興大昆蟲學報 15：65—84 (1980)

蘇力菌及其在蟲害管理上之應用簡介

蕭文鳳　陳秋男[1]

前　言

由於大量使用廣效性的合成殺蟲劑，致使害蟲產生抗性；次要害蟲迭起，並帶來殘毒的困擾，故近年來逐漸趨於將生物防治、耕作防治、不育技術、費洛蒙、及抗蟲品種等方法綜合納入害蟲管理系統。在生物防治中研究最詳盡、應用廣且有成效者，要屬專一性不很高的蘇力菌 (*Bacillus thuringiensis* B.) 及其變種 (variety)。

蘇力菌是 Berliner 氏自粉斑螟 *Anagasta kühniella* (Zeller) 罹病幼蟲個體中分離出，因在德國 Thuringia 地方得到此病蟲，故命名爲 *B. thuringiensis* B.

蘇力菌因可用一般培養基培養 (Dulmage & Rhodes, 1971)，且對鱗翅目昆蟲毒力强，故從事研究者頗多。除室內做致病力的探究外，最早將之用於田間的是 1920—1930 年代的 Husz 和 Metalinkov 父子 (Heimpel & Angus, 1959)，當時雖因試驗方法的不同，而致出現不同的結果，但皆證實可降低玉米螟 (*Ostrinia nubilalis* Hübner) 的蛀食率。以後續有學者將之用於田間防治鱗翅目害蟲如斜紋夜盜 (*Spodoptera litura* F.) 棉紅鈴蟲 (*Pectinophora gossypiella* Saunders) 和煙草螟蛾 (*Ephestia elutella* Hübner) 等，皆獲致佳效。自 Hanny 發現伴胞體 (Hanny, 1953) 後，引起學者對蘇力菌的生理，生化的探討及田間的防治，並有商品化的嘗試，所防治的作物害蟲除玉米、棉花、煙草、大豆外，並擴展到十字花科蔬菜及番茄、果樹、草原、森林、行道樹等，現今有15種以上的產品，寄主範圍有 7 目37科 182 種以上的昆蟲 (Faust, 1974) 而在毒力測試，由加用低劑量化學藥劑發現混合使用有提高蘇力菌殺蟲效果，對天敵也無毒效。故1970年代以後，許多學者如 Jaques & Liang, (1978), Creighton *et al* (1975), Morris (1975a) 均嘗試將蘇力菌應用於蟲害管理系統中，和化學藥劑混合施用，與天敵，抗蟲品種配合來防治作物上的同類害蟲，效果皆顯著。

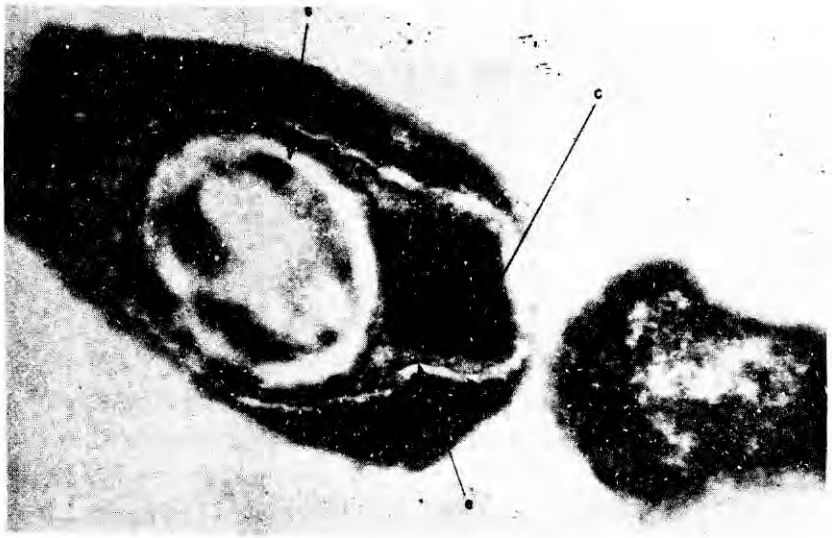
一　般　性　狀

蘇力菌爲好氣性，革蘭氏陽性，會形成內孢子的桿菌。在其生長階段出現孢子 (Spore)，伴胞體 (Paraspore) 及營養體 (Vegetative Cell)。營養體是繁殖期。孢子亦稱芽孢，在菌體的近端部產生，爲休眠期，對乾燥，高溫和低溫比營養體有較强的抗力，故一般商品都以孢子貯存。伴胞體又稱晶體 (Crystal) 爲芽孢形成的同時，在菌體的另一端產生的一個菱形或正方形的有機體，此爲主要的毒力來源（圖一）。

蘇力菌的培養溫度範圍爲 12—40°C，以20—28°C 生長最佳。在低溫下仍能產生晶體，但孢子之形成會受到抑制，且溶解 (Lysis) 的速率亦會減慢 (Smirnoff, 1967b)。其生長所需的酸鹼度是中性或趨於鹼性，以 pH值7.0—7.2最爲適宜，培養後期 pH 值會升到 8—8.5甚至可高達 9，但若降至 5 以下則無法形成芽孢。因培養基 pH 值的改變而不能形成晶體及孢子的菌體，若再接入昆蟲體內則能恢復，惟毒力會減弱 (見Norris, 1971)。

---

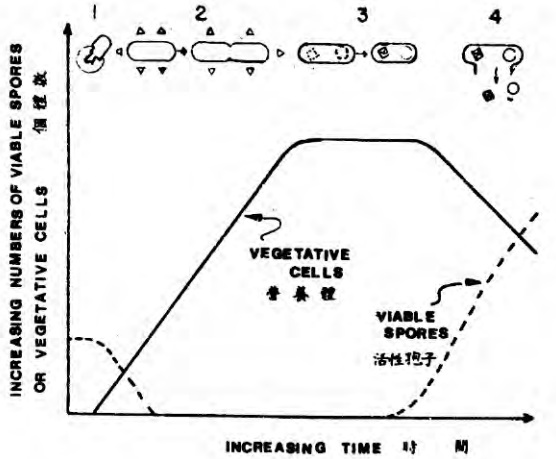
1 臺灣植物保護中心昆蟲組助理及組長。



圖一：在電子顯微鏡下蘇力菌之超薄切片圖 (×80,000)。c是晶體，s爲孢子，e爲外孢囊 (Norris, 1971)

生長過程及其產物

當蘇力菌孢子進入合適的生長培養基內，即能發芽產生桿狀營養體，爲活性或複製期，會分泌水解酶到外界，分解營養物質以促進吸收，有些品系會產生α-外毒素 (α-exotoxin)，在一段旺盛的生長後，細胞開始形成芽孢，在此期，每個細胞會形成一不生長，耐熱的孢子及双金字塔型的蛋白質類的δ-內毒素 (δ-endotoxin) 晶體 (圖二)。



圖二：蘇力菌生長環的模氏圖。
▽▽▽表示釋出外毒素及外酵素。
1—孢子發芽。2—營養體的指數生長期。
3—芽孢形成晶體　4—孢子和δ-內毒素晶體的釋出。
(Forsberg *et al* 1976)。

蘇力菌在生長過程中會產生對昆蟲有致病力的物質，其產生會隨品系或培養狀況而異 (Norris, 1971; Somerville, 1972)。此類有毒物質因對不同寄主有致病力，故命名也極不統一，但較爲一般學者接受的爲 α-外毒素，β-外毒素，γ-外毒素和 δ-內毒素 (表 I) (Heimpel, 1954, 1967; Heimpel & Angus, 1963; McConnell & Richards, 1959)

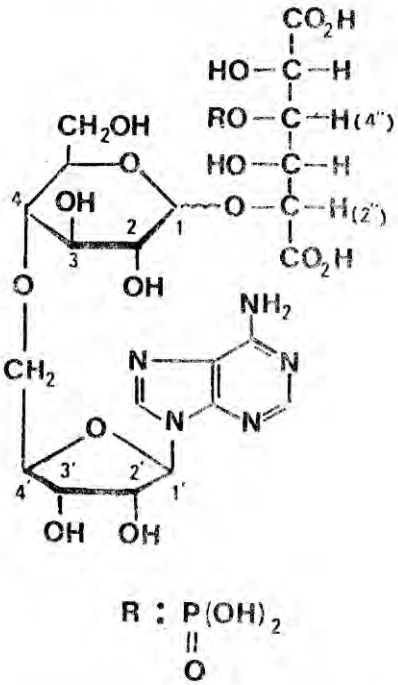
表 1 蘇力菌及其產物對昆蟲的效應

致病因子	同物異名	對昆蟲的效應
孢子	Spore	穿入血體腔後會引起壞血症
晶體蛋白質* (δ-內毒素)	Crystal; Proteinaceous crystal; Crystalline parasporal body	引起中腸麻痺，且造成中腸皮膜組織的解離，因而腸內含物滲入血體腔而引發全身麻痺。
α-外毒素	Mouse-factor; Lecithinase C; Phospholipase C.	可能損壞腸壁皮膜細胞，會分解血球細胞。
β-外毒素	Exotoxin; Fly-factor; Fly toxin; Thermostable exotoxin; McConnell & Richards factor.	使昆蟲畸形並影響生殖能力，及下一代卵的孵化
γ-外毒素		未明確；能使卵黃瓊脂呈透明。

* 內毒素：指毒素與細菌細胞連結在一起而可抽取者。
外毒素：指毒素在培養基生長旺盛時可自細胞外抽取者。

玆逐項討論如下：

1. α- 外毒素：截至目前爲止，我們對 α- 外毒素的認識仍很有限，此毒素是由營養體產生再分泌出來的，但在發芽中的培養原並無法測出 (Angus, 1956b)，故在含孢子—晶體商品中常是不存在，一般認爲在製作發酵過程中已失去活性。Krieg 推論：α-外毒素在昆蟲體內最初的作用卽是分解血球細胞，若注射入蜡蛾幼蟲血體腔，3 — 5 小時後血球細胞顯出退化 (Degeneration) 和溶解 (Lysis) 的徵象，可能是溶解因子 (Lytic agent) 打破吞噬細胞的防衛作用，故蘇力菌能在血體腔內繁殖 (Multiplication)，惜無實驗證據加以證明 (Krieg, 1971a)。
2. β-外毒素：最初有學者將蘇力菌培養基經離心後取其上層物注射入蜡蛾幼蟲，發現對蜡蛾幼蟲有毒效，隨後知其對玉米螟，麻蠅 (*Sarcophaga bullata* Parker)，美洲蜚蠊 (*Periplaneta americana* L.)，東方蜚蠊 (*Blattaria orientalis* L.)，家蠶、白粉蝶及馬鈴薯甲蟲 (*Leptinotarsa decemlineata* Say) (Burgerjon *et al* 1969) 及膜翅目的葉蜂 (*Pristiphora papilles* Lepedetier) 也有毒性 (Faust, 1973)，故命名頗多 (參見表 I)，β- 外毒素具水溶性及耐熱性 (在 120°C 處理 15 分鐘仍具活性)。其可透析的分子，在細菌生長旺盛期分泌出，進入周圍的基質 (Faust, 1973)。血清型 I, IVa, IVc, V, VII, IX 和 X 都能產生 β- 外毒素。(de Barjac *et al* 1966; Burgerjon & de Barjac 1967; Cantwell *et al* 1964; Heimpel, 1967; Krieg *et al* 1968)。β-外毒素在光譜 260nm 波長會吸光，爲一種核酸類物質，含腺嘌呤 (Adenine)，磷酸，核醣及環原基 (Reducing group)，以 1 : 1.2 : 1.4 : 1.4 比率組成，其分子量介於 700 —800之間 (見 Bond, *et al* 1971)。其結構與 ATP 相似，在腺嘌呤的第九位置被一個核醣成份取代，並得到一內脂，其分子結構如下 (Farkas *et al*, 1969)：



讀者若欲進一步了解β-外毒素的生化特性，可參閱Bond *et al* (1971) 的文獻。

β- 外毒素較 δ- 內毒素廣效，其寄主範圍包括鱗翅目、雙翅目、膜翅目、鞘翅目和直翅目。其作用很緩慢，毒效只在昆蟲蛻皮或變態時才顯現 (Burgerjon, 1965; Cantwell. *et al* 1964)。在最低有效劑量時，幼蟲發育正常但蛹產生畸形，或是蛹外表似正常，但不能羽化成功，即若能羽化，成蟲也會畸形，對卵無直接毒殺效應，但會降低其孵化率 (Ignoffo & Gregory, 1972)，可能它干擾了控制這些生長變化的荷爾蒙。

以β-外毒素處理蜡蛾幼蟲，毒性爲 DDT 的 1000倍 (Schmid & Benz, 1969)，但去磷酸化 (Dephosphorylated) 的外毒素則對RNA聚合酶失去作用 (Beebee, *et al*, 1972)，對蜡蛾或老鼠 (mice) 不再具有毒效 (Sebesta, *et al*, 1969)。De Barjac 和 Riou 曾以 13.3 μg/g 行腹腔注射及以 16.6 μg/g 行皮下注射，發現鼠的肝壞死 (Hepatic necrosis) 且會損壞脾和腎。但若以亞致死劑量 (Sublethal dose) 處理並不產生積聚現象 (見Bond, *et al* 1971)。β-外毒素對部份益蟲如二點狼蛛，幾種動物性線蟲，魚或 Tabifex 無毒效，但對蜜蜂有致病力 (Cantwell, *et al* 1972)。Thelestem 報告以 100 μg/g 處理72小時仍不會對人類双套肺纖維母細胞 (Diploid lung fibroblast cell line) 有不利的影響 (見Somerville, 1972)。可能是人類含有消化性的去磷酸作用能破壞 β- 外毒素的毒性。

3. γ 外毒素：除了會使卵黃璦脂上 *B.t.* var. *entomocidus*的菌落周圍呈透明的性質外 (Heimpel, 1967)，其他所知不多。

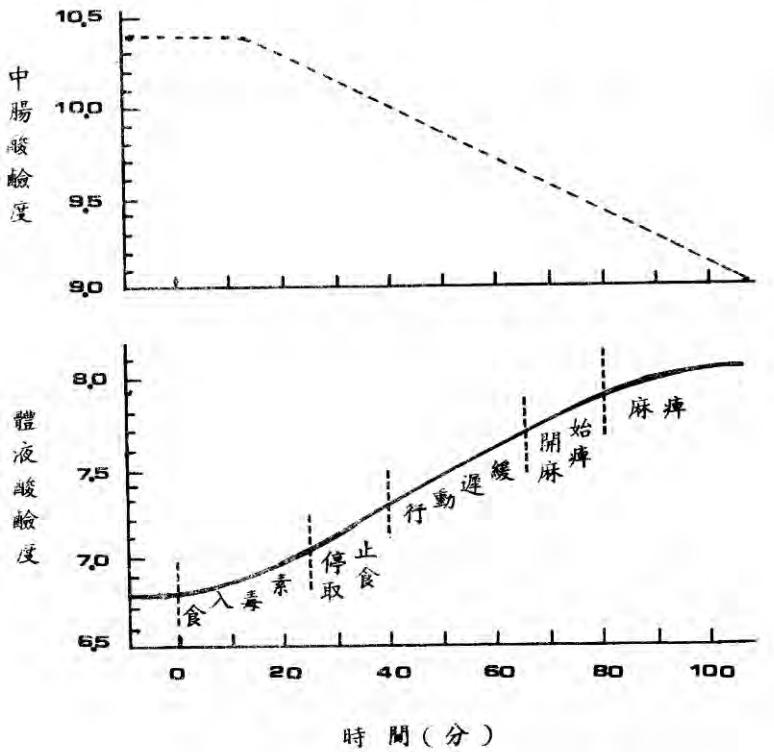
4. δ-內毒素：晶體爲蛋白類物質，呈八面體，其蛋白基本單位內部結構呈桿狀體，大約 4.7×11.8 nm，表面結構爲桿狀或啞鈴形，直徑 8.7nm，晶體是由四分子面心立體單位構成，而由八個相同的面組成晶體呈立體最密堆積。(Holmes & Monro, 1965; Labaw, 1964)。

晶體可能是由低分子量的物質合成，經成熟作用形成 S—S 交錯鍵結，故晶體「成熟時」溶性較小 (Young & Fitz-James, 1959)，晶體幾乎包含所有必需氨基酸，其比率會隨品系而異，但以天門冬酸 (Aspartic acid)，麩氨酸 (Glutamic acid) 含量最多 (Cooksey, 1971;

Norris, 1964)。晶體中多胜類的正確數目尚未知，但可依據分子量將之分爲 55,000 和 120,000 二類多胜類，其比例爲 1：2，而以前者爲主要毒性來源 (Faust, 1974; Norris, 1971)。

晶體是以矽爲結晶格子單元，蛋白分子固定在上面，使無法完全溶解 (Faust & Estes, 1966) 有些學者認爲晶體是前毒素 (Protoxin) 經腸液打斷矽—蛋白鍵結後釋出的才是有毒部分 (Cooksey, 1971; Somerville, 1972)。凡昆蟲腸液爲鹼性 (pH 9.0—10.5) 者都會感病。晶體不溶於水或有機溶劑，用普通蛋白變性物如尿素處理會使晶體失去活性，晶體也是屬於熱敏感物質。晶體和晶體蛋白對熱的反應不同，如 var. *sotto* 在 65°C下處理 1 小時晶體蛋白會被破壞，但在 80°C 處理20分鐘却不會影響晶體 (Watanabe, *et al* 1967)。有機溶劑如氯仿，甲醇和丙酮會使溶解的晶體蛋白失去活性，但不會影響整個晶體 (Angus, 1956b; Wolfenbarger, 1965)。普通的蛋白質沈降劑如三氯醋酸 (Trichloracetic acid) 和氯化汞都會使晶體及晶體蛋白失去活性，有些會與蛋白反應的物質的 2 %福馬林也會使晶體失去活性 (Angus, 1956b; Watanabe *et al* 1967)。清潔劑 SDS，Triton X-100，對晶體無影響，會把晶體蛋白鍵結打開，使它們對其他物質更敏感；强酸及强鹼也會破壞晶體 (Cooksey, 1968, 1971)。

晶體要被昆蟲食入經胃解蛋白質酶分解後，釋出毒性部分才能使昆蟲致病。易罹病的昆蟲，其腸液呈鹼性，其 pH 值與蘇力菌的生長繁殖pH值接近，並且此 pH值與晶體的溶解度有關，鱗翅目昆蟲可據感病情形分爲四類型：第一類型是寄主食入內毒素後會引起全身麻痺，不再取食，此因腸液流入體腔之故，血液 pH 值會上升1.0—1.5個單位，食入後 1 — 7 小時會死亡 (參閱圖 3)，(Heimpel & Angus, 1960) 家蠶，天蛾 (*Protoparce quinquemaculata* Haworth) 及



圖三：經蘇力菌毒素處理過之家蠶其腸液和體液 pH 值的變化及蟲體中毒情形 (Heimpel & Angus, 1960)。

P. sexta (Johanssen) 和中國柞蠶 (*Antheraea pernyi* Guerin) 都屬此類；第二類型是寄主食入蘇力菌不久後，即引起腸麻痺而失去功能，但腸液並不會流入體腔，故血液的 pH 值不會改變，2－7 天內就死亡，像小菜蛾及舞蛾 (*Euproctis phaeorrhoea*)；第三類型要在孢子及 δ-內毒素都存在時才會引起寄主死亡，如粉斑螟 (*A. kehniella* Zeller) 及毒蛾 (*L. dispar* L.)；第四類型則不感受晶體毒性，如切根蟲和行軍蟲類 Agrotis, Euxoa, Mamestra, Pecidroma，此類寄主是否對δ-內毒素有免疫性，仍未確定 (Heimpel, 1967)。

Angus (1967) 曾以第五齡家蠶幼蟲爲材料以餵食法處理，var. *sotto*, *thuringiensis*, *entomocidus* 的毒力，其引起半數麻痺劑量 (ED_{50}) 依次爲 0.02，26，0.03 μg/g，此可能與晶體品系本身的結構組成或寄主腸液溶解力有關 (Angus, 1967)。Pendleton (1969) 以三齡的 *Philosamia cynthia* var. *ricini* Boisd 幼蟲爲材料再度證實變種間的毒力有差異存在 (Pendleton, 1969)。

Somerville 等氏 (1970) 認爲晶體的毒性與沾染上的孢子量有關，因爲晶體若與會抑制細菌生長的抗生素同時餵食昆蟲時，晶體的致死力會下降 (Somerville *et al* 1970)。而 Angus (1971) 指出只要稍低於 ED_{50} 量處理，寄主昆蟲能恢復，對外界刺激也有反應，但這只是暫時性的，最後仍會由於孢子或其他腐生菌所引起的毒血症而死亡 (見 Forsberg *et al* 1976)。Wolfenbarger 等氏 (1972) 曾以 *Heliothis virescens* Fabricis 爲材料比較 β- 外毒素和孢子＋晶體混合商品的毒效，前者 LD_{50}爲 12μg/ml diet，後者爲 2.5μg/ml diet 惜前者是純化物質，而後者不是，故至今仍無法知道δ-內毒素的單獨效應 (Wolfenbarger, *et al* 1972)。

致 病 機 制

在蘇力菌所產生的 4 種致病毒素中，以β-外毒素和 δ-內毒素研究較多，玆提出來討論：

1. β-外毒素

因爲 β-外毒素和ATP很類似，會抑制ATP轉變成AMP和磷，並爲 E. *coli* 和哺乳類動物細胞RNA聚合酶的競爭性抑制劑 (Beebee *et al* 1972; Sebesta &Horska, 1968; Sebesta *et al* 1969)，其作用期爲昆蟲蛻皮或變態時，此時正是RNA合成的高峯期，β-外毒素即能產生干擾作用。據 Sebesta 等氏的研究，以 β-外毒素注入老鼠體內，研究對 DNA，RNA 和蛋白質合成的影響，以致死中量的三分之一量處理，約有 60%的 (6-^{14}C)-Orotic acid 不能變成 RNA，^{14}C-Cytidine也受影響，若 β-外毒素只有一個作用點，則係作用在 Cytidine triphosphate 與RNA之間，受抑制的程度是視外毒素和 ATP的比例而定，不管是進行聚合作用開始前或後，只要加 β-外毒素都會產生抑制作用，因此知 β-外毒素會抑制聚合酶系統 (Polymerase system) (Sebesta & Horska, 1968; Sebesta *et al* 1969)。

2. 晶體或 δ- 內毒素

昆蟲食入晶體後，組織會產生病理變化 (Histopathological change)。據 Heimpel 和 Angus 以家蠶 (Heimpel & Angus, 1959)；Tanada (1953) 以白粉蝶 (*P. rapae* L.)；Martouret 等氏 (1965) 以歐洲白粉蝶 (P. *brassicae* L.)；Broersma 和 Buxton (1967) 以甘藍擬尺蠖，Hoopingarner 和 Matern (1964) 以蜡蛾及 Sutter 和 Raun (1967) 以玉米螟幼蟲爲材料研究，發現當晶體抵達白粉蝶中腸後，腸液分泌會加强；在擬尺蠖則出現脫水及腐蝕的現象。中腸皮膜細胞會個個分開，最後自基底膜剝落，有些細胞頂端扭曲，失去染色的能力，中腸柱狀細胞頂層腫大，杯狀細胞會發生重疊的現象，再過數分鐘，細胞破裂，內含物游離體腔內 (Broersma & Buxton, 1967)。在玉米螟幼蟲體內也有類似的反應，蘇力菌的營養體附在結構紊亂 (Disorganized) 的中腸皮膜，並能穿過基底膜，皮膜細胞崩解，內質網及脂肪顆

粒消失，當腸內含物與腸液 (Hemolymph) 混在一起時，蟲體會致死。就家蠶，蜡蛾和歐洲紋白蝶言，晶體進入中腸後也同樣會使皮膜細胞扭曲，失去染色能力，失去組織性，腸內含物和體液混合而致死。

δ-內毒素的作用基質可能是細胞膠結物質 (Cell-cementing Substance) 爲 N-acetylglucosamine 和尿甘酸以 1：1 組成的粘多醣 (Mucopolysaccharide)，晶體會破壞此膠結物質而產生病變 (Heimpel & Angus, 1959) 也可能是細胞分解後仍有穿透障壁 (Permeability barrier) 存在，且細胞的活性在 30 分鐘內無法恢復 (Fast & Angus, 1965) Louloudes和 Heimpel 重複此實驗並做更進一層的研究，發現在處理 10 分鐘後毒素卽影響皮膜細胞代謝 (Louloudes & Heimpel, 1969)。Fast 和 Donaghu 指出處理 1 分鐘後晶體刺激中腸組織產生葡萄糖積聚的作用，9 分鐘後此刺激則消失且變成抑制，11 分鐘後中腸細胞對白氨酸 (Leucine) 的吸收也受抑制 (Fast & Donaghu, 1971)。在家蠶其病變步驟約如下述：食入晶體 1 分鐘後中腸皮膜細胞卽受影響，可由刺激葡萄糖的吸收得知，7 分或11分鐘全身代謝卽開始產生變化，25分鐘皮膜細胞的頂層開始腫大，45分鐘後中腸皮膜細胞完全潰爛，90分鐘因血液 pH 值的改變而產生全身麻痺的現象。至於引起病變的原因，有些學者認爲 δ-內毒素可能有移轉 K^+的功能，使血液中 K^+上升 (Pendleton, 1970, Ramakrishnan, 1968) 及阻斷神經傳導 (Cooksey, *et al.* 1969)。爾後雖有 Fast 和 Morrison 研究內毒素對家蠶中腸皮膜細胞離子調節的影響 (Fast & Morrison, 1972)，及Fast (Fast, 1974) 試以標幟之晶體作實驗研究作用模式，然仍未有定論。

商品之製造及品名

蘇力菌是一種活的殺蟲劑，其製備可用半固體發酵法 (Semi-solid fermentation) 及深桶發酵法 (Deep-tank fermentation)。採用前法，費用較廉但產物純度較低，若要提高病原潛力常要用後法。此法係自發酵啤酒收回產品再加工，其費用隨獲得及收回病原的難易程度而異。另有用丙酮沈澱過程 (Acetone precipitation process) 及甲醇沈澱法 (Methanol precipitation) 回收 (Dulmages & Rhodes, 1971)。現有15種商品 (表 2)，以 Dipel，Biotrol，Thuricide 和 Entobacterin-3 最常被應用。

蘇力菌很容易受到日光照射及雨水冲刷等氣象因子影響而失去效果，在研製成商品時，應考慮使其受環境因子的影響減至最低，故在加工製造時，應隨劑型而加上填充料 (Additives)。蘇力菌的製劑種類一般有液劑和粉劑。就液劑言有水劑，細菌的內孢子在水中很穩定，但是要長期保存時則要考慮水的純度，雜質一多則會影響毒力 (Ignoffo, 1964)；另有溶於油液爲油劑，有時會殺死孢子，若處理的植株係吾人食用其葉片時，應避免選用。Thuricide 90TS 是乳劑，可貯藏相當長的時間，雖會發生沈澱，但很容易散開，因此並無大礙。微生物藥劑最早是以粉劑型態使用，使用時要加一些無毒的填充料來保護，使不易受其他因子破壞活性，至於何種型態最適宜，應視作物，對象害蟲和天氣而定。蘇力菌液劑如水劑要加些展着劑和可濕性劑，才易於留在葉面上，如 Lovo, Synthetic lattices 都能增加對環境的抗性 (Angus & Lüthy, 1971)。

除了這些填充料外，Krieg 曾建議用 berberine-S, aesculine 或是 fluorescein-Na 來延長孢子的壽命 (Krieg, 1975)。

蘇力菌的使用效果常受施用濃度及貯藏期的影響，故品質管制極重要。如前面所述的生產方法，可能會因雜菌汚染而降低產量，或因噬菌體的攻擊而影響毒力，或因所含單位孢子和晶體量不足，再加上保存不當等而降低其效力。這些因素在工廠製造時都應加以注意。

表2 商品化的蘇力菌病原

商品名稱	品系	血清型	生產國家
Agritrol	var. *thuringiensis*	I	美國
Bakthane	var. *thuringiensis*	I	〃
Biotrol	var. *thuringiensis*	I	〃
Dipel	var. *kurstaki*	III	〃
Parasporine	var. *thuringiensis*	I	〃
Thuricide	var. *thuringiensis* *kuistaki, galleriae*	I, III, V	〃
Bathurin	var. *thuringiensis*	I	捷克
Bactospeine	var. *thuringiensis*	I	法國
Plantibac	var. *thuringiensis*	I	〃
Sporeine	?	?	〃
Bacilex	?	?	日本
Biospor	var. *thuringiensis*	I	西德
Entobacterin 3	var. *galleriae*	V	蘇俄
Dendrobacillin	var. *dendrolimus*	IV	〃
Baktukal	var. *thuringiensis*	I	南斯拉夫

在蟲害管理上應用的考慮事項

蘇力菌在實際應用時會受環境，病原本身及寄生昆蟲，人爲因素及對象作物等因素的影響，玆分項敍述如下：

1. 環境因子：

在環境因子中，有(1)物理因子：包括溫濕度，雨量，光及其他物理因子及棲所；及(2)生物因子：包括昆蟲、食物、寄生天敵及媒介昆蟲。

(1) 物理因子

(a)溫度 蘇力菌的生長最適溫爲 20—28°C，但田間施用時，則得考慮到植物和寄主的影響，通常高溫能促進昆蟲取食，因而食入更多的病原，並有利於病原在寄主體內複製 (Franz, 1971)。以橡樹捲葉蛾 *T. viridana* L. 爲例，在 15°C時，施用效果佳，若溫度降低，則取食減慢或停止取食，但因植物之生長溫度臨界較低，葉片仍繼續生長，每單位葉面積的孢子晶體則隨之相對下降，幼蟲取食量要相對地增加才能達到致病量，此時可利用較高劑量以補償部分因低溫引起效果之降低 (Franz, 1971)。Herf 認爲田間溫度在 18—20°C 時是蘇力菌最適施用時間 (見 Falcon, 1971)。

(b)濕度和雨量 濕度與雨量對寄主昆蟲常是重要的棲群調節因子，但對蘇力菌致病力影響不大。以棉鈴蟲爲例，已處理之幼蟲置於相對濕度 100，69，24.7%下飼養，其死亡率並未隨濕度增加而增加 (Ignoffo, 1962)。

(c)日光及紫外線 當蘇力菌離開噴藥器 (Sprayer) 至害蟲食入爲止，完全曝露在環境中，曝露時間的長短則視寄主的取食習性及取食力而定，在這段時間，日光及紫外線是最重要的干擾因子，在自然光下，曝露 30 分鐘，蘇力菌活性會失去一半，60 分鐘失去 80%

，(Cantwell & Franklin, 1966)。在田間的狀況下，溫、濕度、日光的影響是綜合性的，Raun 等氏認爲低溫時寄主取食活動減慢，會使蘇力菌曝露在更多的陽光照射和雨水沖刷，故會減低效果。而高溫時，還未受破壞前已被昆蟲食入而致病，故能維持它的效果（Raun, *et al.* 1966)。故施用蘇力菌時應注意此特點，視害蟲習性而決定施用時間，有學者建議，可在近傍晚時分施用。

(d)其他物理因子　如風雖會幫助散布病原，但也會縮短病原的壽命。事實上氣象因子是同時作用於寄主和病原，當條件有利於寄主棲群時，却會因害蟲個體擁擠而促進病的傳播及害蟲的感染。

(2) 生物因子：

(a)食物因子　昆蟲有時會因棲群種內競爭，食入不合適的食物而被病原侵入，但有些植物尤以針葉樹和常綠喬木會產生植物殺菌物 (Phytocides)，有抑菌、殺菌、引起突變及刺激的性質 (Kushner & Harvey, 1962; Smirnoff, 1968; 1972; Smirnoff & Hutchison, 1965) 會影響蘇力菌的持效 (Persistence)，降低寄主中腸的鹼性使晶體無法釋出，或即若溶出，也會抑制菌的生長，使蟲體不感病。此類成份有 terpene, pinene pulegone, methone, 4-terpineol, citrol, citronellol, linalaol, limonene, Phellandrene, fenchone 和 thujone (Kushner & Harvey, 1962; Makaymiuk, 1970; Morris, 1972) 除了生化上的影響，Pinnock 等人認爲葉的構造也會影響蘇力菌的持效（Pinnock, *et al* 1975)。

(b)噬菌體　在 *B. t* var. *dendrolimus* 的培養基或是松毛蟲 (*Dendrolimus pini* L.) 及毒蛾 (*Lymantria dispar* L.) 發現活性噬菌體，可能由於它們的作用而改變蘇力菌的毒力 (Yoder & Nelson, 1960)。

(c)寄生性及捕食性天敵或其他病媒生物　捕食性及寄生性天敵在微生物防治中扮演三個角色—罹病，幫助傳播及與病原競爭寄主。捕食天敵可能因直接接觸或食入罹病的獵物而曝露在蘇力菌下，Yousten 以含孢子—晶體商品處理過的甘藍擬尺蠖去餵食中華螳螂（*Tenodera aridifolia sinensis* Saussure)，發現螳螂在 7 天後並未罹病 (Yousten, 1973) 以 β- 外毒素注射到蝗蟲體內再去餵食蠍 (*Buthus occitanus* Amoreux) 也無影響。但若直接把毒素注入天敵的血體腔則會罹病 (Morel, 1974)。捕食性天敵對罹病獵物有無選擇性，至今未詳。寄生性天敵可經由刺針和產卵管沾染而傳播病原體。如寄生蜂 *A. glomeratus* L. 能將 *B. t.* var. *alesti* 傳到白粉蝶 P. *brassicae* L. 幼蟲體上 (見Forsberg *et al* 1976)。若粉蝶在初齡罹病致死，則寄生蜂無法在其體內完成發育；但若在天敵已近成熟才罹病，則可能順利化蛹。至於對寄生情形的影響，據 Dunbar 等氏以蘇力菌防治舞蛾和榆樹尺蠖 (*Ennomos subsignarius* Hübner)；發現處理區的天敵 *A. melanescelus* Ratz 及 *Parasitigena agilis* R.-D 寄生率有增加的趨勢，這可能是 BT 處理能使寄主棲群下降但天敵棲群並未減少之故 (Dunbar & Kaya, 1972)。把蘇力菌加入糖水中餵食蜜蜂，知含孢子及 β-外毒素的處理會使蜜蜂成蟲及幼蟲致死 (Cantwell, *et al* 1966)；若只有δ-內毒素則無影響，而孢子—晶體混合處理者會造成顯著的死亡率 (Cantwell, *et al*, 1972)。

2. 病原和寄主昆蟲

蘇力菌會因品系間所產生毒素的質與量的不同及寄主昆蟲的生理特性而造成致病力的差異。

(1) 晶體或伴胞體

(a)與寄主昆蟲有關的因素　晶體能否產生毒力與寄主昆蟲中腸的內在因素，如 pH 值和解蛋白酵素有關。晶體在强鹼性或是高於 8.9 的寄主前腸或中腸內活性很强 (Angus,

1956a; Heimpel & Angus, 1959)。家蠶和歐洲白粉蝶 P. *brassicae* L. 之前腸有特殊的酵素系統，在鹼性情況下有特定的分解蛋白質活性，會分解晶體而釋出有毒效的可溶性蛋白 (Lecadet & Martouret, 1965) 故不同類昆蟲對晶體感受力的差異係受腸內分解蛋白質酵素的影響。有些昆蟲腸液 pH 值在 8.9以下，雖不能使晶體溶解釋出，但因食入孢子，當孢子發芽繁殖時，可產生一種有利於晶體作用的環境。

(b)與細菌品系有關的因素 不同品系對同一寄主毒性會有差異，例如 var. *entomocidus*, *sotto* 和 *berliner* 對五齡家蠶之 LD_{50}分別爲0.15、0.31及2.08μg/g (Burgerjon & Martouret, 1971)。可能是各個品系的晶體結構不同 (有些鍵容易被打開)，或晶體蛋白分子的大小不同所致。品系不同產生的毒效也不同，在本省只推薦一種產品，在實際應用時，則應注意劑量的調整及有效期限。

(2) 熱穩定的外毒素 除β-外毒素，其他所知仍有限。

(3) 孢子 影響孢子在腸內發育的因子有pH值，還原能力，造成嫌氣環境的速率，酵素，抗生素，拮抗生物和噬菌體。孢子不會在腸液 pH 值9.0—9.5的幼蟲腸內發芽，被食入的營養體也很快被破壞，但是當昆蟲蛻皮或化蛹時，pH 值若下降則孢子可發芽而造成感染 (Kushner & Lisson, 1959)，或是由於晶體造成毒血而降低 pH 值而成中性，使孢子能發芽複製。pH 值在 9.0 以下的膜翅目昆蟲，當其他抑制因子消失時，則能發芽，在中腸快速地繁殖 (Heimpel, 1955)。故pH值並非是孢子活力的唯一決定因素。就抗生及抑菌因子而言，昆蟲食入植物殺菌物或是昆蟲血液內含抗生物質都會降低蘇力菌的毒力 (Kushner & Harvey, 1962; Makaymiuk, 1970; Morris, 1972; Smirnoff, 1965; 1967a; 1968; 1972; Smirnoff & Hatchison, 1965)。有時當這些抑制因子消失時，在造繭期或蛹期就會表現出毒血症而使蟲體致死 (Heimpel & Harshbargen, 1965; Ignoffo & Graham, 1967; Oatman & Legner, 1964)。

(4) 寄主生理條件 影響感染的因子有二：①齡期②棲群密度。一般言，昆蟲在幼齡時較易感染，末齡時施用劑量要提高才能得到相同的效果。寄主棲群密度高並未能造成蘇力菌疫病的流行，而且除了在松毛蟲 *D. sibiricus*, *A. kuehniella* 及 *Selenephera luniger* 的自然棲群能長久存在外，未見有其他的事例，故在綜合防治時，宜採多次施用。

3. 人爲因素及對象作物／植物

(1) 價值觀 蘇力菌屬胃毒劑，無觸殺毒效，專一性高，不能防治作物上所有的害蟲，故不易爲農民接受，價格也較高，在推廣教育上仍需多費工夫。

(2) 對象植物

(a)森林及行道樹 因其害蟲經濟爲害基準很高，很合適採用微生物防治。可以空中噴藥或 ULV 法來防治，降低防治費。又因蘇力菌對人畜無害，施用於行道樹，安全上的顧慮較少。成功的例子如捲葉蛾，*Tortrix viridana*, L., *T. voilkinsoni*, 舞蛾 *L. dispar* L. 及 *Panolis flammea* Schiff (Franz, 1971)。

(b)果樹 果園內爲避免開花期噴藥引起落果及殺死其他非標的生物，故開花期使用蘇力菌是有利的。成功之例有防治橄欖巢蛾 (*Prays oleae* Bern)，蘋果秋尺蠖 (*Alsophila pometaria* Harris) 及葡萄捲葉蛾 (*Desmia funeralis* Hübner) 等 (Franz, 1971)。但常因果園管理的差異，有的行企業化經營，有的家庭式栽種或是散種於行道旁，或是因對果實品質的要求不同，使得防治標準很難訂定。

(c)多年生作物 多年生作物能使寄主和病原棲群呈相當程度的平衡，故用微生物病原防治相當有利。在草原，用蘇力菌防治鱗翅目幼蟲逐漸受到矚目，如在美國防治淡黃褐色草螟 (*Crambus bonifatellus*) 及鹽澤燈蛾 (*Estigmene acrea* Drury) (Franz, 1971)。在

加拿大防治歐洲捍蝶 (*Thymelicus lineola* Ochs) (McNeil, *et al* 1977)。

(d)一年生作物　一年生作物如蔬菜，棉花，煙草等，常採輪作，收穫時病原隨植株遺棄，不能存留田園以壓抑下季作物之害蟲，其應用條件沒有前三類作物佳，但因無殘毒顧慮且不易產生抗性 (Devriendt & Martouret, 1970)，已爲農民接受用於防治小菜蛾及紋白蝶。但若同期作物中有對蘇力菌無感受性的害蟲發生時，得和其他病原或農藥併用才能奏效。亦可在作物生長前期噴用化學藥劑，後期再用蘇力菌來避免農藥殘毒問題。

(e)倉庫穀物　隨穀倉形式的不同，可將蘇力菌施於穀物表面或混拌其中，惟若將孢子混拌其中，而後未能經高溫處理將孢子殺死，則會引起谷糧腐敗。以定比例的孢子和伴胞體混合，會比單獨使用效果佳 (McGaughey, 1978)。如何去除那些蘇力菌孢子是應考慮的事項。

應 用 實 例

雖然在實驗室證實蘇力菌的寄主範圍相當廣，但實際上註册推廣的却不多。如本省只推薦在小菜蛾，白粉蝶和擬尺蠖；在美國只推薦於防治約20種作物上，22種害蟲而已 (表3) (Falcon, 1971)。推究其因與蘇力菌本身，作物的生理特性，害蟲的習性及棲所，噴藥的器具及評估藥效的方法都有關。蘇力菌施用時，可仿照化學藥劑單獨施用，作短期防治或與其他防治法併用。

1. 與天敵合用

蘇力菌通常不影響天敵的活動，但有時會使天敵罹病，或改變寄主生理狀況而不利天敵發育。這些問題都牽涉到將來田間實際應用的可行性。蘇力菌對捕食性天敵如胡蜂，*Polistes exclamans* (Güthrie, *et al* 1959)，錘角蝽，*Jalysus spinosus* (Say) (Dunbar & Johnson, 1975)；寄生性天敵如赤眼卵蜂，*Trichogramma cacoeciae* Marchal (Hassen & krieg, 1975)；姬蜂 *Pimpla instigator* F. 都無致病力 (Biache, 1975)。

本省 1972 年至 1974 年在農林廳植物保護科主持下，曾進行小菜蛾的綜合防治。在蔬菜生育初期施用25%拜裕松 (Bayrusil) 乳劑 800 倍防治二次，至蔬菜生長中期再加蘇力菌液劑 (Thuricide 90TS) 防治，10—15天後再釋放小繭蜂 *Apanteles plutella* kurd. 之繭，每公頃釋放爲2000—2500隻在成果顯著地區，小繭蜂之寄生率自24.07%升至51.26%，其次地區寄生率自0.8—18%增至20—30%，而每公頃可減少施藥二次 (邱瑞珍等人，1980)，此項計劃若能繼續施行，諒可達成綜合防治目標。

2. 與化學藥劑的合用

原先將蘇力菌與化學藥劑併用，是期望殺死同期出現而蘇力菌無法防治的害蟲。但後來發現蘇力菌商品可和許多殺蟲劑及殺菌劑混合，除了不失去活性外，並有協力效應 (Heimpel, 1967; Morris, 1977)。就殺蟲劑言，以 BT 和低劑量的有機磷劑如Fenitrothion，樂本松，殿殺松；合成除蟲菊 SB 1382，防治森林害蟲針葉捲葉蛾 (*Choristoneura fumiferana* Clem)，洋松毒蛾 (*Orgyia leucostigmata* Smith) (Morris, 1975a) 皆可提高防治效果。但也有效果不佳的情形，如 BT 和安殺番，Shell SD-4402 混合防治煙草害蟲 *Heliothis virescens* Fabr. 及 *Protoparce sexta* (Creighton *et al* 1961)。有時也會產生拮抗效應，可能是農藥本身對病原有害或病原能分解農藥 (Benz, 1971)，或是殺蟲劑先作用而阻止寄主昆蟲取食 (Morris, 1975a) 或是 Hormoligosis 效應*。故在施用前應先了解藥劑與蘇力菌之相互作用，感興趣的讀者可

---

* Hormoligosis：此爲一種拮抗作用，即有些非致死劑量的藥劑會使昆蟲棲群中的自然死亡率下降。

表3 蘇力菌在美國註册使用之防治對象

害蟲 中名	學名	作物
	I 蔬菜	
甘藍擬尺蠖	*Trichoplusia ni* (Hübner)	豆類、甘藍、硬花甘藍、花椰菜、芹菜、Collard、棉花、胡瓜、萵苣、芥藍、瓜、馬鈴薯、菠菜、煙草。
小菜蛾	*Plutella xylostella* (L.)	甘藍
白粉蝶	*Pieris rapae* (L.)	硬花甘藍、甘藍、花椰菜、Collard、芥藍
	II 煙草	
煙草行軍蟲	*Heliothis virescens* (Fabr.)	煙草
煙草天蛾	*Manduca sexta* (L.)	〃
番茄天蛾	*M. quinquemaculata* (Haworth)	〃
	III 果樹	
果樹捲葉蛾	*Archips argyrospilus* (Walker)	柑桔
鳳蝶	*Papilio cresphontes* Cramer	〃
葡萄捲葉蛾	*Desmia funeralis* Hübner	葡萄
	IV 森林、行道樹和觀賞花木	
加州橡樹蛾	*Phrygaenidia californica* Packard	
燈蛾	*Hyphantria cunea* Drury	
蘋果秋尺蠖	*Alsophila pometaria* (Harris)	
天幕毛蟲	*Malacosoma fragile*	
舞蛾	*Lymantria dispar* (L.)	
菩提樹尺蠖	*Erannis tiliaria* (Harris)	
鹽澤燈蛾	*Estigmene acrea* (Drury)	
蘋果春尺蠖	*Paleacrita vernata* (Peck)	
尺蠖	*Operophtera brumata* (L.)	
	V 其他	
苜蓿粉蝶	*Colias eurytheme* Bois	紫花苜蓿
朝鮮薊芽蛾	*Platytilla carduidactyle* (Riley)	朝鮮薊
棉鈴蟲	*Heliothis zea* Boddie	棉花
粟螟	*Ostrinia nubilalis* (Hübner)	甜玉米

參考 Morris (1977) 及Heimpel (1967) 所整理的文獻。添加劑中如硼酸 (Doane & Wallis, 1964)，Triton, B-1956, Polybutenes L-100 (Creighton, *et al* 1964) 都能增效，但 Lovo 192, Altox 的加用會影響蘇力菌的發芽能力和晶體的完整性 (Morris, 1975b)。有些展着劑反而會促進蘇力菌未成熟前的生長或發芽。又有些清潔劑會使晶體毒素失去活性，有些則將晶體分子結構打開，易受其他因素影響而失去活性，如 SDS (Sodium dodecyl sulphate)。故加用添加劑或其他藥劑時，應先做預備試驗，儘量避免有抑菌或殺菌的物質，以達到加用的原意。

3. 和微生物合用

在自然界中會發生數種病原同時感染同一寄主的情形，因而致病主因無法分出。又因致病期及致病力的不同，有些學者就試圖將蘇力菌和其他病原混合施用，如以 BT 和核多角體病毒防治紫花苜蓿粉蝶 (*Colias eurytheme* Bois) (krieg, 1971b)；BT 和核多角體病毒防治天幕毛蟲 (*Malacosoma fragile*) (Stelzer, 1965)；和白疆菌 (*Beauveria bassiana* Bals) 防治白粉蝶 *Pieris brassicae* L. (Krieg 1971b) 和顆粒體病毒防治 *P. rapae* L. (Jaques & Liang, 1978)；皆可得到較佳的效果。但此種合用也有可能使另一病原無法發揮其功用，如蘇力菌和顆粒體病毒混合防治小菜蛾 (嚴、蕭，1977) 此點在施用時應加考慮。

4. 其他應用方式的嘗試：

Jafri 發現以致死劑量或低於致死劑量的雷射線處理倉庫害蟲 *Tribolium confusum* Jacq. 和 *T. castaneum* Herbst 成蟲和猶蛾幼蟲，發現可增加其對BT的感受性 (Jafri, 1967; Jafri & Sabina, 1974)。Creighton 等氏曾以抗蟲的甘藍品種再施以低劑量的藥劑和 BT，可得到較佳的結果 (Creighton, *et al*1975)。

結　　語

由前人的研究，我們對蘇力菌的形態、生理及生化學特性有了粗淺的了解，也知其產生的 β- 外毒素及 δ- 內毒素的作用模式。蘇力菌具速效，專一性不甚高，對人畜及益蟲安全，又未發現會引起抗性及產生殘毒的現象。

目前蘇力菌已製成商品，可像化學藥劑一樣使用，寄主食入後，則因中腸失去功能而不再取食，可使作物損失減少。但蘇力菌之持效易受環境因子的影響。再者其價格仍高，並對某些昆蟲有專一性，可加用展着劑，化學藥劑或其他添加劑來加强效果；也可與抗性品種及天敵配合使用來達到綜合防治的目的，在蟲害管理上頗具應用潛力，值得重視。

引 用 文 獻

邱瑞珍、錢景泰、周樑鎰和陳炳輝，1980。十字花科蔬菜害蟲之生物防治。十字花科蔬菜害蟲研討會 4月17—18日，1980。臺灣植物保護中心 (印刷中)

嚴奉琰和蕭文鳳，1977。微生物病原與化學殺蟲藥劑混合使用對小菜蛾之效應 中華農學六十六年度聯合年會特刊。p. 114—128。

Angus, T. A. 1956a. The reaction of certain lepidopterous and hymenopterous larvae to *Bacillus sotto* toxin. Can. Entomol. 88 : 280—283.

— 1956b. Association of toxicity with protein crystalline inclusion of *B. sotto*. Can. J. Microbiol. 2 : 122—131.

— 1967. Comparative toxicity of the parasporal inclusions of three entomogenous bacteria. J. Invert. Pathol. 9 : 256—260.

Angus, T. A. and Lüthy, P. 1971. Formulation of microbial insecticides. In H. D. Burges and N. W. Hussey (eds.) "Microbial control of insect and mites". pp 623—638. Academic Press, London.

de Barjac, H., Burgerjon, A. and Bonnefoi, A. 1966. The production of heatstable toxin by nine serotypes of *B. thuringiensis*. J. Invert. Pathol. 8 : 537.

Beebee, T., Karner, A. and Bond, R. P. M. 1972. Differential inhibition of mammalian ribonucleic acid polymerases by an exotoxin from *Bacillus thuringiensis*: The direct observation of nucleoplasmic ribonucleic acid polymerase activity in intact nuclei. Biochem. J. 127 : 619—624.

Benz, G. 1971. Synergism of microorganisms and chemical insecticides. In H. D. Burges and N. W. Hussey (eds.). "Microbial control of insects and mites." pp327—355. Academic Press, London. 861pp.

Bond, R. P. M., Boyce, C. B. C., Rogoff, M. H. and Shieh, T. R. 1971 The thermostable exotoxin of *Bacillus thuringiensis*. Ibid. pp275—303.

Broersm, D. B. and Buxton, J. A. 1967. A comparative study of the action of six crystalliferous bacteria on the cabbage looper, *Trichoplusia ni*. J. Invert. Pathol. 9 : 58—69

Burgerjon, A. 1965. Par reduction de censommation au laboratoire de la minere. Entomophaga 10 : 21—26.

Burgerjon, A. and de Barjac, H. 1967. Another serotype (4:4a:4c) of *Bacillus thuringiensis* which produces thermostable toxin. (*Pieris brassica, Barathra brassica, Musca domestica, Drosophila melanogaster*) J. Invert. Pathol. 9 : 574—577.

Burgerjon, A., Biache, G. and Cals, P. 1969. Teratology of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* as provoked by larval administration of the thermostable toxin of *B. thuringiensis*. J. Invert. Pathol. 14 : 274—278.

Burgerjon, A. and Martouret, D. 1971. Determination and significance of the host spectrum of *B. thuringiensis*. In Burges, H. D. and N. W. Hussey (eds.). "Microbial control of insects and mites". pp 305—325. Academic Press, London.

Cantwell, G. E. and Franklin, B. A. 1966. Inactivation by irradiation of spores of *B. thuringiensis* var. *thuringiensis*. J. Invert. Pathol. 8 : 256—258.

Cantwell, G. E., Heimpel A. M. and Thompson, M. J. 1964. The production of an exotoxin by various crystal-forming bacteria related to *B. thuringiensis* var. *thuringiensis*. J. Insect Pathol. 6 : 466—488.

Cantwell. G.E.. Lehnert, T. and Fowler, J. 1972. Are biological insecticides harmful to the honeybee? Amer. Bee J. 112 : 255—258.

Cantwell, G.E., Knox, D.A. Lehnert, T. and Michael, A.S. 1966. Mortality of the honey bee, *Apis mellifera*, in colonies treated with certain biological insecticides. J. Invert. Pathol. 8 : 228—233.

Cooksey, K.E. 1968. Purification of a protein from *B. thuringiensis* toxic to larvae of Leipidoptera. Biochem. J. 106 : 445—454.

-- 1971. The protein crystal toxin of *B. thuringiensis*: Biochemistry and mode of action. In Burges, H.D. and N.W. Hussey (eds.). "Microbial control of insects and mites". pp247—274. Academic Press, London.

Cooksey, K.E., Donninger, C. Norris, J. R. and Shankland, D. 1969. Nerve-blocking effect of *B. thuringiensis* protein toxin. J. Invert. Pathol. 13 : 461—462.

Creighton, C. S., Cuthbert, F. R. Jr. and Reid, W. J. Jr. 1964. Evaluation of *B. thuringiensis* var. *thuringiensis* in control of caterpillars on cabbage. J. Insect Pathol. 6 : 102—110.

Creighton, C. S., Kinard, W. S. and Allen, N. 1961. Effectiveness of *B. thuringiensis* and several chemical insecticides for control of budworms and hornworms on tobaccoi. J. Econ. Entomol. 54 : 1112—1114.

Creighton, C.S., T. L. McFadden and M.L. Robbins. 1975. Complementary influence of host plant resistance on microbial-chemical control of cabbage caterpillars. Hort. Sci. 10 : 487—488.

Devriendt, M.D. and Martouret, D. 1970. Absence of resistance to *B. thuringiensis* in the Diamondback moth, *Plutella xylostella*. Entomophaga 21 : 189—199.

Doane, C.C. and Wallis, R.C. 1964. Enhancement of the action of *B. thuringiensis* on *Porthetria dispar* in laboratory tests. J. Insect Pathol. 6 : 423—429.

Dulmage, H.T. and Rhodes, R.A. 1971. Production of pathogens in artificial media. In Burges, H.D. and N.W. Hussey (eds.). "Microbial control of insects and mites". pp507—540. Academic Press, London.

Dunbar, J.P. and Johnson, A.W. 1975. *Bacillus thuringiensis*: Effects on the survival of a tobacco budworm parasitoid and predator in the laboratory. Environ. Entomol. 4 : 352—354.

Dunbar, D.M. and Kaya, H.K. 1972. *Bacillus thuringiensis*: Control of the Gypsy moth and Elm spanworm with three new commercial formulations. J. Econ. Entomol. 65 : 1119—1121.

Falcon, L.A. 1971. Use of bacteria for microbial control of insects. In Burges, H. D. and N.W. Hussey (eds.). "Microbial control of insects and mites". pp 67-95. Academic Press, London.

Farkas, J., Sebesta, K. Herska, K. Samek, Z. Delijs, L. and Serm, F. 1969. The structure of endotoxin of *B. thuringiensis* var. *gelechiae*. Collect. Czech. Chem.

Commun. 34 : 1118—1120.

Fast, P.G. 1974. *Bacillus thuringiensis*: Its history and mode of action. In "Developments in industry microbiology" Chap. 15, 195—198. Amer. Inst. Biol. Sci. Washiton, D.C.

Fast, P.G. and Angus, T.A. 1965. Effects of parasporal inclusions of *B. thuringiensis* var. *sotto* on the permeability of the gut wall of *Bombyx mori* larvae. J. Insect Pathol. 7 : 29—32.

Fast. P.G. and Donaghue, T.P. 1971. The δ-endotoxin of *B. thuringiensis*. II. On the mode of action. J Invert. Pathol. 18 : 135—138.

Fast, P.G. and Morrison, I.K. 1972 The δ-endotoxin of *B. thuringiensis*. IV. The effect of δ-endotoxin on ion regulation by midgut tissue of *Bombyx mori*. J. Invert. Pathol. 20 : 208—211.

Faust, R.M. 1973. The *Bacillus thuringiensis* β-exotoxin: Current status. Bull. Entomol. Society. Amer. 19 : 153—156.

— 1974. Bacterial Diseasee in "Insect Disease" (Cantwell, G.E. ed.) p87—183. Marcel Dekker INC. N.Y.

Faust, R.M. and Estes, Z.E. 1966. Silicon content of the parasporal crystal of several crystalliferous bacteria. J. Invert. Pathol. 8 : 141—146.

Forsberg, C.W., Henderson, M. Henry, E. and Roberts, J.R. 1976. *Bacillus thuringiensis*: Its effects on environmental quality. Nat. Res. Con. Canada. no. 15385 136pp.

Franz, J.M. 1971. Influence of environment and modern trends in crops management on microbial control. in H.D. Burges and N.W. Hussey (eds.). "Microbial control of insects and mites" pp. 407—444. Academic Press, London. 861pp.

Güthrie, F.E., Babb, R.L. and Bowery, T.G. 1959. Evaluation of canidate insecticides and insect pathogens for Tobacco Hornworm control. J. Econ. Entomol. 52:798—804.

Hanny, C.L. 1953. Crystalline inclusions in aerobic sporeforming bacteria. Nature 172 : 1004.

Hassan, S. and Krieg, A. 1975. *B. thuringiensis* preparations harmless to the parasite *Trichogramma cacoeciae* (Hymenoptera: Trichogrammtidae). Z. Pflanzenkr. Pflanschutz. 82 : 515—521. (RAE 64 : 1762)

Heimpel, A.M. 1955. The pH in the gut and blood of the Larch sawfly, *Peistiphora erichsonii*, and other insects with reference to the pathogenicity of *Bacillus cereus* Fr. and Fr. Can. J. Zool. 33 : 99—106.

— 1967. A critical review of *Bacillus thuringiensis* var. *thuringiensis* and other crystalliferous bacteria. Ann. Rev. Entomol. 12 : 287—322.

Heimpel, A.M. and Angus, T.A. 1959. The site of action of crystalliferous bacteria in Lepidoptera larvae. J. Insect Pathol. 1 : 152—170.

— 1960. Bacterial insecticides. Bacterial. Rev. 24(3) : 266—288.

Heimpel, A.M. and Harshbargen, J.C. 1965. Symposium on microbial insecticides V. Immunity in insects. Bacterial Rev. 29 : 397—405.

Holmes, K. C. and Monro, R. E. 1965. Studies on the structure of parasporal inclusions from *B. thuringiensis*. J. Molecular. Biology. 14 : 572—581.

Hoopinganer, R. M. and Matern, E. A. 1964. The toxicity and histopathology of *Bacillus thuringiensis* in *Galleria mellonella*. J. Insect Pathol. 6 : 26—30.

Ignoffo, C. M. 1962. The effects of temperature and humidity on mortality of larva of *Pectinophora gossy-piella* injected with *B. thuringiensis*. J. Insect Pathol. 4 : 63—71.

Ignoffo, C. M. and Graham, H. M. 1967. Laboratory and field cage tests with *Bacillus thuringiensis* against Pink-bollworm larvae. J. Invert. Pathol. 9 : 390—394.

Ignoffo, C. M. and Gregory, B. 1972. Effects of *Bacillus thuringiensis* β-exotoxin on larval maturation, adult longevity, fecundity, and egg viability in several species of Lepidoptera. Environ. Entomol. 1 : 269—272.

Jafri, R. H. 1967. Prospects of integrated microbial and radiation control of harmful insects. J. Invert. Pathol. 9 : 293—297.

Jafri, R. H. and Sabina, H. 1974. Development of *B. thuringiensis* in mellonella larva exposed to gamma radiation, J. Invert. Pathol. 23 : 76—84.

Jaques, R. P. and Laing, D. R. 1978. Efficacy of mixtures of *B. thuringiensis*, viruses and chlordimeform against insects on cabbage. Can. Entomol. 110 : 443—448.

Krieg, A. 1971a. Is the potential pathogenicity of bacilli for insects related to production of α-exotoxin? J. Invert. Pathol. 18 : 425—426.

— 1971b. Interactions between pathogens. In H. D. Burges and N. W. Hussey (eds). "Microbial control of insects and mites". Academic Press, London. 861pp.

— 1975. Photoprotection against inactivation of *B. thuringiensis* spores by ultraviolet rays. J. Invert. Pathol. 25 : 267—268.

Krieg, A., de Barjac, H. and Bonnefoi, A. 1968. A new serotype of *B. thuringiensis* isolated in Germany: *B. thuringiensis* var. *darmstadiensis*. J. Invert. Pathol. 10 : 428—430.

Kushner, D. J. and Harvey, G. T. 1962. Antibacterial substances in leaves: Their possible role in insect resistance to disease. J. Insect Pathol. 4 : 155—184.

Kushner, D. J. and Lisson, T. A. 1959. Alkali resistance in a strain of *B. cereus* pathogenic for the Larch sawfly *Pristiphore erichsonii*. J. General. Microbiol. 21 : 96—108.

Labaw, L. W. 1964. The structure of *B. thuringiensis* crystals. J. Ultrastruct. Res. 10 : 66—75.

Lecadet, M. and Martouret, D. 1965. The enzymatic hydrolysis of *B. thuringiensis* crystals and the liberation of toxic fractions of bacterial origin by the chyle of *P. brassicae*. J. Invert. Pathol. 7 : 105—108.

Louloudes, S. J. and Heimpel, A. M. 1969. Mode of action of *B. thuringiensis* toxic crystals in larvae of the silkworm, *B. mori*. J. Invert. Pathol. 14 : 375—380.

Makaymiuk, B. 1970. Occurrence and nature of antibacterial substance plants affecting *B. thuringiensis* and other entomogenous bacteria. J. Invert. Pathol. 15 : 356—371.

Martouret, D., Lhoste, J. and Roche, A. 1935. Action sur le mesenteron de *Pieris brassicae* de la toxine de L'inclusion parasporle de *B. thuringiensis*. Entomophaga 10 : 349—365.

McGaughey, Wm. H. 1978. Response of *Plodia interpunctella* and *Ephestia cautella* larvae to spores and parasporal crystals of *B. thuringiensis*. J. Econ. Entomol. 71 : 687—688.

Morel, G. 1974. Etude de laction de *B. thuringiensis* chez le scorpion, *Buthus occitanus*. Entomophaga 19 : 85—95.

McNeil, J. N., Smirnoff, W. A. and Letendre, M. 1977. *Bacillus thuringiensis* as a means of control for the European Skipper, *Thymelicus lineola* (Lepidoptera: Hesperiidae) Can. Entomol. 109 : 37—38.

Morris, O. N. 1972. Inhibitory effects of foliage extracts of some forest trees on commercial *Bacillus thuringiensis*. Can. Entomol. 104 : 1357—1361.

— 1975a. Susceptibility of the Spruce budworm, *C. fumiferana* and the White-marked tussock moth, *Orgyia leucostigmata* to *Bacillus thuringiensis* chemical insecticide combinations. J. Invert. Pathol. 26 : 193—198.

— 1975b. Effect of some chemical insecticides on the germination and replication of commercial *B. thuringiensis*. J. Invert. Pathol. 26 : 199—204.

— 1977. Comparativity of 27 chemical insecticides with *B. thuringiensis* var. *kurstaki*. Can. Entomol. 109 : 855—864.

Norris, J. R. 1964. The classification of *Bacillus thuringiensis*. J. Appl. Bacteriol. 27 : 439—447.

— 1971. The protein crystal toxin of *Bacillus thuringiensis*: Biosynthesis and physical structure. In Burges, H. D. & N. W. Hussey (eds.) "Microbial control of insects and mites". pp229—246. Academic Press, London-N. Y. 861pp.

Oatman, E. R. and Legner, E. F. 1964. Additional studies of the effect of *B. thuringiensis* on the Eye-spotted bud moth, *Spillnotia ocellana*. J. Econ. Entomol. 57 : 294.

Pendleton, I. R. 1969. Comparative toxicities of crystal serotypes of *Bacillus thuringiensis* for larvae of *Philisamia cynthia* var. *ricini*. J. Invert. Pathol. 13 : 423—428.

Pendleton, I. R. 1970. Sodium and potassium fluxes in *Philosamia ricini* during *Bacillus thuringiensis* protein crystal intoxication. J. Invert. Pathol. 16 : 313—314.

Pinnock, D. E., Brand, R. J. Jackson, K. L. and Milstead, J. E. 1975. Effect of three species on the coverage and field persistence of *B. thuringiensis* spores. J. Invert. Pathol. 25 : 209—214.

Ramakrishnan, N. 1968. Observations of the toxicity of *B. thuri[illegible]nsis* for the silkworm. *Bombyx mori*. J. Invert. Pathol. 10 : 449—450.

Raun, E. S., Sutter, G. R. and Revelo, M. A. 1966. Ecological factors affecting the pathogenicity of *B. thuringiensis* var. *thuringiensis* to the European corn borer and Fall armyworm. J. Invert. Pathol. 8 : 365—375.

Schmid, E. and Benz, G. 1969. Oral and pareneral toxicity of *B. thuringiensis* "Exotoxin" and its inactivation in larvae of *Galleria mellonella*. Experientia 25 :

96—98.

Sebesta, K. and Horska, K. 1968. Inhibition of DNA-dependent RNA polymerase by the exotoxin of *B. thuringensis* var. *gelechiae*. Biochem. Biophys. Acta. 169 : 281—282.

Sebesta, K., Horska, K. and Vankova. J. 1969. Inhibition of de novo RNA synthesis by the insecticidal exotoxin of *B. thuringiensis* var. *gelechiae*. Collect. Czech. Chem. Commun. 34 : 1786—1791.

Smirnoff, W. A. 1965. Inhibition of parasporal inclusion synthesis in crystalliferous spore forming bacteria of the "cereus" group by an aqueous extract of *Viburnum cassinoides* L. leaves. J. Invert. Pathol. 7 : 71—74.

— 1967a. Effect des substances volatiles emises par le feullage des plantes sur la survivance de 6 varietes du groupe *Bacillus cereus*. Phytoprotection 48 : 119—127.

— 1967b. Influence of temperature on the rate of development of six varieties of the *Bacillus cereus* group. In "Insect Pathology and Microbial Control" (P. A. van der Lann) pp. 125—130. North-Holland, Amsterdam.

— 1968. Effects of volatile substances released by foliage of various plants on the entomopathogenic *Bacillus cereus* group. J. Invert. Pathol. 11 : 513—515.

— 1972. Effect of volatile substances released by foliage of *Abies balsamea*. J. Invert. Pathol. 19 : 32—35.

Smirnoff, W. A. and Hutchison, P. M. 1965. Bacteriostatic and bacteriocidal effects of extracts of foliage from various plant species on *Bacillus thuringiensis* var. *thuringiensis*. B. J. Invert. Pathol. 7 : 273—280.

Somerville, H. J. 1972. Microbial toxin. Ann. N. Y. Acad. Sci. 217 : 93—108.

Somerville, H. J., Tanada, T. and Omi, E. 1970. Lethal effect of purified spore and crystalline endotoxin preparations of *B. thuringiensis* on several lepidopterous insects. J. Invert. Pathol. 16 : 241—248.

Stelzer, M. J. 1965. Susceptibility of the Great basin tent caterpillar, *Malacosoma fragile* to a nuclear polyhedrosis virus and *B. thuringiensis*. J. Insect Pathol. 7 : 122—125.

Sutter, G. R. and Raun, E. S. 1967. Histopathology of European corn borer larvae treated with *B. thuringiensis*. J. Invert. Pathol. 9 : 90—103.

Tanada, Y. 1953. Susceptibility of the Imported cabbage worm to *B. thuringiensis*. Proc. Hawaii Entomol. Soc. 15 : 159—166.

Watanabe, T., Tsutsui, R. Iwahana, H. and Abe, K. 1967. Chemistry of the toxic crystals produced by *B. thuringiensis*. In "Proc. Joint US-Japan Sem. on Microbial control of insect pests". pp21—23.

Wolfenbarger, D. A. 1965. Polyhedrosis-virus-surfactant and-insecticide combinations; and *B. thuringiensis*-surfactant combinations for Cabbage looper control. J. Insect Pathol. 7 : 33—38.

Wolfenbarger, D. A. Guerra, A. A. Dulmage, H. T. and Garcia, R. D. 1972. Properties of the β-exotoxin of *B. thuringiensis* IMC 10001 against the Tobacco budworm. J. Econ. Entomol. 65 : 1245—1248.

Yoder, P. E. and Nelson, E. L. 1960. Bacteriophage for *B. thuringiensis* and *B. anthracis* J. Insect Pathol. 2 : 198—200.

Young, I. E. and Fitz-James, P. C. 1959. Chemical and morphological studies of bacterial spore formation. II. Spore and parasporal protein formation in *B. cereus* var. *alesti*. J. Biophys. Biochem. Cytol. 6 : 483—498.

Yousten, A. A. 1973. Fffect of the *B. thuringiensis* δ-endotoxin on an insect predator which has consumed intoxicated Cabbage looper larvae. J. Invert. Pathol. 21 : 312—314.