



论文

棉铃虫的自然庇护所、抗性发展以及中国的零庇护所政策

乔方彬^①, 黄季焜^{②*}, ROZELLE Scott^③, WILEN James^④^① 中央财经大学中国经济与管理研究院, 北京 100081;^② 中国科学院地理科学与资源研究所, 中国科学院农业政策研究中心, 北京 100101;^③ Food Security and the Environment Program, Freeman Spogli Institute of International Studies, Stanford University, Encina Hall East, E301, Stanford, CA 94305, USA;^④ Department of Agricultural and Resource Economics, University of California, Davis, One Shields Avenue, Davis, California 95616, USA

* 联系人, E-mail: jkhuang.ccap@igsnr.ac.cn

收稿日期: 2010-06-27; 接受日期: 2010-08-28

东南亚环境与经济发展署、加拿大国际发展研究中心(批准号: 103783-001)和国家自然科学基金(批准号: 7087137 和 70333001)资助项目

摘要 本文旨在讨论天然庇护所作物在减缓棉铃虫抗性发展中的作用以及中国是否需要为转基因抗虫棉制定专门的庇护所政策。首先, 描述了在制定庇护所政策时所需要考虑的各种因素; 其次, 为了科学合理地分析这些因素的影响, 构建了一个生物经济学模型并利用实证数据进行了量化分析。在模型分析过程中, 考虑了多种方案以增强分析结果的稳定性和可靠性。结果表明, 中国多样性的种植结构使玉米等作物成为棉铃虫的天然庇护所。换言之, 在此情况下仍然要求农民种植一定比例的非转基因抗虫棉作为棉铃虫的专门庇护所是不经济的。

关键词生物技术
转 Bt 基因棉花
抗性
自然庇护所作物
中国

毫无疑问, 转基因抗虫棉的大规模种植增强了棉铃虫(*Heliothis armigera* Hbner)对转基因毒素产生抗性的选择压力。因此, 生物学家预计棉铃虫的抗性将会很快产生。然而, 尽管转基因抗虫棉在全世界已经大规模种植了 10 多年, 但大田中还没有发现棉铃虫对抗虫棉产生普遍的抗性^[1,2]。在大多数种植转基因抗虫棉的国家, 种植户都要种植一定比例的非转基因抗虫棉作为靶标害虫的庇护所。而该政策一直被认为是棉铃虫对转基因毒素的抗性还没有普遍建立的主要原因。与这些国家不同, 中国并没有强制农民种植非转基因作物作为靶标害虫的庇护所。但是, 中国多样的种植结构使得与棉花同时期种植的玉米、

大豆等作物为棉铃虫提供了天然的庇护所。这些天然的庇护所作物可以像非转基因抗虫棉一样为靶标害虫提供庇护, 从而成功地降低靶标害虫的抗性发展^[3-4]。

正是认识到天然庇护所作物在减缓靶标害虫抗性发展上的作用, 美国环境保护局(United States Environmental Protection Agency)正在重新考虑改变其原有的庇护所政策^[5]。对孟山都公司(Monsanto Company)高效转基因抗虫棉新品种 Bollgard II, 美国环境保护署认为如果在种植 Bollgard II 转基因抗虫棉的地区有大量的天然庇护所作物存在, 靶标害虫的抗性发展就可以得到有效地控制。因此, 在该地区种

植 Bollgard II 抗虫棉的农户不需要种植非转基因抗虫棉作为专门的庇护所^[6].

2010 年 3 月, 美国孟山都公司于 2009 年在印度的棉田中发现红铃虫(*Pectinophora gossypiella* Saunders)对转基因抗虫棉已经产生了抗性^[7]. 他们还认为, 庇护所政策执行的不够严格是造成这一结果的重要原因. 尽管孟山都公司认为这是第一次在大田中发现靶标害虫对转基因作物产生抗性, 但是 Tabashnik 等人^[8]指出, 靶标害虫的抗性其实早在几年前就已经出现了. 在中国也有类似的发现. Liu 等人^[9]的研究表明, 在中国黄河流域的一些棉区, 大田中棉铃虫抗性基因的比例已经达到 0.10. 他们认为, 这是第一次在中国的大田中发现如此高的棉铃虫抗性基因比率. 同时认为, 中国没有要求棉农种植非转基因抗虫棉作为棉铃虫的专门庇护所是造成这一结果的可能原因. 换言之, 尽管棉铃虫有很多天然庇护所, 但这些天然庇护所提供的庇护可能不足以延缓棉铃虫抗性的发展.

本文旨在探讨中国是否需要重新考虑其零庇护所政策. 通过分析中国目前实际生产环境下, 那些自然庇护所作物为棉铃虫提供的庇护是否足够. 庇护所政策的选择受到多种因素的综合影响. 靶标害虫的差别、害虫特性的差别(如年繁殖代数、繁殖能力等)、自然庇护所作物的差别等都会引起具体的最优避难所政策的不同. 正因如此, 需要针对中国的具体情况来选择最优的庇护所政策, 而不是盲目地照搬其他国家的规定. 为此, 首先要详细讨论在制定最优管理政策时所需要考虑的各种因素. 这些因素包括: 靶标害虫的种群特征及其抗药性的发展过程、转基因抗虫棉在中国的快速发展、中国目前的种植模式, 以及在此种植模式下棉铃虫的天然庇护所作物的情况; 其次, 建立一个生物经济学模型来模拟不同庇护所政策的经济效益. 模型分析结果显示, 在中国目前的种植模式下, 要求棉农种植一定比例的非转基因抗虫棉作为棉铃虫的庇护所在经济上是得不偿失的. 换言之, 中国的零庇护所政策在目前的种植模式下是经济有效的.

1 棉铃虫的特性及其抗药性

随着农作物新品种的不断增多, 病虫害所造成的产量损失也在不断增加. 为了控制病虫害, 不得不

采取更多的防治措施^[10]. 在过去的几十年中, 中国的棉花生产一直遭受严重的虫害威胁. 据农业部病虫害防治工作小组估计, 20 世纪 90 年代, 即使在农民大量喷洒化学农药的情况下, 病虫害所造成的产量损失也达到了棉花总产量的 5%~14%, 而在同一时期粮食产量的损失只有 2%~3%. 尤其是 1992 年, 中国最大的棉花生产基地黄河流域, 病虫害造成的实际产量损失高达 29%(表 1).

如果农民不喷施化学农药, 病虫害造成的产量损失会更大. 根据生态学家的估计, 农民如果完全不喷洒化学农药, 20 世纪 90 年代全国棉花产量的损失可能会在 24%~50%. 而在病虫害危害最为严重的黄河流域, 该数据估计高达 35%~93%(表 1).

如此高的实际产量损失和潜在产量损失与棉农自己的估计相一致(表 1). 21 世纪初, 中国科学院中国农业政策研究中心对中国的棉花生产进行了广泛而深入地调研. 当农民被问到“如果不喷洒化学农药, 棉花害虫会造成多大的产量损失”时, 棉农们普遍认为棉花产量平均将下降 56%. 其中, 60%以上的农民估计产量损失会超过 50%. 更有 11%的棉农表示, 如果完全不喷洒化学农药的话, 他们将颗粒无收. 20 世纪 80 年代初~90 年代中期, 化学农药是棉农防治病虫害的唯一工具. 随着虫害的不断严重, 棉农不得不增加农药的使用量. 根据国家发展和改革委员会发布的农产品生产成本调查资料, 20 世纪 80 年代初期在中国的棉花生产中化学农药成本为每公顷 30~35 美元, 占物质总成本的 11%~13%. 20 世纪 80 年代中期以后, 农药的使用数量持续增长. 到 1990 年, 农药成本已经上升到物质总成本的 18%, 2000 年更是进一步上升到 22%. 在抗虫棉种植之前的 1995 年, 棉花生产中每公顷农药的实际成本约为 80 年代初期的 3 倍(约 101 美元). 20 世纪 90 年代初, 农药成本上升得如此之快, 人们开始怀疑继续种植棉花是否还可以获利^[11].

随着农药成本的增加以及棉花生产利润的下降, 由于农药的过度使用而产生的负面影响也逐渐显现. 随着化学农药使用量的不断上升, 棉农中毒事件和中毒死亡数量也急剧增加^[12]. 全中国的统计数据显示, 1987~1992 年间, 在中国的主要产棉区, 由于化学农药中毒而引起的住院率上升了 116%, 中毒死亡人数上升了 41%. 另外, 根据中国科学院中国农业政策研究中心于 1999~2001 年间进行的农户调查, 超过

1/3 的棉农在喷施农药后身体不适, 不得不休息 1 天以上. 这些中毒症状主要包括: 恶心、头痛、皮疹和眼部不适等^[13,14]. 同时有研究表明, 化学农药的使用会污染河道和地下水资源^[15,16]. 总之, 化学农药的过度使用不但严重影响着棉花的经济效益, 而且对棉农的身体健康以及农村和城市的生态环境造成严重的负面影响.

在此期间, 尽管导致农药使用上升的原因很多, 但其中最主要的原因是棉铃虫抗性的不断增加^[12]. 在整个生产季节, 棉花会受到多种病虫害的威胁, 而其中影响最为严重的当属棉铃虫. 除了西部少数的干旱地区外(主要是新疆自治区), 棉铃虫几乎影响了中国所有主要的棉花种植区. 根据估计, 棉花产量总损失中的绝大部分(65%)是由棉铃虫造成的^[4]. 而且, 棉铃虫的危害程度在全国主要棉区的分布不平衡. 例如, 在新疆棉区棉铃虫造成的产量损失只有病虫害造成总损失的 12%, 而在黄河流域这一比例高达 78%^[14].

自 20 世纪 30 年代引进现代品种的棉花后, 棉铃虫就一直困扰着棉农, 而棉农的防治方式也在逐渐改进^[17]. 20 世纪 50 年代以前, 尽管防治效果不理想, 棉农们还是主要采用综合治理与传统防治相结合的方法来控制虫害. 从 50 年代后期开始, 棉农们逐渐采用化学农药来控制棉铃虫. 不幸的是, 棉铃虫对不同的化学农药都先后产生了抗药性^[14]. 例如, 在 50 年代和 60 年代, 农民经常使用高毒的有机氯农药(OC). 虽然这种农药在一开始十分有效, 但到了 60 年代末期, 它就无法再有效地防治棉铃虫了. 20 世纪 70 年代, 农民开始使用有机磷农药(OP)和氨基甲酸酯类农药来代替有机氯农药. 虽然这两类农药最初都十分有效, 但是不久, 棉铃虫便对它们又产生了抗

药性^[18,19]. 从 80 年代开始, 棉农们又转向更为低毒高效的拟除虫菊酯农药. 然而仅过了 10 年, 棉铃虫就对拟除虫菊酯农药产生了抗药性^[4]. 虽然这一时期也有其他虫害产生抗药性的记录(如水稻害虫), 但是棉铃虫产生抗药性的速度远远高于它们^[20].

同大田里的发现一样, 在实验室里也证实了多次接触化学农药的棉铃虫可以产生类似的抗药性. 早在 20 世纪 80 年代, 中国科学家便开始对棉铃虫的抗药性开展了研究^[17]. 以拟除虫菊酯类农药为例, 仅培养了大约相当于大田情况下 15 年的时间, 棉铃虫的抗药性就增长了 172 倍^[21]. 综上, 大田和实验室的数据都表明, 棉铃虫拥有对杀虫剂迅速产生抗药性的能力.

20 世纪 90 年代初, 农药使用数量的不断增加导致生产成本的逐步上升. 这也充分反应了棉铃虫已经对有机氯农药、有机磷农药、拟除虫菊酯类农药都逐渐产生了抗药性. 90 年代中期, 中国棉农每年在农药上的花费超过 5 亿美元, 其中大多数用来治理棉铃虫^[12]. 对农户的调查表明, 20 世纪 90 年代后期, 农民喷洒农药的次数每季平均为 20 次, 有些人喷洒 30 次, 在虫害高峰期更是多到隔天一次^[12].

2 转基因抗虫棉和棉铃虫的天然庇护地

棉铃虫抗药性的发展不仅会影响棉农的经济效益, 而且对中国整个棉花产业都十分不利. 在全国, 尤其是黄河流域, 棉花产量在经过 20 世纪 80 年代初期的大幅上涨后, 由于棉铃虫抗药性的持续增长而逐年减少. 20 世纪 70 年代末~80 年代初, 黄河流域成为中国最大的棉花生产基地. 在此期间, 黄河流域的棉花产出占国内棉花总产量的 30%~60%, 而中国棉

表 1 20 世纪 90 年代中国棉花生产的实际损失和潜在损失

	粮食与棉花的实际损失(%) ^{a)}				棉花的潜在损失 ^{b)}			
	全国		黄河流域 ^{c)}		官方估计		棉农估计 ^{d)}	
	棉花	粮食	棉花	粮食	全国	黄河流域	估计均值	估计损失超过 50% 估计损失为 100%
1990	5	3	8	4	24	35		
1992	14	2	29	3	45	93		
1994	12	2	9	3	50	53		
1996	6	2	10	3	33	53		
1997	6	2	9	3	35	62		
2002							56	62 11

a) 实际损失: 农业部病虫害测报小组估计的损失, 是由于无法完全控制病虫害而造成的实际产量损失; b) 潜在损失: 如果农民没有控制虫害而会发生的损失; c) 黄河流域的数字为河北省和山东省的平均值; d) 数据来自中国科学院中国农业政策研究中心

花总产量在 80 年代末达到 600 多万吨^[11]. 但是在以后的 10 年中, 黄河流域的棉花产量持续下降. 尽管造成其产量下降的原因很多, 但其中最重要的还是由于抗药性的产生使得棉铃虫灾不断严重^[11].

20 世纪 80 年代后期~90 年代初期, 针对棉花产量的不断下降, 中国亟需一种新技术来解决这一难题. 而就在此时, 美国等国家于 1996 年开始大面积推广转基因抗虫棉. 1 年以后, 中国批准了转基因抗虫棉在黄河流域的种植^[11]. 同年, 两家公司获准向农民出售转基因抗虫棉种子. 其中一家是由美国孟山都公司、Delta-Pine-land 公司与河北种子成立的合资企业, 另外一家是中国农业科学院的院属企业.

转基因抗虫棉在中国种植的第一年就成效显著. 即便转基因抗虫棉的种子成本是一般棉花种子成本的 5~6 倍, 但是抗虫棉带给棉农们的收益却远远超过了这些费用^[11]. 抗虫棉带给中国棉农的收益不亚于其他种植抗虫棉的国家^[12,22-26]. 据研究, 抗虫棉不仅使中国棉农的农药使用量减少了 70% 以上, 而且棉花产量也显著提高. 此外, 由于杀虫剂使用量的下降, 农业生态环境和农药中毒情况都有了很大改善^[13,14,27].

因为这些显著的优点, 转基因抗虫棉在中国被迅速推广. 根据中国科学院中国农业政策研究中心的调查, 转基因抗虫棉的扩展非常迅速(图 1(A)). 尽

管中国从 1997 年才开始种植抗虫棉, 但抗虫棉的总播种面积在 2004 年已达 370 万公顷, 大约占全国棉花播种总面积的 2/3. 目前, 中国有数以百万计的农民, 其中绝大部分是人均耕地面积小于 0.2 公顷的小农户, 都因种植转基因抗虫棉而获益^[28]. 特别是在棉铃虫危害最为严重的黄河流域, 转基因抗虫棉的推广速度更是惊人. 从 1997 年开始, 仅 4 年后, 山东、河北两省的转基因抗虫棉的播种面积就占到各自棉花总播种面积的 90% 以上(图 1(B)).

尽管转基因抗虫棉在中国迅速推广, 但回顾中国棉花的种植史, 不禁对其可持续性产生担忧. 鉴于棉铃虫对化学农药都产生了抗药性, 人们非常担心棉铃虫也会对转基因抗虫棉产生抗性^[29]. 随着产生抗药性的棉铃虫越来越多, 转基因作物在控制害虫上的有效性就会下降, 转基因抗虫棉带来的收益也将会逐渐缩小.

科学家已通过实验证实棉铃虫也会对转基因抗虫棉产生抗性. 在实验室和温室中, 人们发现一些逐代培养的害虫能够在抗虫棉上生存下来, 这就意味着它们对转基因抗虫棉产生了抗性^[29]. Wu 等人^[21]的实验表明, 经过 44 代的繁殖后, 棉铃虫抗转基因毒性水平比初始状态高 106 倍. 根据这些结果, 有人预测由于转基因抗虫棉已经被广泛采用, 因此它的有效寿命也许只能再维持几年^[30]. 根据此推论, 中国显然也应该种植非转基因抗虫棉作为棉铃虫的庇护地.

事实上, 几乎所有引进转基因抗虫棉的国家都采取了庇护所政策^[31]. 首先是美国环境保护署. 按照美国环境保护署的要求, 每个种植转基因作物的生产者都要预留一部分土地来种植非转基因作物. 该方法也被大部分种植转基因作物的国家(如澳大利亚、印度、印度尼西亚、南非等)所效仿. 但这些国家都要求和美国一样或是类似的庇护所种植比例, 该种植比例并不是根据本国的实际情况得出的. 同时应该指出, 由于种植转基因作物的经济优势明显, 因而种植非转基因作物作为庇护所就意味着用部分利润来换取技术优势.

与这些国家不同, 中国根据自己的国情提出了具有中国特色的自然庇护所(零庇护所)政策. 该政策一方面利用小农模式下多种天然庇护所作物和棉花混种, 从而为棉铃虫提供敏感种群; 另一方面, 通过对 Bt 棉花安全管理来减少具有抗性棉铃虫的个体数量^[4]. 但在一些科学家, 特别是环境学家看来, 这

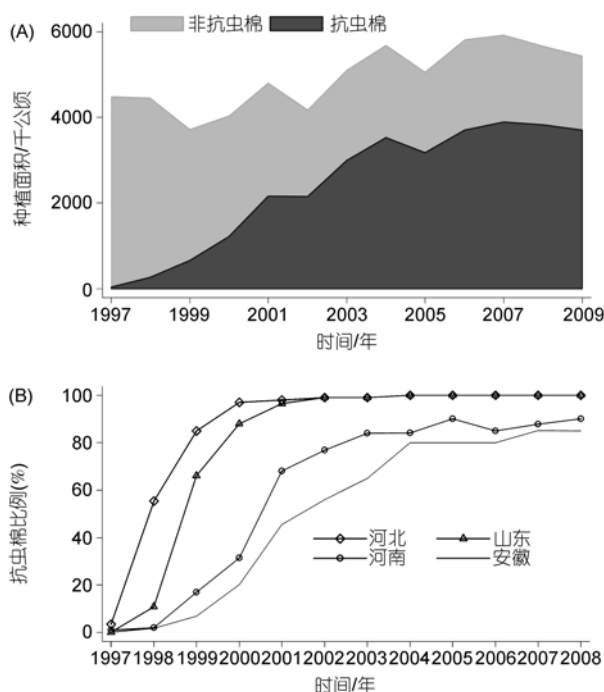


图 1 转基因抗虫棉在中国的扩展

项政策颇受争议^[30,32]。他们认为, 基于棉铃虫对于所有化学农药都产生了抗药性及其在实验室中对抗虫棉也产生了抗药性这一事实, 中国有必要采取与其他国家类似的庇护所政策。而如果不采取庇护所政策, 那么不久以后棉铃虫就会对转基因毒素产生抗药性。

尽管这些潜在和预期风险都要求采取庇护所政策, 但是却没有证据表明大田中的棉铃虫对转基因毒素产生普遍的抗药性。因此, 即使一部分实验室或温室的棉铃虫可以在转基因抗虫棉上存活下来, 但大田中的抗性还没有广泛建立起来^[1]。根据美国和中国(世界上绝大多数转基因抗虫棉品种都来自于这两个国家)公布的观测结果, 在实验室和温室的实验中, 有 3 种害虫共 7 个种群在抗虫棉上存活下来。但是, 在这些地区的大田里还未发现抗药性的存在^[1,17,33]。

3 黄河流域的耕作制度及棉铃虫的天然庇护所

在转基因抗虫棉大规模种植了 10 多年以后, 大田中还未发现棉铃虫对其产生普遍的抗药性。这样的事实让人们开始思考是什么阻止了棉铃虫抗药性的出现。在美国, 有人认为靶标害虫之所以没有产生抗药性是因为庇护所政策为其提供了足够的保护^[1]。虽然没人否认这种解释的合理性, 但是用它来解释中国的情况却行不通, 因为中国没有实行相应的庇护所政策。

Wu 等人^[33]首先就此问题提供了一个合理的解释: 黄河流域棉区有棉铃虫的其他寄主作物, 这些作物为棉铃虫提供了天然的庇护所。因此, 尽管中国没有专门的庇护所政策, 棉铃虫仍然保持了对转基因毒素的敏感性。在美国以及其他许多种植转基因抗虫棉的国家, 棉花是成规模连片种植的。相比之下, 中国棉区的种植方式则呈现出显著的多样化: 棉花同很多其他的作物一起生长。而这些邻近的作物很多都是棉铃虫的寄主作物, 它们就成为棉铃虫的天然庇护所。正因如此, 即使中国所有的棉花都是转基因抗虫棉, 易感性棉铃虫也可能继续大量繁殖。在这些天然庇护作物上繁衍的棉铃虫很多, 足以与在转基因抗虫棉地里存活下来的棉铃虫进行交配繁殖。这样便可以解释为什么中国没有采取专门的庇护所政策, 大田中仍未发现棉铃虫对转基因作物产生

普遍的抗性。

虽然这种解释已被中国许多农业科学家所接受, 但对这些经验事实缺乏更加科学的分析。为了更加清楚地了解中国的耕种方式及棉铃虫的天然寄主作物是否可以代替专门的非转基因抗虫棉庇护地, 本文将讨论黄河流域棉花产区的耕作制度。之所以选取黄河流域作为样本点是因为黄河流域是中国最主要的棉花产地, 可以更清楚地了解转基因抗虫棉的生产环境。

通过两组数据资料来了解黄河流域的种植方式。第一组数据来源于 2004 年以村为单位进行的两阶段调查。在第一阶段, 将黄河流域的河北、山东、河南 3 个省的县市按照棉花播种面积占总耕地面积的比例排序, 并通过分层和随机抽样的方法抽取 4 个样本县。具体的抽样方法如下: 在棉花播种面积比例最高的 5 个县中随机选取 2 个, 从排名第 6~20 位的县中随机选取一个, 从剩下的县中随机选取一个。最后抽中的 4 个样本县的棉花面积占总耕地面积的比例分别位于黄河流域的第 2, 3, 18 和 107 位。其中两个县在河南省, 一个县在山东省, 一个县在河北省。这 3 个省不仅是黄河流域重要的棉花生产基地, 也是中国第 2~4 大棉花生产省份(西部的新疆是中国最大的产棉省, 因为那里气候炎热、干燥, 棉铃虫危害相对较轻)。

经过第一阶段的样本县选择后, 第二阶段的样本选择过程如下: 对于每一个选出的样本县, 列出其包含的所有乡镇的名单及棉花种植密度。然后根据棉花的密集程度把这些乡镇分为两组, 一组为密度高的乡镇, 另一组为密度低的乡镇。在这两组中分别随机挑出一个乡镇作为两组的代表。于是每个样本县就会有两个代表性的乡镇。随后, 召集被选出的乡镇里负责农业的乡镇长及村领导开会。村领导们提供了有关该村棉花种植密度、种植模式和其他的相关信息。乡镇会议结束后, 随机选择一些村庄查看实地情况, 以验证资料的真实性。结果证实这些数据准确可靠。

调查的结果和科学家的假设一致, 即中国黄河流域棉区的种植模式十分多样。即使是在黄河流域的第 2 和第 3 大棉花生产县, 调查发现差不多有一半的村庄棉花种植地最大的毗连面积都小于 100 公顷。表 2 显示, 除了棉花密集产区外的其他地区, 棉花生产则更加分散。例如, 在排名第 18 位的产棉县, 60% 以上的棉花种植地都未超过 1 公顷, 棉花种植地的

毗邻地面积未超过 50 公顷. 对于排在第 107 位的产棉县而言, 93% 的棉花种植地都小于 1 公顷.

另一组数据来源于中国科学院中国农业政策研究中心的调查. 该调查开始于 1999 年, 以后多次重复进行. 调查地点覆盖黄河流域的河北、山东和河南省, 以及长江流域的安徽、江苏和湖北省. 调查的村庄和家庭都是随机挑选的. 调查小组根据当地户籍办公室提供的农户名单在每个村庄随机选取 25~30 户. 每次访谈都由专业人员进行, 历时 2~3 h. 该组数据从另一个角度揭示了中国棉花生产环境的特点. 这组数据提供了更多支持自然庇护作物假设的证据. 由表 3 可见, 尽管转基因抗虫棉的种植面积占棉花总种植面积的比例很大, 但是在所调查的村庄中(即使是位于中国最主要棉花生产区中心的村庄), 棉花绝非是单一的作物. 以黄河流域为例, 1997~2007 年, 棉花种植面积占总播种面积的 37%~52%. 因此, 与美国、澳大利亚等其他种植转基因抗虫棉国家的单一种植模式不同, 中国的棉花产区的种植模式是多样化的.

中国棉花产区的种植模式使得棉花与许多棉铃虫的寄主植物混种在一起. 在黄河流域, 棉铃虫不但以棉花为寄主, 也以小麦、玉米、大豆、花生、油菜

等其他作物为寄主, 其寄主甚至还包括杂草和果树^[4].

按照寄主作物上棉铃虫的密度及棉铃虫在该作物上的寄生代数, 计算了这些自然庇护所作物所占的比例. 由结果可知, 这些自然庇护所作物的比例无论在黄河流域棉区还是长江流域棉区都相对较大(表 3). 平均而言, 庇护所作物种植面积占到 45%. 正如中国零庇护政策的倡导者所说, 这些自然庇护所作物为棉铃虫提供的保护远远高于美国环境保护局规定的庇护所政策(即种植 20% 非抗虫棉作为靶标害虫的庇护地)所提供的保护, 足以保持棉铃虫种群对转基因毒素的易感性.

4 生物经济学模型及其分析

虽然建立在实验室和大田的分析支持中国的零庇护所政策, 但是以上的分析都有缺点. 最明显的缺点是实验室的工作没有考虑不同的庇护所政策的经济成本和效益. 而更具说服力的大田工作也是仅仅基于短期的经验判断. 虽然目前棉铃虫的抗药性还没有出现, 但是抗药性一旦发生就极易蔓延开来, 如果只依靠实地监测是十分危险的^[30]. 所以, 在转基因

表 2 黄河流域棉花生产的分布情况

县名	棉花产量排名	棉花种植面积比率				棉花种植面积比率大于或等于该县市所有棉花产量占黄河流域棉花总产量的比率
		大于 100 公顷	占黄河流域总产量的比率	大于 1 公顷, 但小于 50 公顷	小于 1 公顷	
夏津	2	0.55 ^(*)	0.33	0.13	0.00	0.04
魏县	3	0.54	0.36	0.10	0.00	0.06
太康	18	0	0.10	0.30	0.60	0.25
延津	107	0	0	0.07	0.93	0.79

表 3 中国转基因抗虫棉、庇护所作物和棉花种植份额^{a)}

	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007
黄河流域											
棉花播种面积比率(%)	37	41	43	49	50	49	48	52	42	42	44
庇护作物比率(%)	89	72	52	40	38	38	39	39	45	46	46
转基因抗虫棉比率(%)	32	57	81	91	93	94	95	96	98	98	98
长江流域											
棉花播种面积比率(%)	35	35	38	39	41	41	42	40	42	42	-
庇护作物比率(%)	100	97	92	72	50	50	46	46	42	42	-
转基因抗虫棉比率(%)	0	19	27	50	85	85	92	98	99	99	-

a) 棉花播种面积比率是棉花播种面积占作物播种总面积的比例. 庇护所作物包括小麦、玉米、大豆、油菜、蔬菜和其他小杂粮作物; 庇护所作物比率是庇护所作物播种面积(小麦面积按 25% 计算, 蔬菜面积按 75% 计算)占作物播种总面积的比例; 转基因抗虫棉比率是抗虫棉占棉花播种面积的比率

抗虫棉种植早期没有发现抗药性的出现也可以理解。一旦在大田观测中发现抗药性的迹象, 那么在抗药害虫快速繁殖并无法逆转的情况下, 转变零庇护策略可能会为时已晚^[30]。为此, 本研究设计了一个生态经济学模型, 系统而综合地考虑建立庇护所政策的经济成本和效益。

该生态经济学模型是在 Wilen 和 Msangi 模型的基础上发展而来的^[34]。事实上, 该模型的思想已经被很多经验研究和理论研究所采用, 如 Laxminarayan 和 Simpson^[35], Secchi 等人^[36], Livingston 等人^[37]。该生态经济学模型包括两个部分: 生态学模型和经济学模型。生态学模型的部分用来模拟害虫及其抗药性产生的过程。经济学模型的部分被用来检验不同的庇护所政策选择下的经济效益大小(详见附录)^[38]。

该模型使用两类参数: 生态参数和经济参数。大部分的生态参数, 如转基因抗虫棉在防治棉铃虫上的效果以及各种庇护所作物不同的承载能力等, 都来自之前公布的数据, 或是根据中国农业科学院植物保护研究所提供的实验数据计算得出。即生态经济学模型中的系数都是有科学依据的。只有一个参数, 即抗性个体的适应性成本例外。虽然该数据可能看上去微不足道, 但却在分析中起着关键作用。该参数用来衡量抗药性和易感性害虫在非转基因地里死亡率的差异。本模型采用的抗药性棉铃虫的适应性成本参数是 Livingston 等人^[37]在研究美国庇护所政策时使用过的。在使用该参数之前, 曾与中国的昆虫学家讨论过是否合适。因为不论在中国还是世界上的其他国家, 都无法从实验室或实地中得到该参数。由于这个参数的大小存在不确定性, 因此对其进行敏感性分析, 以确定该假设不会影响模型的基本分析结论。

同样, 经济模型中的参数也是从已经公布的数据和实地调查的数据计算而来。例如, 两个重要的经济参数, 转基因抗虫棉的种植成本和传统的杀虫剂防治害虫成本, 来源于中国科学院中国农业政策研究中心的调查数据。用这些数据所做的文章已经先后发表在 *Science*^[13]及其他杂志上^[12,14]。这些生态参数和经济参数的默认值详见附表 1。

4.1 中国需要改变零庇护所政策吗?

模型分析结果同实验室及基于大田数据的基本分析结果一致, 即中国不需要特别的庇护所政策。在

模型中, 总成本包括由棉铃虫造成的产量损失和不同避难策略下的防治成本。模型分析结果显示, 总成本随着庇护所面积的增加而不断上升(图 2)。换言之, 最佳的政策选择是农民可以将所有的棉花都种上转基因抗虫棉, 而不需要保留一块非转基因抗虫棉地作为棉铃虫的庇护所。这一结论与 Livingston 等人^[37]对美国转基因抗虫棉庇护所最优大小的结论和 Hurely 等人^[39]关于转基因玉米作物需要庇护所大小的结论大相径庭。

理解这一模拟结果的关键是了解自然庇护所作物对延缓棉铃虫抗药性的影响, 以及种植非转基因抗虫棉庇护地要花费的成本。种植非转基因抗虫棉的庇护地是一把双刃剑。一方面, 非转基因抗虫棉庇护地可以减缓棉铃虫抗药性的产生, 从而可以使抗虫棉保持控制害虫的有效性; 另一方面, 非转基因抗虫棉地里的害虫很多, 农民或者花费高额的成本喷洒大量的农药, 或者就不得不放弃这块地的收益。

一般而言, 最优的庇护所政策使得长期边际效益的增加恰好等于短期边际成本的增加。如果庇护地的大小恰好合适的话, 那么长期较高的收益回报将会抵消短期成本支出。但是, 如果避难庇护地比例过大, 未来的收益无法完全弥补现在的成本。那么这样的策略显然不如用比较小的庇护地策略, 或者干脆用自然庇护地策略。

本研究结果与美国等其他国家研究结果的分歧, 主要源于自然庇护所作物发挥的不同作用。同非转基因抗虫棉可以作为棉铃虫的庇护所一样, 这些棉铃虫的天然庇护所也可以为棉铃虫提供庇护, 从而减缓棉铃虫抗药性的产生(图 3)。只要这些天然庇护

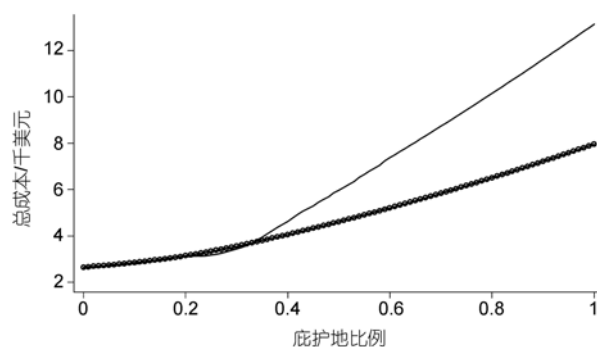


图2 庇护地大小和总成本

平滑曲线示没有天然庇护地的成本随着专门庇护地大小变化而变化; 带有中空点线示在中国黄河流域的实际生产环境下, 总成本随着专门庇护地大小变化而变化

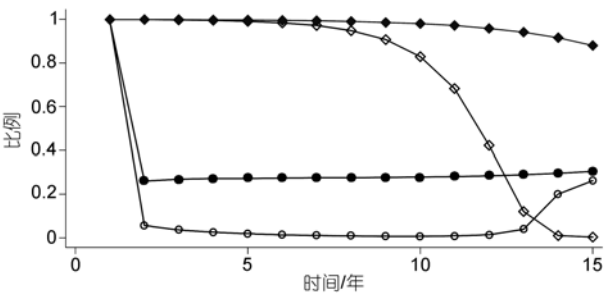


图 3 自然庇护地对于棉铃虫数量及其对转基因抗虫棉的抗药性影响

带实心圆点曲线示有自然庇护地时靶标害虫种群总数量的变化;带空心圆点的曲线示没有自然庇护地时的虫口总数量变化;带实心菱形的曲线示有自然庇护地时种群对转基因毒素易感性基因比例的变化;带空心菱形的曲线示没有自然庇护地时种群对转基因毒素易感性基因比例的变化

所作物提供的庇护是足够的,那么就没有必要实行特殊的庇护所政策.而如果强制要求农民种植非转基因抗虫棉作为专门的庇护所,那么政策执行的早期成本(如较高的农药成本或棉铃虫造成的产量损失),将不能够被日后的收益所抵消.

该结果表明,中国的零庇护所政策是最为经济的.分析结果显示,如果不种植非转基因抗虫棉作为棉铃虫的专门避难所,那么总成本平均每年为 176.71 美元/公顷(表 4).如果按照美国环境保护署的要求,把 20%土地种植非转基因棉花作为棉铃虫的庇护地,则平均成本将上升为每年 209.67 美元/公顷.换言之,如果中国政府按照美国的标准要求农民种植专门的庇护所,棉农们将不得不承担至少每年 32.96 美元/公顷的额外开支(即成本增加了 18.65%).同时应指出,如果不采用强制的庇护所政策,政府也就不考虑承担额外的执行和监管政策的费用.

尽管上述结果是根据中国黄河流域棉区的“平均”生产环境所得出的结论,该结论对于最主要的产棉县也同样适用.重新模拟了生物经济学模型,这次模拟时采用主要产棉县的数据(表 4 和图 3).表 4 显示,即使在主要的产棉大县(天然庇护所的比例

相对较小),采用非转基因抗虫棉作为棉铃虫的庇护所的经济效益也并不理想.如果把 20%的耕地用来种植非转基因抗虫棉作为棉铃虫的庇护所,平均成本将从零庇护所时的最低水平,每年 173.68 美元/公顷上升为 207.49 美元/公顷(表 4).

4.2 敏感性分析

为了检验模拟结果对于参数变化是否敏感,本实验进行了敏感性分析.针对不同的时间跨度(10 年,15 年,20 年),估计了最佳的庇护所比例.同时估计了不同的种植模式下(不同自然庇护所作物比例)的最佳庇护所比例.此外,还通过改变棉农喷洒化学农药时的临界值,以及改变抗性棉铃虫的适应性成本的大小等来测试模型的稳定程度.大部分敏感性分析结果和之前得出的结论一致,即在中国实行特殊的庇护所政策是不经济的.附表 2 显示了两组敏感性分析结果,分别基于不同的时间跨度和不同的自然庇护所作物比例.由附表 2 可见,如果时间跨度增加到 20 年,最佳的庇护所大小不再是零.即需要种植非转基因棉花作为专门的避难所.然而,由此最优政策带来的额外收益却不大.考虑到非零庇护所政策所需要的高昂的监测费用和其他相关政策费用,在实践中零庇护所政策仍然是最经济的^[38].

5 结论

与大多数商业化种植转基因抗虫棉的国家不同,中国政府并没有要求种植抗虫棉的棉农种植非抗虫棉作为棉铃虫的庇护地.相反,中国允许农民种植 100%的转基因抗虫棉.虽然该政策在开始时并没有证据支持其正确性,但本研究证明该做法是经济有效的.由于中国主要棉区作物种植模式多种多样,而棉铃虫也能够以多种作物作为寄主作物,所以棉铃虫能很容易地发现自然庇护所.因此没有必要专门种植非抗虫棉作为棉铃虫的庇护地.换言之,在中国

表 4 庇护地由 0 上升至 20%后成本的增加情况

	庇护地为 0%时的成本/ 美元·年 ⁻¹ ·公顷 ⁻¹	庇护地为 20%时的成本/ 美元·年 ⁻¹ ·公顷 ⁻¹	庇护地由 0 上升至 20%增加的成本	
			绝对值/ 美元·年 ⁻¹ ·公顷 ⁻¹	百分比 (%)
黄河流域	176.71	209.67	32.96	18.65
棉花种植大县	173.86	207.49	33.63	19.34

棉区实际的生产环境下, 要求农民专门种植非抗虫棉作为棉铃虫的庇护地是不经济的。中国实行的零庇护所政策也避免了不必要的政策监督和实施成本, 不但减少了国家的财政支出, 也减轻了农民的负担。

尽管本研究表明, 中国现行的零庇护所政策是经济合理的, 但是这并不意味着在任何环境下这种政策一直是最优的。中国棉区多样化的作物种植结构和棉铃虫的多寄主特性是决定零庇护所政策经济合理的特定条件。一旦这个条件发生变化, 或者靶标害虫发生变化, 那么最优的庇护所政策也应随之改变。转基因

抗虫玉米就是一个典型的例子。无论在黄河流域还是长江流域棉区, 玉米都是棉铃虫最重要的天然避难所作物。因此, 转基因抗虫玉米商业化种植必然会加速棉铃虫抗性的发展^[40]。所以, 转基因抗虫玉米的商业化种植可能会改变中国目前的零避难所政策。同样, 转基因抗虫水稻的靶标害虫和抗虫棉的靶标害虫不同。因此, 如果转基因抗虫水稻在中国大规模推广种植, 水稻产区的生态环境和种植结构可能使得其靶标害虫很难找到足够多的自然庇护地。在此情况下, 考虑种植非转基因水稻可能就是经济合理的。

致谢 感谢中国科学院农业政策研究中心提供数据支持, 中国农业科学院植物保护研究所吴孔明博士的建议和帮助。

参考文献

- 1 Tabashnik B E, Carrière Y, Dennehy T J, et al. Insect resistance to transgenic Bt crops: lessons from the laboratory and field. *J Econ Entomol*, 2003, 96: 1031—1038
- 2 Heckel D G, Gahan L J, Baxter S W, et al. The diversity of Bt resistance genes in species of Lepidoptera. *J Invertebr Pathol*, 2007, 95: 192—197
- 3 Gao Y, Wu K, Gould F. Frequency of Bt resistance alleles in *H. armigera* during 2006—2008 in northern China. *Environ Entomol*, 2009, 38: 1336—1342
- 4 Wu K M, Guo Y Y. Evolution of cotton pest management practice in China. *Annu Rev Entomol*, 2005, 50: 31—52
- 5 Banerjee S, Martin S. An estimation of producer returns from Bt cotton with varying refuge sizes. *Crop Prot*, 2008, 27: 1003—1008
- 6 United States Environmental Protection Agency. Pesticide news story: EPA approves natural refuge for insect resistance management in Bollgard II cotton. June 4, 2007. http://www.epa.gov/oppfead1/cb/csb_page/updates/2007/bollgard-cotton.htm
- 7 Bagla P. Hardy cotton-munching pests are latest blow to GM crops. *Science*, 2010, 19: 1439
- 8 Tabashnik B E, Van Rensburg J B J, Carrière Y. Field-evolved insect resistance to Bt crops: definition, theory, and data. *J Econ Entomol*, 2009, 102: 2011—2025
- 9 Liu F Y, Xu Z P, Chang J H, et al. Resistance allele frequency to Bt cotton in field populations of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in China. *J Econ Entomol*, 2008, 101: 933—943
- 10 Pingali P L, Hossain M, Gerpacio R V. Asian Rice Bowls: The Re-turning Crisis? Oxon: CAB International for the International Rice Research Institute, 1997
- 11 Hsu H, Gale F. Regional shifts in China's cotton production and use. In: Cotton and Wool Situation and Outlook. Washington DC: Economic Research Service, USDA, 2001
- 12 Huang J K, Hu R F, Rozelle S D, et al. Small holders, transgenic varieties, and production efficiency: the case of cotton farmers in China. *Aust J Agr Resour Ec*, 2002, 46: 367—387
- 13 Huang J K, Rozelle S D, Pray C E, et al. Plant biotechnology in China. *Science*, 2002, 295: 674—677
- 14 Hossain F, Pray C E, Lu Y M, et al. Genetically modified cotton and farmers' health in China. *Int J Environ Health Res*, 2004, 10: 296—303
- 15 Zhang Y S, Xu F. The primary research on remain of BHC in the soil of rice field in Zhujiang Delta. *Agro-Environmental Protection* (in Chinese), 1989, 1: 4—9
- 16 Xiong W L, Chen Y B. Review of effect of pesticide leaching into groundwater. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences* (in Chinese), 2003, S1: 43—48
- 17 Guo Y Y. Research on Cotton Bollworm. Beijing: China Agricultural Press, 1998
- 18 Stone B. Agricultural technology in China. *China Quart*, 1988, 116: 767—822

- 19 Stone B. Basic agricultural technology under reform. In: Yuch Y Y, Ash R F, eds. Economic Trends in Chinese Agriculture: the Impact of Post-Mao Reforms. Oxford: Clarendon Press, 1993
- 20 Widawsky D, Rozelle S D, Jin S Q, et al. Pesticide productivity, host-plant resistance and productivity in China. *Agr Econ-Blackwell*, 1998, 19: 203—217
- 21 Wu K M, Wu W, Liang G M, et al. Regional reversion of insecticide resistance in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) is associated with the use of Bt cotton in northern China. *Pest Manag Sci*, 2004, 61: 491—498
- 22 Gouse M, Pray C E, Schimmelpennig D. The distribution of benefits from Bt cotton adoption in South Africa. *AgBioForum*, 2004, 7: 187—194
- 23 Huang J K, Hu R F, van Meijl H, et al. Biotechnology boosts to crop productivity in China: trade and welfare implications. *J Dev Econ*, 2004, 75: 27—54
- 24 Pray C E, Ma D M, Huang J K, et al. Impact of Bt cotton in China. *World Dev*, 2001, 29: 813—825
- 25 Qaim M, Zilberman D. Yield effects of genetically modified crops in developing countries. *Science*, 2003, 299: 900—902
- 26 Traxler G, Godoy-Avila S, Falck-Zepeda J, et al. Transgenic cotton in Mexico: economic and environmental impacts (unpublished re-port). Auburn, AL: Department of Agricultural Economics, Auburn University, 2001
- 27 Pray C E, Huang J K, Rozelle S D. Five years of Bt cotton production in China: the benefits continue. *Plant J*, 2002, 31: 423—430
- 28 Huang J K, Hai L, Hu R F, et al. Eight years of Bt cotton in farmer fields in China: has the bollworm population developed resistance? Working paper, Center for Chinese Agricultural Policy of Chinese Academy of Sciences. Beijing, 2006
- 29 Bates S L, Zhao J, Roush R T, et al. Insect resistance management in GM crops: past, present and future. *Nat Biotechnol*, 2005, 23: 57—62
- 30 Gould F. Sustainability of transgenic insecticidal cultivars: integrating pest genetics and ecology. *Annu Rev Entomol*, 1998, 43: 701—722
- 31 Shelton A M, Tang J D, Roush R T, et al. Field tests on managing resistance to Bt-engineered plants. *Nat Biotechnol*, 2000, 18: 339—342
- 32 Xue D Y. The report in the studies on the impact of transgenic Bt cotton on environment. *International Biosafety Newsletter (suppl.)*, 2002
- 33 Wu K M, Guo Y Y, Gao S S. Evaluation of the natural refuge function for *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) within *Ba-cillus thuringiensis* transgenic cotton growing areas in North China. *J Econ Entomol*, 2002, 95: 832—837
- 34 Wilen J E, Msangi S. Dynamics of antibiotic use: ecological versus interventionist strategies to manage resistance to antibiotics. In: Laxminarayan R, ed. *Battling Resistance to Antibiotics and Pesticides: an Economic Approach*. Washington DC: Resource for the Future, 2002. 18—41
- 35 Laxminarayan R, Simpson R D. Refuge strategy for managing pest resistance in transgenic agricultural. *Environ Resour Econ*, 2002, 22: 521—536
- 36 Secchi S, Hurley T M, Hellmich R L. Managing European corn borer resistance to Bt corn with dynamic refuges. The 5th ICABR International Conference, Ravello, Italy, 2001
- 37 Livingston M J, Carlson G A, Fackler P L. Managing resistance evolution in two pests to two toxins with refugia. *Am J Agr Econ*, 2004, 86: 1—13
- 38 Qiao F B. Refuge Policies to Manage the Resistance of Pest Population to Genetically Modified (GM) Crops. Dissertation. Davis(CA): University of California, 2006
- 39 Hurley T M, Secchi S, Babcock B A, et al. Managing the risk of European corn borer resistance to Bt corn. *Environ Resour Econ*, 2002, 22: 537—558
- 40 Wu K. Monitoring and management strategy for *Helicoverpa armigera* resistance to Bt cotton in China. *J Invertebr Pathol*, 2007, 95: 220—223
- 41 Livingston M, Carlson G, Fackler P. Use of mathematical models to estimate characteristics of pkethroid resistance in tobacco budworm and bollworm (Lepidoptera: Noctuidae) field populations. *J Econ Entomol*, 2002, 95: 1008—1017
- 42 Clark C W. *Mathematical Bioeconomics: the Optimal Management of Renewable Resources*. New York: John Wiley & Sons, 1976
- 43 Ru L, Zhao J, Rui C. A simulation model for adaptation of cotton bollworm to transgenic Bt cotton in Northern China. *Acta Entomologica Sinica (in Chinese)*, 2002, 45: 153—159
- 44 Li G, Wu K, Gould F, et al. Frequency of Bt resistance genes in *He-licoverpa armigera* populations from the Yellow River cot-ton-farming region of China. *Entomol Exp App*, 2004, 112: 135—143
- 45 Caprio M. Evaluating resistance management strategies for multiple toxins in the presence of external refuge. *J Econ Entomol*, 1998, 91: 1021—1031
- 46 Storer N, Peck S, Gould F, et al. Spatial processes in the evolution of resistance in *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) to Bt transgenic maize and cotton in a mixed agroecosystem: a biology-rich stochastic simulation model. *J Econ Entomol*, 2003, 96: 156—172

附录 生态经济学模型

在构建生态学模型时, 大部分同类的研究都采用了扩展的 Hardy-Weinberg 模型^[41]. 该模型用于模拟昆虫种群对转基因毒素产生抗药性的过程. 本研究也采用了该模型. 使用两个等位基因组, 每个基因组包括两个等位基因模型分别模拟棉铃虫对转基因毒素以及化学农药的抗性. 建立此模型的假设如下: a) 大量的二倍体雌雄性棉铃虫可以随机交配; b) 不考虑基因突变与转移对抗药性的影响; c) 对某种毒素的抗药性是某一特定基因控制的; d) 配子(精子或卵子)包含这 4 种等位基因的概率是相互独立的; e) 每年都有互不重叠的 4 代棉铃虫, 并寄生在不同的作物上.

为了估计自然庇护所作物对于庇护政策的影响, 需要模拟中国黄河流域地区不同的作物种植方式. 在这样的种植结构中, 棉花和棉铃虫的其他寄主作物, 如玉米、大豆、花生等混杂种植. 在该封闭区域内, 棉铃虫的迁出和迁入都不考虑. 首先, 将棉花的总播种面积标准化为 1, 并用 nrc 表示自然庇护地面积; 其次, 是否喷洒普通化学农药与是否种植转基因抗虫棉就将所有的地块分成如下 4 种类型(用 lf 表示): 第一类为使用杀虫剂的转基因地(转基因地所占的份额为 q , 其是否喷洒化学农药用 dbt 表示); 第二类为不用农药的转基因地(其概率为 $1-db$); 第三类为使用农药的非转基因地(非转基因所占份额为 $\bar{l}q$, 其是否喷施化学农药用 $dnbt$ 表示); 最后一类为不使用杀虫剂的非转基因地和自然庇护作物地块.

根据先前研究^[42], 假设棉铃虫(虫口数量用 D 表示)的增长率为 g . 如果所有的棉铃虫虫口数量单位化为 1, 那么各时期新增的棉铃虫就可以表示为: $g \times D \times (\bar{l}D)$. 为了得到各时期虫口的变化情况, 还需将死亡的虫口数量从新生的虫口数量中减去. 对给定的昆虫种群, x 和 X 分别表示对于转基因毒素易感和有抗性的等位基因; y 和 Y 分别表示对于普通农药易感和有抗性的等位基因. 随后, 用 w_t 和 v_t 分别表示第 t 代成虫中对于转基因毒素和普通化学农药具有易感性的基因比例. 根据这些假设, 在附表 3 中, 列出具有不同基因组成的 9 种害虫(用 p^{geno} 表示)、其在总虫口中的比率(由 f^{geno} 表示)以及不同害虫的死亡率(由 m^{geno} 表示). 这样靶标害虫的生物学动态(或称生物学模型)就可以表示成方程①中的限制条件.

经济学模型的目的是最小化产量损失和防治费用的现值. 在该模型中, 每年都会发生两项成本. 第一项成本是由虫害造成的产量损失, 假定这一损失与害虫的总数存在线性关系; 第二项成本是防治费用, 包括种植转基因抗

虫棉的成本和喷洒农药的成本. 类似地, 也假设第二项成本与土地面积存在线性关系. 随后, 将这两项成本加总并折现, 计算一定时期内的总成本. 在此生态经济学模型中, 一个代表全社会利益的政策制定者通过选择抗虫棉的面积来实现成本的最小化. 该模型的约束条件是虫口数量的变化、种群对转基因毒素抗性的变化, 以及种群对普通化学农药抗性的变化.

按照 Wilen 和 Msangi^[34]的研究, 将以上问题用其离散形式表示. 之所以表示成离散形式是因为离散形式可以通过现有的分析软件求得其最优解. 这样, 前面所面临问题的 Bellman 方程为:

$$\begin{aligned} \min_{0 \leq q_t \leq 1} V(D_t) &= D_t \times \alpha + c \times q_t \\ &\quad + cc \times [q_t \times dbt_t + (1 - q_t) \times dnbt_t] + \delta V(D_{t+1}) \\ \text{s.t. } D_{t+1} - D_t &= g \times D_t \times (1 - D_t) - \sum_{geno=1}^{geno=9} MR_t^{geno}, D_{t=0} = D_0 \\ w_{t+1} - w_t &= (1 - w_t) \times (w_t^2 \times g \times D_t \times (1 - D_t) - \sum_{geno=1}^{geno=3} MR_t^{geno}) \\ &\quad + (0.5 - w_t) \times (2 \times w_t \times (1 - w_t) \times g \times D_t \times (1 - D_t) \\ &\quad - \sum_{geno=4}^{geno=6} MR_t^{geno}) + (w_t) \times ((1 - w_t)^2 \times g \times D_t \times (1 - D_t) \\ &\quad - \sum_{geno=7}^{geno=9} MR_t^{geno}), \\ w_{t=0} &= w_0 \\ v_{t+1} - v_t &= (1 - v_t) \times (v_t^2 \times g \times D_t \times (1 - D_t) - \sum_{geno=1,4,7}^{geno=1,4,7} MR_t^{geno}) \\ &\quad + (0.5 - v_t) \times (2 \times v_t \times (1 - v_t) \times g \times D_t \times (1 - D_t) \\ &\quad - \sum_{geno=2,5,8}^{geno=2,5,8} MR_t^{geno}) + (v_t) \times ((1 - v_t)^2 \times g \times D_t \times (1 - D_t) \\ &\quad - \sum_{geno=3,6,9}^{geno=3,6,9} MR_t^{geno}), v_{t=0} = v_0 \\ MR_t^{geno} &= f^{geno} \times \sum_{j=sbt, bt, snbt, nbt} (lf_j \times m_j^{geno}). \end{aligned} \quad (1)$$

其中, $V(D_{t+1})$ 表示某一时期(t 时期)的下一时期($t+1$ 时期)由害虫造成的结转损失, 也是本实验试图最小化的目标. 贴现因子用 $\delta = 1/(1+\rho)$ 表示, 而 ρ 是贴现率. D_t 表示 t 时期虫口的总数量; α 表示单位害虫造成的损失; c 是种植转基因抗虫棉的单位成本; cc 是喷洒普通化学农药的单位成本; dbt_t 和 $dnbt_t$ 为在转基因和非转基因地里喷洒农药的变量; MR_t^{geno} 是不同基因型害虫的死亡率; lf_j 是第 j 种类型土地的份额. 其他未作解释的变量详见附表 3.

附表 1 生态和经济参数的默认值及其来源

	默认值	来源
经济参数		
棉铃虫造成的单位损失	1030 美元/公顷	根据 IPP ^a 数据计算得到
种植转基因抗虫棉的单位成本	143 美元/公顷	根据 CCAP ^b 数据计算得到
喷施普通化学农药的单位成本	252 美元/公顷	根据 CCAP ^b 数据计算得到
折现因子	0.036	中国人民银行
生态参数		
初始抗药性(对转基因毒素)的基因频率	0.001	Gould ^[30] , Livingston 等人 ^[41]
初始抗药性(对普通农药)的基因频率	0.50	Ru 等人 ^[43] , Li 等人 ^[44]
转基因抗虫棉地里对于转基因毒素易感性害虫的死亡率	0.90	Livingston 等人 ^[41] , Wu 等人 ^[33] , Caprio ^[45] , Storer 等人 ^[46]
对于普通农药易感性害虫的死亡率	0.90	无数据来源
转基因毒素抗药性的适应成本	0.05	Livingston 等人 ^[41]
普通农药抗药性的适应成本	0.05	无数据来源
杂交体易感性基因(对于转基因毒素)所占比例	0.75	与吴孔明讨论
杂交体易感性基因(对于普通农药)所占比例	0.75	与生态学家讨论
喷洒化学农药的阈值	0.28	Guo ^[17]
自然增长率	0.68	根据实地数据计算得出

a) IPP: 中国农业科学院植物保护研究所简称; b) CCAP: 中国农业科学院(CAS)农业政策研究中心

附表 2 模型对种植期长短及天然避难所作物的敏感性分析

	最优庇护政策(模拟模型中)		零庇护政策	由零庇护政策到最优庇护政策增加的成本	
	庇护地 百分比(%)	平均成本/ 美元·年 ⁻¹ ·公顷 ⁻¹	平均成本/ 美元·年 ⁻¹ ·公顷 ⁻¹	绝对值/ 美元·年 ⁻¹ ·公顷 ⁻¹	百分比(%)
方案 1					
黄河流域所有种棉花的县					
种植期 10 年	0	189.59	189.59	0.00	0.00
种植期 15 年	0	176.71	176.71	0.00	0.00
种植期 20 年	4	178.25	178.70	0.45	0.25
方案 2					
黄河流域棉花种植最密集的县					
种植期 10 年	0	143.23	143.23	0.00	0.00
种植期 15 年	0	173.86	173.86	0.00	0.00
种植期 20 年	17	287.17	290.59	3.42	1.19

附表 3 9 种具有不同基因组合的害虫在种群中所占比例及在不同处理中的死亡率^{a)}

基因类型 (p^{geno})	所占比重 (f^{geno})	在不同处理中的死亡率(m^{geno})			
		喷洒农药的转基因地 $\left(lf_{sbt} = \frac{q \times dbt}{1 + nrc_k}\right)$	没有喷洒农药的转基因地 $\left(lf_{bt} = \frac{q \times (1 - dbt)}{1 + nrc_k}\right)$	喷洒农药的非转基因地 $\left(lf_{snbt} = \frac{(1 - q) \times dnbt}{1 + nrc_k}\right)$	没有喷洒农药的非转基因地 $\left(lf_{nbt} = \frac{(1 - q) \times (1 - dnbt) + nrc_k}{1 + nrc_k}\right)$
xyyy	$w^2 \times v^2$	$hbt + hcp \times hcp$	hbt	hcp	0
xyyY	$2w^2 \times v(1v)$	$hbt + hcp \times dcp + rcp \times (1dcp)$ $hbt \times [hcp \times dcp + rcp \times (1dcp)]$	$hbt + rcp \times (1dcp) \times hbt \times rcp \times (1dcp)$	$hcp \times dcp + rcp \times (1dcp)$	$rcp \times (1dcp)$
xxYY	$w^2 \times (1v)^2$	$hbt + rcp \times hbt \times rcp$	$hbt + rcp \times hbt \times rcp$	rcp	rcp
xXyy	$2w(1w) \times v^2$	$hbt \times dbt + rbt \times (1dbt) + hcp$ $hcp \times [hbt \times dbt + rbt \times (1dbt)]$	$hbt \times dbt + rbt \times (1dbt)$	$rbt \times (1dbt) + hcp \times hcp \times rbt \times (1dbt)$	$rbt \times (1dbt)$
xXyY	$4w(1w) \times v(1v)$	$hbt \times dbt + rbt \times (1dbt) + hcp \times dcp + rcp \times (1dcp) - [hbt \times dbt + rbt \times (1dbt)] \times [hcp \times dcp + rcp \times (1dcp)]$	$hbt \times dbt + rbt \times (1dbt) + rcp \times (1 - dcp) - [hbt \times dbt + rbt \times (1dbt)] \times rcp \times (1dcp)$	$rbt \times (1dbt) + hcp \times dcp + rcp \times (1dcp) \times rbt \times (1dbt) \times [hcp \times dcp + rcp \times (1dcp)]$	$rbt \times (1dbt) + rcp \times (1dcp) \times rbt \times (1dbt) \times rcp \times (1dcp)$
xXYy	$2w(1w) \times (1v)^2$	$hbt \times dbt + rbt \times (1dbt) + rcp \times [hbt \times dbt + rbt \times (1dbt)]$ $rbt + hcp \times rbt \times hcp$	$hbt \times dbt + rbt \times (1dbt) + rcp \times [hbt \times dbt + rbt \times (1dbt)]$ rbt	$rbt \times (1dbt) + rcp \times rcp \times rbt \times (1dbt)$ rbt	$rbt \times (1dbt) + rcp \times rcp \times rbt \times (1dbt)$ $rbt + hcp \times rbt \times hcp$
XXyy	$(1w)^2 \times v^2$	$rbt + hcp \times dcp + rcp \times (1dcp)$ $rbt \times [hcp \times dcp + rcp \times (1dcp)]$	$rbt + rcp \times (1dcp) \times rbt \times rcp \times (1dcp)$	$rbt + hcp \times dcp + rcp \times (1dcp)$ $rbt \times [hcp \times dcp + rcp \times (1dcp)]$	$rbt + rcp \times (1dcp) \times rbt \times rcp \times (1dcp)$
XXyY	$2(1w) \times v(1v)$				
XXYY	$(1w)^2 \times (1v)^2$	$rbt + rcp \times rbt \times rcp$	$rbt + rcp \times rbt \times rcp$	$rbt + rcp \times rbt \times rcp$	$rbt + rcp \times rbt \times rcp$

a) x 和 X 分别代表同一个位点上对于转基因毒素易感和抗药性的等位基因; y 和 Y 分别代表第 2 个位点上对普通农药易感性和抗药性的等位基因; w 是对转基因毒素易感的基因频率; v 是对农药易感的基因频率; hbt 表示对转基因毒素易感性害虫同型结合体在转基因抗虫棉地里的死亡率; rbt 是对转基因毒素具有抗性的害虫同型结合体的死亡率; dbt 是指 x 在异型结合体 xX 占主导地位的比重; hcp 表示在喷洒农药的情况下, 对农药易感性的害虫同型结合体的死亡率; rcp 表示对农药具有抗药性的害虫同型结合体的死亡率; dcp 是指 y 在异型结合体 yY 中占主导地位的比重; k 表示害虫的代数; 缩写 sbt, bt, snbt, nbt 分别表示喷洒农药的转基因地, 没有洒农药的转基因地, 洒农药的非转基因地, 以及没有洒农药的非转基因地和其他自然庇护作物地