



昆虫病原微生物对其寄主行为的调控作用研究进展

石旺鹏^{1,2*}, 李傲梅², 邢永杰², 沈杰²

¹新疆师范大学生命科学学院, 中亚区域跨境有害生物联合控制国际研究中心, 新疆 乌鲁木齐 830054

²中国农业大学植物保护学院, 北京 100193

摘要: 昆虫病原微生物是调控昆虫种群数量动态的重要因子, 其作为生物防治害虫的重要手段被广泛应用。昆虫病原物往往通过调控其寄主行为来提高自身的适应性, 而有些寄主行为的改变却是其应对病原物侵染的免疫反应。发烧行为被证明可抑制病原增殖并延长寄主死亡; 取食行为变化影响病原物或寄主的适应性; 繁殖行为主要表现在产卵力、交配行为和性信息素等方面的变化; 社会性行为改变对整个社会群体的适应性或病原物传播有影响; 病原物所引起的寄主防卫和群集能力下降被认为对病原传播不利; 病虫趋光和趋地行为、顶峰行为和活体寄主传病行为等被认为是病原物操纵的有利于病原微生物扩散和传播的行为。明确昆虫病原物调控其寄主行为的策略和机制对于寻找到新的害虫防治方法有指导意义。

关键词: 昆虫病原微生物, 病理行为, 生物防治, 行为免疫

能够侵染昆虫使其发生疾病并且病害能在昆虫种群中流行的微生物称之为昆虫病原微生物, 昆虫病原微生物是自然界调控昆虫种群数量动态的一类重要因子。人们对昆虫病理学的研究是从家蚕和蜜蜂的病害开始的。1979年, 利用绿僵菌防治澳洲金龟甲为最早的应用微生物防治害虫的实验。紧接着利用蝗球杆菌防治沙漠蝗、日本金龟甲芽孢杆菌防治日本金龟甲、苏芸金杆菌防治玉米螟、核多角体病毒防治舞毒蛾和欧洲云杉叶

蜂、蝗虫微孢子虫防治蝗虫等。昆虫病原真菌是昆虫病原生物中的最大类群, 据野外调查越冬昆虫发现, 昆虫疾病中约有60%是由真菌病原引起的, 病原真菌也是最早被系统地研发利用来防治害虫的昆虫病原微生物; 其次还有昆虫病原细菌、病毒和微孢子虫等。采用昆虫病原微生物开发出来的微生物杀虫剂, 因其具有与环境相容、易于工业化生产、可自然扩散以及持续控制害虫等优点而作为化学农药的替代品, 备受国内外生物防

基金项目: 国家重大专项(2017YFD0201200); 国家科技支撑计划(2014BAD16B07); 国际科技合作专项(2015DFR30290); 国家自然科学基金(31772221)

*通信作者。Tel: +86-10-62733569; E-mail: wpshi@cau.edu.cn

收稿日期: 2017-07-27; 修回日期: 2017-11-17; 网络出版日期: 2017-12-29

治学者及相关产业界的广泛关注。所有的昆虫病原微生物与寄主之间的关系有一个共同点,那就是其通过改变寄主的生理、生态和行为等来最大化其繁殖和适应环境的能力,如感病昆虫常常表现为行为、机能、外形、虫体构造上的变化,这些变化与病原的适应性和环境等有关,如发烧、迟钝、不安、食量下降或不取食、呕吐、排出粘液体即痢疾、萎缩或臃肿、生长缓慢、不能蜕皮、产卵少或不产卵、不育等特定行为上的变化^[1-6]。这里我们评述了昆虫病原微生物诱导的寄主行为变化,讨论了这些寄主行为的特异性改变是否有益于寄主或病原微生物,并展望了昆虫病理行为学的发展趋势。

1 发烧行为

发烧行为是指感染了病原物的寄主体温要明显高于没有感染病原物的寄主的现象。感病寄主往往寻找到高温的环境来提高体温以便抑制病原的增殖并延长死亡。发烧是寄主应对多种病原感染的一种普遍的寄主反应,虽然消耗能量但对寄主是有益的^[7],如被真菌侵染的蝗虫和蠕虫等被证明是通过晒太阳来提高体温以降低由真菌病原引起的死亡率。有时候对于区别发烧行为对寄主是有益还是有害的并不容易,而蟋蟀感病后体温的升高对其自身和病原物的影响并不明显^[8-9]。

有关家蝇 *Musca domestica* L. 被家蝇虫霉 *Entomophthora muscae* 或实蝇虫霉 *Entomophthora schizophorae* 感染后的发烧行为的报道发现,家蝇被感染后寻找超过 40 °C 以上的高温环境来抑制这些病原物。进一步研究发现接种的家蝇置于短时间高温条件下可以延长染病家蝇的存活时间,在某种程度上家蝇被诱导的发烧程度与真菌的分

泌物有关^[10-11]。同样在田间也观察到感染初期的家蝇喜欢寻找高温的环境栖息,而后期则宁愿待在较凉爽的位点。无论如何,在阴凉处捕捉到病蝇染病后 2 d 死亡,而在向阳的地方捕捉的病蝇在染病后 6-8 d 死亡,标记释放试验也表明病蝇主要集中在温度较高的灯泡处。被白僵菌感染的家蝇通过体温升高来延长存活时间同时增加产卵量,感染程度越高其体温升高越多,但卵的存活率则降低^[12-14]。

对蝗虫的研究表明,蝗虫的发烧病理行为不仅仅与虫霉有关,也与感染蝗虫的真菌种类有关。昆虫通过自我温度调节来抑制病原,而染病后的发烧行为往往可以增强昆虫的这种温度调节能力^[15-21]。最新研究发现,染病后的飞蝗在高温环境中的存活时间要明显长于低温环境下的个体,而且低温条件下的病蝗往往不能繁殖,而高温环境下的飞蝗可以蜕皮、成熟和繁殖,显示了很强的适应性^[22]。

2 取食行为

病原物对寄主昆虫取食影响的研究发现,虽然昆虫病原微生物对昆虫的致死时间比化学农药处理所需时间长,但在疾病潜伏期间,由于受感染的昆虫比健康的昆虫取食量少,所以对作物的为害减少。病原物与昆虫取食行为之间关系的研究集中在植食性昆虫,如鳞翅目幼虫、蝗虫和鞘翅目昆虫等^[23-28]。研究发现昆虫感染了肉座菌目真菌如绿僵菌或白僵菌后的 1-4 d 取食显著减少,之后的取食量逐渐减少直至死亡^[29],而且取食减少量与接种剂量有关,以较高剂量的绿僵菌处理沙漠蝗,在死亡前 5 d 取食小麦的量和接受较低剂量的蝗虫 3 d 的取食量没有明显差异^[30]。飞蝗被

蝗虫微孢子虫感染后, 接种后 2-3 d 取食量略有增加, 随后取食量大量减少直至不取食死亡, 前期的食量增加有利于取食更多微孢子虫, 后期取食减少, 蝗虫抵抗力下降有利于微孢子虫繁殖, 这种行为也是微孢子虫的一种适应性反应^[31]。对感染了白僵菌和绿僵菌的鳞翅目幼虫营养指标的计算显示, 体重增加与取食和消化食物的转换效率随食物消耗而降低^[32]。因此, 当感病昆虫开始减少进食时, 它们消化食物的能力就会降低。分析认为, 进食减少可能部分是由于有毒代谢产物或这些肉座菌目真菌引起的机械损伤所致^[33-34]。

在疾病潜伏期, 虫霉菌例如噬虫霉、灯蛾噬虫霉和根虫瘟霉感染的昆虫, 比肉座菌目感染的昆虫较晚出现取食减少的现象。感染噬虫霉的舞毒蛾幼虫 *Lymantria dispar* 仅在死亡前 2 d 减少取食^[35], 感染了灯蛾噬虫霉的云杉卷叶蛾幼虫 *Choristoneura fumiferana* 在死亡前 24 h 与健康昆虫消耗食物没有差别, 被根虫瘟霉感染的小菜蛾幼虫 *Plutella xylostella* 也有此现象^[36-37]。与虫霉菌相关的取食减少延迟的现象表明, 这些专性病原菌只影响接近死亡的寄主行为, 从而使寄主尽可能长时间地进食和生长, 确保这些病原菌的最大生长和繁殖潜力, 因为死亡虫体的大小与产生孢子的数量有直接关系^[38]。透射电子显微镜观察显示, 这些病原直到感染过程后期才侵入寄主的重要组织, 以便尽可能延长寄主存活时间^[39]。感病昆虫尽可能长时间保持正常的食物消耗和消化率, 最大限度地增加昆虫的食物量, 这显然有利于病原体的适应性。有些昆虫核型多角体病毒可以阻碍鳞翅目幼虫寄主的蜕皮和化蛹以延长被感染昆虫的取食, 这进一步增加了昆虫病原微生物利用寄主的数量^[40]。

有关昆虫病原物对其寄主取食量的影响报道较多, 但是有关病原微生物对其寄主取食位点的影响研究较少。一般来说, 在疾病潜伏期, 被病原物侵染的昆虫取食和栖息位点都不会发生明显变化, 但当昆虫不再取食直至死亡前的取食位置会发生明显的改变。如感染了新蚜霉菌的豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 与健康蚜虫相比更多地出现在叶子底部或者是离开苜蓿植株, 1/3 的受感染蚜虫在植物的中高和较低的位置上, 只有 1/8 健康蚜虫停留在此位置。很少移动的麦长管蚜 *Sitobion avenae* 在感病后也会改变其在小麦上的取食高度^[41-42]。感病豌豆蚜的取食位置发生改变, 可能是病原为了孢子扩散和传播, 也可能是利他行为, 移动的病蚜为了保护后代和近亲免受感染, 蚜虫离开植物甚至试图“自杀”, 这将减少将病原传播到其他群体成员的机会^[43]。目前的研究只清楚感病蚜虫的位置变化, 而不清楚感病蚜虫存活时间与病原之间的关系以及其在潜伏期对蚜虫的影响。

3 繁殖行为

个体的适应性直接决定其产生后代的数量, 而病原菌和寄主都采取了最大化繁殖策略。因此, 许多研究都从病原物对其寄主繁殖力的直接影响、求偶行为、性信息素的释放和反应的变化等来探究病原对其寄主繁殖行为的变化。

3.1 产卵行为

昆虫繁殖力的增加要消耗大量的资源, 因此病原菌往往通过转移昆虫寄主的资源如能量, 来减少寄主的繁殖力同时增强病原菌的适应性。对肉座菌目真菌和虫霉菌研究表明, 感病昆虫寄主产生更少的后代。桃蚜被 *Lecanicillium longisporum*

感染后 2 d 蜜露分泌减少, 繁殖率显著下降, 而感病初期蚜虫的移动能力增加, 有利于病原的传播^[44]。感染了绿僵菌的沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 的总繁殖量明显少于未感染的个体, 尽管在感染初期感病蝗虫产生了更多的卵^[45]。感染了蝗虫微孢子虫的飞蝗的产卵量也明显减少, 而且所产卵有一部分携带有孢子, 这些卵孵化后孢子可以再次感染蝗虫, 使得病原垂直传播多代, 现有的数据证明其至少可以传播 5 代以上, 显示出了良好的持续控制作用^[46]。从进化角度看, 感病初期增加繁殖力是明智的, 因为能确保个体实现它们的部分生殖潜能。接种成蝗发现病原菌对蝗虫的繁殖行为没有明显影响, 分析认为保幼激素的产生与卵母细胞的成熟有关, 而刚羽化蝗虫不会产生这种激素, 但病原可诱导保幼激素的快速合成, 因此可能促进刚羽化成虫保幼激素的合成, 而成熟蝗虫(羽化后 10 d 以上)已经有了很高的激素水平, 因而影响不明显^[45]。

感染了白僵菌或新蚜霉的豌豆蚜的繁殖量均明显减少, 两者在感染后 24 h 内繁殖力就显著下降, 感染期若虫总数显著低于未感染蚜虫。不同种类的真菌却以类似的方式破坏寄主蚜虫的繁殖量, 但通过这些真菌生活史的研究表明, 实际作用机制可能不同。新蚜霉从感染到寄主死亡大约需要 4 d, 像大多数专性虫霉菌一样, 寄主必须在孢子形成之前保持活力。而白僵菌通过产生次生代谢物杀死蚜虫大约需要 6 d, 然后进入腐生阶段, 寄主死亡后几天孢子开始萌发^[46]。分析认为, 新蚜霉转移寄主资源并诱导降低其繁殖力, 而白僵菌感染的蚜虫繁殖力的降低可能是由于病原侵入寄主组织, 产生干扰昆虫的次生代谢物。这些假设需要进一步的探索。跟踪研究受感染和未受

感染蚜虫产生后代的繁殖力, 发现没有受到感染的影响, 这些病原直接影响寄主蚜虫若虫量, 但对寄主后代的适应性没有影响^[47]。

实蝇虫霉更多是间接影响胡萝卜蝇成虫 *Chamaepsila rosae* 的繁殖力。通常, 雌性胡萝卜蝇将卵产在胡萝卜等植物的近地上部, 孵化后的幼虫进入土壤中取食幼根, 而感病的胡萝卜蝇会寻找树梢和灌木的顶部等高处产卵并死亡, 这些卵可正常发育, 但孵化的幼虫无法找到合适的可食植物, 并不利于胡萝卜蝇种群增加^[48]。进一步研究发现, 刚羽化的雌蝇被感染后其所产的卵不能正常发育, 但这些雌蝇经常将受精卵产在高处。夜蛾科 *Heliothis virescens* 感染 *Serratia entomophila* 通过增加产卵来提高其对病原的适应性, 而降低产卵位点选择却降低了其适应性^[49]。这些行为改变是否对病原菌或寄主有适应性意义, 需要进一步研究。

3.2 交配行为

虫霉菌常常作用于一些昆虫成虫的腹部, 裸露的腹部对那些寻求交配的寄主个体具有很强的吸引力。与未受感染雌性家蝇相比, 被病原物感染致死的雌性对雄性家蝇更有吸引力^[50]。分析认为, 这种吸引力的增加是由于受感染雌性腹部肿胀而增大所致, 但与未感染家蝇相比, 受感染的雌性家蝇的性信息素的产生量减少^[51]。因此, 不能只用腹部的大小或性信息素产生量的原因来解释受感染雌蝇对雄蝇的吸引力, 其他如视觉或化学因素包括真菌可能会产生吸引雄性的化学物质。对雄虫吸引力的增加对病原物无疑是有利的。首先, 在与死亡虫体进行身体接触时, 雄性可能会受到孢子感染; 其次, 与死亡虫体进行交配的雄性可能会在之后的交配时将孢子传染给未受感

染的雌性。对寄主昆虫来说, 这种行为是不利的, 不仅有更多的个体死于感染, 而且在与受感染的雄性交配后, 雌性的产卵量会减少^[52]。为什么被感染的雌性吸引力强, 影响因子十分复杂, 需要进一步的研究以明确机制。

3.3 性信息素

性信息素是由雌性昆虫释放到体外吸引异性前来交尾的一类化学物质。雌性小菜蛾产生性信息素吸引雄性, 雄性在交配前扇动翅膀回应。与没有受根虫瘟霉感染的雌性相比, 感病雌性小菜蛾性信息素的释放量明显减少, 而受感染的雄蛾对性信息素的反应明显减弱直至没有反应^[53]。病原物抑制寄主昆虫性信息素合成或释放的机理目前还不清楚, 需要深入研究。

4 社会行为

全社会性昆虫在生活史等许多方面都与前社会性昆虫相似, 但社会性昆虫的适应性是群体合作努力的结果, 社会性昆虫对病原物的任何行为反应都有超出个体更多的适应性影响, 而这对于解释宿主和病原物因昆虫行为改变而产生的利弊变得更加复杂。尽管存在这种复杂性, 仍有很多关于宿主行为减少病原物在群体内传播的报道。宿主行为包括梳理毛发、巢穴清洁、抗生素分泌、避免感染、被感染个体的扩散以及整个群体的迁移等^[54]。

通过增加梳理行为减少病原物在前社会性昆虫和社会性昆虫中流行都有很多报道。通过异体梳理和相互梳理对去除真菌分生孢子效果非常好, 梳理能够显著减少红火蚁 *Solenopsis invicta* 幼虫和成虫体壁中白僵菌 *Beauveria bassiana* 分生

孢子的数量^[55]。同样地, 虫草孢子 *Cordyceps spores* 也能被另一种蚂蚁——滑翔蚁 *Cephalotes atratus* 通过梳理清除^[56]。尽管增加梳理行为对于减少宿主的感染似乎是有益的, 但是梳理过程偶然引发的病原物接种会将分生孢子传播到巢穴内同种生物中^[57]。通过口器梳理移除的被感染繁殖体没有被摄入, 而是储存在一个位于颊腔的口下囊内, 在那里它们作为一个小颗粒被释放出来, 如果繁殖体萌发出孢子并侵入颊腔, 则宿主会被感染。存在一种假说即能分泌富含几丁质酶的下唇腺具有抑菌功能^[58]。对脊椎和节肢动物梳理行为免疫机理的研究发现, 通过梳理表皮的行为不仅可以机械上去除表皮的病原物孢子, 而且可以促进表皮抗菌物质的分泌, 同时诱导肠道排除病菌毒素, 促进体内多酚氧化酶和吞噬小体的产生, 激发内部免疫系统, 需要进一步明确梳理行为所诱导的生理生化、神经和药理机制^[59]。蚂蚁也可以通过体外共生真菌 *Laboulbenia formicarum* 来增加其对病原真菌的抗逆性, 如增加梳理行为, 当然这种外共生真菌的保护作用是以削弱寄主资源开发和增加行为及免疫反应为代价的^[60]。

社会性昆虫的栖息环境大都能提供有利于微生物生长的环境, 而且群居昆虫通常在高密度环境中生活, 彼此之间的接触频繁, 因此病原体传播概率增加。然而, 社会性昆虫采用了一系列的卫生行为如巢穴清洁行为, 来减少病原在种群中传播。尸体清除是社会性昆虫对大多数病原物的反应, 如入侵红火蚁埋葬感染上白僵菌的同伴, 可减少病原物的传播。蚂蚁也会利用从蚂蚁腹部得到的抗菌分泌物消毒, 因为白僵菌的存在与这些抗菌物质浓度的增加有关, 因此可以推断出这些分泌物的释放是由病原体引起的^[61]。对蓟马种

群特性的研究发现, 蓟马可以通过改变社群类型来主动抑制病原菌的侵染, 主要是通过增加表皮的抗菌物质来实现, 散居和群集的蓟马表皮含有的抗菌物质要明显低于社会性和真社会性蓟马, 显示昆虫可以通过改变社会行为来增强对病原菌的抗性, 而不是被动应战^[61]。

在某些情况下, 群居昆虫避开了巢穴内的病原体高密度区域或者建立新的巢穴地点, 以便减少与病原体的接触^[62]。生活在高密度种群的切叶蚁对绿僵菌 *Metarhizium anopliae* 的抗性比预期的要大得多, 而且成本很低^[59]。卫生行为和病原体回避是一种减少病原体接触和传播的协同行为, 增加了宿主昆虫的整体适应性, 但病原体并没有直接诱发个体行为的变化。然而, 有证据表明, 感染病原体的社会性昆虫的行为改变是从群体中开始的, 这被称为“适应性自杀”, 但这句话很有争议。不仅因为它暗示了拟人化的内涵, 还因为这个过程并不一定会增加宿主的适应性^[63,64]。当然, 感染个体的迁出可将病原体从群体中清除, 但也可以通过蚁穴清理来达到相同的结果, 除非病原传播太快导致清洁失败^[55]。最近研究发现, 工蚁可以侦察并区别出单独相遇的被病原物感染的蚂蚁个体, 并攻击它, 但是在巢穴内部等社会背景下并不能识别或者驱离感病的蚂蚁, 即便是守卫巢穴的工蚁也不会拒绝病蚁进入洞穴, 但病蚁会自动将自己隔离在洞穴外^[65]。事实上, 寄主扩散行为的增加最终有可能增加病原传播使病原体受益。有许多受感染的蚂蚁迁移到较高的地点, 这有利于病原菌的传播。

社会性昆虫行为的改变可对整个社会群体的适应性有影响。因此, 揭示社会性昆虫行为改变的机制具有挑战性。从社会性昆虫的行为角度研

究宿主-病原体关系具有独特价值, 应该加强该领域的研究, 有利于可持续控制或保护此类昆虫。

5 群集行为

生物群集行为是一种普遍存在的自然现象, 昆虫的群集行为是指雌雄个体大量聚集在一起的行为。人们最为熟悉群集行为的社会性昆虫, 如蚂蚁、蜜蜂、白蚁和胡蜂等。另外迁飞性昆虫的群集行为也被广泛关注, 如飞蝗、沙漠蝗、飞虱、粘虫等。昆虫的群集行为常常受温度、湿度、自身密度、信息素、生理生化和病理因子等的影响^[66-67]。蝗虫的专性病原物蝗虫微孢子虫可以显著抑制飞蝗的群集行为, 感病飞蝗对其聚集信息素的敏感性下降, 聚集行为反应减弱。进一步研究发现, 蝗虫微孢子虫可抑制飞蝗的群居行为并朝散居行为转变, 主要是通过酸化后肠环境抑制参与聚集信息合成相关的细菌种群发育、降低对飞蝗群集行为有启动和保持作用的神经递质血清素和多巴胺的水平来干扰飞蝗的群集行为。分析认为病原微孢子虫对飞蝗聚集行为的抑制, 不利于微孢子虫病原的扩散和传播^[68-69]。而开展绿僵菌对飞蝗型变影响的研究后发现, 群居型的飞蝗对病原真菌有较强免疫能力, 而散居型飞蝗更容易被侵染, 有利于病原孢子的增殖, 增强了病原真菌的适应性^[70]。而蚂蚁被绿僵菌感染后, 感病个体将离开群体孤独死亡, 是为了保护群体中的其他个体不被感染, 还是被病原物所操纵而失去群集的能力, 以便去感染其他群体, 需要深入探讨。

6 防御行为

昆虫利用各种防御策略应对来自捕食者和寄

主生物的攻击, 从隐密到显著的逃跑行为等。昆虫防御反应的研究主要集中在猎物或宿主对捕食者或寄生物的反应。部分研究描述了寄主对病原物的防御行为反应。一般来说, 宿主对病原体的防御反应是从免疫角度考虑。然而, 研究表明, 黄肢散白蚁 *Reticulitermes flavipes* 和湿木白蚁 *Zootermopsis angusticollis* 发现真菌病原体绿僵菌存在时会表现出一种纹状振动行为, 同伴检测到相应的信号后, 增加自身与暴露在孢子环境中的白蚁之间的距离, 从而避免感染^[71]。在地下环境中, 为了应对病原体而产生报警行为的选择压力要高得多, 在这种环境下, 病原物浓度很高, 尤其是对群居性昆虫而言, 高宿主密度对病原体的快速传播是有益的。

寄主被感染病原物后降低了其防御捕食者的能力, 感染绿僵菌的飞蝗在感染一段时间后, 变得迟钝, 不太能逃脱捕食, 较容易成为捕食者的目标, 这是蝗虫的利他行为还是感染的副作用, 是否可减少病原菌的适应性等, 需要进一步研究^[72]。

病原体可以从被感染个体的防御行为中受益, 但也有可能病原体操纵防御行为以增加其优势。感染新蚜霉菌 *Pandora neoaphidis* 的豌豆蚜虫对同种生物产生的报警信息素的反应不那么灵敏^[73], 从而确保更多被感染的蚜虫尸体留在植物上, 使病原体传染给其他以叶为食的蚜虫, 尽管感病蚜虫容易受到捕食者的攻击, 而蚜虫特异性的捕食者通常不喜欢捕食被真菌感染的蚜虫, 这对病原传播均是有益的^[74-75]。研究发现, 蚜虫感染了广谱性病原体白僵菌后仍然能对报警信息素作出反应, 但自身不会产生此类信息素^[76]。分析认为, 特异性的病原物如新蚜霉菌, 会改变宿主行为以

增加它们的传播和随后的适应性, 这类病原与宿主的亲密联系似乎会推动这种适应性的变化。然而, 对广谱性病原物而言, 这种选择压力较小, 因为它与许多种宿主都有联系, 可以有多种多样的营养获取途径和传播方式。

像白僵菌一样广谱的病原菌, 宿主只能避免与病原体接触才能保证其潜在的利益。白蚁可以识别并避免与被绿僵菌分离菌株感染的同种生物接触, 但是其对弱毒菌株没有回避行为, 说明白蚁有可能辨别出病原菌的种类甚至菌株^[77-78]。而肿腿蜂 *Cephalonomia tarsalis* 则不能识别和回避被白僵菌分生孢子感染的贮粮甲, 导致其攻击感病甲虫后自身被感染的风险增加, 虽然这种寄生菌和寄生物是共同进化的, 但白僵菌不仅与拟寄生物竞争宿主资源, 而且还可以直接感染拟寄生物^[79]。昆虫、病原物和天敌之间的相互作用非常复杂, 当昆虫天敌接触与宿主相同的病原物时, 则有直接感染以及被竞争资源的风险, 并且该昆虫可能通过行为改变来应对这一状况。例如, 捕食性昆虫 *Anthocoris nemorum* 不会在感染白僵菌分生孢子的树叶中觅食或产卵, 这可能是对这种病原的一种选择性的适应优势, 但是, 这种昆虫无法在土壤中发现和躲避病原。不考虑直接易感性, 一些拟寄生物可以发现并躲避受感染的宿主^[80], 相反, 也存在一些在宿主接近死亡之前, 其拟寄生物改变其攻击行为的例子^[81]。柑桔木虱姬小蜂 *Tamarixia radiata* 与亚洲柑橘木虱的病原菌玫烟色棒束孢 *Isaria fumosorosea* 也存在明显的竞争关系, 柑桔木虱姬小蜂产卵于被病原物寄生的木虱体内, 导致其存活率显著下降, 而且柑桔木虱姬小蜂更喜欢选择健康木虱而不是被感染的木虱, 有明显避开行为, 避免资源竞争^[82]。昆虫病原微

生物能比拟寄生物更快地杀死宿主，故它总是在宿主内的相互作用中获取胜利，而且由于拟寄生物或捕食性动物觅食能增加真菌传播，故昆虫病原微生物能在这种相互作用中受益。

捕食者逃避是另一种典型的被病原物操纵的防御行为。田间为什么很少观察到被病原菌 *Cordycepioideus bisporus* 感染的有翅型白蚁 *Macrotermes* sp., 因为被感染白蚁被病原菌操纵并诱导其飞行栖息于石头下面等隐秘处，以避免感病白蚁被捕食者捕食，另一方面湿润的微环境也有利于孢子的萌发传播，保证了病原物的适应性^[71]。病原物如何从这些隐秘的地方传播到未受感染个体的传播机理需要进一步明确。

7 趋光和趋地行为

有关寄主昆虫被病原物侵染后的趋光行为研究较少，而且趋光行为往往与趋地行为是密不可分的，因此人们一般将两种行为综合起来进行研究和论述。

常见的夜蛾科幼虫 *Pseudaletia separata* 通常在黑暗土壤中度过白天，晚上离开土壤出来觅食，而当其感染病原菌 *Entomophaga aulicae* 后，很多感病幼虫会一直在光下度过，有时在植物上垂直向上移动，当被感染后，它们避光的正常行为发生了改变，这种行为改变使幼虫暴露在捕食者视线中，这可能对寄主或病原物均有风险，但它也能因为幼虫在暴露的地方死亡从而使病原菌受益^[83]。尖眼蕈蚊的幼虫通常生活在上层土壤中，而当其感染红斑病 *Erynia sciariae* 并且孢子形成后，感病幼虫就会移动到土壤或生长培养基的表面，这种行为似乎对病原菌是有益的，因为分生孢子分散在土壤表面，它们会感染进入土壤的幼虫。在人

们确定这些行为变化是否有益于宿主或病原体，以及它们是否通过趋光、趋地或温度反应来调节之前，我们需要对这些机制进行更多的深入研究。

大量的研究证明，在傍晚或晚上虫霉目真菌会杀死寄主昆虫，实验证明了光周期和被真菌感染后的昆虫死亡时间之间的关系，大多数蚜虫的死亡都与光周期有关，并且死亡发生在有光照的时候^[84]。接种 *Entomophthora planchoniana* 和新蚜霉菌后，每隔 4 h 都会造成昆虫的死亡，它们分别在黎明后 8 至 9 h 和 14 h 后，昆虫达到死亡高峰期。在 24 h 的光照周期中，根虫瘟霉 *Zoophthora radicans* 使一些昆虫死亡，但在黎明后 12 h 内昆虫死亡达到高峰期，而其余三种蚜虫的死亡高峰期则没有那么明显。感染 *E. muscae* 的家蝇在黑暗前 0–5 h 被记录到死亡，但感染后一直处于黑暗中的家蝇并不符合这种节律。而家蝇感染后连续 3 d 暴露于 12 h:12 h 光暗中，然后在暗处饲养则可以观察到死亡的周期性。这表明昆虫病原体很可能控制了生物钟的昼夜节律。结果表明，在特定的时间内，病原可以在有利于病原体传播的环境条件下杀死宿主。昆虫在傍晚或晚上死亡可以确保尸体中病原物的孢子在夜间潮湿的环境下萌发并感染新宿主。昆虫尸体在田间的时间越长，则被腐生菌腐蚀和被食尸者吃掉的可能性越大，因此病原物孢子需要快速被传播^[85]。

8 顶峰行为

昆虫病原在最终致死寄主前往往要最大化传播病原，一方面通过传播适应性状的改变或者提高其持续性，主要通过操纵寄主来实现。如仅让寄主处于垂死状态，延长其死亡时间，这种策略主要在肉座菌中普遍存在，而在虫霉菌中较少。

例如金龟子绿僵菌和球孢白僵菌侵染蛴螬, 侵染后的幼虫在土壤中垂死挣扎, 不立即致死, 有利于病原传播。蝇虫霉菌感染菜蝇后, 菜蝇寻找合适地点和时间坠落地面, 有利于真菌的存活和感染未来的寄主^[86]。在很多案例中, 昆虫被寄生物操纵而改变自己的行为, 如爬向高处气流较好的位置, 以便孢子能够高效远距离扩散。昆虫感病后期爬上顶峰的行为是一个普遍现象, 如松针毒蛾被杆状病毒感染后, 死亡前要爬到树的顶部, 这种行为称之为顶峰行为^[87]。

许多被虫霉菌侵染的寄主昆虫在死亡前几小时爬到植物的顶端死亡, 如感染蝗霉菌的蝗虫、感染虫霉的一点星粘虫、感染了新蚜霉菌的甜菜根蚜 *Pemphigus betae* 等。这有利于孢子随风或气流扩散传播。蚊子的幼虫被感染后在分生孢子成熟时期漂浮在水面上, 被虫霉菌 *Erynia aquatica* 杀死的幼虫或蛹漂在水面, 分生孢子释放到空气中再侵染其他的蛹或正羽化的成虫^[88]。但是顶峰行为有时对寄主种群有益, 如远离其他敏感个体或群体, 减少种群之间的传染, 另一方面顶峰行为增加了病虫被捕食或残食的几率, 其对寄主或病原的益害难以评价。有证据认为, 病原破坏了寄主的神经系统并且释放诱导其行为改变的神经递质或破坏寄主的呼吸系统, 这方面的证据正在增加^[89]。

9 活体寄主传病行为

最有趣和最进化的病原类群如 *Strongwellsea*, *Massospora*, 在虫霉属, *Erynia*, *Entomophaga*, 和肉座菌目, 如 *Lecanicillium longisporum* 是通过活体寄主来传播病原。*Strongwellsea* 侵入双翅目的昆虫后, 在昆虫腹部繁殖, 被侵染的昆虫腹部有 1-3 个伤口, 孢子通过伤口扩散传播, 而寄主

却有正常的行为。*M. cicadina* 侵染 13 年或 17 年蝉后, 活蝉就是病原分生孢子和休眠孢子的传播媒介, 当腹部孢子满了后, 腹部脱落, 孢子释放并扩散^[90]。还有被食虫菌侵染的有瓣蝇类, 是通过活蝇腹部流出物侵染其他个体^[91], 盲蝽 *Lygus communis* var. *novascotiensis* 被 *Entomophthora erupta* 感染后, 分生孢子由活体盲蝽释放^[92], 被 *Erynia kansana* 侵染的双翅目成虫也通过腹部脱落传播, *Entomophthora thripidum*、*L. longisporum* 在蚜虫附节上长出菌丝并萌发产孢, 通过活体传播^[93]。

10 微生物调控寄主行为的分子机制

在物种相互作用过程中, 分子水平上的相互操纵是自然存在的现象。病原微生物往往通过对寄主细胞信号传导途径的干扰来操纵其行为。家蚕核型多角体病毒 *Bombyx mori* nucleopolyhedrovirus (BmNPV) 感染家蚕幼虫后, 可以通过编码蛋白酪氨酸磷酸酶(PTP)基因来诱导家蚕增强活动能力, 感病家蚕显示正趋光性并向植物的高处爬行, 促进了病原物的传播^[94]。进一步研究证明, 敲除了蛋白酪氨酸磷酸酶基因的家蚕核型多角体病毒和苜蓿银纹夜蛾单粒包埋型病毒 *Autographa californica* multiple nucleopolyhedrovirus (AcMNPV) 不能诱导其寄主的增强活动能力, 这两种病毒显示有不同的方式来诱导寄主增强活动能力, 前者与磷酸酶的活性不相关, 而后者则具有密切关系^[95]。多巴胺是一种重要的神经递质, 其可以促进飞蝗的聚集行为, 而蝗虫微孢子虫可以通过干扰编码多巴胺生物合成的限速酶基因 *pale* 的表达来操控飞蝗的聚集行为^[69]。有关病原物操纵寄主行为的分子机制研究是当前的热点, 相信不久的将来会有新的与病原微生物操纵寄主行为相关的信号途径被揭示。

11 小结和讨论

11.1 昆虫病原物与寄主协同进化

协同进化是指相互作用的物种随着时间的推移相互影响, 同时又是相互作用的物种为了适应对手遗传上的变化而改变自身遗传结构的过程^[96]。昆虫病原微生物与寄主之间关系的研究是协同进化研究较好的模式, 它们之间相互联系但利益相反, 病原物是要最大化地利用寄主, 而寄主要排除病原物的侵染^[97]。昆虫病原物与寄主之间常常以相互侵略性的方式进化。昆虫病原物与寄主之间相互侵略性的协同进化不可避免地导致互利共生。最新的研究发现, 协同进化的结果是高度敌对到互惠互利均存在可能, 主要取决于与其行为调控相关的复杂因素。当前的研究主要集中在寄主对病原的敏感性和病原对寄主的毒力对寄主生理生化影响, 而对影响寄主寿命和病原物传播的寄主行为上的变化常常被忽略。

11.2 寄主行为改变谁得益?

毫无疑问, 病原和寄主的多样性反应在行为互作的多样性上, 但是在很多情况下, 预测某种行为是否对寄主或者病原物有益相当困难, 一种行为上的改变对一种关系而不是相互关系上可能对病原传播有益或者对寄主防卫有益, 具有寄主特异性的专性病原物, 如虫霉菌或少数肉座菌, 似乎比兼性病原物更易改变寄主的行为, 特别是针对大多数肉座菌而言^[47]。具有寄主特异性的病原物通过改变寄主的行为来增加自身的适应性是非常常见的。无论如何, 广谱性的病原物操纵寄主行为的选择性压力较小, 因为这类病原与很多寄主具有寄生关系并能在寄主种群中流行。

在病原与寄主之间的竞争过程中, 竞争中协

同进化的局面是变化和复杂的。毫无疑问, 寄主行为影响病原的生物学基本特性如毒性、繁殖和传播等以及病原的进化。应该避免在没有完整考虑和理解其机制的情况下, 指定一个适应性的功能给所有的改变寄主的行为。当前, 大多数的寄主和病原物相互作用的研究集中在寄主生理或者行为的一个方面。将来的研究应该用复合的方法以便阐明导致寄主特定行为改变的生理、免疫和生化等方面的因素和机制。最近的研究, 特别是在昆虫生化和行为方面, 开始注重这些特性。深入理解寄主行为上的改变对于推进寄主和病原物之间的协同进化关系, 对于寻找新的害虫防治方法有重要意义。

参考文献

- [1] Gul HT, Saeed S, Khan FZA. Entomopathogenic fungi as effective insect pest management tactic: a review. *Applied Sciences and Business Economics*, 2014, 1(1): 10–18.
- [2] Fukatsu T, Sato H, Kuriyama H. Isolation, inoculation to insect host, and molecular phylogeny of an entomogenous fungus *Paecilomyces tenuipes*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1997, 70(3): 203–208.
- [3] Hajek AE, St. Leger RJ. Interactions between fungal pathogens and insect hosts. *Annual Review of Entomology*, 1994, 39: 293–322.
- [4] White Jr JF, Bacon CW, Hywel-Jones NL, Spatafora JW. *Clavicipitalean Fungi: Evolutionary Biology, Chemistry, Biocontrol, and Cultural Impacts*. New York: Marcel Dekker, 2003.
- [5] Hu G, St. Leger RJ. 2002. Field studies using a recombinant mycoinsecticide (*Metarhizium anisopliae*) reveal that it is rhizosphere competent. *Applied Environmental Microbiology*, 2002, 68(12): 6383–6387.
- [6] Shah PA, Pell JK. Entomopathogenic fungi as biological control agents. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2003, 61(5/6): 413–423.
- [7] Moore J. *Parasites and the Behavior of Animals*. Oxford, UK: Oxford University Press, 2002.
- [8] Carruthers RI, Larkin TS, Firstencel H, Feng ZD. Influence of

- thermal ecology on the mycosis of a rangeland grasshopper. *Ecology*, 1992, 73(1): 190–204.
- [9] Olesen US. Effect of humidity and temperature on *Entomophthora muscae* infecting the house fly, *Musca domestica* and the increase of survival of the fly by behavioural fever. Master Dissertation of University of Copenhagen, 1985.
- [10] Watson DW, Mullens BA, Petersen JJ. Behavioral fever response of *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) to infection by *Entomophthora muscae* (Zygomycetes: Entomophthorales). *Journal of Invertebrate Pathology*, 1993, 61(1): 10–16.
- [11] Kalsbeek V, Mullens BA, Jespersen JB. Field studies of *Entomophthora* (Zygomycetes: Entomophthorales)—induced behavioral fever in *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) in Denmark. *Biological Control*, 2001, 21(3): 264–273.
- [12] Anderson RD, Blanford S, Thomas MB. House flies delay fungal infection by fevering: at a cost. *Ecological Entomology*, 2013, 38(1): 1–10.
- [13] Anderson RD, Blanford S, Jenkins NE, Thomas MB. Discriminating fever behavior in house flies. *PLoS One*, 2013, 8(4): e62269, doi: 10.1371/journal.pone.0062269.
- [14] Blanford S, Thomas MB. Host thermal biology: the key to understanding host-pathogen interactions and microbial pest control? *Agricultural and Forest Entomology*, 1999, 1(3): 195–202.
- [15] Blanford S, Thomas MB. Role of thermal biology in disease dynamics. *Aspects of Applied Biology*, 1999, 53: 73–82.
- [16] Blanford S, Thomas MB. Thermal behavior of two acridid species: effects of habitat and season on body temperature and the potential impact on biocontrol with pathogens. *Environmental Entomology*, 2000, 29(5): 1060–1069.
- [17] Blanford S, Thomas MB, Langewald J. Behavioural fever in the Senegalese grasshopper, *Oedaleus senegalensis*, and its implications for biological control using pathogens. *Ecological Entomology*, 1998, 23(1): 9–14.
- [18] Inglis GD, Johnson DL, Cheng KJ, Goettel MS. Use of pathogen combinations to overcome the constraints of temperature on entomopathogenic hyphomycetes against grasshoppers. *Biological Control*, 1997, 8(2): 143–152.
- [19] Inglis GD, Johnson DL, Goettel MS. Effects of temperature and thermoregulation on mycosis by *Beauveria bassiana* in grasshoppers. *Biological Control*, 1996, 7(2): 131–139.
- [20] Ouedraogo RM, Goettel MS, Brodeur J. Behavioral thermoregulation in the migratory locust: a therapy to overcome fungal infection. *Oecologia*, 2004, 138(2): 312–319.
- [21] Elliot SL, Blanford S, Thomas MB. Host-pathogen interactions in a varying environment: temperature, behavioural fever and fitness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science*, 2002, 269(100): 1599–1607.
- [22] Furlong MJ, Pell JK. The influence of environmental factors on the persistence of *Zoophthora radicans* conidia. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1997, 69(3): 223–233.
- [23] Freimoser FM, Hu G, St. Leger RJ. Variation in gene expression patterns as the insect pathogen *Metarhizium anisopliae* adapts to different host cuticles or nutrient deprivation *in vitro*. *Microbiology*, 2005, 151(2): 361–371.
- [24] Thomas MB, Blanford S, Lomer CJ. Reduction of feeding by the variegated grasshopper, *Zonocerus variegatus*, following infection by the fungal pathogen, *Metarhizium flavoviride*. *Biocontrol Science and Technology*, 1997, 7(3): 327–334.
- [25] De Faria MR, Almeida DDO, Magalhães BP. Food consumption of *Rhammatocerus schistocercoides* rehn (Orthoptera: Acrididae) infected by the fungus *Metarhizium flavoviride* gams & rozsygal. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 1999, 28(1): 91–99.
- [26] Arthurs S, Thomas MB. Effects of a mycoinsecticide on feeding and fecundity of the brown locust *Locustana pardalina*. *Biocontrol Science and Technology*, 2000, 10(3): 321–329.
- [27] Ekesi S. Pathogenicity and antifeedant activity of entomopathogenic hyphomycetes to the cowpea leaf beetle, *Ootheca mutabilis* Shalberg. *Insect Science and Its Application*, 2001, 21(1): 55–60.
- [28] France A, Gerding M, Sandoval YA. Pathogenicity of Chilean isolates of *Beauveria bassiana* to adults of *Asynonychus cervinus* (Coleoptera: Curculionidae). *Agricultura Técnica*, 2002, 62(4): 489–496.
- [29] Tefera T, Pringle KL. Food consumption by *Chilo partellus* (Lepidoptera: Pyralidae) larvae infected with *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* and effects of feeding natural versus artificial diets on mortality and mycosis. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2003, 84(3): 220–225.
- [30] Moore D, Reed M, le Patourel G, Abraham YJ, Prior C. Reduction of feeding by the desert locust, *Schistocerca gregaria*, after infection with *Metarhizium flavoviride*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1992, 60(3): 304–307.
- [31] Shi WP, Njagi PGN. Disruption of aggregation behaviour of oriental migratory locusts (*Locusta migratoria manilensis*)

- infected with *Nosema locustae*. *Journal of Applied Entomology*, 2004, 128(6): 414–418.
- [32] Mohamed AKA. Pathogenicity of *Nomuraea rileyi* and its effect on food consumption and utilization by *Heliothis virescens* larvae. *Journal of the Georgia Entomological Society*, 1982, 17: 377–382.
- [33] Samuels RI, Reynolds SE, Charnley AK. Calcium channel activation of insect muscle by destruxins, insecticidal compounds produced by the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Comparative Pharmacology*, 1988, 90(2): 403–412.
- [34] Cheung PYK, Grula EA. *In vivo* events associated with entomopathology of *Beauveria bassiana* for the corn earworm (*Heliothis zea*). *Journal of Invertebrate Pathology*, 1982, 39(3): 303–313.
- [35] Hajek AE. Food consumption by *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) larvae infected with *Entomophaga maimaiga* (Zygomycetes: Entomophthorales). *Environmental Entomology*, 1989, 18(4): 723–727.
- [36] Furlong MJ, Pell JK, Reddy GVP. Premortality effects of *Zoophthora radicans* infection in *Plutella xylostella*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1997, 70(3): 214–220.
- [37] Tyrrell D. Pathogenesis of *Entomophaga aulicae*: I. disease symptoms and effect of infection on weight gain of infected *Choristoneura fumiferana* and *Malacosoma disstria* larvae. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1990, 56(2): 150–156.
- [38] Glare TR, Milner RJ. Ecology of entomopathogenic fungi//Arora DK, Ajello L, Mukerji KG. Handbook of Applied Mycology, Vol. 2: Humans, Animals, and Insects. New York: Marcel Dekker, 1991.
- [39] Funk CJ, Ramoska WA, Bechtel DB. Histopathology of *Entomophaga grylli* pathotype 2 infections in *Melanoplus differentialis*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1993, 61(2): 196–202.
- [40] O'Reilly DR. Baculovirus-encoded ecdysteroid UDP-glucosyltransferases. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 1995, 25(5): 541–550.
- [41] Jensen MA, Losey JE, Hajek AE. Altered behavior and distribution of pea aphids, *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae), infected with *Pandora neoaphidis* (Zygomycetes: Entomophthorales). *BioControl*, 2001, 46(1): 337–343.
- [42] Roy HE, Alderson PG, Pell JK. The effect of *Erynia neoaphidis* infection and coccinellid foraging on the spatial distribution of aphids on plants. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2002, 81(2): 127–129.
- [43] McAllister MK, Roitberg BD. Adaptive suicidal behaviour in pea aphids. *Nature*, 1987, 328(6133): 797–799.
- [44] Roditakis E, Couzin ID, Franks NR, Charnley AK. Effects of *Lecanicillium longisporum* infection on the behaviour of the green peach aphid *Myzus persicae*. *Journal of Insect Physiology*, 2008, 54(1): 128–136.
- [45] Blanford S, Thomas MB. Adult survival, maturation, and reproduction of the desert locust *Schistocerca gregaria* infected with the fungus *Metarhizium anisopliae* var *acridum*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2001, 78(1): 1–8.
- [46] Fu XJ, Hunter DM, Shi WP. Effect of *Paranosema* (*Nosema*) *locustae* (Microsporidia) on morphological phase transformation of *Locusta migratoria manilensis* (Orthoptera: Acrididae). *Biocontrol Science and Technology*, 2010, 20(7): 683–693.
- [47] Baverstock J, Roy HE, Clark SJ, Pell J. The effect of fungal infection on the reproductive potential of aphids and their progeny. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2006, 91(2): 136–9.
- [48] Eilenberg J. Abnormal egg-laying behaviour of female carrot flies (*Psila rosae*) induced by the fungus *Entomophthora muscae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1987, 43(1): 61–65.
- [49] Staudacher H, Menken SBJ, Groot AT. Effects of immune challenge on the oviposition strategy of a noctuid moth. *Journal of Evolutionary Biology*, 2015, 28(8): 1568–1577.
- [50] Møller AP. A fungus infecting domestic flies manipulates sexual behaviour of its host. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1993, 33(6): 403–407.
- [51] Zurek L, Watson DW, Krasnoff SB, Schal C. Effect of the entomopathogenic fungus, *Entomophthora muscae* (Zygomycetes: Entomophthoraceae), on sex pheromone and other cuticular hydrocarbons of the house fly, *Musca domestica*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2002, 80(3): 171–176.
- [52] Watson DW, Petersen JJ. Sexual activity of male *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) infected with *Entomophthora muscae* (Entomophthoraceae: Entomophthorales). *Biological Control*, 1993, 3(1): 22–26.
- [53] Reddy GVP, Furlong MJ, Pell JK, Poppy GM. *Zoophthora radicans* infection inhibits the response to and production of sex pheromone in the diamondback moth. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1998, 72(2): 167–169.
- [54] Moret Y, Schmid-Hempel P. Social life-history response to

- individual immune challenge of workers of *Bombus terrestris* L.: a possible new cooperative phenomenon. *Ecological Letter*, 2004, 7(2): 146–152.
- [55] Oi DH, Pereira RM. Ant behavior and microbial pathogens (Hymenoptera: Formicidae). *The Florida entomologist*, 1993, 76(1): 63–74.
- [56] Siebeneicher SR, Vinson SB, Kenerley CM. Infection of the red imported fire ant by *Beauveria bassiana* through various routes of exposure. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1992, 59(3): 280–285.
- [57] Kramm KR, West DF, Rockenbach PG. Termite pathogens: transfer of the entomopathogen *Metarhizium anisopliae* between *Reticulitermes* sp. termites. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1982, 40(1): 1–6.
- [58] Febvay G, Decharme M, Kermarrec A. Digestion of chitin by the labial glands of *Acromyrmex octospinosus* reich (Hymenoptera: Formicidae). *Canadian Journal of Zoology*, 1984, 62(2): 229–234.
- [59] Hughes WOH, Eilenberg J, Boomsma JJ. Trade-offs in group living: transmission and disease resistance in leaf-cutting ants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science*, 2002, 269(1502): 1811–1819.
- [60] Zhukovskaya M, Yanagawa A, Forschler BT. Grooming behavior as a mechanism of insect disease defense. *Insects*, 2013, 4(4): 609–630.
- [61] Konrad M, Grasse AV, Tragust S, Cremer S. Anti-pathogen protection versus survival costs mediated by an ectosymbiont in an ant host. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science*, 2015, 282(1799): 20141976.
- [62] Turnbull C, Wilson PD, Hoggard S, Gillings M, Palmer C, Smith S, Beattie D, Hussey S, Stow A, Beattie A. Primordial enemies: fungal pathogens in thrips societies. *PLoS One*, 2012, 7(11): e49737, doi: 10.1371/journal.pone.0049737.
- [63] McAllister MK, Roitberg BD, Weldon KL. Adaptive suicide in pea aphids: decisions are cost sensitive. *Animal Behaviour*, 1990, 40(1): 167–175.
- [64] Poulin R. Altered behaviour in parasitized bumblebees: parasite manipulation or adaptive suicide? *Animal Behaviour*, 1992, 44(1): 174–176.
- [65] Leclerc JB, Detrain C. Ants detect but do not discriminate diseased workers within their nest. *The Science of Nature*, 2016, 103(7/8): 70.
- [66] Rosengaus RB, Jordan C, Lefebvre ML, Traniello JFA. Pathogen alarm behavior in a termite: a new form of communication in social insects. *Naturwissenschaften*, 1999, 86(11): 544–548.
- [67] Adamo SA. Parasites: evolution's neurobiologists. *Journal of Experimental Biology*, 2013, 216(Pt 10): 3–10.
- [68] Feng YJ, Ge Y, Tan SQ, Zhang KQ, Ji R, Shi WP. Effect of *Paranosema locustae* (Microsporidia) on the behavioural phases of *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae) in the laboratory. *Biocontrol Science and Technology*, 2015, 25(1): 48–55.
- [69] Shi WP, Guo Y, Xu C, Tan SQ, Miao J, Feng YJ, Zhao H, Leger RJS, Fang WG. Unveiling the mechanism by which microsporidian parasites prevent locust swarm behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(4): 1343–1348.
- [70] Tan SQ, Zhang KQ, Chen HX, Ge Y, Ji R, Shi WP. The mechanism for microsporidian parasite suppression of the hindgut bacteria of the migratory locust *Locusta migratoria manilensis*. *Scientific Reports*, 2015, 5: 17365, doi: 10.1038/srep17365.
- [71] Wang YD, Yang PC, Cui F, Kang L. Altered Immunity in crowded locust reduced fungal (*Metarhizium anisopliae*) pathogenesis. *PLoS Pathogens*, 2013, 9(1): e1003102, doi: 10.1371/journal.ppat.1003102.
- [72] Arthurs S, Thomas MB. Behavioural changes in *Schistocerca gregaria* following infection with a fungal pathogen: implications for susceptibility to predation. *Ecological Entomology*, 2001, 26(3): 227–234.
- [73] Roy HE, Pell JK, Alderson PG. Effects of fungal infection on the alarm response of pea aphids. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1999, 74(1): 69–75.
- [74] Fuentes CE, Pell JK, Niemeyer HM. Influence of plant resistance at the third trophic level: interactions between parasitoids and entomopathogenic fungi of cereal aphids. *Oecologia*, 1998, 117(3): 426–432.
- [75] Roy HE, Pell JK, Clark SJ, Alderson PG. Implications of predator foraging on aphid pathogen dynamics. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1998, 71(3): 236–247.
- [76] Roy HE, Baverstock J, Chamberlain K, Pell JK. Do aphids infected with entomopathogenic fungi continue to produce and respond to alarm pheromone? *Biocontrol Science and Technology*, 2005, 15(8): 859–866.
- [77] Myles TG. Isolation of *Metarhizium anisopliae* (Deuteromycotina: Hyphomycetes) from *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae) with convenient methods for its culture and collection of conidia. *Sociobiology*, 2002, 40(2): 257–264.
- [78] Staples JA, Milner RJ. A laboratory evaluation of the

- repellency of *Metarhizium anisopliae* conidia to *Coptotermes lacteus*. *Sociobiology*, 2000, 36(1): 133–148.
- [79] Lord JC. Response of the wasp *Cephalonomia tarsalis* (Hymenoptera: Bethyridae) to *Beauveria bassiana* (Hyphomycetes: Moniliales) as free conidia or infection in its host, the sawtoothed grain beetle, *Oryzaephilus surinamensis* (Coleoptera: Silvanidae). *Biological Control*, 2001, 21(3): 300–304.
- [80] Mesquita ALM, Lacey LA. Interactions among the entomopathogenic fungus, *Paecilomyces fumosoroseus* (Deuteromycotina: Hyphomycetes), the parasitoid, *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae), and their aphid host. *Biological Control*, 2001, 22(1): 51–59.
- [81] Franssen JJ, van Lenteren JC. Host selection and survival of the parasitoid *Encarsia formosa* on greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum*, in the presence of hosts infected with the fungus *Aschersonia aleyrodis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1993, 69(3): 239–249.
- [82] Brobyn PJ, Clark SJ, Wilding N. Effect of fungus infection of *Metopolophium dirhodum* [Hom.: Aphididae] on the oviposition behaviour of the aphid parasitoid *Aphidius rhopalosiphii* [Hym.: Aphidiidae]. *Entomophaga*, 1988, 33(3): 333–338.
- [83] Chow A, Dunlap CA, Jackson MA, Flores D, Patt JM, Sétamou M. Oviposition behavior and survival of *Tamarixia radiata* (Hymenoptera: Eulophidae), an ectoparasitoid of the Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri* (Hemiptera: Liviidae), on hosts exposed to an entomopathogenic fungus, *Isaria fumosorosea* (Hypocreales: Cordycipitaceae), under laboratory conditions. *Journal of Economic Entomology*, 2016, 109(5): 1995–2005.
- [84] Ohbayashi T, Iwabuchi K. Abnormal behavior of the common armyworm *Pseudaletia separate* (WALKER) (Lepidoptera: Noctuidae) larvae infected with an entomogenous fungus, *Entomophaga aulicae* and a nuclear polyhedrosis virus. *Applied Entomology and Zoology*, 1991, 26(4): 579–585.
- [85] Milner RJ, Holdom DG, Glare TR. Diurnal patterns of mortality in aphids infected by entomophthoran fungi. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1984, 36(1): 37–42.
- [86] Krasnoff SB, Watson DW, Gibson DM, Kwan EC. Behavioral effects of the entomopathogenic fungus, *Entomophthora muscae* on its host *Musca domestica*: postural changes in dying hosts and gated pattern of mortality. *Journal of Insect Physiology*, 1995, 41(10): 895–903.
- [87] Thomsen L, Eilenberg J. *Entomophthora muscae* resting spore formation *in vivo* in the host *Delia radicum*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2000, 76(2): 127–130.
- [88] Steinkraus DC, Mueller AJ, Humber RA. *Furia virescens* (Thaxter) Humber (Zygomycetes: Entomophthoraceae) infections in the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haworth) (Lepidoptera: Noctuidae) in Arkansas with notes on other natural enemies. *Journal of Entomological Science*, 1993, 28(4): 376–386.
- [89] Evans HC. Mycopathogens of insects of epigeal and aerial habitats//Wilding N, Collins NM, Hammond PM, Webber JF. Insect-Fungus Interactions. San Diego: Academic Press, 1989, 205–238.
- [90] Steinkraus DC, Kramer JP. Development of resting spores of *Erynia aquatica* (Zygomycetes: Entomophthoraceae) in *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *Environmental Entomology*, 1989, 18(6): 1147–1152.
- [91] Duke L, Steinkraus DC, English JE, Smith KG. Infectivity of resting spores of *Massospora cicadina* (Entomophthorales: Entomophthoraceae), an entomopathogenic fungus of periodical cicadas (*Magicicada* spp.) (Homoptera: Cicadidae). *Journal of Invertebrate Pathology*, 2002, 80(1): 1–6.
- [92] Hutchison JA. Studies on a new *Entomophthora* attacking calyprate flies. *Mycologia*, 1962, 54(3): 258–271.
- [93] MacLeod DM, Müller-Kögler E. Entomogenous fungi: *Entomophthora* species with pear-shaped to almost spherical conidia (Entomophthorales: Entomophthoraceae). *Mycologia*, 1993, 65(4): 823–893.
- [94] Katsuma S. Phosphatase activity of *Bombyx mori* nucleopolyhedrovirus PTP is dispensable for enhanced locomotory activity in *B. mori* larvae. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2015, 132: 228–232.
- [95] Kamita SG, Nagasaka K, Chua JW, Shimada T, Mita K, Kobayashi M, Maeda S, Hammock BD. A baculovirus-encoded protein tyrosine phosphatase gene induces enhanced locomotory activity in a lepidopteran host. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(7): 2584–2589.
- [96] Janzen DH. When is it coevolution? *Evolution*, 1980, 34(3): 611–612.
- [97] Butt TM, Jackson C, Magan N. Fungi as Biocontrol Agents: Progress, Problems and Potential. Wallingford, UK: CABI Publishing, 2001.

Effects of entomopathogens on host behavior

Wangpeng Shi^{1,2*}, Aomei Li², Yongjie Xing², Jie Shen²

¹ Colleges of Life Sciences, International Cooperative Research Center for Cross-border Pest Management in Central Asia, Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, Xinjiang Uygur Autonomous Region, China

² College of Plant Protection, China Agricultural University, Beijing 100193, China

Abstract: Entomopathogens are an important factor to regulate dynamics of insect population, and widely applied for biological control of pest insects. Entomopathogens increase their fitness by modifying the host behavior; some modifications of host behavior are immune response for infection of pathogens. Behavioral fever could suppress pathogen reproduction and extend the death time of host. The changes of feeding behavior affect the fitness of both host and pathogen. Reproductive behavior changes contain the modification from the fecundity, sexual attractiveness and sex pheromones. The alterations of social behavior are effective on the fitness of social crowd and transmission of pathogens. The weakness of defensive and aggregation behavior of infected host is unbeneficial to the transmission of pathogens; but the responses of phototropism and geotropism of host manipulated by pathogen are helpful for the spread and transmission of the pathogen. It is meaningful to find new methods controlling insect pests by discovering the strategy and mechanism of the pathogen regulating host behaviors.

Keywords: entomopathogens, pathogenic behavior, biocontrol, behavioral immunity

(本文责编: 张晓丽)

Supported by the National Key Program (2017YFD0201200), by the Twelve-Five National Science and Technology Support Program of China (2014BAD16B07), by the International Science & Technology Cooperative Program of China (2015DFR30290) and by the National Natural Science Foundation of China (31772221)

*Corresponding author. Tel: +86-10-62733569; E-mail: wps@cau.edu.cn

Received: 27 July 2017; Revised: 17 November 2017; Published online: 29 December 2017

石旺鹏, 男, 安徽安庆人, 博士, 教授, 博导。现任中国农业大学教学指导委员会委员、天山学者特聘教授、中国农业大学昆虫学系主任等。兼任亚洲开发银行良好农业规范首席科学家、国际良好农业标准委员会亚太专家、中国植物保护学会、中国昆虫学会理事等。先后主持国家自然科学基金、国家科技支撑计划等项目 40 余项; 发表包括美国科学院院报 *PNAS* 在内的国际 SCI 学术论文 50 多篇, 美国科学院新闻局、美国微生物学会、英国 F1000 等国际权威生命科学平台采访并推介了 *PNAS* 上报道的有关蝗虫生物防治方面的研究结果; 申请和获得有关害虫生物防治技术的国家发明专利 10 余项。2009–2010 年在美国宾夕法尼亚州立大学和美国农业部生物防治局任访问学者等。

