

抗蟲基因轉殖植物之類別與其對環境中 昆蟲類之影響

王清玲 林鳳琪* 林俊義

台中縣 行政院農委會農業試驗所

(接受日期：2004年9月17日)

摘 要

王清玲、林鳳琪*、林俊義 2004 抗蟲基因轉殖植物之類別與其對環境中昆蟲類之影響 植保會刊 46：181-209

在抗蟲基因轉殖植物的研究上，利用於抗蟲的物質主要有蘇力菌內毒素、凝集素、酵素抑制物與酵素等四類。蘇力菌內毒素(毒蛋白)(δ -endotoxin of *Bacillus thuringiensis*)為蘇力菌殺蟲之主要成分，基因轉殖作物以殖入抗鱗翅目的 *cry1* 與抗鞘翅目的 *cry3* 最普遍。凝集素(Lectins)以雪花蓮凝集素(Snowdrop lectin, *Galanthus nivalis* agglutinin, GNA)為主，轉殖入煙草、馬鈴薯、稻米、小麥等作物，對於某些鱗翅目害蟲如蛾類與同翅目害蟲如蚜蟲、飛蝨類有抑制作用。酵素抑制物中常被利用的有豆類所含之蛋白酶抑制物(Protease inhibitor)與澱粉酶抑制物(α -amylase inhibitor)。蛋白酶抑制物轉殖於水稻、小麥、菸草、馬鈴薯等，可防治飛蝨、蛾類等幼蟲，具不同程度之殺蟲效果；澱粉酶抑制物主要研究於豆象類的防治。酵素類研究較多的是幾丁質分解酶(Chitinase)與膽固醇氧化酶(Cholesterol oxidase)，幾丁質分解酶為昆蟲或菌類產生的幾丁酶，可破壞昆蟲中腸壁之圍食膜，擾亂取食與營養的吸收；膽固醇氧化酶分離自細菌，可破壞昆蟲消化道之細胞膜，抑制昆蟲的消化作用。實際栽種推廣之抗蟲基因轉殖作物，均利用轉殖蘇力菌內毒素基因，如 Bt 棉花、Bt 玉米、Bt 馬鈴薯等，涉及其餘之抗蟲物質則多數仍在研發階段。

抗蟲基因轉殖作物因於栽種期間，可減少廣效性與劇毒性殺蟲藥劑的使用，故對於生態環境的維護具有正面之意義；然而評估其對生態環境中昆蟲類是否有不利影響時，尚需考慮以下諸因子。害蟲產生抗性：栽種基因轉殖之抗蟲作物，即等於使害蟲長期暴露於該抗蟲物質的毒性下，提高害蟲產生抗性的機率，可能導致作物再度蒙受蟲害損失，使蟲害管理更加困難，因此針對 Bt 作物，亦衍生

* 通訊作者。E-mail: fclin@wufeng.tari.gov.tw

有關抗性管理之配套措施。非目標昆蟲之衝擊：例如對天敵昆蟲、次要害蟲、土壤昆蟲、保育類昆蟲、授粉昆蟲等之影響。昆蟲多樣性之影響：台灣為居處深具昆蟲多樣性的地域，在研究基因轉殖作物的同時，需投注人力與物力研究並維護昆蟲及其生物多樣性，避免基因轉殖作物對環境產生負面影響。

(關鍵詞：抗蟲基因轉殖植物、類別、環境風險、昆蟲)

緒 言

由於生物技術的發展，科學家以基因轉殖的方法使植物表現出新的特性，經過基因轉殖的植物能抗病蟲害或其他逆境、或是具有較高的營養成分、或是具有其它人類所需求的特性，因為能提高產量與可利用性，已經成為作物生產上的一項重大改變。

基因轉殖作物中，有很多是針對害蟲問題而研發，於植物中轉殖外來的新基因，使其產生不利於害蟲生長的物質，害蟲取食這種植物的組織或是吸取汁液後，導致不適而發育受阻甚至死亡。能使植物產生抗蟲能力的物質很多，雖然迄今蘇力菌毒蛋白仍是其中最主要的一類，然而在其他抗蟲物質轉殖植物上的各種努力，也都一直未曾停歇。本文綜述在抗蟲基因轉殖植物的研究領域中，曾經進行過的重要研究項目與所獲得的成果，依據產生抗蟲機制的不同，歸納抗蟲基因轉殖植物的類別，對於該領域研究內容做一整體性之呈現。

因轉殖植物於田間大量種植後可能對環境中的動物、植物或微生物產生直接或間接影響，為減少所導致生態環境被衝擊，基因轉殖植物於釋出前，必須於隔離溫、網室或隔離田進行測試，通過環境安全風險評估，才能適於種植一般田區。環境安全評估通常要考慮：該植物轉變為雜草的可能性 (weediness potential)、基因外流 (gene flow) 的可能性、對目標與非目標生物 (target and non target organisms) 的影響、對生物多樣性 (biodiversity) 的影

響等。由於昆蟲種類與數量繁多，是自然界複雜食物鏈中的重要成分，昆蟲種類組成或族群數量之些微變化均可能引起環境中一連串生物相之改變。基因轉殖植物對環境中昆蟲類之直接與間接影響，因此成為環境安全評估中重要的一環。

抗蟲性質的基因轉殖植物，由於其抗蟲的特性，對環境中昆蟲類之影響尤其值得重視。本文廣泛敘述世界各地就不同類型抗蟲基因轉殖植物，所曾經進行過的對昆蟲類影響之探討項目與研究內容，以為我們進行類似研究之參考。

抗蟲基因轉殖植物之類別

科學家將不同的基因轉殖入作物，使作物含有抗蟲物質，在眾多研究發展中，最主要的抗蟲物質可分為：蘇力菌內毒素、凝集素、酵素抑制物、酵素等類別。

一、蘇力菌內毒素(毒蛋白) (δ -Endotoxin of *Bacillus thuringiensis*)

土壤微生物蘇力菌 (*Bacillus thuringiensis* Berliner, Bt) 是革蘭氏陽性細菌，在產孢時會產生蛋白質結晶，稱伴孢晶體，內含有 1 個或以上的殺蟲結晶毒蛋白 (ICPS) 或稱內毒素 (endotoxin)，對某些特定類群的昆蟲具毒性，一旦被目標昆蟲取食進入腸道，蛋白質分解酵素即會將 ICPS 分解成小分子，此時原本分子較大的毒蛋白，變成具活性的有毒片段，與中腸表皮層 (epitheliums) 的作用點結合後，導致電解平衡消失，滲透壓改變，引起細胞

脹破死亡，腸壁因而裂解，於是中毒昆蟲 由初期表現進食減緩，終至死亡。

表一、不同型之蘇力菌毒蛋白基因轉殖於作物以抵抗不同種類之昆蟲侵害

Table 1. *Cry* genes transferred to plants to produce resistance to various insects

Plant	<i>cry</i> gene	Target insect	Ref.
Tobacco	<i>cryIAa</i>	Sphingidae (鱗翅目天蛾科)	<i>Manduca sexta</i> (L.) (10)
	<i>cryIAb</i>	Sphingidae (鱗翅目天蛾科)	<i>Manduca sexta</i> (L.) (109, 114)
	<i>cryIAb&c</i>	Sphingidae (鱗翅目天蛾科)	<i>Manduca sexta</i> (L.) (82)
	<i>cryIAc</i>	Noctuidae (鱗翅目夜蛾科)	<i>Heliothis virescens</i> (Fabricius) (73)
			<i>Helicoverpa zea</i> (Boddie) <i>Spodoptera exigua</i> (Hubner)
	<i>cryIC</i>	Noctuidae (鱗翅目夜蛾科)	<i>Spodoptera littoralis</i> (Boisduval) (104)
Tomato	<i>cryIAb</i>	Noctuidae (鱗翅目夜蛾科)	<i>Heliothis virescens</i> (Fabricius) (37)
Cotton	<i>cryIAb&c</i>	Noctuidae (鱗翅目夜蛾科)	<i>Heliothis virescens</i> (Fabricius) (81)
	<i>cryIAc</i>	Gelechiidae (鱗翅目麥蛾科)	<i>Pectinophora gossypiella</i> (Saunders) (67)
Potato	<i>cryIAb</i>	Gelechiidae (鱗翅目麥蛾科)	<i>Phthorimaea operculella</i> (Zeller) (79)
	<i>cry3A</i>	Chrysomelidae (鞘翅目金花蟲科)	<i>Leptinotarsa decemlineata</i> (Say) (3, 83)
	<i>cry3B</i>	Chrysomelidae (鞘翅目金花蟲科)	<i>Leptinotarsa decemlineata</i> (Say) (8)
Alfalfa	<i>cryIC</i>	Noctuidae (鱗翅目夜蛾科)	<i>Spodoptera littoralis</i> (Boisduval) (6, 104)
	<i>cry3A</i>	Chrysomelidae (鞘翅目金花蟲科)	<i>Leptinotarsa decemlineata</i> (Say)
Canola	<i>cryIAc</i>	Plutellidae (鱗翅目菜蛾科)	<i>Plutella xylostella</i> (L.) (100)
		Noctuidae (夜蛾科)	<i>Helicoverpa zea</i> (Boddie)
		Noctuidae (鱗翅目夜蛾科)	<i>Trichoplusia ni</i> (Hubner)
		Noctuidae (夜蛾科)	<i>Spodoptera exigua</i> (Hubner)
Soybean	<i>cryIAc</i>	Noctuidae (鱗翅目夜蛾科)	<i>Helicoverpa zea</i> (Boddie) (101)
		Noctuidae (鱗翅目夜蛾科)	<i>Heliothis virescens</i> (Fabricius) <i>Pseudoplusia includens</i> (Walker)
Corn	<i>cryIAb</i>	Pyralidae (鱗翅目螟蛾科)	<i>Ostrinia nubilalis</i> (Hubner) (63)
	<i>cryIAb</i>	Noctuidae (鱗翅目夜蛾科)	<i>Helicoverpa zea</i> (Boddie) (103)
Rice	<i>cryIAb</i>	Pyralidae (鱗翅目螟蛾科)	<i>Chilo suppressalis</i> (Walker) (42)
		Tortricidae (鱗翅目捲葉蛾科)	<i>Gnaphalocrosis medinalis</i> Guenee (119)
Poplar	<i>cryIAa</i>	Lymantriidae 鱗翅目毒蛾科()	<i>Lymantria dispar</i> (L.) (74)
	<i>cry3A</i>	Chrysomelidae (鞘翅目金花蟲科)	<i>Chrysomela tremulae</i> (22)

蘇力菌之內毒素在哺乳動物之消化道內，無法與腸細胞結合，且該種蛋白質能很快被分解掉，故對人畜安全。因此，利用蘇力菌為殺蟲劑的產品已有五十年以上歷史，主要用於防治鱗翅目（蛾蝶），鞘翅目（甲蟲）、雙翅目（蠅蚊）昆蟲，此外，尚有對線蟲具防治成效者，目前，最常用的蘇力菌殺蟲劑為庫斯塔基亞種（*B. thuringiensis* subspecies *kurstaki* HD）的製品。

1995 年蘇力菌製劑有九千萬美元的市場價值，全球約有七十種製劑登記⁽⁶⁴⁾。與一般廣效性殺蟲劑相比，蘇力菌製劑價位相對較高，殺蟲範圍狹窄，且在田間分解迅速以致有效期間短，過去數十年農民於田間的使用並不十分廣泛。對有機栽培業者而言，能使用的殺蟲劑種類並不多，因此，蘇力菌或許是重要的害蟲防治用藥。雖然蘇力菌占生物製劑的 80-90%，但由於價廉且廣效的殺蟲劑甚多，所以蘇力菌製劑在整個殺蟲劑中被選擇應用的比例並不高，僅占整個殺蟲劑市場價值 1-2%⁽¹⁴⁾。然而，蘇力菌終究是一有特殊價值的微生物，科學家不斷努力研發新的蘇力菌品系與劑型，以期能加強與改進蘇力菌製劑的防蟲範圍及效果。

直至利用生物技術，改造出具蘇力菌內毒素的轉殖作物（本文簡稱 Bt 植物），使植物含有蘇力菌所產生之毒蛋白來防治害蟲，使蘇力菌在近代害蟲防治上產生一大變革，此類作物包括重要的糧食、纖維與油料作物，顯著提昇蘇力菌的應用性。能產生蘇力菌毒蛋白的基因為 *cry* 基因（因產生結晶蛋白 crystallized protein），用於轉殖蘇力菌毒蛋白的品系包括 *cry1*、*cry2*、*cry3* 及 *cry4* 等基因，*cry1* 對鱗翅目、*cry2* 對鱗翅目與雙翅目、*cry3* 對鞘翅目及 *cry4* 對雙翅目的昆蟲有毒效。其中以 *cry1* 應用最普遍，又再分為多種不同品系，各品系產生不同之毒蛋白，對不同種類的鱗翅目昆蟲各具不同程度的毒性，*cry1Ab* 是

其中最常應用的一種。

若作物同時殖入兩種基因則具有雙重效果，如 Aventis 公司上市一種玉米，即同時殖入蘇力菌毒蛋白 *cry9C* 與抗嘉磷賽（glyphosate）殺草劑的基因，因此對歐洲玉米螟與嘉磷賽殺草劑均具抗性。殖入蘇力菌毒蛋白 *cry3A* 基因的馬鈴薯同時也殖入抗病基因，使其同時可以抗科羅拉多甲蟲與病毒病（Potato Leaf Roll Virus 或 Potato Virus Y）⁽²¹⁾。一種作物亦可同時殖入兩種不同性質抗蟲基因，如殖入蘇力菌毒蛋白基因與蛋白酶抑制劑（cowpea trypsin inhibitor *CpTI*）的棉花，但可惜該植物並未表現比單一蘇力菌毒蛋白更高之殺蟲效果⁽¹²²⁾；此外，同時殖入 2 品系以上的蘇力菌毒蛋白基因，於技術上亦屬可行，但直至 2003 年止，所有大面積商業化栽種的基因轉殖作物，均只轉殖一種蘇力菌毒蛋白基因⁽²¹⁾。昆蟲同時對 2 種以上毒蛋白產生抗性的機率通常較低，但也有不少昆蟲會產生多重抗性（multiple resistance）或交互抗性（cross resistance）之機制，因此多基因轉殖或許可以延緩昆蟲抗性的產生，卻不一定絕對有效。所以，多基因抗蟲轉殖作物是否值得投資開發仍待商榷。

二、凝集素(Lectins)

凝集素是一種醣蛋白（glycoprotein），能夠和細胞表面醣蛋白或醣脂質（glycolipids）形成連結反應，誘發細胞的活化或分裂，此成分在病毒、細菌、植物、動物體中均可發現。植物凝集素重要作用之一就是避免植物受到其他動物或昆蟲侵害，是一種植物防禦蛋白（defensive protein）或稱為殺蟲蛋白（insecticidal protein）。植物凝集素在豆類種子中甚為普遍，相關化學研究甚為廣泛且深入，例如菜豆（*Phaseolus vulgaris* L.）種子已經分離出至少 10 種不同結構與性質之凝集素⁽⁵³⁾。

於 1990 年開始有關於凝集素對昆蟲生理生化影響的許多試驗，大部分是於昆蟲人工飼料中添加特定的凝集素成份，以測試該凝集素對昆蟲的毒性。最早利用轉殖成功的植物體是在玉米中植入小麥凝集素 (wheat germ agglutinin, WGA) 基因，以防治歐洲玉米螟 (*Ostrinia nubilalis* (Hubner)) 與鞘翅目金花蟲科的胡瓜斑甲蟲 (*Diabrotica undecimpunctata* Mannerheim, 幼蟲又稱玉米根蛀蟲)⁽²⁵⁾。其後多種豆類植物，如刀豆 (*Canavalia ensiformis* DC.)，豌豆 (*Pisium sativum* L.) 等的凝集素，均曾被用以進行不同作物之抗蟲轉殖試驗，如轉殖豌豆凝集素的菸草可以防治菸蚜夜蛾 (*Heliothis virescens* (F.))^(16, 44, 45)。

昆蟲取食含有凝集素成份的植物性食物後，凝集素與昆蟲腸道尤其是中腸壁之醣蛋白結合，使腸道的生理代謝作用受到抑制，無法正常吸收營養成分，腸壁的絨毛組織崩解破壞，引發病灶，導致消化道內細菌增殖，造成傷害。中毒昆蟲會出現進食停滯、攝食減少、體重無法正常增加等現象。凝集素也會穿透腸壁，進入脂肪組織、卵巢、以及體液中，使昆蟲產生系統性中毒現象^(25, 52, 85, 98)。

雖然凝集素轉殖於植物後，可能對昆蟲產生不同程度之毒性，但某些凝集素本身對於哺乳動物可能也有毒性，某些會引起人類過敏反應的凝集素，並不適合應用於抗蟲轉殖，因此凝集素轉殖植物做為食品，對人畜的安全性受到重視甚至遭受質疑。1998 年英國科學家 (Ewen and Pusztai) 報告，以一種尚未上市經過凝集素基因轉殖馬鈴薯所飼食的幼鼠，經過數月後，腸道有發炎與感染現象⁽³⁶⁾，當時曾經受到社會重視，導致一般民眾對基因轉殖食品產生疑慮，次年並以正式報告發表於學術刊物，惟該報告經專家審議後，被認為試驗設計不夠週全與精確，不能證實老鼠腸道發炎為基因轉殖植物所引起。事實上有些

凝集素對於人畜並無過敏或其他不良作用，尤其是經過煮食或加工後，其成份均被破壞而失去活性，對人畜是安全的。

1995 年之後對於凝集素研究較多的是自石蒜科 (Amaryllidaceae) 雪花蓮 (snowdrop, *Galanthus nivalis* L.) 所分離出的凝集素 (Snowdrop lectin, *Galanthus nivalis* agglutinin, GNA)，此種凝集素對於人類與哺乳動物安全無毒性，轉殖到煙草、馬鈴薯、稻米、小麥等作物上，對於某些鱗翅目害蟲如蛾類與同翅目害蟲如蚜蟲、飛蟲類有抑制作用。例如馬鈴薯植入 GNA 基因後，當葉片 GNA 含量為水溶性蛋白質的 0.3-0.4% 時，餵食後的馬鈴薯蚜 *Aulacorthum solani* (Kaltenbach) 產生子代數目顯著較對照組低，在溫室試驗亦顯示蚜蟲族群增殖率降為對照的 1/4⁽²⁹⁾，馬鈴薯含 GNA 約為水溶性蛋白質之 2.0% 時，番茄淡紋褐眼夜蛾 *Lacanobia oleracea* (L.) 幼蟲會產生拒食現象，葉片被害面積減少一半以上，且每株植物上的幼蟲總重減少 45-65%；幼蟲的存活率減少 20%^(38, 43)。水稻植入 GNA 後，對稻作上的褐飛蟲 (*Nilaparvata lugens* Stal) 與葉蟬 (*Nephotettix virescens* (Distant)) 等有相似的作用效果^(41, 86)；溫室內試驗基因轉殖小麥含 GNA 0.04% 時，即可減少蚜蟲 (*Sitobion avenae* (Fabricius)) 子代數目⁽¹⁰²⁾。

昆蟲取食含 GNA 的基因轉殖植物，只要 GNA 濃度在可溶性蛋白質的 0.1-0.2% 左右，於溫室的試驗均顯示目標昆蟲有拒食現象，攝食量逐漸減少，因此蛾類等幼蟲對植物的直接破壞面積有立即而明顯的降低，幼期發育成熟所需時間也會增長，成長後的雌蟲也因幼期攝取養分不足，而降低繁殖力；如蚜蟲產生子代之能力受影響，子代數目明顯減少；飛蟲與蛾類產卵數減少，族群增殖能力降低。不過通常害蟲的存活率較不受 GNA 作物所影響。若直接於昆蟲人工飼料中添加不同濃度 GNA 進行餵食試驗，因為 GNA 成分與濃度皆可

充分控制，通常受測昆蟲表現負面作用較為明顯。但是受轉殖技術的限制，實際轉殖後的植物若 GNA 之含量不足，對昆蟲的抗性因而減弱。此外轉殖後的植物，GNA 在植物各部位表現的含量有不同，在相同部位但不同組織中亦可能不同，昆蟲食入 GNA 含量因而不同，所以中毒反應的強弱不一，因此，必須使轉殖植物於適當部位表現適當濃度的 GNA，才具有抗蟲作用。

轉殖 GNP 基因作物經研究開發，至 2002 年已有 10 種以上植物被成功轉殖，如油菜、番茄、水稻、甘蔗、甘藷、向日葵、煙草、馬鈴薯、大豆、葡萄等，均表現不同程度的抗蟲作用。

三、酵素抑制物 (Enzyme inhibitors)

1. 蛋白酶抑制物 (Protease inhibitor)

許多生物體含有蛋白酶抑制物 (protease inhibitor)，在植物中尤以塊根等儲藏組織與種子中，含有 serine 與 cysteine 蛋白酶抑制物的可能性較高；有些植物當受到昆蟲等傷害時，也會受刺激而產生該成分⁽⁶²⁾。蛋白酶抑制物會與昆蟲食道內的蛋白分解酶作用，使其失去功用，妨礙昆蟲行使正常消化作用，具有排拒昆蟲加以食害的功能，是植物自然防禦系統的一部份。有些植物雖含有抑制物質，但仍有害蟲存在，乃因昆蟲消化道內的蛋白分解酶已經依其寄主植物而特化，對於寄主植物特有的蛋白分解酶抑制物不反應，故仍可消化吸收植物養分。

在該類轉殖技術中，最常被應用的是屬於 serine 蛋白酶抑制物質的胰蛋白酶抑制物 (trypsin inhibitor)，該成分在豆類種子中尤其普遍。胰蛋白酶抑制物分為許多型，通常依其來源植物而命名區分，如 cowpea trypsin inhibitor (*CpTI*)，tomato protease inhibitor (PI-I & II)，potato protease inhibitor (PPI-I & II)，soybean trypsin inhibitor 等。昆蟲消化道內原有胰蛋白酶

trypsin，作用於蛋白質，分解蛋白質成小分子生鏈 (peptides)，再經 peptidase 作用，生成氨基酸類。此蛋白酶抑制物質被昆蟲食入後，蛋白酶就會失去功能，以致蛋白質無法分解，昆蟲無法吸收蛋白質營養成分。應用基因轉殖技術，使作物具有生成此抑制物的表現基因，作物即具有抗蟲性。

水稻轉殖 cowpeaTI, potatoTI I, 翼豆 (winged bean) 胰蛋白酶抑制基因，可以抗拒二化螟 (*Chilo suppressalis* (Walker))^(30, 75, 121)；此外，轉殖大豆 TI，則對於褐飛蝨 (*Nilaparvata lugens* Stal) 幼蟲有抑制作用，使幼蟲消化道的蛋白酶失去作用，導致其生長遲緩⁽⁶⁵⁾。若將大麥種子中 trypsin inhibitors 基因轉殖至小麥 (*Triticum aestivum* L.)，雖然對麥蛾 (*Sitotroga cerealella* (Olivier)) 幼蟲發育成熟並未造成延緩現象，但對其幼蟲的生長仍有抑制作用，尤其對初齡幼蟲作用更明顯，幼蟲存活率自 86% 降至 29%，成蟲體重減輕 7-9%，極具抗蟲效果⁽⁵⁾。將芥菜的 trypsin inhibitors 轉殖至菸草、芥菜 (*Arabidopsis*)、油菜 (oilseed rape)，對於小菜蛾 (*Plutella xylostella* (L.))、夜盜蟲 (*Mamestra brassicae* (L.)) 及 *Spodoptera littoralis* (Boisduval) 有不同程度之毒性⁽²⁶⁾。轉殖綠豆的 trypsin inhibitors 馬鈴薯植株，使葉片含有 TI 為可溶性蛋白質約 1% 的濃度，可使番茄淡紋褐翅夜蛾 (*Lacanobia oleraceal* (L.)) 幼蟲體重減輕，各齡蟲發育時間均延緩，整體生長發育受到抑制作用⁽¹³⁾。台農 57 號甘藷的胰蛋白酶抑制物殖入煙草，將使斜紋夜盜蟲 (*Spodoptera litura* (F.)) 幼蟲生長緩慢，體重與存活率均顯著降低⁽¹²³⁾。

2. 澱粉酶抑制物 (α -amylase inhibitor)

昆蟲消化道內澱粉酶可將澱粉分解為醣類，為重要之消化酶，若消化道內出現澱粉酶抑制物則會嚴重影響消化作用。菜豆 (*P. vulgaris*) 種子中所含澱粉酶抑制物

至少有兩種，分別稱為 **alpha AI-1** 與 **alpha AI-2**，前者在多項品系菜豆 (*P. vulgaris*) 均存在，會抑制數種哺乳動物及豆子於儲存時期發生的綠豆象 (*Callosobruchus chinensis* (L.))、豇豆象 (*C. maculatus* (Fabricius))⁽⁵⁷⁾，或田間豌豆上發生之豌豆象 (*Bruchus pisorum* (L.)) 的澱粉酶⁽⁷⁶⁾，使豆象幼蟲中腸澱粉酶失去作用，導致初齡幼蟲死亡，或是使老齡幼蟲發育遲緩。**alpha AI-2** 不抑制哺乳動物澱粉酶，但對於墨西哥豆象 (*Zabrotes subfasciatus* (Boheman)) 幼蟲澱粉酶有抑制作用^(51, 105)，對於豌豆象抑制作用略遜於 **alpha AI-1**⁽⁷⁶⁾。因種子含抑制劑量相當高 (占可溶性蛋白質 3%以上)，對於為害田間作物與儲存期間種子的豆象均有抑制作用⁽⁹³⁾。

四. 酵素 (Enzymes)

1. 幾丁質分解酶 (Chitinase)

動物、植物、微生物均可能含有幾丁質分解酶，植物含有幾丁質分解酶可以對抗真菌性病害，分解植物病原真菌之細胞壁幾丁質組成，防止菌絲侵入，使植物具有抑菌能力；含有幾丁質分解酶之細菌、放射菌，是為分解周圍的幾丁質物質，分解產物可作為微生物之營養源，獲取營養份。

昆蟲外骨骼主成分就是幾丁質，是非水溶性的固體物質，昆蟲體內幾丁質分解酶是一種脫皮酵素，在脫皮時昆蟲會產生脫皮酵素，經酵素作用後幾丁質分解成小分子量的水溶性或非水溶性物質，被自體吸收或排除，幼蟲才能順利脫皮生長，此外，消化道內層之圍食膜 (peritrophic membrane) 細胞亦含幾丁質成分。

若將特定基因轉殖作物後，作物會產生幾丁質分解酶，被昆蟲取食後，對其外骨骼部分作用較輕微，主要毒害是發生於昆蟲中腸壁對圍食膜的破壞。如自菸草天蛾 (*Manduca sexta* (L.)) 體內分離出三種幾丁酶，對幾丁質均有親和性，能予以溶

解⁽¹²⁴⁾，其中一種轉殖於馬鈴薯後，馬鈴薯葉片含有該成份對於積穀象鼻蟲 (*Oryzaephilus mercator* (Fauvel)) 幼蟲有致死效果⁽¹¹²⁾，而番茄淡紋褐眼夜蛾幼蟲 (*Lacanobia oleracea* (L.)) 取食經轉殖的馬鈴薯後，消化道的正常生理作用會被破壞⁽⁴³⁾。轉殖自鏈球菌 *Streptomyces albidoflavus* 的 chitinolytic enzymes (endochitinase and chitobiosidase) 的番茄，會破壞擬尺蠖 (*Trichoplusia ni* (Hubner)) 中腸幾丁質成分，擾亂取食與營養吸收，降低幼蟲生長速度，使死亡率增加⁽⁴⁷⁾。

幾丁質分解酶在植物病害防治上亦有其應用性，利用產生幾丁質分解酶之微生物作為保護植物免於病害的拮抗菌，或是利用轉殖技術使植物帶有幾丁質分解酶基因，可以誘發植物的抗病反應⁽⁸⁸⁾。

2. 膽固醇氧化酶 (Cholesterol oxidase)

膽固醇氧化酶為一種自細菌中分離出來的酵素，主要對棉鈴象鼻蟲 (*Anthonomus grandis grandis* Boheman) 有毒效。膽固醇也是昆蟲細胞膜的組成分，轉殖特定的膽固醇氧化酶基因於棉花植株，棉葉含有膽固醇氧化酶成分，被象鼻蟲幼蟲取食後，該成分會破壞昆蟲消化道細胞的細胞膜，可抑制消化作用，故對於棉鈴象鼻蟲幼蟲有致死效果，使棉鈴象鼻蟲幼蟲生長遲緩並死亡^(20,89)，或導致雌成蟲產卵減少⁽⁴⁹⁾。

膽固醇氧化酶對某些棉花鱗翅目害蟲，如菸芽夜蛾 (*Heliothis virescens* (F.))、美洲棉鈴蟲 (*Helioverpa zea* (Boddie))、紅鈴蟲 (*Pectinophora gossypiella* (Saunders))，亦有某種程度的抑制功效⁽⁴⁸⁾。

作物抗蟲相關的轉殖技術研究頗多，除上述幾種較為顯著的抗蟲成分外，研究人員仍不斷努力篩選，尋求其他可能的抗蟲物質。迄今商業化大面積栽植仍侷限於蘇力菌毒蛋白的轉殖作物。由於受作物類別與栽種面積的限制、或有不於人畜健

康的疑慮、或是田間防蟲效果未達足堪應用階段等因素限制，其他蘇力菌毒蛋白以外的轉殖作物，目前尚未有商業化栽植的品種生產，但是這些藉由轉殖技術而表現不同抗蟲機制的作物，在研究人員孳孳努力下，技術與成果日新月異，未來的發展仍深具潛力。

抗蟲基因轉殖植物對於昆蟲類之影響

一、有利的方面

抗蟲基因轉殖植物的發展，有利於環境主要是減少化學殺蟲劑的使用，原本用於防治害蟲所施用的廣效性劇毒性殺蟲藥劑，因為害蟲已經得以控制，故而不須施用或是減少施用。

例如棉花鱗翅目害蟲，如 *Helicoverpa* spp.、*Pectinophora gossypiella* (Saunders) 等為害嚴重時，由於其中有些幼蟲有鑽食新芽或穗中習性，所以藥劑難以到達其藏身隱匿處，此外因害蟲已經對許多殺蟲劑產生抗性而防治困難，造成農民很大損失，為防治此類害蟲必須於作物生長全期持續施用大量強效殺蟲劑，因而對環境造成污染。在改種抗蟲基因轉殖棉花後，因蟲害減少，也減少廣效性殺蟲劑的用量。以美國為例，根據 USDA ERS 之統計，於 1995-1998 年全美棉花生產地區減少用殺蟲劑二百萬磅以上⁽⁴⁶⁾，轉殖 Bt 的棉花田的殺蟲劑使用比一般棉花田減少一半以上。在中國大陸北方傳統棉花田為防治鱗翅目害蟲，每季需噴施殺蟲劑 15-20 次，Bt 棉花田則幾乎不必為防治鱗翅目害蟲噴藥，廣效性殺蟲劑的消耗量減少 60-80%^(31,120)。

由於廣效性殺蟲劑噴施量減少，使得田間自然存在的天敵昆蟲族群密度上升，所增加的天敵可以抑制次要害蟲的發生，並且使其他主要害蟲密度下降，減少週邊其它作物的蟲害損失。此外減少殺蟲劑用

量，也減少附近水源或食物中以及土壤中殺蟲劑殘存的毒性，有助於自然環境生態之維護與發展。

二、不利的衝擊

抗蟲基因轉殖作物在長期表現其抗蟲機制下，可能誘導害蟲產生抗性，並使非目標昆蟲受到不利影響，此外尚有許多不確定因素存在，如將相同基因注入兩種不同形式的細胞，會產生兩種不同的蛋白質分子；新基因的加入，可能會改變細胞生理上整體表現；而這些改變往往無法事先預測⁽⁹⁴⁾。歸納抗蟲基因轉殖作物對環境中昆蟲潛在不利影響可分為兩類，一為誘發目標害蟲產生抗性，另一則對非目標昆蟲如天敵、土壤、授粉或保育類昆蟲的生理、行為及族群動態造成影響。而某些國際組織團體或社會大眾，對栽種基因轉殖作物是否對於環境造成不利衝擊頗為關切，因此基因轉殖作物對環境的影響值得審慎評估，其風險分析結果不但可以作為基因轉殖植物管理依據，同時也可提供為教育社會大眾或溝通說明的資料。

(一) 目標害蟲產生抗性

目前大面積種植的抗蟲植物全屬轉殖蘇力菌毒蛋白植物 (Bt 作物)，因此關於蘇力菌的抗性問題有較多的研究。殖入產生蘇力菌毒蛋白基因的作物可以暫時減少合成殺蟲劑施用，但是一般殺蟲劑施用是間歇性的，而栽種 Bt 作物亦即等於使害蟲長期持續暴露於蘇力菌的毒性之下。對許多易產生抗藥性的昆蟲而言，在種植期間長期產生毒素的基因轉殖作物上，目標害蟲長期連續的受到 Bt 毒素的淘汰，長期的選汰壓，比噴施殺蟲劑更加提高其抗性產生的機率，根據數種鱗翅目害蟲如擬尺蠖 *Trichoplusia ni* (Hubner)、小菜蛾 *Plutella xylostella* (L.)、印度穀粉螟蛾 (*Plodia interpunctella* (Hubner))、甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Hubner)、菸芽夜蛾

Heliothis virescens⁽¹⁰⁶⁾ 以及歐洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* (Hubner)⁽¹⁵⁾ 等室內選汰試驗可以獲得證實，其結果均顯示對蘇力菌毒產生數十倍至數百倍的抗性，在田間的小菜蛾已經對蘇力菌產生抗性亦有研究報導⁽¹⁰⁶⁾。昆蟲產生抗性是由於腸道中原先與毒蛋白結合的位置 (receptor) 產生變異，使食入的毒蛋白失去與中腸細胞的親和性，兩者無法結合，亦即完全無毒效，此現象可能使蘇力菌殺蟲劑完全失去防治害蟲效果。

雖然室內試驗環境與田間實際栽種情形不盡相同，室內試驗所得數據也不能全然代表田間結果，但是多少可以提供一些預測田間發展的參考基礎。大面積且長期種植轉殖 Bt 作物，可能會重現室內試驗的結果，亦即引起目標昆蟲對該轉殖毒蛋白產生抗性，使轉殖作物失去逃避害蟲侵害的能力，導致作物再度蒙受蟲害損失。當抗性害蟲出現時，不但原先作物的害蟲管理更困難，在轉殖作物周圍種植的一般作物上，如發生與該轉殖作物相同害蟲時，該害蟲可能由原本的一般害蟲轉為抗藥性害蟲，影響範圍可能增大。

栽種抗蟲的 Bt 作物時，為避免昆蟲對蘇力菌產生抗性，抗性管理 (insect resistance management) 成為重要的配套措施，是對農民推廣教育工作的主要項目。美國是全球種植 Bt 作物最多的國家，為杜絕或延緩抗藥性的發生，EPA 與 USDA 曾經提出的主要對策為 1. 保護植物 (refuge)：栽種抗蟲轉殖作物田區附近一定距離內，必須種植一定比率的非轉殖的同種作物，使來自抗蟲與非抗蟲植物上所生長發育的成蟲，得以相互交配，而產生非抗性的子代。2. 高毒性 (high toxicity)：抗蟲基因轉殖作物所表現的毒性成份需足夠，殺蟲效果必須達到使絕大多數目標害蟲致死的程度，降低抗性蟲的族群密度，以減少互相交配而產生抗性後代的情形⁽³⁵⁾。

抗性管理是否成功，與轉殖蘇力菌的品系、作物種類、害蟲種類、生態習性、害蟲相及栽種地區作物相等關係密切。例如曾經有人建議玉米採用混合種子 (mixing seeds) 的方法，於種植前，將轉殖抗蟲作物的種子與一般未轉殖種子以一定比例混合，使田間生長的不完全是轉殖作物，以減少害蟲抗性產生。但是研究發現棉花上菸芽夜蛾 (*H. virescens* (F.)) 幼蟲有遷移轉換植株的習性，在孵化後至化蛹期間，有 52-82% 幼蟲由原來植株遷至另一植株⁽⁷⁸⁾，如此完全在感性植株上渡過幼蟲期的幼蟲甚少，成蟲遺傳基因為 SS 的少，而為 RS 的較多，無法達到預期效果，因此認為以該法管理棉花菸芽夜蛾的抗性無效。

保護植物就是在轉殖作物周圍栽種未經抗蟲基因轉殖之相同作物，其上的害蟲為帶有感性基因 SS，希望這些感性蟲能與轉殖作物田中之抗性蟲基因 RR 交配，而產生具 RS 基因的子代，由於抗性基因為隱性，故具 RS 基因的害蟲取食轉殖作物後仍會致死，以減緩選汰壓。EPA 即建議種植 Bt 馬鈴薯、棉花、玉米時，應於周圍 1 哩距離內，種植占總面積 20% 相同品種的非轉殖作物，該區可以噴蘇力菌以外的殺蟲劑；或種植 4% 相同品種非轉殖作物，但該區不得噴施任何殺蟲劑⁽³⁵⁾。

種植保護植物以延緩抗藥性產生的效果仍視害蟲種類而異，例如，研究發現因棉花紅鈴蟲幼蟲抗蘇力菌者的發育生長期延長⁽⁶⁶⁾，平均比正常幼蟲多 5.7 日，而雄蟲壽命僅約 1 週，且 80% 雌成蟲於羽化後 3 日內交尾，導致抗性蟲與非抗性蟲的交尾時間互相錯開，而無法達到抗性管理的目的。

高毒性表現的轉殖作物則是使轉殖作物所含有毒性夠高，足以殺死所有目標害蟲，以免留下具有抗性基因的害蟲。依規定田間種植的 Bt 作物所含蘇力菌毒性應達試驗室內半數致死劑量的 (LD₅₀) 25

倍以上⁽³⁵⁾。

目前對昆蟲抗性機制之研究雖多，但是對於抗性產生的原因並非十分了解，根據目前有限的知識要徹底解決抗性問題，十分困難。隨著生物技術的進步，研究人員需要積極研究如何能夠延遲昆蟲抗性的產生，累積相關數據與資料，可以使日後轉殖基因作物的抗蟲性管理更為有效。

(二) 對非目標昆蟲之衝擊

1. 天敵

自然界的昆蟲天敵因取食與個體發育方式不同概分為兩大類，一為寄生性天敵（parasitoid），一為捕食性天敵（predator）。寄生性天敵在單一寄主體內生長發育，最後導致寄主死亡；捕食性天敵一生要多次取食獵物（prey）才可完成生長發育。昆蟲天敵在生態上的營養階層屬次級消費者，在調節植食性動物族群上扮演重要的角色。因此抗蟲基因轉殖植物也如傳統農藥一樣，可能直接或間接對田間昆蟲天敵的生理健康與行為產生影響，而潛存阻礙自然生物防治的風險。

基因轉殖植物與昆蟲天敵間的交互作用，可能是有利、不利或無影響。對天敵的作用與影響亦因天敵類型不一而有差異。以下就以寄生性或捕食性天敵以及田間天敵族群動態，探討抗蟲基因轉殖作物對昆蟲天敵的影響。

(1) 對寄生性天敵成蟲寄生行為及幼蟲生理之影響

昆蟲類的寄生性天敵，以膜翅目（Hymenoptera）的寄生蜂或雙翅目（Diptera）的寄生蠅為主，寄生蜂或寄生蠅成蟲多數取食植物花粉或花蜜，有些寄生蜂的成蟲也取食寄主昆蟲體液，但目前轉殖 Bt 植物，其毒蛋白只作用於鱗翅目及鞘翅目昆蟲的腸道⁽⁸⁰⁾，對於膜翅目寄生蜂均不發生作用，因此直接取食基因轉殖植物上的寄主害蟲或花粉並不影響其生存。寄生性天敵經常藉由花粉氣味找到寄主位

置，因此若基因轉殖植物改變花粉氣味，將可能影響寄生性天敵成蟲對其寄主的搜尋行為⁽⁹⁶⁾。相較於花粉，抗蟲基因轉殖植物的花蜜，對寄生蜂成蟲直接產生不利影響的風險更小，原因為基因轉殖植物往往利用其專一作用啟動子（promoter），讓這些作用僅表現在植物某些特定的位置上，迄今商業栽培的轉殖 Bt 作物，其毒蛋白並未在產生花蜜的作用上表現出來⁽⁹⁵⁾。但在蛋白酶抑制劑的試驗上，將 0.1% 以上的絲胺酸蛋白酶抑制劑（Serine-proteinase inhibitors）加入蔗糖液餵飼蜜蜂（*Apis mellifera*），結果使蜜蜂成蟲壽命縮短⁽¹⁹⁾，因此，一旦開發此類抗蟲基因轉殖植物，是否對同為膜翅目的寄生蜂成蟲產生不利影響值得進一步關注。

有關對寄主搜尋能力相關研究顯示，蚜繭蜂（*Aphidius ervi*）對其寄主蚜蟲（*Acrythosiphon pisum*）的搜尋，只有在蚜蟲取食蠶豆（*Vicia faba*）幼株達某種損害程度之後，蚜繭蜂成蟲才開始其搜尋蚜蟲產卵的行為⁽⁸⁷⁾，這是由於有些植食性動物取食時，會誘導植物散發揮發性物質，又稱為開洛蒙（kairomone），該氣味更能吸引寄生天敵⁽¹¹¹⁾。目前，大部分抗蟲基因轉殖植物作用標的在昆蟲的消化系統，有可能改變寄主昆蟲的取食量及其對植物的損害刺激，進而影響開洛蒙產生量，這種改變將可能影響寄生天敵對寄主定位搜尋的過程。例如飼養在轉殖 Bt 菸草的菸草夜蛾（*Heliothis virescens*）幼蟲，被姬蜂（*Camponotus sonorensis*）寄生的機率明顯低於在非轉殖 Bt 菸草上的幼蟲，推測可能為夜蛾降低取食，減少破壞轉殖基因植物，降低植物對寄生蜂的誘引⁽⁶¹⁾。

受轉殖植物抗蟲基因的作用而導致寄主活力或防禦行為改變，也可能影響寄生天敵的成功寄生率，其作用方式因天敵、寄主及寄主植物的種類與特性而有差異⁽⁶¹⁾。如比較科羅拉多馬鈴薯金花蟲

(*Leptinotarsa decemlineata*) 的幼蟲寄生蠅 (*Myiopharus doryphorae*)，對銀以亞致死 (sublethal) 劑量或致死 (lethal) 劑量蘇力菌的金花蟲幼蟲其產幼蟲寄生 (larviposit) 率，以前者較高，此結果歸因於寄生蠅幼蟲只產於活動的寄主體內，成蠅傾向挑選健康的寄主予以寄生，而不會將幼蟲產於頻近死亡者⁽⁶⁸⁾。然而，姬蜂 (*Camponotus sonorensis*) 對飼養在轉殖低濃度 Bt 菸草上的菸草夜蛾幼蟲的寄生率高於飼養於無毒菸草上的夜蛾幼蟲，所以該 Bt 菸草對姬蜂有增效作用，但是對於另一種寄生的小繭蜂 (*Cardiochiles nigriceps*) 則否⁽⁶⁰⁾。其他類型的抗蟲基因轉殖植物亦有相關的研究報導，如轉殖雪蓮花凝集素 (GNA) 的馬鈴薯明顯可以提高姬小蜂 (*Eulophus pennicornis*) 對番茄夜蛾 (*Helicoverpa armigera*) 幼蟲的寄生率⁽¹²⁾。但是也有凝集素對寄生蜂產生毒性的報告，實驗室內以 0.1% 的凝集素 (GNA) 餵食已被蚜小蜂 (*Ahpenlinus abdominalis*) 寄生後的蚜蟲，經檢測發現蚜小蜂的排泄物含有凝集素 (GNA)，且蚜小蜂的死亡率增加⁽²³⁾。

寄主的排泄物也是某些寄生蜂尋找寄主位置的重要線索⁽¹⁰⁸⁾，例如，適量的蜜露有助於天敵尋找同翅目的寄主昆蟲⁽¹⁸⁾，但過量的蜜露會影響寄生蜂的行動，反而降低其寄生效率。已知傳統方法育出之抗蟲品系小麥上的麥蚜其蜜露量較少⁽⁹⁹⁾，雖然目前尚未有證據顯示基因轉殖作物也會有相同的影響，但基因轉殖作物若改變了害蟲的排泄物或蜜露等，仍有改變寄生性天敵成蟲行為的風險存在。

寄生性天敵的幼期可能因抗蟲基因轉殖植物使寄主體質改變而受到影響，一旦寄主因中毒而身體組織遭到破壞時，寄生其體內的幼蟲可能因直接暴露在異質蛋白質中而死亡。寄主的幼蟲若以轉殖高抗性屬於致死 (lethal) 程度的 Bt 作物餵食，則

寄生其上的幼蟲可能因寄主提早死亡而無法完成發育。如果寄主昆蟲接觸的是 Bt 低毒性屬於亞致死 (sublethal) 劑量，此時對該寄主的影響，通常是延遲發育及降低其對葉片的消耗與體重增加率^(60, 71, 113)，而這些亞致死程度的毒性作用不會使寄主幼蟲立即死亡，反而因寄主免疫反應減弱而提高了寄生者幼蟲的存活力⁽¹¹⁷⁾。因此，基因轉殖植物對寄生天敵幼蟲的影響往往取決於轉入基因對目標寄主昆蟲上表現毒性作用的程度。

相較於 Bt 植物，表現凝集素或蛋白質抑制劑的抗蟲基因轉殖植物，對害蟲的毒性較低，但是作用昆蟲種類的範圍較廣⁽⁹⁵⁾，因此有更多的標的昆蟲可以存活，但對寄生性天敵而言，毒性作用後存活下來的害蟲品質在體形大小、生長速率或繁殖率等均減弱，因此，可能間接影響寄生幼蟲的存活率。如以轉殖雪蓮花凝集素 (GNA) 的抗蟲馬鈴薯的葉片餵食番茄夜蛾 (*Lacanobia oleraced*) 幼蟲，再供給姬蜂 (*Eulopus pennicornis*) 寄生，結果顯示並不影響寄生率及寄生蜂的活力⁽¹¹⁾。但 Couty 等⁽²³⁾研究，在餵食轉殖雪蓮花凝集素 (GNA) 馬鈴薯的桃蚜 (*Myzus persicae*) 及溫室馬鈴薯蚜 (*Aulacorthum solani*) 上寄生的蚜小蜂 (*Aphelinus abdominalis*) 其發育及健康等情形，結果顯示 GNA 並不會直接影響蚜小蜂，卻間接因寄主蚜蟲的大小而影響蚜小蜂寄生蛹的大小與成蜂性比。

(2) 對捕食性天敵個體行為與健康之影響

常見昆蟲類捕食性天敵包括半翅目 (Hemiptera)、脈翅目 (Neuroptera)、鞘翅目 (Coleoptera)、雙翅目等，目前常利用為生物防治所用的有草蛉 (lacewings)、食蟲椿 (predatory bugs)、瓢蟲 (ladybirds) 及食蚜虻 (hoverflies) 等，其幼期與成蟲都營自由生活，具有自主移動性，且獵食對象範圍較廣，因此受特定一種獵物豐度的影響較小。捕食性天敵與寄生性天敵一

樣，通常藉由害蟲的寄主植物本身或害蟲取食植物時所散發出氣味搜尋其目標^(97, 99)，基因轉殖植物的異質蛋白質對其影響方式與程度，往往因捕食性天敵於不同生長期的食性一致與否而有不同，如有些食蚜虻或草蛉，僅幼蟲期為肉食性，成蟲則取食花粉花蜜等，在不同生活期受基因轉殖植物影響的途徑與程度也因而不同。

迄今，根據各種抗蟲基因轉殖植物，對其相關害蟲的捕食性天敵的影響研究報導，以轉殖 Bt 的玉米、棉及馬鈴薯等的葉片或花粉餵食其主要害蟲，再供其捕食性天敵如草蛉 (*Chrysopa carnea*)、5 種瓢蟲 (*Coleomegilla maculata*、*Hippodamia convergens*、*Adalia bipunctata*、*Propylaea japonica*、*Coccinella septempunctata*)、麗步假甲 (*Lebia grandis*) 及 7 種捕食性椿象 (*Orius trstricolor*、*O. insidiosus*、*O. majusculus*、*Nabis spp.*、*Geocoris spp.*、*C. Pallidipennis*、*Lygus hesperus*) 取食，在多數的試驗結果顯示取食抗蟲基因轉殖植物的害蟲對捕食性天敵昆蟲的個體生長、發育、生殖、捕食行為等並未明顯產生不良之影響^(4, 7, 27, 70, 84, 91, 125)。但 Hilbeck 等⁽⁵⁵⁾則報導實驗室內，以取食轉殖 Bt 玉米的歐洲玉米螟幼蟲餵食草蛉 (*Chrysoperla carnea*)，結果顯示草蛉幼蟲死亡率較對照組高，且幼蟲發育期較長。另外，以取食轉殖 GNA 馬鈴薯的桃蚜 (*Myzus persicae*) 餵食二點瓢蟲 (*Adalia bipunctata*)，結果顯示含 GNA 的桃蚜對二點瓢蟲雖無急毒性作用，但瓢蟲成蟲的生殖率及成蟲壽命均降低，甚至影響卵的孵化率⁽¹⁷⁾。

(3) 對田間天敵及其他非目標昆蟲族群動態之影響

抗蟲基因轉殖作物對目標昆蟲的專一性天敵的影響較大，轉殖作物直接殺死目標害蟲使其獵物或是寄主昆蟲減少或消失，將間接影響天敵的生存。這種對族群動態造成衝擊的因素，包括抗蟲基因轉殖

植物、目標害蟲及自然天敵等三方面的相互作用機制頗為複雜。根據以往相關轉殖植物對其害蟲的天敵族群動態影響的調查研究顯示，對天敵所產生的影響可能與抗蟲基因轉殖植物的表現作用互為拮抗或是加成⁽⁹⁶⁾。迄今大部分的調查研究都集中於轉殖 Bt 作物，包括調查轉殖 Bt 棉花、馬鈴薯、玉米及與轉 Bt 雜交甜玉米上的目標害蟲番茄夜蛾、歐洲玉米螟或其他非目標害蟲如粉蝨、蚜蟲，所涉及包括寄生性與捕食性天敵如瓢蟲、草蛉、盲椿及小花椿等^(1, 2, 4, 40, 54, 77, 84, 90, 91, 110, 115)。

研究結果顯示，有些轉殖 Bt 植物對天敵或非目標昆蟲族群無不良影響，有些則表現不利的影響。美國在 1993-1994 年，調查 Bt 棉花上 6 種捕食性天敵及非目標昆蟲銀葉粉蝨及菸草粉蝨的族群數量與非 Bt 棉花田上的並無明顯差異，但 1991 年調查結果顯示，在 Bt 菸草田的粉蝨種群的族群數量高於非 Bt 菸草田^(40, 115)。Hardee & Bryan⁽⁵⁴⁾於 1994-1995 年及 van Tol 等⁽¹¹⁰⁾於 1996-1997 年調查田間栽植 Bt 棉上的捕食性昆蟲及蜘蛛、蚜蟲及其他刺吸式口器之昆蟲的族群，結果均顯示，Bt 棉對所調查的天敵或害蟲於族群數量上並無不良影響。崔等^(1, 2)報導在中國河南的 Bt 棉田的捕食性天敵龜紋瓢蟲的族群數量明顯增加，寄生蜂族群數量則低於傳統棉上的，而刺吸式口器害蟲族群數量則明顯高於傳統棉田的。在 1992-1994 年調查轉殖 Bt 馬鈴薯田，寄生性天敵昆蟲族群數量明顯高於傳統馬鈴薯田，Bt 作物上的蚜蟲數量雖可以得到控制，但是馬鈴薯葉蟬則須施以殺蟲劑方可控制⁽⁵⁶⁾。

雖然實驗室內證明轉殖 Bt 玉米對草蛉幼蟲有不良之影響⁽⁵⁵⁾，但美國於 1994-1995 在轉殖 Bt 玉米上調查三種天敵 (*O. insidiosus*、*Coleomegilla maculata* 及 *chrysopa carnea*) 的族群數目與傳統玉米上並無明顯差異^(4, 84)，顯示抗蟲基因轉殖作

物栽植於田間，可能因各種環境因子相互作用而降低對天敵不良影響。但在美國以掃網或黃色黏蟲板偵測轉殖 Bt 或傳統玉米田的非目標昆蟲族群豐度，其中以黃色黏蟲板在傳統玉米田誘得瓢蟲數量明顯較 Bt 玉米田多，而誘得小花椿 (*Orius* spp.) 的數量則明顯以 Bt 玉米田較多⁽⁵⁸⁾。田間高抗蟲性植物的天敵族群數量經常是伴隨著獵物或寄主數量減少而下降，因此若抗蟲基因轉殖植物周邊有其他替代作物，或天敵的寄主害蟲，或獵物範圍較大，對天敵族群之生存較不受威脅⁽³⁹⁾。毒質對非目標昆蟲的天敵影響較少引起注意，但仍具潛在風險，減少使用殺蟲劑於轉殖作物防治主要害蟲，也可能導致次要害蟲族群數量的增加，相形之下，非目標害蟲之天敵就相形重要，因而亦須加以評估風險及加強管理⁽⁹⁶⁾。

2. 次要害蟲

抗蟲基因轉殖作物將目標害蟲族群密度壓制之後，受到同一寄主植物上昆蟲族群改變之影響，次要害蟲族群密度的變化值得重視。次要害蟲密度也許維持原先之水平，但也有上升的可能，完全視作物與害蟲各別情況而異。當次要害蟲成爲主要害蟲時，其所造成作物的損害、對於週邊作物及對天敵族群的影響等，需加以長期觀察偵測，如發生次要害蟲崛起危害的情形，則需針對該次要害蟲發展適當防治方法，以免作物受害。

次要害蟲的表現可能受植物抗蟲機制影響，北美洲馬鈴薯主要害蟲爲克羅拉多甲蟲 (*Leptinotarsa decemlineata* (Say))，蚜蟲 (*Macrosiphum euphorbiae* (Thomas)) 爲次要害蟲，轉殖抗甲蟲蘇力菌毒素 (*Cry3A*) 的馬鈴薯不利蚜蟲生長，轉殖抗甲蟲酵素抑制劑 (*cystatin I*) 的馬鈴薯對蚜蟲生長反有幫助，在轉植不同有毒物質的馬鈴薯植株上成長的有翅型成蟲，其飛行能力也表現不同⁽⁹⁾。

中國北方棉花主要害蟲是玉米穗蟲 (*Helicoverpa armigera* (Hubner))，次要害蟲有棉蚜 (*Aphis gossypii* Glover)、赤葉蟬 (*Tetranychis cinnabarinus* (Boisduval)) 以及十餘種盲椿象 (mirids)，其中以 *Lygus lucorum* Meyer-Dur, *Adelphocoris fasciaticollis* Reuter 及 *A. lineolatus* (Goeze) 等三種盲椿象，爲較重要的次要害蟲。自 1997 年大陸北方開始種植 Bt 棉花，至 2001 年面積已經增加至一百萬公頃，隨著種植轉殖 Bt 棉花普及，因針對玉米穗蟲施藥的次數減少，使盲椿象的危害較以往嚴重，轉而成爲主要害蟲，並且預測危害將隨栽種面積擴大而愈加嚴重，必須另外規劃盲椿象的防治方法⁽¹¹⁸⁾。

這類屬於環境中不同昆蟲族群生態消長之變化，通常需較長期觀查研究，並於實際栽種作物田間進行調查，以獲得較爲確切之結論。

3. 土壤昆蟲

棲息於土壤中的昆蟲種類甚多，常見者包括跳蟲、蠨螋、蟋蟀、螻蛄、切根蟲、蚊蠅類幼蟲、白蟻、螞蟻以及甲蟲類之幼蟲如金龜子、象鼻蟲、叩頭蟲、隱翅蟲等，有些種類以植物根部附近組織爲食，有些以土壤中腐植質爲食。轉殖抗蟲植物於收穫後，田間殘株會隨田土翻耕整理而混入土中，原先存於植株莖葉組織的抗蟲物質，會隨著進入土壤；更有一些轉基因植物根部釋出分泌物，進入土壤後，可能對土壤中棲息昆蟲的生存產生影響。

在實驗室內分析，蘇力菌製劑 (Dipel) 中抽出的蘇力菌毒蛋白，能與土壤中有機粒子 (humic acids) 或無機粒子 (clay) 結合，結合後的毒蛋白在土壤中消退速度比獨立毒蛋白爲緩慢，結合的蘇力菌毒素仍保持活性，對菸草天蛾 (*Manduca sexta* (L.)) 仍具致死能力⁽²⁴⁾。自 Bt 玉米根系釋出之蘇力菌內毒素 (*Cry1Ab*) 進入土壤，被土壤粒子吸附可長達 9 個月^(92, 107)，可能

對土壤生物及附近的水生動物產生毒害。轉殖凝集素 (GNA) 馬鈴薯根部釋出的物質對土壤中原生動物 (protozoan) 族群有負面作用, 使轉殖區附近土壤中原生蟲減少 40%⁽⁵⁰⁾。乾燥的基因轉殖菸草葉片經犁入土壤中 57 日後, 仍可測出轉殖於植物的蛋白酶抑制物存在, 雖線蟲、原生蟲族群密度未改變, 但是跳蟲 (彈尾目 Collembola) 的族群密度減少⁽²⁸⁾。

目前有許多基因轉殖植物對環境安全評估的例子是以土壤中腐食性昆蟲如跳蟲, 作為評估對土壤生物影響之指標昆蟲, 如加拿大對於抗蟲玉米 (Mon 810) 的環境安全評估, 即以兩種跳蟲 (*Folsomia candida*, *Xenylla grisea*) 為測試對象。台灣種植園藝作物的田間土壤中以紫跳蟲 (*Hypogastura* sp.) 較為常見, 生長在根部附近土壤中, 若蟲與成蟲以土中腐植質或根部組織為食物, 可以作為測試基因轉殖植物對於土壤昆蟲影響的材料。

在生態學的研究上, 對於地上部生物的研究往往多於地下部, 實際上土壤中生物的存在與其間相互之關係, 是生態系中極為重要的一環, 且與土壤肥力的表現密切相關。土壤中昆蟲、蟎類或是其它生物間依存關係, 可能比地上部更為複雜, 若其中某一種生物族群的些微改變, 即可能牽動一系列複雜變化。土壤昆蟲的生態與土壤微生物關係密切, 因此這方面的評估必須綜合該作物於該地區土壤中生物相, 進行整體評估, 才能有比較客觀的結果。事實上, 轉殖作物在土壤中的表現與對土壤中非目標生物的影響, 仍處於啓蒙階段, 標準的試驗方法與技術仍有待建立, 且需更長期的觀察研究, 方可釐清其間彼此關係。

4. 保育類昆蟲

轉殖 Bt 玉米的花粉對大樺斑蝶 (Monarch butterfly, *Danaus plexippus* (L.)) 幼蟲有害之報告⁽⁶⁹⁾曾經在環保界震驚

一時, 該文將 Bt 玉米花粉與普通玉米花粉以水濕潤後, 置於馬利筋 (*Asclepias curassavica* L.) 葉片上, 餵食大樺斑蝶第 3 日齡幼蟲, 試驗期間幼蟲取食行為並未受到不同花粉影響, 但經 4 日後取食轉殖 Bt 玉米花粉的幼蟲生長緩慢且死亡率高, 死亡率較對照組增加 44%, 證實過高的死亡率皆因花粉之差異, 認為大量種植基因轉殖玉米, 可能對該蝶族群產生不利影響。

其後有許多研究人員投入此相關研究, 探討 Bt 玉米對大樺斑蝶到底有無族群維護上的負面影響。後來針對該蝶的生態習性、花粉所含毒蛋白濃度與持久性、馬利筋的分布進行更精確的試驗, 證明試驗室內雖然 Bt 玉米花粉對初齡幼蟲有毒性, 但在田間種植轉殖作物, 有 90% 玉米花粉落於植株 5 米範圍之內, 落粉盛期平均每葉落花粉數低於會毒殺斑蝶的量, 5 米處即近無花粉, 故花粉接觸蟲體的機會極低⁽¹¹⁶⁾。馬利筋大多生長於非農耕區, 作物栽植田間及田間路邊極少發生。且斑蝶的幼蟲生長期與玉米花粉盛期並不一致, 轉殖玉米花粉所含殺蟲毒性對斑蝶幼蟲之影響可謂不存在。

根據政府公佈「野生動物保育法」, 台灣的保育類昆蟲共有寬尾鳳蝶、曙鳳蝶、珠光鳳蝶、黃裳鳳蝶、大紫蛺蝶、台灣爺蟬、渡邊氏長吻白臘蟲、無霸勾蜓、妖艷吉丁蟲、彩虹叩頭蟲、台灣長臂金龜、台灣大鍬形蟲、長角大鍬形蟲、霧社血斑天牛、台灣食蝸步行蟲、台灣擬食蝸步行蟲、蘭嶼大葉蝨螯、津田氏大頭竹節蟲等共 6 目 13 科 18 種 (附錄一), 大多為專食性, 僅少數為低雜食性的種類, 在進行基因轉殖作物環境安全評估時, 需就保育昆蟲的地理分佈、食性、季節消長等各別進行評估, 以確定轉殖作物大面積栽種時無礙於對該蟲之生存。

5. 授粉昆蟲

在植物花部棲息活動的昆蟲, 身體表

面的剛毛、刺齒、突出物等附著花粉，在本能的穿梭移動中，使花粉隨之散布，具有幫助授粉的作用。攜帶花粉量多，且能於短時間內慫慫造訪多數花朵的昆蟲，幫助傳粉的效率更高，稱為授粉昆蟲。常見的授粉昆蟲包括膜翅目 (Hymenoptera) 的蜜蜂 (*Apis* spp.) 與熊蜂 (*Bombus* spp.) 類、雙翅目 (Diptera) 的花虻 (syrphid) 與花蠅 (flower fly) 類。一般都以蜂類尤其蜜蜂做為測試昆蟲，虻類與蠅類幼蟲通常棲息於土中或水中，取食腐植質，成蟲都只取食花蜜，不食花粉，而迄今在花蜜中尚未有發現轉殖基因存在，因此基因轉殖植物對於虻類與蠅類之生存，產生負面影響的可能性不高。

蜜蜂成蟲花粉花蜜都吃，剛羽化第一週的蜜蜂取食相當數量花粉，對於毒性反應較為明顯，美國環境保護署 (EPA) 公佈的有毒物質對於蜜蜂毒性試驗方法即以此時期的蜜蜂為測試對象^(32, 33, 34)。幼蟲的食物以成蜂餵食的營養物為主，成蜂本身食入的花粉，如含有毒物質，其消化分泌物就可能也對幼蜂生長發育產生影響。加以蜜蜂飛行距離遠，當附近數公里內有基因轉殖植物栽種時，蜜蜂均有接觸到基因轉殖植物花粉的機率，因此基因轉殖植物對於蜜蜂的影響，甚受重視。

目前所有蘇力菌毒蛋白不會對蜂類產生毒性反應，在商業化栽種的 Bt 作物中，如玉米，雖然花粉會含蘇力菌毒蛋白，但其濃度並不至於對蜜蜂有任何不良作用。然而這些均是試驗室內試驗所得的數據，田野間自然而長期會發生之情形，尚有待觀察。

基因轉殖植物除了因含昆蟲有毒物質而對授粉昆蟲產生毒性外，尚可能因花朵形態、花朵數目、花蜜含量、花蜜品質等改變，是否對授粉昆蟲產生間接不利影響，在進行環境安全影響評估時亦不可輕忽。

(三). 對昆蟲多樣性的影響

人類經濟發展以及科技進步，對於自然資源過度開發利用，使居於生存弱勢的物種正以比以往更快的速度滅絕，物種的減少將使整個自然生態系統受到影響，此一趨勢若不設法遏止，更將危及人類本身之生存，因此生物多樣性的研究很受重視。

基因轉殖作物固然帶給人類農業耕作上的便利，但也可能對生物多樣性產生負面影響，例如抗殺草劑作物的種植，若導致某種類型殺草劑過量使用，可能減少某些野生植物的種類，如這種改變使某些昆蟲棲所與食物減少，將使這些昆蟲族群面臨生存壓力或是面臨滅絕的威脅。環境中某一元素改變，即可能在生態上將衍生一連串的作用，且其間相互因子甚為複雜，對於可能造成的後果必須加以審慎評估。

基於對於「改性活生物體」(Living modified organism, 包括基因轉殖生物) 可能對地球上生物資源有不利影響，在聯合國生物多樣性公約組織主導下，全體締約國於 2000 年決議通過「卡塔赫納生物安全議定書」，表明關切現代生物技術的迅速拓展，可能對生物多樣性產生不利的影響，約定於發展生物技術的同時，對改性活生物體的轉移、處理與使用，應採取妥善的安全措施，以確保人類健康與生物多樣性之安全。此議定書的通過，更加强國際間於風險評估時對生物多樣性影響之重視。

台灣為深具昆蟲多樣性的區域，已知的昆蟲種類已經近 18000 種，然而估計這個數目還不到台灣所有昆蟲數目的十分之一，可見昆蟲種類與數量均極豐富。一種抗蟲基因轉殖植物釋出後，本地昆蟲多樣性將會受到何種程度的影響，是屬於暫時性或是永久性影響，均需投注人力與物力加以研究判斷。與傳統生態學相較，生物多樣性為新興學門，在某一區域內的物種數目、互相間作用關係等，均為研究題材，對於物種數目的估算有多種理論與估計方

法⁽⁷²⁾，這方面的研究仍有待充分發展。室內試驗通常難以充分反映自然界中可能發生的情況，時間、季節、地理分佈等不同，均可能造成不同的結果，因此對多樣性評估尚不易達到科學性的精確估算，通常僅能做理論上的分析。

自然界中一些因素對於昆蟲族群變動的反映，通常需要相當長久的時間才會穩定呈現，目前只能靠少許的研究，盡最大努力做理論上的分析推測，此方面亟需建立一套公認可行的制度，以評估基因轉殖植物對於昆蟲多樣性的影響力。

結 語

全球栽種的基因轉殖作物，以抗蟲為目的即佔總面積 30%，主要是 Bt 玉米與 Bt 棉花，由於抗蟲物質均是蘇力菌內毒素，Bt 作物幾乎已經成為抗蟲基因轉殖作物的代名詞。以往蘇力菌殺蟲劑長期噴施葉面有使害蟲產生抗性之情形，Bt 抗蟲作物長期種植也很可能會有此缺點。除蘇力菌毒蛋白基因外，其他抗蟲基因研究正在為抗蟲作物開闢新的途徑，期望在各類抗蟲基因研究上的努力與成果，能使抗蟲基因轉殖植物的發展前途更為寬廣。

由於對環境的重視，用於種植的基因轉殖植物於實驗室釋出或自國外進口前，

均需經過環境安全風險評估的程序，我國在即將公布的「基因轉殖植物隔離田間試驗管理辦法」中，亦有關於環境安全評估的規定，對於提出評估申請、評估的程序與方法等，有原則性之規範。

文所述之各項基因轉殖植物對於昆蟲類可能發生的影響，即是環境風險評估中的部分項目，是世界各國科學家依據對於基因轉殖植物對於各類昆蟲可能發生之影響，曾經做過之各種觀察與試驗。由於環境風險有地域特性，國外資料固然可供參考，實際進行本地評估時，仍當依據「個案處理」原則，考慮作物之種類、轉殖新性狀之抗蟲特性、該作物栽植的地區的環境、作物具有的害蟲與天敵種類、該作物與非目標昆蟲之關係等，選擇適當的觀察項目，對於環境風險的產生機率，加以評估與判斷。

人類目前有限的知識，對於生態系影響之長期預測仍有相當困難，因而基因轉殖植物即使通過評估而釋出種植，其對於環境生態系之長期影響，仍需要做持續的追蹤監控，一旦發現有不利於環境生態的情形，立即採取管制或禁止之措施，才可能使基因轉殖植物對環境產生破壞之風險降至最低。希望能在獲取現代科技所衍生利益的同時，盡量避免對環境生態造成任何負面影響。

附錄一、台灣保育類昆蟲種類及其寄主植物與分布區域

Appendix 1. List of insect taxa of conservation concern in Taiwan and their host plants

Name	Host plant
昆蟲綱 (Insecta)	
鱗翅目 (Lepidoptera)	
鳳蝶科 (Papilionidae)	
寬尾鳳蝶 (<i>Agehana maraho</i> (Shiraki & Sonan))	幼蟲—樟科 (Lauraceae) 之台灣擦樹 (<i>Sassafras randaiensis</i>) 雌蟲—馬鞭草科 (Verbenaceae)、安息香科 (Styracaceae)、虎耳草科 (Saxifragaceae) 等花蜜

曙鳳蝶 (<i>Atrophaneura horishana</i> (Matsumura))	幼蟲—異葉馬兜鈴 (<i>Aristolochia heterophylla</i>) 及大葉馬兜鈴 (<i>A. kaempferi</i>)
珠光鳳蝶 (<i>Troides magellanus</i> Felder & Felder)	雌蟲—於有骨消 (<i>Sambucus formosana</i>) 及海州常山 (<i>Clerodendrum trichotomum</i>) 上訪花
黃裳鳳蝶 (<i>Troides aeacus kaguya</i> Rothschild)	港口馬兜鈴 (<i>Aristolochia zollingeriana</i>)
蛺蝶科 (Nymphalidae)	葉異馬兜鈴 (<i>Aristolochia heterophylla</i>)、港口馬兜鈴 (<i>A. zollingeriana</i>)
大紫蛺蝶 (<i>Sasakia charonda formosana</i> Shirôru)	榆科沙朴 (<i>Celtis sinensis</i>)
同翅目 (Homoptera)	
蟬科 (Cicadidae)	
台灣爺蟬 (<i>Formotosema siebohmi</i> Distant)	未知
白臘蟲科 (Fulgoridae)	
渡邊氏長吻白臘蟲 (<i>Fulgora watanabei</i> (Matsumura))	幼蟲—未知 成蟲—大戟科烏桕 (<i>Sapium sebiferum</i>) 及白桕 (<i>S. discolor</i>)
蜻蛉目 (Odonata)	
勾蜓科 (Cordulegasteridae)	
無霸勾蜓 (<i>Anotogaster sieboldii</i> (Selys))	未知
鞘翅目 (Coleoptera)	
吉丁蟲科 (Buprestidae)	
妖艷吉丁蟲 (<i>Buprestis mirabilis</i> Kyrisawva)	未知，其近似種以松科 (Pinaceae) 植物為食
叩頭蟲科 (Elateridae)	
彩虹叩頭蟲 (<i>Campsosternus gemma</i> Miwa)	中低海拔闊葉林，餘未知
金龜蟲科 (Scarabaeidae)	
台灣長臂金龜 (<i>Cheirotonus macleayi formosanus</i> Ohaus)	未知
鍬形蟲科 (Lucanidae)	
台灣大鍬形蟲 (<i>Dorcus formosanus</i> Miwa)	幼蟲於朽木中生活
長角大鍬形蟲 (<i>Dorcus schenklingi</i> Möllenkamp)	幼蟲於朽木中生活
天牛科 (Cerambycidae)	
霧社血斑天牛 (<i>Aeolesthes oenochrous</i> (Fairmaire))	幼蟲蛀食山櫻花 (<i>Prunus campanulata</i>)
步行蟲科 (Carabidae)	
台灣食蝸步行蟲 (<i>Damaster blaptoides hanae</i> Chu)	未知

台灣擬食蝸步行蟲 (*Coptolabrus
nankototaijanus* Kano)

捕食性

直翅目 (Orthoptera)

蝥蟴科 (Tettigoniidae)

蘭嶼大葉蝥蟴 (*Phyllophorina kotoshoensis*
Shiraki)

葡萄科 (Vitaceae)、火筒樹科 (Leeaceae)、
大戟科 (Euphorbiaceae)、茶茱萸科
(Icacinaceae)、無患子科 (Sapindaceae)、
厚殼樹科 (Elaeagnaceae)

竹節蟲目 (Phasmida)

竹節蟲科 (Phasmidae)

津田氏大頭竹節蟲 (*Megacrania tsudai*
Shiraki)

林投 (*Pandanus odoratissimus* L. f, var.
sinensis)

引用文獻

1. 崔金杰、夏敬源。1998。麥套夏播轉 Bt 基因棉花田主要害蟲及其天敵的發生規律。棉花學報 10: 255-262。
2. 崔金杰、夏敬源。2000。一熟轉 Bt 基因棉花田主要害蟲及其天敵的發生規律。植物保護學報 27: 141-145。
3. Adang, M. J., Brody, M. S., Cardineau, G., Eagan, N., Roush, R. T., Shewmaker, C. K., Jones, A., Oakes, J. V., and McBride, K. E. 1993. The reconstruction and expression of a *Bacillus thuringiensis* cryIIIa gene in protoplasts and potato plants. Plant NOL Biol. 21: 1131-1145.
4. Al-Deeb, M., Wild, G. E., and Higgins, R. A. 2001. No effect of *Bacillus thuringiensis* corn and *Bacillus thuringiensis* on the predator *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae). Environ. Entomol. 30: 625-629.
5. Altpeter, F., Diaz, I., McAuslane, H., Gaddour, K., Carbonera, P., and Vasil, I. K. 1999. Increased insect resistance in transgenic wheat stably expressing trypsin inhibitor Cme. Mol. Breed. 5: 53-63.
6. Alyokhin, A., Ferro, D. N., Hoy, C. W., and Head, G. 1999. Laboratory assessment of flight activity displayed by Colorado potato beetles fed on transgenic and Cry3a toxin-treated potato foliage. J. Econ. Entomol. 92: 115-120.
7. Armer, A. C., Berry, R. E., and Kogan, M. 2000. Longevity of phytophagous heteropteran predators feeding on transgenic Bt-potato plants. Entomol. Exp. Appl. 95: 329-333.
8. Arpaia, S., De Marzo, L., Di Leo, G. M., Santoro, M. E., Mennella, G., and van Loon, J. J. A. 2000. Feeding behaviour and reproductive biology of Colorado potato beetle adults fed transgenic potatoes expressing the *Bacillus thuringiensis* Cry3B endotoxin. Entomol. Exp. Appl. 95: 31-37.
9. Ashouri, A., Michaud, D., and Cloutier, C. 2002. Unexpected effects of different potato resistance factors to the Colorado potato beetle on the

- potato aphid. *Environ. Entomol.* 30: 524-532.
10. Barton, K. A., Whiteley, H. R., and Yang, N. S. 1987. *Bacillus thuringiensis* δ -endotoxin expressed in transgenic *Nicotiana tabacum* provides resistance to Lepidopteran insects. *Plant Physiol.* 85: 1103-1109.
 11. Bell, H. A., Fitches, E. C., Down, R. E., Marris, G. C., Bell, J., Edwards, J. P., Gatehouse, J. A., and Gatehouse, A. M. R. 1999. The effect of snowdrop lectin (GNA) delivered via artificial diet and transgenic plants on *Eulophus pennicornis* (Hymenoptera: Eulophidae), a parasitoid of the tomato moth *Lacanobia oleracea* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Insect Physiol.* 45: 983-991.
 12. Bell, H. A., Fitches, E. C., Marris, G. C., Bell, J., Edwards, J. P., Gatehouse, J. A., and Gatehouse, A. M. R. 2001a. Transgenic GNA wxpressing potato plants augment the beneficial biocontrol of *Lacanobia oleracea* (Lepidoptera: Noctuidae) by the parasitoid *Eulophus pennicornis* (Hymenoptera: Eulophidae). *Transgenic Res.* 10: 35-42.
 13. Bell, H. A., Down, E. C., Down, R. E., Ford, L., Marris, G. C., Edwards, J. P., Gatehouse, J. A., and Gatehouse, A. M. R. 2001b. Effect of dietary cowpea trypsin inhibitors on the growth and development of the tomato moth *Lacanobia oleracea* and on the success of the gregarious ectoparasitoid *Eulophus pennicornis*. *Pest Management Sci. (UK)* 57: 57-65.
 14. Bernhard, K., and Utz, R. 1993. Production of *Bacillus thuringiensis* insecticides for experimental and commercial uses. *In: Entwistle P.F. et al. [eds.], Bacillus thuringiensis, An Environmental Biopesticide: Theory and Practice.* John Wiley & Sons, UK.
 15. Bolin, P. C., Hutchison, W. D., and Andow, D. A. 1999. Long-term selection for resistance for *Bacillus thuringiensis* Cry1Ac endotoxin in a Minnesota population of European corn borer. *J. Econ. Entomol.* 92: 1021-1030.
 16. Boulter, D., Edwards, G. A., Gatehouse, A. M. R., Gatehouse, J. A., and Hilder, V. A. 1990. Additive protective effects of different plant-derived insect resistance genes in transgenic tobacco plants. *Crop Prot.* 9: 351-354.
 17. Brich, A. N. E., Geoghegan, I. E., Majerus, M. E. N., McNicol, J. W., Hackett, C. A., Gatehouse, A. M. R., and Gatehouse, J. A. 1999. Tri-trophic interactions involving pest aphids, predatory 2-spot ladybirds and transgenic potatoes expressing snowdrop lectin for aphid resistance. *Mol. Breed.* 5: 75-83.
 18. Budenberg, W. J. 1990. Honeydew as a contact kairomone for aphid parasitoids. *Entomol. Exp. Appl.* 55: 139-148.
 19. Burgess, E. P. J., Malone, L. A., and Christeller, J. T. 1996. Effects of proteinase inhibitors on the digestive enzymes and survival of honey bees (*Apis mellifera*). *J. Insect Physiol.* 42: 823-828.

20. Corbin, D. R., Grebenok, R. J., Ohnmeiss, T. E., Greenplate, J. T., and Purcell, J. P. 2001. Expression and chloroplast targeting of cholesterol oxidase in transgenic tobacco plants. *Plant Physiol.* 126: 1116-1128.
21. Cornell University. 2004. Bt-based insect resistance. Genetically Engineered Organisms. Public Issues Education. www.comm.cornell.edu/gmo/traits/
22. Cornu, D., Leplé, J. C., Bonadé-Bottino, M., Ross, A., Augustin, S., Delplanque, A., Jouanin, L., and Pilate, G. 1996. Expression of a proteinase inhibitor and a *Bacillus thuringiensis* δ -endotoxin in transgenic poplars, *In: Proceedings IUFRO Meeting on Somatic Cell Genetics and Molecular Genetics of Trees*, Kluwer, Dordrecht. pp. 131-136.
23. Couty, A., Vina, G., Clark, S. J., Kaiser, L., Pham, D. M., and Poppy, G. M. 2001. Direct and indirect sublethal effects of *Galanthus nivalis* agglutinin (GNA) on the development of a potato-aphid parasitoid *Aphelinus abdominalis*. *J. Insect Physiol.* 47: 553-561.
24. Crecchio, C., and Stotzky, G. 1998. Insecticidal activity and biodegradation of the toxin from *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki* bound to humic acids from soil. *Soil Biol. Biochem.* 30: 463-470.
25. Czaplá, T. H., and Lang, B. A. 1990. Effect of plant lectins on the larval development of European corn borer and southern corn rootworm. *J. Econ. Entomol.* 83: 480-2485.
26. De Leo, F., Bonade-Bottino, M., Ceco, L. R., Gallerani, R., and Jouanin, L. 2001. Effects of a mustard trypsin inhibitor expressed in different plants on three lepidopteran pests. *Insect Biochem. Mol. Biol. (UK)* 31: 593-602.
27. Dogan, E. B., Berry, R. E., Reed, G. L., and Rossignol, P. A. 1996. Biological parameters of convergent lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) feeding on aphids (Homoptera: Aphididae) on transgenic potato. *J. Econ. Entomol.* 89: 1105-1108.
28. Donegan, K. K., Seidler, R. J., Fieland, V. J., Schaller, D. L., Palm, C. J., Ganio, L. M., Cardwell, D. M., and Steinberger, Y. 1997. Decomposition of genetically engineered tobacco under field conditions: persistence of the proteinase inhibitor I product5 and effects on soil microbial respiration and protozoa, nematode and microarthropod populations. *J. Appl. Ecol.* 34: 767-777.
29. Down, R. E., Gatehouse, A. M. R., Hamilton, W. D. O., and Gatehouse, J. A. 1996. Snowdrop lectin inhibits development and decreases fecundity of the glasshouse potato aphid (*Aulacorthum solani*) when administered in vitro and via transgenic plants both in laboratory and glasshouse trials. *J. Insect Physiol.* 42: 1035-1045.
30. Duan, X., Li, X., Xue, Q., Abo-El-Saad, M., Xu, D., and Wu,

- R.1996. Transgenic rice plants harboring an introduced potato proteinase inhibitor II gene are insect resistant. *Nat. Biotechnol.* 14: 494-498.
31. Edge, J. M., Benedict, J. H., Carroll, J. P., and Redong, H. K. 2001. Bollgard Cotton: An assessment of global economics, environmental, and social benefits. *J. Cotton Sci.* 5:121-136.
32. EPA (US Environmental Protection Agency). 1996a. Ecological effects test guidelines. Honey bee acute contact toxicity. OPPTS 850.3020.
33. EPA. 1996b. Ecological effects test guidelines. Honey bee toxicity of residues on foliage. OPPTS 850.3030.
34. EPA. 1996c. Microbial pesticide test guidelines. Honey bee testing, tier I. OPPTS 885.4380.
35. EPA. 1999. EPA and USDA position paper on insect resistance management on *Bt* crops. www.epa.gov/pesticides/biopesticides/otherdocs/bt_position_paper_618.htm.
36. Ewen, S., and Pustai, A.1999. Effect of diets containing genetically modified potatoes expressing *Galanthus nivalis* lectin on rat small intestine. *Lancet* 354 (9187): 1353.
37. Fischhoff, D. A., Bowdish, K. S., Perlak, F. J., Marrone, P. G., McCormick, S. M., Niedermeyer, J. G., Dean, D. A, Kusano-Kretzmer, K., Mayer, E. J. Rochester, D. E., Rogers, S. G., and Fraley, R. T. 1987. Insect tolerant transgenic tomato plants. *Bio/Technology* 5: 807-813.
38. Fitches, E., Gatehouse, A. M. R., and Gatehouse, J. A. 1997. Effects of snowdrop lectin (GNA) delivered via artificial diet and transgenic plants on the development of tomato moth (*Lacanobia oleracea*) larvae in laboratory and glasshouse trials. *J. Insect Physiol.* (UK) 43: 727-739.
39. Fitt, G. P., Mares, C. L., and Llewellyn, D. J. 1994. Field evaluation and potential ecological impact of transgenic cottons (*Gossypium hirsutum*) in Australia. *Biocontrol Sci. Technol.* 4: 535-548.
40. Flint, H. M., Henneberry, T. J., Wilson, F. D., Holguin, E., Park, N., and Buehler, R. E.1995. The effects of transgenic cotton, *Gossypium hirsutum* L., containing *Bacillus thuringiensis* toxin genes for the control of the pink bollworm, *Pectinophora gossypiella* (Saunders) and other arthropods. *Southwest. Entomol.* 20: 281-291.
41. Foissac, X., Nguyen, T. L., Christou, P., Gatehouse, A. M. R., and Gatehouse, J. A.2000. Resistance to green leafhopper (*Nephotettix virescens*) and brown planthopper (*Nilaparvata lugens*) in transgenic rice expressing snowdrop lectin. *J. Insect Physiol.* 46: 573-583.
42. Fujimoto, H., Itoh, K., Yamamoto, M., Kyojuka, J., and Shimamoto, K. 1993. Insect resistant rice generated by introduction of a modified δ -endotoxin gene of *Bacillus thuringiensis*. *Bio/Technology* 11: 1151-1155.
43. Gatehouse, A. M., Davison, G. M., Newell, C. A., Merryweather, A.,

- Hamilton, W. D. O., Burgess, E. P. J., Gilbert, R. J. C., and Gatehouse, J. A. 1997. Transgenic potato plants with enhanced resistance to the tomato moth, *Lacanobia oleracea*: growth room trials. *Mol. Breed.* 3: 49-63.
44. Gatehouse, A. M., Davison, G. M., Stewart, J. N., Gatehouse, L. N., Kumar, A., Geoghegan, I. E., Birch, A. N. E., and Gatehouse, J. A. 1999a. Concanavalin A inhibits development of tomato moth (*Lacanobia oleracea*) and peach-potato aphid (*Myzus persicae*) when expressed in transgenic potato plants. *Mol. Breed.* 5: 153-165.
45. Gatehouse, A. M., Norton, E., Davison, G. M., Babbe, S. M., Newell, C. A., and Gatehouse, J. A. 1999b. Digestive proteolytic activity in larvae of tomato moth, *Lacanobia oleracea*; effects of plant protease inhibitors in vitro and in vivo. *J. Insect Physiol.* 45: 545-558.
46. Gianessi, L. P., and Carpenter, J. E. 1999. Agricultural Biotechnology: Insect Benefits. National Center for Food and Agricultural Policy, Washington, DC. www.bio.org/food&ag/
47. Gongora, C. E., Wang, S., Barbehenn, R. V., and Broadway, R. M. 2001. Chitinolytic enzymes from *Streptomyces albidoflavus* expressed in tomato plants: effects on *Trichoplusia ni*. *Entomol. Exp. Appl.* 99: 193-204.
48. Greenplate, J. T., Corbin, D. R., and Purcell, J. P. 1997. Cholesterol oxidase: potent boll weevil larvicidal and oostatic agent suitable for transgenic cotton development. *Proceedings (Memphis, Tenn.: National Cotton Council of America)* 2: 877-880.
49. Greenplate, J. T., Duck, N. B., Pershing, J. P. and Purcell, J. P. 1995. Cholesterol oxidase an oostatic and larvicidal agent active against the cotton boll weevil, *Anthonomus grandis*. *Entomol. Exp. Appl.* 74: 253-258.
50. Griffiths, B. C., Geoghegan, I. E. and Robertson, W. M. 2000. Testing genetically engineered potato, producing the lectins GNA and Con A, on non-target soil organisms and processes. *J. Applied Ecol.* 37: 159-170.
51. Grossi de Sa, M. F., Ishimoto, T. E., Colucci, G., Cardona, C., and Chrispeels, M. J. 1997. Molecular characterization of a bean α -amylase inhibitor that inhibits the α -amylase of the Mexican bean weevil *Zabrotes subfaociatus*. *Planta* 203: 295-303.
52. Habibi, J., Backus, E. A., and Czaplá, T. H. 1992. Plant lectins effect survival of potato leafhopper. *J. Econ. Entomol.* 86: 945-951.
53. Hamelryck, T. W., Poortmans, F., Goossens, A., Angenon, G., van Montagu, M., Wyns, L., and Loris, R. 1996. Crystal structure of Arcelin-5, a lectin-like defense protein from *Phaseolus vulgaris*. *J. Biol. Chem.* 271: 32796-32802.
54. Hardee, D. D., and Bryan, W. W. 1997. Influence of *Bacillus thuringiensis*-transgenic and nectariless cotton on

- insect populations with emphasis on the tarnished plant bug (Heteroptera: Miridae). *J. Econ. Entomol.* 90: 663-668.
55. Hilbeck, A., Moar, W. J., Pusztai-Carey M., Filippini, A., and Bigleri, F. 1998. Toxicity of *Bacillus thuringiensis* Cry1Ab toxin to the predator *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae). *Environ. Entomol.* 27: 1255-1263.
56. Hoy, C. W., Feldman, J., Gould, F., Kennedy, G. G., Reed, G., and Wyman, J. A. 1998. Naturally occurring biological controls in genetically engineered crops. *Conservation Buikigucak Control*. Academic Press. pp. 185-205.
57. Ishimoto, M., and Kitamura, K. 1989. Growth inhibitory effects of an α -amylase inhibitor in the common bean. *Plant Physiol.* 111: 393-401.
58. Jasinski, J. R., Easley, J. B., Young, C. E., Kovach, J., and Willson, H. 2003. Select nontarget arthropod abundance in transgenic and nontransgenic field crops in Ohio. *Environ. Entomol.* 32: 407-413.
59. Jervis, M., and Kidd, N. 1996. *Insect Natural Enemies*. 491pp. Chapman & Hall Press.
60. Johnson, M. T. 1997. Interaction of resistant plants and wasp parasitoids of tobacco budworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.* 26: 207-214.
61. Johnson, M. T., Gould, F., and Kennedy, G. G. 1997. Effects of natural enemies on relative fitness of *Heliothis virescens* genotypes adapted and not adapted to resistant host plants. *Entomol. Exp. Appl.* 82: 219-230.
62. Jongsma, M. A., Bakker, P. L., Visser, B., and Stiekema, W. J. 1994. Trypsin inhibitor activity in mature tobacco and tomato plants is mainly induced locally in response to insect attack wounding and virus infection. *Planta* 195: 29-35.
63. Koziel, M. G., Beland, G. L., Bowman, C., Carozzi, N. B., Crenshaw, R., Crossland, L., Dawson, J., Desai, N. Hill, M., and Kadwell, S. 1993. Field performance of elite transgenic maize plants expressing an insecticidal protein derived from *Bacillus thuringiensis*. *Bio/Technology* 11: 194-200.
64. Kumar P. A., Sharma R. P., and Malik, V. S. 1997. The insecticidal proteins of *Bacillus thuringiensis*. *Adv. Appl. Microbiol.* 42: 1-43.
65. Lee, S. I., Lee, S. H., Koo, J. C., Chun, H. J., Lim, C. O., Mun, J. H., Song, Y. H., and Cho, M. J. 1999. Soybean Kunitz trypsin inhibitors confers resistance to the brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stal) in transgenic rice. *Mol. Breed.* 5: 1-9.
66. Liu, Y. B., Tabashnik, B. E., Dennehy, T. J., Patin, A. L., and Bartlett, A. C. 1999. Development time and resistance to *Bt* crops. *Nature* 400: 519.
67. Liu, Y. B., Tabashnik, B. E., Dennehy, T. J., Patin, A. L., Sims, M. A., Meyer, S. K., and Carriere, Y. 2001. Effects of *Bt* cotton and Cry1Ac toxin on survival and development of pink

- bollworm. J. Econ. Entomol. 94: 1237-1242.
68. Lopez, R., and Ferro, D. N. 1995. Larviposition response of *Myiopharus doryhohoe* (Diptera: Tachinidae) to Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) larvae treated with lethal and sublethal doses of *Bacillus thuringiensis* Berliner subsp. *tenebrionis*. J. Econ. Entomol. 88: 870-874.
69. Losey, J. E., Rayor, L. S., and Carter, M. E. 1999. Transgenic pollen harms monarch larvae. Nature 399: 214.
70. Lozzia, G., Furlanis, C., Manachini, B., and Rigamonti, I. E. 1998. Effects of Bt. Corn on *Rhopalosiphum padi* L. (Rhynchota: Aphididae) and on its predator *Chrysoperla carnea* Stephen (Neuroptera: Carabidae). Boll. Zool. Agrar. Bachic. 30: 153-164.
71. Mascarenhas, V. J., and Luttrell, R. G. 1997. Combined effect of sublethal exposure to cotton expressing the endotoxin protein of *Bacillus thuringiensis* and natural enemies on survival of bollworm (Lepidoptera: Noctuidae). Environ. Entomol. 26: 939-945.
72. May, R. M. 1988. How many species are there on earth? Science 247: 1441-1449.
73. McBried, K. E., Svab, Z., Schaaf, D. J., Hogan, P. S., Stalker, D. M., and Maliga, P. 1995. Amplification of a chimeric *Bacillus* gene in chloroplasts leads to an extraordinary level of an insecticidal protein in tobacco. Bio/Technology 15: 362-365.
74. McCown, B. H., McCabe, D. E., Russell, D. R., Robison, D. J., Barton, K. A., and Raffa, K. F. 1991. Stable transformation of *Populus* and incorporation of pest resistance by electric discharge particle acceleration. Plant Cell Rep. 9: 590-594.
75. Mochizuki, A., Nishizawa, Y., Onodera, H., Tabei, Y., Toki, S., Habu, Y., Ugaki, M., and Ohashi, Y. 1999. Transgenic rice plants expressing a trypsin inhibitor are resistant against rice stem borers, *Chilo suppressalis*. Entomol. Exp. Appl. 93: 173-178.
76. Morton, R. L., Schroeder, H. E., Bateman, K. S., Chrispeels, M. J., Armstrong, E., and Higgins, T. J. V. 2000. Bean alpha-amylase inhibitor 1 in transgenic peas (*Pisum sativum*) provides complete protection from pea weevil (*Bruchus pisorum*) under field conditions. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 97: 3820-3825.
77. Orr, D. B., and Landis, D. A. 1997. Oviposition of European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) and impact of natural enemy populations in transgenic versus isogenic corn. J. Econ. Entomol. 90: 905-909.
78. Parker, C. D., and Luttrell, R. G. 1999. Interplant movement of *Heliothis virescens* larvae in pure and mixed plantings of cotton with and without expression of the Cry1Ac endotoxin protein of *Bacillus thuringiensis* Berliner. J. Econ. Entomol. 92: 837-845.
79. Peferoen, M. 1992. Engineering of insect-resistant plants with *Bacillus thuringiensis* crystal protein genes, in: Biotechnology in Agriculture N^o 7:

- Plant genetic manipulation for crop protection. CAB International, London. pp. 135-153.
80. Peferoen, M. 1997. in *Advances in Insect Control: The role of transgenic plants* (Carozzi, N. and Koziel, M., eds), pp. 21-48. Taylor & Francis.
81. Perlak, F. J., Deaton, R. W., Armstrong, T. O., Fuchs, R. L., Sims, S. R., Greenplate, J. T., and Fishhoff, D. A. 1990. Insect resistant cotton plants. *Bio/Technology* 8: 939-943.
82. Perlak, F. J., Fuchs, R. L. Dean, D. A., McPherson, S. L., and Fishhoff, D. A. 1991. Modification of the coding sequence enhances plant expression of insect control protein genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88: 3324-3328.
83. Perlak, F. J., Stone, T. B., Muskopf, Y. M., Petersen, L. J., Parker, G. B., McPherson, S. A., Wyman, J. Love, S., Reed, G., and Biever, D. 1993. Genetically improved potatoes: protection from damage by Colorado potato beetles. *Plant Mol. Biol.* 22: 313-321.
84. Pilcher, C. D., Obrycki, J. J., Rice, M. R., and Lewis, L. C. 1997. Preimaginal Development, survival, and field abundance of insect predators on transgenic *Bacillus thuringiensis* corn. *Environ. Entomol.* 25: 446-454.
85. Powell, K. S., Gatehouse, A. M. R., Hilder, V. A., and Gatehouse, J. A., 1993. Antimetabolic effects of plant lectins and plant and fungal enzymes on the nymphal stages of two important rice pests, *Nilaparvata lugens* and *Nephotettix cinciteps*. *Entomol. Exp. Appl.* 66, 119-126.
86. Powell, K. S., Spence, J., Bharathi, M., Gatehouse, J. A., and Gatehouse, A. M. R. 1998a. Immunohistochemical and developmental studies to elucidate the mechanism of action of the snowdrop lectin on the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stal). *J. Insect Physiol.* (UK) 44:529-539.
87. Powell, W., Pennacchio, F., Poppy, G. M., and Tremblay, E. 1998b. Strategies involved in the location of hosts by the parasitoid *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae: Aphiciinae). *Bio. Control* 11: 104-112.
88. Punja, Z. K., and Yhang, Y. Y. 1993. Plant chitinases and their roles in resistance to fungal diseases. *J. Nematol.* 25: 526-540.
89. Purcell, J. P., Greenplate, J. T., Jennings, M. G., Ryerse, J. S., Pershing, J. C., Sims, S. R., Prinsen, M. J., Corbin, D. R., Tran, M., and Sammons, R. D. 1993. Cholesterol oxidase: a potent insecticidal protein active against boll weevil larvae. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 196: 1406-1413.
90. Riddick, E. W., Dively, G., and Barbosa, P. J. 1998. Effect of a seed mix deployment of Cry3A transgenic and nontransgenic potato on the abundance of *Lebia grandis* (Coleoptera: Carabidae) and *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 91: 647-653.
91. Riddick, E. W., Dively, G., and

- Barbosa, P. J. 2000. Season long abundance of generalist predators in transgenic versus nontransgenic potato fields. *J. Entomol. Sci.* 35: 349-359.
92. Saxena, D., Florest, S., and Stotzky, G. 1999. Insecticidal toxin in root exudates from Bt corn. *Nature* 42: 480.
93. Schroeder, H. E., Gollasth, S., Moore, A., Tabe, L. M., Craig, S., Hardie, D. C., Chrispeels, M. J., Spencer, D., and Higgins, T.J.V. 1995. Bean α -amylase inhibitor confers resistance to the pea weevil (*Bruchus pisorum*) in transgenic peas (*Pisum sativum L.*). *Plant Physiol.* 107: 1233-1239.
94. Schubert, D. 2002. A different perspective on GM food. *Nature Biotechnol.* 20: 969.
95. Schuler, T. H., Poppy, G. M., Kerry, B. R., and Denholm, I. 1998. Insect-resistant transgenic plants. *Trends Biotechnol.* 16: 168-175.
96. Schuler, T. H., Poppy, G. M., Kerry, B.R., and Denholm, I. 1999a. Potential side effects of insect-resistant transgenic plants on arthropod natural enemies. *Trends Biotechnol.* 17:202-216.
97. Schuler, T. H., Potting, P. J., and Denholm, I. 1999b. Parasitoid behaviour and Bt plants. *Nature* 400: 825-826.
98. Shukle, R. H., and Murdock, L. L., 1983. Lipoxigenase, trypsin inhibitor, and lectin from soybeans: effect on larval growth of *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae). *Environ. Entomol.* 12: 787-791.
99. Spiller, N. J., and Llewellyn, M. 1987. Honeydew production and sap ingestion by the cereal aphids *Rhopalosiphum padi* and *Metopolophium dirhodum* on seedlings of resistant and susceptible wheat species. *Ann. Appl. Biol.* 110: 585-590.
100. Stewart, C. N., Adang, M. J., All, J. N., Raymer, P. L., Ramachandran, S., and Parrott, W.A. 1996a. Insect control and dosage effects in transgenic canola containing a synthetic *Bacillus thuringiensis cryIaC* gene. *Plant Physiol.* 112: 115-120.
101. Stewart, C. N., Jr, Adang, M. J., All, J. N., Boerma, H. R., Cardineau, G., Tucker, D., and Parrott W. A. 1996b. Genetic transformation, recovery, and characterization of fertile soybean transgenic for a synthetic *Bacillus thuringiensis cryIA(c)* gene. *Plant Physiol.* 112: 121-129.
102. Stoger, E., Williams, S., Christou, P., Down, R. E., and Gatehouse, J. A. 1999. Expression of the insecticidal lectin from snowdrop in transgenic wheat plants: effects on predation by the grain aphids *Sitobion avenae*. *Mol. Breed.* 5: 65-73.
103. Storer, N. P., van Duyn, J. W., and Kennedy, G. G. 2001. Life history traits of *Helicoverpa zea* on non-Bt and Bt transgenic corn hybrids in eastern North Carolina. *J. Econ. Entomol.* 94: 1268-1279.
104. Strizhov, N., Keller, M., Mathur, J., Koncz-Kalman, Z., Bosch, D., Prudovsky, E., Schell, J., Sneh, B., Koncz, C., and Zilberstein, A. 1996.

- A synthetic *cryIC* gene encoding a *Bacillus thuringiensis* δ -endotoxin, confers *Spodoptera* resistance in alfalfa and tobacco. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 93: 15012-15017.
105. Suzuki, K., Ishimoto, M., Kikuchi, F., and Kitamura, K. 1993. Growth inhibitory effect of an alpha-amylase inhibitor from the wild common bean resistant to the Mexican bean weevil (*Zabrotes subfasciatus*). Jpn. J. Breed. 43: 257-265.
106. Tabashnik, B. E. 1994. Evolution of resistance to *Bacillus thuringiensis*. Annu. Rev. Entomol. 39: 47-79.
107. Tapp, H., and Stotzky, G. 1998. Persistence of the insecticidal toxin from *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki* in soil. Soil Biol. Biochem. 30: 471-476.
108. Thibout, E., Guillot, J. F., and Auger, J. 1993. Microorganisms are involved in the production of volatile kairomones affecting the host seeking behaviour of *Diadromus pulchellus*, a parasitoid of *Acrolepiopsis assectella*. Physiol. Entomol. 18: 176-182.
109. Vaeck, M., Reynaerts, A., Hofte, H., Jansens, S., De Beuckeleer, M., Dean, C., Zabeau, M., Van Montagu, M., and Leemans, J. 1987. Transgenic plants protected from insect attack. Nature 328: 33-37.
110. van Tol, N. B., and Lentz, G. L. 1998. Influence of Bt cotton on beneficial arthropod populations. Proc. Beltwide Cotton Confs. 2: 1052-1054.
111. Vet, L. E. M., and Dicke, M. 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. Annu. Rev. Entomol. 37: 141-147.
112. Wang, X., Ding, X., Gopalakrishnan, B., Morgan, T. D., Johnson, L., White, F., Muthukrishnan, S., and Kramer, K. J. 1996. Characterization of a 46 kDa insect chitinase from transgenic tobacco. Insect Biochem. Mol. Biol. 26: 1055-1064.
113. Weseloh, R. M., Anderadis, T. G., Moore, R. E. B., and Anderson, F. F. 1983. Field confirmation of a mechanism causing synergism between *Bacillus thuringiensis* and the gypsy moth parasitoid, *Apanteles melanoscelus*. J. Invertebr. Pathol. 41: 99-103.
114. Williams, S., Friedrich, L., Dincher, S., Carozzi, N., Kessmann, H., Ward, E., and Ryals, J. 1993. Chemical regulation of *Bacillus thuringiensis* delta-endotoxin expression in transgenic plants. Bio/Technology 7: 194-200.
115. Wilson, F. D., Flint, H. M., Deaton, W. R., Fischhoff, D. A., Perlak, F. J., Armstrong, T. A., Fuchs, R. L., Berberch, S. A., Pars, N. J., and Stapp, B. R. 1992. Resistance of cotton lines containing a *Bacillus thuringiensis* toxin to pink bollworm (Lepidoptera: Gelechiidae) and other insects. J. Econ. Entomol. 85:1516-1521.
116. Wraight, C. L., Zangerl, A. R., Carroll, M. J., and Berenbaum, M. R. 2000. Absence of toxicity of *Bacillus thuringiensis* pollen to black swallowtails under field conditions. Proc. Natl. Sci. (USA) 97: 7700-7703.
117. Wright, D. J., and Verkerk, R. H. J. 1995. Integration of chemical and

- biological control systems for arthropods: Evaluation in a multitrophic context. *Pestici. Sci.* 44:207-218.
118. Wu, K., Li, W., Feng, H., and Guo, Y. 2002. Seasonal abundance of the mirids, *Lygus lucorum* and *Adelphocoris* spp. on Bt cotton in northern China. *Crop Prot.* 21: 997-1002.
119. Wünn, J., Klöti, A., Burkhardt, P. K., Biswas, G. C. G., Launis, K., Iglesias, V. A., and Potrykus, I. 1996. Transgenic indica rice breeding line IR58 expressing a synthetic *cryIA(b)* gene from *Bacillus thuringiensis* provides effective pest control. *Bio/Technology* 14: 171-176.
120. Xia, J. Y., Cui, J. J., Ma, L. H., Dong, S. X., and Cui, X. F. 1999. The role of transgenic Bt cotton in integrated insect pest management. *Acta Gossypii Sinica* 11: 57-64.
121. Xu, D., Xue, Q., McElroy, D., Mawal, Y., Hilder, V. A., and Wu, R. 1996. Constitutive expression of a cowpea trypsin inhibitor gene, CpTi, transgenic rice plants confers to two major rice insect pests. *Mol. Breed.* 2: 167-173.
122. Xue, D. 2002. A summary of research on the environmental impact of BT cotton in China. Published by Greenpeace, 26 pp. valid on <http://www.greenpeace.org> (2004)
123. Yeh, K. W., Lin, M. I., Tuan, S. J., Chen, Y. M., Lin, C. Y., and Kao, S. S. 1997. Sweet potato (*Ipomoea batatas*) trypsin inhibitors expressed in transgenic tobacco plants confer resistance against *Spodoptera litura*. *Plant Cell Rep.* 16: 696-699.
124. Zhu, X., Zhang, H., Fukamizo, T., Muthukrishnan, S., and Kramer, K. J. 2001. Properties of *Manduca sexta* chitinase and its C-terminal deletions. *Insect Biochem.Mol. Biol. (UK)* 31: 1221-1230.
125. Zwahlen, C., Nentwing, W., Bigler, F., and Hilbeck, A. 2000. Tritrophic interactions of transgenic *Bacillus thuringiensis* corn, *Anaphothrips obscurus* (Thysanoptera: Thripidae), and the predator *Orius majusculus* (Heteroptera: Anthocoridae). *Environ. Entomol.* 29: 846-850.

ABSTRACT

Wang, C. L., Lin, F. C.*, and Lin, C. Y. 2004. Insect-resistant transgenic plants and the environmental impact assessment -- special concern for insects. Plant Prot. Bull. 46: 181-209. (Agricultural Research Institute, Council of Agriculture, Wufeng, Taichung, Taiwan 413, ROC)

Insecticidal substances produced in transgenic crops for insect resistance can generally be divided into 4 groups, δ -endotoxin of *Bacillus thuringiensis* (*Bt*), lectins, enzyme inhibitors and enzymes. The δ -endotoxin major toxic substance of *Bt*. The gene for the endotoxin from *Bt* is inserted into plants to produce insect-resistant crops. The most common modifications of crops are to insert the *cry1* gene for the control of lepidopterans and to insert the *cry3* gene for coleopterans. Since 1995, the main lectin studied has been the snowdrop lectin (*Galanthus nivalis* agglutinin, GNA). The gene is inserted to produce proteins in tobacco, potato, rice, and wheat which inhibit the growth of insect pests such as moths, aphids, and hoppers. Enzyme inhibitors include protease inhibitors and α -amylase inhibitors. Genetically modified rice, wheat, tobacco, and potatoes with protease inhibitors show various degrees of resistance to leaf hoppers and lepidopteran larvae. Research has mainly been conducted α -Amylase inhibitors on beans for resistance to bean weevils. Enzymes include chitinase and cholesterol oxidase. Transgenic crops with a chitinase-producing gene which is found in microorganisms to insects show resistance to their pest insects. Such food injures the peritropic membrane of the midgut of the target insect and hence normal food consumption and nutrition absorption are disturbed. Cholesterol oxidase isolated from bacteria reduces the growth rates of insects by destroying cell membranes in the digestive tract. Among the transgenic crops with the above insecticidal substances, *Bt* crops such as *Bt* cotton, *Bt* corn, and *Bt* potatoes have been commercially cultivated in large areas.

Insect-resistant transgenic crops are considered to benefit the insects of environment by allowing the reduction or elimination of the use of broad-spectrum and highly toxic synthesized insecticides during cultivation. To assess the environmental risks, the following factors need to be considered and analyzed. I. Insect resistance. Transgenic crops which contain the *Bt* gene constantly expose insects to this toxin. This creates strong selection pressures and increases the risk of development of resistance in insects. Various resistance management strategies for transgenic crops have been evaluated and suggested. II. Impacts on non-target insects, such as natural enemies, minor insect pests, soil insects, insects of conservation concern, and pollinators. III. Impact on biodiversity. The rich and diverse insect fauna here in Taiwan is one of our precious natural resources. Along with the development of transgenic crops, efforts should also be devoted to the research and conservation of biodiversity to avoid any negative impacts.

(Key words: insect-resistant transgenic crop, group, environmental impact, insect)

*Corresponding author. E-mail: fclin@wufeng.tari.gov.tw