

北方春玉米区亚洲玉米螟对 Bt 玉米的抗性风险分析

黄运新^{1*} 封洪强² 吴孔明³

(1. 湖北大学资源环境学院, 武汉 430062; 2. 河南省农业科学院植物保护研究所, 郑州 450002; 3. 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193)

摘要: 为了解我国北方春玉米区种植 Bt 玉米条件下主要靶标害虫亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 的 Bt 抗性风险, 探索合理的 Bt 玉米种植比例, 根据亚洲玉米螟的特点构建种群动态与遗传模型, 对不同的 Bt 玉米种植比例进行分析评估。结果显示, 当以种子混合种植 75% 的 Bt 玉米+25% 的非 Bt 玉米庇护所时, 亚洲玉米螟的种群控制时间, 即亚洲玉米螟种群密度下降到每百株玉米植株 30 头幼虫以下的时间, 为 1~2 年, 而害虫的抗性时间, 即亚洲玉米螟种群抗性基因频率达到 50% 的时间, 在 1 代区为 40 年、在 2 代区为 20 年。当以种子混合种植 20%、15%、10%、5% 的非 Bt 玉米庇护所时, 亚洲玉米螟的种群控制时间仍为 1~2 年, 而害虫的抗性时间缩短, 在 1 代区分别是 29、21、15、9 年, 在 2 代区分别是 14、10、7、4 年。表明在研究区域内以种子混合种植 20% 以上的非 Bt 玉米庇护所可维持对亚洲玉米螟的 Bt 抗性管理至少 14 年。

关键词: Bt 玉米; 亚洲玉米螟; 种群控制; 抗性演化; 模型分析

Risk analysis of the resistance of Asian corn borer to Bt corn in the spring corn-growing region of northern China

Huang Yunxin^{1*} Feng Hongqiang² Wu Kongming³

(1. Faculty of Resources and Environmental Science, Hubei University, Wuhan 430062, Hubei Province, China; 2. Institute of Plant Protection, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, Henan Province, China; 3. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract: In order to understand the risk of the resistance of the Asian corn borer *Ostrinia furnacalis* to Bt corn and determine the appropriate proportion of Bt corn-planting area in the spring corn-growing region of northern China, the models of *O. furnacalis* population dynamics and genetics under different planting conditions of Bt corn were developed and analyzed. The results showed that, when 75% Bt corn or 25% non-Bt corn refuge was planted by mixing seeds, the time to population control, *i.e.* the time for the *O. furnacalis* population density to drop below 30 larvae per 100 corn plants, was one to two years, while the time to resistance, *i.e.* the time for the frequency of resistance allele in the *O. furnacalis* population to reach 50%, was 40 years in the first-generation region and 20 years in the second-generation region. When 20%, 15%, 10% and 5% non-Bt corn refuges were planted, the time to population control was also one to two years, while the time to resistance was 29, 21, 15 and 9 years in the first-generation region, and 14, 10, 7 and 4 years in the second-generation region, respectively. In conclusion, planting at most 80% Bt corn or at least 20% non-Bt corn refuge was required in order to manage the Bt-resistance of *O. furnacalis* for at least 14 years in the study region.

基金项目: 国家转基因生物新品种培育重大专项(2016ZX08012-004), 国家自然科学基金(31670543)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: y.huang@hubei.edu.cn

收稿日期: 2018-12-12

Key words: Bt corn; Asian corn borer; population control; resistance evolution; model prediction

Bt 抗虫玉米对鳞翅目害虫具有高效的防治作用, 目前已在美国、巴西、阿根廷等国家被广泛种植 (ISAAA, 2017)。种植 Bt 玉米的最大风险之一是靶标害虫可能对 Bt 玉米逐步产生抗性, 使 Bt 玉米最终丧失利用价值 (Farias et al., 2014; Huang et al., 2014)。因此, 抗性预防与治理是 Bt 玉米靶标害虫控制对策的重要组成部分 (Onstad & Meinke, 2010; Onstad et al., 2011; Reisig, 2017)。

目前国内外普遍采用的 Bt 作物靶标害虫抗性治理策略是“高剂量+庇护所”策略, 即 Bt 作物表达高剂量杀虫蛋白杀死几乎所有的敏感个体和杂合子个体, 同时通过非 Bt 作物庇护所产生大量的敏感个体与 Bt 作物上产生的少量抗性个体随机交配稀释抗性基因, 以达到延缓害虫抗性的目的 (Gould, 1998)。该策略的核心是如何确定合理有效的庇护所比例, 由于牵涉到众多复杂的因素, 这个问题很难通过传统的试验方法来解决 (张永军等, 2002), 而模型分析是解决此类问题更为有效的办法 (Ives et al., 2011)。现有的 Bt 作物靶标害虫抗性模型分析案例较多, 如 Peck et al. (1999) 通过模型模拟了绿棉铃虫 *Heliothis virescens* 对 Bt 棉花的区域抗性演化, 证明庇护所空间配置可对靶标害虫抗性演化产生重要影响; Onstad & Meinke (2010) 通过模型模拟了玉米根萤叶甲 *Diabrotica virgifera virgifera* 对双价 Bt 玉米 (含 2 种杀虫基因) 的抗性演化, 证明双价 Bt 玉米比单价 Bt 玉米 (含 1 种杀虫基因) 能更好地预防害虫抗性; Jin et al. (2015) 通过模型和抗性监测数据分析证明天然庇护所对延缓我国华北棉区棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 对 Bt 棉的抗性起到了关键作用; Wan et al. (2017) 通过模型证明杂交棉衍生的种子混合延缓了我国长江流域棉区红铃虫 *Pectinophora gossypiella* 对 Bt 棉的抗性。这些案例说明模型分析对研究 Bt 作物靶标害虫抗性演化风险具有重要作用, 而我国目前有关 Bt 玉米靶标害虫抗性的模型分析研究尚未见报道。

本研究以我国北方春玉米区种植 Bt 玉米为背景, 针对主要靶标害虫亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis*, 通过自建的种群动态与遗传模型预测不同 Bt 玉米种植比例条件下亚洲玉米螟的种群变化及 Bt 抗性演化, 探讨亚洲玉米螟 Bt 抗性管理所需的合理庇护所比例, 以期为我国 Bt 玉米商业化种植提供决策依据。

1 材料与方法

1.1 材料

研究区域: 本研究针对我国北方春玉米区进行分析, 主要包括黑龙江省、吉林省、辽宁省、宁夏回族自治区和内蒙古自治区, 以及山西省、河北省、陕西省和甘肃省的部分地区。

研究对象: 亚洲玉米螟是北方春播玉米区最重要的害虫 (王振营等, 2000; 中国农业科学院植物保护研究所和中国植物保护学会, 2015), 主要为害玉米, 可取食其茎、叶及果穗, 年发生 1~2 代。本研究针对北方春玉米区玉米害虫亚洲玉米螟建模。

研究参数: 本研究采用的模型参数共包括 4 大类, 一是亚洲玉米螟的初始种群密度和防治指标, 也就是模型开始运行时亚洲玉米螟的种群密度以及实际需要防治的亚洲玉米螟最低种群密度; 二是亚洲玉米螟在 Bt 玉米上的校正死亡率, 即亚洲玉米螟在 Bt 玉米上相对于非 Bt 玉米上的死亡率; 三是亚洲玉米螟各基因型在 Bt 玉米和非 Bt 玉米上的适合度; 四是亚洲玉米螟的初始抗性基因频率, 也就是模型开始运行时亚洲玉米螟的抗性基因频率。这些参数除了亚洲玉米螟在 Bt 玉米上的校正死亡率由北京大北农生物技术有限公司提供外, 其它参数均通过文献调研取得。

1.2 方法

1.2.1 亚洲玉米螟种群密度动态模拟

本研究根据种群动态原理来构建模型模拟亚洲玉米螟田间种群密度的逐代变化。如果 Bt 玉米商业化后玉米田内不再采用其它防治措施, 并且转基因玉米种植初期害虫抗性的微弱影响可以忽略 (Carrière et al., 2003), 那么亚洲玉米螟的种群动态模型可以表示为: $N_{t+1} = E \cdot N_t$, 其中 N_t 和 N_{t+1} 分别是第 t 代和 $t+1$ 代亚洲玉米螟的田间种群密度, E 是种群趋势指数, 即下代卵密度与上代卵密度之比。种群趋势指数是一个反映种群消长变化或增长潜力的参数 (鲁新等, 1993)。根据种群动态模型判断, 当 $E > 1$ 时, 种群数量逐代增加, $E < 1$ 时种群数量逐代减少, $E = 1$ 时种群数量不变。对农作物害虫而言, 自然种群的趋势指数一般大于 1 (鲁新等, 1993), 因此需要通过害虫控制措施降低种群趋势指数。如果亚洲玉米螟在常规玉米上的种群趋势指数为 E_0 , 那么以种子混合方式种植一定比例的 Bt 玉米时, 亚洲玉米螟

的种群趋势指数为: $E = E_0[1 \times (1 - P_{Bt}) + (1 - \mu) \times P_{Bt}]$, 也就是 $E = E_0(1 - \mu \cdot P_{Bt})$, 其中 P_{Bt} 是 Bt 玉米的种植比例, μ 是亚洲玉米螟在 Bt 玉米上的校正死亡率, 由北京大北农生物技术有限公司提供, 其值为 99.2%, 即 $\mu = 0.992$ (表 1)。将 $E = E_0(1 - \mu \cdot P_{Bt})$ 代入 $N_{t+1} = E \cdot N_t$ 可得: $N_{t+1} = E_0(1 - \mu \cdot P_{Bt})N_t$ 。

在已知参数的情况下, 可根据上面的公式建立种群动态模型, 然后通过 C++ 编程模拟亚洲玉米螟田间种群密度的逐代变化, 进而确定亚洲玉米螟的种群控制时间, 即将亚洲玉米螟种群密度控制在防治指标以下所需的时间。模拟结果可按年发生代数进一步转换成亚洲玉米螟种群密度的年度变化, 从而得到基于年数的种群控制时间。

种群动态模型所需的固定参数一共有 4 个, 分别是亚洲玉米螟初始种群密度 N_0 、防治指标 N_{min} 、常规玉米上的种群趋势指数 E_0 、亚洲玉米螟在 Bt 玉米上的校正死亡率 μ 。根据我国最新发布的亚洲玉米螟测报技术规范 (NY/T 1611—2017) 将亚洲玉米螟的发生程度按百株幼虫数分为 5 级, 即轻发生 (百株幼虫数 ≤ 10 头)、偏轻发生 (10 头 $<$ 百株幼虫数 ≤ 30 头)、中等发生 (30 头 $<$ 百株幼虫数 ≤ 50 头)、偏重发生 (50 头 $<$ 百株幼虫数 ≤ 80 头)、大发生 (百株幼虫数 > 80 头)。近年来亚洲玉米螟大发生不太常见 (类成平等, 2014), 所以本研究以上述偏重发生的中位数作为模型预测的初始种群密度, 即 $N_0 = 65$ 头/百株。另外, 本研究以上述偏轻发生的上限作为防治指标, 即 $N_{min} = 30$ 头/百株。基于亚洲玉米螟自然种群生命表的分析结果 (鲁新等, 1993), 将常规玉米上的种群趋势指数 E_0 设为 2.67。

1.2.2 亚洲玉米螟抗性演化动态模拟

本研究根据种群遗传学原理来构建模型模拟亚洲玉米螟田间种群抗性基因频率的逐代变化。假设亚洲玉米螟对 Bt 玉米的抗性由 1 对等位基因决定 (抗性基因 r 和敏感基因 s)。在 Bt 玉米与非 Bt 玉米采用种子混合种植的情况下, 从 Bt 玉米上羽化的抗性害虫与在非 Bt 玉米上羽化的敏感害虫能够自由交配, 按照 Hardy-Weinberg 原理导出抗性演化方程 (Tabashnik et al., 2008; Hartl & Clark, 2007; Huang et al., 2017): $p_{t+1} = (w_{rr}p_t^2 + w_{rs}p_tq_t)/\bar{w}$, 其中, p_t 和 p_{t+1} 分别是第 t 和 $t+1$ 代的抗性基因频率, 而 $q_t = 1 - p_t$ 是第 t 代的敏感基因频率, $\bar{w} = w_{rr}p_t^2 + 2w_{rs}p_tq_t + w_{ss}q_t^2$ 为平均种群适合度。上式中 $w_{rr} = \hat{w}_{rr}P_{Bt} + \tilde{w}_{rr}(1 - P_{Bt})$, $w_{rs} = \hat{w}_{rs}P_{Bt} + \tilde{w}_{rs}(1 - P_{Bt})$, $w_{ss} = \hat{w}_{ss}P_{Bt} + \tilde{w}_{ss}(1 - P_{Bt})$; 其中 $\tilde{w}_{rr}, \tilde{w}_{rs}, \tilde{w}_{ss}$ 是基因型 rr, rs, ss 在非 Bt 玉米上的相对

适合度, 而 $\hat{w}_{rr}, \hat{w}_{rs}, \hat{w}_{ss}$ 是基因型 rr, rs, ss 在 Bt 玉米上的相对适合度, P_{Bt} 为 Bt 玉米的种植比例。

在已知参数的情况下, 可根据上述公式构建种群遗传模型, 然后通过 C++ 编程模拟亚洲玉米螟种群抗性基因频率的逐代变化。模拟结果可按年发生代数转换成抗性基因频率的年度变化。通常认为当靶标害虫种群的抗性基因频率达到 50% 时 Bt 作物失去应用价值 (Tabashnik et al., 2008)。达到这一临界值的代数或年数称为抗性暴发时间, 简称抗性时间。

种群遗传模型所需的固定参数共有 3 组, 分别是亚洲玉米螟在 Bt 玉米上的校正死亡率、亚洲玉米螟各基因型在 Bt 玉米和非 Bt 玉米上的适合度、抗性初始频率。其中亚洲玉米螟在 Bt 玉米上的校正死亡率与前面种群动态模型采用的一样, 即 $\mu = 0.992$ 。亚洲玉米螟的适合度参数共 6 个, 根据种群遗传学原理 (Hartl & Clark, 2007), 敏感纯合子在非 Bt 玉米上的适合度相对最高, 即 $\tilde{w}_{ss}$ 设为 1。根据一项欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* 抗性品系的适合度试验结果, 抗性种群的内禀增长率约为敏感种群的 81%, 而杂合子种群的内禀增长率约为敏感种群的 95% (Crespo et al., 2010)。由于欧洲玉米螟是亚洲玉米螟的近缘种, 所以本研究根据上述结果确定抗性纯合子和杂合子在非 Bt 玉米上的适合度分别为: $\tilde{w}_{rr} = 0.81$, $\tilde{w}_{rs} = 0.95$ (表 1)。抗性纯合子在 Bt 玉米上的适合度与在非 Bt 玉米上相同, 即 $\hat{w}_{rr} = 0.81$; 敏感纯合子在 Bt 玉米上的适合度就是其在 Bt 玉米上的存活率, 即 $\hat{w}_{ss} = 1 - \mu = 0.008$ 。杂合子在 Bt 玉米上的适合度可基于纯合子在 Bt 玉米上的适合度和抗性显性度 h , 通过公式 $\hat{w}_{rs} = \hat{w}_{ss} + h(\hat{w}_{rr} - \hat{w}_{ss})$ 计算得到 (Hartl & Clark, 2007; Tabashnik et al., 2008)。根据 Shabbir et al. (2018) 关于亚洲玉米螟 Bt 玉米抗性品系的试验结果, 抗性显性度在不同玉米组织上存在差异, 其平均值约为 0.063。本研究取这个平均值作为模型的抗性显性度, 即 $h = 0.063$, 然后计算得到 $\hat{w}_{rs} = 0.059$ (表 1)。

本研究中, 初始抗性频率根据文献调研结果综合确定。我国虽然建立了亚洲玉米螟对 Cry1Ab 蛋白的敏感基线, 但尚未进行抗性基因频率的测定 (He et al., 2005)。因此根据 Bt 玉米种植初期欧洲玉米螟的抗性监测结果, 即 2 个美国种群和 1 个欧洲种群的抗性频率分别为 0.000 92 (Bourguet et al., 2003)、0.004 4 (Stodola et al., 2006) 和 0.000 423 (Bourguet et al., 2003), 平均值为 0.001 9, 将该值作为模型初始抗性基因频率 (表 1)。

表 1 本研究构建的亚洲玉米螟种群动态模型和遗传模型的参数设定

Table 1 Parameter values for the models of <i>Ostrinia furnacalis</i> population dynamics and genetics in the present study			
指标 Parameter	含义 Definition	默认值 Default value	来源 Source
$N_{\min}$	亚洲玉米螟防治指标(百株幼虫数) Control index for <i>O. furnacalis</i> larvae (number per 100 plants)	30	NY/T 1611—2017
N_0	亚洲玉米螟初始种群密度(百株幼虫数) Initial population density of <i>O. furnacalis</i> larvae (number per 100 plants)	65	NY/T 1611—2017
E_0	亚洲玉米螟在非 Bt 玉米上的种群趋势指数 Population trend index of <i>O. furnacalis</i> on non-Bt corn	2.67	鲁新等, 1993 Lu et al., 1993
μ	亚洲玉米螟在 Bt 玉米上的校正死亡率 Adjusted mortality of <i>O. furnacalis</i> on Bt corn	0.992	北京大北农生物技术有限公司 Beijing Dabeinong Biotechnology Co., Ltd
p_0	初始抗性基因频率 Initial frequency of resistance allele	0.001 9	Bourguet et al., 2003; Stodola et al., 2006
h	抗性显性度 Dominance of resistance	0.063	Shabbir et al., 2018
$\tilde{w}_{ss}$	敏感纯合子在非 Bt 玉米上的适合度 Fitness of genotype SS on non-Bt corn	1.00	—
$\tilde{w}_{rr}$	抗性纯合子在非 Bt 玉米上的适合度 Fitness of genotype RR on non-Bt corn	0.81	Crespo et al., 2010
$\tilde{w}_{rs}$	杂合子在非 Bt 玉米上的适合度 Fitness of genotype RS on non-Bt corn	0.95	Crespo et al., 2010
$\hat{w}_{ss}$	敏感纯合子在 Bt 玉米上的适合度 Fitness of genotype SS on Bt corn	0.008	$\hat{w}_{ss}=1-\mu$
$\hat{w}_{rr}$	抗性纯合子在 Bt 玉米上的适合度 Fitness of genotype RR on Bt corn	0.81	Crespo et al., 2010
$\hat{w}_{rs}$	杂合子在 Bt 玉米上的适合度 Fitness of genotype RS on Bt corn	0.059	公式计算 Calculated by formula

2 结果与分析

2.1 Bt 玉米种植比例对亚洲玉米螟种群密度的影响

针对不同 Bt 玉米种植比例的模拟结果显示,亚洲玉米螟的种群密度随着 Bt 玉米种植比例的增加而快速下降。当亚洲玉米螟初始种群密度为 65 头/百株时,在 1 代和 2 代时间内将其种群密度控制在防治

指标以下所需的 Bt 玉米种植比例分别为 84% 和 75%(图 1)。也就是说,当 Bt 玉米种植比例在 84% 以上和 75%~84% 之间时,将亚洲玉米螟种群密度控制在防治指标以下所需的时间,即种群控制时间分别为 1 代和 2 代。由于北方春玉米区亚洲玉米螟年发生 1~2 代,所以采用 75% 的 Bt 玉米种植比例可在 1~2 年内控制亚洲玉米螟。

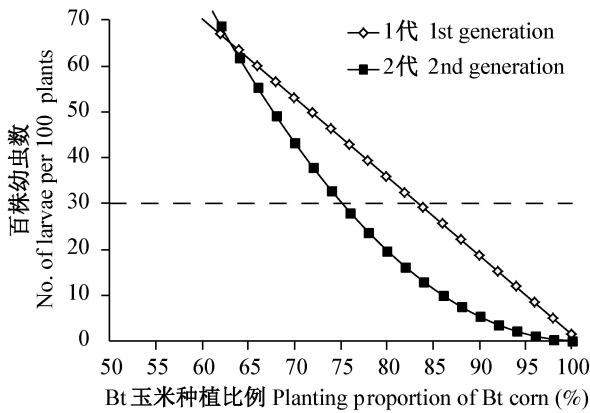


图 1 不同 Bt 玉米种植比例条件下亚洲玉米螟的种群密度变化

Fig. 1 Changes in the population densities of *Ostrinia furnacalis* under different planting proportions of Bt corn
图中两条实线分别代表从种植 Bt 玉米开始亚洲玉米螟第 1、2 代的种群密度,虚线代表亚洲玉米螟的防治指标;实线与虚线交叉点为亚洲玉米螟种群控制所需临界 Bt 玉米种植比例。The two solid lines in the figure represent *O. furnacalis* population densities of the first and second generations, respectively. The dashed line represents the control index of *O. furnacalis*. The intersection between a dashed and a solid line corresponds to the critical planting proportion of Bt corn required for *O. furnacalis* population control.

模拟结果进一步显示,随着Bt玉米种植比例的减少,种群控制时间逐渐延长(图2)。当Bt玉米种植比例为72%、70%、69%、68%时,种群控制时间分

别为3、4、5、6代。也就是说,在3、4、5、6代时间内将亚洲玉米螟种群密度控制在防治指标以下所需的Bt玉米种植比例分别为72%、70%、69%、68%。

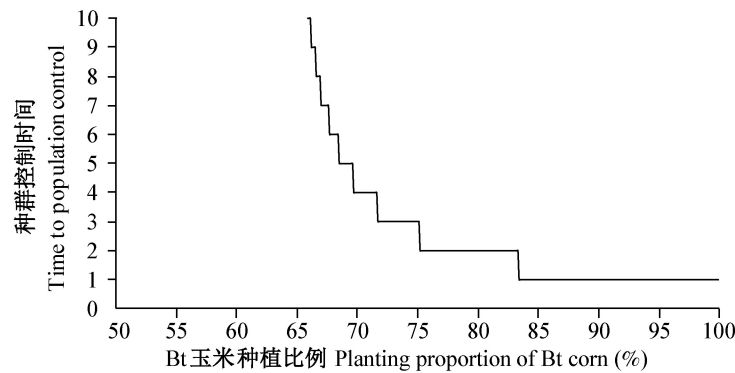


图2 不同Bt玉米种植比例条件下亚洲玉米螟的种群控制时间

Fig. 2 Time to population control of *Ostrinia furnacalis* under different planting proportions of Bt corn

图中时间指的是世代数,种群控制时间是将亚洲玉米螟种群密度控制在百株幼虫30头以下所需的时间。The time in the vertical axis indicates the number of generations; the time to population control is the time required to suppress the larval density of *O. furnacalis* below 30 per 100 corn plants.

2.2 Bt玉米种植比例对亚洲玉米螟抗性演化速度的影响

针对不同Bt玉米种植比例的模拟结果显示,抗性时间,即抗性基因频率达到50%的时间,随着Bt玉米种植比例的增加而缩短(图3)。当Bt玉米种植比例为75%,或者非Bt玉米庇护所比例为25%时,抗性时间为40代,即1代区为40年,2代区为20年(表2)。表明当采用25%的非Bt玉米庇护所种植比

例时,Bt玉米在1代区可持续利用40年,在2代区可持续利用20年。

当Bt玉米种植比例分别为80%、85%、90%、95%,或者非Bt玉米庇护所种植比例分别为20%、15%、10%、5%时,抗性时间分别为29、21、15、9代,即Bt玉米在1代区可分别持续利用29、22、15、9年,在2代区可分别持续利用14、10、7、4年(表2)。

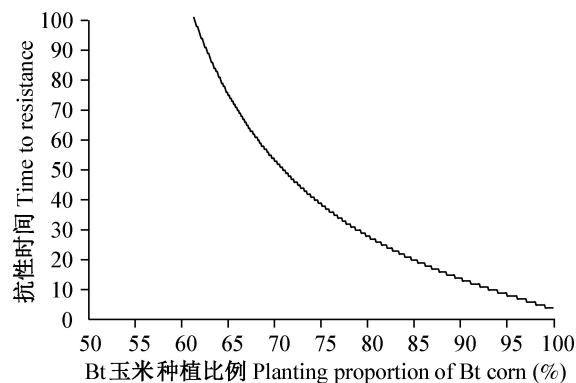


图3 不同Bt玉米种植比例条件下亚洲玉米螟的抗性时间

Fig. 3 Time to resistance of *Ostrinia furnacalis* to Bt corn under different planting proportions of Bt corn

图中时间指世代数,抗性时间是亚洲玉米螟种群抗性基因频率达到50%所需时间。The time indicates the number of generations, the time to resistance is the time required for the frequency of resistant alleles in *O. furnacalis* population to reach 50%.

3 讨论

本研究中关于亚洲玉米螟的种群动态模拟结果表明,在我国北方春玉米区以种子混合种植75%以上的Bt玉米或25%以下的非Bt玉米庇护所可在1~

2年内使亚洲玉米螟种群控制在防治指标以下。而Carrière et al.(2003)和Wan et al.(2012)的相关研究结果显示,大约需要种植65%的Bt棉花才可以对其靶标红铃虫进行有效控制。与其相比,本研究模型模拟得到的Bt玉米种植比例要求更高。导致这个

差异的原因除了 Bt 作物和害虫系统不同以外,可能与本研究考虑的控制时限较短有关,也就是 1~2 代。如果控制时限延长到 10 代,控制亚洲玉米螟所需的 Bt 玉米种植比例约为 66%,这与控制红铃虫所需的 Bt 棉花种植比例非常接近。

表 2 Bt 玉米和非 Bt 玉米庇护所不同种植比例对应的亚洲玉米螟抗性时间
Table 2 The corresponding time to resistance of *Ostrinia furnacalis* to Bt corn under different planting proportions of Bt corn and non-Bt corn refuge

指标 Index	1 代区 Region with one generation per year					2 代区 Region with two generations per year				
	75	80	85	90	95	75	80	85	90	95
Bt 玉米比例 Proportion of Bt corn (%)	75	80	85	90	95	75	80	85	90	95
庇护所比例 Proportion of refuge (%)	25	20	16	10	5	25	20	16	10	5
亚洲玉米螟抗性时间 (年) Years to resistance	40	29	21	15	9	20	14	10	7	4

表中抗性时间是亚洲玉米螟种群抗性基因频率达到 50% 所需的时间。The time to resistance in the table is the time required for the frequency of resistant alleles in *O. furnacalis* population to reach 50%.

本研究中关于亚洲玉米螟的抗性演化动态模拟结果表明,在我国北方春玉米区以种子混合种植 75% 以上的 Bt 玉米或 25% 以下的非 Bt 玉米庇护所,亚洲玉米螟对 Bt 玉米的抗性时间,即抗性基因频率达到 50% 的时间,在 1 代区为 40 年,2 代区为 20 年。也就是说,如果要求亚洲玉米螟的抗性管理时限为 20 年以上,那么至多只能采用 75% 的 Bt 玉米种植比例或者至少需要种植 25% 的非 Bt 玉米庇护所。国际上对单价 Bt 作物(包括 Bt 玉米和 Bt 棉花)靶标害虫的抗性管理要求是 20% 的庇护所(US EPA, 2001)。如果采用上述标准,那么亚洲玉米螟的抗性时间在 1 代区为 29 年,在 2 代区为 14 年。Tabashnik et al. (2008)在美国曾采用与本研究类似的模型对欧洲玉米螟的抗性风险进行预测,结果发现如果采用 80% 的 Bt 玉米(早期的单价品种)种植比例或者 20% 的非 Bt 玉米庇护所种植比例,那么害虫抗性时间大于 30 年。导致害虫抗性大大延缓的主要原因是欧洲玉米螟对 Bt 玉米的抗性遗传几乎是完全隐性的,即显性度为 0;跟欧洲玉米螟相比,亚洲玉米螟的抗性遗传不是完全隐性的,即显性度大于 0(Shabbir et al., 2018)。遗传显性度的增加既有 Bt 玉米品种因素(Shabbir et al., 2018),也有害虫生物学因素(韩海亮等, 2009)。不管是哪种因素,显性度的增加可能导致亚洲玉米螟抗性风险增加,因此是未来需要特别关注的一个参数指标。

跟结构庇护所相比,种子混合庇护所的好处是可以严格保证庇护所比例,所以比较符合我国实际情况。基于这个原因,本研究重点针对种子混合的情形进行了预测。不过,种子混合可能导致害虫

幼虫在 Bt 植株和非 Bt 植株之间发生转移,从而加快了害虫的 Bt 抗性演化(Mallet & Porter, 1992; Onstad et al., 2011; Carrière et al., 2016)。本研究没有考虑幼虫转移因素,但未来有必要开展这方面的研究,以便确定幼虫转移对亚洲玉米螟 Bt 抗性演化的实际风险。

目前国际上种植的 Bt 作物绝大多数是含 2 种或 2 种以上不同 Bt 蛋白的双价或多价转基因作物(US EPA, 2011; Carrière et al., 2016)。Huang et al. (2017)研究发现,在相同庇护所条件下靶标害虫对双价 Bt 作物的抗性演化速度比单价 Bt 作物要慢。这是因为靶标害虫较难对 2 种不同的 Bt 毒素同时产生抗性。正因为如此,国际上对双价或多价 Bt 植物靶标害虫的抗性管理规定与单价 Bt 植物不同,如对欧洲玉米螟和红铃虫,目前国际上规定双价 Bt 产品的庇护所比例可以降低到 5%(US EPA, 2011)。这个比例大大低于早期针对单价 Bt 产品规定的 20% 的庇护所要求(US EPA, 2001)。本研究结果显示,如果采用 5% 的庇护所,那么亚洲玉米螟的抗性时间在 2 代区只有 4 年。因此,对单价 Bt 玉米而言,5% 的庇护所是不可行的。

我国目前开发完成的 Bt 玉米品种包括表达 *cry1Ac*(韩海亮等, 2009)、*cry1Ab*(He et al., 2005)、*cry1F*(Zhang et al., 2014)、*cry1Ah*(Xu et al., 2010)等 Bt 基因的单价品种和表达 *cry1Ab/cry2Aj*、*cry1Ab/vip3DA* 融合基因的双价品种(常雪等, 2013; 2016)。相比较而言,我国的单价 Bt 玉米品种开发完成的更早一些,研究时间也更长一些,积累的参数数据也更多,基于这个原因,本研究重点针对单价 Bt 玉米品

种进行了预测研究,但今后有必要针对双价或多价 Bt 玉米品种进行模型预测研究,以便寻找最佳的害虫控制与抗性管理对策。

在我国北方春玉米区, Bt 玉米的靶标害虫除了亚洲玉米螟外,还包括黏虫 *Mythimna separata* 和桃柱螟 *Conogethes punctiferalis* (中国农业科学院植物保护研究所和中国植物保护学会, 2015)。潜在的害虫还包括目前已经入侵我国南方的草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (吴超等, 2019)。因此, Bt 玉米能否持续利用除了要考虑亚洲玉米螟的抗性以外还要考虑这几种害虫的抗性。这几种害虫对 Bt 玉米的敏感基线和其它抗性遗传参数与亚洲玉米螟都可能有所不同,因此需要单独进行抗性分析。

参 考 文 献 (References)

- Bourguet D, Chaufaux J, Séguin M, Buisson C, Hinton JL, Stodola TJ, Porter P, Cronholm G, Buschman LL, Andow DA. 2003. Frequency of alleles conferring resistance to Bt maize in French and US corn belt populations of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*. *Theoretical & Applied Genetics*, 106(7): 1225–1233
- Carrière Y, Eilers-Kirk C, Sisterson M, Antilla L, Whitlow M, Dennehy TJ, Tabashnik BE. 2003. Long-term regional suppression of pink bollworm by *Bacillus thuringiensis* cotton. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(4): 1519–1523
- Carrière Y, Fabrick JA, Tabashnik BE. 2016. Can pyramids and seed mixtures delay resistance to Bt crops? *Trends in Biotechnology*, 34(4): 291–302
- Chang X, Wang W, Shen ZC, Ye GY. 2013. Evaluation of transgenic *cry1Ab/cry2Aj* maize for its resistance to *Ostrinia furnacalis*. *Journal of Plant Protection*, 40(4): 339–344 (in Chinese) [常雪, 王伟, 沈志诚, 叶恭银. 2013. 转 *cry1Ab/cry2Aj* 玉米对亚洲玉米螟的抗性评价. *植物保护学报*, 40(4): 339–344]
- Chang X, Wang W, Shen ZC, Ye GY. 2016. Evaluation of transgenic *cry1Ab/cry2Aj* and *cry1Ab/vip3DA* maize events for their resistance to *Helicoverpa armigera*, *Spodoptera exigua* and *Prodenia litura*. *Journal of Plant Protection*, 43(6): 951–957 (in Chinese) [常雪, 王伟, 沈志诚, 叶恭银. 2016. 转 *cry1Ab/cry2Aj*、*cry1Ab/vip3DA* 玉米对棉铃虫、甜菜夜蛾和斜纹夜蛾的抗性评价. *植物保护学报*, 43(6): 951–957]
- Crespo AL, Spencer TA, Tan SY, Siegfried BD. 2010. Fitness costs of *Cry1Ab* resistance in a field-derived strain of *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae). *Journal of Economic Entomology*, 103(4): 1386–1393
- Farias JR, Andow DA, Horikoshi RJ, Sorgatto RJ, Fresia P, dos Santos AC, Omoto C. 2014. Field-evolved resistance to *Cry1F* maize by *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil. *Crop Protection*, 64: 150–158
- Gould F. 1998. Sustainability of transgenic insecticidal cultivars: integrating pest genetics and ecology. *Annual Review of Entomology*, 43: 701–726
- Han HL, Li GT, Wang ZY, Zhang J, He KL. 2009. Cross-resistance of *Cry1Ac*-selected Asian corn borer to other Bt toxins. *Journal of Plant Protection*, 36(4): 329–334 (in Chinese) [韩海亮, 李光涛, 王振营, 张杰, 何康来. 2009. *Cry1Ac* 抗性亚洲玉米螟对四种 Bt 蛋白的交互抗性. *植物保护学报*, 36(4): 329–334]
- Hartl DL, Clark AG. 2007. *Principles of population genetics*. 4th edition. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates
- He K, Wang Z, Wen L, Bai S, Ma X, Yao Z. 2005. Determination of baseline susceptibility to *Cry1Ab* protein for Asian corn borer (Lep. Crambidae). *Journal of Applied Entomology*, 129(8): 407–412
- Huang F, Qureshi JA, Meagher RL Jr., Reising DD, Head GP, Andow DA, Ni X, Kerns D, Buntin GD, Niu Y, et al. 2014. *Cry1F* resistance in fall armyworm *Spodoptera frugiperda*: single gene versus pyramided Bt maize. *PLoS ONE*, 9(11): e112958
- Huang YX, Qin Y, Feng HQ, Wan P, Li ZH. 2017. Modeling the evolution of insect resistance to one- and two-toxin Bt crops in spatially heterogeneous environments. *Ecological Modeling*, 347: 72–84
- Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Science, China Society of Plant Protection. 2015. *Diseases and pests of crops in China: volume one*. 3rd edition. Beijing: China Agricultural Press, pp. 673–682 (in Chinese) [中国农业科学院植物保护研究所, 中国植物保护学会. 2015. 中国农作物病虫害: 上册. 第3版. 北京: 中国农业出版社, pp. 673–682]
- International Service for the Acquisition of Agri-Biotech Applications (ISAAA). 2017. Global status of commercialized biotech/GM crops in 2017: biotech crop adoption surges as economic benefits accumulate in 22 years. ISAAA Brief No. 53. Ithaca, NY: ISAAA
- Ives AR, Glaum PR, Ziebarth NL, Andow DA. 2011. The evolution of resistance to two-toxin pyramid transgenic crops. *Ecological Applications*, 21(2): 503–515
- Jin L, Zhang HN, Lu YH, Yang YH, Wu KM, Tabashnik BT, Wu YD. 2015. Large-scale test of the natural refuge strategy for delaying insect resistance to Bt crops. *Nature Biotechnology*, 33(2): 169–174
- Lei CP, Qian HT, Zhang TS, Hu ZF, Yang Z, Zhang MZ, Dong H, Cong B. 2014. Occurrence of Asian maize borer under high planting density of spring maize in northern China. *Journal of Maize Science*, 22(5): 137–140 (in Chinese) [类成平, 钱海涛, 张统书, 胡志凤, 杨哲, 张明珠, 董辉, 丛斌. 2014. 北方春玉米密植条件下玉米螟危害规律研究. *玉米科学*, 22(5): 137–140]
- Lu X, Li JP, Xin YF. 1993. Studies on the natural population life table of Asian corn borer. *Journal of Plant Protection*, 20(4): 313–318 (in Chinese) [鲁新, 李建平, 忻亦芬. 1993. 亚洲玉米螟自然种群生命表的初步研究. *植物保护学报*, 20(4): 313–318]

- Mallet J, Porter P. 1992. Preventing insect adaptation to insect-resistant crops: are seed mixtures or refugia the best strategy? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 250(1328): 165–169
- Onstad DW, Meinke LJ. 2010. Modeling evolution of *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae) to transgenic corn with two insecticidal traits. *Journal of Economic Entomology*, 103(3): 849–860
- Onstad DW, Mitchell PD, Hurley TM, Lundgren JG, Porter RP, Krupke CH, Spencer JL, Difonzo CD, Baute TS, Hellmich RL, et al. 2011. Seeds of change: corn seed mixtures for resistance management and integrated pest management. *Journal of Economic Entomology*, 104(2): 343–352
- Peck SL, Gould F, Ellner SP. 1999. Spread of resistance in spatially extended regions of transgenic cotton: implications for management of *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Economic Entomology*, 92(1): 1–16
- Reisig DD. 2017. Factors associated with willingness to plant non-Bt maize refuge and suggestions for increasing refuge compliance. *Journal of Integrated Pest Management*, 8(1): 1–10
- Shabbir MZ, Quan YD, Wang ZY, Bravo A, Soberón M, He KL. 2018. Characterization of the Cry1Ah resistance in Asian corn borer and its cross-resistance to other *Bacillus thuringiensis* toxins. *Scientific Reports*, 8(1): 234
- Stodola TJ, Andow DA, Hyden AR, Hinton JL, Roark JJ, Buschman LL, Porter P, Cronholm GB. 2006. Frequency of resistance to *Bacillus thuringiensis* toxin Cry1Ab in southern United States corn belt populations of European corn borer (Lepidoptera: Crambidae). *Journal of Economic Entomology*, 99(2): 502–507
- Tabashnik BE, Gassmann AJ, Crowder DW, Carrière Y. 2008. Insect resistance to Bt-crops: evidence versus theory. *Nature Biotechnology*, 26(2): 199–202
- United States Environmental Protection Agency (US EPA). 2001. Biopesticides registration action document: *Bacillus thuringiensis* plant-incorporated protectants. Washington, USA: US EPA
- United States Environmental Protection Agency (US EPA). 2011. Biopesticides registration action document: *Bacillus thuringiensis* plant-incorporated protectants. Washington, USA: US EPA
- Wan P, Huang YX, Tabashnik BT, Huang MS, Wu KM. 2012. The halo effect: suppression of pink bollworm by Bt cotton on non-Bt cotton in China. *PLoS ONE*, 7(7): e42004
- Wang ZY, Lu X, He KL, Zhou DR. 2000. Review of history, present situation and prospect of the Asian corn borer research in China. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 31(5): 402–412 (in Chinese) [王振营, 鲁新, 何康来, 周大荣. 2000. 我国研究亚洲玉米螟历史、现状与展望. *沈阳农业大学学报*, 31(5): 402–412]
- Wu C, Zhang L, Liao CY, Wu KM, Xiao YT. 2019. Research progress of resistance mechanism and management techniques of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* to insecticides and Bt crops. *Journal of Plant Protection*, 46(3): 503–513 (in Chinese) [吴超, 张磊, 廖重宇, 吴孔明, 萧玉涛. 2019. 草地贪夜蛾对化学农药和 Bt 作物的抗性机制及其治理技术研究进展. *植物保护学报*, 46(3): 503–513]
- Xu L, Wang Z, Zhang J, He K, Ferry N, Gatehouse AMR. 2010. Cross-resistance of Cry1Ab-selected Asian corn borer to other Cry toxins. *Journal of Applied Entomology*, 134(5): 429–438
- Zhang TT, He MX, Gatehouse AMR, Wang ZY, Edwards MG, Li Q, He KL. 2014. Inheritance patterns, dominance and cross-resistance of Cry1Ab- and Cry1Ac-selected *Ostrinia furnacalis* (Guenée). *Toxins*, 6(9): 2694–2707
- Zhang YJ, Wu KM, Peng YF, Guo YY. 2002. Progress in ecological safety of insect-resistant transgenic plants. *Entomological Knowledge*, 39(5): 321–327 (in Chinese) [张永军, 吴孔明, 彭于发, 郭予元. 2002. 转抗虫基因植物生态安全性研究进展. *昆虫知识*, 39(5): 321–327]

(责任编辑:李美娟)