

转基因抗虫作物对非靶标昆虫的影响

李丽莉^{1,2}, 王振营^{1*}, 何康来¹, 彭于发¹, 花 蕾²

(1. 中国农业科学院植物保护研究所生物安全研究中心, 北京 100094; 2. 西北农林科技大学, 杨凌 712100)

摘要:转基因抗虫作物自 1996 年被批准商业化种植以来, 它的抗虫性和经济效益已得到了普遍肯定, 同时, 转基因抗虫作物对非靶标生物的影响, 如转基因抗虫作物的长期种植, 是否会导致次要害虫上升为主要害虫, 是否会影响有益昆虫, 包括重要经济昆虫、捕食性和寄生性天敌以及重要蝶类的种类及种群数量, 已成为转基因抗虫作物生态风险评估的重要内容。一些研究结果表明, 转基因抗虫作物在对靶标害虫有效控制的同时, 一些对杀虫蛋白不敏感的非靶标害虫有加重危害的趋势, 由于种植转基因抗虫作物, 减少了化学农药的使用, 客观上也使非靶标害虫种群数量上升, 这对转基因抗虫作物害虫综合治理提出了新的要求。靶标害虫数量的减少直接影响了害虫天敌种群数量, 靶标害虫取食转基因抗虫作物后发育迟缓, 也间接影响了天敌昆虫的生长发育, 转基因抗虫作物的花粉或花蜜是一些重要经济昆虫如蜜蜂、熊蜂和一些寄生蜂, 甚至捕食性天敌的食物来源, 或花粉飘落到一些鳞翅目昆虫如家蚕等重要蝶类昆虫的寄主植物上, 直接或间接对这些昆虫造成一定影响。目前大多数研究表明转基因抗虫作物对非靶标昆虫, 特别是对有益昆虫没有明显的不利影响, 也有研究报道认为对某些有益昆虫有一定的不良影响。这为深入开展转基因抗虫作物的生态安全性评价研究, 充分发挥其在害虫综合治理中的作用具有重要意义。

关键词:转基因作物; 抗虫; 非靶标昆虫; 有益昆虫

Impact of the insect-resistant transgenic crops on non-target insects

LI Li-Li^{1,2}, WANG Zhen-Ying^{1*}, HE Kang-Lai¹, PENG Yu-Fa¹, HUA Lei² (1. Biosafety Research Center, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100094, China; 2. College of Plant Protection, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling 712100, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(8): 1793~1802.

Abstract: Since the approval of transgenic crops resistant to insect pests for commercial production in 1996, it has been recognized and accepted widely for its excellent resistance to insects with good economic benefits. However, the impacts on non-target organisms which include the non-target insect pests, important economic insects, natural enemies and some butterflies, have become an important part of risk assessment of transgenic crops resistant to insect pests. Some reports showed that the target insects could be controlled effectively by transgenic crops resistant to insects, but the population of the secondary insects which are not susceptible to the expressed toxins in plant increased and also owing to the decreased chemical uses. Direct effects are that the population of some natural enemies decreases as the population of target insects decreased in transgenic crops resistant to insects. Indirect effects are that the development of the natural enemies lowered as that the target insects growth were retarded when fed on transgenic crops. The pollen or nectar of some transgenic crops resistant to insects are food sources for some important economic insects, such as honey bees, bumble bees, some parasitoids and predators, and also some pollen deposited on food plants of silkworms or some important butterflies, which could have direct or indirect effects on these beneficial insects. Most reports indicated that the transgenic crops resistant to insects do not have side effect on non-target insects, especially the beneficial insects, but some side effects also reported. It will be helpful to evaluate the ecological risks of the transgenic crops resistant to insects and take full advantage of the transgenic crops in IPM.

基金项目:国家“973”计划资助项目(001CB109004); 国家“863”计划资助项目(2002AA212161); 国家自然科学基金资助项目(30370967)

收稿日期:2003-08-10; **修订日期:**200312-01-

作者简介:李丽莉(1977~), 女, 硕士, 主要从事转 Bt 抗虫玉米对非靶标昆虫的影响研究。

通讯作者: Author for correspondence, E-mail: zywang@ippcaas.cn

Foundation item: National “973” Program (No. 001CB109004), National “863” Program (No. 2002AA212161) and the National Natural Science Foundation of China (No. 30370967)

Received date: 2003-08-16; **Accepted date:** 2003-12-01

Biography: Li Li-Li, Master, mainly engaged in impact of transgenic Br corn on non-target insects.

Key words: transgenic crops; insect-resistant; non-target insects; beneficial insects

文章编号: 1000-0933(2004)08-1793-10 中图分类号: Q968 文献标识码: A

转基因作物自 1996 年在美国商业化种植,到 2002 年全球转基因作物的种植面积为 5870 万 hm^2 ,其中 Bt 作物种植面积为 1450 万 hm^2 ,商业化种植转基因作物的国家由 2001 年的 13 个增加到 16 个^[1]。目前已商业化和正在研究中的转基因抗虫作物以转 Bt 基因作物为主,此外,还有转豇豆胰蛋白酶抑制剂基因(*CpTI*)、Bt 基因与豇豆胰蛋白酶抑制剂基因、Bt 基因与抗除草剂基因双价基因以及转雪莲凝集素基因等。转基因抗虫作物对靶标害虫具有很好的控制作用,减少了杀虫剂的使用,在产量和利润方面有了极大的提高^[2]。但转基因植物的生态安全性问题却成了人们关注的焦点之一,如转基因抗虫作物由于作用目标单一,且对其靶标害虫的杀虫效果明显,从而使得农田生态系统内其它非靶标害虫的生存竞争压力减小,可能会导致非靶标虫害的发生加重,甚至猖獗为害。由于转 Bt 基因抗虫作物植株在整个生育期都能表达 Bt 杀虫蛋白,使取食 Bt 作物而存活下来的靶标及非靶标害虫体内的组织器官会不同程度的含有 Bt 杀虫蛋白,因昆虫种类的不同,Bt 蛋白在其体内存在的形式不同。当天敌昆虫捕食或寄生这些存活的靶标或非靶标昆虫,有可能会不同程度的受到 Bt 蛋白的影响,所以,同施用 Bt 杀虫剂相比,Bt 蛋白会更广泛的通过食物链进行传播^[3]。同时,由于转基因抗虫作物对靶标害虫具有明显的致死作用,直接影响到猎物的数量和质量,进而影响到天敌昆虫的种类和数量。此外,在转基因抗虫作物的培育中,外源基因的随机插入,也可能会引起作物某些物质组分或含量产生非预期效应,有可能影响非靶标害虫的生长和繁殖,以及植物-害虫-天敌三级营养的食物链结构以及化学信息联系,进而影响到天敌昆虫的种群变化。同时转基因抗虫作物的大量种植是否会对如蜜蜂等传粉昆虫和家蚕等重要经济昆虫造成不利影响等等。因此,人们除了研究 Bt 作物对靶标害虫的控制作用和抗性治理策略外,Bt 作物对非靶标昆虫和天敌昆虫的作用更是目前所关注的重要问题。

1 对非靶标害虫的影响

近来关于转基因作物是否会带来非靶标害虫数量上升和天敌昆虫数量的下降已引起了广泛的争论^[4]。虽然有一部分研究者利用自己的试验数据说明转基因作物不会产生类似的生态风险问题,但反对者则总以试验范围小、年份不连续等原因对这些试验结果提出质疑。

近年来,随着转 Bt 基因棉已在美国、中国和澳大利亚等国的广泛种植,显著降低了广谱性化学杀虫剂施用量,使得一些对 Bt 蛋白不敏感的次要植食性非靶标害虫如蚜虫、蓟马^[5]、烟粉虱(*Bemisia tabaci*)种群数量上升^[6,7];棉象甲(*Anthonomus grandis grandis*)^[8]、美国牧草盲蝽(*Lygus lineolaris*)^[9]、棉叶螨(*Tetranychus cinnabarinus*)、棉叶蝉(*Empoasca biguttula*)、棉盲蝽(*L. lucorum*)、白粉虱^[10,11]和斜纹夜蛾等发生呈加重趋势^[7],棉盲蝽等刺吸式害虫已成为转 Bt 棉田的主要害虫,如不采取有效的控制措施,随着 Bt 棉面积的扩大,棉盲蝽象的危害还将加重^[12]。虽然 Bt 棉对苗期棉蚜(*Aphis gossypii*)种群数量没有明显影响^[13],但同时转 Bt 和豇豆胰蛋白酶抑制剂(*CpTI*)基因的双价棉株对棉蚜表现出一定的抗蚜性,棉蚜的净增殖率及内禀增长率显著低于常规棉,口针在韧皮部分泌唾液的时间短,而在细胞膜外运动的时间长。可能与转双价基因棉中可溶性糖和蛋白质等含量较少和质量较差有关^[14],从而直接影响棉蚜的生长繁殖与取食行为。另外,豇豆胰蛋白酶抑制剂的存在,以及双价棉叶片的组织结构,也可能会对棉蚜的取食行为产生影响,但需进一步研究证实^[15]。

已有研究表明转 *cry1Ab* 基因 Bt 玉米对鞘翅目害虫如玉米切根虫类(*Diabrotica* spp.)、金针虫类、蛱蝶以及蚜虫、叶螨类、小地老虎和瓜种蝇等非靶标地下害虫没有杀伤作用^[16,17]。对禾谷缢管蚜(*Rhopalosiphum padi*)的存活、繁殖及发育时间无显著影响^[18]。

转 *cry1Ab+cry1Ac* 杂合基因的 Bt 水稻对非靶标植食性昆虫,尤其是优势类群或种类的总数量和密度有时会呈现一定的负面或正面效应^[19]。田间白背飞虱(*Sogatella furcifera*)和黑尾叶蝉成虫的虫口密度在整个生长季节无显著差异,而若虫密度则不同。TT9-3 稻田中白背飞虱和黑尾叶蝉若虫密度分别于移栽后早中期和中后期显著高于对照;TT9-4 与对照间无显著差异^[20],Bt 水稻不会引起田间非靶标类群同翅目害虫数量的上升,相反,对这类害虫更有一定的驱避作用^[21]。而崔旭红等认为转 Bt 基因水稻对白背飞虱和褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)的种群均没有不良影响,且由于 Bt 水稻对螟虫的控制,有利于稻飞虱在 Bt 稻田中的生长繁殖^[22]。

菜叶蜂(*Athalia rosae* (L.))取食转 *cry1A* 杀虫蛋白基因的油菜叶片对其生长、发育和繁殖没有影响^[23]。而抗马铃薯甲虫(*Leptinotarsa decemlineata*)的 Bt 马铃薯新品种,对马铃薯蚜虫(*Macrosiphum euphorbiae*)的生长和繁殖有不利的影响^[24]。

可见,转基因抗虫作物对非靶标害虫的影响以及影响的大小因作物的生物学特征、转入的基因类型和靶标害虫的种类而异。随着转基因作物的大面积种植,转基因作物对非靶标害虫的影响势必成为重要的研究内容,只有正确评估转基因抗虫作物对非靶标害虫的作用效果,才可更好地指导转基因作物的推广与害虫的防治,从而避免非靶标害虫的大暴发成灾。

2 对有益昆虫的影响

2.1 对重要经济昆虫的影响

家蚕(*Bombyx mori* L.)和柞蚕(*Antheraea pernyi*)是我国的重要经济昆虫,与目前转基因抗虫作物靶标害虫同属鳞翅目。因此,转基因抗虫作物的大面积推广是否会对这两种经济昆虫造成不良影响,因为转基因抗虫作物花粉会飘落到柞树或桑树上,是否会对柞蚕或家蚕的生长发育造成负面影响,是人们十分关注的问题,特别是我国南方养蚕地区的传统种植模式是桑稻兼种,桑树都插种在自家的稻田埂上,养蚕季节每天都要到田埂采桑喂蚕^[25]。室内研究已表明,当桑叶上的 Bt 水稻花粉浓度平均为 109 粒/cm² 时,家蚕的生长发育会受到明显影响^[26],转 Bt 水稻花粉在桑叶上的自然飘落浓度研究表明,在桑稻距离 0~10 m 范围内,桑叶上花粉的浓度与距离呈反比,浓度范围在 13.3~199.0 粒/cm²,平均浓度为 92.9 粒/cm²,与能够影响家蚕生长发育的浓度(109 粒/cm²)持平,表明 Bt 水稻在我国南方养蚕地区推广将有可能对家蚕的生长发育造成负面影响^[25]。同时研究也表明,转 *cry1Ac* 基因抗虫棉、转 *cry1Ac*+*CpTI* 双价基因抗虫棉和转 *cry1Ab* 基因抗虫玉米花粉与非转基因常规棉花或玉米花粉对照相比,转抗虫基因棉花或转抗虫基因玉米花粉对家蚕幼虫各龄期的死亡率、蛹重、茧重、茧层厚、化蛹率、羽化率和产卵量均无多大影响,且无明显的剂量效应^[27],而且转 *cry1Ac* 基因抗虫棉、转 *cry1Ac*+*CpTI* 双价基因抗虫棉花粉对柞蚕 1~3 龄期的死亡率、发育历期以及食物利用率、食物转化率等营养指标均无明显差别^[28],说明转抗虫基因棉花花粉对家蚕和柞蚕以及转 *cry1Ab* 基因抗虫玉米花粉对家蚕的生长发育不会产生明显的负面影响。王中华等研究了转 Bt 基因水稻米粉对家蚕生长发育及中肠亚显微结构的影响,以 3 龄家蚕为供食对象,用酒过转 Bt 基因水稻纯合品系 KMD2 生米粉或熟米粉的桑叶喂养,结果发现用前者喂养的家蚕体重熟茧数、结茧数、全茧量和茧层量均明显低于后者和对照,熟茧整齐度明显迟于后者和对照,而后者和对照之间无明显差异。进一步的病理切片电镜分析表明,用前者喂养的家蚕,其中肠细胞亚显微结构发生了明显的变化,而后者和对照之间无明显差异^[29]。

Sims 报道转 Bt 基因棉花粉对意大利蜜蜂(*Apis mellifera* L.)没有副作用^[30]。根据 USEPA 公布的资料,当以相当于大田抗虫棉的花粉和花蜜中 *cry1Ac* 表达水平的 1700 倍和 10000 倍喂以蜜蜂的幼虫和成虫时,没有发现蜜蜂成蜂和幼虫出现中毒症状;转 Bt 玉米中抗鳞翅目害虫的 *cry1Ab* 和 *cry9C* 蛋白以及转 Bt 马铃薯中抗鞘翅目害虫的 *cry3A* 蛋白对蜜蜂没有毒性^[31]。用浓度为转 Bt 基因花粉中表达量的 400 和 1000 倍的 *cry3B* 杀虫蛋白糖浆饲喂蜜蜂,同时蜜蜂可以自由采集花粉,持续 58 d 的实验结果显示 *cry3B* 对蜜蜂幼虫的死亡率和干重没有影响^[32]。把对鳞翅目昆虫有活性 *cry1Ba* 纯杀虫蛋白以 10 mg/g、2.5 mg/g 和 0.25 mg/g 的浓度加入花粉中饲喂蜜蜂成蜂 7 d 后,将蜜蜂放回各自的蜂房中进行常规喂养,蜜蜂的存活率以及对食物的消化率并未受到显著影响^[33]。在田间将种植的转 *cry1Ab* 蛋白基因的 Bt 玉米用粗纱网围成一隔离空间,放入蜂群,7 d 后没有发现含 *cry1Ab* 蛋白的玉米花粉对蜜蜂的存活、搜索行为及幼虫有影响,将蜜蜂成蜂从纱网中取出 30 d 后,也没有发现对其幼虫的发育有影响^[31,34]。

相对于转 Bt 基因抗虫作物中表达的 *cry1A* 蛋白主要针对鳞翅目害虫而言,转蛋白酶抑制剂基因的抗虫作物对蜜蜂的影响可能要大一些。室内研究表明,Bowman-Birk 大豆胰蛋白酶抑制剂能引起意大利蜜蜂胰蛋白酶活性降低;在体外,可抑制大约 80% 非特异性蛋白酶活性和 100% 胰蛋白酶活性^[35]。以 1 mg/g、5 mg/g 和 10 mg/g 的浓度将抑酶肽(BPTI)和 Kunitz 大豆胰蛋白酶抑制剂(SBTI)加入糖浆中喂养蜜蜂可显著降低蜜蜂的存活率,但 0.01 mg/g 和 0.1 mg/g 的浓度对蜜蜂没有影响^[36,37]。用马铃薯蛋白酶抑制剂 1(POT-1)和抑制剂 2(POT-2)饲喂刚孵化的蜜蜂幼虫,在花粉和糖浆中蛋白酶抑制剂的浓度分别为 2 mg/g 和 0.1 mg/ml 的处理与对照的存活率没有显著差异,当浓度分别为 10 mg/g 和 2 mg/g 时,则显著降低了蜜蜂的存活率^[38]。豇豆胰蛋白酶抑制剂(*CpTI*)对羽化 10d 的蜜蜂成蜂进行喂养和注射实验,没有显示出 *CpTI* 对蜜蜂的毒性效应;SBTI、大豆胰蛋白酶抑制剂(BBI)及 Oryzacystain(OC-I)和 BBI 的混合物只有在剂量为 1 mg/ml 时才能引起蜜蜂较高的死亡率^[39]。鸡血清半胱氨酸蛋白酶抑制剂和 BBI 没有影响蜜蜂的嗅觉学习行为,BBI 和 OC-I 也没有改变中肠消化酶的总活性,但 BBI 诱导产生了一种新的蛋白酶^[40]。Malone 等进一步证实了上述实验结果,认为 OC-I 在 1、0.1 和 0.01 mg/ml 的浓度时对低龄和高龄蜜蜂的死亡率没有影响,而 BBI 在 1 mg/ml 的浓度时降低了蜜蜂的存活率,并导致中肠蛋白酶和胰蛋白酶等的大量增多^[41]。

目前几丁质酶基因已经被成功转入植物用来抗真菌和害虫为害^[42,43],用转几丁质酶基因番茄中提纯的几丁质酶加入糖浆中喂养蜜蜂的毒性实验表明,当用 11 μg/只剂量的来源于转基因植物的几丁质酶喂养 24 h 和 48 h 对蜜蜂的存活没有明显的影响;向每只蜜蜂注射 1.69 μg 的几丁质酶时也没有显示出对蜜蜂的毒性效应,对其嗅觉学习行为也没有明显影响^[39]。Malone 等研究了 BPTI、SBTI、POT-1 和 POT-2 对熊蜂(*Bombus* sp.)的存活及中肠蛋白酶活性的影响。熊蜂与蜜蜂不同,其成虫阶段都需要取食花粉,因此蛋白酶抑制剂可能会对它有不同影响,将 4 种蛋白酶抑制剂按一定浓度范围混入花粉食物中连续的饲喂熊蜂成蜂,SBTI(10 mg/g)及 POT-1(10 mg/g 和 5 mg/g)显著降低了熊蜂存活率,POT-2 在 10 mg/g 浓度与比 0.1 mg/g 和 0.01 mg/g 浓度相比,熊蜂的存活率显著降低,而 BPTI 对熊蜂的存活没有显著影响。在熊蜂的中肠蛋白酶中的亮氨酸氨肽酶(LAP)的活性不受上述 4 种蛋白酶抑制剂的影响;而弹性蛋白酶活性受到所有试验浓度的 POT-1 和 POT-2 的强烈抑制,SBTI 也显著的抑制该酶的活性,且抑制程度剂量呈很好的相关性,而 BPTI 对该酶没有抑制活性;糜蛋白酶活性也受到所有浓

度的 POT-1 和 POT-2 的强烈抑制,但只受到最高浓度的 SBTI 的抑制,BPTI 对此酶没有影响。胰蛋白酶活性则受到 4 种蛋白酶抑制剂的抑制。可见,转基因抗虫作物对蜜蜂和熊蜂的直接影响因转基因的类型及编码蛋白的生物活性密切相关^[44]。

我国的转 *cry1Ac*+*CpTI* 双价抗虫棉花已商业化种植,转 *CpTI* 抗虫水稻也已进入生产性试验阶段,这两种转胰蛋白酶抑制剂基因作物花粉对蜜蜂等传粉昆虫是否有毒理效应尚需进一步研究,此外,对转 Bt 抗虫棉及 Bt 水稻花粉对家蚕等经济昆虫的影响,应进一步研究转基因抗虫作物花粉在桑叶等植物上的飘落及沉积以及杀虫蛋白的降解规律,为转基因抗虫作物的生态安全提供重要的科学依据。

2.2 对捕食性天敌的影响

Sims 报道 Bt 棉花对几种捕食天敌,如锚斑长足瓢虫(*Hippodamia convergens*)、普通草蛉(*Chrysoperla carnea*)没有不利影响^[30]。棉田中蜘蛛和捕食甲虫对 Bt 毒素不敏感^[45]。Bt 棉不仅能直接毒杀靶标害虫而且能间接提高靶标害虫的被捕食率^[10,46]。Bt 棉对龟纹瓢虫(*Propylaea japonica*)、七星瓢虫(*Coccinella septempunctata*)、中华草蛉(*Chrysopa sinica*)、大草蛉(*C. septempunctata*)、晋草蛉(*C. shansiensis*)、丽草蛉(*C. formosa*)、草间小黑蛛(*Erigonidium graminicolum*)、三突黑蛛(*Misumenopos tricuspidata*)及南方小花螭(*Orius similes*)均无不利影响^[47]。由于转基因抗虫棉对靶标害虫的控制作用,降低了化学农药的使用,转 Bt 棉田捕食性天敌总量比常规综防田和化防田明显增加,有利于保护瓢虫和草蛉,有利于食虫螭类和蜘蛛类天敌的增殖^[48],同时,由于 Bt 田棉铃虫数量的减少,可以更好地发挥捕食性天敌对靶标害虫卵和其它害虫的控制作用^[7,49]。

Bt 玉米对捕食性天敌的种群数量和捕食作用没有明显的副作用^[16,50~55];对有益昆虫的种类也没有影响^[17,56,57]。表达 *cry3Bb1* 蛋白的 MON863 是控制玉米切根叶甲 *Diabrotica* spp. 的转基因抗虫玉米品种,Duan 等^[58]实验结果表明为具斑食蚜瓢虫(*Coleomegilla maculata*)提供含有 50% 的 MON863 玉米花粉时,对幼虫存活及发育历期以及对成虫的存活和繁殖都没有不利影响。Bt 玉米与非 Bt 玉米田中步甲科昆虫的聚集数量十分的相似,它们之间的微小差异与 Bt 玉米无关^[17]。Zwahlen 等表明 Bt 玉米花粉对捕食性天敌微小花螭(*Orius majusculus*)没有致死性或亚致死性的影响^[8]。

转 *cry 3A* 基因抗马铃薯甲虫的 Bt 马铃薯对捕食性天敌种群数量没有不利影响^[24,59]; *cry 3A* 杀虫蛋白本身对捕食性瓢虫的发育和繁殖也没有不利影响^[60];Dogan 等报道取食 Bt 马铃薯的桃蚜(*Myzus persicae*)对锚斑长足瓢虫的存活,对蚜虫的消化、发育和繁殖也没有明显的不利影响;Bt 马铃薯与非 Bt 马铃薯混种田和 Bt 马铃薯单种田中的专食性宏伟壶步甲(*Lebia grandis*)的幼虫会由于马铃薯甲虫种群密度的降低数量逐渐减少,而广食性的具斑食蚜瓢虫则能在 Bt 马铃薯田发展起来,它的捕食作用可减少对转基因作物适应了马铃薯甲虫的数量^[52]。

崔旭红等认为 Bt 水稻对蜘蛛无不利影响^[22]。而刘志诚等研究认为,蜘蛛种类组成及优势种在转 *cry 1Ab/cry 1Ac* 杂合基因籼稻和转 *cry 1Ab* 基因粳稻两类 Bt 水稻与对照间虽然基本相同,但转 *cry 1Ab* 基因粳稻田蜘蛛的个体数均少于甚至显著少于对照。转 *cry 1Ab/cry 1Ac* 基因籼稻田蜘蛛亚群落的物种丰富度、Shannon-Winner 多样性指数、均匀度指数和优势集中性指数与对照间无明显差异,而转 *cry 1Ab* 基因粳稻的物种丰富度、多样性指数、均匀性指数均低于对照,优势集中性指数高于对照。可见,转 *cry 1Ab* 基因粳稻对蜘蛛亚群落结构有一定的负效应。但 Bt 水稻对稻田优势捕食性昆虫的组成与丰富度无明显负作用,甚至有时具有一定的正效应^[19]。转 *cry 1Ab*+*cry 1Ac* 杂合基因的 Bt 水稻与亲本对照田的锥腹肖蛸(*Tetragnatha maxilloso*)、四斑锯螯蛛(*Dyschiriognatha quadrimaculata*)、食虫沟瘤蛛(*Ummeliata insecticeps*)、拟环纹豹蛛(*Pardosa pseudoannulata*)和拟水狼蛛(*Pirata subpiraticus*)种群数量动态相似,数量上大多无显著差异^[20]。

也有研究表明转 Bt 作物对捕食性天敌有不利影响,Hilbeck 等发现普通草蛉幼虫在捕食了 Bt 玉米上的欧洲玉米螟(*Ostrinia nubilalis*)和棉贪夜蛾(*Spodoptera littoralis*)幼虫后,死亡率明显高于对照;用加入 Bt 蛋白的人工饲料饲喂草蛉幼虫,其死亡率仍高于对照,认为草蛉幼虫的死亡是由于 Bt 蛋白引起的,而非猎物营养恶化所致^[61]。随后,他们用 Bt 玉米或人工饲料进行了一系列喂养试验来研究取食 Bt 的植食昆虫对捕食者草蛉的影响,结果表明,普通草蛉幼虫的发育期明显延长,认为可能是暴露于 Bt 杀虫蛋白与病态猎物引起的营养不足共同作用的结果^[61~63]。利用取食喷过 Bt 制剂玉米叶片的棉贪夜蛾幼虫饲喂普通草蛉,草蛉的死亡率增加,生长发育缓慢,体重降低,结果与饲喂取食 Bt 玉米的棉贪夜蛾幼虫一致^[64]。苏格兰科学家用转雪莲凝集素基因的马铃薯饲喂的桃蚜来喂养二斑瓢虫(*Adalia bipunctata*),发现取食转基因马铃薯上的桃蚜 12 d 后,在以后的 2~3 周时间,瓢虫的产卵量、卵的生活力和寿命明显降低。取食在转基因马铃薯上桃蚜的瓢虫寿命比对照减少 51%,而转基因植物本身对瓢虫没有任何毒性^[65]。

捕食性天敌在害虫综合防治中起着重要的作用,因此研究转基因作物对捕食性天敌的影响具有很重要生物学和经济学意义。现有的研究结果对转基因作物是否对捕食性天敌有负面影响还有些争议,还需要从机制方面进行更深一步的研究。

2.3 对寄生性天敌的影响

Sims 报道当给棉铃虫金小蜂(*Nasonmia vitiripennis*)没有不利影响^[30]。Schuler 报道当给小菜蛾绒茧蜂(*Cotesia plutellae*)提供取食 Bt 油菜的小菜蛾的敏感和抗性品系以及取食常规油菜的小菜蛾幼虫时,对其幼虫存活、成虫寄主选择和寄

生能力方面都没有不利影响^[94]。索诺齿唇姬蜂(*Campoletis sonorensis*)对在转基因烟草上取食几天的烟芽夜蛾幼虫的寄生率高于非转基因烟草的寄生率^[66]。索诺齿唇姬蜂和黑头折脉茧蜂(*Cardiochiles nigriceps*)与 Bt 烟草互作对烟芽夜蛾幼虫的控制研究发现,索诺齿唇姬蜂与 Bt 烟草共同作用显著降低了烟芽夜蛾幼虫存活,而黑头折脉茧蜂没有明显减少烟芽夜蛾的幼虫数量,与 Bt 烟草没有互作效应^[67]。

大豆夜蛾(*Pseudoplusia includens*)幼虫被一种茧蜂(*Cotesia marginiventris*)和跳小蜂(*Copidosoma floridanum*)寄生后,茧蜂在取食普通大豆和棉叶的大豆夜蛾幼虫体内比在取食 Bt 棉叶的幼虫体内发育明显快,在取食 Bt 棉叶的大豆夜蛾幼虫体内发育的茧蜂繁殖力降低,卵量明显减少。同样,Bt 棉影响被跳小蜂寄生大豆夜蛾幼虫的生长发育,进而影响了跳小蜂成虫生活史的参数,跳小蜂羽化数量也很少,但其蛹重和成虫寿命并没受影响。研究还表明,较老的 Bt 棉植株(生长 90~120 d)比生长时期短的 Bt 棉植株(60~90 d)对跳小蜂发育和成虫存活的影响要小^[68],这可能与棉株生长后期 Bt 蛋白表达量较低有关。Bt 棉对棉铃虫幼虫寄生蜂(尤其是初龄幼虫的寄生蜂)亦产生致死或亚致死作用^[10]。转基因棉田棉铃虫卵及幼虫寄生率均显著低于常规棉品种上的寄生率,被认为是转基因棉对棉铃虫寄生性天敌存在非亲和性所致^[69]。张晖等研究认为转 Bt 基因棉田中螟蛉绒茧蜂(*Apanteles ruficrus*)生长受到了不良影响,种群数量显著下降,造成这种结果的原因可能是 Bt 棉田棉大卷叶螟(*Sylepta derogata*)幼虫数量明显低于常规棉田,Bt 棉株受害程度明显低于常规棉,对于寄生性天敌的吸引作用减弱所致^[70]。

一种亚热带蛀茎螟虫(*Eoreuma loftini*)的幼虫取食 Bt 玉米组织后,会对其寄生性天敌(*Parallorhogas pyralophagus*)的某些适合度有负面影响,特别是 *P. pyralophagus* 幼虫发育阶段死亡率增大,发育时间延长,雌成虫寿命缩短,但并不影响抱卵量、成虫个体大小与抱卵量、寿命和及性比的关系^[71]。

由于转基因抗虫作物对靶标害虫的控制作用,极大的降低了靶标害虫的种群数量,直接影响了寄生性天敌种群的增长,即使是取食转基因抗虫作物存活下来的幼虫,其生长发育也受到很大的抑制作用,从而影响到体内寄生性天敌的生长发育,必然会导致一些靶标害虫的寄生性天敌的种群数量降低,甚至极显著的降低,但这种影响并不代表转基因抗虫作物本身对寄生性天敌的负面效应。转基因抗虫作物对寄生性天敌种群变化影响因素是复杂的,需要从化学生态学和生理学多方面进行深入研究。

2.4 对重要蝶类昆虫的影响

帝王斑蝶(*Danaus plexippus*)是北美重要的蝶类昆虫,其唯一的食物是马利筋属的杂草,特别是马利筋草(*Asclepias curassavica*),在玉米田及田边大量分布。Losey 等报道用人工涂有 Bt 玉米花粉的马利筋草饲喂幼虫后,取食量减少,生长缓慢,导致幼虫大量死亡,推测帝王斑蝶幼虫的死亡是由 Bt 玉米花粉中杀虫蛋白引起的^[72]。Hansen 等在田间也观察到,在距 Bt 玉米田 10m 的地方帝王斑蝶幼虫取食飘落有 Bt 玉米花粉的叶片后,死亡率增加,特别是距 Bt 玉米田 3m 的区域幼虫的死亡率最高^[73]。“斑蝶事件”引起人们对 Bt 玉米生态安全性的广泛关注,美国科学家对此进行了大量细致的研究。研究发现,只有 Event 176 玉米花粉对帝王斑蝶幼虫存活有影响,而 Bt11 和 MON810 以及表达 *cry1F* 和 *cry9C* 的 Bt 玉米花粉在田间条件下对帝王斑蝶没有影响^[74,75],靠近 Bt 玉米田和常规玉米田马利筋草上的帝王斑蝶幼虫死亡率相似^[76],帝王斑蝶老龄幼虫比幼龄幼虫对 Bt 玉米花粉有更强的耐受性^[16]。目前已商业化的大多数 Bt 玉米花粉对帝王斑蝶种群还不会构成威胁^[77]。此外,MON810 花粉对黑斑凤蝶(*Papilio polyxenes*)野生种群的数量没有影响^[78];暴露在 Bt 玉米花粉条件下马利筋虎蛾(*Euchatias egle*)幼虫死亡率为 0,而在非 Bt 玉米花粉上的死亡率为 1/15,说明大面积种植 Bt 玉米也不会对马利筋虎蛾种群构成不良影响^[79]。实验室利用菜粉蝶、大菜粉蝶和小菜蛾作为试验材料研究 Event 176 玉米花粉对蝶类昆虫影响结果表明,这些昆虫的幼虫对带有 Bt 玉米花粉的叶片取食量少、生长缓慢,死亡率增高,不同昆虫对 Bt 花粉的致死中量不同,说明 Event 176 玉米花粉对这 3 种鳞翅目昆虫生长和存活有不利影响^[80]。

影响 Bt 玉米花粉对重要鳞翅目蝶类生长发育的因素除了 Bt 玉米表达的杀虫蛋白不同外,表达量的差异也是造成 Event176 玉米花粉不同于其他 Bt 玉米花粉的重要因素,因为 Event176 只能在植株的绿色组织和花粉中特异表达 Bt 杀虫蛋白,表达量高。此外,距 Bt 玉米田的距离、花粉在杂草上的粘着度及沉积以及降水等都能影响飘落在杂草上的 Bt 花粉浓度^[76,80]。

3 讨论

大规模的种植转基因抗虫作物是否影响农业生态系统中有益昆虫的种类及种群数量为各国科学家关注,目前的研究结果虽然大多表明转基因抗虫作物对大多数非靶标害虫、捕食性、寄生性天敌和重要的经济昆虫的种群数量以及生长发育没有明显的负作用,但确有转基因抗虫作物对某些天敌存在杀伤作用等不利的影响的一些报道^[61~65, 68, 71, 81],也有实验证明 Bt 制剂对某些寄生性天敌具有亚致死作用毒性^[82,83]。由于 Bt 制剂喷雾所能覆盖的植物表面变化较大,而且其在自然条件下很快降解,因而无论是害虫还是天敌昆虫接触 Bt 蛋白仅是在其一生中的很短一段时间。然而目前已推广应用的转 Bt 基因抗虫作物中情况则完全不同,转基因抗虫作物在植株的整个生育期都能够表达,且所表达的 Bt 蛋白是经过一定的修饰改造,已不同于苏云金芽孢杆菌所生产的 Bt 蛋白。因此,Bt 作物有可能对一些天敌种群总体上有负面影响。由于捕食性天敌是作物田控制害虫的重要天敌,而寄

生蜂又是目前最成功用于生物防治的天敌,因此,捕食性以及寄生性天敌与转 Bt 基因抗虫作物之间的这种负交互作用特别重要。目前有关转基因抗虫作物对非靶标昆虫的研究,主要是田间直接观察,需要结合实验室研究进一步验证。而目前一些实验室的研究结果,由于研究方法的不同和着重点的不同,得出的实验结论却也存在很多分歧,对这一问题的明确将直接影响到今后转基因抗虫作物的发展方向,因此,制订标准的田间试验设计和调查取样方法以及实验室研究方法很有必要,得研究结果具有可比性,使得出的结论更有说服力,实现信息共享,为正确评价转基因抗虫作物的生态安全性提供可靠的数据。

目前研究转基因抗虫作物对害虫和天敌的作用,主要集中在转基因作物对靶标、非靶标昆虫和天敌的种群数量的影响上,而对杀虫蛋白在转基因抗虫作物-害虫-天敌三层营养结构中的传递规律与机制,以及从生理学和病理学角度对杀虫蛋白在传递过程中是否会对一些非靶标害虫及捕食和寄生性天敌的生理代谢产生不良影响研究很少,仅从昆虫的种群数量来看,并不能表明杀虫蛋白对非靶标昆虫以及天敌没有潜在的病理作用。因此,从食物链的角度研究杀虫蛋白在转基因抗虫植物-植食性昆虫-捕食和寄生性天敌三级营养结构中的传递规律和机制很有意义。由于外源基因插入位点的非预期效应,有可能影响转基因抗虫作物的生理特性和次生物质的变化,不仅会影响植食性昆虫对寄主的寻找和接受,植物的挥发性化学成分还起着引导害虫的天敌寻找寄主场所的作用,进而影响转基因作物田中寄生性天敌与靶标害虫的信息联系,已有研究表明,转 Bt 基因棉中 $\alpha 2$ 萜烯和 $\beta 2$ 萜烯的相对含量比常规棉高许多,倍半萜烯 C 和一个含量很低的化合物是常规棉所没有的^[84]。因此,植物次生信息化学物质在浓度或成分上的任何改变,都可能影响到植食性昆虫及其天敌的群落组成和种群数量,从而对生态系统内的生物多样性造成影响。探讨转基因抗虫植物对非靶标害虫和天敌的潜在效应以及转基因抗虫植物与天敌的协同作用对非靶标害虫的控制途径是今后需要深入研究的重要方面。

转基因抗虫作物与传统的生物制剂相比,已克服了许多生物制剂的缺点,有效的打破了生物制剂只占全球作物保护市场不到 1% 的局面^[85],这为转基因作物的进一步推广种植提供了潜力。转基因抗虫作物的种植在一定程度上减少了对靶标害虫发生进行预测和监测的必要性,然而,由于转基因抗虫作物的商业化种植时间尚短,种植的规模和转基因作物的种类有限,对非靶标生物和有益昆虫的影响还需要进行大范围的,长期的监测,这是转基因作物全球化种植前的首要问题。

References:

- [1] James C. Global status of commercialized transgenic crops; *ISAAA Briefs*, No. 25. Ithaca, NY: ISAAA, 2002.
- [2] Cannon R J C. Bt transgenic crops: risks and benefits. *Integrated Pest Management Reviews*, 2000, 151~173.
- [3] Zwahlen C, Nentwig W, Bigler F, *et al.* Tritrophic interactions of transgenic *Bacillus thuringiensis* corn, *Anaphothrips obscurus* (Thysanoptera: Thripidae), and the predator *Orius majusculus* (Heteroptera: Anthocoridae). *Environ. Entomol.*, 2000, **29**: 846~850.
- [4] Snow A A, Palma P M. Commercialization of transgenic plants; potential ecological risks. *BioScience*, 1997, **47**: 86~96.
- [5] Wilson F D, Flint H M, Deaton W R, *et al.* Resistance of cotton lines containing a *Bacillus thuringiensis* toxin to pink bollworm (Lepidoptera: Gelechiidae) and other insects. *J. Econ. Entomol.*, 1992, **85**: 1516~1521.
- [6] Turnipseed S G, Sullival M J, Mann J E, *et al.* Secondary pests in transgenic Bt cotton in South Carolina. In 1995 *Proceeding Belwede Cotton Conferences*, Memphis, TN: National Cotton Council, USA, 1995. 768~769.
- [7] Deng S D, Xu J, Zhang Q W, *et al.* Effect of transgenic Bt cotton on population dynamics of the non-target pests and natural enemies of pests. *Acta Entomologica Sinica*, 2003, **46**: 1~5.
- [8] Hardee D D and Bryan W W. Influence of *Bacillus thuringiensis*-transgenic and nectariless cotton on insect populations with emphasis on the tarnished plant bug (Heteroptera: Miridae). *J. Econ. Entomol.*, 1997, **90**: 663~668.
- [9] Fitt G P. Field evaluation of transgenic cottons in Australia: environmental considerations and consequences of expanding trial size. In: *Proceedings of the Third International Symposium on Biosafety Results of Field Tests of Genetically Modified Plants and Microorganisms*, November Monterey, CA, 1994, 37~48.
- [10] Cui J J, Xia J Y. Effects of transgenic Bt cotton on the population dynamic of natural enemies. *Acta Gossypii Sinica*, 1999, **11**(2): 84~91.
- [11] Cui J J, Xia J Y. Effects of Bt (*Bacillus thuringiensis*) transgenic cotton on the dynamics of pest population and their enemies. *Acta Phytophylacica Sinica*, 2000, **27**: 141~145.
- [12] Wu K, W Li, H Feng, *et al.* Seasonal abundance of the mirids, *Lygus lucorum* and *Adelphocoris* spp. (Hemiptera: Miridae) on Bt cotton in northern China. *Crop Protection*, 2002, **21**: 997~1002.
- [13] Velders R M, Cui J J, Xia J Y, *et al.* Influence of transgenic cotton on the cotton aphid (*Aphis gossypii*) and its two major enemies in north China. *Cotton Sci.*, 2002, **14**: 175~179.
- [14] Cui J J, Xia J Y. Effects of transgenic *Cry1Ac* and *Cry1Ac* plus *CpTI* cotton to black cutworm (*Agrotis ypsilon* Rottemberg). *Cotton Sci.*, 2002, **14**: 3~7.

- [15] Liu X D, Zhai B P, Zhang X X, *et al.* The effect of transgenic cotton on fecundity and feeding behavior of *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae). *J. Nanjing Agricultural University*, **25**(3): 27~30.
- [16] Orr D B and Landis D A. Oviposition of European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) and impact of natural enemy populations in transgenic versus isogenic corn. *J. Econ. Entomol.*, 1997, **90**: 905~909.
- [17] Lozzia G C. Biodiversity and structure of ground beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in Bt corn and its effects on non target insects. *Bull. Zool. Agr. Bachic. Ser. II*, 1999, **31**: 37~58.
- [18] Lozzia G C, Furlanis C, Manachini B, *et al.* Effects of Bt corn on *Rhopalosiphum padi* L. (Rhynchota: Aphididae) and on its predator *Chrysoperla carnea* Stephen (Neuroptera: Chrysopidae). *Bull. Zool. Agr. Bachic. Ser. II*, 1998, **30**: 153~164.
- [19] Liu Z C, Ye G Y, Hu C. Impact of transgenic indica rice with a fused gene of *Cry1Ab/Cry1Ac* on the rice paddy arthropod community. *Acta Entomologica Sinica*, 2003, **46**: 454~465.
- [20] Liu Z C, Ye G Y, Hu C. Effects of transgenic rice on population dynamics of main non-target insect pests and dominant spider species in rice paddies. *Acta Phytophylacica Sinica*, 2002, **29**: 138~144.
- [21] Chen M, Ye G, Hu C, *et al.* Effect of transgenic Bt rice on dispersal of plant hoppers and leafhoppers as well as their egg parasitic wasps. *J. Zhejiang University (Agric. & Life Sci.)*, 2003, **29**: 29~33.
- [22] Cui X H, Jiao X G, Zhang G A, *et al.* Effect of transgenic rice to leafhoppers and spiders in field. *J. Huazhong Agricultral University*, 2002, **21**: 356~358.
- [23] Howald R, Zwahlen C, Nentwig W. Evaluation of Bt oilseed rape on the non-target herbivore *Athalia rosae*. *Entomol. Exp. Appl.*, 2003, **106**: 87~93.
- [24] Armer C A, Berry R E & Kogan M. Longevity of phytophagous heteropteran predators feeding on transgenic Bt-potato plants. *Entomol. Exp. Appl.*, 2000, **95**: 329~333.
- [25] Fan L J, Wu Y Y, Pang H Q, *et al.* Bt rice pollen distribution on mulberry leaves near rice fields. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**: 827~833.
- [26] Wang Z H, N I X Q, Xu M K, *et al.* Effects of Bt rice "KMD" pollen on development of silkworm larvae. *Hereditas*, 2001, **23**: 463~466.
- [27] Li W D, Ye G Y, Wu K M, *et al.* Evaluation of impact of pollen grains of *Bt/CpTI* transgenic cotton and Bt corn on the growth and development of the mulberry silkworm, *Bombyx mori* Linnaeus (Lepidoptera: Bombyxidae). *Scientia Agricultura Sinica*, 2002, **35**: 1543~1549.
- [28] Li W D, Wu K M, Wang X Q, *et al.* Evaluation of impact of pollen grains of *CryIAC* and *CryIA + CpTI* transgenic cotton on the growth and development of the Chinese tussah silkworm *Antheraea pernyi*. *J. Agri. Biotech.*, 2003, **11**: 489~493.
- [29] Wang Z H, Shu Q Y, Cui H R, *et al.* The effect of Bt transgenic rice flour on the development of silkworm larvae and the sub-micro-structure of its midgut. *Scientia Agriculture Sinica*, 2002, **35**: 714~718.
- [30] Sims S R. *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* (*Cry1Ac*) protein expressed in transgenic cotton: effects on beneficial and other nontarget insects. *Southwest. Entomol.*, 1995, **20**: 493~500.
- [31] Anon. Bt Plant-Pesticides Biopesticides Registration Action Document, United States Environmental Protection Agency, 2000, <http://www.epa.gov/scipoly/sap/2000/october/brad2-scienceassessment.pdf>.
- [32] Arpaia S. Ecological impact of Bt-transgenic plants 1. Assessing possible effects of *CryIIIB* toxin on honey bee (*Apis mellifera* L.) colonies. *J. Genetics and Breeding*, 1996, **50**: 315~319.
- [33] Malone L A, Burgess E P J, Stefanovic D. Effect of *Bacillus thuringiensis* toxin, two *Bacillus thuringiensis* biopesticide formulations, and a soybean trypsin inhibitor on honey bee (*Apis mellifera* L.) survival and food consumption. *Apidologie*, 1999, **30**: 465~473.
- [34] Schuler T H, Potting R P J, Denholm I, *et al.* Parasitoid behaviour and Bt plants. *Nature*, 1999, **400**: 825.
- [35] Belzunces L, Lenfant C, Pasquale S D, *et al.* In vivo and in vitro effects of wheat germ agglutinin and Bowman-Birk soybean trypsin inhibitor, two potential transgene products on midgut esterase and protease activities from *Apis mellifera*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1994, **109B**: 63~69.
- [36] Malone L A, Giacon H A, Burgess E P J, *et al.* Toxicity of trypsin endopeptidase inhibitors to honey bees (Hymenoptera: Apidae). *J. Econ. Entomol.*, 1995, **88**: 46~50.
- [37] Burgess E P J, Malone L A, Christeller J T. Effects of two proteinase inhibitors on the digestive enzymes and survival of honey bees (*Apis mellifera*). *J. Insect Physiol.*, 1996, **42**: 823~828.
- [38] Malone L A, Burgess E P J, Gatehouse H S, *et al.* Effects of ingestion of a *Bacillus thuringiensis* toxin and a trypsin inhibitor on honey bee flight activity and longevity. *Apidologie*, 2001, **32**: 57~68.

- [39] Picard-Nizou A L, Grison R, Olsen L, *et al.* Impact of proteins used in plant genetic engineering: Toxicity and behavioral study in the honeybee. *J. Econ. Entomol.*, 1997, **90**: 1710~1716.
- [40] Girard C, Picard-nizou A L, Grallien E, *et al.* Effects of proteinase inhibitor ingestion on survival, learning abilities and digestive proteinase of the honeybee. *Transgenic Res.*, 1998, **7**: 239~246.
- [41] Malone L A, Pham-Delègue M H. Effect of transgenic products on honey bees (*Apis mellifera*) and bumblebees (*Bombus* sp.). *Apidologie.*, 2001b, **32**: 287~304.
- [42] Wang X, Ding X, Gopalakrishnan B, *et al.* Characterisation of a 46 kDa insect chitinase from transgenic tobacco. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 1996, **10**: 1055~1064.
- [43] Ding X F, Gopalakrishnan B, Johnson L B, *et al.* Insect resistance of transgenic tobacco expressing an insect chitinase gene. *Transgenic Res.*, 1998, **7**: 77~84.
- [44] Malone L A, Burgess E P J, Stefanovic D, *et al.* Effects of four protease inhibitors on the survival of worker bumblebees, *Bombus terrestris* L. *Apidologie*, 2000, **31**: 25~38.
- [45] Ma D L, Gordh G and Zalucki M P. Toxicity of biorational insecticides to *Helicoverpa* spp (Lepidoptera: Noctuidae) and predators in cotton field. *International Journal of Pest Management*, 2000, **46**: 237~240.
- [46] Cui J J, Xia J Y. Effect of Bt transgenic cotton (with early maturity) on population dynamic, of main pests and their natural enemies. *Acta Gossypii Sinica*, 1998, **10**: 255~262.
- [47] Wu K. IPM in Bt cotton. In: Jia S ed., *Transgenic Cotton*. Science Press, Beijing, 2001. 219~224.
- [48] Wan F H, Liu W X, Guo J Y. Comparison analyses of the functional groups of natural enemy in transgenic Bt-cotton field and non-transgenic cotton fields with IPM and chemical control. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**: 935~942.
- [49] Qin Q J, Li G P, Yang X D, *et al.* Effects of transgenic Bt cotton on population dynamic of cotton bollworm and their natural enemies. *J. Agriculture University of Hebei*, 2002, **25**: 57~60.
- [50] Ostlre K R, Hutchison W D and Hellmich R L. Bt corn and European corn borer, long term success through resistance management. North Cent. Reg. Ext. Publ. 602. St. Paul: Univ. Minn. Ext. Serv., 1997.
- [51] Pilcher C D, Obrycki J J, Rice M E, *et al.* Preimaginal development, survival, and field abundance of insect predators on transgenic *Bacillus thuringiensis* corn. *Environ. Entomol.*, 1997, **26**: 446~454.
- [52] Dogan E B, Berry R E, Rossignol P A. Biological parameters of convergent lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) feeding on aphids (Homoptera: Aphididae) on transgenic potato. *J. Econ. Entomol.*, 1996, **89**: 1105~1108.
- [53] Goy A, Warren P G, White J, *et al.* Interaction of an insect tolerance maize with organisms in the ecosystem, 50~53. In: *Proc. Key Biosafety Aspects of Genetically Modified Organisms*, 10~11 April 1995. Braunschweig, Germany. Blackwell. Berlin, 1995.
- [54] Riddick E W and Barbosa P. Impact of Cry3A-intoxicated *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) and pollen on consumption, development, and fecundity of *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1998, **91**: 303~307.
- [55] Al-Deeb M A, Wiled G E, Higgins R A. No effect of *Bacillus thuringiensis* corn and *Bacillus thuringiensis* on the predator *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthracoridae). *Environ. Entomol.*, 2001, **30**: 625~629.
- [56] Jarchow E G. Evaluation of environmental impact-insect-tolerant maize. possibilities and limitations of safety evaluations in biological systems. In: F Amijee, C. J Gliddon and A J Gray eds. *Environmental Impact of Genetically Modified Crops* DETR Research Report No. 10: Genetically Modified Organisms, 1999. 225~230.
- [57] Wold S J, Burkness E C, Hutchison W D, *et al.* In-field monitoring of beneficial insect populations in transgenic corn expressing a *Bacillus thuringiensis* toxin. *J. Entomol. Sci.*, 2001, **36**: 177~187.
- [58] Duan J J, Head G, McKee M J, *et al.* Evaluation of dietary effects of transgenic corn pollen expressing Cry3Bb1 protein on a non-target ladybird beetle, *Coleomegilla maculata*. *Entomol. Exp. Appl.*, 2002, **104**: 271~280.
- [59] Gary L R, Andrew S J, Jennifer R, *et al.* Transgenic Bt potato and conventional insecticides for Colorado potato beetle management: comparative efficacy and non-target impacts. *Entomol. Exp. Appl.*, 2001, **100**: 89~100.
- [60] Raymond J C C. Bt transgenic crops: Risks and benefits. *Integrated Pest Management Review*, 2000, **5**: 151~173.
- [61] Hilbeck A, Baumgartner M, Fried P M, *et al.* Effects of transgenic *Bacillus thuringiensis* corn-fed prey on mortality and development time of immature *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae). *Environ. Entomol.*, 1998, **27**: 480~487.
- [62] Hilbeck A, Moar W J, Pusztai-Carey M, *et al.* Toxicity of *Bacillus thuringiensis* Cry1Ab toxin to the predator *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae). *Environ. Entomol.*, 1998, **27**: 1255~1263.
- [63] Hilbeck A, Moar W J, Pusztai-Carey M, *et al.* Prey-mediated effects of Cry1Ab toxin and protoxin and Cry2A protoxin on the predator

Chrysoperla carnea. *Entomol. Exp. Appl.*, 1998, **91**: 305~316.

[64] Dutton A, Klein H, Romeis J. Prey-mediated effects of *Bacillus thuringiensis* spray on the predator *Chrysoperla carnea* in maize. *Biological Control*, 2003, **26**: 209~215.

[65] Birch A N E, Geoghegan I E, Majerus M E N, *et al.* Tri-trophic interactions involving pest aphids, predatory 2-spot ladybirds and transgenic potatoes expressing snowdrop lectin for aphid resistance. *Mol. Breed.*, 1999, **5**: 75~83.

[66] Johnson M T, Gould F. International of genetically engineered host plant resistance and natural enemies of *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) in tobacco. *Environ. Entomol.*, 1992, **21**: 586~597.

[67] Johnson M T. Interaction of resistant plants and wasp parasitoids of Tobacco budworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.*, 1997, **26**: 207~214.

[68] Baur M E, Boethel D J. Effect of Bt-cotton expressing *Cry1A(c)* on the survival and fecundity of two hymenopteran parasitoids (Braconidae: Encyrtidae) in the laboratory. *Biological Control*, 2003, **26**: 325~332.

[69] Yang Y Z, Yu Y S, Ren L, *et al.* Effect of Bt transgenic cotton on parasitism of cotton bollworm. *Entomological Knowledge*, 2001, **38**: 435~440.

[70] Zhang H, Wang C Y, Chen J Q. Effects of transgenic Bt cottons on the parasitoid in tri-trophic system. *Rural Eco-Environment*, 2003, 55~57.

[71] Bernal J S, Griset J G, Gillogly P O. Impacts of development on Bt maize-intoxicated hosts on fitness parameters of a stem borer parasitoid. *J. Entomol. Sci.*, 2002, **37**: 27~34.

[72] Losey J E, Rayor L S, Carter M E. Transgenic pollen harms monarch butterfly. *Nature*, 1999, **399**: 214.

[73] Hansen Jesse L C, Obrycki J J. Field deposition of Bt transgenic corn pollen; lethal effects on the monarch butterfly. *Oecologia*, 2000, **125**: 241~248.

[74] Stanley-Horn D E, Dively G P, Hellmich R L, *et al.* Assessing the impact of *Cry1Ab*-expressing corn pollen on monarch butterfly larvae in field studies. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2001, **98**: 11931~11936.

[75] Hellmich R L, Siegfried B D, Sears M K, *et al.* Monarch larvae sensitivity to *Bacillus thuringiensis*-purified proteins and pollen. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2001, **98**: 11925~11930.

[76] Koch R L, Hutchison W D, Venette R C. Survival of monarch butterfly *Danaus plexippus* (Nymphalidae), larvae on milkweed near Bt cornfields. *J. Lep.Soc.*, 2003, **57**: 92~99.

[77] Oberhauser K S, Prysby M D, Mattila H R, *et al.* Temporal and spatial overlap between monarch larvae and corn pollen. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2001, **98**: 11913~11918.

[78] Wraight C L, Zangerl A R, Carroll M J, *et al.* Absence of toxicity of *Bacillus thuringiensis* pollen to black swallowtails under field conditions. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2000, **97**: 7700~7703.

[79] Hansen Jesse L C. and Obrycki J J. Assessment of the non-target effect of transgenic Bt corn pollen and anthers on the Milkweed tiger moth, *Euchatias egle* Drury (Lepidoptera: Arctiidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 2002, **75**: 55~58.

[80] Felke M, Lorenz N, Langenbruch G A. Laboratory studies on the effects of pollen from Bt-maize on larvae of some butterfly species. *J. Appl. Entomol.*, 2002, **126**: 320~325.

[81] Kareica P. Transgenic plants on trial. *Nature*, 1993, **363**: 580.

[82] Giroux S, Cote J C, Vincent C, *et al.* Bacteriological insecticide M-One effects on predation efficiency and mortality of adult *Coleomegilla maculata lengi* (Coleoptera: Coccinellidae). *J. Econ. Entomol.*, 1994, **87**: 39~43.

[83] Blumberg D, Navon A, Keren S, *et al.* Interactions among *Heliocoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae), its larval endoparasitoid *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconmidae), and *Bacillus thuringiensis*. *J. Econ. Entomol.*, 1997, **90**: 1181~1186.

[84] Yan F M, Xu C R, Bengtsson M, *et al.* Volatile compositions of transgenic Bt cotton and their electrophysiological effects on the cotton bollworm. *Acta Entomologica Sinica*, 2002, **45**: 425~429.

[85] Lisansky S. Microbial biopesticides. Microbial Insecticides: Noverlty or Necessity? *BCPC Symp. Proc.*, 1997, **68**: 3~19.

参考文献:

[7] 邓曙东, 徐静, 张青文, 等. 转 Bt 基因棉对非靶标害虫及害虫天敌种群动态的影响. *昆虫学报*, 2003, **46**: 1~5.

[10] 崔金杰, 夏敬源. 转 Bt 基因棉对天敌种群动态的影响. *棉花学报*, 1999, **11**(2): 84~91.

[11] 崔金杰, 夏敬源. 一熟转 Bt 基因棉田主要害虫及天敌的发生规律. *植物保护学报*, 2000, **7**: 141~145.

[13] 万力数据, 崔金杰, 夏敬源, 等. 中国北方棉区转基因抗虫棉对棉蚜及其两种天敌的影响. *棉花学报*, 2002, **14**: 175~179.

[14] 崔金杰, 夏敬源, 马艳. 转双价基因(*Cry1Ac+CpTI*)抗虫棉(ZGK9712)对小地老虎抗性研究. *棉花学报*, 2002, **14**: 3~7.

- [15] 刘向东, 翟保平, 张孝羲, 等. 转基因棉对棉蚜繁殖与取食行为的影响. 南京农业大学学报, 2002, 25(3): 27~30.
- [19] 刘志诚, 叶恭银, 胡萃. 转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因籼稻对稻田节肢动物群落影响. 昆虫学报, 2003, 46: 454~465.
- [20] 刘志诚, 叶恭银, 胡萃. Bt 水稻对主要非靶标害虫和蜘蛛优势种田间种群动态的影响. 植物保护学报, 2002, 29: 138~143.
- [21] 陈茂, 叶恭银, 胡萃, 等. Bt 水稻对飞虱和叶蝉及其卵寄生蜂扩散规律的影响. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2003, 29: 29~33.
- [22] 崔旭红, 焦晓国, 张国安, 等. 转 Bt 基因水稻对稻飞虱及蜘蛛种群数量的影响. 华中农业大学学报, 2002, 21: 356~358.
- [25] 樊龙江, 吴月友, 庞洪泉, 等. 转基因 Bt 水稻花粉在桑叶上的自然飘落浓度. 生态学报, 2003, 23: 827~833.
- [26] 王忠华, 倪新强, 徐孟奎, 等. Bt 水稻“克螟稻”花粉对家蚕生长发育的影响. 遗传, 2001, 23: 463~466.
- [27] 李文东, 叶恭银, 吴孔明, 等. 转抗虫基因棉花和玉米花粉对家蚕生长发育影响的评价. 中国农业科学, 2002, 35: 1543~1549.
- [28] 李文东, 吴孔明, 王小奇, 等. 转 *CryIAC* 和 *CryIA+CpTI* 基因棉花花粉对柞蚕生长发育影响的评价. 农业生物技术学报, 2003, 11: 489~493.
- [29] 王中华, 舒庆尧, 崔海瑞, 等. Bt 转基因水稻米粉对家蚕生长发育及中肠亚显微结构的影响. 中国农业科学, 2002, 35: 714~718.
- [46] 崔金杰, 夏敬源. 麦套夏播转 Bt 基因棉田主要害虫及其敌的发生规律. 棉花学报, 1998, 10: 255~262.
- [47] 吴孔明. 转 Bt 棉田害虫综合治理. 贾士荣主编, 转基因棉. 北京: 科学出版社, 北京. 2001, 219~224.
- [48] 万方浩, 刘万学, 郭建英. 不同类型棉田棉铃虫天敌功能团的组成及时空动态. 生态学报, 2002, 22: 935~942.
- [49] 秦秋菊, 李国平, 杨向东, 等. 转 Bt 基因棉对棉铃虫及其天敌发生的影响. 河北农业大学学报, 2002, 25(2): 57~60.
- [69] 杨益众, 余月书, 任璐, 等. 转基因棉花对棉铃虫天敌寄生率的影响. 昆虫知识, 2001, 38: 435~437.
- [84] 阎凤鸣, 许崇任, M BENGSSON, 等. 转 Bt 基因棉挥发性气味的化学成分及其对棉铃虫的电生理活性. 昆虫学报, 2002, 45: 425~429.