

转 Bt 基因水稻对白符跳虫取食选择行为的影响^{*}

杨 玺^{1, 2**} 袁一杨² 戈 峰² 肖铁光^{1***}

(1. 湖南农业大学植物保护学院, 长沙 410128 ;

2. 中国科学院动物研究所 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

摘 要 【目的】为探讨转基因 Bt 水稻种植对土壤动物的潜在生态风险性。【方法】本研究将 3 种转 Bt 基因水稻及其非转基因亲本水稻叶片残体饲养白符跳虫 *Folsomia candida*, 通过观察其粪便的数量与分布以分析白符跳虫对 Bt 水稻的取食选择行为。【结果】研究表明, Bt 蛋白 (Cry1Ab 和 Cry1Ac) 不会影响白符跳虫的取食选择; 而 Bt 基因插入后导致的水稻成分的变化可能影响了白符跳虫对水稻残体的偏好性。结果可为评估转 Bt 水稻对土壤生态系统影响提供参考价值, 为转 Bt 水稻安全性评价提供科学的依据。

关键词 白符跳虫, 转 Bt 基因水稻, 取食选择

Tests of the preference of *Folsomia candida* for isogenic and Bt-rice

YANG Xi^{1, 2**} YUAN Yi-Yang² GE Feng² XIAO Tie-Guang^{1***}

(1. College of Plant Protection, Hunan Agriculture University, Changsha 410128, China;

2. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract 【Objectives】To evaluate the ecological risk of transgenic Bt rice on soil animals. 【Methods】We fed three different varieties of transgenic Bt rice and their isogenic rice tissue residues to *Folsomia candida* and assessed the feeding preferences of *F. candida* by determining the quantity and distribution of fecal pellets associated with different Bt or non-Bt rice. 【Results】The Bt protein (Cry1Ab and Cry1Ac) of transgenic Bt rice had little impact on feeding intensity. However, inserting the Bt gene into rice plants changes the chemical composition of rice, which may affect the preferences of *F. candida* for plant tissue residues. These results provide a reference for the impact of transgenic Bt rice on the soil system, and provide a scientific basis for estimating the security of transgenic Bt rice.

Key words *Folsomia candida*, transgenic Bt rice, preference

转基因技术作为现代农业史上发展最快的作物技术, 转基因作物已经在食品安全、农业可持续发展以及减缓气候变化等方面发挥了重要作用。自 1996 年开始实行转基因作物商业化, 至 2013 年共有 27 个国家的 1 800 万农民种植了

1.752 亿 hm^2 的转基因作物, 而在中国种植了 420 万 hm^2 转基因作物, 主要作物包括: 棉花、木瓜、白杨、番茄和甜椒 (James, 2013)。其中, 转 Bt 基因水稻可以有效的减少农药使用和增加产量, 将是我国应对粮食问题的重要途径 (Qiu,

* 资助项目: 转基因生物新品种培育重大专项 (2012ZX08011002)

**E-mail: youngx0311@foxmail.com

***通讯作者, E-mail: tieguang@21cn.com

收稿日期: 2014-03-12, 接受日期: 2014-04-21

2008)。目前,我国已经培育出多个转 Bt 基因水稻品种,包括华恢 1 号、Bt 汕优 63 和克螟稻等,其中,华恢 1 号和 Bt 汕优 63 于 2009 年获得农业部颁发的生产应用安全证书,从而使转基因水稻在我国商业化生产迈出的第一步(李黎红等,2012)。然而,转 Bt 基因水稻的生态安全问题同样不容忽视。

转基因作物生长过程中可通过残体、根际和花粉等多种途径向土壤中释放 Bt 蛋白。多项研究发现释放到土壤中的 Bt 蛋白能够迅速被土壤活性颗粒吸附,1~3 h 就能达到吸附平衡,且吸附态 Bt 蛋白不易被土壤微生物或酶降解(周永学等,2011)。作者课题组先前的研究表明,Bt 蛋白对非靶标生物没有明显影响;如在人造土壤中 Bt 毒蛋白 Cry1Ac 对赤子爱胜蛱毒理及生化的影响结果表明,Bt 毒蛋白对蚯蚓的生物量和生理水平影响均不明显,不存在急毒性和亚致死毒性影响(肖能文等,2005);白符跳虫 *Folsomia candida* 取食高于 Bt 水稻几百倍浓度的 Cry1Ab 和 Cry1Ac 后,其种群适合度仍然没有受到影响,仅有 11 个基因发生上调表达,显著低于其他污染物(Yuan *et al.*, 2014)。然而,Bt 基因的插入会导致作物的某些成分发生改变,从而对非靶标生物产生潜在的威胁。前人已开展了大量研究来探讨 Bt 作物对非靶标生物的影响,涵盖了不同类型的 Bt 蛋白、不同种类的作物以及多种非靶标生物(Betz *et al.*, 2000; Icoz and Stotzky, 2008; 袁一杨和戈峰,2010)。其中一些研究结果显示,Bt 作物在特定环境条件下可能会对某些非靶标生物产生影响。如 Wandeler 等(2002)发现等足目动物(*Porcellio scaber* Latreille)对 Bt 玉米的取食量明显低于非 Bt 玉米。Bakonyi 等(2006)指出白符跳虫更倾向于取食非 Bt 玉米。而白耀宇等(2006)的研究表明,转 Bt 基因水稻(克螟稻 1 号和克螟稻 2 号)茎叶残体在水稻生长后期和休田期会促进一些跳虫种群个体数量的增长。显然,不同类群生物对不同的转基因作物响应不同。因此,深入揭示非靶标生物对 Bt 作物的响应特征与机制,对于 Bt 作物的可持续发展具有重要意义。

跳虫属于弹尾纲(Collembola)、弹尾目,在土壤生态系统中能参与物质循环,提高土壤肥力(黄玉梅等,2004)以及控制植物真菌病害(Sabatini *et al.*, 2001)。作为对化学物质最为敏感的跳虫之一,白符跳虫是国内外土壤生态安全评价中普遍使用的重要模式物种(Chernova *et al.*, 1995; 陈建秀等,2007)。前期研究结果表明,Bt 水稻和其亲本之间植物成分的差异可能对白符跳虫产生影响(Yuan *et al.*, 2011, 2013),而 Bt 蛋白 Cry1Ab 和 Cry1Ac 对白符跳虫的影响较小(Yuan *et al.*, 2014)。

为了进一步揭示非靶标跳虫对 Bt 水稻的响应机制,本文以白符跳虫为研究对象,围绕 3 种 Bt 水稻(华恢 1 号、Bt 汕优 63 和克螟稻)及其亲本(明恢 63、汕优 63、秀水稻),探讨了跳虫对 Bt 水稻的取食选择行为。

1 材料与方法

1.1 供试材料

1.1.1 供试水稻 本试验中共用 3 个转 Bt 基因水稻品种:华恢 1 号(Huahui1)、Bt 汕优 63(Bt-Shanyou63)、克螟稻(KMD)及其对应的非转 Bt 基因亲本水稻品种:明恢 63(Minghui63)、汕优 63(Shanyou63)、秀水稻(Xiushui)。转 *cry1Ab/Ac* 基因抗虫恢复系华恢 1 号水稻,是由明恢 63 为受体材料经转 Bt 基因后所得到的转基因株系 TT51-1。转 *cry1Ab/Ac* 基因抗虫杂交稻组合 Bt 汕优 63 是转 *cry1Ab/Ac* 基因抗虫恢复系华恢 1 号和不育系珍汕 97A 所配的杂交组合。华恢 1 号和 Bt 汕优 63 的主要生物学功能为高抗二化螟、三化螟和稻纵卷叶螟等鳞翅目害虫。克螟稻系用农杆菌介导法将 Cry1Ab 抗虫基因导入粳稻品种秀水 11 经多代选育得到,对二化螟、三化螟等分属 3 个科的 7 种鳞翅目害虫具有较强抗性。

所有 6 个水稻品种均于拔节期采集,水稻品种采集后装于塑料袋保存在 -20℃ 中,试验时将水稻叶片拿出剪碎后待用。

1.1.2 供试跳虫 白符跳虫由中国科学院上海

生命科学研究院上海植物生理生态研究所提供。该品系为 FCDK, 源于丹麦奥尔胡斯大学前陆地生态学系。虫源放入直径 150 mm 的培养皿中用干酵母饲养, 培养皿底部用熟石灰、活性炭(质量比 9 : 1) 制成的基底覆盖, 放入人工气候箱中。人工气候箱设置为全黑夜, 温度 (20±1) °C, 空气相对湿度约为 100%, 每 2 d 在基底加入蒸馏水保湿。

1.2 试验处理

1.2.1 20 头成虫 24 h 试验处理 所用容器为长方形, 底部垫上滤纸(两端各绘制一个半径 1 cm 的圆)(图 1)。将 20 头经过饥饿处理的白符跳虫成虫放置于容器中, 水稻叶片残体或酵母放置于圆心处。分别以干酵母和含有纯 Bt 蛋白 (Cry1Ac : Cry1Ab=1 : 1, 1 mg/g) 的干酵母作为对照组, 每个样品设置 5 个重复。饲养 24 h 后计算圆内的粪便数量。

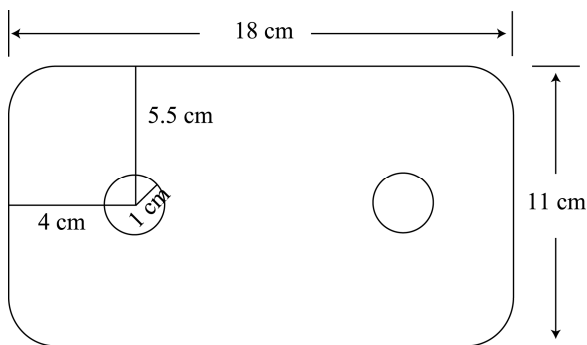


图 1 试验容器示意图
Fig. 1 Test container sketch

1.2.2 单头成虫 8 d 试验处理 将饥饿处理过的单头白符跳虫成虫放入上述容器中, 饲养 8 d 后计算圆内的粪便数, 每个样品设置 45~47 个重复。

1.3 数据统计与分析

测定结果采用 SPSS 软件对数据进行处理, 采用 Paired-Samples *t*-Test 方法对转基因水稻和与其对应的亲本非转基因水稻间粪便数量进行差异显著性分析, 3 种转基因水稻或相对应的亲本非转基因水稻之间粪便数量采用 LSD 法进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 水稻叶片残体 Bt 蛋白含量

使用美国一龙公司的 QuanliPlate Kit for Cry1Ab/Cry1Ac (Envirologix Inc., Portland, ME, USA) 试剂盒对水稻叶片残体的 Bt 蛋白含量进行测定, 同时使用纯 Cry1Ac 蛋白 (Case Western Reserve University) 稀释成浓度梯度, 绘制标准曲线对水稻叶片残体的 Bt 蛋白含量进行定量, 3 种 Bt 水稻叶片残体的 Bt 蛋白含量测定结果见表 1。说明转 *cry1Ab/Ac* 基因的华恢 1 号和 Bt 汕优 63 叶片中的 Bt 蛋白含量相近, 转 *cry1Ab* 基因的克螟稻叶片中 Bt 蛋白含量较高。

2.2 成虫 24 h 取食选择

对白符跳虫 20 头成虫进行 24 h 取食试验表明, 白符跳虫对明恢 63-华恢 1 号、汕优 63-Bt

表 1 3 种 Bt 水稻叶片残体的 Bt 蛋白含量
Table 1 The leaf of three Bt-rice varieties, their concentration of Bt-protein and their corresponding near-isogenic non-Bt rice varirties used in the experiment for diet

Bt 水稻品种 Bt-rice variety	Bt 蛋白含量 (μg/g) Bt protein (μg/g)*	Bt 蛋白种类 Bt proteins	非转 Bt 亲本 Near-isogenic variety
华恢 1 号 (Huahui1)	1.39±0.21	Cry1Ab/Ac	明恢 63 (Minghui63)
Bt 汕优 63 (Bt-Shanyou63)	1.33±0.21	Cry1Ab/Ac	汕优 63 (Shanyou63)
克螟稻 (KMD)	2.90±0.72	Cry1Ab	秀水稻 (Xiushui)

* : μg/g 水稻组织。* indicates μg/g rice materials (mean±SE).

汕优 63 试验组以及酵母对照组中各个处理的转基因水稻和非转基因亲本水稻之间粪便数量均无显著差异。但白符跳虫在秀水稻-克螟稻处理中粪便数量存在显著差异,其中转基因品种克螟稻中的粪便数量明显多于秀水稻,说明白符跳虫更倾向于取食转基因品种(图 2)。

3 种转 Bt 水稻品种之间粪便数量没有显著差异性,都低于酵母对照组,掺有 Bt 蛋白和没有 Bt 蛋白的酵母之间没有差异性,说明这 3 种转 Bt 水稻对白符跳虫的取食影响相似,且未受到 Bt 蛋白种类的影响。3 种非转基因水稻中,

秀水稻中的粪便数量与明恢 63 和汕优 63 中的粪便数量显著减少,明恢 63 和汕优 63 中的粪便数量无显著差异,说明其对秀水稻的取食倾向最低,可能是由于不同的植物成分引起。

2.3 成虫 8 d 取食选择

进一步对白符跳虫单头成虫进行 8 d 取食试验结果表明,秀水稻与克螟稻中的白符跳虫粪便数量无显著差异,而明恢 63-华恢 1 号和汕优 63-Bt 汕优 63 试验组中的白符跳虫粪便数量出现了显著差异(图 3)。

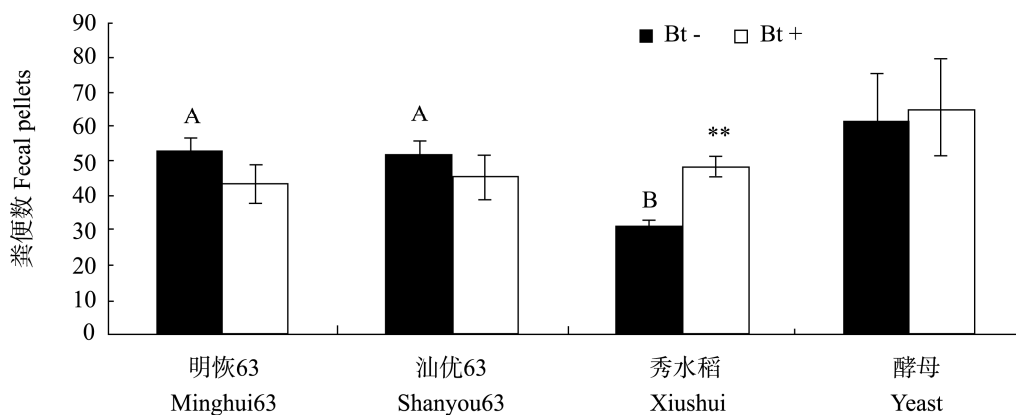


图 2 20 头成虫取食 24 h 后粪便数量

Fig. 2 The feces number of 20 adults after feed 24 h

Bt+: 转 Bt 基因水稻品种; Bt-: 非转 Bt 基因水稻亲本品种。

Bt+: Bt rice; Bt-: Non-Bt rice.

**表示白符跳虫在秀水稻-克螟稻中的粪便数量在 $P < 0.05$ 水平上差异显著。柱上标有不同字母表示白符跳虫在 3 种非 Bt 水稻中的粪便量在 $P < 0.05$ 水平上差异显著。下图同。

**indicate fecal pellets of *Folsomia candida* feed Xiushui-KMD significantly different at 0.05 level. Histograms with different letters show fecal pellets of *Folsomia candida* feed non-Bt rice significant different at 0.05 level. The same below.

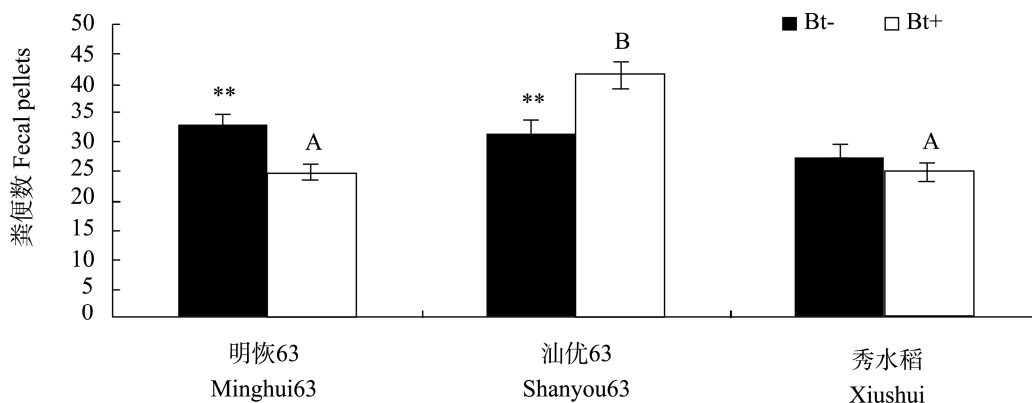


图 3 单头成虫取食 8 d 后粪便数量

Fig. 3 The feces number of single adult after feed 8 d

在明恢 63-华恢 1 号试验组中, 白符跳虫显著倾向于取食非转基因品种; 而在汕优 63-Bt 汕优 63 中则相反, 因为华恢 1 号与 Bt 汕优 63 水稻产生的 Bt 蛋白种类相同且叶片残体 Bt 蛋白含量相似 (表 1), 所以白符跳虫对转基因和非转基因品种取食倾向的不同并非由 Bt 蛋白引起。

3 种转 Bt 水稻中, Bt 汕优 63 中的白符跳虫粪便数量较华恢 1 号和克螟稻中的粪便显著增多。华恢 1 号和克螟稻中的粪便数量无显著性差异, 华恢 1 号为 *cry1Ab/Ac* 融合基因 Bt 水稻, 而克螟稻为 *cry1Ab* 单基因 Bt 水稻, 两种水稻产生的 Bt 蛋白种类有差别, 但是结果相同。说明白符跳虫对含有 Bt 蛋白 *Cry1Ab/Ac* 和 *Cry1Ab* 的水稻取食无选择性。3 种非转基因水稻相比, 粪便数量无显著差异。

3 讨论

早在 20 世纪 90 年代, 就已将 Bt 基因导入获得转 Bt 基因水稻, 在 2009 年转 Bt 基因水稻获得生产应用安全证书, 然而至今一直未成功商品化, 主要鉴于其在商业化推广中对生态系统存在的潜在影响。其中, 利用非靶标土壤动物进行 Bt 水稻的生态环境风险评价在其中扮演着重要角色, 同时, 转 Bt 作物对土壤非靶标动物的影响也应该考虑到其他的环境因素, 包括转 Bt 作物品种的差异。

Bt 蛋白是苏云金芽孢杆菌 (*Bacillus thuringiensis*, Bt) 在生长过程中分泌的一种具有较强杀虫毒性的产物。多数研究发现 *Cry1Ab*、*Cry1Ac* 蛋白对非靶标生物无明显作用, 如 Yuan 等 (2014) 进行 Bt 蛋白浓度梯度试验然后用 Microarray 和 qPCR 技术测定基因表达水平发现: 白符跳虫仅有 11 个差异表达基因由 *Cry1Ab* 和 *Cry1Ac* 诱导, 说明其对白符跳虫的影响较小。Sims 等 (1997) 将 *Cry1Ab*、*Cry1Ac*、*Cry2A*、*Cry3A* 4 种 Bt 蛋白掺入的饲料给白符跳虫进行 21 d 的喂养处理, 表明 Bt 蛋白对白符跳虫的存活率、繁殖率没有显著减少。Heckmann 等 (2006) 用棘跳虫科跳虫 *Protaphorura armata* 取食转

cry1Ab 玉米和亲本非转基因玉米以及掺有 *Cry1Ab* 蛋白的酵母和纯酵母, 显示其在转基因和非转基因品种中没有差别, 但是在酵母中个体生长明显好于在玉米中, 并未受到 Bt 蛋白 *Cry1Ab* 的影响。同时, *Cry1Ab* 和 *Cry1Ac* 蛋白对非靶标水生昆虫、节肢动物天敌和捕食节肢动物的风险很低 (Wolt and Peterson, 2010; Steven and Naranjo, 2005; Torres and Ruberson, 2005)。本研究测定结果发现: 在 8 d 试验中明恢 63-华恢 1 号试验组中对非转基因品种取食倾向更强, 而在汕优 63-Bt 汕优 63 试验组中则相反, 因为转基因水稻产生的 Bt 蛋白种类相同且含量相似, 说明对转基因和非转基因品种取食倾向的不同并非由 Bt 蛋白引起。而产生 Bt 蛋白及含量不同的转基因水稻明恢 1 号和 Bt 汕优 63 对白符跳虫的取食无显著影响, 同样说明这两种 Bt 蛋白不影响其取食选择。这结果与 Bakonyi 等 (2006) 报道的结果基本一致。

转 Bt 水稻不仅能减少虫害、减少农药使用量和增加产量, 而且可以缓解化学杀虫剂对环境的污染等, 杀虫剂对跳虫以及其他节肢动物的影响明显大于转基因作物 (Galen, 2005; Royce, 2005)。同时, 跳虫的种群也受到 Bt 水稻的影响而产生变化。如 Yuan 等 (2013) 室内试验发现克螟稻和华恢 1 号显著降低了白符跳虫的繁殖率。白耀宇等 (2005) 观测到灰橄榄跳虫在两种 Bt 水稻 KMD1 和 KMD2 中的种群密度明显高于亲本非转基因 XS11; 吴刚等 (2012) 研究表明 Bt 水稻可显著降低长角跳属跳虫数量, 而显著增加等节跳科原等属跳虫种群数量。本研究发现: 在 24 h 试验中, 白符跳虫对转基因品种克螟稻相较其非转基因品种出现了明显倾向。在 8 d 试验中, 白符跳虫也对转基因品种 Bt 汕优 63 出现了明显取食倾向性, 说明某些转基因水稻确实会对非靶标生物产生影响, 这可能与这几种水稻的碳氮比有关 (Yuan *et al.*, 2011)。

本研究还表明: 短期 (24 h) 和长期 (8 d) 的试验中出现了不同取食的现象, 甚至出现显著性差异的试验组完全相反。如秀水稻-克螟稻试

验组中,在短期内白符跳虫对转 Bt 水稻出现倾向,而在长期内则无明显差异。汕优 63-Bt 汕优 63 试验组在短期内无明显差异性,但在长期内出现对转基因水稻的取食倾向性。华恢 63-华恢 1 号试验组在短期内无显著差异性,但在长期内发现更倾向于非转基因品种。该现象可能与处理的时间长短相关,也可能与白符跳虫对 Bt 水稻间植物组织差异性的适应性相关。

非靶标生物在转基因作物环境下虽无致死性,但还是会受到转基因作物与非转基因作物间的差异而产生变化。如 Yuan 等(2011)发现 Bt 汕优 63 和汕优 63 处理、克螟稻和秀水稻处理的白符跳虫 T-SOD 活性有显著升高。吴刚等(2012)研究表明转 Bt 基因水稻华恢 1 号相比其亲本水稻明恢 63 能显著减少尖棱甲螨科尖棱甲螨属螨类种群数量中。Hönemann 和 Nentwig(2009)观察到转 *cry1Ab* 玉米中线蚓的存活率明显高于亲本非转基因玉米,而繁殖率却明显降低。Höss 等(2008)指出秀丽隐杆线虫在转 *cry1Ab* 玉米的根际土壤中的繁殖和生长比同源非转基因中的有明显减少而且与土壤中 Bt 蛋白 Cry1Ab 的浓度显著相关。Karuri 等(2013)认为转 *cry1Ac* 和 *cry2Ab2* 的 Bt 棉中食菌线虫的丰富度明显提高。本研究的白符跳虫在两个试验中均有出现取食倾向的差异:24 h 试验中在秀水稻-克螟稻试验组出现了明显的差异,而 8 d 实验中汕优 63-Bt 汕优 63 和明恢 63-华恢 1 号试验组中均有出现显著差异。这种差异可能是由于转基因和非转基因作物品种间植物营养结构不同所引起(Saxena and Stotzky, 2001; Flores, 2005; Poerschmann *et al.*, 2005)。

4 结论

本研究以 3 种转 Bt 基因水稻及其非转基因亲本水稻叶片残体饲养白符跳虫,观察其粪便的数量与分布以分析白符跳虫对 Bt 水稻的取食选择行为。结果表明, Bt 蛋白(Cry1Ab 和 Cry1Ac)不会影响白符跳虫的取食选择。而 Bt 基因插入后导致的水稻成分的变化可能影响了白符跳虫

对水稻残体的偏好型。结果可为评估转 Bt 水稻对土壤生态系统影响提供参考价值,为转 Bt 水稻安全性评价提供科学的依据。

参考文献 (References)

- Bakonyi G, Szira F, Kiss I, 2006. Preference tests with collembolas on isogenic and Bt-maize. *Eur. J. Soil Biol.*, 42: S132-S135.
- Betz FS, Hammond BG, Fuchs RL, 2000. Safety and advantages of *Bacillus thuringiensis*-protected plants to control insect pests. *Reg. Tox. Pharm.*, 32(2): 156-173.
- Chernova NM, Balabina IP, Ponomareva ON, 1995. Changes in population growth rate of springtails (Collembola) under the influence of herbicides. *Pol. Pis. Entomol.*, 64: 91-98.
- Flores S, Saxena D, Stotzky G, 2005. Transgenic Bt plants decompose less in soil than non-Bt plants. *Soil. Biol. Biochem.*, 37(6): 1073-1082.
- Galen P, Dively, 2005. Impact of transgenic VIP3A × Cry1Ab Lepidopteran-resisitant field corn on the nontarget Arthropod community. *Environ. Entomol.*, 34(5): 1267-1291.
- Heckmann LH, Griffiths BS, Caul S, Thompson J, Pusztai-Carey M, Moar WJ, Andersen MN, Krogh PH, 2006. Consequences for *Protaphorura armata* (Collembola: Onychiuridae) following exposure to genetically modified *Bacillus thuringiensis* (Bt) maize and non-Bt maize. *Environ. Pollut.*, 142(2): 212-216.
- Hönemann L, Nentwig W, 2009. Are survival and reproduction of *Enchytraeus albidus* (Annelida: Enchytraeidae) at risk by feeding on Bt-maize litter? *Eur. J. Soil. Biol.*, 45(4): 351-355.
- Höss S, Arndt M, Baumgarte S, Tebbe CC, Nguyen HT, Jehle JA, 2008. Effects of transgenic corn and Cry1Ab protein on the nematode, *Caenorhabditis elegans*. *Ecol. Environ. Saftey*, 70(2): 334-340.
- Icoz I, Stotzky G, 2008. Fate and effects of insect-resistant Bt crops in soil ecosystems. *Soil Biol. Biochem.*, 40(3): 559-586.
- James C, 2014. 2013 年全球生物技术/转基因作物商业化发展态势. *中国生物工程杂志*, 34(1): 1-8.
- Karuri H, Amata R, Amugune N, Waturu C, 2013. Effect of Bt cotton expressing Cry1Ac and Cry2Ab2 protein on soil nematode community assemblages in Mwea, Kenya. *J. Animal. Plant. Sci.*, 19(1): 2864-2879.
- Poerschmann J, Gathmann A, Augustin J, Langer U, Gorecki T, 2005. Molecular composition of leaves and stems of genetically modified Bt and near-isogenic non-Bt maize characterization of lignin patterns. *J. Envir. Quality*, 34: 1508-1518.
- Qiu J, 2008. Agriculture: is China ready for GM rice? *Nature (Lond.)*, 455(7215): 850-852.

- Royce J, Rice ME, Pilcher CD, Pilcher CL, Lam WF, 2005. Biodiversity and community structure of *Epdaphic* and *Euedaphic springtails* (Collembola) in transgenic rootworm Bt corn. *Environ. Entomol.*, 34(5): 1346–1376.
- Sabatini MA, Innocenti G, 2001. Effects of Collembola on plant-pathogenic fungus interactions in simple experimental systems. *Biol. Fert. Soils*, 33(1): 62–66.
- Saxena D, Stotzky G, 2001. Bt corn has a higher lignin content than non-Bt corn. *Amer. J. Botany*, 88(9): 1704–1706.
- Sims SR, Martin JW, 1997. Effect of the *Bacillus thuringiensis* insecticidal proteins CryIA(b), CryIA(c), CryIIA, and CryIIIA on *Folsomia candida* and *Xenylla grisea* (Insecta: Collembola). *Pedobiologia*, 41: 412–416.
- Steven E, Naranjo, 2005. Long-Term assessment of the effect of transgenic Bt cotton on the abundance of nontarget Arthropod natural enemies. *Environ. Entomol.*, 34(5): 1193–1210.
- Torres JB, Ruberson JR, 2005. Canopy- and ground-dwelling predatory Arthropods in commercial Bt and non-Bt cotton fields: patterns and mechanisms. *Environ. Entomol.*, 34(5): 1242–1256.
- Wandeler H, Bahylova J, Nentwig W, 2002. Consumption of two Bt and six non-Bt corn varieties by the woodlouse *Porcellio scaber*. *Bas. Appl. Ecol.*, 3(4): 357–365.
- Wolt JD, Peterson RKD, 2010. Prospective formulation of environmental risk assessments: Probabilistic screening for Cry1A(b) maize risk to aquatic insects. *Ecol. Environ. Safty*, 73(6): 1182–1182.
- Yuan Y, Ke X, Chen F, Krogh PH, Ge F, 2011. Decrease in catalase activity of *Folsomia candida* a Bt rice diet. *Environ. Pollut.*, 159(12): 3714–3720.
- Yuan Y, Krogh PH, Bai X, Roelofs D, Chen FJ, Zhu-Salzman K, Liang Y, Ge F, 2014. Microarray detection and qPCR screening of potential biomarkers of *Folsomia candida* (Collembola: Isotomidae) exposed to Bt proteins (Cry1Ab and Cry1Ac). *Environ. Pollut.*, 184: 170–178.
- Yuan Y, Xiao N, Krogh PH, Chen F, Ge F, 2013. Laboratory assessment of the impacts of transgenic Bt rice on the ecological fitness of the soil non-target arthropod, *Folsomia candida* (Collembola: Isotomidae). *Transgenic Res.*, 22(4): 791–803.
- 白耀宇, 蒋明星, 程家安, 2005. 转 Bt 基因水稻对两种弹尾虫及尖钩宽尾蠕捕食作用的影响. *昆虫科学*, 48(1): 42–47.
- 白耀宇, 蒋明星, 程家安, 王敦, 2006. 转 Bt *cry1Ab* 基因水稻对稻田弹尾虫种群数量的影响. *应用生态学报*, 17(5): 903–906.
- 陈建秀, 麻智春, 严海娟, 张峰, 2007. 跳虫在土壤生态系统中的作用. *生物多样性*, 15(2): 154–161.
- 黄玉梅, 2004. 土壤动物群落多样性研究进展. *西部林业科学*, 33(3): 63–68.
- 李黎红, 叶卫军, 郭龙彪, 2012. 我国转基因水稻研究进展和商业化前景分析. *中国稻米*, 18(6): 1–4.
- 吴刚, 李俊生, 肖能文, 戈峰, 刘向辉, 2012. 转 Bt 基因水稻对土壤跳虫、线虫和螨类种群数量的影响. *湖北植保*, 133(5): 6–11.
- 肖能文, 戈峰, 刘向辉, 2005. Bt 毒蛋白 Cry1Ac 在人造土壤中对赤子爱胜蚓毒理及生化影响. *应用生态学报*, 16(8): 1523–1526.
- 袁一杨, 戈峰, 2010. 转 Bt 基因作物对非靶标土壤动物的影响. *应用生态学报*, 21(5): 1339–1345.
- 周永学, 刘宁, 赵曼, 李河, 周浪, 唐宗文, 曹斐, 李巍, 2011. 转 Bt 基因作物释放杀虫晶体蛋白对土壤生态安全的影响. *遗传*, 33(5): 443–448.