

Insektspatogena svampar för biologisk bekämpning av bladlöss i stråsäd - möjligheter och hinder

Entomopathogenic fungi for biological control of cereal aphids - prospects and limitations

Jonas Törngren



Kandidatarbete 15 hp
Agronomprogrammet mark/växt
Uppsala 2013

Självständigt arbete/Examensarbete / SLU, Institutionen för ekologi 2013:16

Insektspatogena svampar för biologisk bekämpning av bladlöss i stråsäd - möjligheter och hinder

Entomopathogenic fungi for biological control of cereal aphids - prospects and limitations

Jonas Törngren

Handledare: Mattias Jonsson, Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för ekologi.

Bitr. handledare: Hanna Friberg, Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för skoglig mykologi och patologi.

Examinator: Richard Hopkins, Sveriges Lantbruksuniversitet, Institutionen för ekologi.

Omfattning: 15 hp

Nivå och fördjupning: G2E

Kurstitel: Självständigt arbete i biologi

Kurskod: EX0689

Program/utbildning: Agronomprogrammet mark/växt

Utgivningsort: Uppsala

Utgivningsår: 2013

Omslagsbild: Jonas Törngren

Serietitel: Självständigt arbete/Examensarbete / SLU, Institutionen för ekologi

Löpnummer: 2013:16

Elektronisk publicering: <http://stud.epsilon.slu.se>

Nyckelord: insektspatogena svampar, Entomophthorales, bevarande, biologisk bekämpning, bladlöss, stråsäd

Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Fakulteten för naturresurser och lantbruksvetenskap
Institutionen för ekologi

Sammanfattning

Att insektspatogena svampar har potential som biologisk bekämpning av bladlöss råder det ingen tvekan om. Försök runt om i världen visar på att svamparna, under rätt omständigheter, kan utveckla epizootier och slå ut stora delar av bladlössens populationer. Det stora problemet med dessa svampar är att då de naturligt infekterar och dödar bladluspopulationer kan skada på grödan redan ha skett. Den sena infektionen kan bero på flera faktorer. Svamparna behöver en hög luftfuktighet för sin sporulering och för att konidierna ska kunna gro.

Det finns kommersiella svamppreparat som används inom biologisk bekämpning av bladlöss. Dessa baseras på svampar inom ordningen Hypocreales som har ett generalistisk beteende i det avseende att flera typer av insekter attackeras. En annan möjlighet är att använda svampar ur ordningen Entomophthorales. En fördel med dem är deras värdspecifika egenskaper som gör att risken för att nyttoinsekter, såsom naturliga fiender och pollinatörer, dör minimeras.

Genom olika åtgärder kan levnadsmiljön optimeras på ett sådant sätt att den blir gynnsam för insektspatogena svampar. Kantzoner och ogräs är exempel på överlevnadsmiljöer för svamparna under perioder då bladlöss inte finns i grödan.

Många olika arter inom ordningen Entomophthorales har studerats världen över, några intensivare än andra. Med det uppkommande EU-direktivet (*Europaparlamentets och rådets direktiv 2009/128/EG, 2009*) som bland annat föreskriver en minskad användning av pesticider, finns det en möjlighet att ordningen Entomophthorales studeras noggrannare för utvecklingen av kommersiella produkter. Potentialen finns hos dessa arter för att kunna användas inom den biologiska bekämpningen men det krävs att en kostnadseffektiv produkt utvecklas som inte bara är intressant för ekologiska lantbrukare.

Abstract

Entomopathogenic fungi have potential to be used in biological control of aphids. During the right circumstances the fungi can develop epizootics and kill large proportions of aphid populations. One of the major disadvantages of these fungi is their late time of infection during the season. When an epizootic has developed the damage to the crop may already been done by the aphids. There are several possible reasons to this; one of them being that the fungi requires high humidity to sporulate, but also for the germination of its conidia.

There are commercial entomopathogenic products available for biological control of aphids. These are based on species from the order Hypocreales which consist of generalist fungi that target several different orders of insect species. The advantage of using fungi from the order Entomophthorales would be that they are very specific and target only one type on insect. This minimizes the risk of killing insects that are beneficial to the crop such as natural enemies and pollinators.

Different methods can be used to enhance the living environment of entomopathogenic fungi. Field margins and weeds are good examples of alternative environments where the fungi can survive during periods when aphids are not present in the crop.

A lot of different species within the order Entomophthorales have been studied, some more than others. One of the goals with the upcoming EU directive on sustainable use of pesticides is the minimized usage of pesticides. This is an opportunity for a commercial product to be developed if the order of Entomophthorales is studied more intensively. There is large potential for the fungi to be used in biological control but it will require that a cost effective product is developed that is attractive not only to organic farmers.

Innehållsförteckning

1. Introduktion	7
1.1 Bakgrund	7
1.2 Syfte.....	9
2. Bladlöss	10
2.1 Sädesbladlus, <i>S. avenae</i>	11
2.2 Havrebladlus, <i>R. padi</i>	12
3. Entomophthorales	13
4. Faktorer som påverkar Entomophthorales effektivitet.....	14
4.1 Miljöfaktorer	14
4.2 Spridning.....	14
5. Möjligheter och hinder för att uppföröka och tillsätta Entomophthorales i fält.....	16
5.1 Förvaring.....	16
5.2 Uppodling.....	16
5.3 Kombination med andra fiender	17
6. Möjligheter att optimera miljön till fördel för Entomophthorales - bevarande biologisk bekämpning	18
6.1 Bevattning	18
6.2 Optimera habitat	18
7. Diskussion.....	19
8. Slutsatser	21
8. Referenser	22

Ordlista

vektor - en organism kapabel att överföra en patogen.

epizooti - motsvarande epidemi för djur.

konidie - asexuellt producerad svampspor

rhizoid - en kort, tunn hyf med rotliknande växtsätt som växer mot substratet.

Arter

Arter som tas upp i arbetet:

Svampar

Entomophthorales

Pandora neoaphidis

Erynia neoaphidis

Neozygites fresenii

Entomophthora aphidis

Entomophthora thaxteriana (nuvarande *Conidiobolus obscurus*)

Entomophthora planchoniana

Conidiobolus sp.

Entomophthora thripidum

Batkoa sp.

Furia sp.

Neozygites floridana

Hypocreales

Metarhizium anisopliae var *acridum*

Beauveria bassiana

Insekter

Acyrtosiphon pisum, Ärtbladlus

Aphidius ervi, en parasitstekel. (Inget svenskt namn)

Aphis gossypii, Gurkbladlus

Coccinella septempunctata, Sjuprickig nyckelpiga

Microlophium carnosum, Stor nässebladlus

Myzus Persicae, Persikbladlus

Rhopalosiphum padi, Havrebladlus

Schistocerca gregaria, Ökengräshoppa

Sitobion avenae, Sädesbladlus

1. *Introduktion*

1.1 *Bakgrund*

År 2012 skördades enligt Jordbruksverket runt 5.000.000 ton stråsäd i Sverige (*Jordbruksverkets statistikdatabas*, 2013). Bladlöss är en viktig skadegörare i stråsäd som, genom att suga i sig assimilata, har potential att skada stora delar av skörden om ingen åtgärd genomförs. Bladlöss är inte bara viktiga skadegörare i stråsäd och andra grödor utan även en av de mest betydande virusvektorer och därför är kontrollen av bladlöss så viktig (Agrios, 2005). Det är svårt att förutse hur stora skador som kan orsakas då det är många faktorer som spelar in såsom väder och tidpunkt för angrepp. Havrebladlus, *Rhopalosiphum padi*, kan vid sen sådd ge problem i t.ex. vårkorn, *Hordeum Vulgare*, då angreppen ofta sker tidigt på växtsäsongen. Plantorna blir ofta mindre och tillväxten försämras (Wikteliuss, 1992). Sädesbladlusen, *Sitobion avenae*, angriper istället stråsäd senare på säsongen och då främst axet eller vippan vilket resulterar i en lägre tusenkornvikt (Larsson, 1993).

Biologisk bekämpning innebär att insekter, patogener och ogräs kontrolleras med hjälp av levande organismer. Det finns olika typer av biologisk bekämpning och vilken som används beror helt på vilken typ av skadegörare som ska bekämpas. Inom **klassisk biologisk bekämpning** använder man införandet av en exotisk naturlig fiende och denna förväntas sedan upprätta en population som kan kontrollera skadegöraren på lång sikt. Den **augmentativa bekämpningen** liknar den klassiska med skillnaden att den tillförda organismen inte förväntas kontrollera skadegöraren permanent och ofta måste appliceras flera gånger under en säsong (Eilenberg *et al.*, 2001). Detta är ofta fallet då det gäller insektspatogena svampar eftersom vädret oftast inte gynnar dessa över hela säsongen.

Bevarande biologisk bekämpning innebär istället att habitatet optimeras för de nyttoorganismer som kan tänkas angripa viktiga skadegörare. Här ingår åtgärder såsom att minimera användandet av pesticider och att förse de naturliga fienderna med övervintringsplatser nära fälten med grödor (Eilenberg *et al.*, 2001). Även dessa metoder är relevanta då det gäller insektspatogena svampar som både kan ta skada av fungicider men även kan gynnas av att deras levnadsmiljö optimeras (Pell *et al.*, 2010).

Bladlöss gör ekonomisk skada i grödor världen över och sprids effektivt inom fältet eller över större områden passivt via luftströmmar (Chen & Feng, 2004).

De flesta insektspatogena svamparna är zygomyceter och tillhör ordningen Entomophthorales, men exempel finns även inom ascomyceterna, ordning Hypocreales (Roy *et al.*, 2006). Enligt Gustafsson (1965) studerades i USA familjen Entomophthoraceae redan 1888 av Thaxter där 27 olika arter beskrevs. I Sverige beskrevs tre arter år 1899 av Lagerheim men det var inte förrän 1965 som en utförlig studie, i form av en avhandling (Gustafsson, 1965), gjordes av Gustafsson. Där beskrevs 24 olika arter av Entomophthora och ett försök att reda ut om svampar av samma art namngivits olika gjordes.

Den biologiska bekämpningen allt mer nödvändig då ett viktigt mål är att minska den kemiska användningen och istället överväga biologisk eller mekanisk bekämpning (*Europaparlamentets och rådets direktiv 2009/128/EG*, 2009). Det finns redan färdigutvecklade produkter där svamparna används för biologisk bekämpning av skadegörare, t.ex. BotaniGard®22WP som baseras på svampen *Beauveria bassiana*. Produkten är effektiv mot bl.a. olika bladlöss, trips och vivlar och används främst i grönsaker, frukt- och bärödling samt i prydnadsväxter (Grodén, 1999).

B. bassiana tillhör ordningen Hypocreales vars svampar generellt sett har en bred värdkrets. Entomophthorales är tvärtom väldigt artspecifika vad gäller värdar (Roy *et al.*, 2006).

Feng *et al.* (2004) visade i en studie att upp emot 37% av infångade bladlöss, både flygande och stationära, varit infekterade av olika arter insektspatogena svampar. Antalet infekterade bladlöss varierade från 17 % till 54 % beroende på bladlusart. Av dessa arter var de som angriper stråsäd, t.ex. *Sitona avenae*, infekterade till 33,9% (Feng *et al.*, 2004). Detta visar på potentialen som finns för att kunna använda dessa svampar i biologisk bekämpning av bladlöss om miljön kan optimeras till fördel för svamparna. Insektspatogena svampar har förmågan att infektera en bladlösspopulation under gynnsamma förhållanden där fuktighet verkar spela en stor roll. Under rätt omständigheter kan svamparnas infektionsförmåga utvecklas till epizootier (Feng *et al.*, 1992). Problemet är att denna utveckling ofta sker för sent för att hindra bladlössen från att skada grödan då förhållandena inte är optimala för svamparna. Skulle dock vädret, eller en åtgärd gjord av lantbrukaren, kunna bidra till en mer fördelaktig miljö för de insektspatogena svamparna kan bladlössens populationer hållas ned under en ekonomiskt kritisk tröskel (Feng *et al.*, 1992).

1.2 Syfte

Denna litteraturstudie undersöker vilka insektspatogena svampar som angriper bladlöss i stråsäd och har sin tyngdpunkt på svampar ur ordningen Entomophthorales.

Syftet var att undersöka vad som kan begränsa eller gynna effektivitet och spridning av svamparna samt möjligheter att optimera deras miljö, potentialen för uppförökning och tillsättning i fält. Studien ska även ge en översikt av vad som gjorts hitills men även var det krävs mer forskning.

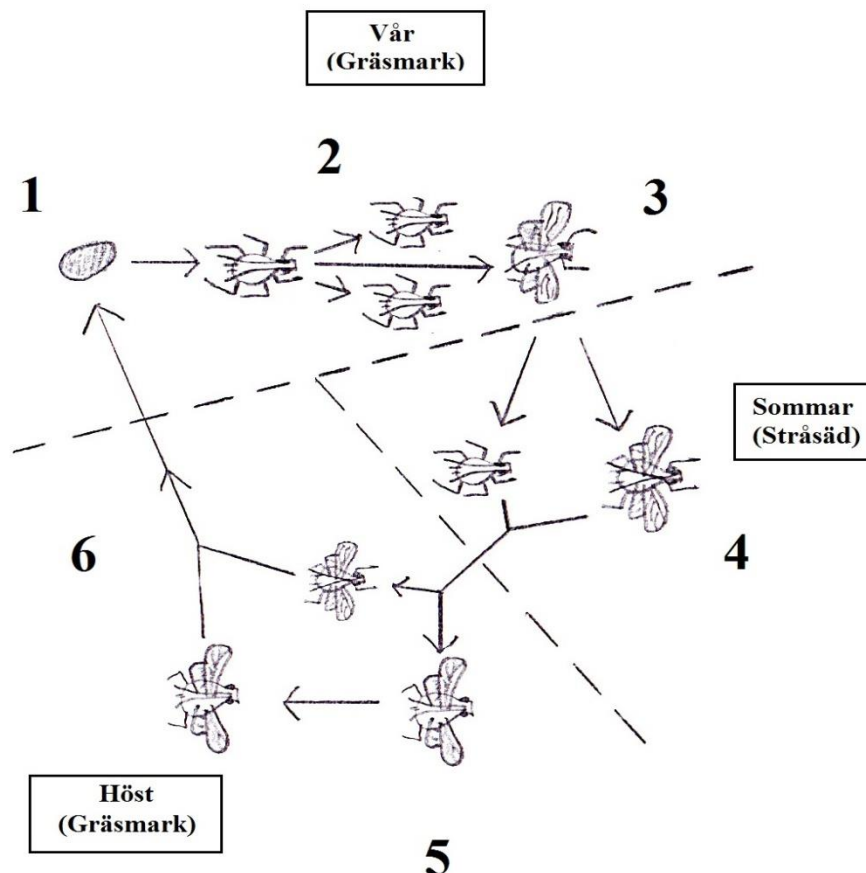
2. **Bladlöss**

Två viktiga skadegörare i stråsäd är sädesbladlusen, *Sitobion. avenae*, och havrebladlusen, *Rhopalosiphum padi*. Båda arterna förekommer i all stråsäd men angrepp av sädesbladlus är mindre vanligt på korn, *Hordeum vulgare*, och råg, *Secale cereale* (Larsson, 1993). Båda bladlusarterna är viktiga vektorer för överföring av rödsotvirus, Barley Yellow Dwarf Virus (Bencharki *et al.*, 2000). En bladlus som fått i sig viruset kan sprida det hela sin livstid. Havre, *Avena sativa*, är den mest utsatta grödan och viruset ger en rödfärgning på plantan. Vid tidiga angrepp kan vippan få problem att komma ur axet (Jordbruksverket, 2012a). Genom att suga i sig assimilierat försvagas den angripna plantan och viktiga skörde faktorer som t.ex. tusenkornvikt kan minska drastiskt (Larsson, 1993). Bladlöss kan reproducera sig otroligt fort genom sin asexuella reproduktion på sommaren. Det krävs alltså ingen fortplantning för att bladlössen ska öka i antal och ibland är den sexuella reproduktionen, som annars sker på hösten, helt utesluten (Larsson, 1993). Havrebladlusen kan producera upp till 50 nymfer inom loppet av sju dagar (Leather & Dixon, 1984) vilket visar på vilken otrolig reproduktionshastighet bladlössen kan åstadkomma under goda förhållanden.

Med allt mer stråsädesgrödor i växtföljden gynnas många bladlusarter, såsom sädesbladlusen (Larsson, 1993), medan havrebladlusen är mer oregelbunden i sina angreppsperioder men samtidigt har rapporterats på över 100 olika arter av gräs (Wikteliuss, 1992).

2.1 Sädesbladlus, *S. avenae*

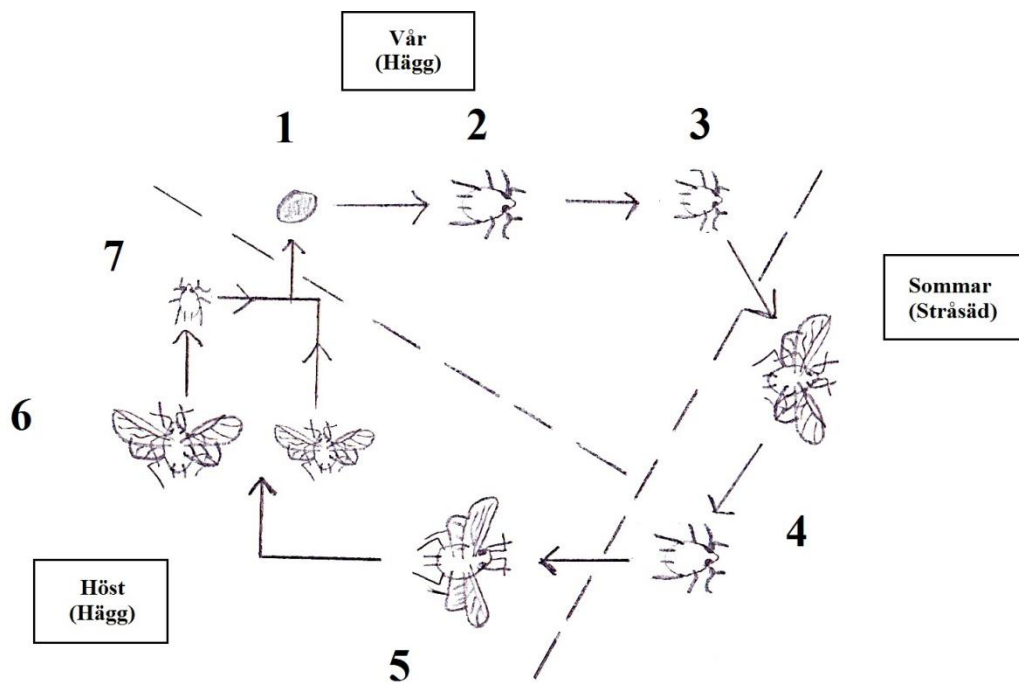
Sädesbladlusen, *S. avenae*, har alla sina stadier på olika typer av gräs. På sommaren sker förökningen asexuellt medan en sexuell förökning förekommer på hösten. Den asexuella förökningen innebär att stora mängder bladlöss kan bildas under en kort period. Beroende på hur många bladlöss som finns föds lössen antingen ovingade eller bevingade. Särskilt sädesbladlus, *S.avenae*, är särskilt känslig för en hög densitet av bladlöss. 50 - 95 % av nymfer utvecklar vingar redan vid en populationstäthet mellan 5 till 15 löss. (Larsson, 1993). En annan betydande faktor för populationstätheten är plantans kvalitet. Då näringshalten sjunker i värdplantan lämnar bladlössen denna i sökandet efter andra, näringsrikare plantor (Wiktelius, 1992). Sädesbladlusen angriper all stråsäd men är särskilt viktig i havre och vete. Angreppen sker relativt sent på säsongen och det är oftast axet eller vippan som angrips vilket gör att tusenkorviktens ofta blir lägre än normalt (Jordbruksverket, 2012c). Detta är dock endast den direkta skadan på växten och en sekundär skada uppstår då bladlössens ekskrementer hamnar på plantans blad. Denna så kallade honungsdagg innebär att plantan lättare drabbas av sotdaggssvampar men även att assimilationsytan minskar (Larsson, 1993).



Figur 1. Livscykel för sädesbladlus, *S. avenae*. (1) Övervintring i gräsmark och äggen kläcks på våren. (2) Stammödrar föder några generationer vinglösa bladlöss. (3) Vingade bladlöss föds och flyger till stråsäd. (4) Flera generationer bladlöss föds under sommartid. Ju fler bladlöss desto fler vingade föds. (5) Asexuella honor och sexuella hanar föds och dessa tar sig till gräsmarker. (6) Sexuella honor föds och dessa parar sig med hanarna. Därefter lägger de ägg i gräsmarkerna.

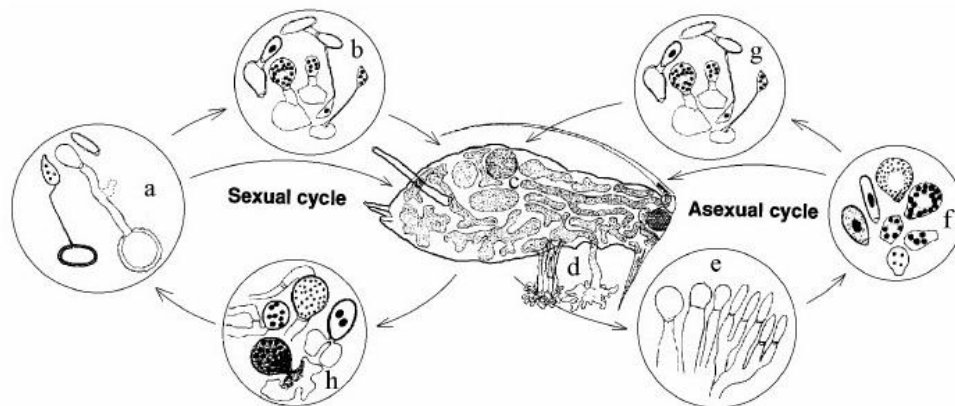
2.2 Havrebladlus, *R. padi*

Havrebladlusen, *R. padi*, är en värdväxlare som övervintrar på hägg, *P. padus*. På sommaren angriper lössen gräs och stråsäd men till skillnad från sädesbladlusen har havrebladlusen ofta färre generationer på stråsäd. Angreppen kan bli intensiva men något kortvarigare då en tät population ofta innebär bevingade bladlöss som sedan lämnar plantan och fältet (Wiktelius, 1992). Havrebladlusen angriper främst vårsäd och då betydligt tidigare än sädesbladlusen varför det är viktigt med tidig sådd för att ge plantan ett försprång. Eftersom angreppen oftast sker tidigt så finns inget ax att angripa och därför sker havrebladlusens angrepp istället långt ned på plantan (Jordbruksverket, 2012b). En stor del av lössen angriper plantan under markytan och syns därför inte om plantan inte dras upp (Wiktelius, 1992).



Figur 2. Livscykel för havrebladlus, *R. padi*. (1) Övervintring på hägg, *P. padus*, och äggen kläcks på våren. (2) Stammödrar föds. (3) En delvis vingad generation föds. (4) En vingad generation bildas som lämnar häggen och landar i stråsäd. Ungefär två generationer bildas i stråsäden, dvs händelseförloppet är hastigt. (5) Den andra generationen är vingad och lämnar stråsäden. (6) De vingade bladlössen, jungfrufödande honor och hanar söker sig till häggarna där sexuella honor föds. (7) Honorna parar sig med hanarna och lägger ägg på häggen.

3. Entomophthorales



Figur 3. Generell livscykel för Entomophthorales (Barta, 2004). (a) vilosporer bildar konidier. (b) sekundära konidier produceras om de primära konidierna landat på en icke-värd. (c) konidierna gro på värden. d) rhizoider håller kadavret på plats inför sporulering. e) den asexuella cykeln börjar med att konidioforer växer ut från kadavret och sedan producerar konidier. (f) konidier kan infektera värd eller producera sekundära konidier (g) om fel värd träffas på. (h) vilosporer kan bildas i kadavret och är för många arter en viktig funktion för överlevnad under ogynnsamma perioder.

Figur 3 visar en generell livscykel för svampar inom ordningen Entomophthorales. Många skillnader finns dock mellan olika arter.

Då konidierna landar på rätt värd gro de och penetrerar sedan insekten. Om konidierna landar på fel värd kan sekundära konidier bildas och spridas vidare (Leite *et al.*, 2005) Skulle även dessa landa på en icke-värd bildas tertiära konidier. Teoretiskt sett kan detta fortgå till dess att rätt värd hittas men begränsas av svampens tillgång på resurser (Barta, 2004). Det kan ta mellan 60 och 96 timmar för bladlusen att dö efter infektion. 48 timmar efter att bladlusen dött kan hyfer inifrån kadavret penetrera insekten och börja bilda konidioforer som sedan kan producera konidier. I samband med bladlusens död bildas även rhizoider som fäster kadavret vid växten innan sporulering initieras (Barta, 2004).



Bild 1. *Pandora neoaphidis* på en bladlus, *Myzus persicae* (Raschka, 2007)

4. Faktorer som påverkar *Entomophthorales* effektivitet

4.1 Miljöfaktorer

Att svampar inom ordningen *Entomophthorales* kräver vatten för sin sporulering har påpekats och undersökts vid flera tillfällen (Wilding, 1969; Hemmati *et al.*, 2001). Dessutom tyder många resultat på att sporuleringen ökar i samband med ökad luftfuktighet. I ett försök sporulerade svamparna *Entomophthora aphidis* och *Entomophthora thaxteriana*, nuvarande namn *Conidiobolus obscurus*, inte förrän vid en luftfuktighet på 90 % och uppåt. Indikationer finns även på att sporuleringen är som effektivast då det finns tillgång till flytande vatten (Wilding, 1969). Studier av konidiekoncentrationen ovanför två stråsådesfält under två års tid visade på att sporuleringen hos svampen *Erynia neoaphidis* ökade under vissa tider på dygnet. Koncentrationen av konidier i luften var lägst på dagen och tilltog fram emot eftermiddag och tidig kväll då temperaturen sjönk och luftfuktigheten ökade. Den största produktionen av konidier skedde då luftfuktigheten var minst 80 % och temperaturen som högst 18°C. Dagar med högre temperaturer och lägre luftfuktighet resulterade i lägre koncentrationer (Hemmati *et al.*, 2001).

Det finns även indikationer på att infektionsförmågan till stor del påverkas av temperatur. I försök har det visat sig att *Pandora neoaphidis* hade en högre grad av infektion vid en högre, konstant temperatur än vid lägre, växlande temperatur (Feng *et al.*, 1999). Samtidigt kan *P. neoaphidis* överleva längre i marken då temperaturen är lägre, upp emot 64 dagar vid 5°C (Nielsen *et al.*, 2003). Dessa förhållanden kan uppnås i Skåne där den kallaste månaden, februari, har en medeltemperatur på 0,0°C (SMHI, 2009). *P. neoaphidis* kan även bilda vilosporer med sina typiska, tjocka cellväggar. Dessa hittades i Argentina där vintertemperaturen oftast inte är lägre än 3°C (Scorsetti *et al.*, 2012). Dessa vilosporer är inte aktuella i Sverige då temperaturen sjunker under 3 °C i alla delar av landet under vinterhalvåret (SMHI, 2009).

4.2 Spridning

Nyckelpigor kan agera som vektorer åt *E. neoaphidis* för att infektera mottagliga bladlöss. I försök inokulerades bladlöss som befann sig på samma planta som kontaminerade sjuprickiga nyckelpigor, *Coccinella septempunctata*. Även bladlöss som besökte en planta där nyckelpigorna letat föda vid ett tidigare tillfälle infekterades (Pell *et al.*, 1997). Det är oklart om primära konidier lossnat från nyckelpigans kropp och infekterat bladlössen eller om sekundära konidier bildats från konidier som fortfarande suttit fast på nyckelpigorn. Något som måste tas i beaktande är det faktum att detta skett in vitro och inte ute i naturen där förhållandena är varierande. I försöket bidrog vektorerna med en ökad infektionsförmåga på ca 10 % vilket inte är någon överväldigande siffra men som kan vara tillräckligt för att påbörja en epizooti. En intressant överraskning i försöket var att några bladlöss blev infekterade av en annan svamp, *Conidiobolus sp.*, som inte var med i experimentet. Detta visar att insektspatogena

svampar finns naturligt i jord och på växtdelar och kan infektera insekter vid optimala förhållanden, såsom de vid försöket (Pell et al., 1997). Andra liknande studier som gjorts visar att infektionsförmågan hos *P. neoaphidis* kan vara så stor som 30 % beroende på vilken typ av bladlus och gröda det gäller (Ekesi et al., 2005).

Under optimala förhållanden kan bladlöss dö i mykos inom loppet av fem dagar, 80% av dem inom tre dagar (Feng et al., 2004). Det behöver dock inte ta fem dagar för bladlusen att dö. 24 timmar efter infektion av *P. neoaphidis* kan bladlusen röra sig precis som vanligt men efter 36 timmar börjar lusen röra sig långsamt och blir snart helt orörlig (Barta, 2004). Även andra insekter har visat liknande symptom vid infektion av en insektspatogen svamp. I Sahara genomfördes ett projekt där ökengräshoppan, *Schistocerca gregaria*, skulle kontrolleras med svampen *Metarhizium anisopliae* var *acridum*. Svampen var effektiv och gräshopporna minskade snabbt i populationsstorlek men få kadaver hittades. Detta visade sig bero på att infekterade gräshoppor blev sjuka och deras förmåga att röra sig minskade i takt med ökad infektion. Predatorer som fåglar, ödlor och myror kunde då lättare komma åt gräshopporna som var enkla byten (Moore, 2008).

Det har visats vid flera tillfällen att infekterade bladlöss rör sig till en högre position på plantan precis innan de dör (Roy et al., 2002, 2006). Detta kan bero på att svampen påverkar lusens nervsystem och på så vis får den att röra sig uppåt där sporuleringen blir effektivare då lusen dör. Alternativt kan lusen flytta på sig för att komma så långt bort som möjligt från andra bladlöss (Roy et al., 2006). Det handlar i dessa fall om byte av växt för att undvika värdväxten. Det är svårt att avgöra vilken av organismerna som gynnas mest av att bladlössen förflyttar sig vid infektion men flera exempel finns på insekter som rör sig ifrån sitt naturliga habitat då de attackerats av en svamp eller parasitoid, så kallat adaptivt självmord (Jensen et al., 2001).

Många generationer i bladlusens livscykel är bevingade, t.ex. är havrebladlusen det då den flyger från sin övervintringsplats hägg men även då populationsdensiteter blir för höga kan nya bladlöss födas bevingade. Även då förflyttning till andra gräsmarker sker på sensommaren kan insektspatogena svampar spridas med lössen då de förflyttar sig (Östman et al., 2001). I ett försök 2004 undersöktes flygförmågan hos sädesbladlusen, *S. avenae* efter att den infekterats med *P. neoaphidis* (Chen & Feng, 2004). Överlevnadsförmåga, möjlighet till kolonisering och sannolikhet att överföras till avkomma studerades. I medeltal överlevde bladlössen i 2.9 dagar efter infektion och lämnade efter sig 4.6 nymfer. Då moderbladlusen dog av mykosen kunde infektionen spridas till nymferna och infektionsförmågan uppmättes till 16.8%. I ett liknande försök samma år hade 97.5% av de infekterade, flygande bladlössen dött efter fem dagar, de flesta redan efter tre dagars tid (Feng et al., 2004). Redan två dagar efter att bladlössen dött förekom sekundär infektion hos mellan 28.0% och 44.0% av nymferna i de olika kolonierna. Även den tertiära infektionen var hög, 7.4% till 20.0%, och ägde rum runt 2-3 dagar efter den sekundära infektionen. Även här undersöktes *S. avenae* och *P. neoaphidis*.

5. Möjligheter och hinder för att uppföröka och tillsätta *Entomophthorales* i fält

5.1 Förvaring

Vingaard et al. (2003) lyckades förvara torkade, nedfrusna kadaver av bladlusen *Aphis gossypii* infekterade med *Neozygites fresenii* i allt ifrån 1 månad upp till 68 månader. Dessa förvarades i -14°C för att sedan utsättas för 100 % luftfuktighet och 25 ± 1°C då förvaringen skulle avbrytas och sporulering initieras. Ingen märkbar skillnad verkade finnas vad gäller sporulering och antal konidier mellan de olika förvaringsperioderna. Den variation som ändå påvisades i för dessa parametrar berodde troligen på skillnader i teknikernas skicklighet. Det krävs stor skicklighet då infekterade bladlöss ska väljas ut från de friska eftersom skillnaden i utseende är väldigt diskret med en liten skillnad i färg och en viss svullenhet hos de infekterade lössen. Groning av konidier och framför allt infektionsförmåga verkar dock skilja sig beroende på hur länge svampen förvarats. Med undantag för en av förvaringsperioderna, där orsaken var okänd, tycks förmågan till infektion avta i takt med förvaringsperioden då svamp förvarad i en månad hade en infektionsprocent på 68.1 % medan denna vid 68 månader endast var 16.7 %. Däremot var infektionsförmågan minst 35.5 % för alla förvaringsperioder förutom den längsta på 68 månader (Vingaard et al., 2003).

5.2 Uppodling

Det finns flera exempel på uppodling av olika insektspatogena svampar såsom t.ex. *Entomophthora planchoniana* (Freimoser et al., 2001), *Entomophthora thripidum* (Freimoser et al., 2000) *E. neoaphidis* (Shah et al., 1998), *Batkoa* sp., *Furia* sp. och *Neozygites floridana* (Leite et al., 2005). Kostnaden för ett medium att odla svampar i kan vara en begränsande faktor då nya arter ska uppodlas. Tre olika insektspatogena svamparter, patogener på spottstritar och kvalster, prövades i ett medium bestående av bl.a. jästextrakt, nötköttsextrakt och skummad mjölk. Kombinationen av dessa tre gav den högsta produktionen av *Furia* sp. medan en kombination av jästextrakt och skummad mjölk gav näst högst produktion men istället var billigare och på så vis mer lämplig för massframställning. Detta medium ska alltså vara både effektivt och billigt (Leite et al., 2005). Även Latgé et al. (1977) hävdar att billiga medium går att framställa för massproduktion av *Entomophthorales*-svampar. Dessutom kan proteaser och andra enzym som svamparna bildar vara värdefulla biprodukter som t.ex. kan användas inom någon annan industri (Latgé et al., 1977).

5.3 Kombination med andra fiender

Roy et al. (1998) studerade larver av nyckelpigan *C. septempunctata* och dess ätmönster på ärtbladlus, *Acyrtosiphon pisum*, infekterad med *E. neoaphidis*. Utsvultna larver i fjärde stadiet, spenderade större tid letande efter en annan födokälla då de gavs sporulerande bladlöss. De utsvultna larverna åt längre på sporulerande bladlöss än vad de icke utsvultna gjorde som istället spenderade längre tid åt att leta efter annan mat eller åt vila (Roy et al., 1998). Hela bladlusen konsumerades aldrig då den sporulerade och om alternativ gavs i form av friska bladlöss åts istället hela de friska bladlössen upp. Om infekterade bladlöss skadades tidigt under infektionsperioden sporulerade inte dessa då *E. neoaphidis* inte kunde fullfölja sin livscykel. Om bladlössen däremot skadades i ett sent skede av infektionen, efter ca tre dagar, kunde sporulering fortfarande ske. *E. neoaphidis* kräver ett levande värdjur för att kunna fullfölja sin livscykel. Om insekten dör för tidigt på grund av andra predatorer uteblir konidiebildningen. Möjligheten finns även att bakterier kan konkurrera om den döende insekten då den skadats. I försöket konstaterades även att närvaron av nyckelpigor bidrog till en ökad spridning av *E. neoaphidis* till friska bladlöss (Roy et al., 1998).

Insektspatogena svampar är inte den enda typen av biologisk bekämpning mot bladlöss utan även predatorer och parasitoider håller nere bladluspopulationerna. En kombination av svampar och parasitoider skulle potentiellt kunna öka den biologiska bekämpningen ytterligare. Dessa två fiender i kombination med en vetesort som är delvis bladlusresistent gav dock ingen ytterligare minskning av bladlöss i försök av Fuentes-Contreras och Niiedermeyer (2000).

6. Möjligheter att optimera miljön till fördel för *Entomophthorales* - bevarande biologisk bekämpning

6.1 Bevattning

Eftersom en ökad luftfuktighet ökar insektspatogena svampars effektivitet (Wilding, 1969) borde bevattning kunna bidra till att gynna svamparnas infektionsförmåga, sporulering och spridning. Bevattning kan öka infektionsförmågan kraftigt hos *E. neoaphidis* om vatten tillförs tre gånger i veckan. Detta undersöktes i en studie gjord på spenat där vattnet tillfördes ovanifrån. En kontinuerlig tillförsel av vatten kan bidra med upp emot dubbelt så stor infektion som utan bevattning då systemet även medför uppfuktning av blad. Dock tycks bevattningen endast ge effekt under en viss tidsperiod. Efter omkring 40 dagar ger det extra vattnet inte någon ökad effekt (McLeod, 1999).

6.2 Optimera habitat

För att en insektspatogen svamp som redan finns naturligt ska kunna bidra till en förstärkt biologisk bekämpning i en närliggande gröda är enligt Ekesi et al. (2005) tre faktorer viktiga: Det grundläggande är att bladlössen överhuvudtaget är mottagliga för infektion av insektspatogena svampar. Utöver detta måste även svampen kunna sprida sitt inokulum effektivt in i fältet med grödan och för att kunna påbörja infektion. Slutligen är tillgången på föda, dvs bladlöss, viktigt för att svampen ska kunna fortsätta infektera under hela växtsäsongen (Ekesi et al., 2005). I en studie av bladlöss och olika insektspatogena svampar hävdar Van veen et al. (2008) att bladlusen *Microlophium carnosum*, som lever på brännässla, kan utgöra en viktig reservoar för *P. neoaphidis* och att förekomst av denna bladlus kan öka svampens förmåga att spridas till andra bladlusarter (Van Veen et al., 2008). *M. carnosum* är dock monofag och bör inte kunna bidra med spridning av smitta till närliggande grödor (Barta & Cagáñ, 2003). Shah et al. (2004) menar att bladlöss kan innebära en potentiell tillflyktsort för *P. neoaphidis* då de rör sig från grödan till sina övervintringsplatser. Dessa platser kan vara både ogräs i fält men även kantzoner och liknande (Shah et al., 2004). Trots att *P. neoaphidis* sprider sig passivt via luften kan den röra sig mellan gröda och kantzon minst lika effektivt som parasitstekeln *Aphidius ervi*. Även om den optimala växtsammansättningen kan skilja sig åt mellan svamp och parasitoid finns potential för att förstärka den biologiska bekämpningen genom att upprätthålla kantzoner (Baverstock et al., 2012).

Ogräs kan bidra till ett ökat antal infekterade bladlöss i fält. En orsak till detta kan vara att ogräset bidrar till en högre luftfuktighet och på så vis gynnar svampens utbredning. En annan tänkbar anledning är att ogräset fungerar som en brygga till grödan då infekterade bladlöss på ogräset lättare kan spridas till bladlöss på grödan än om de befann sig utanför fältet kombination av dessa två faktorer är troligast (Powell et al., 1986a).

7. *Diskussion*

Insektspatogena svampar kräver en hög luftfuktighet för att kunna sporulera (Wilding, 1969; Hemmati *et al.*, 2001). På grund av detta skulle det vara motiverat att försöka höja luftfuktigheten i fält för att främja dessa svampar i biologisk kontroll genom t.ex. bevattning (McLeod, 1999) eller en ökad mängd ogräs i grödan (Powell *et al.*, 1986b). Problemet med en förhöjd luftfuktighet i fält är att insektspatogena svampar inte är de enda organismer som gynnas. Mjöldagg, bladmögel, olika bladfläcksjukor och diverse rostsjukdomar orsakas alla av svamp som främjas vid en ökad luftfuktighet (Agrios, 2005). Vidare är bevattning inget som normalt sker i stråsädesgrödor och det är därför svårt att motivera bevattning i dessa för att försöka höja luftfuktigheten i grödan. En luftfuktighet upp emot 90 % är inte ovanligt i Sverige men det är i kombination med en hög och jämn temperatur detta måste ske för att åstadkomma optimala förhållanden många insektspatogena svampar.

En annan åtgärd är att försöka begränsa eller anpassa appliceringen av fungicider. Svårigheten i att mäta hur fungicider påverkar insektspatogena svampar ligger i att appliceringen i experimenten, som oftast inte är fältförsök, ska vara så lik verkligheten som möjligt. Både Yendol (1968) och Wilding och Brobyn (1980) använde sig av metoder där antingen svampen eller bladlusen helt säkert kommit i kontakt med preparatet. Används en spray vid applicering ovanpå bladen är det inte helt säkert att varken bladlus eller svamp kommer i kontakt med preparatet eftersom dessa oftast befinner sig på bladundersidan. Detta problem är dock kanske inte ett lika stort problem i stråsäd där en tydlig undersida inte finns på samma vis som hos åkerböna, *Vicia faba*, som var grödan i försöket. Vidare är faktorer som vind och regn svåra att ta med i försök även om dessa kan ha stor påverkan på appliceringen om fungiciden t.ex. skulle avdunsta (Wilding & Brobyn, 1980). Eftersom alla slags pesticider hela tiden utvärderas, regleras och ibland förbjuds kan det vara motiverat att ofta uppdatera försök där de senaste preparaten undersöks i deras toxicitet gentemot insektspatogena svampar.

En stor fördel med Entomophthorales, jämfört med t.ex. Hypocreales, som biologisk bekämpning är deras icke-generalistiska beteende (Roy *et al.*, 2006). Eftersom arterna är väldigt specifika är det lättare att bekämpa rätt insekt i grödan. Risken för att nyttodjur dör, såsom pollinerare och andra naturliga fiender, blir mindre. Att insektspatogena svampar och naturliga fiender kompletterar varandra inom den biologiska bekämpningen av bladlöss har visats vid flera tillfällen (Pell *et al.*, 1997; Roy *et al.*, 1998). Nyckelpigor bidrar inte bara passivt till spridningen av svamparna utan lämnar oftast även infekterade kadaver av bladlöss i fred så att dessa kan sporulera. Dessa interaktioner mellan olika naturliga fiender till bladlöss innebär att det blir ännu viktigare att biologiska preparat är specifika.

Att infekterade bladlöss rör sig högre upp på plantor innan de dör är ett intressant fenomen som visar på hur avancerade interaktioner som sker mellan Entomophthorales-svampar och deras värdinsekter. Att bladlössen tycks kunna uppfatta infektionen och röra sig bort från sina artfränder för att förhindra ytterligare spridning är även det en intressant faktor som bör undersökas noggrannare.

Vad gäller Entomophthorales är det tydligt att majoriteten av litteraturen beskriver andra odlingsystem än stråsäd där fokus ligger på grödor som ärt och åkerböna och skadegörare som ärtbladlusen, *A. pisum*. *Pisum sativum*, och åkerböna, *V. faba*, skiljer sig från stråsäd på många vis. Att dessa två grödor studerats mest behöver dock nödvändigtvis inte betyda att det skulle vara svårare att etablera en insektspatogen svamp i ett stråsädesfält än i t.ex. ett ärtfält. Förvisso har både ärt och åkerböna stor potential för att kunna bidra med en hög luftfuktighet i fältet enbart med avseende på plantans utseende. Fler och större blad än hos stråsäden samt klängen (ärt) bidrar till ett tätt bestånd där fukt lätt kan behållas i beståndet, något som skulle gynna alla slags svamparter, inte bara de insektspatogena. Orsaken till att just dessa grödor studerats mer än stråsäd skulle kunna vara att de är populära grödor inom ekologisk odling där de båda odlas för sin kvävefixerande förmåga. Inom det ekologiska jordbruket är alternativ till pesticider nödvändigt och detta skulle kunna vara en tänkbar förklaring till varför just dessa grödor studerats mest frekvent. Det skulle även kunna förklaras av att ärtbladlusen, *A. pisum*, verkar vara mer mottaglig för infektion än t.ex. havrebladlusen, *R. padi* (Shah *et al.*, 2004).

Eftersom kemisk bekämpning ofta är effektiv och ger ett snabbt resultat är kanske biologisk bekämpning inte ett alternativ för många lantbrukare. Exemplet Entomophthorales ställer vissa krav på väder och levnadsmiljö såsom en hög luftfuktighet i fältet och dess effekt är inte lika omedelbar som kemisk bekämpning. Möjlighet finns att producera svamparna i industriell skala då t.ex. billiga medium har utvecklats, avsedda för massproduktion (Latgé *et al.*, 1977; Leite *et al.*, 2005). Exempel finns även på förvaring av infekterade kadaver där infektionsförmågan upprätthålls under en relativt lång period. Det som i slutändan tycks saknas är ett större behov av bekämpningsmedel av den här typen. Med det nya EU-direktivet (*Europaparlamentets och rådets direktiv 2009/128/EG*, 2009) finns dock en chans att nya biologiska bekämpningsmedel utvecklas. Kan en produkt tas fram som är både billig att tillverka och intressant, inte bara för ekologiska lantbrukare, finns det potential för Entomophthorales i framtiden.

8. Slutsatser

Optimala förhållanden är svåra att uppnå i Sverige. Många av de insektspatogena svamparna kräver en hög luftfuktighet, eller flytande vatten, med en stadig och hög temperatur för sin infektionsförmåga och sporulering. Delar av Sverige har visserligen perioder då dessa krav uppfylls men det är mindre vanligt än på många andra platser i världen där användningen av dessa svampar antagligen skulle vara mer fördelaktigt.

Stråsäd innefattar grödor som normalt sett inte bevattnas. Att försöka höja luftfuktigheten i ett stråsädesfält genom att bevattna grödan är därför inget som kan ses som ett alternativ. Andra grödor, t.ex. potatis, som oftare bevattnas skulle kunna vara aktuella för denna metod.

Då optimala förhållanden uppnås för insektspatogena svampar uppnås de även för många andra svampar som är växtskadegörare. Medvetenhet om detta måste finnas om ett beslut tas för att försöka optimera habitatet för Entomophthorales.

Entomophthorales är arter med stor potential. Den icke-generalistiska karaktären hos svamparna gör dessa till konkurrenter för nuvarande biologiska bekämpningsmedel som ofta dödar fler arter än endast växtskadegöraren.

Entomophthorales är inte optimalt anpassade för klimatet och vädret i Sverige. Det är möjligt att det, med rätt metoder, går att få fram en fungerande lösning för att kunna använda sig av dessa arter i den biologiska bekämpningen. Dock är det nog lämpligare att använda sig av dessa svampar på platser med ett gynnsammare klimat.

För att ytterligare ta reda på hur stor potential Entomophthorales har i stråsäd bör fler försök utföras i just stråsäd och kanske då främst på fältnivå och inte i ett laboratorium. Svamparterna *P. neoaphidis*, *E. neoaphidis*, och *N. fresenii*, har visat sig effektiva mot bladlöss och har stor potential för vidare forskning. *R. padi* och *S. avenae* är två bladlusarter som inte undersökts lika mycket som t.ex. *A. pisum* och det är möjligt att det fortfarande finns mycket att upptäcka inom dessa arter som kan vara avgörande för den fortsatta forskningen om Entomophthorales i stråsäd. Slutligen, eftersom tillsättandet av ett eventuellt preparat är svårt då många faktorer spelar in bör kanske större fokus läggas på den bevarande biologiska bekämpningen. Att närmare undersöka hur kantzoner och ogräs bidrar till en förbättrad miljö för Entomophthorales i stråsäd borde kanske prioriteras framför tillverkningen av ett preparat. Detta eftersom det är billigare och kanske lättare att genomföra praktiskt.

8. Referenser

- Agrios, G. N. (2005). *Plant pathology [...] XD-US*. Amsterdam [u.a.: Elsevier Academic Press. ISBN 0120445654 9780120445653.
- Barta, M. (2004). *Fungi of the order Entomophthorales infecting aphids in Slovakia*. Diss. Nitra: Slovak University of Agriculture in Nitra.
- Barta, M. & Cagáň, L. (2003). Entomophthoralean fungi associated with the common nettle aphid (*Microlophium carnosum* Buckton) and the potential role of nettle patches as reservoirs for the pathogens in landscape. *Anzeiger für Schädlingskunde* 76(1), 6–13.
- Baverstock, J., Torrance, M. T., Clark, S. J. & Pell, J. K. (2012). Mesocosm experiments to assess the transmission of *Pandora neoaphidis* within simple and mixed field margins and over the crop-margin interface. *Journal of Invertebrate Pathology* 110(1), 102–107.
- Bencharki, B., Yamani, M. E. & Zaoui, D. (2000). Assessment of Transmission Ability of Barley Yellow Dwarf Virus-PAV Isolates by Different Populations of *Rhopalosiphum padi* and *Sitobion avenae*. *European Journal of Plant Pathology* 106(5), 455–464.
- Chen, C. & Feng, M.-G. (2004). *Sitobion avenae* alatae infected by *Pandora neoaphidis*: their flight ability, post-flight colonization, and mycosis transmission to progeny colonies. *Journal of Invertebrate Pathology* 86(3), 117–123.
- Eilenberg, J., Hajek, A. & Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl* 46(4), 387–400.
- Ekesi, S., Shah, P. A., Clark, S. J. & Pell, J. K. (2005). Conservation biological control with the fungal pathogen *Pandora neoaphidis*: implications of aphid species, host plant and predator foraging. *Agricultural and Forest Entomology* 7(1), 21–30.
- Europaparlamentets och rådets direktiv 2009/128/EG. [online] (2009-oktober) (<http://eur-lex.europa.eu/>). Available from: <http://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=OJ:L:2009:309:0071:0086:SV:PDF>.
- Feng, M. G., Nowierski, R. M., Johnson, J. B. & Poprawski, T. J. (1992). Epizootics caused by entomophthoralean fungi (Zygomycetes, Entomophthorales) in populations of cereal aphids (Hom., Aphididae) in irrigated small grains of southwestern Idaho, USA. *Journal of Applied Entomology* 113(1-5), 376–390.
- Feng, M.-G., Chen, C. & Chen, B. (2004). Wide dispersal of aphid-pathogenic Entomophthorales among aphids relies upon migratory alates. *Environmental Microbiology* 6(5), 510–516.
- Feng, M.-G., Poprawski, T. J., Nowierski, R. M. & Zeng, Z. (1999). Infectivity of *Pandora neoaphidis* (Zygomycetes: Entomophthorales) to *Acyrtosiphon pisum* (Hom., Aphididae) in response to varying temperature and photoperiod regimes. *Journal of Applied Entomology* 123(1), 29–35.
- Freimoser, F. M., Grundschober, A., Aebi, M. & Tuor, U. (2000). In Vitro Cultivation of the Entomopathogenic Fungus *Entomophthora thripidum*: Isolation, Growth Requirements, and Sporulation. *Mycologia* 92(2), 208–215.
- Freimoser, F. M., Jensen, A. B., Tuor, U., Aebi, M. & Eilenberg, J. (2001). Isolation and in vitro cultivation of the aphid pathogenic fungus

- Entomophthora planchoniana*. *Canadian Journal of Microbiology* 47(12), 1082–1087.
- Groden, E. *University of Connecticut - IPM: Integrated Pest Management: General Biological Controls: Beauveria bassiana for Insect Management*. [online] (1999). Available from: <http://www.hort.uconn.edu/ipm/general/htms/bassiana.htm>. [Accessed 2013-05-17].
- Gustafsson, M. (1965). *On Species of the Genus Entomophthora Fres. in Sweden*. Diss. Uppsala: Agricultural College of Sweden.
- Hemmati, F., Pell, J. K., McCartney, H. A. & Deadman, M. L. (2001). Airborne concentrations of conidia of *Erynia neoaphidis* above cereal fields. *Mycological Research* 105(4), 485–489.
- Jensen, M. A., Losey, J. E. & Hajek, A. E. (2001). Altered behavior and distribution of pea aphids, *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae), infected with *Pandora neoaphidis* (Zygomycetes: Entomophthorales). *BioControl* 46(3), 337–343.
- Jordbruksverket. *Tjänsten Växtskyddsinfo - Rödsot (Havre)*. [online] (2012a). Available from: <http://www.jordbruksverket.se/etjanster/etjanster/vaxtskyddsinfo.4.35974d0d12179bec28580002425.html>. [Accessed 2013-06-12].
- Jordbruksverket. *Tjänsten Växtskyddsinfo - Rödsot (Korn)*. [online] (2012b). Available from: <http://www.jordbruksverket.se/etjanster/etjanster/vaxtskyddsinfo.4.35974d0d12179bec28580002425.html>. [Accessed 2013-06-12].
- Jordbruksverket. *Tjänsten Växtskyddsinfo - Sädessbladlus Vete*. [online] (2012c). Available from: <http://www.jordbruksverket.se/etjanster/etjanster/vaxtskyddsinfo.4.35974d0d12179bec28580002425.html>. [Accessed 2013-08-26].
- Jordbruksverkets statistikdatabas*. [online] (2013). Available from: <http://www.jordbruksverket.se/etjanster/etjanster/statistikdatabas.4.6a459c18120617aa58a80001011.html>. [Accessed 2013-06-12].
- Larsson, H. (1993). Faktblad om Växtskydd - Sädessbladlusen. Maj-Lis Pettersson. Available from: http://www.slu.se/Global/externwebben/nl-fak/ekologi/V%C3%A4xtskydd/faktablad/Faktablad_om_vaxtskydd_69J.pdf. [Accessed 2013-06-12].
- Latgé, J.-P., Soper, R. S. & Madore, C. D. (1977). Media suitable for industrial production of *Entomophthora virulenta* zygospores. *Biotechnology and Bioengineering* 19(9), 1269–1284.
- Leather, S. R. & Dixon, A. F. G. (1984). Aphid growth and reproductive rates. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 35(2), 137–140.
- Leite, L. G., Alves, S. B., Batista Filho, A. & Roberts, D. W. (2005). Simple, inexpensive media for mass production of three entomophthoralean fungi. *Mycological Research* 109(3), 326–334.
- McLeod, P. J. (1999). Influence of irrigation and fungicide sprays on prevalence of *Erynia neoaphidis* (Entomophthorales: Entomophthoraceae) infections of green peach aphid (Homoptera: Aphididae) on spinach. *Journal of agricultural and urban entomology* 16, 279.
- Moore, D. (2008). A Plague on Locusts The Lubilosa Story. *Outlooks on Pest Management* 19(1), 14–17.

- Nielsen, C., Hajek, A. E., Humber, R. A., Bresciani, J. & Eilenberg, J. (2003). Soil as an environment for winter survival of aphid-pathogenic Entomophthorales. *Biological Control* 28(1), 92–100.
- Pell, J. K., Hannam, J. J. & Steinkraus, D. C. (2010). Conservation biological control using fungal entomopathogens. *BioControl* 55(1), 187–198.
- Pell, J. K., Pluke, R., Clark, S. J., Kenward, M. G. & Alderson, P. G. (1997). Interactions between Two Aphid Natural Enemies, the Entomopathogenic Fungus *Erynia neoaphidis* Remaudière & Hennebert (Zygomycetes: Entomophthorales) and the Predatory Beetle *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Invertebrate Pathology* 69(3), 261–268.
- Powell, W., Dean, G. J. & Wilding, N. (1986a). The influence of weeds on aphid-specific natural enemies in winter wheat. *Crop Protection* 5(3), 182–189.
- Powell, W., Wilding, N., Brobyn, P. J. & Clark, S. J. (1986b). Interference between parasitoids [Hym.: Aphidiidae] and fungi [Entomophthorales] attacking cereal aphids. *Entomophaga* 31(3), 293–302.
- Raschka, A. (2007). Pandora neoaphidis. Available from: http://commons.wikimedia.org/wiki/File: Pandora_neoaphidis.jpg.
- Roy, H. E., Alderson, P. G. & Pell, J. K. (2002). Effect of *Erynia neoaphidis* infection and coccinellid foraging on the spatial distribution of aphids on plants. *Journal of Invertebrate Pathology* 81(2), 127–129.
- Roy, H. E., Pell, J. K., Clark, S. J. & Alderson, P. G. (1998). Implications of Predator Foraging on Aphid Pathogen Dynamics. *Journal of Invertebrate Pathology* 71(3), 236–247.
- Roy, H. E., Steinkraus, D. C., Eilenberg, J., Hajek, A. E. & Pell, J. K. (2006). Bizarre interaction and endgames: Entomopathogenic Fungi and Their Arthropod Hosts. *Annual Review of Entomology* 51(1), 331–357.
- Scorsetti, A. C., Jensen, A. B., López Lastra, C. & Humber, R. A. (2012). First report of *Pandora neoaphidis* resting spore formation in vivo in aphid hosts. *Fungal Biology* 116(2), 196–203.
- Shah, P. A., Aebi, M. & Tuor, U. (1998). Method To Immobilize the Aphid-Pathogenic Fungus *Erynia neoaphidis* in an Alginate Matrix for Biocontrol. *Applied and Environmental Microbiology* 64(11), 4260–4263.
- Shah, P. A., Clark, S. J. & Pell, J. K. (2004). Assessment of aphid host range and isolate variability in *Pandora neoaphidis* (Zygomycetes: Entomophthorales). *Biological Control* 29(1), 90–99.
- SMHI. Normal medeltemperatur för februari. [online] (2009-07-07). Available from: <http://www.smhi.se/klimatdata/meteorologi/temperatur/1.3979>. [Accessed 2013-11-13].
- Van Veen, F. J. F., Müller, C. B., Pell, J. K. & Godfray, H. C. J. (2008). Food web structure of three guilds of natural enemies: predators, parasitoids and pathogens of aphids. *Journal of Animal Ecology* 77(1), 191–200.
- Wikteliuss, S. (1992). Faktablad om Växtskydd - Havrebladlusen. Maj-Lis. Available from: http://www.slu.se/Global/externwebben/nl-fak/ekologi/V%C3%A4xtskydd/faktablad/Faktablad_om_vaxtskydd_13J.pdf. [Accessed 2013-06-12].
- Wilding, N. (1969). Effect of Humidity on the Sporulation of *Entomophthora aphidis* and *E. thaxteriana*. *Transactions of the British Mycological Society* 53(1), 126–130.

- Wilding, N. & Brobyn, P. J. (1980). Effects of fungicides on development of *Entomophthora aphidis*. *Transactions of the British Mycological Society* 75(2), 297–302.
- Vingaard, M. G., Steinkraus, D. C., Boys, G. O. & Eilenberg, J. (2003). Effects of long-term storage at –14 °C on the survival of *Neozygites fresenii* (Entomophthorales: Neozygitaceae) in cotton aphids (Homoptera: Aphididae). *Journal of Invertebrate Pathology* 82(2), 97–102.
- Östman, Ö., Ekbom, B. & Bengtsson, J. (2001). Ekonomisk nytta av naturliga fiender till bladlöss. Available from:
<http://www.slu.se/Documents/externwebben/overgripande-slu-dokument/popvet-dok/faktajordbruk/pdf01/Jo01-12.pdf>.