

Puuvillan ja tuhohyönteisten kilpajuoksu

– pysyykö biologia vauhdissa mukana?

– kuinka Bt-puuvillalajikkeiden yökköskestävyys saadaan säilymään?

21.2.2008 Jussi Tammissola, MMT, kasvinjalostuksen dosentti

1. Johdanto

Kun kyseessä on laajalle levinnyt kasvintuhooja, joka aiheuttaa suuria vahinkoja kasvintuotannolle maailmassa, tarvitaan riittävän tehokasta ja laajamittaista torjuntaa. Alimitoitettu kasvinsuojelu haaskaa luonnonvaroja sekä heikentää sadon määrää, laatua ja terveellisyyttä. Ylimoitettu kasvinsojelu taas voi olla epätaloudellista, rasittaa ympäristöä sekä lisäksi saattaa lyhentää tarpeettomasti kyseisen suojelukeinon käyttöikä (toimivuutta tulevaisuudessa).

Jokainen torjuntakeino murtuu ajan mittaan kasvintuhoojien evoluution myötä. Paras kokonaisyöty torjuntakeinosta voidaan saada, kun sen käytötapa optimoidaan biologisen ja taloudellisen tietämyksen perusteella.

– Millaisia tuhohyönteistorjunnan keinoja puuvillaan jalostetaan, ja kuinka niiden käyttöä ohjataan parhaan tuloksen saavuttamiseksi?

– Uutinen kertoo, että Arizonan puuvillapelloilta on löytynyt puuvillayökkösiä, joiden laboratoriossa kasvatettujen jälkeläispolvien toukat pystyvät laboratorioskokeissa syömään vanhoja yökköskestäviä puuvillalajikkeita [9,15]. Onko siis yökköskestävälle puuvillalle jo lopultakin vilkutettava hyvästit?

2. Taustaa

2.1. Bt-puuvillat

Puuvilla on ollut "maailman myrkytetyin viljelykasvi" – sen tuhohyönteisten torjuntaan on kulunut monissa lämpimissä maissa enemmän hyönteismyrkkyä kuin hyönteistorjuntaan muilla viljelykasveilla yhteensä.

Neljä tärkeintä puuvillan perhostuholaista ovat "Aasian puuvillayökkönen" *Helicoverpa armigera*, "USA:n puuvillayökkönen" *H. zea*, "pink budworm" *Pectinophora gossypiella* ja "vihertävä vaelusyökkönen" *Heliothis virescens* [15]. Näiden toukat kaivautuvat puuvillan siemenkotaan ja syövät siemenet sekä tarvelevät puuvillakuidut. Tuhojen torjunta perinteisin keinoin vaatii tiheitä ruiskutuksia hyönteismyrkyillä parin päivän välein, jotta kuoriutuneet toukat eivät ehdi kaivautua siemenkodaan sisään, missä ne ovat hyönteismyrkyiltä suojassa.

Jotta voitaisiin vähentää riippuvuutta hyönteismyrkkyruiskutuksista, on jalostettu puuvillalajikkeita, jotka ovat vastustuskykyisiä näille perhostuholaiselle. Tällaisia ns. yökköskestäviä puuvillalajikkeita on ollut laajassa viljelyssä maailmassa vuodesta 1996 lähtien. Kestävyys perustuu siihen, että kasvi on jalostettu tuottamaan tiettyä Bt-proteiinia (usein Cry1Ac), joka on myrkyllistä kyseisille perhostuholaisille mutta myrkytöntä selkärangkaisille ja useimmille muille eliöille.

Puuvillan tuholaisten torjuminen yökköskestävillä puuvillalajikkeilla voi vähentää hyönteismyrkkyruiskutuksia ja parantaa puuvillantuotannon kannattavuutta, ilman oleellisia vaikutuksia muiden kuin torjuttavien hyönteisten monimuotoisuuteen [2].

Kokonaan ei torjuntaruiskutuksista kuitenkaan päästä eroon puuvillan viljelyssä, sillä toistaiseksi jalostetut puuvillalajikkeet eivät ole vastustuskykyisiä muille puuvillan tuholaisille, esimerkiksi kovakuoriaisille (mm. kärsäkkäille). Näiden muiden kasvintuhoojien esiintymistä on tarkkailtava säännöllisesti ja ryhdyttävä tarpeen mukaan torjuntatoimiin (esimerkiksi myrkkyruiskutuksiin) riittävän ajoissa, kuten aina ns. integroidussa torjunnassa. Muutoin tuhoajan populaatio pääsee riistäytymään liian suureksi eikä satotuhoja voida enää välttää [12,18].

Bt-proteiinit kasvinsuojelussa

Bt-proteiineja muodostuu tavallisessa maabakteerissa (*Bacillus thuringiensis*), ja niitä tunnetaan jo pitkälti toistasataa erilaista. Bt-proteiineilla on torjuntavaikutuksia moniin hyönteisryhmiin, mutta niiden vaikutusspektri on poikkeuksellisen kapea: kunkin Bt-proteiinin vaikutukset kohdistuvat paljon kapeammin juuri tiettyyn hyönteisryhmään kuin tavanomaisten, laajaspektristen torjunta-aineiden vaikutukset. Kasvinsuojelussa niitä on käytetty jo yli 40 vuotta.

Bt-proteiinien vaikutusmekanismi hyönteisessä tunnetaan varsin hyvin tutkimusten perusteella. Vaikutuksen spesifisyys (kohdistuminen verrattain kapeaan hyönteisryhmään) perustuu siihen, että kunkin Bt-proteiinin täytyy kiinnittyä juuri sille ominaiseen vastaanottomolekyylisiin (reseptoriin) hyönteisen suolistosolun pinnalla [7].

Kiinnittymisestä lähtee liikkeelle tapahtumaketju, jonka tuloksena Bt-proteiinista muodostuu tietyllä tavalla muokattua ja polymerisoitunutta muotoa, joka lopuksi pystyy särkeämään hyönteissolun kalvon. Vaikutusta ei synny eliöissä, joiden soluissa ei ole vaadittua reseptoria.

2.2. Kuinka Bt-resistenttejä tuhohyönteisiä kehittyy?

Hyönteispopulaatioissa esiintyy harvinaisina geenimuotoja (alleeleita), joiden toiminnan tuloksena kyseiseen hyönteiseen tehoava tietty Bt-proteiini voi menettää suojatehonsa. Jos tätä Bt-proteiinia käytetään laajasti kyseisen hyönteisen torjunnassa, saattaa kyseinen geenimuoto luonnonvalinnan seurauksena yleistyä hyönteisen populaatioissa siihen mittaan, että suuri osa hyönteislajin yksilöistä on ko. Bt-proteiinille resistenttejä (vastustuskykyisiä).

Bt-ruiskutuksia käytettäessä Bt-resistenssiä voi periaatteessa kehittyä paitsi viljelykasvia syövään tuhohyönteiseen myös pellon rikkakasveja käyttäviin hyönteislajeihin.

Resistenssi torjunta-ainetta vastaan kehittyy hyönteispopulaatiossa helpoimmin, mikäli torjunta on epätasaista tai puutteellista siten, että osa hyönteisistä saa liian vähän torjunta-ainetta. Tällöin osa yksilöistä säilyy aina hengissä – helpoimmin ne yksilöt, joilla on perinnöllistä kykyä "laimentaa tai väistellä" torjunta-aineen saantia tai vaikutustapaa muuttuneen käyttäytymistapansa tai aineen-vaihduntansa ansiosta.

Kyseessä on samanlainen ilmiö kuin bakteereilla – epätasaiset ja kesken jääneet antibioottikuurit edistävät resistenttien bakteerikantojen kehittymistä. Ruiskutuksia käytettäessä epätasainen vaikutus on varsin tavallista, sillä kasvustoihin jää usein katvealueita (esimerkiksi lehtien alapinnalle), joissa torjunta-ainetta on vähemmän. Samoin sääolot (sateet) voivat tehdä käsittelyille tepposensa.

Tällöin osa hyönteisistä voi sattuman avustamana tai myrkyä väistelemällä välttyä tappavalta annokselta, ja näistä kestävimmit pääsevät siten siirtämään (osittaisen) resistenssinsä seuraavaan hyönteispolveen. Valinnan jatkuessa myös muita geenejä voi tulla mukaan parantamaan edelleen hyönteisen selviämistä. Kun valintaa ja vakiintumista jatkuu aikansa, saadaan tulokseksi Bt-proteiinille resistentti hyönteiskanta.

Perinteisillä Bt-ruiskutuksilla on näin "onnistuttu" kehittämään Bt-resistenttejä hyönteispopulaatioita: kasvihuoneissa kaalimittarilla sekä pelto-oloissa kaalikoilla maailman eri kolkilla [15]. Tästä huolimatta voidaan Bt-ruiskutuksia soveltaa edelleen monilla alueilla myös kaalikoin torjunnassa (mutta resistenttien kaalikoiden torjunnassa tarvitaan eri torjuntakeinojen vuorottelua).

2.3. Yökköskestävyyden murtuminen

Hyönteiskestävät Bt-kasvilajikkeet ovat sitä vastoin osoittautuneet suureksi menestykseksi käytännössä ("geeni"vastustajien harmiksi). "Tavanomainen" puuvilla maailmassa on jo muuntogeenistä. Vanhimmat Bt-lajikkeet ovat säilyttäneet tehonsa viljelmillä tuhohyönteisiä vastaan jo vuosikymmenen ajan, vaikka niitä on viljelty yhteensä noin 200 miljoonan hehtaarin alalla (mikä muodostaa yhden viljelyhistorian laajimmista "resistenssikokeista") [6].

Yökköspopulaatioissa esiintyy harvinaisina geenimuotoja (alleeleita), jotka pystyvät heikentämään Bt-puuvillan yökköskestävyyden tehoa. Jos tällaiset Bt-kestävyysalleelit pääsevät yleistymään yökkösen populaatioissa, kehittyy ajan mittaan yökköskanta, joka on Bt-resistentti eli pystyy käyttämään ravinnokseen Bt-puuvillaa [17].

Periaatteessa resistenssi Bt-proteiinia vastaan voi syntyä hyönteisessä minkä tahansa sellaisen mutaation tuloksena, joka tekee toimimattomaksi jonkin askelen siinä vaikutusketjussa, jolla Bt-proteiini tehoaa hyönteistoukkaan [16].

Parhaiten tunnetaan "tyypin 1" Bt-resistenssi perhosilla (jolloin useimmiten on kyse Cry1Ac-proteiinista). Perhosen perimässä on tällöin tapahtunut yhden geenin mutaatio, joka vähentää kyseisen Bt-proteiinin kiinnittymistä perhosen soluun. Tämän resistenssin periytyminen on väistävää eli resessiivistä, eli perhostoukka voi olla resistentti ao. Bt-proteiinille vain, mikäli sen kummassakin vastinkromosomissa kyseinen geeni on mutaatiomuotoa (eli jos toukka on genotyypiltään 'homotsygootti resistentti' rr). Heterotsygoottiset toukat (genotyypiltään rs) ovat sitä vastoin jokseenkin yhtä herkkiä Bt-proteiinille kuin tavallisetkin perhostoukat (genotyypiltään ss; s='susceptible') [11].

Suoja-alueet Bt-resistenssin kehittymisen hidastamisessa

Bt-resistenssin kehittymisen hidastamiseksi on otettu Bt-lajikkeiden viljelyssä käyttöön refugiot eli suoja-alueet, joilla kasvatetaan saman viljelykasvin hyönteisarkoja lajikkeita [3,4,8,13,20].

Resistenssin kehittymisen alkuvaiheessa resistenssialleeli r on yökköspopulaatiossa harvinainen (alleelin r taajuus olisi esimerkiksi 0,001 ja alleelin s taajuus vastaavasti 0,999). Bt-resistentit yksilöt (rr) ovat tuolloin populaatiossa vielä paljon sitäkin harvinaisempia – esimerkin tapauksessa resistenttejä olisi miljoonasta toukasta vain yksi ja kaikki muut Bt-herkkiä (niistä 998 001 kpl genotyyppiä ss ja 1998 kpl genotyyppiä rs).

Bt-puuvillapellolla yökköstoukista jäävät henkiin ja kehittyvät perhosiksi vain nuo hyvin harvinaiset rr -yksilöt. Jos ne sitten lisääntyisivät keskenään, syntyisi puhdas kestävien (rr)-yökkösten kanta, jolla olisi hyvät mahdollisuudet runsastua Bt-puuvillapellolla (missä muista yökköstoukista aiheutuva kilpailu on vähäistä).

Suoja-alueella Bt-puuvillan lähistöllä kasvatetaan siksi tavallista puuvillaa, jolla tavalliset (Bt-herkät) yökköset lisääntyvät tehokkaasti. Niinpä tavallisia yökkösiä lentelee runsaasti lähistöllä odottamassa*, kun nuo pari harvaa Bt-resistenttiä yksilöä kuoriutuvat Bt-puuvillapellolla. Käytännössä kaikki resistentit (rr -)yksilöt pariutuvat siksi ss -yksilöiden kanssa, ja kaikki niiden jälkeläistoukat ovat heterotsygootteja (rs) eli Bt-herkkiä yksilöitä, jotka karsiutuvat sitten pois Bt-puuvillalla [11].

* Toukkien kehitys on yökköskestävällä puuvillalla hitaampaa kuin yökkösaltiilla [2].

Bt-kasvilajikkeiden hyönteiskestävyuden säilymistä on tuettu määräämällä niiden lähellä viljeltäväksi tietyn prosenttiosuuden (yleensä 20 %) verran ns. suoja-alueita, joilla kasvatetaan saman viljelykasvin hyönteisarkoja lajikkeita. Käytännön olosuhteissa puuvillan ja maissin viljelyseuduilla todelliset suoja-alueiden prosenttiosuudet ovat muodostuneet paljon säädösten vaatimia suuremmiksi, muun muassa siksi, että kyseiset tuhoperhoslajit lisääntyvät maissin tai puuvillan ohella myös monilla luonnon kasvilajeilla. Esimerkiksi Espanjassa Bt-maissin viljelyssä todellinen suoja-alueosuus on ollut 95 prosenttia (!). Aasian puuvillayökkösen suhteen käytännön suoja-alueosuus oli Kiinan Bt-puuvilla-alueilla peräti 87–95 ja Australiassa 70 prosenttia. Vastaavasti Amerikan puuvillayökkösen suhteen suoja-alueosuus Pohjois-Carolinassa oli 82 ja Arizonassa 39 prosenttia. Arizonassa suoja-alueen osuus vaihteli kuitenkin maakunnittain 78 prosentista aina 14 prosenttiin asti, joten hyönteisellä oli ennusteiden mukaan parhaat edellytykset Bt-resistenssin kehittämiseen juuri eräillä Arizonan alueilla [15].

3. Päätelemät

Kymmenen vuoden laajan viljelyn kuluessa Bt-resistenttejä populaatioita ei ole löytynyt pelloilta puuvillan eikä maissin tärkeimmiltä perhostuholaisilta. Kentältä kerätyistä perhosaineistoista on kyllä aina saatu rikastetuksi Bt-kestäviä laboratorioskantoja laboratoriossa tehtävällä ankaralla valin-

nalla (Bt-ruokavaliolla), sillä Bt-resistenssin suovia geenimuotoja esiintyy luonnostaan harvinaisina hyönteispopulaatioissa [7,14,15,17].

Bt-puuvillan tai -maissin käytännön viljelyssä Bt-resistenttejä hyönteispopulaatioita ei ole esiintynyt [7,15,17]. Se, etteivät resistentit yksilöt tai resistenssigeenit ole vielä kukaan yleistyneet (vaikka niitä siis on ollut luonnostaan tarjona tuhoajapopulaatioissa), katsotaan muun muassa Bt-kasvilajikkeiden viljelyssä sovellettavien suojatoimien ansioksi (esimerkiksi suoja-alueet). Resistenssin yleistymistä viljelyoloissa on myös hidastanut se, etteivät kyseiset geenimutaatiot ole antaneet täydellistä suojaa Bt-proteiinilta vaan suoneet vain epätäydellisen Bt-resistenssin (eli myös resistentit tuholaisyksilöt lisääntyvät Bt-kasveilla huomattavasti enemmän kuin tavallisilla kasveilla). Yleistymistä estää myös Bt-kestävyyden antaviin geenimuotoihin (alleeleihin) usein liittynyt heikompi kelpoisuus (fitness) (eli Bt-kestävät yksilöt kasvavat muilla ravintokasveilla hitaammin kuin Bt-herkät yksilöt) [2].

Uutistietojen mukaan nyt olisi ensimmäisen kerran löydetty "Bt-resistenssiä" erältä Bt-puuvillan viljelmiltä Arizonassa (useimmilta Arizonan puuvillaviljelmiltä resistenssiä ei löytynyt) [9]. Yökkösten Bt-sietoa koskevat havainnot perustuvat kuitenkin laboratorio-oloihin, eikä kentällä ole ilmennyt lajin puuvillatuhoja näilläkään alueilla [15]. Käytännön Bt-resistenssi siis joko ei pääse vallalle yökköspopulaatioissa todellisissa viljelmien oloissa (eli jokin resistenssin vastainen valintatekijä estää sen vakiintumisen viljely-ympäristössä) tai se on nyt vasta kehitysvaiheessa. Toisaalta teoreettisten mallien perusteella Bt-resistenssin kehittyminen Amerikan puuvillayökkösellä olisi odotettavissa ensimmäiseksi juuri Arizonan alueella.

Mahdollisessa Bt-resistenssin kehittämisessä on nyt kyse vain yhdestä, amerikkalaisesta perhoslajista (Amerikan puuvillayökkönen), eikä mahdollinen ongelma koskisi muuta maailmaa (Aasiassa lajin korvaa Aasian puuvillayökkönen). Muilla puuvillan tärkeillä tuhoajalajilla (tai maissin tuhoajalajilla) ei ole havaittu Bt-resistenssialleelien yleistymistä, vaan suoja-alueita soveltava viljelykäytäntö on riittänyt ehkäisemään Bt-resistenssin kehittymisen. Bt-lajikkeet eivät ole menettäneet tehoaan "kolmessa vuodessa", kuten esimerkiksi Greenpeace on vuodesta 1996 lähtien ennustellut [15,17].

Kannattaa kuitenkin panna merkille, että nyt löydetty resistenssi on ilmeisesti tyypiltään erilaista kuin aikaisemmin tutkituissa tapauksissa, ja kyseessä on todennäköisesti eri geeni (neljä eri Bt-resistenssin geeniä tiedetään perhostuholaisissa ennestään). Laboratoriossa resistenssi on tässä tapauksessa osoittautunut dominoivaksi, mikä vähentäisi suoja-alueita soveltavan viljelykäytännön tehokkuutta (sillä tässä tapauksessa myös heterotsygootit yksilöt ovat Bt-resistenttejä) [15].

Vanhoissa, jo "perinteisissä" (1. sukupolven) Bt-puuvillalajikkeissa yökköskestävyys perustui yhteen Bt-geeniin (Cry1Ac). Bt-lajikkeiden kestäväyyden säilyttämiseksi mahdollisimman hyvin myös tulevaisuudessa kannattaa jo siirtyä viljelemään Bt-lajikkeita, joiden yökköskestävyys perustuu myös johonkin toiseen, toimintaperiaatteeltaan erilaiseen suojatekijään [14,15]. Niiden murttaminen yhtäaikaan on hyönteisen evoluutiolle kertaluokkaa hankalampi haaste (ja lajikkeiden kestävyiden voidaan odottaa säilyvän hyvin paljon kauemmin kuin jalostuksessa on totuttu).

Käytössä on jo puuvillalajikkeita, joissa on yhdistetty kahden, toimintatavaltaan erilaisen Bt-geenin suojavaikutus. Tällaisiin "monigeenisiin" uusiin Bt-puuvillalajikkeisiin kannattaisi siirtyä varsinkin niillä alueilla USA:ssa, missä Amerikan puuvillayökkönen on luonnostaan ollut paha puuvillan tuholainen, ja missä sillä toisaalta on tutkimusten mukaan parhaat mahdollisuudet resistenssin kehittämiseksi (siis muun muassa Arizonassa) [15].

Bt-lajikkeiden jatkokehittämisessä lupaavia uusia mahdollisuuksia antavat lisäksi:

- a) Bt-proteiinin rakenteen hienosäätö jalostuksella siten, että se saadaan taas tehoamaan Bt-resistentiksi kehittyneeseen hyönteislinjaan [14]. Arizonan tapauksessa seuraava vaihe tutkimuksissa onkin mahdollisen Bt-resistenssin geneettisen mekanismin selvittäminen hyönteislajissa, jolloin päästään tutkimaan, voidaanko ao. Bt-proteiiniin jalostaa täsmämuutos tuon resistenssin kumoamiseksi [15].
- b) Tuhohyönteisen herkistäminen puuvillan luontaiselle gossypol-myrkyllä heikentämällä gossypolin hajottamiseen erikoistuneen entsyymien tuotantoa hyönteisen soluissa rna-häirinnän avulla (siis jalostamalla puuvillakasviin lyhyt geenijakso, joka tuottaa juuri tuon kyseisen hyönteisgeenin vaimentamiseksi tarvittavaa häirintä-rna:ta) [10,19].

4. Kirjallisuusviitteet

- [1] Baum JA, Bogaert T, Clinton W, Heck GR, Feldmann P, Ilagan O, Johnson S, Plaetinck G, Munyikwa T, Pleau M, Vaughn T, Roberts J (2007). Control of coleopteran insect pests through RNA interference. *Nature Biotechnol.* 25: 1322–1326.
- [2] Carrière Y, Eilers-Kirk C, Biggs RW, Nyboer ME, Unnithan GC, Dennehy TJ, Tabashnik BE (2006). Cadherin-Based Resistance to *Bacillus thuringiensis* Cotton in Hybrid Strains of Pink Bollworm: Fitness Costs and Incomplete Resistance. *J. Econ. Entomol.* 99: 1925–1935.
- [3] Downes S, Mahon R, Olsen K (2007). Monitoring and adaptive resistance management in Australia for Bt-cotton: Current status and future challenges. *J. Invertebr. Pathol.* 95: 208–213.
- [4] Gujar GT, Kalia V, Kumari A, Singh BP, Mittal A, Nair R, Mohan M (2007). *Helicoverpa armigera* baseline susceptibility to *Bacillus thuringiensis* Cry toxins and resistance management for Bt cotton in India. *J. Invertebr. Pathol.* 95: 214–219.
- [5] Heckel DG, Gahan LJ, Baxter SW, Zhao J-Z, Shelton AM, Gould F, Tabashnik BE (2007). The diversity of Bt resistance genes in species of Lepidoptera. *J. Invertebr. Pathol.* 95: 192–197.
- [6] James C (2007). Global Status of Commercialized Biotech/GM Crops: 2007. ISAAA Brief No. 37-2007. www.isaaa.org/resources/publications/briefs/37/pptslides/default.html .
- [7] Jurat-Fuentes JL, Adang MJ (2007). A proteomic approach to study Cry1Ac binding proteins and their alterations in resistant *Heliothis virescens* larvae. *J. Invertebr. Pathol.* 95: 187–191.
- [8] Kurtz RW, McCaffery A, O'Reilly D (2007). Insect resistance management for Syngenta's VipCot™ transgenic cotton. *J. Invertebr. Pathol.* 95: 227–230.
- [9] Leino R (2008). Tuholainen iski geenipuuvillaan. *Tekniikka & Talous* 8.2.2008. www.tekniikkatalous.fi/tk/article59140.ece
- [10] Mao Y-B, Cai W-J, Wang J-W, Hong G-J, Tao X-Y, Wang L-J, Huang Y-P, Chen X-Y (2007). Silencing a cotton bollworm P450 monooxygenase gene by plant-mediated RNAi impairs larval tolerance of gossypol. *Nature Biotechnol.* 25: 1307–1313.
- [11] Morin S, Biggs RW, Sisterson MS, Shriver L, Eilers-Kirk C, Higginson D, Holley D, Gahan LJ, Heckel DG, Carrière Y, Dennehy TJ, Brown JK, Tabashnik BE (2003). Three cadherin alleles associated with resistance to *Bacillus thuringiensis* in pink bollworm. *PNAS* 100: 5004–5009.

www.sciencedaily.com/releases/2003/04/030421083241.htm
www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0831036100

[12] Ruuttunen P, Vänninen I (2007). Muuntogeenikasvien käyttö ei lisää kemikaalikuormitusta. *Helsingin Sanomat* 11.9.2007. www.geenit.fi/HS110907mtt.pdf

[13] Saeglitz C, Bartsch D, Eber S, Gathmann A, Priesnitz KU, Schuphan I (2006). Monitoring the Cry1Ab Susceptibility of European Corn Borer in Germany. *J. Econ. Entomol.* 99: 1768–1773.

[14] Soberón M, Pardo-López L, López I, Gómez I, Tabashnik BE, Bravo A (2007). Engineering Modified Bt Toxins to Counter Insect Resistance. *Science* 318: 1640–1642.
www.sciencedaily.com/releases/2007/11/071101144945.htm

[15] Tabashnik BE, Gassmann AJ, Crowder DW, Carrière Y (2008). Insect resistance to Bt crops: evidence versus theory. *Nature Biotechnol.* 26: 199–202.
www.sciencedaily.com/releases/2008/02/080207140803.htm

[16] Tabashnik BE, Biggs RW, Fabrick JA, Gassmann AJ, Dennehy TJ, Carrière Y, Morin S (2006). High-Level Resistance to *Bacillus thuringiensis* Toxin Cry1Ac and Cadherin Genotype in Pink Bollworm. *J. Econ. Entomol.* 99: 2125–2131.

[17] Tabashnik BE, Fabrick JA, Henderson S, Biggs RW, Yafuso CM, Nyboer ME, Manhardt NM, Coughlin LA, Sollome J, Carrière Y, Dennehy TJ, Morin S (2006). DNA Screening Reveals Pink Bollworm Resistance to Bt Cotton Remains Rare After a Decade of Exposure. *J. Econ. Entomol.* 99: 1525–1530. www.sciencedaily.com/releases/2005/10/051024082847.htm

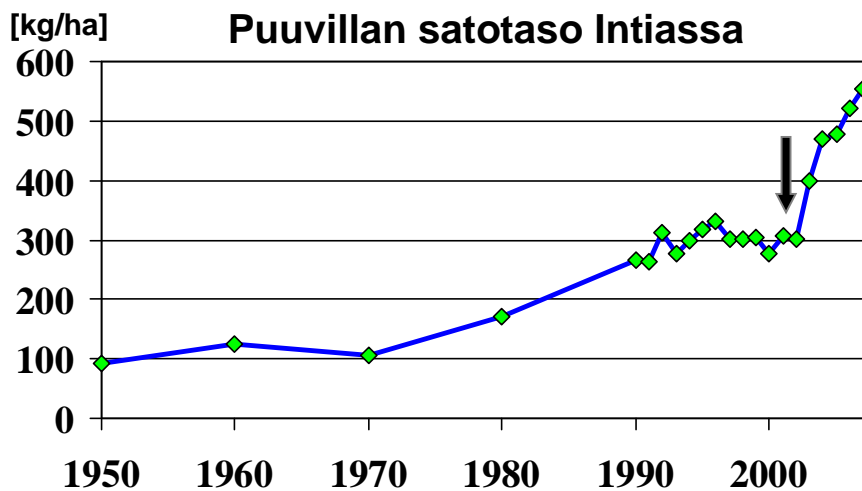
[18] Tammissola J (2006). Natural Romanticism Only Yields Need and Misery. *AgBioView* Nov. 27, 2006. www.geenit.fi/AgBioView271106.pdf

[19] Yang Y, Chen S, Wu S, Yue L, Wu Y (2006). Constitutive Overexpression of Multiple Cytochrome P450 Genes Associated with Pyrethroid Resistance in *Helicoverpa armigera*. *J. Econ. Entomol.* 99: 1784–1789.

[20] Wu K (2007). Monitoring and management strategy for *Helicoverpa armigera* resistance to Bt cotton in China. *J. Invertebr. Pathol.* 95: 220–223.

Liite: Bt-puuvillan merkitys kansantaloudelle

Yökkösenkestävät Bt-lajikkeet pelastivat Intian puuvilla-teollisuuden



- Bt-puuvillat hyväksyttiin viljelyyn Intiassa vuonna 2001
 - nyt niitä kasvatetaan noin puolella Intian puuvilla-alasta
 - satotaso on noussut 80 % kuudessa vuodessa
- Kuivankestäviksi jalostetut gm-puuvillat ovat jo viljelykokeissa

F www.cotcorp.gov.in/statistics.asp