Pathology 71,236-247.
36. Roy, H. E., J. K. Pell, and P. G. Alderson. 1999. Effects of fungal infection on the alarm response of pea aphids. Journal of Invertebrate Pathology 74,69-75.
37. Samuels, R. I., S. E. Reynolds, and A. K. Charnley. 1986. Mode action of destruxins. In "Fundamental and Applied Aspects of Invertebrate Pathology." Ed. by Samson, R. A., J. M. Valak, and D. Peters. Fundation of the Fourth International Colloquium of Invertebrate Pathology.
38. Schabel, H. G. 1982. Phoretic mites as carriers of entomopathogenic fungi. Journal of Invertebrate Pathology 39,410-412.
39. Shimazu, M. S. and R. S. Soper. 1986. Pathogenicity and sporulation of *Entomophthora maimaiga* Humber, Shimazu, Soper and Hajek (Entomophthorales: Entomophthoraceae) on larvae of the gypsy moth, *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae) Applied Entomology and Zoology 21,589-596.
40. Steinkraus, D. C., R. G. Hollingsworth, and G. O. Boys. 1996. Aerial spores of *Neozygites fresenii* (Entomophthorales: Neozygitaceae): density, periodicity and potential role in cotton aphid (Homoptera: Aphididae) epizootics. Environmental Entomology 25,48-57.