

Bt 作物系统害虫发生演替研究进展

陆宴辉*, 梁革梅

(植物病虫害生物学国家重点实验室, 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100193)

摘要 自1996年以来的20年间,全球商业化种植Bt作物的国家增加到了25个。目前,种植应用的Bt作物主要是Bt棉花和Bt玉米,年种植面积约0.8亿hm²。Bt作物的大面积种植可能会带来害虫发生演替问题,国内外学术界对此高度关注。本文围绕这一核心问题,介绍了国内和国际的研究进展,同时对今后的研究进行了展望。以期为Bt棉花和Bt玉米的持续利用,以及其他Bt作物的推广应用提供经验与借鉴,进一步提升Bt作物在农作物害虫综合治理中的作用和地位。

关键词 Bt作物; 农田生态系统; 害虫; 地位演替; 综合治理

中图分类号: Q 943.2 **文献标识码:** A **DOI:** 10.3969/j.issn.0529-1542.2016.01.002

Research advance on the succession of insect pest complex in Bt crop ecosystem

Lu Yanhui, Liang Gemei

(State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract From 1996 to 2015, a total of 25 counties commercially planted Bt crops worldwide. Now, Bt cotton and Bt maize are widely planted, and their annual planting area amounts to 80 million hm². Bt crop planting may cause the succession of insect pest complex, and it has been an important topic of the risk assessment of Bt crops. This paper summarized the research progress, and proposed the future study. It will provide the experiences and valuable references for the sustainable use of Bt cotton and Bt maize, and next planting of other Bt crops, and promote the role of Bt crops in integrated management (IPM) of crop insect pests.

Key words Bt crop; agro-ecosystem; insect pest; status succession; integrated pest management

苏云金芽胞杆菌(*Bacillus thuringiensis*, 简称Bt)是一种革兰氏阳性土壤细菌,对鳞翅目、鞘翅目、双翅目等一些害虫具有较高杀虫活性。20世纪30年代,Bt生物制剂正式被商业化应用,迄今仍是世界上生产与应用规模最大的微生物杀虫剂。与其他生物杀虫剂一样,Bt生物制剂也有着药效慢、持效期短、易受环境影响、成本高等缺陷与不足,这是制约其大面积推广应用的主要因素。20世纪80年代,科学家从Bt中成功分离出杀虫晶体蛋白基因,进而利用基因工程技术培育了转Bt基因植物(简称Bt植物),使植物自身在各个生育期、整个植株中相对稳定和持久地表达产生Bt杀虫蛋白,成为生产Bt蛋白的生物工厂。Bt植物与Bt生物制剂一样都具有明显的

杀虫活性,开辟了利用Bt防治害虫的新途径^[1]。

1996年,全球首例Bt作物正式商业化种植,迄今已整整20年。借此机会,本文全面回顾全球及我国Bt作物的商业化种植过程、介绍Bt作物大规模种植可能带来的害虫种群发生演替问题及其国内外研究进展,同时对这一热点研究领域进行总结与展望,以期为已商业化Bt作物的长期性生态效应研究指明方向与理清思路,同时为今后其他转基因作物环境安全性研究提供借鉴并给予启示。

1 Bt作物商业化历史与现状

1.1 全球

1996年,美国率先商业化种植Bt棉花与Bt玉

米,澳大利亚和墨西哥也同时开始种植 Bt 棉花,当年 Bt 作物总面积为 120 万 hm^2 。随后,全球范围内 Bt 作物的种植面积迅速增加,2007 年 Bt 作物总面积达 0.41 亿 hm^2 ,较 1996 年增加了 33.67 倍。2014 年,全球共有 25 个国家种植 Bt 作物,面积为 0.79 亿 hm^2 ,占转基因作物总面积(1.82 亿 hm^2)的 43.41%;较 2013 年的 24 个国家 0.76 亿 hm^2 Bt 作物稍有增加,新增种植 Bt 作物的国家为孟加拉国。2013 年该国首次批准 Bt 茄子的种植,2014 年在批准后不到 100 d 内开始了商业化应用,全年共有 120 个小农户种植了 12 hm^2 Bt 茄子^[2]。目前商业化种植的 Bt 作物主要是 Bt 玉米和 Bt 棉花,2013 年全球这两种 Bt 作物种植面积分别为 0.51 亿和 0.25 亿 hm^2 。Bt 玉米有 17 个国家种植,主要包括美国、巴西、阿根廷等;Bt 棉花种植国有 16 个,主要有美国、澳大利亚、中国、印度和巴基斯坦等^[3]。

1.2 我国

Bt 棉花是我国迄今唯一商业化应用的转基因抗虫作物。1997 年开始商业化种植,当年种植面积仅为 10 万 hm^2 。随后,Bt 棉花在我国的种植规模快速增长,2003 年增加到 280 万 hm^2 ,2014 年扩增至 390 万 hm^2 ,占当年全国棉花总种植面积的 93%。其中,长江流域棉区和黄河流域棉区 Bt 棉花种植比率接近 100%。我国最早推广应用的 Bt 棉花品种来源于美国孟山都公司。1999 年国产 Bt 棉花品种通过安全性评价,并在河北、河南、山西、山东等 9 个省区得到推广应用。到 2002 年,国产 Bt 棉花品种的种植面积首次超过美国品种,达到我国 Bt 棉花总面积的 52%;随后国产 Bt 棉花品种推广面积继续扩大,2005 年这一比率超过了 73%;目前国产品种已占 98%以上,在我国市场中占绝对主导地位。近 20 年来,我国种植的 Bt 棉花所表达基因主要是 *cryIA* 或 *cryIAC*。

2 Bt 作物种植后害虫发生演替

农田生态系统中的昆虫种类多样,不同种类之间由于食物营养关系而形成食物链,多个食物链交叉构成食物网。食物链和食物网中的不同种类昆虫之间相互依存、相互影响,其中任何一种昆虫发生变化就会引起同一食物链上其他种类的变化,以至于影响整个食物网。此外,不同种类的昆虫之间还常存在种间竞争、互利等其他互作关系,一方的变化同

样将引起另一方的变化。Bt 作物种植用来控制靶标害虫的发生危害,将对处于优势地位的重大害虫种群发生水平及用于其防治的化学杀虫剂使用产生明显影响,从而可能对昆虫食物链、食物网结构以及昆虫种间生态位竞争等产生相应作用,最终将导致一些害虫的种群发生出现变化。

2.1 国际研究概况

Bt 作物对非靶标生物影响评价的国际通用程序是,从实验室到半田间再到田间,分层次、分阶段开展。如在实验室试验能确定受试非靶标生物对 Bt 蛋白不敏感,一般来说评价工作可以就此终止,依次类推^[4]。国外已有研究大部分是实验室试验,大量试验结果表明,Bt 蛋白杀虫专一性强,对非靶标害虫与天敌没有毒性^[5-6]。当然,其中也有一些截然相反的结论,主要由于试验方法或分析手段不正确所致^[7-9]。

对于商业化种植后的田间生态影响,主要关注的是靶标害虫、非靶标害虫以及天敌昆虫的种群消长动态。随着 Bt 棉花和 Bt 玉米的大面积种植,靶标害虫如棉花上的棉红铃虫(*Pectinophora gossypiella*)、玉米上的欧洲玉米螟(*Ostrinia nubilalis*)的区域性种群得到了有效控制,不仅 Bt 作物上危害明显减轻,而且同一种植区内其他非 Bt 寄主作物上种群发生也显著降低^[10-13]。Bt 棉花田和 Bt 玉米田杀虫剂使用量随之减少,从而降低了对天敌昆虫的毒杀作用,促进了田间天敌种群的保育^[13-14]。一个典型例子是:在美国亚利桑那州,随着 Bt 棉花的大面积种植,棉田杀虫剂使用减少,天敌昆虫的生物控害功能(尤其是寄生蜂对烟粉虱的控制效率)明显提升(Naranjo S E,私人通信)。当然,Bt 棉花和 Bt 玉米上也有一些次要害虫危害加重,上升成为主要害虫,其中已被大量研究证实的主要原因有两方面:一是广谱性杀虫剂的使用减少,二是靶标害虫数量锐减导致生态位空余^[15]。

同一作物不同种植区的害虫与天敌种类组成常存在明显差异,同时各地商业化种植的 Bt 作物的基因种类及其杀虫谱也不尽相同,因此各地呈现出的害虫发生演替的基本规律相同,但种群发生变化的害虫种类及其地位演替程度因地而异、各不相同。陆宴辉^[16]系统总结了美国、澳大利亚、印度、巴基斯坦等国 Bt 棉花种植后,棉田不同靶标害虫与非靶标害虫的种群地位演替趋势。在美国,一代 Bt(*CryIAC*)棉花控制了美洲棉铃虫(*Helicoverpa zea*)、烟芽夜蛾

(*Heliothis virescens*)、棉红铃虫的发生,二代 Bt (Cry1Ac + Cry2Ab, Cry1Ac + Cry1F)棉花增加了对甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)、草地贪夜蛾(*S. frugiperda*)的杀虫作用,而盲蝽类和蝽类非靶标害虫发生加重;在澳大利亚, Bt (Cry1Ac, Cry1Ac + Cry2Ab)棉花种植控制了棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)和澳洲棉铃虫(*H. punctigera*)的发生,但次要害虫绿淡盲蝽(*Creontiades dilutus*)、稻绿蝽(*Nezara viridula*)、叶蝉、蓟马等上升为主要害虫。在印度, Bt (Cry1Ac, Cry1Ac + Cry2Ab, Cry1Ab + Cry1A)棉花对棉铃虫、翠纹金刚钻(*Earias fabia*)、棉红铃虫等靶标害虫起到了很好的控制作用,但盲蝽、扶桑绵粉蚧(*Phenacoccus solenopsis*)、烟蓟马(*Thrips tabaci*)、烟粉虱(*Bemisia tabaci*)等害虫逐步占据主导地位。在巴基斯坦, Bt 棉花大面积应用后棉铃虫、棉红铃虫、埃及金刚钻(*E. insulana*)、绿带金刚钻(*E. vitella*)等害虫的危害减轻,而烟粉虱、烟蓟马、叶蝉、扶桑绵粉蚧等刺吸性害虫比较严重。Hellmich 等^[11]对美国等国家 Bt 玉米上的靶标害虫种类、不同非靶标害虫发生演替趋势也分别作了介绍。

2.2 我国研究进展

在我国 Bt 棉花商业化种植初期,大量的研究工作集中在 Bt 棉花对靶标害虫的控制作用、Bt 棉花对非靶标害虫与天敌个体发育繁殖及田间种群发生的影响、Bt 棉花对田间节肢动物多样性的影响等方面。结果表明, Bt 棉花对主要靶标害虫棉铃虫、棉红铃虫有着显著的毒杀作用,能有效控制其田间种群的发生;对棉大卷叶螟(*Sylepta derogate*)、亚洲玉米螟(*Ostrinia furnacalis*)、造桥虫、金刚钻也有较好的控制作用,对甜菜夜蛾有一定控制作用但明显不及前者。Bt 棉花上斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)、小地老虎(*Agrotis ypsilon*)等鳞翅目害虫以及棉蚜(*Aphis gossypii*)、盲蝽等其他害虫类群的生长发育、繁殖与常规亲本对照没有显著差异。Bt 蛋白对天敌昆虫没有直接的负面作用,靶标害虫的专性天敌如棉铃虫幼虫寄生蜂中红侧沟茧蜂(*Microplitis mediator*)由于靶标害虫自身在 Bt 蛋白上生长不良进而影响天敌的存活与生长,瓢虫、草蛉、捕食蝽、蜘蛛等广谱性天敌以及其他非靶标害虫的专性天敌昆虫没有受到明显影响。田间调查表明, Bt 棉花和常规亲本对照上非靶标害虫与主要天敌种群发生没有差异,同时

两者之间的节肢动物多样性也没有差异^[17]。除了上述主要研究结果以外,也有一些研究报道了 Bt 棉花对个别非靶标害虫或天敌昆虫的生长发育与种群生长有明显影响的现象,但都缺乏进一步的研究与证实,以及类似研究之间、室内研究与田间调查之间的相互支持与印证。

随着 Bt 棉花的连续种植,其研究重点从之前的短期评估转向长期监测,研究对象由昆虫单一种群逐步扩展到食物链以及食物网,研究规模从田间的小区试验扩大到农田生态系统的区域性研究,同时综合考虑了 Bt 棉花种植后田间农事操作管理变化等因素带来的综合生态效益。主要研究进展有如下三方面:

(1)棉铃虫和棉红铃虫种群 系统监测了华北 Bt 棉花种植区靶标害虫棉铃虫区域性种群消长动态,分析了 Bt 棉花对棉铃虫种群发生的生态调控作用^[18]。研究表明,随着 Bt 棉花种植年份的延长以及种植比率的增加, Bt 棉田棉铃虫种群密度显著降低、世代重叠现象逐步消失,同时棉铃虫在棉花、玉米、大豆等非 Bt 寄主作物上的发生数量同样明显下降。主要原因是:棉铃虫成虫具有趋花产卵习性,使 6 月份进入蕾花期的棉花成为棉铃虫最主要的产卵作物,而华北地区 Bt 棉花的大规模种植在整个农田生态系统中形成了 6 月中下旬集中“诱卵杀虫”的棉铃虫“死亡陷阱”,从而破坏了其季节性寄主转换的食物链,高度抑制了棉铃虫区域性种群发生以及在多种作物上的危害。

与华北地区的多食性棉铃虫一样, Bt 棉花大面积种植后长江流域棉区的单食性棉红铃虫种群也取得了区域性控制的效果,不仅仅 Bt 棉花棉红铃虫的发生危害大幅度减轻,而且在同一区域的常规棉花上棉红铃虫种群数量也明显降低^[19]。重大靶标害虫棉铃虫和棉红铃虫的有效控制,导致 Bt 棉田广谱性杀虫剂使用量明显下降。

(2)捕食性天敌与棉蚜食物链 系统监测了华北地区 Bt 棉田广谱捕食性天敌(包括瓢虫、草蛉和蜘蛛)及其主要捕食对象——棉蚜伏蚜的种群演化规律,分析了相应的生态学机制^[20]。模拟研究表明, Bt 棉花与常规棉花上捕食性天敌与棉蚜的种群发生数量没有明显差异;与不施药的棉田相比,施药防治棉铃虫后捕食性天敌的发生数量显著降低、而棉蚜密度显著提高;说明 Bt 棉花对天敌和棉蚜发生

没有直接影响作用,而杀虫剂的大量使用将压低天敌种群而诱导棉蚜再猖獗。区域性监测研究表明,随着 Bt 棉花的大面积种植以及棉田化学杀虫剂的减少使用,棉田捕食性天敌的种群数量快速上升,从而捕食性天敌的控害功能明显增强,有效抑制了伏蚜的种群发生。同时,棉田捕食性天敌种群数量的增加,促进了大豆、花生、玉米等邻近作物田中天敌种群的建立和扩增,将有助于提升整个农业生态系统中天敌昆虫的生物控害功能。

(3)盲蝽与捕食性食物网 系统监测了华北地区 Bt 棉花大面积种植后非靶标害虫盲蝽在棉花等多种寄主作物上的种群发生趋势,并深入解析了其地位演替的生态学机制^[21]。模拟研究表明,与常规棉花相比,Bt 棉花本身对盲蝽种群发生没有明显影响;而常规棉田防治棉铃虫使用的广谱性化学农药能有效控制盲蝽种群发生,起到兼治作用。区域性监测发现,棉田盲蝽的发生数量随着 Bt 棉花种植比率提高而不断上升,而且盲蝽种群数量与棉铃虫化学防治次数之间呈显著负相关。这说明 Bt 棉花种植后防治棉铃虫化学农药使用的减少直接导致棉田盲蝽种群上升、为害加重。同时发现,Bt 棉田盲蝽种群暴发波及同一生态系统中枣、苹果、梨、桃、葡萄等其他寄主作物,呈现出多作物、区域性灾变趋势。

最近研究发现,我国盲蝽优势种绿盲蝽(*Apolygus lucorum*)、中黑盲蝽(*Adelphocoris suturalis*)是杂食性昆虫,他们不仅能取食植物,而且能捕食棉铃虫、甜菜夜蛾、小地老虎等鳞翅目害虫的卵和初孵幼虫以及棉蚜、烟粉虱、朱砂叶螨(*Tetranychus cinnabarinus*)等小型昆虫。捕食功能测定表明,两种盲蝽的成虫和若虫对这些害虫均有明显的捕食作用。通过设计上述害虫的物种特异性引物,对田间盲蝽个体进行分子检测,发现在大量的个体体内有靶标害虫 DNA,说明在田间自然环境中盲蝽同样具有捕食现象。田间节肢动物种群调查与食物关系分析发现,盲蝽种群数量的增加改变了捕食性食物网结构,从而将影响农田生态系统功能(陆宴辉,未发表资料)。

3 研究展望

农田生态系统中昆虫种类繁多,不同种类的昆虫在食物链和食物网中的地位和功能不尽相同。上

述介绍的已有研究主要集中在植食性昆虫及其天敌等处于食物链低位级的物种,而对于处于高位级物种缺乏研究,Bt 作物对其影响效应知之甚少。下一步的研究应向食物链的高端延伸,有助于更加全面地认识 Bt 作物对昆虫种间关系、食物链结构的潜在影响。同时,食物网是一个有机整体,除了对昆虫种群以及食物链的影响研究以外,应加强对昆虫食物网结构的定量分析与比较研究,来解析 Bt 作物大面积种植后害虫发生演替对昆虫群落的整体生态功能的可能影响^[22]。

农田周围的生境类型及农田景观的整体格局对农作物上昆虫种群发生、种间互作等都有着明显影响^[23]。因此,需要综合考虑 Bt 作物种植区域内农作物种植结构调整、Bt 作物与其他作物的相对比率变化等景观因素对 Bt 作物上昆虫种间关系以及害虫发生演替的影响效应。已有研究表明,Bt 作物种植不仅能影响 Bt 作物田昆虫种群发生,而且还能影响到周边的其他作物^[18,20-21]。因此,同时需要加强 Bt 作物种植对害虫与天敌区域性发生以及其他农作物上害虫发生演替的影响效应分析。

微生物也是农田生态系统中的重要成员,与昆虫等各种物种有着密切的适应进化关系。Xu 等^[24]在棉铃虫上发现了一种新的浓核病毒(HaDNV-1),棉铃虫感染该病毒后,幼虫和蛹的发育进度加快,成虫繁殖能力增强,对棉铃虫核型多角体病毒和 Bt 毒素的抗性提高。这说明一些种类微生物的存在对昆虫发生有着极其重要的作用,能影响其种群消长乃至对 Bt 作物的适应进化,从而将影响昆虫种间关系演化并导致食物网结构变化,有待深入研究。

害虫发生演替是一个长期的、不断变化的生态学过程,而且受到众多因素的影响,需要进行连续监测与追踪研究。随着害虫发生的不断演替,不同时期 Bt 作物生产中将可能呈现出不同的害虫危害问题。需要有针对性地解析害虫灾变规律及其机制,发展害虫综合治理对策与技术体系,及时开展科学防治,确保 Bt 作物的安全生产与持续利用。

参考文献

- [1] 贾士荣,郭三堆,安道昌. 转基因棉花[M]. 北京:科学出版社,2001.
- [2] James C. Global status of commercialized biotech/GM crops (ISAAA Brief, No. 49) [M]. ISAAA: Ithaca, NY. 2014.
- [3] James C. Global status of commercialized biotech/GM crops: 2013

- (ISAAA Brief, No. 46.) [M]. ISAAA: Ithaca, NY. 2013.
- [4] Romeis J, Bartsch D, Bigler F, et al. Non-target arthropod risk assessment of insect resistant GM crops [J]. *Nature Biotechnology*, 2008, 26(2): 203–208.
 - [5] Romeis J, Meissle M, Bigler F. Transgenic crops expressing *Bacillus thuringiensis* toxins and biological control [J]. *Nature Biotechnology*, 2006, 24(1): 63–71.
 - [6] Romeis J, Meissle M, Raybould A, et al. Impact of insect-resistant transgenic crops on above-ground non-target arthropods [M]//Ferry N, Gatehouse A M R, eds. *Environmental impact of genetically modified crops* CABI, Wallingford, 2009: 165–198.
 - [7] Lövei G L, Andow D A, Arpaia S. Transgenic insecticidal crops and natural enemies: a detailed review of laboratory studies [J]. *Environmental Entomology*, 2009, 38(2): 293–306.
 - [8] Shelton A M, Naranjo S E, Romeis J, et al. Setting the record straight: a rebuttal to an erroneous analysis on transgenic insecticidal crops and natural enemies [J]. *Transgenic Research*, 2009, 18(1): 317–322.
 - [9] Romeis J, McLean M A, Shelton A M. When bad science makes good headlines: the case of Bt maize and regulatory bans [J]. *Nature Biotechnology*, 2013, 31(5): 386–387.
 - [10] Carrière Y, Ellers K C, Sisterson M, et al. Long-term regional suppression of pink bollworm by *Bacillus thuringiensis* cotton [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(4): 1519–1523.
 - [11] Hellmich R L, Albajes R, Bergvinson D, et al. The present and future role of insect-resistant genetically modified maize in IPM [M]//Romeis J, Shelton A M, Kennedy G G, eds. *Integration of insect-resistant, genetically modified crops within IPM programs*. New York: Springer, 2008: 119–158.
 - [12] Hutchison W D, Burkness E C, Mitchell P D, et al. Areawide suppression of European corn borer with Bt maize reaps savings to non-Bt maize growers [J]. *Science*, 2010, 330(6001): 222–225.
 - [13] Naranjo S E, Ruberson J R, Sharma H C, et al. The present and future role of insect-resistant genetically modified cotton in IPM [M]//Romeis J, Shelton A M, Kennedy G G, eds. *Integration of insect-resistant, genetically modified crops within IPM programs*. New York: Springer, 2008: 159–194.
 - [14] Romeis J, van Driesche R G, Barratt B I P, et al. Insect-resistant transgenic crops and biological control [M]//Romeis J, Shelton A M, Kennedy G G, eds. *Integration of insect-resistant genetically modified crops within IPM programs*. New York: Springer, 2008: 87–117.
 - [15] Catarino R, Ceddia G, Areal F J, et al. The impact of secondary pests on *Bacillus thuringiensis* (Bt) crops [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2015, 13(5): 601–612.
 - [16] 陆宴辉. Bt 棉花害虫综合治理研究前沿 [J]. *应用昆虫学报*, 2012, 49(4): 809–819.
 - [17] Wu Kongming, Guo Yuyuan. The evolution of cotton pest management practices in China [J]. *Annual Review of Entomology*, 2005, 50: 31–52.
 - [18] Wu Kongming, Lu Yanhui, Feng Hongqiang, 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.
 - [19] Wan Peng, Huang Yunxin, Bruce E, et al. The halo effect: Suppression of pink bollworm by Bt cotton on non-Bt cotton in China [J]. *PLoS ONE*, 2012, 7(7): e42004.
 - [20] Lu Yanhui, Wu Kongming, Jiang Yuying, et al. Widespread adoption of Bt cotton and insecticide decrease promotes biocontrol services [J]. *Nature*, 2012, 487(7407): 362–365.
 - [21] Lu Yanhui, Wu Kongming, Jiang Yuying, et al. Mirid bug outbreaks in multiple crops correlated with wide-scale adoption of Bt cotton in China [J]. *Science*, 2010, 328(5982): 1151–1154.
 - [22] von Burg S, van Veen F J F, Álvarez-Alfageme F, et al. Aphid-parasitoid community structure on genetically modified wheat [J]. *Biology Letters*, 2011, 7(3): 387–391.
 - [23] Chaplin-Kramer R, O'Rourke M E, Blitzer E J, et al. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity [J]. *Ecology Letters*, 2011, 14(9): 922–932.
 - [24] Xu Pengjun, Liu Yongqiang, Graham R I, et al. Densovirus is a mutualistic symbiont of a global crop pest (*Helicoverpa armigera*) and protects against a Baculovirus and Bt biopesticide [J]. *PLoS Pathogens*, 2014, 10(10): e1004490.

(责任编辑: 田 喆)