

转 Bt 基因作物对土壤节肢动物的生态风险性^{*}

袁一杨 戈 峰^{**}

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

摘 要 土壤节肢动物在土壤生态系统物质循环中起着非常重要的作用, 因此人们越来越关心转基因作物对土壤节肢动物的生态安全性。本文在介绍转基因作物对土壤节肢动物影响机制的基础上, 重点论述了土壤跳虫、螨类、甲虫、水生昆虫等节肢动物对不同转基因作物响应的研究进展, 旨在为科学全面的开展转基因作物土壤生态风险评价提供参考。

关键词 转基因作物, 生态风险分析, 土壤跳虫, 螨类, 甲虫, 水生昆虫

The ecological risk of transgenic crops to soil arthropods

YUAN Yi-Yang GE Feng^{**}

(State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects & Rodents, Institute of Zoology,
Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract Soil-dwelling arthropods carry out critical nutrient cycling process in the soil ecosystem. Since the adoption of genetic modified (GM) crops has increased dramatically in recent years, concerns have been raised regarding the potential negative effects of GM crops on this ecosystem. We here review the impacts of transgenic plants on non-target soil organisms, and provide an overview of recent advances in the understanding of responses of non-target soil arthropods, including springtails, mites, beetles and aquatic insects, to various GM crops. We hope this review will provide a useful reference for research on the ecological risks of GM crops to the soil ecosystem.

Key words transgenic crops, ecological risk analysis, soil collembola, mite, beetle, aquatic insect

从 1996 年到 2013 年, 全球转基因作物种植面积已经达到 1.75 亿 hm^2 (James, 2013)。转基因作物的快速应用已经在诸多方面促进了社会的可持续发展, 包括粮食安全、提高农民收入、保护生物多样性、减少农业的环境影响以及减缓气候变化等 (James, 2012)。然而, 针对转基因作物的争议也从未停止。其中, 转基因作物对土壤生物的生态安全问题尤为瞩目。

土壤生物主要由土壤微生物以及多种节肢动物组成, 它们在土壤生态系统功能中发挥多种重要作用, 如营养物的循环与降解等。转基因作物在插入新的外源基因后, 可导致其植株及根际分泌物化学成分与数量的改变, 从而影响土壤节肢动物的数量与多样性, 最终对土壤生态系统的多种功能形成潜在威胁 (Hannula *et al.*, 2014)。因此, 开展转基因作物对土壤节肢动物的生态风

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

^{**} 通讯作者, E-mail: gef@ioz.ac.cn

收稿日期: 2014-08-21, 接受日期: 2014-09-02

险评价不可忽视,而且越来越重视。

本文以土壤生物中的重要类群-土壤节肢动物为对象,介绍转基因作物对非靶标土壤节肢动物的影响机制,重点论述了土壤跳虫、螨类、甲虫、水生昆虫等典型土壤节肢动物对不同转基因作物响应的研究进展,以期能对转基因作物的土壤生态安全评价起到积极的推动作用。

1 转基因作物对土壤生物影响的可能机制

转基因作物可通过植株残体、根际分泌物或花粉等暴露于土壤非靶标生物,其对土壤生态系统的影响可以是正面影响、负面影响或中性影响 (Oger *et al.*, 1997)。Birch 等 (2007) 发表的综述中将转基因作物对土壤生态系统的影响分为以下四类: 1) 直接影响: 转基因作物分泌的外源基因产物对非靶标生物产生毒性; 2) 间接影响: 转基因作物通过营养级互作产生的影响; 3) 由于基因插入导致的植物代谢的改变以及根际分泌物的变化; 4) 农业管理制度的变化导致的影响。转基因作物可影响土壤生物的生物量、群落功能或群落结构。此外,对某些生物的危害可能会间接影响植物的生长,且可能在土壤食物网中通过级联反应对其他生物产生影响 (Hannula *et al.*, 2014)。

2 转基因作物对土壤节肢动物的影响

尽管目前已批准的转基因作物种类较多,但是种植比较广泛的仍为 Bt 作物,因此大部分转基因安全评价工作也围绕 Bt 作物的生态安全问题开展。以下将重点论述土壤跳虫、螨类、甲虫等典型土壤节肢动物对不同转基因作物响应的研究进展。

2.1 土壤跳虫

跳虫是土壤中的重要分解者,具有土壤物质循环、提高土壤肥力、改善土壤理化特性、维护土壤生物群落等多种生态功能,并在土壤质量评价、污染监测、污染土壤的生物修复等方面都具有重要作用。

土壤跳虫种类繁多,但是仅有少数物种能够在室内饲养并用于安全评价,包括白符跳 *Folsomia candida*、*Protaphorura armata*、*Heteromurus nitidus*、*Sinella coeca*、*Entomobrya griseoolivata* 等。白符跳是对化学物质最为敏感的一种,应用也最为广泛 (Sims and Martin, 1997)。直接饲喂是研究跳虫对转基因作物响应的常规研究方法,研究对象包括多种作物 (包括棉花、马铃薯和玉米等),基因型包括 Cry1Ab、Cry1Ac 和 CryIIIA 等,主要的检测指标为其取食行为、繁殖、发育和存活率等,但大部分饲喂实验的结果均未发现负面影响 (Yu *et al.*, 1997; Bakonyi *et al.*, 2006, 2011; Heckmann *et al.*, 2006)。另外,室内捕食实验也表明尖钩宽尾螳 *Microvelia horvathi* 成虫对用水稻残体饲养的灰橄榄长角跳虫 *Entomobrya griseoolivata* 的捕食作用与对照相比也无显著差异 (白耀宇等, 2005)。然而,也有一些发表的文章中提出了不同的实验结论。如张欣等 (2004) 针对转几丁质酶和苜蓿 1,3- β -葡聚糖酶双价基因水稻的研究结果显示转基因水稻显著降低了白符跳的繁殖率和种群密度,但是显著增加了 *S. curviseta* 的种群密度。Bakonyi 等 (2006) 发现白符跳会避免取食 Bt 蛋白含量高于 (3.45 $\pm$ 0.8) mg/g 的玉米。在前人研究的基础上,我们以水稻-白符跳作为研究系统,开展了一系列室内控制实验。研究表明,以 3 种 Bt 水稻 (克螟稻、华恢 1 号和汕优 63) 及其亲本残体喂养白符跳后,克螟稻显著降低了白

符跳的过氧化氢酶活性,说明某些 Bt 水稻品种可能会对土壤跳虫形成环境胁迫 (Yuan *et al.*, 2011)。进一步将这 3 种 Bt 水稻及其亲本植株不同部位(根、茎、叶)的残体饲喂或混合在人造土壤中处理白符跳后,并未发现水稻对其种群适合度产生显著影响 (Yuan *et al.*, 2013)。我们还利用 Microarray 和 Real time PCR 技术检测了纯蛋白 Cry1Ab 和 Cry1Ac 对白符跳基因表达的影响,最后仅筛选出 11 个差异表达基因,且响应的蛋白浓度较高,显示这两种蛋白对白符跳比较安全 (Yuan *et al.*, 2014)。

大田实验与室内控制实验相比,更贴近实际情况,可综合评价转基因作物对土壤节肢动物的影响。多数大田调查结果表明转基因作物对跳虫群落没有负面影响。如白耀宇等在 2005—2010 年之间开展了一系列关于 Bt 水稻(克螟稻 1 号和克螟稻 2 号)对稻田跳虫群落影响的研究,调查结果并没有发现土壤跳虫的群落结构与丰度受到负面影响,相反却对一些种群个体数量的增长有促进作用,这有可能是水稻植株导入外源 Bt 基因后,其农艺性状及一些与植株组织降解有关的理化性状发生了变化,使转 Bt 基因水稻植株组织残体较对照易于降解,形成了更适于弹尾虫生长和繁殖的腐生环境 (Bai *et al.*, 2010; 白耀宇等, 2005, 2006)。Bitzer 等 (2005) 在 4 个地区研究了转 Bt 玉米与杀虫剂对土壤表面跳虫和地下跳虫的影响,显示转 Bt 玉米对跳虫的丰度无影响,对跳虫的物种多样性指数影响也较小(转 Bt 玉米中跳虫种类相对较少)。祝向钰等 (2012) 通过研究 3 种转 Cry1A 品系水稻及其对照亲本对稻田土壤跳虫群落组成和数量动态的影响,认为不同基因型和不同育种方式都显著影响了大田土壤跳虫的群落组成、发生量和相关群落指数,但与对照亲本相比,转基因处理对

土壤跳虫的影响大都表现不显著。然而,也有一些研究得出了不同的结论。如 Chang 等 (2011) 研究了不同臭氧浓度下 Bt 棉花 (GK12, 表达 Cry1Ac 蛋白) 对土壤跳虫的丰度及其群落结构的影响,发现 GK12 显著降低了棘跳属的丰度以及跳虫的群落多样性,且这种影响具有种属特异性。Zwahlen 等 (2007) 在 8 个月的大田实验中调查了转 Cry1Ab 玉米的分解及其对土壤非靶标无脊椎动物的影响后,未发现玉米残体在土壤中的降解与其非亲本品种有所不同,但是种植 Bt 玉米处理组中的土跳科 (Tullbergiidae) 和寄螨科 (Gamasina) 昆虫的个体数量均低于非玉米。

2.2 土壤螨类

螨类也是土壤中数量和种类非常丰富的一个类群。甲螨主要生活于上层土壤中,主要取食植物残体或真菌类微生物,在土壤有机质循环中具有重要作用,是研究转 Bt 作物生态安全的重要物种 (Yang *et al.*, 2013)。Yu 等 (1997) 研究表明饲喂转 Cry1Ab 和 Cry1Ac 的棉花和马铃薯对 *Oppia nitens* 成虫的繁殖率和幼虫的取食都没有影响。Oliveira 等 (2007) 发现转 Cry1Ac 棉花对断缝前齿菌甲螨 *Scheloribates praeincisus* 的生长发育、存活率和取食量没有影响。此外, Yang 等 (2013) 于 2009—2010 年调查了 Bt 棉花(表达 Cry1Ab 和 Cry1Ac)对土壤螨类群落的影响,表明尽管实验中发现了某些螨类类群的丰度、多样性以及均匀度等指标在与非 Bt 棉花处理组之间出现了差异,但是这种差异主要与调查时间有关,且具有种属特异性。

除转基因作物外,还有学者开展了其他类型转基因作物对土壤螨类的安全评价。如 Simões 等 (2008) 研究了表达蛋白酶抑制剂 (Kunitz 和 Bowman-Birk) 的转基因甘蔗以及从大豆中制备

的半纯化和完全纯化的蛋白酶抑制剂对断缝前齿菌甲螨的影响,发现半纯化与完全纯化的 Kunitz 型蛋白酶抑制剂缩小了断缝前齿菌甲螨的幼虫期。Jasinski 等 (2003) 在多个地区开展的大田调查中表明,仅有一个地点的抗草甘膦大豆田中的土壤螨类的数量显著降低,而其他 5 个则没有变化,因此认为抗草甘膦大豆对土壤螨类比较安全。

2.3 甲虫

土壤甲虫中以步甲和隐翅虫研究最多,它们主要生存于土壤表面,大部分为捕食性昆虫,因此对于维持土壤生态系统平衡具有重要作用。已有的研究表明,捕食性步甲可通过食物网摄入转基因作物表达的蛋白,且随营养级的降低蛋白含量也逐步降低 (Zwahlen and Andow, 2005; Álvarez-Alfageme *et al.*, 2009; Peterson *et al.*, 2009; García *et al.*, 2012)。因此,前人也围绕不同的三级营养关系开展了一系列针对土壤甲虫的安全评价工作。如 Álvarez-Alfageme 等 (2009) 针对转 Cry1Ab 玉米-棉贪夜蛾-土鳖虫 *Poecilus cupreus* 三级营养关系开展的研究结果显示,土鳖虫的发育历期及其消化系统的蛋白水解活性不会受到玉米的影响。García 等 (2012) 也发现,土壤步甲 *Atheta coriaria* 捕食以转 Cry3Bb1 玉米饲喂过的二斑叶螨后,其生长发育、形态、体重、繁殖率、存活率以及捕食能力均未受到影响。其他已研究的三级营养关系还包括:转抗生物素蛋白 (Avidin) 和胰蛋白酶抑制剂 (Bovine spleen trypsin inhibitor) 烟草-斜纹夜蛾幼虫-*Ctenognathus novaezelandiae* (Burgess *et al.*, 2008); 转 Cry3A 马铃薯-甘蓝夜蛾幼虫-*Nebria brevicollis* (Ferry *et al.*, 2007); 转 Cry1Ac 油菜-小菜蛾幼虫-*Pterostichus madidus* (Ferry

et al., 2006), 这些研究的结果也未发现转基因作物对捕食性甲虫具有负面影响。

大田调查也是研究转基因作物对土壤甲虫影响的重要手段。各国学者也开展了大量相关研究,但是大部分没有发现 Bt 作物对土壤甲虫的群落结构和多样性等指标产生影响 (Lozzia, 1999; Manachini, 2000; Farinós *et al.*, 2007; Floate *et al.*, 2007; Balog *et al.*, 2011; Priesnitz *et al.*, 2013; Twardowski *et al.*, 2014)。然而,也有一些研究得到了不同的实验结果。如, Stephens 等 (2012) 在大田调查中发现,种植转 Cry3Bb 玉米的大田中土壤步甲的数量与非转基因亲本相比显著降低。

3 转基因作物对水生昆虫的影响

水生昆虫是水体生态系统中的重要组成部分,多项研究结果表明 Bt 作物可通过根部、残体和花粉等途径进入水体中 (白耀宇等, 2006)。Rosi-Marshall 等 (2007) 研究发现 Bt 作物残体及其花粉在溪流中会大量聚集,多种腐食性毛翅目昆虫聚集残体附近,且 50% 的毛翅目昆虫体内含有作物的花粉。另一方面,不同种类的蛋白、不同的处理方法以及不同的载体 (土壤、表面水或淤泥等) 都会影响蛋白的半衰期。如,置于池塘中的玉米残体中表达的 Cry3Bb1 的半衰期只有 3 d (Prihoda *et al.*, 2008)。将水稻 KMD1 和 KMD2 茎叶经浸水 100 d 后,水体中仍然残留有 Cry1Ab 杀虫蛋白 (白耀宇等, 2006)。Li 等 (2013) 的研究结果表明 Cry1Ac 在土壤、淤泥和 水体中的半衰期分别为 0.8~3.2, 2.1~7.6 和 11~15.8 d。此外, Cry1Ab 基因可在地表水和淤泥中至少存在 21 和 40 d,说明来自 Bt 玉米和 Bt 菌的 DNA 可长期存在于水体环境中 (Douville

et al., 2007)。但是, 基因插入并不会影响玉米组织残体的降解速率(Swan *et al.*, 2009)。因此, 作物对水体生态系统具有潜在的威胁。

已有的毒理学实验结果表明, 某些杀虫蛋白对水生蚊子和毛翅目昆虫具有毒性。如 30 ng/mL 的 Cry3Bb1 即可导致水生蚊子 *Chironomus dilutus* 幼虫存活率的显著降低(Prihoda *et al.*, 2008)。Cry1Ac 在淤泥和水体中对水生蚊子 *C. dilutus* 毒性的 LC_{50} 值分别为 155 ng/g 和 201 ng/mL (Li *et al.*, 2013)。饲喂转 Cry1Ab 玉米残体的毛翅目昆虫 *Lepidostoma liba* 的生长发育可降低 50%(Rosi-Marshall *et al.*, 2007)。Chambers 等(2010) 的研究结果也验证了这一结论, 但是他们认为溪流生态系统中其他环境压力会掩盖毒素的这种毒害作用。

4 结语

尽管全球学者已针对转基因作物对地上与地下非靶标生物的生态安全问题开展了诸多工作, 然而对转基因作物安全问题的争论仍然在继续。一方面, 转基因作物品种的培育速度越来越快, 不断有新品种推出; 另一方面, 土壤生态系统非常复杂, 不仅包含成百上千的物种, 而且物种之间还存在千丝万缕的联系。此外, 转基因作物所处的自然环境中影响因素很多, 如温湿度、土壤和气候等。因此, 未来的转基因作物安全评价工作还有很远的要走, 不仅要加强田间的日常监测, 还要对日益增加的作物品种开展全面、客观的评价。

参考文献 (References)

Álvarez-Alfageme F, Ortego F, Castañera P, 2009. Bt maize fed-prey mediated effect on fitness and digestive physiology of the ground predator *Poecilus cupreus* L. (Coleoptera: Carabidae). *J. Insect Physiol.*, 55(2): 144–150.

- Bai Y, Jiang M, Cheng J, Wang D, 2006. Effects of transgenic Bt cry1Ab rice on collembolan population in paddy field. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 17(5): 903–906.
- Bai YY, Yan RH, Ye GY, Huang FN, Cheng JA, 2010. Effects of transgenic rice expressing *Bacillus thuringiensis* Cry1Ab protein on ground-dwelling collembolan community in postharvest seasons. *Environ. Entomol.*, 39(1): 243–251.
- Bakonyi G, Szira F, Kiss I, 2006. Preference tests with collembolas on isogenic and BtBt-maize. *European Journal of Soil Biology*, 42: S132–S135.
- Bakonyi G, Dolezsai A, Mátrai N, Székács A, 2011. Effects of consumption of Bt-maize (MON 810) on the collembolan *Folsomia candida*, over multiple generations: A laboratory study. *Insects*, 2(2): 243–252.
- Balog A, Szénási Á, Szekeres D, Pálincás Z, 2011. Analysis of soil dwelling rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) in cultivated maize fields containing the Bt toxins, Cry34/35Ab1 and Cry1F×Cry34/35Ab1. *Biocontrol Sci. Technol.*, 21(3): 293–297.
- Birch ANE, Griffiths BS, Caul S, Thompson J, Heckmann LH, Krogh PH, Cortet J, 2007. The role of laboratory, glasshouse and field scale experiments in understanding the interactions between genetically modified crops and soil ecosystems: a review of the ECOGEN project. *Pedobiologia*, 51(3): 251–260.
- Bitzer RJ, Rice ME, Pilcher CD, 2005. Biodiversity and community structure of epedaphic and euedaphic Springtails (Collembola) in transgenic rootworm Bt corn. *Environ. Entomol.*, 34(5): 1346–1376.
- Burgess EPJ, Philip BA, Christeller JT, Page NEM, Marshall RK, Wohlers MW, 2008. Tri-trophic effects of transgenic insect-resistant tobacco expressing a protease inhibitor or a biotin-binding protein on adults of the predatory carabid beetle *Ctenognathus novaezelandiae*. *J. Insect Physiol.*, 54(2): 518–528.
- Chambers CP, Whiles MR, Rosi-Marshall EJ, Tank JL, Royer TV, Griffiths NA, Evans-White MA, Stojak AR, 2010. Responses of stream macroinvertebrates to Bt maize leaf detritus. *Ecol. Appl.*, 20(7): 1949–1960.
- Chang L, Liu X, Ge F, 2011. Effect of elevated O_3 associated with Bt cotton on the abundance, diversity and community structure of soil Collembola. *Appl. Soil Ecol.*, 47(1): 45–50.
- Douville M, Gagné F, Blaise C, André C, 2007. Occurrence and persistence of *Bacillus thuringiensis* (Bt) and transgenic Bt corn cry1Ab gene from an aquatic environment. *Ecotox. Environ. Safe.*, 66(2): 195–203.
- Farinós GP, de la Poza M, Hernandez-Crespo P, Ortego F, Castanera P, 2008. Diversity and seasonal phenology of aboveground

- arthropods in conventional and transgenic maize crops in central Spain. *Biol. Control*, 44(3): 362–371.
- Ferry N, Mulligan EA, Stewart CN, Tabashnik BE, Port GR, Gatehouse AMR, 2006. Prey-mediated effects of transgenic canola on a beneficial, non-target, carabid beetle. *Trans. Res.*, 15(4): 501–514.
- Ferry N, Mulligan EA, Majerus MEN, Gatehouse AMR, 2007. Bitrophic and tritrophic effects of Bt Cry3A transgenic potato on beneficial, non-target, beetles. *Transgenic Res.*, 16(6): 795–812.
- Floate KD, Càrcamo HA, Blackshaw RE, 2007. Response of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) field populations to four years of Lepidoptera-Specific Bt corn production. *Environ. Entomol.*, 36(5): 1269–1274.
- García M, Ortego F, Castañera P, Farinós GP, 2012. Assessment of prey-mediated effects of the coleopteran-specific toxin Cry3Bb1 on the generalist predator *Atheta coriaria* (Coleoptera: Staphylinidae). *Bull. Entomol. Res.*, 102: 293–302.
- Hannula SE, Boer WDe, van Veen JA, 2014. Do genetic modifications in crops affect soil fungi? a review. *Biol. Fertil. Soils*, 50:433–446.
- 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.
- James C, 2012. Global status of commercialized biotech/GM crops: 2012. ISAAA Brief No. 44.
- James C, 2013. Global status of commercialized biotech/GM crops: 2013. ISAAA Brief No. 46.
- Janinski JR, Easley JB, Young CE, Kovach J, Willson H, 2003. Select nontarget arthropod abundance in transgenic and nontransgenic field crops in Ohio. *Environ. Entomol.*, 32(2): 407–413.
- Jensen PD, Dively GP, Swan CM, Lamp WO, 2010. Exposure and nontarget effects of transgenic Bt corn debris in streams. *Environ. Entomol.*, 39(2): 707–714.
- Li YL, Du J, Fang ZX, You J, 2013. Dissipation of insecticidal Cry1Ac protein and its toxicity to nontarget aquatic organisms. *J. Agr. Food Chem.*, 61(46): 10864–10871.
- Lozzia GC, 1999. Biodiversity and structure of ground beetle assemblages (Coleoptera Carabidae) in Bt corn and its effects on non target insects. *Bollettino di Zoologia Agraria e di Bachicoltura*, 31(1): 37–58.
- Manachini B, 2000. Ground beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) and plant dwelling non-target arthropods in isogenic and transgenic corn crops. *Bollettino di Zoologia Agraria e di Bachicoltura*, 32(3): 181–198.
- Oger P, Petit A, Dessaux Y, 1997. Genetically engineered plants producing opines alter their biological environment. *Nat. Biotechnol.*, 15(4): 369–372.
- Oliveira AR, Castro TR, Deise MF, 2007. Toxicological evaluation of genetically modified cotton (Bollgard®) and Dipel® WP on the non-target soil mite *Scheloribates praeincisus* (Acari: Oribatida). *Exp. Appl. Acarol.*, 41: 191–201.
- Peterson JA, Peterson J, Obrycki J, James DH, 2009. Quantification of Bt-endotoxin exposure pathways in carabid food webs across multiple transgenic events. *Biocontrol Sci. Technol.*, 19: 6, 613–625.
- Priesnitz KU, Benker U, Schaarschmidt F, 2013. Assessment of the potential impact of a Bt maize hybrid expressing Cry3Bb1 on ground beetles (Carabidae). *J. Plant Dis. Prot.*, 120(3): 131–140.
- Prihoda KR, Coats JR, 2008. Aquatic fate and effects of *Bacillus thuringiensis* Cry3Bb1 protein: Toward risk assessment. *Environ. Toxicol. Chem.*, 27(4): 793–798.
- Rosi-Marshall EJ, Tank JL, Royer TV, Whiles MR, Evans-White M, Chambers C, Griffiths NA, Pokelsek J, Stephen ML, 2007. Toxins in transgenic crop byproducts may affect headwater stream ecosystems. *P. Natl. Acad. Sci. USA*, 104(41): 16204–16208.
- Simões RA, Silva-Filho MC, Moura DS, Delalibera Jr. I, 2008. Effects of soybean proteinase inhibitors on development of the soil mite *Scheloribates praeincisus* (Acari: Oribatida). *Exp. Appl. Acarol.*, 44: 239–248.
- Sims SR, Martin JW, 1997. Effect of the *Bacillus thuringiensis* insecticidal proteins Cry IA(b), CryIA(c), CryIIA, and CryIIIA on *Folsomia candida* and *Xenylla grisea* (Insecta: Collembola). *Pedobiologia*, 41: 412–416.
- Stephens EJ, Losey JE, Allee LL, DiTommaso A, Bodner C, Breyre A, 2012. The impact of Cry3Bb Bt-maize on two guilds of beneficial beetles. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 156: 72–81.
- Swan CM, Jensen PD, Dively GP, Lamp WO, 2009. Processing of transgenic crop residues in stream ecosystems. *J. Appl. Ecol.*, 46(6): 1304–1313.
- Twardowski J, Beres P, Hurej M, Klukowski Z, 2014. A quantitative assessment of the unintended effects of Bt-maize (Mon 810) on rove beetle (Col., Staphylinidae) assemblages. *Pol. J. Environ. Stud.*, 23(1): 215–220.
- Yang B, Liu X, Chen H, Ge F, 2013. The specific responses of Acari community to Bt cotton cultivation in agricultural soils in northern China. *Appl. Soil Ecol.*, 66: 1–7.
- Yu L, Berry RE, Croft BA, 1997. Effects of *Bacillus thuringiensis* toxins in transgenic cotton and potato on *Folsomia candida* (Collembola: Isotomidae) and *Oppia nitens* (Acari: Oribatida). *J.*

- Econ. Entomol.*, 90(1): 113–118.
- 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: 791–803.
- Yuan Y, Krogh PH, Bai X, Roelofs D, Chen F, Zhu-Salzman K, Liang Y, Sun 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, Ke X, Chen F, Krogh PH, Ge F, 2011. Decrease in catalase activity of *Folsomia candida* fed a Bt rice diet. *Environ. Pollut.*, 159(12): 3714–3720.
- Zwahlen C, Andow DA, 2005. Field evidence for the exposure of ground beetles to Cry1Ab from transgenic corn. *Environ. Pollut.*, 4(2): 113–117.
- Zwahlen C, Hilbeck A, Nentwig W, 2007. Field decomposition of transgenic Bt maize residue and the impact on non-target soil invertebrates. *Plant Soil*, 300: 245–257.
- 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. *昆虫学报*, 48(1): 42–47.[BAI YY, JIANG MX, CHENG JA, 2005. Impacts of transgenic cry1Ab rice on two collembolan species and predation of *Microvelia horvathi* (Hemiptera: Veliidae). *Acta Entomologica Sinica*, 48(1): 42–47.]
- 白耀宇, 蒋明星, 程家安, 2006. Bt 稻 Cry1Ab 杀虫蛋白在水体中的残留和 Bt 稻田三类水生昆虫数量调查. *四川农业大学学报*, 24(1): 25–28.[BAI YY, JIANG MX, CHENG JA, 2006. Residues of Cry1Ab Insecticidal Protein in Water Released from Bt Rice Tissue Litter and Surveying of Three Aquatic Insect Groups in Bt Rice Fields. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 24(1): 25–28.]
- 张欣, 柯欣, 毛碧增, 何祖华, 2004. 转几丁质酶和葡聚糖酶基因水稻对土壤三种弹尾目昆虫和一种环节动物的影响. *动物学研究*, 25 (4): 273–280.[ZHANG X, KE X, MAO BZ, HE ZH, 2004. Effects of Chitinase and Glucanase Transgenic Rice on Three Species of Soil Collembola and One Species of Annelida. *Zoological Research*, 25(4): 273–280.]
- 祝向钰, 李志毅, 常亮, 袁一杨, 戈峰, 吴刚, 陈法军, 2012. 转 Bt 水稻土壤跳虫群落组成及其数量变化. *生态学报*, 32(11): 3546–3554.[ZHU XY, LI ZY, CHANG L, YUAN YY, GE F, WU G, CHEN FF, 2012. Community structure and abundance dynamics of soil collembolans in transgenic Bt rice paddyfields. *Acta Ecologica Sinica*, 32(11): 3546–3554.]