

# 转基因作物对害虫和天敌影响的研究概况

肖能文<sup>1</sup>, 陈法军<sup>2</sup>, 吴刚<sup>3</sup>, 李俊生<sup>1\*</sup>

(1. 中国环境科学研究院, 北京 100012; 2. 南京农业大学植保学院昆虫系, 江苏南京 210095; 3. 武汉理工大学生物系, 湖北武汉 430070)

**摘要** 综述了转基因作物的特征及其对靶标害虫、非靶标害虫的毒性及其寄主嗜好性、有益生物及天敌、生物群落及生态系统的影响, 为我国转基因作物的生态风险性评估和农业可持续发展提供科学依据。

**关键词** 转基因作物; 食物链; 靶标害虫; 生态系统; 可持续发展

**中图分类号** S433 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2009)28-13778-04

## Research Survey of the Impact of Transgenic Crops on Natural Enemies and Insect Pests

XIAO Neng-wen et al (Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012)

**Abstract** This paper summarizes the characteristics of genetically modified crops, its impact on the toxicities of the target pests and non-target pests, host preference, beneficial organisms and natural enemies, biological communities and ecosystem, thereby providing a scientific basis for the ecological risk assessment of transgenic crops in our country and sustainable agricultural development.

**Key words** Transgenic crops; Food chain; Target pests; Ecosystem; Sustainable development

自 Schnepf 和 Whiteley 首次从 Bt 中克隆 *Cry1A* 基因以来, 至今已有 130 多种杀虫晶体蛋白基因被报道。20 世纪 90 年代起, 我国开展了转基因植物培育, 已先后培育出多个品种, 如转 Bt 水稻(抗螟虫)<sup>[1-3]</sup>, 转 *CpTI* 和 *SCK* 基因水稻(抗螟虫)、转 *GNA* 基因水稻(抗飞虱)<sup>[4]</sup>, 并先后获得了大量的目标性状强、遗传和表达稳定、农艺性状优良的转基因水稻株系资源<sup>[5-6]</sup>。此外, 在转基因小麦培育(如转 *GNA* 抗蚜基因)<sup>[7]</sup>, 转基因玉米(主要为转 Bt 玉米)抗性评价及大豆新品种培育等方面已开展或即将开展了相关科研工作<sup>[8-9]</sup>。

一般而言, 转基因作物具有以下特征: ①转基因作物都具有 1 个选择标记基因; ②转基因作物中外源转基因插入位点和插入的拷贝数存在很大的差异; ③外源转基因转化植株中的表达具有时间和空间上的特异性, 其表达水平和稳定性随不同植株而异, 且受环境因素的影响; ④外源转基因与其他基因之间可能会发生相互作用; ⑤在转基因植株的后代中, 筛选基因与非筛选基因是协同分离的, 外源转基因整合在同一条染色体上, 但有时也会发生外源转基因的丢失、基因重组和基因扩增等现象; ⑥外源转基因往往具有多效性和次级效应, 对非编码性状产生明显的影响; ⑦转基因作物常会发生体细胞变异。目前, 对转基因植物与害虫发生关系的研究主要涉及 4 个方面: ①转基因植物对靶标害虫的影响; ②转基因植物对非目标害虫的毒性及其寄主嗜好性的影响; ③转基因植物对有益生物及天敌的影响; ④转基因作物对生物多样性及生态系统的影响。

### 1 转基因植物对靶标害虫的影响

近年来, 随着转基因技术的使用, 转基因植物已成为靶标害虫综合治理的重要措施<sup>[10-11]</sup>。如转基因棉花体内的 Bt 毒素可增加棉铃虫幼虫的死亡率和延缓其发育<sup>[12]</sup>。赵建周和赵奎军的研究发现, 转 Bt 杀虫蛋白基因棉花对棉铃虫杀

虫活性存在明显的时间差异和器官间差异, 其杀虫活性在华北地区的第 2 代棉铃虫发生期较高, 而在第 3、4 代发生期明显降低; 在不同器官之间, 花的杀虫效果最低。棉铃虫安孵幼虫从 Bt 棉的花上取食, 存活幼虫可继续取食棉铃, 其相对化蛹率达 28.1%, 并能正常羽化, 致使 Bt 棉在田间对第 3、4 代棉铃虫起到抗性汰选作用<sup>[13]</sup>。赵红盈等试验表明, 不同生育期转基因水稻主茎顶叶对二化螟(*Chilo suppressalis*)初孵幼虫表现出了很强的抗虫性。在灌浆期前, 取食转基因水稻顶叶的二化螟幼虫校正死亡率均在 90% 左右, 灌浆期后抗虫性有所下降, 校正死亡率在 60% 左右; 活体成株测定法评价结果表明, 转 *cry1Ac/CpTI* 双价抗虫水稻对二化螟表现出很高的抗虫性<sup>[14]</sup>。束春娥和孙洪武认为, 棉株各空间组织在不同发育阶段均能强力阻止棉铃虫取食, 表现出较高的抗虫效果; 棉株不同空间组织在同一时期毒性表达的差异, 以营养组织, 中、小蕾高于大蕾和铃; 同一组织毒性表达随着株生长而增高, 当发育成熟时, 达到最高, 随着棉株的衰老逐渐呈动态下降; 前后各阶段, 同一组织饲喂棉铃虫, 死亡所需要天数呈动态增加, 但最终生存率降低到一个较低水平<sup>[15]</sup>。崔金杰和夏敬源在室内研究了转 Bt 基因棉对棉铃虫抗性的时空动态及对棉铃虫幼虫的取食行为, 结果表明: 整个棉花生长期, 不同器官随着时间的变化其抗性有较大的差异, 如 7 月以后, 棉叶对棉铃虫的抗性由 6 月下旬的 100% 下降到 8 月初的 62.5%, 然后又逐渐回升, 但仍为下降的趋势; 从空间抗性来看, 营养器官的抗性高于繁殖器官, 接虫 24 h 后, 棉铃虫幼虫在转基因棉繁殖器官上分布数量较多<sup>[16]</sup>。

根据协同进化理论, 转基因抗病虫作物的应用将会面临目标病虫害对抗性植物的适应和产生抗性的问题。通常选择压力越大, 害虫抗性产生得越快。一般而言, Bt 毒蛋白在植物各营养器官中通常是高剂量的持续表达, 这样可提高对害虫的选择压力, 促使害虫对 Bt 作物产生抗性, 从而削弱 Bt 作物的经济效益和优势。但通过制备转不同 Bt 基因的植物来延长害虫抗性的产生也不可行, 因为害虫普遍存在多重抗性和交互抗性。此外, 抗虫转基因作物的大量种植, 还可能发生目标害虫的“行为抗性”和寄主转移现象。一方面, 害虫

**基金项目** 转基因生物新品种培育重大专项(2008ZX08011-002, 2008ZX08012-005); 国家自然科学基金(30800724); 武汉理工大学校基金(471-38650235, xjj2007055)。

**作者简介** 肖能文(1973-), 男, 博士, 副研究员, 从事生态毒理学和转基因生物的生态风险评价研究。\* 通讯作者。

**收稿日期** 2009-06-03

可能区分 Bt 毒蛋白在植株不同部位的表达量,从而选择性地取食 Bt 毒素含量较低的部位,提高种群的存活率;另一方面,如果目标害虫寄主植物来源较广,在不适口的情况下可转移至非转基因作物上危害。目前尚无证据表明靶标害虫对转基因植物产生抗性,对我国华北棉田棉铃虫抗性的长期监测(1994~2002 年)表明:自 1997 年推广 Bt 棉以来,Bt 棉田棉铃虫对 Bt 的抗性未见显著提高,由于化学农药使用量减少,Bt 棉田棉铃虫对高效氯氟氰菊酯、辛硫磷和硫丹的抗药性甚至大大降低<sup>[17]</sup>。因此,应提倡通过提供非转基因作物庇护所、转基因作物品种的变化等策略,来预防和应对目标害虫对转基因植物产生抗性。

## 2 转基因植物对非目标害虫的毒性及其寄主嗜好性的影响

转基因植物本身及其转入基因编码产物不仅会对目标生物起作用,还有可能会对非目标生物产生直接毒性作用,或通过食物链和食物网对非目标生物产生间接影响。Wu 等在室内用 Bt 棉(GK-12)及其亲本常规棉(*Simian-3*)连续饲养甜菜夜蛾 3 代,研究各代甜菜夜蛾的生长发育、繁殖及其营养效应。结果表明:与取食常规棉的对照相比,甜菜夜蛾幼虫连续 3 代取食 Bt 棉后,其各代幼虫历期均显著延长,蛹重显著降低;但第 3 代的成活率和成虫单雌产卵量较第 1 代显著增加<sup>[18]</sup>。Carmencita 等研究表明,Bt 毒素并没有影响褐飞虱及其天敌黑肩绿盲蝽的适合度<sup>[19]</sup>。转 Bt 基因水稻对稻飞虱和稻田蜘蛛无不良影响,而且因为转 Bt 基因水稻对水稻螟虫的控制而有利于稻飞虱的生长发育和繁殖。同时,在转 Bt 基因水稻田中,由于靶标害虫二化螟、三化螟和稻纵卷叶螟等数量的减少,稻飞虱成了蜘蛛的主要捕食对象,使之能够在转基因稻田中生存并建立种群,进而在转基因稻田中,蜘蛛类群仍可保持较好的生物防控作用<sup>[20]</sup>。吴刚研究发现,转 Bt 基因棉花对非靶标害虫—棉蚜体内的超氧化物歧化酶和过氧化氢酶含量也存在显著的影响<sup>[21]</sup>。另外,转 Bt 基因水稻对稻田节肢动物群落的影响明显弱于化学杀虫剂,利用转 Bt 基因水稻防治水稻螟虫和稻纵卷叶螟等鳞翅目害虫比使用化学杀虫剂更有利于保持稻田节肢动物群落的稳定性和保护稻田中的害虫天敌<sup>[22]</sup>。焦晓国等以转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻汕优 63 为材料,亲本汕优 63 为对照,在田间自然感虫条件下研究汕优 63/Bt 对稻田几种非靶标害虫种群消长动态的影响,结果表明:除少数情况下与对照品种没有显著差异外,稻叶蝉(黑尾叶蝉 *Nephotettix cincticeps* (Uhler) 和二点黑尾叶蝉 *N. viridescens* (Distant)) 混合种群数量通常显著高于对照品种,稻飞虱和叶蝉成为汕优 63/Bt 上的主要害虫<sup>[23]</sup>。在转 Bt 基因棉田中,除棉蓟马外,其他非靶标害虫(主要是刺吸性害虫)的种群发生数量呈明显的上升趋势,转 Bt 基因棉对于斜纹夜蛾与烟粉虱这 2 种近几年对棉花危害有加重趋势的害虫,在大田中没有表现出抗性。因此,由于转基因作物对目标害虫具备很强的针对性,目标害虫的种群数量下降,导致生物群落中种与种间竞争格局发生变化,某些非目标害虫由于其较强的适应性而成为主要害虫<sup>[24]</sup>。

另外,转基因植物对非靶标生物的研究集中在对稻田节肢动物群落的稳定性,以及对优势天敌和非靶标害虫取食与

产卵行为、生长发育与繁殖以及种群动态等方面的影响。大量研究表明,转基因作物不会对非靶标生物种群结构和种群数量造成明显影响<sup>[25-30]</sup>。转 *SCK + Cry1Ac* 基因抗虫水稻对非靶标害虫褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 和白背飞虱 *Sogatella fucifera* 的若虫发育历期、初羽化成虫鲜重、羽化率、短翅率、成虫产卵量、卵受精率和单雌子代等生物学指标无显著影响,这表明该转基因水稻引发非靶标害虫稻飞虱灾变的风险较小<sup>[31]</sup>。刘雨芳认为,转基因水稻对稻田捕食性节肢动物亚群落的物种组成、优势种组成及种群数量没有显著影响,并能提高稻田中捕食性节肢动物的发生数量,尤其在水稻黄熟期能显著提高稻田中捕食性节肢动物亚群落的数量,在成熟收割前期能显著提高稻田中捕食性节肢动物亚群落的物种丰富度<sup>[32]</sup>。

由此可见,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。种植转基因抗虫作物,虽然减少了化学农药的使用,但客观上也使非靶标害虫种群数量上升,还需进一步深入开展转基因抗虫作物的生态安全性评价研究,为充分发挥其在害虫综合治理中的作用提供保障<sup>[33]</sup>。

## 3 转基因植物对有益生物及天敌的影响

转基因植物对有益生物及天敌的影响主要包括:转基因作物表达的毒蛋白或改性蛋白对天敌存活和发育的直接毒害,通过害虫转基因作物表达的毒蛋白或改性蛋白对天敌产生的间接毒害,天敌对转基因作物上的目标害虫行为、生理、生殖的反应,天敌种类及种群数量的变化,天敌群落结构和种群动态的变化等<sup>[17]</sup>。李保平等对 16 种捕食性和 7 种寄生性天敌昆虫个体进行的毒性测定表明,转基因植物对天敌昆虫没有直接毒性;取食了转基因植物的猎物对大部分捕食性天敌昆虫个体无毒副作用;转 Bt 基因棉花、玉米和马铃薯田中主要广谱捕食性天敌种群数量等于或显著高于常规田,生测中对普通草蛉的副作用并未使其大田种群受到不良的影响;寄生性天敌昆虫种群数量除在个别 Bt 棉田中明显减少外,在其他 Bt 作物田中均等于或高于常见田,除个别棉田外,未发现 Bt 作物田中天敌群落受到不良影响<sup>[34]</sup>。另外,针对捕食性天敌,多数研究表明取食了转基因作物的植食性昆虫猎物对捕食性昆虫的个体生长发育、生殖、捕食行为等特性均无不良影响;转基因植物花粉和汁液对捕食性天敌没有直接毒性<sup>[24]</sup>。王世贵等概述了转 Bt 基因的抗虫植物对天敌的影响,特别是天敌与转 Bt 基因抗虫植物的协同控害作用及其对寄生昆虫抗性发展的影响,发现转 Bt 基因抗虫植物对天敌并无明显不利的影响,但转 Bt 基因抗虫植物与天敌的协同控害作用表现出拮抗性、加和性及增效性等多种形式,这种协同作用可能还将影响到害虫对转 Bt 基因抗虫植物的速率<sup>[35]</sup>。但也有研究表明:转基因抗虫植物对捕食性昆虫生物学特性产生不利影响,转基因植物通过食物链对非靶标生物,如捕食者和寄生者可能产生负面影响<sup>[36-37]</sup>。杨益众等试验结果表明:无论是第 2 代棉铃虫发生期间还是第 3、4 代棉铃虫发生期间,在棉铃虫卵期或者幼虫期,转基因棉花品种(系)的棉铃虫卵、幼虫寄生率均显著低于常规棉花品种上的寄生率;棉铃虫卵期寄生蜂主要是拟澳洲赤眼蜂,幼虫

寄生蜂为棉铃虫齿唇姬蜂等,可见,转基因棉对棉铃虫寄生性天敌存在非亲和性<sup>[38]</sup>。Birch 利用转 Bt 基因马铃薯饲养蚜虫作为瓢虫的猎物,转基因马铃薯导致蚜虫繁殖力降低约 1/3,进而造成瓢虫雌虫寿命缩短了一半<sup>[39]</sup>。Hilbeck 等用转 Bt 玉米饲养欧洲玉米螟作为草蛉的饲料,发现草蛉死亡率增加了 1/5<sup>[40]</sup>。

迄今,在转基因作物对天敌种群和群落的影响中,多数研究表明:转基因作物对田间捕食性天敌和寄生性天敌种群数量或群落组成的影响较小,此外,对天敌的生态功能也未见显著影响。但也有研究表明,转基因作物田间天敌群落发生显著变化,如:转 Bt 基因玉米田和转 *Cry3A* 基因马铃薯田的步甲数量均明显少于常规作物田;转 Bt 基因棉田龟纹瓢虫等捕食性天敌与寄生蜂的种群数量下降,天敌亚群落的多样性显著降低<sup>[17]</sup>。姜永厚等研究了转 Bt 基因水稻表达的毒蛋白在害虫及其捕食性天敌体内的积累动态,结果表明:Bt 毒蛋白可以沿水稻-害虫-天敌食物链进行传递<sup>[30]</sup>。陈茂等研究也表明,转 Bt 杀虫蛋白可通过水稻转移至褐飞虱,再转移至拟水狼蛛,并存在明显的“生物富集”现象。由此可见,转基因 Bt 毒蛋白可以通过食物链传递并且富集,对食物链的高级阶元存在着潜在的生态风险<sup>[41]</sup>。

另外,转基因植物的大面积推广,其花粉对家蚕等经济昆虫和传粉蜂类的潜在影响受到关注。转基因抗虫植物表达的杀虫蛋白不仅作用于目标害虫,也必然影响到天敌的生活力,种植转基因植物必须与天敌协调共存,才能融入有害生物的综合治理(IPM)体系。家蚕(*Bombyx mori*)和柞蚕(*Antheraea pernyi*)是我国的重要经济昆虫,与 Bt 作物的靶标害虫同属鳞翅目。Bt 作物的花粉会飘落到柞树或桑树上,特别是我国南方养蚕地区的传统作物种植模式是桑稻间种。所以,Bt 作物的大面积推广可能会对这 2 种经济昆虫造成不良影响。自然界 75%~85% 的显花植物是虫媒花,随着转基因植物种类的增加和种植面积的迅速扩大,蜂类等传粉昆虫受影响的可能性也越来越大,特别是抗虫转基因植物对传粉蜂类的影响<sup>[17]</sup>。目前,转基因植物对蜂类的安全性评估已在不同层次展开,抗性转基因植物对蜂类间接影响的研究集中于转基因植物对蜜蜂取食偏好性的影响,目前未发现转基因植物对蜜蜂取食行为产生显著影响。根据现有研究,转基因植物对蜂类的影响与转基因植物的生物学特征、目的基因的类型和性质、转基因在植物不同部位的表达特异性及表达量等密切相关。

随着转基因技术的发展和转基因作物商品化应用的增多,土壤生态系统的功能是否正常直接关系到农业系统的稳定,转基因植物对土壤中生物存在的潜在危害及可能造成的对土壤生态系统的影响也成为研究热点,但至今并没有确切证据证实当前释放的转基因植物(包括抗除草剂和抗虫作物)对土壤生态系统具有重大的直接影响<sup>[42]</sup>。转基因植物对土壤微生物的直接影响取决于转基因植物产生的外源蛋白质的作用范围及其在土壤环境中的积累量。由于外源基因的导入和表达,转基因植物的代谢、生理生化性质及根系分泌物组成可能产生变化,这些变化将对土壤微生物产生间接影响。目前,国内外这方面的报道较少,结论也不一致。

如 Bt 棉可提高土壤中细菌和真菌的数量;不同生育期 Bt 棉根际微生物的数量与对照差异不显著;Bt 水稻田土壤中真菌数量提高,细菌数量显著降低,放线菌数量没有显著变化;Bt 水稻对土壤中反硝化细菌和产甲烷细菌种群有显著抑制作用,对厌氧发酵细菌种群有显著刺激作用,对厌氧固氮细菌种群有一定刺激作用,因此,转基因植物对土壤微生物区系的影响还有待进一步研究<sup>[17]</sup>。此外,土壤动物功能群在土壤物质转化及养分释放中起着重要作用,可反映不明污染物在生态系统中造成的影响,土壤微生物的变化可影响到土壤动物的数量和分布。近年来已发现转基因植物会影响土壤动物群落,如 Bt 玉米影响土壤弹尾目昆虫的繁殖率;转 *GNA* 和 *Con A* 基因马铃薯可降低土壤微生物和原生动物的活性;转基因烟草增加土壤线虫的密度,导致土壤动物群落和植物残留物分解的改变;Bt 棉提高土壤线虫和分解者的密度;转几丁质酶和葡聚糖酶基因水稻可降低弹尾目昆虫(*Folsomia candida*)的密度,提高弹尾目(*Sinella curviseta*)的密度<sup>[17]</sup>。

转基因植物对有益生物及天敌存在的潜在危害及可能造成的对“转基因植物-害虫-天敌”生物链的影响迄今仍无定论。随着转基因植物的推广种植,品种趋于多样化,对田间有益生物、天敌及土壤微生物区系的影响也有待进一步研究。

#### 4 转基因作物对生物群落及生态系统的影响

在生态环境中稳定下来的转基因作物,可能会在生态系统中通过食物链产生累积、富集和级联效应。转基因作物由于有较强的针对性和专一性,会使生物群落结构和功能发生变化,一些物种种群数量下降,另一些物种数量急剧上升,导致生态系统均匀度和生物多样性降低,系统不稳定,影响正常的生态营养循环流动系统。转基因植物对生物多样性和生态系统的影响可能是微妙的、难以觉察的,需要长期的监测和研究<sup>[17]</sup>。刘雨芳等发现转基因水稻对害虫的物种丰富度、个体数量、多样性与均匀度时间动态都有一定程度的影响,但生长全期的调查结果显示:与对照组相比较,它们对水稻害虫群落的这些参数均无显著影响,且转基因水稻田与各自对照田在害虫与主要害虫物种组成上具有较高的相似性,靶标害虫种群数量的降低,并未对水稻害虫群落的组成与结构产生明显的影响,也没有引起优势种成分的变化<sup>[43]</sup>。Wu 等的最新研究发现,过去 10 a 间,中国北方大规模种植的 Bt 棉不仅降低了棉花害虫的数量,而且还减少了周边没有进行 Bt 改良的农作物的虫害,表明 Bt 棉可能是未来控制农作物病虫害、提高农作物产量的新途径<sup>[44]</sup>。转 Bt 玉米的花粉对濒危蝴蝶黑脉金斑蝶(*Danus plexippus*)具有明显毒副作用,玉米扬花季节飘落的 Bt 玉米花粉会对金斑蝶幼虫产生毒性,可能威胁到该物种的生存。美国农业部专门组织了研究团队,在自然环境条件下就 Bt 玉米花粉对黑脉金斑蝶的潜在影响进行了全面评价,结果表明:综合考虑玉米田黑脉金斑蝶的比例、玉米扬花期与幼虫易感时期的重叠和 Bt 玉米的种植率,目前已商业化的大多数 Bt 玉米花粉对黑脉金斑蝶种群还不会构成威胁<sup>[17]</sup>。2001 年 9 月,墨西哥政府报告 Oaxaca 州的玉米受到 1 种未被批准在墨西哥种植的 Bt 玉米

基因的污染,在该州 22 个村庄的玉米样品中,15 个村庄的样品污染率达 3%~10%。由于墨西哥是玉米的起源中心,玉米种质资源特别丰富,且野外分布有多种能与玉米自然杂交的亲缘野生种—玉米草,因此该事件引起全球极大关注。此后美国科学家在 Nature 上报道了墨西哥玉米受到基因污染的分子证据,可见,墨西哥偏远地区的本土玉米品种无疑已经受到转基因的污染。此外,加拿大抗除草剂油菜事件、抗除草剂作物由于大量使用草甘膦除草剂对微生物群落产生负面影响<sup>[17]</sup>。

## 5 展望

综上所述,研究转基因植物通过食物链、食物网关系和群落结构等对靶标害虫、非靶标害虫、有益生物和天敌种群动态的影响,可客观评价转基因作物对农田生态系统潜在的环境风险及生物安全问题,明确近年来转基因作物非靶标害虫(如棉蚜、棉盲蝽)的暴发机理。因此,分析转基因植物对农田生态系统主要作物害虫种群发生动态的影响,有助于预测转基因作物主要害虫种群的时空变化和进行天敌的控害保益工作,为我国转基因植物的安全利用和政府决策提供科学依据。

## 参考文献

- [1] TU J M, ZHANG G A, DATTA K, et al. Field performance of transgenic elite commercial hybrid rice expression *Bacillus thuringiensis* 8-endotoxin [J]. *Nat Biotechnol*, 2000, 18: 1101–1104.
- [2] 卫剑文, 许新萍, 陈金婷, 等. 应用 Bt 和 SBTi 基因提高水稻抗虫性的研究[J]. *生物工程学报*, 2000, 16(5): 603–608.
- [3] 韩兰芝, 吴孔明, 彭于发, 等. 转基因抗虫水稻生态安全性研究进展[J]. *应用与环境生物学报*, 2006, 12(3): 431–436.
- [4] COUTY A, VINA G, CLARK S J. Direct and indirect sublethal effects of *Galanthus nivalis* agglutinin (GNA) on the development of a potato aphid parasitoid, *Aphelinus abdominalis* (Hymenoptera: Aphelinidae) [J]. *J Insect Physiol*, 2001, 47(6): 553–561.
- [5] 杨庆文. 转基因水稻的生物安全性问题及其对策[J]. *植物遗传资源学报*, 2003, 4(3): 261–264.
- [6] 蒋家焕, 郭奕明, 杨映根, 等. 转基因水稻的研究和应用[J]. *植物学通报*, 2003, 20(6): 736–744.
- [7] 徐琼芳, 田芳, 陈孝, 等. 转基因抗虫小麦中 *sgna* 基因的遗传分析及抗性鉴定[J]. *植物学报*, 2004, 30(5): 475–480.
- [8] 徐艳玲, 王振营, 何康来, 等. Bt 抗、感种群亚洲玉米螟幼虫取食 Bt 玉米后杀虫蛋白在其体内的组织分布与含量[J]. *昆虫学报*, 2007, 50(9): 957–961.
- [9] 韩兰芝, 白树雄, 赵建周, 等. 转基因抗虫棉花和玉米与节肢动物相关的生态安全性研究进展[J]. *昆虫学报*, 2007, 50(7): 727–736.
- [10] KOPPENHOFER A M, KAYA H K. Additive and synergistic interaction between entomopathogenic nematodes and *Bacillus thuringiensis* for scarab grub control [J]. *Biol Control*, 1997, 18(2): 131–137.
- [11] COVIELLA C E, MORGAN D J W, TRUMBLE J T. Interactions of elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen fertilization; effects on the production of *Bacillus thuringiensis* toxins in transgenic plants [J]. *Environ Entomol*, 2000, 29: 781–787.
- [12] FITT G P. Cotton pest management; part 3. An Australian perspective [J]. *Ann Rev Entomol*, 1994, 39: 543–562.
- [13] 赵建周, 赵奎军. 华北地区棉铃虫与转 Bt 杀虫蛋白基因棉花间的相互作用研究[J]. *中国农业科学*, 1998, 31(5): 1–6.
- [14] 赵红盈, 张永军, 吴孔明, 等. 转 CryIAb/CpTi 双价抗虫水稻 CryIAb 杀虫蛋白的表达特性及其对二化螟的毒杀效果[J]. *农业生物技术学报*, 2004, 12(1): 76–79.
- [15] 束春娥, 孙洪武, 孙以文. 转基因棉 Bt 毒性表达的时空动态及对棉铃虫生存、繁殖的影响[J]. *棉花学报*, 1998, 10(3): 131–135.
- [16] 崔金杰, 夏敬原. 转 Bt 基因棉对棉铃虫抗性的时空动态[J]. *棉花学报*, 1999, 11(3): 141–146.
- [17] 郭建英, 万方浩, 韩召军. 转基因植物的生态安全性风险[J]. *中国生态农业学报*, 2008, 16(2): 515–522.
- [18] WU G, HARRIS M K, GUO J Y, et al. Response of multiple generations of

- beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner), feeding on transgenic Bt cotton [J]. *J Appl Entomol*, 2008, 133: 90–100.
- [19] CARMENCITA C B, REMEDIOS M A, MICHAEL B C. Effect of rice lines transformed with *Bacillus thuringiensis* toxin genes on the brown plant hopper and its predator *Cyrtorhinus lividipennis* [J]. *Entomol Exp Appl*, 2002, 102: 21–28.
- [20] 崔旭红, 焦晓国, 张国安. 转 Bt 基因水稻对稻飞虱及蜘蛛种群数量的影响[J]. *华中农业大学学报*, 2002, 21(4): 356–358.
- [21] 吴刚. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对“作物-害虫-天敌”系统的影响[D]. 北京: 中国科学院, 2004.
- [22] 刘志诚, 叶恭银, 胡萃. 抗虫转基因水稻和化学杀虫剂对稻田节肢动物群落的影响[J]. *应用生态学报*, 2004, 15(12): 2309–2314.
- [23] 焦晓国, 崔旭红, 张国安. Bt 水稻对田间非靶标害虫种群动态的影响[J]. *昆虫知识*, 2006, 43(6): 774–776.
- [24] 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[J]. *昆虫学报*, 2003, 46(1): 1–5.
- [25] ARMER C A, BERRY R E, KOGAN M. Longevity of phytophagous heteropterid predators feeding on transgenic Bt-potato plants [J]. *Entomol Exp Appl*, 2000, 95(3): 329–333.
- [26] HEAD G, CHRISTOPHER R B, MARK E G, et al. CryIAb protein levels in phytophagous insects feeding on transgenic corn; implications for secondary exposure risk assessment [J]. *Entomol Exp Appl*, 2001, 99(1): 37–45.
- [27] RAPS A, KEHR J, GUGERLI P, et al. Immunological analysis of phloem sap of *Bacillus thuringiensis* corn and of the nontarget herbivore *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) for the presence of CryIAb [J]. *Mol Ecol*, 2001, 10(2): 525–533.
- [28] DUTTON A, KLEIN H, ROMEIS J, et al. Uptake of Bt-toxin by herbivores feeding on transgenic maize and consequences for the predator *Chrysoperla carnea* [J]. *Ecol Entomol*, 2002, 27(4): 441–447.
- [29] LUNDGREN J G, WIEDEMANN R N. Coleopteran-specific Cry3Bb toxin from transgenic corn pollen does not affect the fitness of a nontarget species, *Coleomegilla maculata* De Geer (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Environ Entomol*, 2002, 31(6): 1213–1218.
- [30] 姜永厚, 傅强, 程家安, 等. 转 Bt 基因水稻表达的毒蛋白 CryIAb 在害虫及其捕食者体内的积累动态[J]. *昆虫学报*, 2004, 47(4): 454–460.
- [31] 傅强, 王锋, 李冬虎, 等. 转基因抗虫水稻 MSA 和 MSB 对非靶标害虫褐飞虱和白背飞虱的影响[J]. *昆虫学报*, 2003, 46(6): 697–704.
- [32] 刘雨芳. 转 Bt 基因抗虫水稻的研究进展与生态安全评价[J]. *生命科学研究*, 2004, 8(4): 294–299.
- [33] 李丽莉, 王振营, 何康来, 等. 转基因抗虫作物对非靶标昆虫的影响[J]. *生态学报*, 2004, 24(8): 1793–1802.
- [34] 李保平, 孟玲, 万方浩. 转基因抗虫植物对天敌昆虫的影响[J]. *中国生物防治*, 2002, 18(3): 97–105.
- [35] 王世贵, 叶恭银, 胡萃. 天敌与转 Bt 基因抗虫植物的协同控害作用[J]. *昆虫知识*, 2001, 38(3): 161–168.
- [36] HILBECK A, BAUMBARTNER 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) [J]. *Environ Entomol*, 1998, 27(2): 480–487.
- [37] SCHULER T H, POPPY G M, KERRY B R, et al. Potential side effects of insect-resistant transgenic plants on arthropod natural enemies [J]. *Tibtech*, 1999, 17(5): 2150–2161.
- [38] 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[J]. *昆虫知识*, 2001, 38(6): 435–436.
- [39] BRICH A N E, GEOGHEGAN I E, MAJERUS M E N. Interactions between plant resistance genes, pest aphid populations and beneficial aphid predators. Scottish Crop Research Institute Annual Report 1996/1997 [M]. Scottish Crop Research Institute. Dundee, Scotland, 1997: 68–72.
- [40] HILBECK A, MOAR W J, PUSZATAI-CAREY M, et al. Toxicity of *Bacillus thuringiensis* CryIAb toxin to the predator *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae) [J]. *Environ Entomol*, 1998b, 27(5): 1255–1263.
- [41] 陈茂, 叶恭银, 卢新民, 等. CryIAb 杀虫蛋白在水稻-褐飞虱-拟水狼蛛食物链中转移与富集[J]. *昆虫学报*, 2005, 48(2): 208–213.
- [42] 李孝刚, 刘标, 韩正敏, 等. 转基因植物对土壤生态系统的影响[J]. *安徽农业科学*, 2008, 36(5): 1957–1960.
- [43] 刘雨芳, 苏军, 尤民生, 等. 转基因抗虫水稻对水稻害虫群落的影响[J]. *昆虫学报*, 2005, 48(4): 544–553.
- [44] WU K M, LU Y H, FENG H Q, et al. Suppression of cotton bollworm in multiple crops in China in areas with Bt toxin? containing cotton [J]. *Science*, 2008, 321(5896): 1676–1678.