

## 如何監測評估轉基因植物的生態風險\*

呂秀英\*\*、陳烈夫\*\*\*、呂椿棠\*\*、魏夢麗\*\*

\*行政院農業委員會農業試驗所研究報告第 2098 號

\*\*行政院農業委員會農業試驗所農藝組研究員、助理研究員、助理研究員

\*\*\*行政院農業委員會農業試驗所農場管理組助理

## How to Monitor and Assess the Ecological Risk of Transgenic Plants

Hsiu-Ying Lu, Lit-Fu Chan, Chun-Tang Lu and Meng-Li Wei

關鍵詞：轉基因植物；生態風險；環境監測；風險分析；數學模式；基因逃逸；  
基因轉移

Key words: Transgenic plants; Ecological risk; Environment monitoring; Risk  
analysis; Mathematical models; Gene escape; Gene transfer

通訊地址：台中縣霧峰鄉中正路 189 號 農業試驗所

聯絡電話：04-23302301#125

Email: [iying@wufeng.tari.gov.tw](mailto:iying@wufeng.tari.gov.tw) (呂秀英)

## 一、前言

自 1983 年首例菸草轉基因作物建構成功以來，至 1993 年 Calgene 公司研創以延熟保鮮轉基因蕃茄在美國批准上市，開創了轉基因作物商業應用之先河。1997 年初，美國已批准的轉基因作物田間試驗達 2,584 件，批准 17 件轉基因植物商業化釋放。1998 和 1999 年全球轉基因作物的種植面積由 2,780 萬公頃進一步增加到 3,990 萬公頃，預計至 2006 年銷售額可達 340 億美元。迄今美國已批准 50 種轉基因作物產品商業化，四分之一的耕地種植的是轉基因作物，其中轉基因抗除草劑大豆佔美國大豆總面積的 55%，抗蟲棉佔棉田總面積約 50%，轉基因玉米佔玉米總面積的 30%，美國市場上已有近 4,000 種食品來自於遺傳工程體系，毫無疑問地轉基因農業的新時代已經來臨。但隨著轉基因作物環境釋放種類增多、規模增大，轉基因作物對環境所產生之影響，尤其是在環境和商業釋放後，是否會變成不可控制的安全問題，成為近年來人們關注的焦點(陳等, 2001)。

目前，先進國家都制定了相應之制度來管理轉基因生物體之釋放，我國亦不例外，行政院農業委員會於 1998 年頒訂「基因轉移植物田間試驗管理規範」，2000 年制訂「基因轉移植物委託田間試驗作業要點」為指導規範與遵循依據。不同國家對轉基因生物體釋放的風險的認知可能並不一樣，總體上歐盟國家要較北美國家更為嚴格，發展中的國家一般則在實際執行中稍放鬆一些，所考慮的更多是投資的近期效應。在看到生物技術帶來可觀的經濟效益和社會效益的同時，不應忽視其潛在的或已被實驗證實的危機。從安全及風險管理的角度，對轉基因植物進行風險評估是完全必要的。即使轉基因植物短期釋放在有效管理措施的保證下是安全的，也不能忽視其長期釋放可能帶來的生態風險。

轉基因生物風險評估和管理是一項技術性很強的工作，它需要有不同學科知識的專家和經驗豐富的管理者共同合作才能完成。根據聯合國開發計畫署(UNDP)發表的「國際生物技術安全準則」所開列的學科清單，它至少包括 10 個生物學分支領域，其中最迫切的專家知識需求包括(1)生態學知識，(2)遺傳學知識，及(3)風險評估的方法學。其中，轉基因生物風險水準劃分的原則、標準和方法，轉基因生物環境影響評估指標體系和評估方法，轉基因生物的風險預測模式等是風險評估的重要課題。然而，轉基因生物體釋放之生態風險往往要在相當長的時期內才會表現出來，因而必須對其進行長期監測，監測的內容及方法依對象之不同而有所不同。在短期及長期監測中，數學模式化具有重要之指標作用，其能提供有用之相關資訊，藉以減少不必要之重複勞力，同時能避免發生與上次釋放時同樣之錯誤，瞭解一些不可預見之事件。本文主要目的是對轉基因植物之釋放進行監測的原理、方法及數學模式進行全面性之論述，藉以提供生態風險評估之依據。

## 二、生態風險的概念

生態風險就是生態系統及其組成分所承受的風險，它指在一定區域內，具有不確定性的事故或災害對生態系統及其組成分可能產生的作用，這些作用的後果可能導致生態系統之結構和功能的損傷，從而危及生態系統的安全。生態風險評估是近十幾年逐漸興起並發展成一個研究領域，其產生可適應於 20 世紀 80 年代出現的環境管理目標和環境管理觀念之轉變。在 70 年代，各工業化國家的環境管理政策目標是力圖完全消除所有的環境危害，或將危害降到當時技術手段所能達到的最低水準。這種「零風險」的環境管理逐漸暴露出其弱點，在進入 80 年代後，便產生了風險管理這一全新的環境政策。風險管理觀念著重權衡風險級別與減少風險的成本，著重解決風險級別與一般社會所能接受的風險之間的關係。生態風險評估為風險管理提供了科學依據和技術支援，因而得到了迅速發展(曹及沈，1991)。這些經驗及其方法在一定程度上可以借用來作轉基因植物釋放後潛在生態風險的分析。Kjellsson (1997)即針對有毒化合物釋放後對環境風險的概念而列出了以下的公式：

$$\text{風險} = \text{事故發生的機率} \times \text{事故可能造成的危險} \quad [1]$$

風險評估即評估危害作用的大小以及發生機率的過程。因此，將生態風險評估應用於轉基因植物時有兩個中心問題：一是轉基因植物或其後代是否會讓環境受到危險；二是轉基因物質是否會轉到其他生物體中，而這些生物又可能使環境受到危險。

## 三、轉基因植物的生態風險

根據 Kjellsson 的概念，首先要對危險與發生事故進行分析，然後才進行影響的分析。根據這些各方面的分析與收集到的必要資料進行整合後，才可能對生態風險有一個較正確的判斷(錢等，1998)。

### 1. 危險分析

已有不少文獻和多次國際會議專門討論轉基因植物釋放後對環境可能存在的潛在危險，在此綜合摘錄並整理如表 1。由於 Kjellsson 的風險概念是源自於生態毒理學，在生態毒理學上有一個終點(endpoint)定義，涉及到測定影響的變數之評價，該變數是用死亡率、作用濃度及沒有觀察到的作用濃度等來測定生物體的生存、生長和繁殖等生活史的性狀。對轉基因植物的風險評估而言，測定影響的變數內容可包括：適合度(fitness)測定（如生存、生物量累積和結實）種群增加速率、在某個定植轉基因植物棲息地中的遺傳多樣性或生物多樣性等。終點選擇是生態風險評估過程的關鍵，對生態系統和轉基因植物特性了解得越深刻，終點選擇就越準確。

### 2. 發生事故的分析

對轉基因植物而言，發生事故的概念涉及到的因子有基因轉移、雜交和植物是否分布到新的區域等，也就是入侵的能力。此意味著轉基因植物一次釋放後，

插入基因逃逸的可能性以及在環境中這些植物和插入性狀的最後命運。因此，為基因轉移、傳播和入侵建立模式對預測入侵能力是有價值的。轉基因花粉傳播在空間上逃逸的程度，是由不同方向的不同距離上，轉基因花粉與非轉基因作物雜交的頻率來確定。隨著距離的增加，雜交的頻率降低。但是對於同一作物，不同試驗所估測的隔離距離有很大的變異性，同時轉基因植物釋放的面積也可能影響到轉基因的花粉傳播距離。如果我們要阻止或評估轉基因在野生種群中的散佈，就必須具備來自小規模釋放的有關基因流動和雜交的訊息。Dale 等(1994)認為，由於除了一些特殊的作物（如用於工業原料或藥物提取材料的轉基因植物），可以應用於遺傳隔離的辦法來實行完全的隔離外，利用距離或緩衝作物區來隔離已商業化的轉基因農作物的辦法一般是不切實際和不可能的，因而由小規模轉基因植物釋放獲得的安全距離資料，對大規模商業化釋放的參考價值可能意義不大。雖然如此，小規模的釋放可以提供有關轉基因或轉基因植物特性的訊息，可以用來指導大規模的轉基因作物的釋放，例如小規模釋放轉基因試驗中有關有性親合的數據，提供了大規模釋放轉基因作物時最有效的阻斷基因流動的手段（魏等,1999a）。從小規模釋放的研究中，可以知道雜交的成功不僅與植物的種類有關，且與特定的基因型和環境有關，這促使我們在一個大的地理範圍上大規模釋放轉基因植物前，認真考慮這些問題。相較於小規模田區試驗釋放的研究，在作商業化釋放的風險評估時，Kareiva 等 (1994)提出逃逸的可能性要接近於 1，並必須要長期地監測其對環境的負面效應。

### 3. 影響分析

進行生態風險評估的影響分析，除了集中在物種層次以外，還應該在種群和生態系統層次上來分析，這樣或許更為有用（錢等, 1998）。表 2 列出在不同層次上對轉基因植物的測試項目及有關的實驗方法。個體層次通常是在實驗室或溫室裡進行。在種群層次上若進行一生長試驗及種群大小波動試驗（包括模式建立），可以提供影響分析有價值的參數。除非事先已採取了嚴格的預防措施，且特別小心，否則以環境保護角度來看，並不希望在某個生態系統中做實驗，可是在這個層次做實驗卻可為風險評估提供最直接和完整的訊息。有關物種相互作用和生態系統反應的訊息相當有用，但由於這些數據太複雜了，而且每年在時空上都有變化，因而很難分析。應該儘可能地在一個能有較高程度控制條件下的生態系統來做實驗，例如用來研究陸生生態系統環境改變及模擬在生態系統過程中影響生物多樣性喪失的受控環境設施（Lawton, 1995），是有可能被運用到轉基因植物的試驗上，只不過它很昂貴。若在大面積田區進行轉基因植物和非轉基因植物的比較試驗，把它們種在不同類型的生態環境中，配合一些安全措施，就可得到所需要的數據，但要注意的是，有些安全措施又可能使植物的生命活動難以表現或難以收集數據。

上述生態風險分析所得到的資料若是定量的，就可以進行統計分析。轉基因植物與非轉基因植物間之比較在統計上若無重大的偏離，這才表示生態風險是「安全」的，若在同一實驗條件下轉基因植物表現得稍好一些，這就沒有價值。只要每一層次的訊息或者數據足夠時，就可以作出「否定」或「接受」的決策。

一般公認重要的是對轉基因植物風險評估有一個長期影響監測的資料。但是，要多少年才算是長期的？其界限的認定頗為困難，一般認為 5-10 年可能是合適的，不過這還要根據轉基因植物的生活週期和當地環境的演替速率而定(錢等,1998)。Parker 和 Bartsch (1996)提出為轉基因植物的釋放要求建立一個監測程序，包括轉基因植物的擴散、轉基因向野生近緣種的轉移以及可能引起生態系統的改變等。轉基因植物向各種作物的起源中心釋放時(如南美的馬鈴薯)，應該特別考慮到成為雜草種的直接影響以及對原始基因庫的長期保護之影響。

歐洲的「環境和自然棲息地保護與管理執行委員會」於 1992 年發表「轉基因生物體的生態影響 - 文獻、指南和法規的概述」(CDPE, 1992)，內容提到發生過一次危險後，是可能進行對生態系統影響機制做鑑別的，並稱之為回顧性的風險評估。從事這種鑑別可由三個層次來進行：(1)形成這些影響的生態學之相互作用；(2)形成生態學相互作用的生物體之表現型或生理特性；(3)導致生物體表現型或生理特性的遺傳特性。這種從(3)~(1)的顛倒順序之鑑別程序將可應用到正常的、預測性的風險評估上，已有很多生物學案例支持了這樣的觀點。有效的監測需要遺傳學和生態學方法的同時參與。

根據發生事故可能性的數據和從轉基因植物釋放的影響試驗得到的數據，便可參考表 3 所列的有關資料或數據，對風險進行判斷。表 3 中的項目是從工業、研究和特殊環境風險分析中總結出來的，現已成為一些開發國家權威機構對大面積田區試驗和商業性釋放做決策的依據。將這些資料與數據彙整起來，同時以描述和用圖解或模式的形式來表示發生事故和影響之間 或者時間和影響之間的關係，才可能清楚風險的特性，並作出影響程度的判斷。而風險通常用機率來表達，雖然這種表達方式是理想的，但常常難以做到，特別是對生態系統的影響這一複雜的情況下作分析時更難做到。然而，併入一些主要參數(parameter)來做模式，往往可將隨機成份包含在內，更有利於危險程度的判斷。

#### 四、轉基因植物生態風險監測的內容

##### 1. 轉基因入侵之風險

可利用外來種入侵的經驗來評估轉基因植物對自然生態環境的入侵風險 (Kjellsson 等, 1994; Williamson, 1994)。針對入侵，有些學者總結出一個粗放的 10% - 10% 規律，適用於所有的動植物，即 10% 外來物種定居成功，10% 的定居者成為有害生物。對於轉基因生物體的入侵而言，此規律意味著其大多數不能夠定居，而大部份的定居者不會造成生態影響，然而很小部份的有害定居者將產生顯著的生態學效應，而那些沒有成為有害生物的定居者在某些方面或某些地點可能仍然是不利的 (Williamson, 1994)。

##### 2. 轉基因逃逸之風險

轉基因可以通過花粉傳播在空間上逃逸，也可以通過種子庫在時間上逃逸，並通過轉基因植物與其野生近緣種的雜交種在自然界中存留。在存留的過程中，在適宜的條件下，轉基因植物與其野生近緣種的雜交種可以與其野生親本不斷地

回交，於是轉基因進入野生親本的遺傳背景，從而完成了轉基因在時空上的逃逸。當這些轉基因逃逸後並逐漸在野生種群中固定下來後，就使得該植物的野生近緣種具有獲得選擇優勢的潛在可能性(Dale, 1992,1994, 1995)，而使其對親本或野生種有更強的生存競爭力。這類轉基因植物的釋放和擴散，因其過旺的生存力，會破壞自然界植物的多樣性，使其本身成為雜草。

### 3. 產生新病毒之風險

含有病毒基因的轉基因抗性病毒植物釋放後最大的風險，就是可能會與其他病毒產生異源重組(heterorecombination)或異源包裝(heteroencapsidation)，從而產生新的超級病毒或新的病害(Allison 等, 1996; Harrison 等, 1997; Kleiner, 1997; McGratch, 1997; Zhou 等, 1997, 1998)。1988 年烏干達嚴重流行一種新病毒，稱為木薯花葉病毒烏干達變異株 (UgV)，病毒流行造成饑荒，DNA 序列分析表明為病毒重組產生。至於轉外殼蛋白 (CP) 基因的抗病毒植物，當有其他病毒侵染時，入侵病毒的核酸可能會被轉基因作物表現的外殼蛋白所包裝，從而改變病毒的寄主範圍(陳等, 2001)。

### 4. 抗性風險

由於轉 Bt 基因植物能夠持續地高水準表達單一的殺蟲毒蛋白，因此 Bt 植物對害蟲造成的選擇壓力甚至比 Bt 殺蟲劑還要高。Bt 植物的釋放除了其本身會有變成雜草的風險以外，也將會加速害蟲的抗性進化(魏等, 1999b; Shelton 等, 2002)。Bt 作物是唯一要求強制執行抗性治理措施的農藥，由於其抗性治理非常重要，故其成為美國環保局(US EPA)延長登記的審查中投入精力最多的課題(US EPA, 2001)。

### 5. 對非目標生物之影響

目前已經商品化的抗蟲轉基因植物就是能夠產生 Bt 殺蟲蛋白的轉基因作物 Sims 和 Holden (1996)發現，Bt 玉米收穫後其殘留組織中的殺蟲蛋白 CryIA(b) 需要 1,447 天的消散時間，非目標生物就有可能接觸到這些殘留的殺蟲蛋白，因此 Bt 殺蟲蛋白對非目標生物影響的潛在風險不容忽視，這將對生物多樣性形成威脅。

### 6. 對土壤生態系統之影響

轉基因植物及其產物進入土壤後，可能與土壤中的微生物及生物發生相互作用，從而影響生物地球化學循環以及整個土壤生態系統。轉基因植物對生物地球化學循環的影響倚賴於土壤類型和質地、氣候條件及轉基因植物的種類等因素；而轉基因作物殘渣對後季作物也可能造成影響(Angle, 1994; Morra, 1994)。

### 7. 致病性

轉基因生物體對人類和其他生物的致病性，包括轉基因導致疾病的傳染性、感染劑量、宿主範圍及改變的可能性、在人宿主以外生存的可能性、傳播媒介的存在或傳播方式、生物穩定性、抗體的抗性模式、毒性、致感性、非活性轉基因及其代謝產物的毒性或致感性影響、代謝產物的危險性(OECD, 1996)。還應該監測轉基因植物釋放後對受體環境中的任何植物、動物和生態系統的潛在不良反應（如排斥性和耐受性）的可能影響(魏等, 1999c)。

## 五、轉基因植物釋放環境監測的原則及方法

實施風險評估時，應該在轉基因植物的栽培地區內對每種作物逐一進行，即進行個案分析，不同的轉基因植物及其用途要用不同的方法和程序來滿足特殊的監測需求。這些需求與所監測的生物體或其轉基因構成、釋放的類型、釋放地點的特徵、對環境潛在的影響等有關。監測可以是簡單的觀測，也可以是全面而精細的研究，但一定要滿足監測的要求，並置於監督機制的管理之下。國際經濟合作與發展組織(OECD)根據過去的經驗制定了該組織成員要共同遵守的原則(Teso, 1993)，而魏等(1999c)並進而就監測的原則和方法進行論述。茲將這些資料作一總結概述如下：

### (一) 原則

1. 必須依照轉基因植物的受體植物的生物特性進行田間監測，並足以證明所付出的努力及耗費是值得的。
2. 應考慮在特定條件下，監測某一轉基因植物是否適宜。
3. 監測的試驗設計要以有關監測對象的知識、釋放環境及釋放方案為基礎，必須能夠提供所需的敏感度，且保證所獲得的監測數據能夠進行統計分析。
4. 必須監測任何一次轉基因植物的釋放，環境監測應貫穿釋放整個過程和結束後，監測所需時間倚賴於轉基因植物的生活週期及其所處生態環境的演替速率，一般為 5 - 10 年。
5. 轉基因植物釋放後，應考慮某些基因插入，可能釋放一些蛋白或其他物質對隨後種植的作物產生直接或間接的影響，這種影響倚賴於插入基因的性質、釋放的產物、在環境中的存留以及對作物的輪作制度。
6. 檢測出轉基因植物與其他植物間的基因流動，並不一定表示某一基因將在受體種群中固定，或其環境影響將隨後發生。
7. 監測過程中所有結果均應詳實記錄及永久保存，一旦發生了對人類健康或環境的意外或有害影響時，必須及時採取一切可能的有效措施，並及時向上級主管部門提供有關訊息。

### (二) 方法

監測的方法要兼顧靈敏度、可靠性、應用性、實用性、重複性、特異性、所需投資成本以及取樣的方便性、可能性、限制性等。觀測的項目可包括形態、生理、生化及分子生物上的標記。選擇標記時，要優先採用最便宜、易於操作且容易獲得的標記，以保證監測能夠在足夠大的尺度上進行，從而獲得可靠的統計重複性。

#### 1. 直接觀測

在釋放前後的監測中，採取對釋放地點取樣進行鑑定、記錄、或在必要時移去這種植物或其親緣種的方法。這種直接觀測方法必須考慮植物的繁殖生物習性，而且所釋放植物的明顯形態特徵應該是穩定遺傳和表現的，能有別於當地植物和其野生近緣種。

## 2. 用生物或物理手段阻斷花粉逃逸並進行取樣和鑑定

經由妥善的取樣設計，而不是對釋放地點及其周圍做普查，可大大減少工作量。可在一種轉基因植物周圍或鄰近種植非轉基因植物，用來取樣並測量花粉的移動，依照用途可分為兩類：(1) 與轉基因植物完全雜交親合，且其開花特性（尤其是開花時間和持續期）盡量相同，用來測量花粉的移動距離；(2) 與轉基因植物應是同屬中非常近緣的物種，用來確定轉基因植物與其近緣種（特別是雜草間）基因流動發生的可能性，在此情況下，細胞檢查也是用來鑑定潛在雜種的一種方法。用於捕捉花粉的植物基因型應該在某些特徵方面能有別於監測植物，並且這些特徵是穩定遺傳或表現的，或者能夠被檢測出來。

## 3. 間接研究

基於種群中基因型的分布可以用來推斷潛在基因流動之模式的這種概念，來估計轉基因的擴散。

# 六、轉基因植物釋放環境監測的數學模式

模式在生態風險評估中的重要性是顯而易見的，因為風險評估是根據有限的已知資料來預測未知後果的過程，這就需要應用大量的數學模式才能完成。模式的優劣，直接關係到整個風險評估結果的準確性。隨著風險評估越來越複雜，準確性要求越來越高，發展和改善各種數學模式始終是風險評估研究領域的重要課題。

## 1. 監測轉基因逃逸的數學模式

- (1) Bateman 於 1947 年最早提出了距離對風媒和蟲媒傳播花粉污染影響的三個方程式，並進而將它們合併成一個方程式：

$$F = (ye^{-kD})/D \quad [2]$$

式中  $F$  為花粉污染的比率， $D$  為距離， $y$  為零隔離距離時的污染， $k$  為隨著距離增大污染降低的速率。

- (2) Manasse (1992) 則提出評價基因流動的指數模式，該模式類似於方程式 [2]，然而更加完善，適用於評價轉基因作物與其野生親緣種間的基因流動。

$$f(x) = e^{-xb}/b \quad [3]$$

式中的機率密度函數  $f(x)$  為  $x$  距離時基因擴散的可能性，通常利用所產生的雜交種子數來評估，而基因流動則以單一參數  $b$  來描述。在 Manasse 的研究中發現，隨著植物群體或個體之間距離的增加，一年中基因傳播的平均距離也在增加。此意味著伴隨著長距離的隔離，一個罕見的長距離傳播花粉事件會增加轉基因逃逸的風險。

- (3) Kareiva (1994) 隨後提出一個類似於 Manasse 之指數模式的可靠性函數 (reliability function)：

$$R(x) = e^{-ax} \quad [4]$$



式中  $R(x)$  是花粉傳播到距離  $x$  的可能性，其平均值等於  $1/a$ ，變方等於  $1/a^2$ 。並進而提出該可靠性函數的更一般化的形式，其呈一個 Weibull 模式：

$$R(x) = e^{-ax^b} \quad [5]$$

$R(x)$  的平均值為  $1/a[(b+1)/b]$ ，變方為  $1/a^2[(b+2)/b - 2(b+1)/b]$ ； $\Gamma(\cdot)$  為完全 Gamma 函數。當  $b=1$  時，這個 Weibull 可靠性函數成為一個指數可靠性函數。這兩個模式最簡單的區分在於指數模式是假設汙染花粉以固定的機率傳播，然而 Weibull 模式則描述汙染花粉傳播的機率會隨著隔離距離而異。

由於植物可以接受各種來源（包括自身）的花粉，因此來自於轉基因植物的花粉可能只是柱頭上總花粉的一小部份，所以可利用雜交資料來估計一個參數  $c$ ，也就是離轉基因植物零距離時汙染的估計。獲得一個含轉基因的種子是一種二項取樣過程，其與可靠性函數  $R(x)$  具有比例關係，因此為估計  $R(x)$  的參數，求其最大概度函數(maximum likelihood function)如下：

$$L = \prod_{k=1}^N \binom{S_k}{M_k} (cR(x))^{M_k} (1-cR(x))^{S_k-M_k} \quad [6]$$

式中  $S_k$  為第  $k$  個取樣點採集的種子數， $M_k$  為  $S_k$  中含有轉基因的種子數， $N$  是取樣點的數目

對於風險評估而言，需要的不是在某一距離上的傳播花粉頻度，而是描述一個轉基因在一個或幾個方向上散佈到某一特定距離以外的可能性，因而 Gliddon 等(1997)認為應該進一步考慮其累積密度函數(cumulative density function, cdf)：

$$\text{cdf} = \Gamma(\cdot, \cdot) / \Gamma(\cdot) \quad [7]$$

式中  $\Gamma(\cdot, \cdot)$  等於  $ax^b$ ， $\Gamma(\cdot)$  為  $1/b$ （一個方向）或  $2/b$ （所有方向）； $\Gamma(\cdot, \cdot)$  為不完全 Gamma 函數， $\Gamma(\cdot)$  為完全 Gamma 函數。

## 2. 監測轉基因入侵的數學模式

- (1) Kareiva 等(1996)認為可利用 Lotka-Volterra 競爭模式來預測轉基因入侵的後果。所謂 Lotka-Volterra 模式，就是在單種群 logistic 增長模式基礎下發展起來用以描述種間競爭的模式（孫, 2001）。Kareiva 等(1996)將有關的參數定義後，用來預測一種(缺失突變)轉基因微生物體 *Pseudomonas syringae* 品系及其野生品系間的相互競爭：

$$\frac{dN^+}{dt} = r^+ N^+ \left(1 - \frac{N^+}{K^+} - \alpha_{+-} \frac{N^-}{K^+}\right) \quad [8]$$

$$\frac{dN^-}{dt} = r^- N^- \left(1 - \frac{N^-}{K^-} - \alpha_{-+} \frac{N^+}{K^-}\right) \quad [9]$$

式中  $N^+$  和  $N^-$  分別是轉基因生物體和自然種群的種群密度，彼此之存在

將佔有對方的部份生存資源，因而影響到彼此的增長； $\frac{dN^+}{dt}$  和  $\frac{dN^-}{dt}$  是微分方程式的表示符號，用以分別描述轉基因生物體和自然種群在單位時間  $t$  內的變化速率； $r^+$  和  $r^-$  分別是轉基因生物體和自然種群的種群內自然增長率，即該種群個體的平均出生率與平均死亡率之差，反映出物種內在的特性； $K^+$  和  $K^-$  是各自的環境容納量，反映出資源豐富的程度； $\alpha_{+-}$  和  $\alpha_{-+}$  分別是各自的競爭係數，當兩物種共存又需要相似資源時必然發生競爭， $\alpha_{+-}$  即自然群體  $N^-$  按佔有生存資源相當於轉基因生物體  $N^+$  的比率， $\alpha_{-+}$  則是轉基因生物體  $N^+$  按佔有生存資源相當於自然群體  $N^-$  的比率。

- (2) 轉基因生物體進入自然系統以後，將會與多種生物而不僅與一種生物發生競爭作用，特別是對高等植物來說，都一樣需要陽光、水、二氧化碳和土壤養分這些有限資源；然而資源利用出現分化的可能性較小，因此研究起來困難度較高。對此，Tilman(1990)提出一種競爭模式來解決這樣的問題，故我們可以利用 Tilman 的競爭模式來研究轉基因生物入侵對群落的影響。隨後，Andow(1994)根據 Tilman 模式建立了一個數學理論模式來預測轉基因生物體釋放後對群落結構的改變。Andow 在模式中利用一個參數( $R^*$ )來描述一個物種的最低資源需求，即

$$R^* = \text{資源需求消耗能力的速率} / \text{資源需求取得的速率} \quad [10]$$

當所有物種都需要相同的有限資源時，一個物種的  $R^*$  越低，其競爭能力就越強。當群落中初級消費者消耗植物較大時，轉基因抗性就能夠降低植物的  $R^*$ ，這種轉基因植物就可能影響群落的結構；當植物的競爭力差（高  $R^*$ ）時，且轉基因性狀對  $R^*$  沒有影響時，這種轉基因植物就不會影響到群落的結構。

- (3) Crawley 等(1993)研究一種抗除草劑轉基因甘藍型油菜入侵自然生態後的生態學後果，並利用一個有限增長率( $\lambda$ )來指出轉基因入侵後的命運。

$$\lambda = (1-d_1-g)+g(1-d_2) \bar{F} \quad [11]$$

式中  $d_1$  是一整年內種子死亡的比例， $g$  是第一年春天種子萌芽的比例， $d_2$  是冬天種子死亡的比例， $\bar{F}$  是每個萌芽種子結實產生的平均種子數。式中的右邊第一項指出該年到下一年種子繼續存在的比例，第二項則計算萌芽種子成株並生長在自然植被競爭環境下所結實生產的種子數。

$\lambda > 1$  時，表示轉基因植物種群數目將增大； $\lambda < 1$  時，表示轉基因植物將會衰落滅亡； $\lambda = 1$  時，表示轉基因植物種群保持穩定狀態。

[10]式所計算出來的  $\lambda$  值是在種子的生活史開始於一個沒有競爭的田區生態環境中，因而可能會高估。當考慮到種子萌芽一開始就會有自然植被的競爭時， $\lambda$  值可以改由下式來估計：

$$\lambda_2 = \text{第二代的幼苗} / \text{第一代的幼苗} \quad [12]$$

### 3. 監測昆蟲對抗蟲作物抗性的等位基因頻度的數學模式

Mallet 和 Porter(1992)利用數學模式比較避難所策略（轉基因和非轉基因植

物種植在不同農田中)、種子混合策略(轉基因和非轉基因植物種植在同一農田中)和組織特異表達策略(避難所在同一植株上)分別對延遲害蟲 Bt 抗性的作用。Tabashnik (1994)則利用 Mallet 和 Porter 提供的模式評估種子混合、避難所、種子混合+避難所與純轉基因農田對昆蟲抗性的影響。

這個模式有幾個假設(Mallet 和 Porter, 1992; Tabashnik, 1994)：(1)害蟲對 Bt 毒素的抗性由單一位點控制；(2)昆蟲幼蟲有兩個生活史階段，每個階段上抗性的選擇是獨立的；(3)在兩個生活史階段上，攝食不含毒素植物的幼蟲的適合度為 1；(4)幼蟲在兩個生活史發育階段之間並不遷入和遷出避難所；(5)來自含毒素和不含毒素植株的成蟲以及不同基因型的成蟲之間的交配是隨機的，表達毒素和不表達毒素的植株上的產卵是隨機的。於是假設該抗性位點上有兩種基因型： $A_R$  為抗性等位基因， $A_S$  為感性等位基因，故害蟲種群中有三種基因型： $A_S A_S$  為感性， $A_R A_R$  為抗性， $A_R A_S$  為雜合。從標準的遺傳學模式，計算出昆蟲種群中抗性和感性等位基因的頻度、以及純合感性個體和雜合個體的適合度，代入以下公式就可求得其下一代抗性等位基因的頻度：

$$P_{(R,T+1)} = \frac{P_{(R,T)}^2 + P_{(R,T)} P_{(S,T)} W_{RS}}{P_{(R,T)}^2 + 2P_{(R,T)} P_{(S,T)} W_{RS} + P_{(S,T)} W_{SS}} \quad [13]$$

這個方程式是研究種群進化所常用的，最初是由 Haldane 和 Fisher 所提出(孫, 2001)。 $P_{(R,T+1)}$  為 T+1 世代抗性等位基因的頻度， $P_{(R,T)}$  和  $P_{(S,T)}$  分別為 T 世代抗性等位基因和感性等位基因的頻度， $W_{SS}$  和  $W_{RS}$  分別為純合感性個體和雜合個體的適合度。W 之適合度是分析估計生物具有的各種特徵的適應值，以及在進化過程中繼續往後代傳遞能力的常用指標，其綜合了存活能力和生育能力，因此某一基因型個體的適合度實際上就是其下一代的平均後代數。當抗性等位基因的頻度即  $P_{(R,T+1)}$  達到或超過 0.5 時，表示種群對 Bt 作物進化出現了抗性，T+1 則為抗性進化所需的世代數。從而可以比較各種策略下昆蟲種群進化出現抗性所需的世代數，用以說明其各自在延遲昆蟲抗性中的作用。

## 七、結論

重組 DNA 這項技術從研發開始，就有生物學家提出其對環境問題可能的風險。隨著技術的成熟，在短短近 20 年間，重組 DNA 的成果已在醫學、藥物、農業等方面廣泛地被應用。在此同時，轉基因植物釋放後對環境造成的生態風險評估問題，從理論、概念以至於方法學上，都已有相應的發展。評估並已發展到分子、個體、種群、群落甚至生態系統的層次。雖然目前轉基因植物之風險評估的理論或概念上的進展都已相對地成熟，但在方法及對結果的分析上仍有待更進一步的研究以求完善，但因為生態系統是一個非常複雜的系統，應該著重哪些主要的參數還有待摸索。而且必須注意的是，轉基因植物的環境監測內容，因監測

及其生長環境的不同而異，因此在實施生態風險評估時，應進行個案分析。有關轉基因植物管理制度上之調整，應著重於保護人類健康及環境機制，且風險評估之重點應是轉基因植物之特性而非製造過程，檢視及監測能適時提供決策單位更精確的科學根據，以便及早採取有關控制措施，同時管理程序之公開透明化，將有助於大眾瞭解轉基因植物之優點和風險。

## 八、引用文獻

1. 孫儒泳. 2001. 動物生態學原理. 北京師範大學出版社. 第三版, 636P.
2. 曹洪法、沈英娃. 1991. 環境化學 10(3): 26-30. (中國)
3. 陳烈夫、呂秀英、呂椿棠、魏夢麗. 2001. 農業試驗所技術服務 12: 1-7.
4. 錢迎倩、田彥、魏佛. 1998. 植物生態學報 22(4): 289-299. (中國)
5. 錢迎倩、馬克平. 1998. 生態學報 18(1): 1-9. (中國)
6. 魏佛、錢迎倩、馬克平. 1999a. 植物學報 41(4):343-348. (中國)
7. . 1999b. 應用與環境生物學報 5(2):215-228. (中國)
8. 魏佛、錢迎倩、馬克平、桑亞國. 1999c. 生物多樣性 7(4):312-319. (中國)
9. Andow, D. A. 1994. Mol. Ecol. 3:65-70.
10. Allison, R. F. *et al.* 1996. Virol. 7:417-422.
11. Angle, J. S. 1994. Mol. Ecol. 3:45-50.
12. Bateman, A. J. 1947. Heredity 1:303-336.
13. Burke, T. *et al.* 1994. Mol. Ecol. 53:1-89.
14. CDPE. 1992. Ecological Impact of Genetically Modified Organisms. A Survey of Literature, Guidelines and Legislation. Steering Committee for Conservation and Management of the Environment and Natural Habitats. Council of Europe, Strasbourg, 1-89.
15. Crawley, M. J. *et al.* 1993. Nature 363:620-623.
16. Dale, P. J. 1992. Plant Physiol. 100:13-15.
17. . 1994. Mol. Ecol. 3:31-36.
18. Dale, P. J. and J. A. Irwin. 1995. Euphytica 85:425-431.
19. Dale, P. J. *et al.* 1994. In: Jones, D. D. (eds.) "Proceedings of the 3<sup>rd</sup> international symposium on the biosafety results of field tests of genetically modified plants and microorganisms", Oakland, California, USA: Uni. of California, Division of Agriculture and Natural Resources, 57-67.
20. Falk, B. W. *et al.* 1994. Science 263:1395.
21. Gliddon, C. *et al.* 1997. Gene Flow – A Review of Millennium: Risks and Benefits. Italy, Dec. 1-5.
22. Harrison, B. D. *et al.* 1997. Ann. Appl. Biol. 131:437-448.
23. Kareiva, P. *et al.* 1994. Mol. Ecol. 3:15-21.
24. . 1996. Ecology 77:1670-1675.

25. Kjellsson, G. and V. Simonsen. 1994. Methods for Risk Assessment of Transgenic Plants. I. Competition, Establishment and Ecosystem Effects. Basel:Birkhauser Verlag, 1-214.
26. Kjellsson, G. *et al.* 1997. Methods for Risk Assessment of Transgenic Plants. II. Polination , Gene transfer and Population Impacts. Basel:Birkhauser Verlag, 1-308.
27. Kleiner, K. 1997. New Scientist 155(2095):4.
28. Lawton, I. H. 1995. Science 269:328-331.
29. Mallet, J. and P. Porter. 1992. Proc. R. Soc. Lond. B. 250:165-169.
30. Manasse, R. 1992. Ecol. Appl. 431-438.
31. McGrath, P. 1997. New Scientist 155(2097):8.
32. Morra, M. J. 1994. Mol. Ecol. 3:53-56.
33. OECD. 1996. Industrial Products of Modern Biotechnology Intended for Release to the Environment. Paris, 130P.
34. Parker, I. M. and D. Bartsch. 1996. *In*: Tomiuk, J. et al. (eds.) “Transgenic Organisms: Biological and Social Implications”, Birkhauser Verlag, 147-161.
35. Shelton, A. M. *et al.* 2002. Ann. Rev. Entomol. 47:845-881.
36. Sims, S. R. and L. R. Holden. 1996. Environ. Entomol. 25:659-664.
37. Tabashnik, B. E. 1994. Proc. R. Soc. Lond. B. 255:7-12.
38. Teso, B. 1993. Agro Food Industry Hi-Tech. 4:27-31.
39. Tilman, G. D. 1990. *In*: Grace, J. B. and G. D. Tilman (eds.) “Perspectives on Pant Competition”, Academic Press, San Diego, 117-141.
40. US EPA. 2001. Biopesticides Registration Action Document: *Bacillus thuringiensis* Plant-Incorporated Protectants, 481P.
41. Williamson, M. 1994. Mol. Ecol. 3(1):75-79.
42. Zhou, X. P. *et al.* 1997. J. Gen. Virol. 78:2101-2111.
43. . 1998. J. Gen. Virol. 79:915-923.

表 1. 轉基因植物釋放到環境後潛在的危險<sup>(1)</sup>

對環境有害的影響		造成影響的過程
農田生態系統	增加殺蟲劑的使用	抗性的選擇和輸導到可兼容植物中
	產生新的農田雜草	基因流動和雜交
	轉基因植物自身變為雜草	插入性狀的競爭
	產生新的病毒	病毒基因的異源重組和轉外殼蛋白質基因的異源包裝
	產生新的作物害蟲	病原體-植物的相互作用 食草動物-植物的相互作用
	對非目標生物的傷害	食草動物的誤食
自然生態系統 <sup>(2)</sup>	入侵到新的棲息地	花粉和種子的傳播 失調 競爭
	喪失物種的遺傳多樣性	基因流動和雜交 競爭
	對非目標物種的傷害	改變互惠共生關係
	生物多樣性的喪失	競爭 環境的脅迫 增加的影響（基因、種群、物種）
	營養循環和地球化學過程的改變	與非生物環境的相互作用 （如轉基因植物與氮素固定系統）
	初級生產力的改變	改變物種的組成
	增加土壤流失	增加的影響（與環境、物種組成的相互作用）

<sup>(1)</sup> 綜合摘自 Burke 等(1994), Falk (1994), Kjellsson 等(1994,1997), 錢和馬(1998)。

<sup>(2)</sup> 在自然生態系統中的影響也會在農田生態系統中發生。

表 2. 不同層次上對轉基因植物的測試項目及實驗方法<sup>(1)</sup>

層次	測試項目	實驗方法 <sup>(2)</sup>
基因和基因組	染色體結構的改變	基因圖譜構成 核型分析：染色體數、大小和形成
	插入檢測、遺傳標記 (標記基因)	形態特徵分析 多聚酶鏈式反應 (PCR) Southern 和 Northern 雜交
個體	異花授粉、自花授粉	在柱頭上的花粉：花粉數和稔性 種子發育分析 空間自我相關分析
	交配系統、不親和性	全互交雜交 實驗授粉 花粉萌發試驗
	傳粉者活性	傳粉者吸引力：化學或直接觀測提示傳粉者覓食行為
	植物競爭	葉面積 相對生長速度 兩個物種混合物
種	種群動態、補充	萌發試驗 半存留期 Leslie 矩陣模式 種子埋藏處理 有效種群大小
	花粉傳播	父系 (來源) 分析 花粉計數 花粉收集 花粉生活力試驗
	基因流動、雜交、漸滲	擴增片段長度多型性 (AFLP) DNA 序列分析 單模標本統計 減數分裂分析：染色體配對和重組 形態特徵分析 蛋白質電泳：同功酶分析 隨機擴增多型性 DNA (RAPD) 限制性片段長度多態性 (RFLP)
	遺傳穩定性、遺傳多樣性、遺傳漂變、非親緣交配	適合性測量 遺傳距離 遺傳領域大小 自交和非親緣交配率
生態系統	入侵、入侵能力	生物地理測定和監測 地區適應性分析 外來植物的繁殖 移植實驗
	生物多樣性、群落結構	多樣性指標 取樣程序；植被分析 空間格局分析

<sup>(1)</sup> 摘自 Kjellsson 等 (1997)。

<sup>(2)</sup> 具體測定方法之細節可參考 Kjellsson 等(1994, 1997)之文獻。

表 3. 進行轉基因植物生態風險評估所需要的背景資料和試驗數據<sup>(1)</sup>

涉及的方面	要求的資料
受體生物體（植物）	〔遺傳組成〕 分類學 進化歷史 生活史特性 競爭能力（雜草化） 授粉和基因轉移 繁殖 移植和棲息地選擇
轉基因（插入的性狀）	性狀的類型
生物技術方法和穩定性	技術的精確度 所用生物載體的本質 複製數和位點數
轉基因植物	插入基因的表現（表現型） 轉基因產物或代謝的毒性 改變的生活史特性
考慮釋放的條件	位置的特性 性狀設計 限制措施
轉基因的命運	基因轉移和雜交 種子傳播和存活（種子庫） 種群的建立
生態學的影響	見表 1

<sup>(1)</sup> 摘自 Kjellsson 等(1997).