

INSTITUT DES SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT
(Université du Québec À Montréal)

Synthèse Environnementale
(ENV 9402)

**LES ORGANISMES GÉNÉTIQUEMENT MODIFIÉS
(OGM) ET LA RÉSISTANCE AUX PESTICIDES**

Rapport présenté comme exigence partielle du doctorat
en sciences de l'environnement

Par:
Dominique Fleury, M.Sc., Agronome
(FLED23086808)

Décembre 2003

RÉSUMÉ

La productivité agricole nécessite des techniques pour réduire les dommages des ravageurs en agriculture. Actuellement, selon l'argent investi pour combattre les ravageurs, les deux principaux moyens de lutte contre les ennemis des cultures sont: les pesticides et les OGM. La répétition, dans le temps, d'un même outil de régulation des populations permet le développement de résistance chez les individus combattus. Par conséquent, à eux seul, les pesticides ou les OGM sont voués à l'échec à long terme. Il faut donc utiliser différentes techniques pour éviter ou retarder l'apparition de résistance chez les ravageurs. La lutte intégrée est un amalgame de plusieurs techniques permettant de retarder au maximum le développement de résistance chez les ennemis des cultures.

Mots Clés: Pesticides, OGM, résistance, lutte intégrée, agro-écosystème, environnement, relations plantes-ravageurs et écologie.

TABLE DES MATIÈRES

1. Introduction	1
2. Les pesticides	2
2.1 Définition	2
2.2 Historique	2
2.3 Importance	3
2.4 Apparition de résistance	4
3. Les Organismes Génétiquement Modifiés (OGM)	5
3.1 Historique et importance	5
3.2 Comment obtient-on des cultivars transgéniques?	6
3.3 Comment cela fonctionne-t-il?	7
➔ 3.3.1 Création d'OGM résistants aux insectes	8
➔ 3.3.2 Création d'OGM résistants à certains herbicides	8
4. Les OGM et leurs effets sur les populations ciblées	9
4.1 Insectes nuisibles et résistances	9
➔ 4.1.1 <i>Ostrinia nubilalis</i>	9
➔ 4.1.2 <i>Leptinotarsa decemlineata</i>	10
➔ 4.1.3 <i>Heliothis virescens</i>	10
4.2 Mauvaises herbes et résistances	11
4.3 Pathogènes (champignons, bactéries et virus)	12
5. Les OGM et leurs effets sur les individus non ciblés	13
5.1 Concept	13
5.2 Ennemis naturels (auxiliaires)	14
➔ 5.2.1 Parasitoïdes	15
➔ 5.2.2 Prédateurs	16
5.3 Pollinisateurs	18
5.4 Exemple du monarque dans le maïs <i>Bt</i>	20
5.5 Étude de plein champ avec des cultivars résistants aux herbicides	22
5.6 Micro et macro-faune du sol	24
5.7 Mammifères	26
6. Évaluation des risques toxicologiques et/ou écologiques des OGM	26
7. Pesticides vs OGM	31
8. Comment gérer les problèmes de résistance chez les ravageurs?	33
9. L'utilité des OGM dans la lutte intégrée	36
10. Discussion et conclusion	39

REMERCIEMENTS

L'auteur tient à remercier Charles Vincent (Agriculture et Agro-alimentaire Canada), Yves Mauffette (Université du Québec À Montréal), Paul Albert (Université Concordia) et Josiane Paré (Université de Picardie Jules Verne) pour leurs commentaires suites à la lecture de ce travail.

J'aimerais également souligner les précieux commentaires reçus par Isabelle Lavoie (Club Agro-Environnemental du Regroupement des Agriculteurs en Amélioration Continue) ainsi que ceux reçu par Claudine et Joseph Fleury.

Merci à tous.

LISTE DES FIGURES

Figure 1: Dissémination des pesticides dans l'agro-écosystème	5
Figure 2: Transfert de gènes avec <i>Agrobacterium tumefaciens</i>	7
Figure 3: Pistolet injecteur de particules d'ADN dans les tissus végétaux	7
Figure 4: Système à trois niveaux trophiques	14
Figure 5: Processus général d'évaluation et de gestion des risques	27

1. INTRODUCTION

Veni, vidi, vici (je suis arrivé, j'ai vu, j'ai conquis)... c'est ainsi que l'on pourrait résumer l'arrivée de ravageurs dans les cultures. Les agronomes et les chercheurs se doivent de combattre les ennemis des cultures pour permettre une production d'aliments sains et de qualité. Ils exerceront leur profession dans l'intérêt de la société. Comme la science est en constante évolution, elle développera de nouveaux outils dont l'efficacité sera supérieure aux moyens de lutte utilisés couramment. Par ailleurs, le «grand public» a droit à une information objective, complète et transparente sur les activités du monde agricole (Stäubli, 1996).

Ce travail permettra une familiarisation de l'utilisation des OGM et des pesticides dans les milieux ruraux. Pour obtenir de bonnes récoltes, tant pour le rendement que pour la qualité, il faut que les producteurs agricoles protègent leurs cultures. Actuellement, les agriculteurs ont un nombre restreint de techniques pour gérer les problèmes causés par les mauvaises herbes, les insectes et les pathogènes. Les pesticides et les plantes transgéniques sont les deux outils les plus communément utilisés par les producteurs pour réduire les populations d'ennemis des cultures. Sur la base d'articles scientifiques, on évaluera ces deux moyens de lutte pour combattre les ravageurs. Comme il s'agit d'un travail à portée scientifique, on traitera peu des aspects d'éthique relatifs aux OGM tels que retrouvés dans les débats médiatiques d'aujourd'hui, ainsi que des questions concernant les effets que peuvent avoir les OGM sur la santé des êtres humains qui se nourrissent de ces végétaux. Dans le cadre de ce travail, nous nous concentrerons uniquement sur les aspects agronomiques.

Ce travail est divisé en neuf parties. Nous traiterons des pesticides, des Organismes Génétiquement Modifiés (OGM), de l'effet des OGM sur les ravageurs et de leurs effets possibles sur les organismes utiles (ex. abeilles). Ensuite, nous aborderons l'évaluation des risques potentiels des OGM sur certaines composantes de l'environnement et nous poursuivrons par une comparaison entre les pesticides et les OGM. On exposera également les techniques et les moyens dont on dispose pour réduire l'apparition de résistance des ennemis des cultures. Finalement, on discutera et conclura sur les deux outils présentés ici pour combattre les problèmes des ravageurs dans les cultures commerciales.

2. LES PESTICIDES

2.1 Définition:

Au Canada, selon la *Loi sur les produits antiparasitaires*, un pesticide est défini comme suit: «Produit, dispositif, organisme, substance ou chose qui est fabriqué, représenté, vendu ou utilisé comme un moyen en vue de contrôler, empêcher, détruire, amoindrir, attirer ou repousser, directement ou indirectement un parasite» (Fortin, 1998).

Dans le secteur agricole, les pesticides utilisés sont répartis dans l'une des trois grandes catégories suivantes: les herbicides, les insecticides et les fongicides servant à contrôler les pertes dues aux mauvaises herbes, aux insectes et aux champignons respectivement.

2.2 Historique:

Les Romains, les Grecs et les Chinois utilisaient déjà des végétaux ou extraits de plantes avec du soufre et de l'arsenic (Philogène *et al.*, 2002). C'est vers la fin de la deuxième guerre mondiale que l'utilisation des pesticides devint une méthode de gestion des ennemis des cultures.

Le dichloro-diphenyl-trichloro-ethane (DDT) a été synthétisé par un chimiste allemand en 1874, mais c'est seulement en 1939 qu'on découvre ses propriétés insecticides (Carson, 1962). C'est à Bâle, en Suisse, que le chercheur Paul Müller conçoit le premier pesticide de synthèse. Cette réalisation lui vaudra le prix Nobel de médecine en 1948 (Casida et Quistad, 1998). Ainsi, l'ère des pesticides commence par l'introduction commerciale de l'insecticide DDT, en 1946 (Metcalf, 1980). Depuis, le nombre de pesticides a augmenté substantiellement. Environ 5600 pesticides sont actuellement homologués par le gouvernement canadien (<http://www.hc-sc.gc.ca/pmra-arla/francais/index-f.html>).

La lutte chimique vient changer les relations ancestrales qui existaient entre les plantes et les herbivores (ex. insectes). L'agriculture a débuté il y a 10000 ans (Harlan, 1992), l'utilisation des pesticides était quasi nulle jusqu'au milieu du 20^{ème} siècle. Sans pesticides, les plantes ont développé une multitude de mécanismes pour se protéger contre les herbivores

(Southwood, 1973). En réponse à ces défenses végétales, les ennemis des cultures ont développé des moyens pour contourner ces mécanismes (Strong, 1979; Thompson et Head, 2001). Les végétaux très visibles ont des défenses quantitatives capables de réduire leurs digestibilités, alors que des végétaux moins visibles auront des défenses qualitatives avec un principe de toxines (Maufette, 1992).

Les pesticides à larges spectres d'action créent un déséquilibre entre les populations composant les agro-écosystèmes. Pickett et Patterson (1953) relatait la difficulté des ennemis naturels à se maintenir dans un environnement perturbé après une application de pesticide. En effet, les auxiliaires ont été perturbés par les traitements pesticides et à cause de cela les ravageurs sont devenus un problème plus rapidement.

Les applications de pesticides chimiques sont devenues les formes dominantes de contrôle des ravageurs depuis les 50 dernières années (Thomas, 1999). Nous observons les trois phases suivantes: l'ère de l'optimisme de 1946 à 1962; l'ère du doute de 1962 à 1976 et l'ère de la lutte intégrée de 1976 à aujourd'hui (Metcalf, 1986). La fin de la période optimiste est marquée par Rachel Carson et la publication de son livre «*Le Printemps Silencieux*». Cet ouvrage met en doute l'usage des pesticides en agriculture. Carson pose à la communauté scientifique des questions sur les notions de risques et de bénéfices des produits phytosanitaires (Metcalf, 1980).

2.3 Importance:

Les pesticides sont pulvérisés pour résoudre un problème perçu ou réel (Leroux *et al.*, 2000). De 1945 à 1980, la «révolution verte» a permis de doubler la production globale de grains tout en permettant de réduire les pénuries de nourriture (Tilman *et al.*, 2001) face à une population humaine en pleine explosion démographique. Néanmoins, cet accroissement des denrées alimentaires a été réalisé au prix d'importants coûts environnementaux (Tilman, 1999).

On estime les pertes mondiales dues aux ennemis des cultures (insectes, nématodes, maladies et adventices) à 300 milliards \$ US par année, soit, entre 30 et 40% de son potentiel de production en nourriture humaine, animale et en fibres (Thomas, 1999).

Les ventes mondiales de pesticides atteignent annuellement la somme de 30,2 milliards de \$ US (Jutsum *et al.*, 1998; Warrior, 2000). Les pesticides biologiques représentent environ 1% de ce montant, les insecticides comptent pour plus de 94% de ce marché biologique avec plus de 90% basés sur la bactérie *Bacillus thuringiensis* (Warrior, 2000). Au Québec, les herbicides sont les pesticides les plus utilisés, suivi par les fongicides et les insecticides (<http://www.menv.gouv.qc.ca>).

2.4 Apparition de résistance:

Les gènes exprimant la résistance chez un individu sont récessifs et le taux de mutation pour générer des allèles résistants sont bas (Darboux *et al.*, 2002). On distingue trois mécanismes de résistance qui se traduisent par des modifications biochimiques, physiologiques et comportementales (Sparks *et al.*, 1989; Gatehouse et Gatehouse, 1998). Par exemple, les insectes résistants peuvent être physiologiquement capables de détoxifier plusieurs composés à l'aide du cytochrome P450, situé dans l'intestin (Scott et Wen, 2001). Les populations résistantes ont généralement une capacité de reproduction moins élevée, une fécondité moindre et un taux de fertilité inférieur. De plus, en absence de pression de sélection par les pesticides, les gènes exprimant la résistance tendent à diminuer (Roush et Daly, 1990). Donc la résistance a un coût écologique important pour l'organisme qui la développe.

Les techniques de pulvérisation des pesticides sont imparfaites, les pesticides eux-mêmes sont mobiles sur et dans la plante et il y a des pertes dans l'agro-écosystème (fig. 1). Par conséquent, la dose absorbée par les ravageurs ciblés est variable (Shaw, 2000). Georgiou (1990) signale, dès 1908, l'apparition de résistance. Cependant ce phénomène est demeuré minime jusqu'en 1947, un an après la mise en marché du DDT, date à laquelle le premier cas de résistance à un insecticide chez la mouche domestique, *Musca domestica*, a été rapporté (Haubruge, 1992). Depuis, il y a approximativement 100 espèces résistantes aux fongicides, 100 aux herbicides et 600 aux insecticides (Brown, 1996). Les forces de la pression de sélection exercées par les produits chimiques de synthèse démontrent très bien l'énorme plasticité des organismes (Nadakavukaren, 1995). La plasticité s'exprime en fonction des facteurs suivants: la taille (ou le poids) des adultes, le temps de développement et la

croissance, les connections entre le cycle de vie du ravageur et de la plante hôte, le choix des plantes hôtes et l'environnement saisonnier (Nylin et Gotthard, 1998). Dans toutes les populations de ravageurs on a observé une diminution de l'efficacité des traitements antiparasitaires utilisés pendant une longue période (Heinrich et Hergt, 1993).

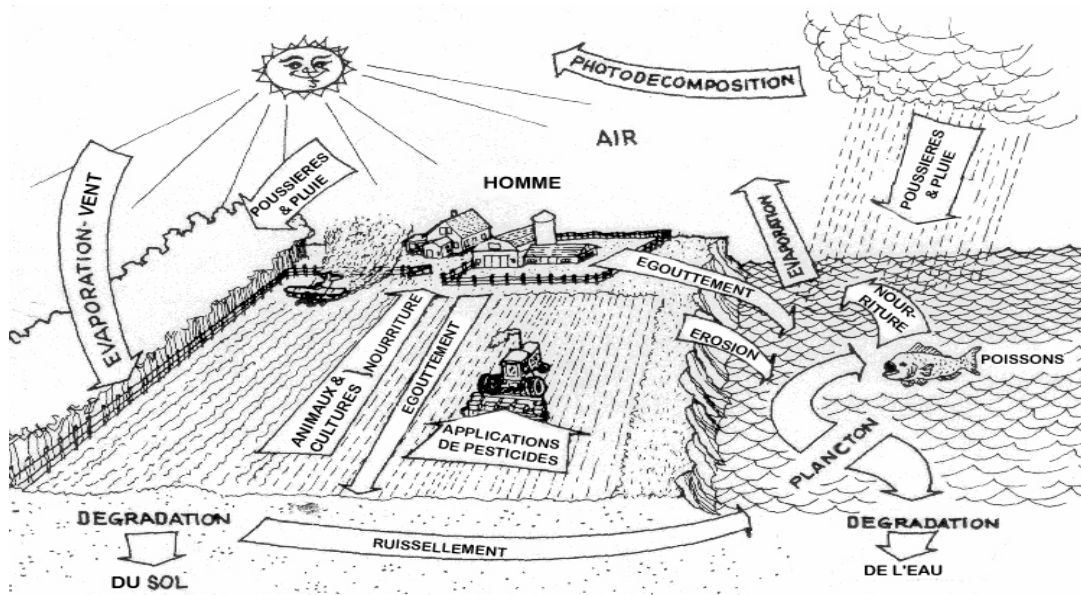


Figure 1: Dissémination des pesticides dans l'agro-écosystème (d'après Metcalf (1986) et adapté par Tremblay (2003)).

3. LES ORGANISMES GÉNÉTIQUEMENT MODIFIÉS (OGM)

3.1 Historique et importance des OGM:

En 1984, le premier rapport faisant état d'un plant transgénique de tabac fût publié (Philogène *et al.*, 2002). Depuis la transformation de ce plant transgénique, les nouvelles conceptions d'OGM ont été mise au point à un rythme soutenu et accéléré. Un peu plus de 10 ans plus tard, en 1996, la commercialisation de végétaux transformés génétiquement débute en Australie et aux États-Unis (Roush, 1997; Greenplate, 1999).

Quoique l'opinion publique européenne soit contre l'utilisation des OGM à des fins commerciales il y avait, en 2002, 25000 ha de maïs *Bt* semés en Espagne (Naïbo et Marque, 2003).

Depuis 1996, la surface totale des OGM cultivés en plein champ a augmenté de plus de 30 fois et la superficie actuellement emblavée par ces «nouveaux» végétaux est de 52 millions ha, qui sont cultivés par plus de 5,5 millions d'agriculteurs (Nap *et al.*, 2003). Il est prévu que le marché mondial des OGM sera de 8 milliards en 2005 et de 25 milliards en 2010 (Shelton *et al.*, 2002). En 2001, les cultivars résistants aux herbicides et aux insectes représentaient respectivement 40,6 millions et 7,8 millions ha (Nap *et al.*, 2003). Les superficies restantes, sont celles qui expriment à la fois le gène de résistance aux herbicides et aux insecticides.

L'industrie travaille également sur le développement d'arthropodes transgéniques (ex. acarions) résistants aux pesticides. En effet, en développant des ennemis naturels résistants aux pesticides, il serait possible de continuer à faire des traitements sans réduire le nombre d'auxiliaires (Hughes *et al.*, 1996; Casida et Quistad, 1998; Hoy, 2000). Il y a également ce que l'on appelle "l'agriculture moléculaire" où l'on transforme génétiquement des plantes pour produire des protéines destinées à entrer dans la composition de médicaments pharmaceutiques (Ma *et al.*, 2003). Pour le moment, aucun de ces deux types de produit est disponible sur le marché.

3.2 Comment obtient-on des cultivars transgéniques?

La production de culture OGM est obtenue soit à l'aide d'*Agrobacterium tumefaciens* utilisant le Ti-plasmide comme vecteur (fig. 2), soit à l'aide d'un pistolet injectant des particules d'ADN, sur lesquels on a adsorbé les gènes à transférer à l'intérieur des cellules végétales (fig. 3). Les plantes transgéniques ont principalement trois vocations: commerciale (ex. valeur nutritive accrue), agronomique (ex. résistance aux herbicides) et industrielle (ex. neutraceutiques) (Michaud, 2000).

3.3 Comment cela fonctionne-t-il?

Aujourd'hui, seulement deux types d'OGM sont commercialisés: 1^o les plantes transgéniques résistantes à certains insectes et 2^o les végétaux résistants aux herbicides de contact. Dans cette section, nous traiterons uniquement de ces deux types de culture OGM, en omettant les autres plants transgéniques en développement dans les laboratoires des scientifiques.

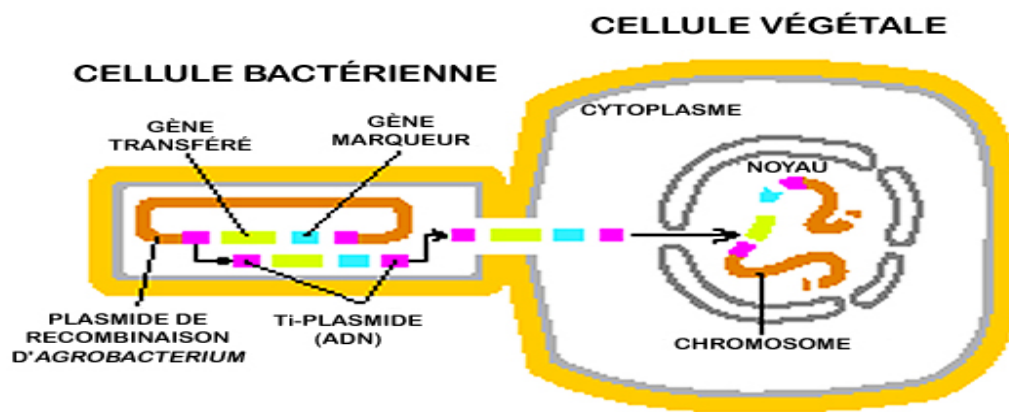


Figure 2: Transfert de gène réalisé à l'aide d'*Agrobacterium tumefaciens* (d'après l'Université Cornell (2000) et adapté par Tremblay (2003)).

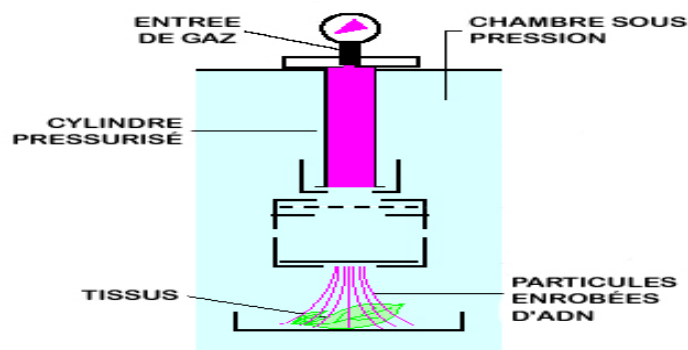


Figure 3: Pistolet injecteur de particules d'ADN dans les tissus végétaux à transformer (d'après l'Université Cornell (2000) et adapté par Tremblay (2003)).

3.3.1 Création d'OGM résistant aux insectes:

Les OGM résistants aux insectes et commercialisés aujourd'hui sont des végétaux capables d'exprimer un gène toxique dérivé de la bactérie *Bacillus thuringiensis* (*Bt*). Le *Bt* est une bactérie gram positive omniprésente dans les sols (Gill *et al.*, 1992). Elle produit un cristal protéique insecticide, la δ -endotoxine, lors de la sporulation. Ces cristaux protéiques responsables de l'empoisonnement de l'insecte sont appelés comme suit: Cry1A pour les lépidoptères et Cry3A pour les coléoptères (Schuler *et al.*, 1998).

La δ -endotoxine ingérée avec les tissus végétaux par les insectes est découpée dans l'intestin moyen en plusieurs molécules. Celles-ci se fixent sur des récepteurs spécifiques qui sont à la surface des cellules de l'épithélium intestinal. La δ -endotoxine réalise des perforations dans les membranes en entraînant une mort rapide de l'individu par septicémie (Naïbo et Marque, 2003). Ce processus comporte quatre étapes: solubilisation, activation, attachement aux sites récepteurs et formation de toxine (Trisyono et Whalon, 1997).

3.3.2 Création d'OGM résistant à certains herbicides:

La résistance aux herbicides doit permettre aux plantes transformées d'assimiler le glyphosate (Round-Up™) et/ou du glufosinate ammonium (Liberty Link™), deux produits non sélectifs appliqués en post-levée (CPVQ, 2000). Il s'agit donc de produire des souches de *Salmonella typhimurium* résistantes aux glyphosate, à l'aide d'une mutation du gène de l'EPSP synthétase, et de les introduire dans le matériel végétal à transformer. Le glyphosate, qui se comporte comme un inhibiteur compétitif du phosphoenolpyruvate, induit les trois perturbations suivantes: diminution de la teneur en chlorophylles, diminution de la teneur en auxine et diminution de l'absorption du potassium (K^+), du calcium (Ca^{++}) et du magnésium (Mg^{++}) (Scala et Gauvrit, 1991).

4. LES OGM ET LEURS EFFETS SUR LES POPULATIONS CIBLÉES

4.1 Insectes nuisibles et résistances:

Sur le marché, il existe trois cultures OGM pour contrôler les insectes ravageurs, soit: le maïs, la pomme de terre et le coton. Elles servent principalement à contrôler la pyrale, le doryphore et la noctuelle verdoyante.

4.1.1 *Ostrinia nubilalis* Hübner (Lepidoptera: Pyralidae):

La pyrale du maïs est un insecte extrêmement polyphage capable de se nourrir sur 223 plantes hôtes (Bourguet *et al.*, 2000). Ce ravageur est un problème majeur dans la culture de maïs, *Zea mays* L., en Europe et en Amérique du Nord (Fearing *et al.*, 1997; Huang *et al.*, 1997). Par exemple, aux États-Unis, ses dégâts (pertes et coûts du contrôle) causent des pertes de plus d'un milliard de \$ US par année (Zangerl *et al.*, 2001). *O. nubilalis* est l'insecte principalement ciblé dans l'amélioration génétique de la culture de *Z. mays* (Huang *et al.*, 1999a) pour diminuer les risques de résistance chez ce ravageur.

Des colonies de *O. nubilalis*, élevées sur des diètes contenant la toxine du *Bt*, sont devenues résistantes à 42 et 67 fois la dose entre la septième et vingtième génération respectivement, avant d'atteindre un plateau (Huang *et al.*, 1999b; Huang *et al.* 1999c). De plus, Huang *et al.* (1999a) observe que le cinquième stade larvaire a une CL₅₀ et une CL₉₀ de 98,1 et 168,2 fois plus élevés, respectivement, que le premier stade larvaire. Dans une étude effectuée au Nebraska par Siegfried *et al.* (1995), des pyrales du maïs ont été récoltées dans cinq lieux géographiques différents pour tester leurs niveaux de résistance au *Bt* et la population la plus résistante avait des valeurs de CL₅₀ jusqu'à cinq fois plus importantes que la population la plus sensible. Finalement, une étude menée par Bourguet *et al.* (2000) rapporte que les adultes de *O. nubilalis* étaient capables de s'accoupler au hasard sur de grandes distances (plusieurs centaines de kilomètres) mais que, les pyrales du maïs trouvées sur d'autres plantes hôtes que *Z. mays* pouvaient constituer des sous-populations qui ne se croisent pas avec les populations retrouvées dans le maïs.

4.1.2 *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera: Chrysomelidae):

Le doryphore de la pomme de terre est un insecte nuisible affectant le rendement et diminuant la qualité des récoltes de la pomme de terre. En 1952, ce ravageur était déjà résistant au DDT et, il a développé depuis une résistance aux pesticides suivants: arsenic, organochlorés, carbamates, organophosphorés et pyréthrinoides (Alyokhin et Ferro, 1999a). Pour limiter les pertes de *L. decemlineata*, les agriculteurs utilisent de plus en plus des cultivars transgéniques capables de produire la δ -endotoxine Cry3A dans leur feuillage (Alyokhin et Ferro, 1999b).

Une population de doryphores, soumise à une pression de sélection en laboratoire, a développé une résistance au *Bt* 293 fois supérieure à une colonie qui présentait un bagage génétique similaire (Trisyono et Whalon, 1997). Néanmoins, le développement de cette résistance implique un coût écologique important pour cet insecte. En effet, les mâles résistants copulaient cinq fois moins et les femelles résistantes produisaient respectivement 340 œufs et 106 larves de moins. De plus, à la fin de l'hiver et après la diapause, la souche résistante générait deux fois moins d'insectes survivants (Alyokhin et Ferro, 1999c). Malgré ces désavantages, les œufs des populations résistantes avaient une viabilité de quelques heures de plus que les œufs d'individus non résistants (Trisyono et Whalon, 1997).

Les individus sensibles, se nourrissant continuellement sur les feuilles de plants transgéniques, expriment les trois symptômes suivants: mortalité élevée, muscles des ailes atrophiés et aucune production d'œufs (Alyokhin et Ferro, 1999a). Quoique l'application d'aldicarbe (Temik™) à raison de 3,37 kg de matière active ha⁻¹ assurerait un meilleur contrôle de ce ravageur, le *Bt* permettrait un contrôle de bon à excellent du doryphore tout en permettant un taux de survie des prédateurs hétéroptères et des autres organismes utiles beaucoup plus élevés (Lacey *et al.*, 1999).

4.1.3 *Heliothis virescens* Fabricius (Lepidoptera: Noctuidae):

Un des principaux ravageurs présent dans le coton est la noctuelle verdoyante. Cette culture a également été transformée, de sorte que la δ -entoxine Cry1A contrôle certains insectes nuisibles s'attaquant à ses tissus. Peck *et al.* (1999) concluent qu'il faut suivre avec

attention le potentiel de résistance de ce lépidoptère, sinon l'outil «OGM» pour contrôler les dommages de cet insecte ne pourra pas durer face à son potentiel de résistance. Une étude en microscopie électronique indique que l'intestin des larves résistantes de *H. virescens* se rétablit seulement 48 heures après l'intoxication, ce qui n'est pas le cas des larves sensibles (Forcada *et al.*, 1999).

Le développement d'individus résistants apparaît vite dans le coton, parce que cette culture nécessite l'application de pesticides pouvant atteindre jusqu'à 15 traitements par année (Fitt, 2000). L'introduction du coton OGM, comme moyen de lutte, a permis un succès remarquable. En effet, dix ans après l'introduction de cet OGM, Carrière *et al.* (2003) ont observé une suppression de *Pectinophora gossypiella*, un ravageur spécialiste du coton en Arizona. De plus, Greene *et al.* (1999) ainsi que Cannon (2001) ont remarqué que l'utilisation de plants transgéniques occasionnait une diminution des traitements pesticides. Cependant, cette baisse du nombre de traitements a eu pour effet de libérer une niche écologique et, par conséquent, certaines populations d'autres insectes phytophages tels que la punaise verte (*Nezara viridula*) ou la punaise terne (*Lygus lineolaris*) ont connu une recrudescence.

4.2 Mauvaises herbes et résistances:

En 2001, 77% des OGM semés sur la planète étaient des cultivars résistants aux herbicides. En effet, les agriculteurs ont emblavé les cultures OGM suivantes: soya (33 millions ha), canola (2,7 ha), coton (2,5 millions ha) et maïs (2,1 millions ha) (Nap *et al.*, 2003). Au Canada, les variétés de canola transgéniques occupent 75% des superficies semées (Chèvre *et al.*, 2001).

La résistance face à un herbicide est définie comme étant l'habilité d'une population de mauvaises herbes à survivre à une application d'herbicide qui est normalement mortelle pour la vaste majorité des individus de cette population (Powles *et al.*, 1998). Depuis 1974, le glyphosate est utilisé à travers le monde et aucun cas de résistance n'est apparu, avant 1996, dans des conditions de plein champ (Perez et Kogan, 2003). En effet, dès 1996, des scientifiques australiens répertorient le premier biotype résistant au glyphosate, il s'agissait de *Lolium rigidum* et, un an plus tard, en Australie un deuxième cas de résistance de la même

espèce est répertorié. En 2003, il existe six espèces de mauvaises herbes (*Conyza bonariensis*, *Conyza canadensis*, *Eleusine indica*, *Lolium multiflorum*, *Lolium rigidum*, *Plantago lanceolata*) résistantes au glyphosate. Elles sont réparties dans cinq pays: Australie, États-Unis (Delaware, Tennessee, Indiana, Maryland, New Jersey, Ohio, Arkansas, Mississippi, Caroline du Nord et Californie) Afrique du Sud, Chili et Malaisie (<http://www.weedscience.org/in.asp>).

Des inquiétudes concernant les OGM résistants aux herbicides sont apparues. Une propagation des gènes de résistance aux adventices faisant partie de la même famille (ex. canola et moutarde sauvage) serait possible. En effet, en laboratoire, il a été possible de créer des hybrides entre le canola et les mauvaises herbes suivantes: la navette, la roquette bâtarde, la ravenelle et la moutarde des champs (Chèvre *et al.*, 2001). Les insectes pollinisateurs ont la possibilité de transporter ces traits génétiques et, par conséquent, rendre le désherbage plus problématique pour les agriculteurs devant contrôler leurs champs contre ces populations (Darmency, 1996). L'isolement des cultures transgéniques pour stopper le transfert de gènes non désirables vers les plantes indigènes n'est pas économiquement réalisable car les pollinisateurs auront toujours la possibilité de butiner les OGM et de disperser, sur de grandes distances des gènes «étrangers» (Manasse, 1992). Comme l'échappée de pollen transgénique est inévitable, il serait plus souhaitable de se tourner vers leur potentiel d'invasion ou de migration pour étudier leurs effets sur les milieux naturels et/ou dans les agro-écosystèmes (Kareiva *et al.*, 1994).

Selon Stewart *et al.* (2003), la domestication des gènes causerait une plus grande réduction de *fitness* (croissance, taille, fécondité) s'ils sont transférés aux adventices, en comparaison aux autres plantes sauvages. Par conséquent, ces gènes nouvellement introduits peuvent diminuer le potentiel d'invasion des mauvaises herbes et mener à une mauvaise adaptation.

4.3 Pathogènes (champignons, bactéries, virus):

Agrios (1988) écrivait qu'aucune transformation génétique, pour transformer des plantes résistantes aux pathogènes, avait été accomplie en combinaison hôte-pathogène.

Depuis, les choses ont bien changé quoiqu'il n'y a encore aucun OGM commercialisé dans cette catégorie. En grandes cultures nous devrions voir apparaître sous peu les premiers cultivars résistants aux pathogènes suivants: *Sclerotinia sclerotirum* (sur le soya), *Fusarium graminearum* (sur le maïs), *Rhizoctonia* (sur la luzerne et le canola) et *Phytophthora* (sur le soya et la luzerne). En effet, plusieurs chercheurs d'Agriculture et Agro-alimentaire Canada (AAC) en partenariat avec plusieurs universités canadiennes ont débuté des travaux dans ce sens (Rioux et Voldeng, 1999; Wang *et al.*, 1999; Wang et Fristensky, 2001).

En horticulture, des cultivars transgéniques devraient bientôt être commercialisés pour lutter contre *Rhizoctonia solani* dans le tabac (Broglie *et al.*, 1991). Pour les pommes, les chercheurs s'activent à trouver un moyen afin de contrôler les dégâts occasionnés par la tavelure, *Venturia inaequalis*, la maladie la plus répandue dans les vergers de pommiers à travers le monde (Bolar *et al.*, 2000; Bolar *et al.*, 2001; Dilworth *et al.*, 2003).

Le gène AO (active oxygen), mis en évidence par Suszkiw (1997a), permet à une plante de reconnaître l'attaque d'une bactérie et émet un signal aux cellules pour augmenter la production de lignine afin de ralentir le passage de la bactérie à travers les parois cellulaires. Le gène AO peut également envoyer des stimuli pour accélérer la dégénérescence de ces cellules attaquées par les ravageurs. Par conséquent, la progression de la bactérie à l'intérieur des tissus végétaux est bloquée puisqu'elle n'a plus la nourriture nécessaire pour croître et se reproduire.

5. LES OGM ET LEURS EFFETS SUR LES POPULATIONS NON CIBLÉES

5.1 Concept:

Idéalement, la toxicité des OGM sur les individus non ciblés devrait être nulle dans l'environnement. Seul les ravageurs nuisibles devraient être contrôlés (Meeusen et Warren, 1989). Cependant, est-ce vraiment le cas?

La figure 4 illustre trois niveaux trophiques, soit: 1^o le niveau de la culture transgénique (plantes productrices), 2^o le niveau ennemis des cultures (larves herbivores) et 3^o le niveau auxiliaire (prédateurs, parasitoïdes, etc.).

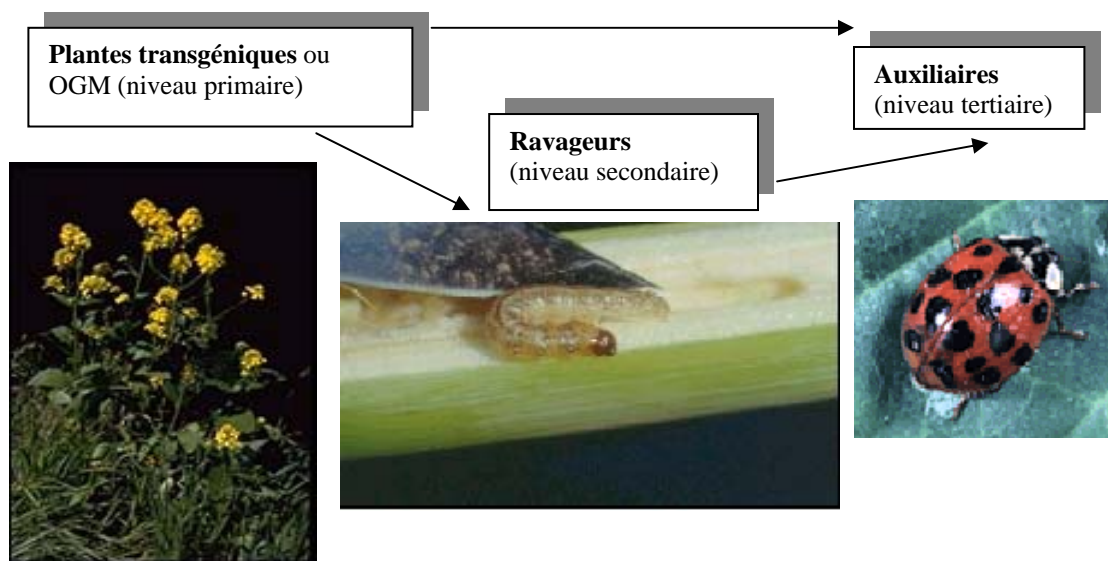


Figure 4: Système à trois niveaux trophiques.

Nous sommes en présence de cultures OGM pouvant éventuellement affecter les organismes utiles nécessaires au bon fonctionnement de l'agro-écosystème, de façon directe et/ou indirecte. L'effet direct serait dû à l'ingestion de toxines par des organismes utiles, comme les abeilles. Les effets indirects peuvent appartenir à deux grands axes: 1^o une expression phénotypique (= génotype + environnement) d'un plant transgénique permettant de changer la réponse des individus non ciblés (ex. décomposeurs); ou 2^o des changements (physiologiques, biochimiques ou comportementaux) du ravageur ciblé pouvant induire un impact sur les organismes non visés (Malone et Burgess, 2000). Cette dernière situation est également nommée interaction tri-trophique (Birch *et al.*, 1999) où, par exemple, un plant de laitue (1^{er} niveau) serait piqué par un puceron (2^{ème} niveau) qui, à son tour, servirait de nourriture à une coccinelle (3^{ème} niveau).

5.2 Ennemis naturels (auxiliaires):

Les trois principales voies par lesquelles les ennemis naturels peuvent être affectés sont: 1^o un changement comportemental (ex. la séquence des mouvements, la façon de se nourrir ou de pondre peut changer la production de composés chimiques volatils émis par la

plante servant à localiser les proies de l'auxiliaire); 2^o un changement physiologique (ex. un développement plus lent chez les herbivores peut augmenter la fenêtre de prédation d'un parasitoïde) et 3^o le niveau de la population du ravageur affectant le nombre d'ennemis naturels (ex. si la mortalité des ravageurs augmente ou que sa fécondité diminue, la population d'insectes nuisibles diminue et, la taille des populations d'auxiliaires sera affectée) (Malone et Burgess, 2000). On discute ci-après les effets que les cultures OGM ont sur deux grandes classes d'ennemis naturels, les prédateurs et les parasitoïdes.

5.2.1 Parasitoïdes:

Ce sont souvent des hyménoptères qui sont utilisés en lutte biologique contre les ravageurs. Les parasitoïdes confèrent une spécificité élevée à la relation parasitoïde-hôte (Régnière et Griffiths, 1992).

Ashouri *et al.* (2001) ont comparé les performances du parasitoïde *Aphidius nigripes* se développant dans le puceron *Macrosiphum euphorbiae*. Les pucerons nourris sur des plants de pomme de terre exprimaient la δ -entoxine Cry3A *Bt* ou l'inhibiteur de protéinase Oryzacystatine I (OCI). Comparée au témoin, la survie des parasitoïdes immatures et la taille des adultes étaient réduites lorsque les *A. nigripes* se développaient sur des *M. euphorbiae* nourris à l'aide de pomme de terre *Bt*. Inversement, la taille et la fécondité des parasitoïdes augmentaient, par rapport au contrôle, lorsqu'ils étaient nourris avec des pucerons élevés sur des pommes de terre OCI.

Aphidius ervi et *Aphelinus abdominalis* sont deux espèces de parasitoïdes très répandues en Europe et disponibles commercialement pour lutter contre les pucerons de la pomme de terre (Couty *et al.*, 2002). *A. abdominalis* a eu une longévité des adultes de la F1 significativement diminuée, car nourris avec des pucerons plus petits et intoxiqués sur des plants OGM de pomme de terre exprimant le gène GNA. Un effet indirect a également été observé en ce qui concerne le *sex ratio* (nombre de mâles plus élevé) et le développement larvaire (poids des adultes moins élevé). Par contre, sur *A. ervi* les adultes se nourrissent de miellat et il a été démontré que la durée de vie des adultes diminuait lorsque la concentration de GNA augmentait dans le plant de pomme de terre (Couty *et al.*, 2002).

Jonhson *et al.* (1997) ont étudié le comportement du parasitoïde *Campoletis sonorensis* Cameron (Ichneumonidae) en présence du ravageur *H. virescens* dans la culture du tabac contenant le gène toxique *Bt*. Cette étude a observé une diminution du parasitisme de *C. sonorensis*. Une autre étude, avec la même souche de *Bt* et avec le même ravageur, réalisée par Johnson et Gould (1992), arrive à la conclusion que le parasitisme de *C. sonorensis* augmente sur les plants de tabac modifiés. Cette contradiction est due à la différence de temps d'exposition dans les deux protocoles, soit de 2 à 14 jours en champ et de 1 à 4 heures en laboratoire. Dans les champs, le mouvement des larves est quelques fois retardé sur les plants toxiques. Sur une période de plusieurs jours, une augmentation de la période de vulnérabilité du ravageur peut avoir contrebalancé l'effet d'une diminution d'efficacité du parasitoïde lors de la recherche de sa proie.

Orr et Landis (1997) ont comparé les différences de densité, de parasitisme et de prédation de deux parasitoïdes *Eriborus terebrans* Gravenhorst (Ichneumonidae) et *Macrocentrus grandii* Goidanich (Braconidae) sur les larves de la pyrale du maïs. Les résultats ne furent pas significativement différents entre les plants transgéniques et non transgéniques.

5.2.2 Prédateurs:

Les prédateurs d'insectes ont un choix taxonomique de proies plus élevé que les parasitoïdes. Pour cette raison, les arthropodes prédateurs se retrouvent parmi les entomophages intéressants en lutte biologique (Tourneur *et al.*, 1992).

Une étude, menée en champ, indique que le gène Cp-II exprimé dans les plants de tabac, pour contrôler une infestation de papillons du vers de l'épi du maïs (*Helicoverpa zea* Boddie), n'a pas causé de tort aux prédateurs des familles Nabidae, Aphididae et Chrysomelidae (Malone et Burgess, 2000). Selon d'autres études, l'inhibiteur de protéine cystéine est exprimé par certains tissus de culture OGM et peut avoir le potentiel d'affecter quelques prédateurs, soit directement par ingestion (les coccinelles sont connues pour ingérer du pollen quand les proies sont rares), soit indirectement via l'ingestion de pucerons (Malone et Burgess, 2000). Le gène Cp-II n'est pas disponible pour la vente auprès des producteurs agricoles.

Selon Schuler *et al.* (1999), quand le puceron vert du pêcher (*Myzus persicae*) a été élevé sur des plants de pomme de terre transformés et exprimant la lectine GNA, la fécondité de la coccinelle à deux points (*Adalia bipunctata*) est réduite de 38%. Par contre, ils n'ont observé aucune réduction de la consommation des proies. Lorsque des *L.decemlineata* sont élevés sur des plants transgéniques exprimant la protéine OC-I, la punaise bimaclée (*Perillus bioculatus* Fabricius (Pentatomidae)) attaquerait plus rapidement et aurait un effet de prédation plus important que sur des plants témoins (Schuler *et al.*, 1999). Ce gène de lectine GNA n'est pas commercialisé pour l'instant.

En laboratoire, Pilcher *et al.* (1997) ont étudié trois espèces de prédateurs: la coccinelle (*Coleomegilla maculata* DeGeer (Coccinellidae)), la punaise (*Orius insidiosus* Say (Anthocoridae)) et chrysope verte (*Chrysoperla carnea* Stephens (Chrysopidae)). Ils n'ont pas observé d'effets négatifs sur leur développement pré-imaginal ainsi que sur leur survie avec des plants de maïs exprimant la protéine Cry1Ab dérivée du *Bt* (Berliner) *kurstaki*. L'abondance de *O. nubilalis* n'a pas été affectée. Le nombre de prédateurs observés avant, pendant et après la perte de pollen suggère que les grains de pollen n'affectent pas la prédation dans les champs de maïs. Les chercheurs souhaiteraient réaliser d'autres études pour être en mesure de tester les effets chroniques et reproductifs sur plusieurs générations avant de conclure que le pollen de maïs *Bt* n'a pas d'effet sur les insectes prédateurs. Une autre étude indique que *C. maculata* était plus abondant dans les champs de pommes de terre *Bt* que dans les champs non *Bt* (Riddick et Barbosa, 1998a; Riddick et Barbosa, 1998b). Des applications d'insecticide *Bt* en plein champ ont diminué la prédation des adultes de *C. maculata* et retardé le développement des larves, mais il a fallu augmenter la dose recommandée de dix fois, soit de 20 à 200 ml l⁻¹ (Giroux *et al.*, 1994).

Selon Hilbeck *et al.* (1998), il y aurait un effet néfaste des cultures OGM sur certains prédateurs. On observerait, chez des larves de *C. carnea*, un taux de mortalité de 62% pour les individus mangeant des proies nourries avec des plants de maïs transgéniques, alors qu'on observerait seulement une mortalité de 37 % des larves lorsqu'elles sont nourries avec des plants de maïs non OGM.

Selon Ashouri *et al.* (1998), l'inhibiteur de protéase Oryzacystatine I (OCI), introduit dans les plants de pomme de terre modifiés aurait un effet sur la punaise prédatrice du doryphore (*Perillus bioculatus*). Lorsque ce prédateur est nourri pendant 18 jours avec des proies recevant de 1 à 18 $\mu\text{g jour}^{-1}$ de OCI, la mortalité des individus femelles était négligeable; toutefois, la fertilité, la fécondité et la taille des masses d'oeufs a diminué tout en retardant l'oviposition. Il semblerait toutefois que les prédateurs ont la capacité d'adapter leur métabolisme digestif en présence de protéines toxiques ingérées par leurs proies (Bouchard *et al.*, 2003).

5.3 Pollinisateurs:

Les abeilles, *Apis mellifera* L. (Apidae), contribuent à la pollinisation des petits fruits, des pommiers et des cucurbitacées. Les producteurs agricoles louent des colonies d'abeilles pour polliniser leurs cultures. *A. mellifera* a un impact sur certaines grandes cultures, comme le soya et le canola. Les abeilles domestiques sont très importantes; elles assurent la pollinisation d'environ 90% des vergers (Doucet, 1992).

Des OGM exprimant des inhibiteurs de protéases entomotoxiques ont été testés sur des abeilles. Des produits transgéniques exprimant la protéine BBI ont été testés et aucune différence, avec les témoins, n'a été observée sur le développement (quantité de réserves et de couvain), la santé, les réserves de miel et le métabolisme digestif de *A. mellifera*; néanmoins, il a été démontré que l'apprentissage olfactif diminuait à partir de doses de 1000 $\mu\text{g ml}^{-1}$ BBI (Couty *et al.*, 2002).

Les lectines sont des protéines d'origine végétale qui sont toxiques pour les coléoptères, les lépidoptères, les diptères et les homoptères (Gatehouse *et al.*, 1996). Par conséquent, la lectine (GNA) a intéressé les généticiens travaillant sur les plants transgéniques de pomme de terre. Les toxicités chronique et aiguë de la GNA ont été testées sur des abeilles et aucune différence significative, par rapport au témoin, ont été observées sur la mortalité et l'apprentissage olfactif (Couty *et al.*, 2002).

Les caractéristiques morphologiques d'une plante produisent un effet d'acceptation ou de refus pour les insectes. Ainsi une variation du feuillage dans sa taille, sa forme, sa couleur

ainsi que l'absence ou la présence de sécrétions glandulaires influencent le comportement des insectes (Pedigo, 1996). La pubescence et la dureté des tissus végétaux limitent la mobilité et l'appétit des pollinisateurs. Le nectar, qui est une sécrétion glandulaire de la plante, contient peu d'acides aminés et n'est pas une source importante de protéines dans les plantes cultivées (Malone et Burgess, 2000). Ces caractéristiques peuvent-elles diminuer l'attraction des insectes pollinisateurs? Aucun article démontre des changements dans le comportement des pollinisateurs butinant les cultures transgéniques.

Les insectes sont influencés soit par les caractéristiques physiologiques (ex. trichomes), soit par la production de composés chimiques (ex. phénols, tanins) qui sont métabolisés par la plante. Une étude comparant deux cultivars de canola (OGM ou non) a conclu que des légères différences dans la composition du nectar n'affectait pas les abeilles et que la durée de la floraison ne changeait pas le comportement de *A. mellifera* si la quantité de fleurs disponibles était similaire (Châline *et al.*, 2001).

Cresswell (1994) et Skogsmyr (1994) n'ont vu aucune différence de pollinisation et d'insectes pollinisateurs sur des champs de canola résistant à certains herbicides, ce qui corrobore une étude menée par Picard-Nizou *et al.* (1995) avec du canola résistant à un pathogène où, il n'y avait pas de différences significatives sur le nombre de fleurs visitées par les abeilles et sur la moyenne de temps passé à butiner chaque inflorescence. Cependant, il y avait une différence dans les caractéristiques du nectar, une des lignées transgéniques produisait significativement un plus grand volume de nectar avec un contenu en sucre plus élevé que les autres lignées non OGM.

Lors d'essais menés sur deux variétés de canola (*Brassica napus*) résistantes à un herbicide, Pelletier et De Oliveira (2003) ont observé une augmentation de 38% des visites d'abeilles sur la variété témoin, par rapport à la variété OGM, durant les trois semaines de pleine floraison, une différence significative.

Le pollen est l'unique source de protéines des abeilles. Parce que les abeilles ont une structure sociale complexe, les changements nutritifs peuvent avoir des effets sur toute la colonie. Les études doivent déterminer l'impact de la toxicité du pollen des cultures OGM sur les abeilles, mais elles doivent également comprendre des tests sur les effets possibles à

l'intérieur de la colonie. Aucune étude n'a été publiée concernant les conséquences que pourrait avoir l'inhibiteur de protéase sur les larves, la reproduction des adultes, le développement, les activités de butinage ou encore sur la colonie entière. Une étude suggère que la réduction de la longévité des abeilles, lorsqu'elles sont nourries avec des doses élevées d'inhibiteurs de protéase, résulterait d'une incapacité à digérer la protéine. Ainsi, sans causer la mort, les inhibiteurs de protéase retrouvés dans certains pollens causent des changements d'activités enzymatiques dans l'intestin (Malone et Burgess, 2000). Une investigation plus complète sur ce sujet permettrait de mieux comprendre les interactions plantes – insectes existant entre les pollinisateurs et les hôtes transgéniques. On pourrait ainsi confirmer que les cultures vivrières continueront d'être pollinisées normalement en fournissant des rendements acceptables pour nourrir le nombre croissant d'êtres humains sur cette planète.

5.4 Exemple du monarque dans les champs de maïs *Bt*

Au mois de mai 1999, une correspondance parue dans *Nature* a fait l'effet d'une bombe dans la communauté scientifique en révélant que des feuilles d'asclépiade (*Asclepias curassavica*), une mauvaise herbe fréquente dans les champs de maïs, saupoudrées de pollen de maïs OGM ralentissent le développement et augmentent la mortalité des larves du papillon monarque (*Danaus plexippus*) (Lepidoptera), ce qui n'est pas le cas lorsque les feuilles de cette adventice sont saupoudrées avec du pollen provenant de maïs non transformé génétiquement (Losey *et al.*, 1999).

La communauté scientifique n'a pas tardé à réagir et à approfondir différents aspects de ce dossier. Pendant la saison de végétation 2000, aux États-Unis, moins de 1% de la superficie de maïs *Bt* a été semée avec du pollen exprimant l'événement 176 (Cry1Ab) de Novartis, lequel exprime la δ -endotoxine à des concentrations 40 fois plus élevées que le fait MON810 (Monsanto). La LD₅₀ des larves de monarques exposées à du pollen de *Z. mays* avec l'événement 176 était de 389 grains cm⁻² de pollen (Zangerl *et al.*, 2001).

D'après Oberhauser *et al.* (2001), les larves de monarque sont présentes dans les champs de maïs tard en été lorsqu'une partie des plants de maïs produisent du pollen. Sur les monarques hivernant au Mexique, 92% se nourrissent sur de l'asclépiade. Dans le Midwest,

les habitats non agricoles sont rares, moins de 1%. En Ontario, la présence d'asclépiade dans les milieux naturels est plus fréquente et le risque de contamination des larves du papillon monarque, avec du pollen *Bt* de maïs, est moindre. Les pratiques culturales (ex. herbicides, labour, etc.) réduisent le nombre de plants de *A. curassavica* et, la production de *D. plexippus* en milieu agricole.

Selon Pleasants *et al.* (2001), il est possible de retrouver des grains (90 à 100 μm) de pollen de maïs transportés par le vent sur une distance de 200 m. Les précipitations peuvent délayer jusqu'à 86% du pollen de *Z. mays* que l'on observe sur les feuilles de *A. curassavica*. Ce phénomène est facilité par la faible pubescence des feuilles d'asclépiade qui permet la chute des grains de pollen par la gravité et le vent. L'angle, la surface et la hauteur des feuilles ainsi que l'emplacement des plants dans le champ contribuent à influencer sur le nombre de grains de pollen retrouvés sur le feuillage de l'asclépiade.

D'après Hellmich *et al.* (2001), des analyses ont révélé une quantité 100 fois supérieure de Cry1Ab par rapport aux valeurs retrouvées dans le pollen, dans les tissus verts des plants de maïs OGM. Les deuxième et troisième stades larvaires des monarques sont respectivement 12 et 23 fois plus tolérants à la Cry1Ab que le premier stade larvaire. Dans l'article de Losey *et al.* (1999), les densités de pollen utilisées devaient être de plus de 1000 grains cm^{-2} .

Selon Stanley-Horn *et al.* (2001), il a été démontré que la survie et la croissance du premier stade larvaire du papillon monarque étaient significativement affectées lorsque l'événement 176 atteignait un seuil de 67 grains de pollen cm^{-2} sur les feuilles d'asclépiade. En effet, les grains de pollen de *Z. mays* transgénique expriment des niveaux de δ -entoxine *Bt* différents. Par exemple, les hybrides exprimant l'événement 176, le Bt11 et/ou le Mon810 peuvent atteindre 7,1 μg et moins de 0,09 μg de CryAb g^{-1} de pollen, respectivement. Depuis 2001, les hybrides de maïs porteur de l'événement 176 ne sont plus commercialisés aux États-Unis.

Ces études exhaustives ont permis d'en savoir plus sur les relations plante – insecte entre *Z. mays* et *D. plexippus*. D'après Sears *et al.* (2001), un seuil de mortalité (exprimé en

LD₅₀) du monarque a été développé et la valeur est de 3,3 ng de protéine ml⁻¹ de diète, alors que l'inhibition de la croissance commence déjà à des doses de 0,76 ng ml⁻¹ de diète. Un modèle informatique (qui tient compte de trois paramètres: 1^o la proportion de monarque dans les champs de maïs OGM, 2^o le taux d'adoption des cultivars transgéniques et, 3^o le chevauchement des larves avec la production de pollen *Bt*) permet d'arriver à la conclusion que la probabilité d'exposition du papillon, pour la région du «corn belt» est de moins de 2%.

L'expérience de Losey *et al.* (1999) n'était pas réalisée en plein champ et elle était peu révélatrice des réalités observées sur le terrain. Cette correspondance a permis une sérieuse remise en question sur le maïs *Bt* exprimant l'événement 176. En effet, dès 2001 l'Environmental Protection Agency (EPA) a retiré du marché les hybrides de maïs OGM exprimant l'événement 176. Les résultats de cette série d'études exhaustives ont influencé ce retrait.

5.5 Études de plein champ avec des cultivars résistants aux herbicides:

Dès octobre 1998, au Royaume-Uni, une vaste étude a été menée directement sur des exploitations agricoles pour évaluer les risques de quatre plantes transgéniques (betterave, maïs et colza d'automne et de printemps) résistantes aux herbicides (glyphosate et glufosinate-ammonium) afin de permettre, ou non, l'utilisation commerciale de cultivars OGM dans ce pays (Firbank, 2003).

Selon Champion *et al.* (2003), les plantes génétiquement transformées, pour être résistantes aux herbicides à large spectre, reçoivent seulement un traitement herbicide par culture (). Cette application se fait plus tard en saison avec une diminution de 40% de la matière active par rapport aux programmes de désherbage conventionnel. D'autres recherches ont démontré que le contrôle des adventices était inadéquat, lorsqu'une seule application de glyphosate et/ou glufosinate-ammonium avait lieu. Actuellement, la stratégie recommandée implique l'utilisation de deux traitements herbicides à large spectre.

L'étude de Heard *et al.* (2003) démontre que l'adoption de cultivars de betteraves et de colza de printemps résistants aux herbicides contrôle mieux les mauvaises herbes et que la

banque de graines dans le sol décline également. Cependant, l'effet opposé est observé dans les cultures de maïs.

D'après Brooks *et al.* (2003), le nombre d'invertébrés récoltés variait en fonction de la culture OGM étudiée. Par exemple, dans les cultures OGM de betteraves et de colza de printemps, les comptages de carabidae qui se nourrissaient sur des adventices ont été observés moins souvent que dans les cultures conventionnelles et le phénomène inverse a été observé dans le maïs transgénique. En revanche, le nombre de collemboles détritivores et de certains de leurs prédateurs était significativement plus importants en régie transgénique qu'en régie conventionnelle.

L'étude de Haughton *et al.* (2003) révèle que les taxons d'arthropodes les plus élevés de la chaîne alimentaire étaient insensibles aux différences entre les cultivars OGM et conventionnels. Le nombre de papillons dans les betteraves et le colza de printemps était moindre dans les cultures transgéniques, tout comme le nombre d'hétéroptères et d'abeilles. Ils attribuent cette diminution d'individus à un moins grand nombre de plantes matures en fleur, ce qui réduit la quantité de pollen et de nectar disponible pour le butinage.

Les bordures de champs sont souvent un lieu de refuge pour les insectes. Milieu moins perturbé par les opérations agricoles, il y a un nombre d'espèces végétales plus diversifié qu'à l'intérieur des champs cultivés. Roy *et al.* (2003) ont démontré qu'avec l'utilisation de cultivars résistants aux herbicides à large spectre, la dérive était plus importante pour les quatre cultures suivies. L'application plus tardive des herbicides à large spectre permet à la plante de pousser plus longtemps. En augmentant sa période de croissance, la hauteur de la mauvaise herbe est plus haute et, par conséquent, l'agriculteur doit monter la hauteur de sa rampe de traitement, ce qui augmente les risques de dérive.

L'effet principal des traitements était la répression des adventices, avec un effet de «K.-O.» sur: a) les populations d'herbivores, de prédateurs et de parasitoïdes associées directement à cette ressource à l'échelle du champ; b) les détritivores qui répondaient au changement de la quantité de matériel végétal mort; et c) les pollinisateurs qui montraient un comportement de butinage à l'échelle de l'agro-écosystème (Hawes *et al.*, 2003).

5.6 Micro et macro-faune du sol:

L'interaction entre les organismes bénéfiques du sol, responsables de la décomposition des plantes, et les OGM est-elle altérée? Pour déterminer comment le tabac transgénique qui exprime l'inhibiteur de protéinase de la tomate allait se décomposer dans les sols, une étude a été réalisée en plein champ. Les scientifiques ont obtenu les résultats suivants sur les feuilles de tabac transformées génétiquement: taux de décomposition similaire entre les deux, contenu en carbone significativement plus bas, nombre de nématodes significativement plus élevé, proportion d'entomopathogènes plus haute, nombre de collemboles significativement plus bas et, finalement, population de protozoaires et taux de respiration microbienne équivalent (Donegan *et al.*, 1997). Les changements dans les communautés de nématodes et de collemboles peuvent également avoir un impact écologique beaucoup plus important sur la vie du sol.

La δ -endotoxine produite par le *Bt* des plants transgéniques de maïs reste active dans le sol, où elle se lie rapidement et fortement à l'argile et aux acides humiques. Une fois liée au sol, cette toxine garde ses propriétés insecticides car elle est protégée contre la dégradation des micro-organismes des particules de sol et elle peut persister jusqu'à 234 jours dans les sols. Des larves de sphinx du tabac (*Manduca sexta*) (Sphingidae) placées dans un milieu contenant des exsudats racinaires cessaient de se nourrir et mouraient après deux à trois jours, en présentant des taux de mortalité de 90 à 95% après cinq jours (LC_{50} de 5,2 μ g) (Saxena *et al.*, 1999).

Les articles scientifiques consultés ne nous donnent pas d'indication sur les effets de la δ -endotoxine produite par les plants de maïs OGM, ni sur les micros et macros-organismes vivant dans la rhizosphère, ni sur les réactions interagissant avec les niveaux trophiques supérieurs. Toutefois, tous les articles scientifiques semblent confirmer que la δ -endotoxine *Bt* continue d'exprimer de la toxicité après un gel (Groot et Dicke, 2002).

Selon Saxena (2001), les cultures non transgéniques pourraient prélever la δ -endotoxine *Bt* si elles étaient semées dans des sols précédemment cultivés avec du maïs OGM. À l'aide d'échantillons de tissus (racines, tiges, feuilles), il a été démontré que la toxine n'était pas présente dans les plants non OGM. Les larves de *M. sexta* ne mouraient pas 120 à

180 jours après la croissance de végétaux dans un sol précédemment utilisé pour faire pousser du maïs transgénique.

Donegan *et al.* (1996) ont comparé des plants de pomme de terre exprimant la δ -endotoxine insecticide *Bt* pour déterminer leurs effets sur la population microbienne et sur la diversité des champignons et des pathogènes (virus de l'enroulement, virus Y). L'assemblage, la différence des espèces et la diversité étaient corrélés avec la date d'échantillonnage mais pas significativement différents. *Alienaria alternata*, un champignon saprophyte se développant sur le feuillage, a été isolé le plus fréquemment dans le sol et dans la litière. Les populations des pathogènes *Fusarium* spp., *Pythium* spp et *Verticillium dahliae*, dans la rhizosphère, n'ont pas différé entre les plants transgéniques et les plants non OGM de pomme de terre traités avec un insecticide systémique. A la lumière de ces résultats, les chercheurs concluent qu'au niveau du champ, la microflore des plants de pomme de terre produisant la δ -endotoxine *Bt* diffère de façon minimale des autres plants commerciaux de pomme de terre traités avec des produits chimiques et/ou microbiologiques.

Le nombre total de bactéries et le niveau des populations de champignons étaient significativement plus élevés après plusieurs jours dans les sols où des lignées de coton OGM avaient été semé. Cependant, la réponse spécifique des plantes transgéniques et l'effet nul de la δ -endotoxine *Bt* purifiée indiquent que les réactions observées sur les micro-organismes du sol ne sont pas le résultat de la δ -endotoxine *Bt* dans les plants de coton OGM. Cette manipulation génétique aurait plutôt induit des changements dans certaines caractéristiques des tissus de la plante en influençant la croissance et la composition des micro-organismes du sol (Donegan *et al.*, 1995).

La δ -endotoxine a été retrouvée dans l'intestin de vers de terre, mais il y avait pas de différences significatives en ce qui concerne la mortalité, le poids et le nombre de ses organismes dans la rhizosphère des plants *Bt* ou non *Bt* (Dale *et al.*, 2002).

Les échanges d'informations génétiques entre des règnes (ex. animal *vs* végétal) différents semblent être des événements rares dans l'environnement. Néanmoins, ils interviennent pour permettre l'intégration dans le génome des plantes de l'ADN présent sur le Ti-plasmide de la bactérie *Agrobacterium tumefaciens*. Alors existe-t-il un processus inverse, à

savoir, un passage d'informations génétiques des plantes vers des micro-organismes? La majeure partie de l'ADN végétal est rapidement dégradée après l'enfouissement dans le sol des parties aériennes des plantes transgéniques. Certains auteurs ont observé que de l'ADN non dégradé, peut persister à l'état nu dans le sol pendant plusieurs mois. L'état physiologique très ralenti des bactéries indigènes du sol limite certainement le développement *in situ* de tels hybrides. Des études en laboratoire au CRNS démontrent qu'un sol cultivé avec des plants de tabac transgéniques conserve pendant plusieurs mois du matériel génétique spécifique aux cultures OGM. Voici la démonstration qu'il s'agit d'ADN extracellulaire n'ayant pas été intégré au patrimoine génétique des bactéries du sol (<http://www.cnrs.fr/SDV/present.html>). Selon les connaissances actuelles, l'impact d'ADN libre transformé génétiquement est probablement négligeable comparé à la grande quantité d'ADN que l'on retrouve déjà dans le sol (Dale *et al.*, 2002).

5.7 Mammifères:

Les effets des cultures OGM sur les mammifères semblent être nuls. La caractérisation détaillée des gènes nouvellement introduits ainsi que des enzymes exprimées par ces derniers incitent à conclure qu'il n'y a pas eu modification de la toxicité ni du pouvoir allergène. Les enzymes sont rapidement inactivées dans les fluides stomacaux et intestinaux des mammifères sous l'effet de la dégradation enzymatique du pH intestinal. Pour les humains, la quantité de pollen susceptible d'être ingérée avec du miel est petite et il existerait plutôt des risques d'allergies que des risques de toxicité (Malone et Burgess, 2000).

6. ÉVALUER LES RISQUES TOXICOLOGIQUES ET/OU ÉCOLOGIQUES DES OGM

Toutes les activités comportent des risques qui ne peuvent pas être totalement éliminés. Il faut les réduire au minimum tout en conservant des exigences sécuritaires pour l'homme et l'environnement (Ingold, 1988).

Selon Gauthier (1999), le risque peut être défini comme suit: «probabilité qu'un acte posé, généralement considéré comme potentiellement dangereux sur l'écosystème, se produise dans des situations particulières». Il est possible que des variables et/ou critères

développés actuellement soient considérés comme désuets dans le futur ou encore que des paramètres peu sensibles donnent des effets indésirables et non imaginés, lourds de conséquences pour l'environnement (Rouisse, 1999). Pour éliminer au maximum ces imprévus inutiles, il serait intéressant d'évaluer puis de gérer les risques de la manière suivante:

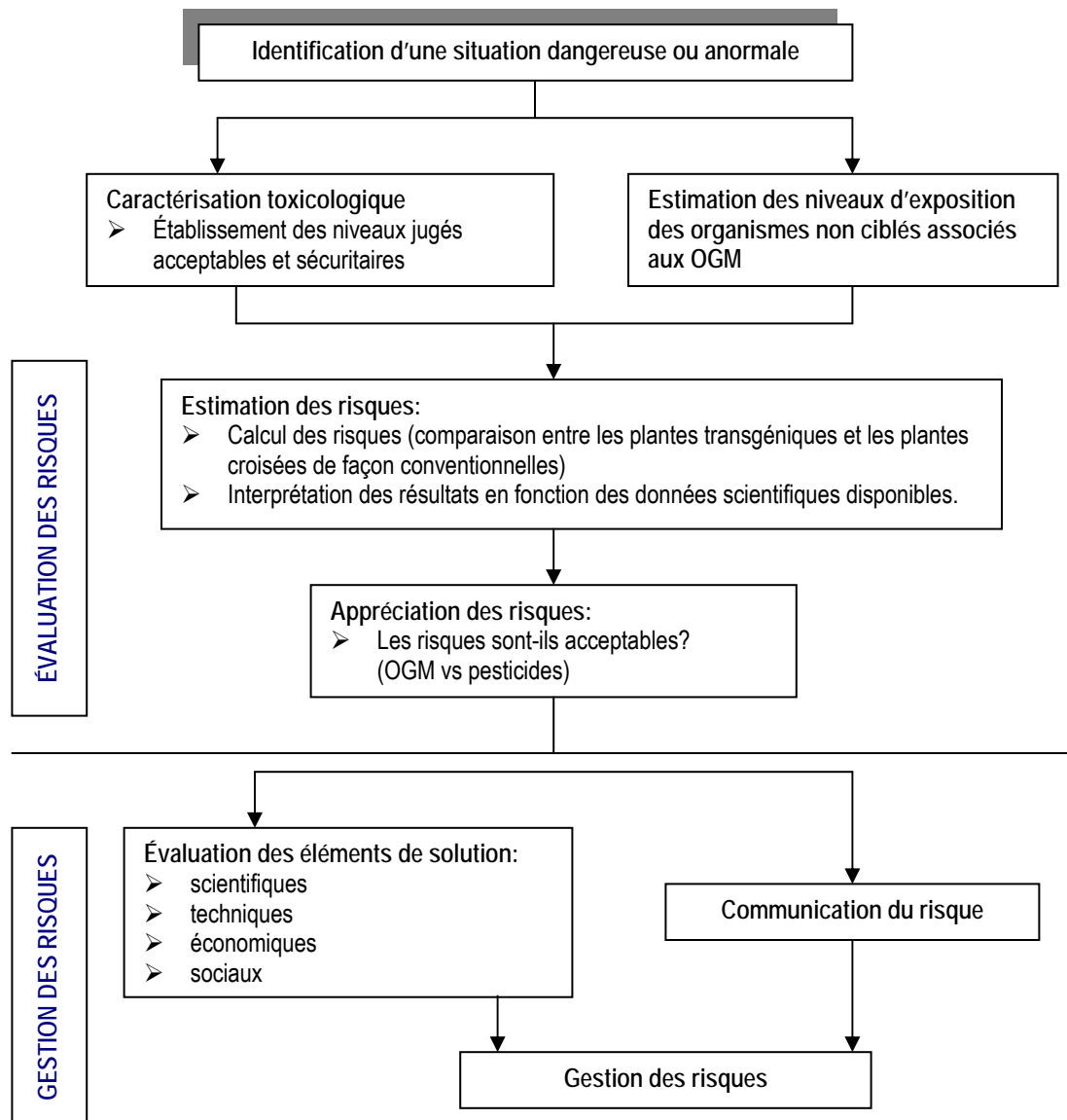


Figure 5: Processus général d'évaluation et de gestion des risques (d'après Rouisse 1999, adapté par Fleury (2001)).

Ces études demandent de grands investissements. Ces sommes d'argent peuvent provenir de deux sources: fonds privés (Novartis, Monsanto, etc...) et/ou publics. On peut discuter de la rigueur des résultats obtenus par le secteur privé qui, n'aboutissant pas nécessairement aux conclusions voulues, ne rendra pas public les résultats de ses recherches. Les études provenant des fonds gouvernementaux restent encore le meilleur moyen de répondre à ces questions d'intérêt public. Le nombre d'études à moyen et long terme, sur les risques potentiels des OGM, est plutôt rare par rapport au budget alloué pour les biotechnologies. Par exemple, le USDA investit environ 1% de son budget de recherche sur les biotechnologies pour des projets de biosécurité, soit: 1,5 millions de \$ US chaque année. En comparaison, le gouvernement d'Allemagne (pays réticent aux OGM) injecte 6% de son budget, soit: 5,5 millions de \$ US et ce montant devrait croître avec l'entrée des Verts au pouvoir (Butler *et al.*, 1999).

Un autre problème de taille et immédiat, avec l'introduction d'OGM dans les agro-écosystèmes, est l'avenir des productions alternatives (ex. biologiques, Demeter, etc.). En Autriche, la superficie totale des fermes certifiées biologiques représente 299919 ha, la biodiversité est riche et les exploitations sont de petites dimensions (Pascher et Gollmann, 1999). Les croisements entre cultivars transgéniques et biologiques pourraient avoir des répercussions catastrophiques pour l'économie agraire de cette région des Alpes. Il est maintenant possible (ex. traçabilité) de retrouver des traces de culture OGM dans les denrées alimentaires. Par conséquent, les produits de ces exploitations agricoles ne seraient plus certifiés, conformément au cahier des charges de la production biologique. Il en résulterait un manque à gagner important qui pourrait mettre en péril la viabilité de ce type de production marginale mais, néanmoins tellement formateur pour leurs connaissances sur les interactions entre les plantes et les ravageurs sans avoir recourt à des produits de synthèse.

Une fois les OGM lâchés dans l'agro-écosystème, il sera difficile, voire impossible, de stopper ou freiner les échanges qui auront lieu entre ces plantes et l'environnement (Shatters, 2000). Il est donc important d'étudier les effets que les plantes transgéniques pourraient avoir sur la biodiversité.

La biodiversité peut être définie comme étant le nombre d'espèces et l'hétérogénéité des espèces présentes dans un lieu géographique donné (Krebs, 1994). Actuellement, sur les 7000 espèces de plantes servant à nourrir les êtres humains de cette planète, nous n'en utilisons que 20 pour combler 90% de nos besoins alimentaires (Conner *et al.*, 2003).

Avec des expérimentations sur le terrain il a été observé que, depuis le début de la «révolution verte», l'agriculture conventionnelle (avec usage de pesticides) cause autant d'effets néfastes (ex. pertes d'habitats) sur la biodiversité que les cultures d'OGM. Des modèles informatiques semblent indiquer que l'augmentation des applications d'herbicides non sélectifs, sur des cultures Round-Up Ready™, pourrait réduire les populations de certaines espèces d'oiseaux en éliminant des adventices qui leur servent de ressources principales de nourriture (Watkinson *et al.*, 2000). Des essais d'une durée de deux ans, comprenant 200 parcelles, révèlent que le niveau de mauvaises herbes, de semences et d'insectes dans les parcelles transgéniques est plus bas que dans les parcelles ayant des variétés conventionnelles. Il semblerait que se soit le nombre d'application d'herbicides qui soit le principal problème et non l'utilisation de plants transgéniques (Giles, 2003).

Les résultats de Crawley *et al.* (2001), sur une période de dix ans, sont révélateurs. Les performances des plantes OGM (1^o canola (glufosinate), 2^o maïs (glufosinate), 3^o pomme de terre (*Bt* et lectine) et 4^o betterave à sucre (glyphosate)) ont été évaluées dans 12 habitats naturels différents. Les scientifiques ont observé que les plantes transformées génétiquement se comportent de la même manière que les cultures conventionnelles. La superficie des cultures OGM déclinait déjà après la première année, suite à une augmentation de la compétition des plantes pérennes indigènes.

Hormis la biodiversité, certaines plantes transgéniques ont la capacité d'accumuler deux gènes de résistance. C'est le cas du canola qui est hermaphrodite et en partie allogame. Il a également la faculté de répandre son pollen dans l'agro-écosystème vers d'autres cultivars (intraspécifique) ou vers des espèces apparentées (interspécifique). Par exemple, les grains de pollen d'un champ cultivé de canola résistant à l'herbicide X pourraient être transportés (ex. vent, animaux, etc.) et se déposer dans un autre champ de canola résistant à l'herbicide Y. Un tel échange de pollen permettrait un échange d'informations génétiques et permettrait

l'apparition de nouvelles plantes doublement résistantes qui, dans le futur, ne seront plus contrôlées par l'herbicide X (ex. glufosinate-ammonium) et l'herbicide Y (ex. glyphosate) (Champolivier *et al.*, 2001). L'apparition de tels hybrides résistants à deux herbicides compliquerait les programmes de désherbage pour les agriculteurs.

Sur un plan économique, les producteurs agricoles continueront de pulvériser leurs champs avec des herbicides pour contrôler les pertes de rendement occasionnées par les mauvaises herbes. Certains herbicides utilisés en agriculture ont une rémanence beaucoup plus élevée que le glyphosate. Par exemple, l'utilisation d'atrazine dans un champ infesté de moutarde à raison de 1,5 kg de matière active ha⁻¹ empêche la culture de l'avoine, du canola, des haricots secs, de la luzerne, de l'orge, des pommes de terre, du soya et des tomates pendant 18 mois (CPVQ, 2000). Quoique certains pays, comme la Suisse, ont déjà interdit l'utilisation de cet herbicide dans leur stratégie de lutte contre les adventices, il existe d'autres pays (ex. Canada, Australie, France, États-Unis) qui continuent de l'utiliser. Par ailleurs, cet herbicide a des effets néfastes sur la vie aquatique car il cause une inhibition de croissance d'algues lorsque l'atrazine atteint une concentration plus élevée ou égale à 60 g l⁻¹ (Leonard, 1990). Lorsqu'on applique cet herbicide, il est difficile d'implanter une nouvelle culture car sa rémanence peut durer jusqu'à 18 mois. De tels herbicides favoriseraient l'implantation de monoculture. Les principes d'agriculture durable avec la rotation des cultures pour augmenter la fertilité des sols, entre autres, sont-ils désuets? Non; donc l'emploi d'autres herbicides peut certainement contribuer aux plans d'assolement des sols.

Précédemment nous avons traité des cas de certains biotypes de mauvaises herbes résistants au glyphosate. D'un point de vue agronomique, la problématique est semblable à celle observée lorsqu'il y a apparition naturelle de mauvaises herbes tolérantes à un herbicide. Par exemple avec l'atrazine, un inhibiteur du transfert d'électrons du photosystème II, il y a également des problèmes de résistance. En effet, selon Hirschberg et McIntosh (1983), il existait 28 espèces différentes d'adventices résistantes à l'atrazine en Amérique du Nord et en Europe, ce chiffre n'a pas du décroître depuis 20 ans. Actuellement il existe, dans le monde, 170 espèces (101 dicotylédones et 69 dicotylédones) de mauvaises herbes, comprenant 284

biotypes sur plus de 27000 champs, qui sont résistantes à l'un ou l'autre des herbicides utilisés en agriculture (<http://www.weedscience.org/in.asp>).

Finalement, dans la littérature scientifique, il n'y a pas actuellement de preuves à l'effet que les plantes OGM posent plus de risques écologiques que les variétés cultivées en agriculture conventionnelle (Hails, 2002; Dale *et al.*, 2002).

7. PESTICIDES *vs* OGM

Chaque année, les pesticides affectent la santé humaine en causant pas moins d'un million d'empoisonnements dans le monde dont environ 20000 morts (Brodeur, 1999).

Les OGM causent-ils autant de morts? Selon un article de Grande-Bretagne, il est estimé que l'introduction de plants transformés génétiquement (soya, canola, coton et maïs), pour exprimer une résistance aux herbicides et/ou aux insecticides, a permis une réduction totale des pesticides de 22,3 millions de kg de produits formulés, en 2000 (Phipps et Park, 2002). De plus, toujours selon les mêmes auteurs, les superficies non traitées représentent 7,5 millions ha et, par conséquent, il y aurait eu une économie de carburant de quelques 20,5 millions de litres de diesel réduisant ainsi les émissions de gaz à effet de serre dans l'atmosphère. En Inde, par exemple, les variétés de coton transgéniques ont été utilisées par 50000 producteurs agricoles en 2002 et ces cultivars ont permis une réduction de 70% des pesticides tout en augmentant le rendement de 80% (Jayaraman, 2003). Néanmoins, une étude américaine nous apprend que sur 8200 fermes universitaires, où les variétés de soya transgéniques résistantes au glyphosate étaient suivies, les rendements avaient chuté de 6% et que la quantité d'herbicides avait augmenté (http://www.cerom.qc.ca/documentations/N00_10.PDF). Certains chercheurs concluent que la majorité des agriculteurs du Midwest américain utilisent la même quantité d'insecticides qu'avant l'introduction de maïs OGM (Gura, 2001). On a visiblement deux opinions différentes dans ces quatre articles.

Dans l'étude britannique, on présente des produits formulés vendus directement aux agriculteurs. Actuellement, les compagnies agrochimiques tendent à mettre sur le marché des formulations nécessitant beaucoup moins de quantité totale de produits formulés par ha. Par

contre, les quantités de matière active et/ou la superficie traitée changent peu ou pas. Les producteurs agricoles qui utilisent des OGM résistants aux herbicides sont souvent des agriculteurs qui ont tendance à introduire des pratiques de conservation des sols sur leurs exploitations (ex. semis direct, chisel), ce qui permet de réduire de façon considérable la facture de carburant. Cependant, l'utilisation de telles pratiques modifie souvent le type de mauvaises herbes (ex. vivaces *vs* annuelles) présentes dans les champs, ce qui contraint les producteurs à accroître les doses de glyphosate.

Depuis l'industrialisation de l'agriculture, le secteur agro-alimentaire et les producteurs agricoles veulent produire des denrées alimentaires saines pouvant être distribuées sans risques à la population. Néanmoins, les agriculteurs sont toujours les individus de la population présentant le plus de risque d'avoir des problèmes de santé reliés à l'utilisation de pesticides, car ils sont souvent en contact avec ces produits. Par exemple en viticulture, le secteur agricole consommant le plus de produits antiparasitaires et rapportant le plus gros chiffre d'affaire à l'industrie agrochimique en France, on observe que les vignerons développent un taux de cancer du cerveau de plus de 25% aux taux recensés chez les autres agriculteurs (Bouquet, 2001).

Les plantes modifiées génétiquement permettent une réduction appréciable de l'utilisation globale des pesticides (Cannon, 2001). L'introduction des OGM dans nos campagnes arrive à point pour satisfaire la grande majorité des populations rurales et urbaines. Une étude canadienne, menée à l'Université de Guelph (Ontario), indique que s'il fallait étiqueter les denrées alimentaires pour informer le consommateur sur les pesticides utilisés ou les plantes transgéniques pour produire ces aliments, 60% des gens choisiraient des produits contenant des OGM (Phipps et Park, 2002). Dans un tel contexte, il n'est pas étonnant de voir qu'en 1999, au Québec, la superficie de terres semées avec des cultures OGM fût de 10 à 12% en soya, 30% en maïs et 12000 ha en canola (Gendron, 2000). Avec des végétaux transformés génétiquement, nous serions en présence d'outils permettant un gain environnemental, sociétal et médical.

8. COMMENT GÉRER LA RÉSISTANCE CHEZ LES RAVAGEURS?

Le premier rapport mentionnant l'apparition d'individus résistants date de 1908 (Davies, 1992). La gestion de la résistance doit tenir compte de plusieurs paramètres tels que la génétique et l'écologie des populations ciblées (Roush, 1989). La résistance à une substance létale est souvent reliée aux nombres d'individus homozygotes résistants (rr) dans une population. Pour retarder l'apparition de résistance, il faut avoir une population porteuse de gènes hétérozygotes (Sr) ou homozygotes sensibles (SS) pour permettre aux gènes de résistance d'être dilués (Gopalakrishnan et Wood, 1984). Il faut diminuer la pression de sélection pour réduire l'augmentation des individus homozygotes résistants dans les agro-écosystèmes.

Un des buts des cultures OGM est de changer la pression de sélection et de fournir d'autres moyens de lutte aux producteurs agricoles pour contrôler les ennemis des cultures. Actuellement, l'utilisation des plantes transformées génétiquement est similaire à l'application de pesticides conventionnels et en utilisant une approche unique d'intervention, pour contrôler un ennemi des cultures, on finira par atteindre une résistance face à ce moyen de lutte (Welsh *et al.*, 2002). Au Québec, les catalogues de semences (Pioneer, Pickseed et Mycogen) distribués aux agriculteurs de grandes cultures contiennent au moins 50% de plantes transgéniques (maïs et soya). Avec une distribution aussi importante de cultures OGM dans les champs cultivés, il n'est pas étonnant qu'à ce jour, le lépidoptère *Plutella xylostella* soit devenu le premier insecte ravageur à avoir développé de la résistance au *Bt* dans des conditions de plein champ (Ferré et Van Rie, 2002). Bien que la résistance à la δ -endotoxine, en plein champ, ne soit documentée que pour une seule espèce d'insecte, des cas additionnels de résistances sont prévisibles puisque les superficies de *Bt* augmentent (Tabashnik, 1999).

Selon Tabashnik (1994), la modification des sites de réception et l'altération du processus protéolytique pour la δ -endotoxine, dans l'intestin des insectes, ont été identifiés comme des mécanismes de résistance. Les changements génétiques qui confèrent une résistance au *Bt* peuvent compromettre les fonctionnements normaux. Cette résistance

impose un coût écologique et lorsque la δ -endotoxine sera absente dans l'agro-écosystème, ainsi l'individu résistant aura une *fitness* réduite. Il est évident que cette résistance déclinera dans une population mélangée avec d'autres individus et/ou quand la pression de sélection diminuera.

Pour ralentir ce phénomène, les chercheurs mettent en avant la notion de «refuge». Un refuge est un endroit où des populations d'insectes ne subissent pas de pression de sélection et, par conséquent, c'est un lieu où des individus sensibles peuvent échanger leurs matériels génétiques dans le but de diluer le trait de résistance. Les recherches actuelles nous informent que les refuges peuvent substantiellement retarder l'évolution des insectes nuisibles dans les champs de maïs *Bt* (Carrière et Tabashnik, 2001). En Australie et aux États-Unis, on recommande aux agriculteurs de semer au minimum 20% de leurs champs de maïs et/ou de coton avec des cultivars non *Bt* (Roush, 1998). Les gouvernements et les compagnies recommandent aux producteurs agricoles de semer des refuges sur leurs exploitations pour que ces nouvelles technologies soient efficaces sur une plus longue période. Il y a un risque élevé et rapide d'adaptation des insectes si les cultivars *Bt* sont mal utilisés (Gould, 1998).

Les producteurs agricoles, principaux intéressés, suivent-ils ces recommandations? En 2002, 19% de tout le maïs *Bt* cultivé sur les fermes d'Iowa, Minnesota et Nebraska n'avaient pas les surfaces nécessaires en refuge, 13% des exploitations ne présentaient aucun refuge (Clarke, 2003). Voici des chiffres inquiétants pour les gestionnaires de résistance aux États-Unis. Ce fait est observé ailleurs dans le monde. En Inde, les agriculteurs devraient également semer 20% de leur superficie en coton non transgénique, plusieurs producteurs ne remplissent pas cette condition (Jayaraman, 2003).

En admettant que des refuges soient adéquatement installés sur chaque exploitation agricole, encore faut-il que les insectes ciblés puissent y avoir accès. Une étude menée par Tabashnik *et al.* (1999) indique que les mâles de *Plutella gossypiella* peuvent se disperser sur une distance maximale de 400 mètres et ceci n'est pas assez important pour distribuer les mâles au hasard entre les plants de coton *Bt* et non *Bt*.

Une étude en laboratoire de Liu *et al.* (1999) révèle un certain asynchronisme concernant le développement des larves. Cette expérience menée sur *Pectinomorpha*

gossypiella montre que des larves résistantes élevées sur du maïs *Bt* prennent 5,7 jours de plus pour se développer que des larves sensibles élevées sur du maïs non *Bt*. De plus, 80% des adultes copulent dans les trois jours suivants l'émergence (Liu *et al.*, 1999). Si les accouplements entre les individus sensibles et résistants sont peu probables, les probabilités qu'une dilution génétique ait lieu sont minimales. Le principe du refuge est difficilement applicable avec tous les ravageurs ciblés où l'on cherche à diminuer l'apparition de résistance.

Un inconvénient des cultures OGM est que, contrairement aux pesticides, la diffusion de la δ -endotoxine, dans les plants transgéniques, est d'une durée beaucoup plus longue. Par conséquent, il existe une pression de sélection soutenue envers les ravageurs concernés. Les plants transgéniques de *Z. mays*, développés pour résister aux attaques de la pyrale du maïs, expriment la δ -endotoxine Cry1Ab seulement dans les feuilles et le pollen. D'après Fearing *et al.* (1997), cette protéine produit une quantité maximale d'environ 1 g ha⁻¹ durant l'anthèse, lorsque le maïs atteint sa biomasse maximum sinon, dans les épis et les racines on retrouve, moins de 5 et 8 ng g⁻¹ de poids frais. A la fin de la saison les quantités de toxine sont en dessous de 0,08 g ha⁻¹. Les applications d'insecticides *Bt* microbien sont faites à raison de 1 kg ha⁻¹, ce qui correspond environ à 110 g ha⁻¹ de matière active, soit 10 à 20 fois plus que les plants de maïs transgéniques. Pour le coton transgénique, le niveau de toxine exprimé variait en fonction du stade de la plante. Selon Greenplate (1999), dans les structures fructifères, les doses exprimées passaient de 57,1 à 6,7 μ g g⁻¹ de poids sec entre 53 et 116 jours après le semis, alors que les tissus terminaux exprimaient 163,4 et 34,5 μ g g⁻¹ après le même nombre de jours suivant le semis. L'expression de cette toxine, dans les tissus du coton, variait selon les sites suggérant une influence environnementale sur la production ou la stabilité de cette protéine.

Un second inconvénient des cultures OGM exprimant une seule toxine, est que le ravageur a besoin de contourner un seul mode d'action plutôt que plusieurs. L'usage d'une seule toxine mènera plus rapidement au développement de résistance et il est probable que les plants transgéniques exprimant uniquement le *Bt* soient moins efficaces à long terme (Gill *et al.*, 1992).

Pour diminuer les risques d'apparition de résistance, les chercheurs travaillent à intégrer deux ou plusieurs gènes («*pyramiding*») dans le génome des plantes transformées (Roush, 1996a; Roush, 1996b; Dale *et al.*, 2002). Gould (1998) propose les quatre stratégies suivantes: 1^o mélanger les plants OGM avec les plants non OGM, 2^o insérer plus d'une seule toxine dans les plantes transgéniques, 3^o ajuster les doses de toxines que les plantes OGM expriment pour agir en concert avec les auxiliaires afin de diminuer les populations et 4^o exprimer la toxine selon certains stades phénologiques cibles de la plante et uniquement dans certains tissus.

Bien que les plants transformés avec du *Bt* fournissent une alternative intéressante aux insecticides chimiques, le remplacement total de la lutte chimique par des plants OGM exprimant le *Bt* serait une erreur. Par conséquent, l'utilisation de l'arsenal chimique en combinaison avec des plants *Bt* serait probablement un choix plus judicieux tout en permettant de retarder l'apparition de résistance (Gill *et al.*, 1992).

9. L'UTILITÉ DES OGM DANS LA LUTTE INTÉGRÉE

Il y a autant de définitions de lutte intégrée qu'il y a d'auteurs ayant écrit sur le sujet. La plupart des définitions mentionnent les trois éléments suivants: 1^o utiliser des tactiques multiples et cohérentes entre elles, 2^o maintenir les populations d'organismes nuisibles en dessous des seuils économiques et, 3^o conserver les qualités de l'environnement (Pedigo, 1996). Historiquement, la lutte intégrée fut propulsée de l'avant par l'échec des pesticides de synthèse durant les années 1960 (Gullan et Cranston, 1994). La lutte intégrée est donc multidisciplinaire. La compréhension des caractéristiques, des processus et des dynamiques environnementales est primordiale pour une analyse scientifique de l'agro-écosystème (Kogan, 1998).

En absence de contrôle efficace, les populations d'insectes nuisibles ont un potentiel énorme pour pulluler. Ces pullulations sont intimement reliées aux activités anthropiques. Les paysages ruraux se sont profondément transformés avec l'intensification de la monoculture et la disparition des haies brise-vent. L'application prophylactique de pesticides a sérieusement déséquilibré les interactions existantes entre les organismes composant l'agro-écosystème. Il

est également reconnu que l'augmentation des échanges internationaux multiplie les possibilités d'introduire accidentellement des espèces étrangères (Riba et Silvy, 1989) sans pour autant importer son auxiliaire. De tels échanges vont très certainement augmenter avec la mondialisation des marchés.

Cette mondialisation fait en sorte qu'aucun écosystème ne soit complètement libre des influences de l'être humain (Vitousek *et al.*, 1997). La modification des habitats et les pratiques culturales (monocultures, labours, etc.) transforment la composition des paysages et ont un impact non négligeable sur la biodiversité (Tilman *et al.*, 1997) des agro-écosystèmes à travers le monde.

Malgré ce bilan peu réjouissant, les pratiques agricoles peuvent être modifiées pour apporter des bénéfices appréciables à la vie sauvage (Krebs *et al.*, 1999) tout en produisant des denrées alimentaires saines pour la population croissante de cette planète. C'est justement ces modifications que la lutte intégrée tente de faire adopter aux producteurs agricoles. Le problème de la résistance aux pesticides peut être évité ou réduit en utilisant plusieurs mesures de protection pour les cultures (Davies, 1992).

Premièrement, il ne faut pas utiliser une seule méthode de lutte pour contrôler des ravageurs. Il existe cinq approches dans la protection des végétaux, soit: 1^o la lutte chimique (ex. fongicides), 2^o la lutte biologique (ex. OGM), 3^o la lutte physique (ex. sarclage), 4^o les biopesticides (ex. nématodes) et 5^o les facteurs humains (ex. réglementation) (Panneton *et al.*, 2000). En utilisant ces différents moyens de lutte en alternance, les agronomes s'arment d'outils pour retarder l'apparition de résistance.

D'autres options sortent des laboratoires des scientifiques et voient le jour, mais plusieurs ne sont encore qu'expérimentales. Par exemple, le maysin serait un insecticide naturel produit à partir des soies du maïs laissant périr de faim le ravageur (Cooke, 1997) ou encore le gène *Mir1* qui réduit l'appétit et diminue la reproduction de certains insectes néfastes pour les cultures (Suszkiw, 1997b). De plus, au moins 14 gènes différents, exprimant l'inhibiteur de protéinase, ont été introduits dans des végétaux cultivés. Il y a également des inhibiteurs d'amylase, de la lécithine et des inhibiteurs de trypsine bovine qui ont été insérés dans le génome de plusieurs plantes (Schuler *et al.*, 1998) pour réduire les pertes de

rendement causées par les insectes sur les cultures. Bref, plusieurs technologies permettant de freiner l'adaptation de résistance des ravageurs face au *Bt*. De plus, le développement de plantes ayant un haut taux de phénols peut être intéressant. En effet, ces substances fabriquées par les plantes, en réponse à une agression parasitaire ou à un choc physiologique, sont dirigées contre un pathogène. On retrouve dans cette famille de composés des toxines fongiques, des bactéricides ou des fongicides naturels, par exemple des phytoalexines (Pont et Pezet, 1991).

Deuxièmement, à l'aide de programme de dépistage systématique dans les champs, il est possible de déterminer à partir de quels moments il est le plus judicieux de faire un traitement qui tiendra compte du stade phénologique le plus sensible de la plante cultivée tout en tenant compte également des stades de susceptibilité des ravageurs. Ainsi, des applications supplémentaires seront peut être évitées. En réagissant ainsi, les producteurs agricoles diminuent la pression de sélection sur les ennemis des cultures. Les applications prophylactiques de pesticides devraient être bannies pour favoriser le développement de seuils économiques d'intervention (Stern, 1973).

Troisièmement, il est primordial de créer des habitats aussi diversifiés que possible. Il faut éviter la monoculture et faire place aux rotations, en planifiant judicieusement l'assolement des champs. Plusieurs agro-écosystèmes sont des environnements défavorables aux auxiliaires puisqu'ils exhibent de haut niveau de perturbation. Le but est de créer des infrastructures écologiques aussi diversifiées que possible, dans un agro-écosystème donné, pour fournir des abris et des sources de nourriture alternatives aux ennemis naturels (Landis *et al.*, 2000). L'implantation de haies brise-vent, comprenant plusieurs espèces d'arbres (conifères et feuillus) ou d'arbustes, permettrait d'intercepter et de réduire le dépôt d'une partie du pollen transgénique car la distance parcourue par les vents et les pollinisateurs sera moindre. Au Québec, par exemple, on établit un réseau de corridors forestiers en milieu rural. Ce réseau permet de diminuer la fragmentation des habitats forestiers (Duchesne *et al.*, 1999). La diversité, le maintien et l'augmentation des auxiliaires seront plus importants grâce aux nombreux refuges et grâce à la diversification de la nourriture (Fitt, 2000). Il y a un consensus chez les chercheurs, la diversité des agro-écosystèmes est un moyen d'entraver les

pullulations de ravageurs. Sur un total de 150 publications étudiant les effets de la diversité des milieux agricoles sur l'abondance de 198 espèces d'insectes nuisibles, les chercheurs obtiennent les conclusions suivantes: 53% de ces espèces étaient moins abondantes dans les systèmes les plus diversifiés, 18% étaient plus abondantes dans les systèmes diversifiés, 9% ne montraient aucune différences et 20% montraient des réponses variables (Risch *et al.*, 1983).

Pour atteindre ces objectifs, la lutte intégrée procède en six étapes, soit: 1^o identifier les auxiliaires et les ennemis des cultures, 2^o dépister et évaluer la situation, 3^o utiliser des seuils d'intervention, 4^o adapter l'agro-écosystème, 5^o combiner les méthodes de lutte (ex. chimique, mécanique, biologique) et, 6^o évaluer les conséquences et l'efficacité des actions (<http://www.agr.gouv.qc.ca/dgpar/agroenv/strategie-slv.html>).

10. DISCUSSION ET CONCLUSION

Le but de cette synthèse est d'identifier les possibilités et les limites de deux méthodes de lutte importantes sur le plan économique, dont nous disposons en agriculture pour combattre les ravageurs des cultures.

Les pesticides sont des produits plus connus car nous les utilisons depuis plusieurs décennies, ce qui nous a permis de les évaluer sur une longue période. Par exemple, le DDT est reconnu pour s'accumuler dans les tissus animaux et avoir des conséquences néfastes sur les êtres vivants (ex. bioaccumulation). Par contre, en Afrique, cet insecticide sauve des millions de vie chaque année en contrôlant les moustiques qui sont des vecteurs de la malaria. Avec les cultures OGM c'est plus difficile d'y voir clair puisque c'est un outil de gestion des ravageurs récemment utilisé dans le secteur agricole.

Peser le pour et le contre des OGM n'est pas une tâche facile. Les agronomes et les chercheurs ont besoin de plus d'études impartiales pour pouvoir être en mesure d'utiliser judicieusement les plantes transgéniques dans les milieux ouverts de l'agro-écosystème.

Depuis quelques temps, le génie génétique a souvent fait la «une» des médias. Cette biotechnologie laisse entrevoir des progrès techniques considérables et éveille de grands espoirs (ex. santé, environnement). Par contre elle suscite, de par sa complexité, certaines

craintes chez les consommateurs (Stäubli, 1998). Le gouvernement canadien est d'avis que la biotechnologie et le génie génétique sont importants pour la production agricole. Ainsi les pouvoirs politiques estiment que le génie génétique doit être encouragé (ex. canola). De plus, ils tiennent à ce que l'efficacité de cette nouvelle technologie soit étudiée pour obtenir un tableau le plus complet possible sur les éventuels risques qu'elle comporte. Le but de ces efforts est une contribution active de la part du secteur agricole dans le développement durable. Néanmoins, rappelons aux lecteurs que les réponses aux questions posées nécessitent généralement des moyens financiers importants et les montants alloués ne sont pas toujours disponibles pour la réalisation d'études à long terme.

L'outil idéal pour combattre les ennemis des cultures serait très certainement celui qui offrirait tous les attributs suivants: économique à produire, bénin au niveau environnemental, facile à utiliser au champ, avec un spectre d'action focalisé uniquement sur les ravageurs, flexible, adaptable, produisant des effets aigus plutôt que chronique (Hilder et Boulter, 1999) et développant pas de résistance chez les ravageurs ciblés. Cet outil n'est pas disponible pour l'instant et nous devons donc faire d'autres choix pour défendre les végétaux. En attendant l'outil «miracle» (peu de chances), le meilleur moyen est de concevoir une évolution des paysages dans les milieux ruraux. En Suisse, les Conceptions d'Évolution du Paysages (CEP) sont des programmes de planification novateurs permettant la gestion globale des multiples aspects d'un agro-écosystème tout en assurant une diminution des conflits pour les acteurs concernés (Charollais, 2003).

L'heure est au choix. Il faut décider si, comme société, on veut investir de façon durable dans une agriculture fournissant des aliments sains pour les êtres humains, tout en ayant des impacts minimes sur l'environnement. On ne doit pas dire non aux nouvelles technologies sous prétexte de peurs non identifiées. Les plantes transformées génétiquement offrent très certainement des possibilités intéressantes pour l'avenir de l'agriculture. De plus, il faut continuer d'étudier les risques que peuvent avoir l'implantation de cultures OGM dans les différents agro-écosystèmes de cette planète pour obtenir une image aussi globale que possible concernant leurs effets sur l'écologie.

Avec ce type de collaboration et de rapprochement entre les professionnels de l'agriculture, on sera dans la possibilité de créer un environnement propice aux partages des connaissances, ce qui permettra une meilleure compréhension de l'agro-écosystème avec lequel on travaille et ces découvertes stimuleront l'emploi d'autres moyens de lutte.

Finalement, seule une éducation objective et révélatrice des faits, concernant les relations plantes – environnement, saura faire la différence entre la construction d'un mur séparant l'agriculture du reste du monde et, un agro-écosystème diversifié capable de s'intégrer harmonieusement à notre société et aux composantes essentielles de la vie sur Terre, soit: l'eau, le sol et l'air.

BIBLIOGRAPHIE

- Agrios, G.N..1988. Plant pathology. 3^{ème} édition. Academic Press Inc. San Diego, Californie. 803 p.
- Alyokhin, A.V. et D.N. Ferro. 1999a. Modifications in dispersal and oviposition of *Bt*-resistant and *Bt*-susceptible Colorado potato beetles as a result of exposure to *Bacillus thuringiensis* subsp. *tenebrionis* Cry3A toxin. *Entomol. Exp. Appli.* 90: 93-101.
- Alyokhin, A.V. et D.N. Ferro. 1999b. Mating ability of Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) males fed transgenic potato (Solanaceae) foliage. *Can. Entomol.* 131: 539-540.
- Alyokhin, A.V. et D.N. Ferro. 1999c. Relative fitness of Colorado potato beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) resistant and susceptible to the *Bacillus thuringiensis* Cry3A toxin. *J. Econ. Entomol.* 90: 510-515.
- Ashouri, A.; S. Overney, D. Michaud et C. Cloutier. 1998. Fitness and feeding are affected in two-spotted stinkbug, *Perillus bioculatus*, by the cysteine proteinase inhibitor, Oryzacystatin I. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 38: 74-83.
- Ashouri, A.; D. Michaud et C. Cloutier. 2001. Recombinant and classically selected factors of potato plant resistance to the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*, variously affect the potato aphid parasitoid *Aphidius nigripes*. *BioControl* 46: 401-418.
- Birch, A.N.E.; I.E. Geoghegan; M.E.N. Majerus; J.W. McNicol; C.A. Hackett; A.M.R. Gatehouse et J.A. Gatehouse. 1999. Tri-trophic interactions involving pest aphids, predatory 2-spot ladybirds and transgenic potatoes expressing snowdrop lectin for aphid resistance. *Mol. Breed.* 5: 75-83.
- Bolar, J.P.; J.L. Norelli; K.-W. Wong; C.K. Hayes; G.E. Harman et H.S. Aldwinckle. 2000. Expression of endochitinase from *Trichoderma harzianum* in transgenic apple increases resistance to apple scab and reduces vigor. *Phytopat.* 90: 72-77.
- Bolar, J.P.; J.L. Norelli; K.-W.; G.E. Harman; S.K. Brown et H.S. Aldwinckle. 2001. Synergistic activity of endochitinase and exochitinase from *Trichoderma atroviride* (*T. harzianum*) against the pathogenic fungus (*Venturia inaequalis*) in transgenic apple plants. *Trans. Research* 10: 533-543.
- Bouchard, É.; C. Cloutier et D. Michaud. 2003. Oryzacystatin I expressed in transgenic potato induces digestive compensation in an insect natural predator via its herbivorous prey feeding on the plant. *Molec. Ecol.* 12: 2439-2446.
- Bouquet, A. 2001. Pesticides ou OGM: il faudra choisir. *Prog. Agric. Vitic.* 118: 223-226.
- Bourguet, D.; M.-T. Bethenod; C. Trouvé et F. Viard. 2000. Host-plant diversity of the European corn borer *Ostrinia nubilalis*: what value for sustainable transgenic insecticidal *Bt* maize?. *Proc. R. Soc. Lond.* 267: 1177-1184.
- Brodeur, J. 1999. Méthodes de lutte contre les ennemis des plantes (BIO-20257): section entomologie. Cours à distance. Université Laval. 151 p.
- Brogliè, K.; I. Chet; M. Holliday; R. Cressman; P. Biddle; S. Knowlton; C.J. Mauvais et R. Brogliè. 1991. Transgenic plants with enhanced resistance to the fungal pathogen *Rhizoctonia solani*. *Science* 254: 1194-1197.
- Brooks, D.R.; D.A. Bohan; G.T. Champion; A.J. Houghton; C. Hawes; M.S. Heard; S.J. Clark; A.M. Dewar; L.G. Firbank; J.N. Perry; P. Rothery; R.J. Scott; I.P. Woiod; C. Birchall; M.P. Skellern; J.H. Walker; P. Baker; D. Bell; E.L. Browne; A.J.G. Dewar; C.M. Fairfax; B.H. Garner; L.A. Haylock; S.L. Horne; S.E. Hulmes; N.S. Mason; L.R. Norton; P. Nuttall; Z. Randle; M.J. Rossall; R.J.N. Sands; E.J. Singer et M.J. Walker. 2003. Invertebrate responses to the management of genetically modified herbicide-tolerant and conventional spring crops: I. Soil-surface-active invertebrates. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* B 358: 1847-1862.
- Brown, T.M. 1996. Application of molecular genetics in combatting pesticides resistance. Molecular genetics and evolution of pesticide resistance. *Amer. Chem. Soc.* 1-8.

- Butler, D.; T. Reichhardt; A. Abbot; D. Dickson et A. Saegusa. 1999. Long-term effect of GM crops serves up food for thought. *Nature* 398: 651-656.
- Cannon, R.J.C. 2001. Bt transgenic crops: risks and benefits. *Integr. Pest Manag. Rev.* 5: 151-173.
- Carrière, Y. et B.E. Tabashnik. 2001. Reversing insect adaptation to transgenic insecticidal plants. *Proc. R. Soc. Lond.* 268: 1475-1480.
- Carrière, Y.; C. Ellers-Kirk; M. Sisterson; L. Antilla; M. Whitlow; T.J. Dennehy et B.E. Tabashnik. 2003. Long-term regional suppression of pink bollworm by *Bacillus thuringiensis* cotton. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100: 1519-1523.
- Carson, R. 1962. Silent Spring. The Riverside Press Cambridge. Houghton Mifflin Company. Boston, Mass. 368 p.
- Casida, J.E. et G.B. Quistad. 1998. Golden age of insecticide research: past, present, or future?. *Annu. Rev. Entomol.* 43: 1-16.
- Châline, N.; A. Decourtye; D. Marsault; M. Lechner; J. Champolivier; X. Van Waetermeulen; D. Viollet et M.H. Pham-Delègue. 2001. Impact of novel herbicide-resistant transgenic oilseed rape on honey bee colonies in semi-field conditions. Dans "Hazards of pesticides to bees". Les Colloques de l'INRA (éds). Paris (France). 187-193.
- Champion, G.T.; M.J. May; S. Bennett; D.R. Brooks; S.J. Clark; R.E. Daniels; L.G. Firbank; A.J. Haughton; C. Hawes; M.S. Heard; J.N. Perry; Z. Randle; M.J. Rossall; P. Rothery; M.P. Skellern; R.J. Scott; G.R. Squire et M.R. Thomas. 2003. Crop management and agronomic context of the farm scale evaluations of genetically modified herbicide-tolerant crops. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 358: 1801-1818.
- Champolivier, J.; A. Messéan et J.-P. Prunier. 2001. Culture de variétés de colza tolérantes à un herbicide: de l'évaluation à la biovigilance. *Comptes rendus Acad. Agri. de France* 87: 31-46.
- Charollais, M. 2003. Les conceptions d'évolution du paysage: ensemble pour le futur du paysage!. *Revue suisse Agri.* 35 (5): I-VIII.
- Chèvre, A.-M.; F. Eber; É. Jenczewski; M. Renard; J. Pierre; H. Darmency et X. Reboud. 2001. Impacts agro-environnementaux de la mise en culture de variétés de colza transgéniques tolérantes à des herbicides. *Comptes rendus Acad. Agri. de France* 87: 11-20.
- Clarke, T. 2003. Pest resistance feared as farmers flout rules. *Nature* 424: 116.
- Conner, A.J.; T.R. Glare et J.P. Nap. 2003. The release of genetically modified crops into the environment. Part II: Overview of ecological risk assessment. *Plant J.* 33: 19-46.
- Cooke, L. 1997. Maysin: a natural insecticide from corn silk. *Agri. Research* 45: 18.
- Couty, A.; L. Jouanin et M.-H. Pham-Delègue. 2002. Impact de protéines d'origine végétale, exprimées dans des plantes transgéniques, sur des insectes pollinisateurs et auxiliaires. Dans "Les biopesticides d'origine végétale". Regnault-Roger, C.; B.J.R. Philogène et C. Vincent (éds). Lavoisier Tec & Doc, Paris (France). 243-264.
- CPVQ (Conseil des Productions Végétales du Québec). 2000. Traitements herbicides: Grandes cultures 2000. CPVQ. Québec (Canada). 358 p.
- Crawley, M.J.; S.L. Brown; R.S. Hails; D.D. Kohn et M. Rees. 2001. Transgenic crops in natural habitats. *Nature* 409: 682-683.
- Cresswell, J.E. 1994. A method for quantifying the gene flow through results from a single bumblebee visits using transgenic oilseed rape, *Brassica napus* L. cv. Westar. *Trans. Research* 3: 134-137.
- Dale P.J.; B. Clarke et E.M.G. Fontes. 2002. Potential for the environmental impact transgenic crops. *Nature Biotech.* 20: 567-574.
- Darboux, I.; Y. Pauchet; C. Castella; M.H. Silva-Filha; C. Nielsen-LeRoux; J.-F. Charles et D. Pauron. 2002. Loss of the membrane anchor of the target receptor is a mechanism of bioinsecticide resistance. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99: 5830-5835.
- Darmency, H. 1996. Movement of resistance genes among plants. Dans "Molecular genetics and evolution of pesticide resistance". *Amer. Chem. Soc.* 209-220.

- Davies, W.P. 1992. Prospects for pest resistance to pesticides. Pest management and the environment in 2000. A. Aziz; S.A. Kadir et H.S. Barlow (éds). CAB International, Wallingford (G.-B.). 95-110.
- Dilworth, E.; L. Gianfranceschi; D. Hermann; A. Patocchi; C. Gessler; M. Barbieri; E. Belfanti; S. Tartarini; B. Vinatzer et S. Sansavini. 2003. Progress of map-based cloning of the Vf-resistance gene and functional verification: preliminary results from expression studies in transformed apple. *Hort. Science* 38: 1-3.
- Donegan, K.K.; C.J. Palm; V.J. Fieland; L.A. Porteous; L.M. Ganio; D.L. Schaller; L.Q. Bucao et R.J. Seidler. 1995. Changes in levels, species and DNA fingerprints of soil microorganisms associated with cotton expressing the *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* endotoxin. *Appl. Soil Ecol.* 2: 111-124.
- Donegan, K.K.; D.L. Schaller; J.K. Stone; L.M. Ganio; G. Reed; P.B. Hamm et R. J. Seidler. 1996. Microbial populations, fungal species diversity and plant pathogen levels in field plots of potato plants expressing the *Bacillus thuringiensis* var. *tenebrionis* endotoxin. *Trans. Research* 5: 25-35.
- Donegan, K.K.; D.L. Seidler et V.J. Fieland. 1997. Decomposition of genetically engineered tobacco under field conditions: persistence of the proteinase inhibitor I product and effects on soil microbial respiration and protozoa, nematode and microarthropod populations. *J. Appl. Ecol.* 34:767-777.
- Doucet, R. 1992. La science agricole: climat, sols et productions végétales du Québec. Berger, Eastman (Canada). 699p.
- Duchesne, S.; L. Bélanger; M. Grenier et F. Hone. 1999. Guide de conservation des corridors forestiers en milieu agricole. Oiseleurs du Québec Inc. et le Service canadien de la faune - Environnement Canada. 60 p.
- Fearing P.L.; D. Brown; D. Vlachos; M. Meghji et L. Privalle. 1997. Quantitative analysis of CryIA(b) expression in *Bt* maize plants, tissues, and silage and stability of expression over successive generations. *Mol. Breed.* 3: 169-176.
- Ferré, J. et J. Van Rie. 2002. Biochemistry and genetics of insect resistance to *Bacillus thuringiensis*. *Annu. Rev. Entomol.* 47: 501-533.
- Fitt, G.P. 2000. An Australian approach to IPM in cotton: integrating new technologies to minimise insecticides dependence. *Crop Prot.* 19: 793-800.
- Firbank, L.G. 2003. Introduction. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 358: 1777-1778.
- Forcada, C.; E. Alcàcer; M.D. Garcerà; A. Tato et R. Martinez. 1999. Resistance to *Bacillus thuringiensis* Cry1Ac toxin in three strains of *Heliothis virescens*: proteolytic and SEM study of the larval midgut. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 42: 51-63.
- Fortin, J. 1998. Gestion rationnelle des produits antiparasitaires (SLS-20242). Notes de cours. Université Laval. Québec, Qc.
- Gatehouse, M.R.; R.E. Down; K.S. Powell; N. Sauvion; Y. Rahbe; C.A. Newell; A. Merryweather; W.D.O. Hamilton et J.A. Gatehouse. 1996. Transgenic potato plants with enhanced resistance to the peach-potato aphid *Myzus persicae*. *Entomol. Exp. Applic.* 79: 295-307.
- Gatehouse, M.R. et J.A. Gatehouse. 1998. Identifying proteins with insecticidal activity: use of encoding genes to produce insect-resistant transgenic crops. *Pestic. Sci.* 52: 165-175.
- Gauthier, R. 1999. La place de l'évaluation du risque dans la gestion de terrains contaminés au Québec. *Vect. Environ.* 32: 17-22.
- Gendron, G. 2000. Systèmes cultureux durables II. Notes de cours. Université Laval. Québec, Qc (Canada).
- Georghiou, G.P. 1990. Overview of insecticide resistance. Managing resistance to agro-chemicals: from fundamental research to practical strategies. *Amer. Chem. Soc.* 18-41.
- Giles, J. 2003. Biosafety trials darken outlook for transgenic crops in Europe. *Nature* 425: 751.
- Gill, S.S.; E.A. Cowles et P.V. Pietrantonio. 1992. The mode of action of *Bacillus thuringiensis* endotoxins. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 615-636.

- Giroux, S.; J.-C. Côté, C. Vincent, P. Martel et D. Coderre. 1994. Bacteriological insecticide M-One effects on predation efficiency and mortality of adult *Coleomegilla maculata lengi* (Coleoptera: Coccinellidae). *J. Econ. Entomol.* 87: 39-43.
- Gopalakrishnan, S.M. et R.J. Wood. 1984. Persistence and frequency of application of an insecticide in relation to the rate of evolution of resistance. *Pest. Sci.* 15: 325-336.
- Gould, F. 1998. Sustainability of transgenic insecticidal cultivars: integrating pest genetics and ecology. *Annu. Rev. Entomol.* 43: 701-726.
- Greene, J.K.; S.G. Turnipseed; M.J. Sullivan et G.A. Herzog. 1999. Boll damage by southern green stink bug (Hemiptera: Pentatomidae) and tarnished plant bug (Hemiptera: Miridae) caged on transgenic *Bacillus thuringiensis* cotton. *J. Econ. Entomol.* 92: 941-944.
- Greenplate, J.T. 1999. Quantification of *Bacillus thuringiensis* insect control protein Cry1Ac over time in bollgard cotton fruit and terminals. *J. Econ. Entomol.* 92: 1377-1383.
- Groot, A.T. et M. Dicke. 2002. Insect-resistant transgenic plants in a multi-trophic context. *Plant J.* 31: 387-406.
- Gullan, P.J. et P.S. Cranston. 1994. The insects: an outline of entomology. Chapman et Hall, Londres. 491 p.
- Gura, T. 2001. The battlefields of Britain. *Nature* 412:760-763.
- Hails, R.S. 2002. Assessing the risk associated with new agricultural practices. *Nature* 418: 685-688.
- Harlan, J.R. 1992. Crops & man. American Society of Agronomy & Crop Science Society of America. Madison, WI. 284 p.
- Haubruege, E. 1992. La résistance des arthropodes aux pesticides: un problème important en agriculture. *Mém. Soc. R. Belge Entomol.* 35: 301-308.
- Haughton, A.J.; G.T. Champion; C. Hawes; Heard, M.S.; D.R. Brooks; D.A. Bohan; S.J. Clark; A.M. Dewar; L.G. Firbank; J.L. Osborne; J.N. Perry; P. Rothery; D.B. Roy; R.J. Scott; I.P. Woiod; C. Birchall; M.P. Skellern; J.H. Walker; P. Baker; E.L. Browne; A.J.G. Dewar; B.H. Garner; L.A. Haylock; S.L. Horne; N.S. Mason; R.J.N. Sands et M.J. Walker. 2003. Invertebrate responses to the management of genetically modified herbicide-tolerant and conventional spring crops: II. Within-field epigeal and aerial arthropods. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 358: 1863-1877.
- Hawes, C.; A.J. Haughton; J.L. Osborne; D.B. Roy; S.J. Clark; J.N. Perry; P. Rothery; D.A. Bohan; D.R. Brooks; G.T. Champion; A.M. Dewar; M.S. Heard; I.P. Woiod; R.E. Daniels; M.W. Young; A.M. Parish; R.J. Scott; L.G. Firbank et G.R. Squire. 2003. Responses of plants and invertebrate trophic groups to contrasting herbicide regimes in the farm scale evaluations of genetically modified herbicide-tolerant crops. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 358: 1899-1913.
- Heard, M.S.; C. Hawes; G.T. Champion; S.J. Clark; L.G. Firbank; A.J. Haughton; A.M. Parish; J.N. Perry; P. Rothery; R.J. Scott; M.P. Skellern; G.R. Squire et M.O. Hill. 2003. Weeds in fields with contrasting conventional and genetically modified herbicide-tolerant crops: I. Effects on abundance and diversity. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 358: 1819-1832.
- Heinrich D. et M. Hergt. 1993. Atlas de l'écologie. La Pochothèque: le livre de poche. La librairie générale française, Paris (France). 286 p.
- Hellmich, R.L.; B.D. Siegfried; M.K. Sears; D.E. Stanley-Horn; M.J. Daniels; H.R. Mattila; T. Spencer; K.G. Bidne et L.C. Lewis. 2001. Monarch larvae sensitivity to *Bacillus thuringiensis*-purified proteins and pollen. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98: 11925-11930.
- Hilbeck, A.; M. Baumgartner, P.M. Fried et F. Bigler. 1998. Effects of transgenic *Bacillus thuringiensis* corn-fed prey on mortality and development time of immature *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae). *Environ. Entomol.* 27: 480-487.
- Hilder V.A. et D. Boulter. 1999. Genetic engineering of crop plants for insect resistance: a critical review. *Crop Prot.* 18: 177-191.
- Hirschberg, J. et L. McIntosh. 1983. Molecular basis of herbicide resistance in *Amaranthus hybridus*. *Science* 222: 1346-1349.

- Hoy, M. 2000. Transgenic arthropods for pest management programs: risk and realities. *Exp. Appl. Acarol.* 24: 463-495.
- Huang, F.; R.A. Higgins et L.L. Buschman. 1997. Baseline susceptibility and changes in susceptibility to *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki* under selection pressure in European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae). *J. Econ. Entomol.* 90:1137-1143.
- Huang, F.; L.L. Buschman et R.A. Higgins. 1999a. Susceptibility of different instars of European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) to diet containing *Bacillus thuringiensis*. *J. Econ. Entomol.* 92: 547-550.
- Huang, F.; R.A. Higgins et L.L. Buschman. 1999b. Heritability and stability of resistance to *Bacillus thuringiensis* in *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae) to diet containing. *Bul. Entomol. Research* 89: 449-454.
- Huang, F.; L.L. Buschman; R.A. Higgins et W.H. McGaughey. 1999c. Inheritance of resistance to *Bacillus thuringiensis* toxin (Dipel ES) in the European corn borer. *Science* 284: 965-967.
- Hughes, K.J.; S.K. Narang; R.A. Leopold; O.A. Johnson et J.D. DeVault. 1996. Genetically altering insects: promise, prospects, and limitations. Dans "Molecular genetics and evolution of pesticide resistance". *Amer. Chem. Soc.* 221-228.
- Ingold, M. 1988. Biotechnologie: quels risques?. *Revue suisse Agric.* 20 (2): 63.
- Jayaraman, K.S. 2003. India debates results of its first transgenic cotton crop. *Nature* 421: 681.
- Johnson, M.T. et F. Gould. 1992. Interaction of Genetically Engineered Host Plant Resistance and Natural Enemies of *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) in Tobacco. *Environ. Entomol.* 21: 586-597.
- Johnson, M.T.; F. Gould et G.G. Kennedy. 1997. Effect of natural enemies on relatives fitness of *Heliothis virescens* genotypes adapted and not adapted to resistant host plants. *Entomol. Exp. Appl.* 82: 219-230.
- Jutsum, A.R.; S.P. Heaney; B.M. Perrin et P.J. Wege. 1998. Pesticide resistance: assessment of risk and the development and implementation of effective management strategies. *Pestic. Sci.* 54: 435-446.
- Kareiva, P.; W. Morris et C.M. Jacobi. 1994. Studying and managing the risk of cross-fertilisation between transgenic crops and wild relatives. *Mol. Ecol.* 3: 15-21.
- Kogan, M. 1998. Integrated pest management: historical perspectives and contemporary developments. *Annu. Rev. Entomol.* 43: 243-270.
- Krebs, C.J. 1994. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. 4^{ème} Édition. Harper Collins College. New York (É.-U.). 801 p.
- Krebs, J.R.; J.D. Wilson; R.B. Bradury et G.M. Siriwardena. 1999. The second silent spring?. *Nature* 400: 611-612.
- Lacey, L.A.; D.R. Horton; R.L. Chauvin et J.M. Stocker. 1999. Comparative efficacy of *Beauveria bassiana*, *Bacillus thuringiensis*, and aldicarb for control of Colorado potato beetle in an irrigated desert agroecosystem and their effects on biodiversity. *Entomol. Exp. Appl.* 93: 189-200.
- Landis D.A.; S.D. Wratten et G.M. Gurr. 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.* 45: 175-201.
- Leonard, R.A. 1990. Movement of pesticides into surface waters. Dans "Pesticides in the soil environment: process, impact, and modeling". H.H. Cheng (éds). Soil Science Society of America (SSSA). Madison, WI. p. 303-349.
- Leroux, G.D.; M.-H. April et C. Chiasson. 2000. Stratégie phytosanitaire et protection de la santé: la nécessité d'une approche globale. Dans "Agriculture intensive et écosystèmes régionaux: du diagnostic aux interventions". R. Landry et P. Levallois (éds). Presses de l'Université Laval, Qc. 262 p.
- Liu, Y.-B.; B.E. Tabashnick; T.J. Dennehy; A.L. Patin et A.C. Barlett. 1999. Development time and resistance to Bt crops. *Nature* 400: 519.

- Losey, J.E.; L.S. Rayor et M.E. Carter. 1999. Transgenic pollen harms monarch larvae. *Nature* 399: 214.
- Ma, J.K.-C.; P.M.W. Drake et P. Christou. 2003. The production of recombinant pharmaceutical proteins in plants. *Nature Gen.* 4: 794-805.
- Malone, L.A. et P.J. Burgess. 2000. Interference of protease inhibitors on non-target organisms. Dans "Recombinant Protease Inhibitors in Plants". D. Michaud (éds). Eurekah, Qc. p. 91-108.
- Manasse, R.S. 1992. Ecological risks of transgenic plants: effects of spatial dispersion on gene flow. *Ecol. Appl.* 2: 431-438.
- Maufette, Y. 1992. La résistance des plantes et la production de tanins. Dans "La lutte biologique". C. Vincent et D. Coderre (éds). Gaëtan Morin, Boucherville, Qc. p. 627-641.
- Meeusen, R.L. et G. Warren. 1989. Insect control with genetically engineered crops. *Annu. Rev. Entomol.* 34: 373-381.
- Metcalf, R.L. 1980. Changing role of insecticides in crop protection. *Annu. Rev. Entomol.* 25: 219-256.
- Metcalf, R.L. 1986. The ecology of insecticides and the chemical control of insects. Dans *Ecological theory and integrated pest management*. 251-297.
- Michaud, D. 2000. Plantes transgéniques (BVG-66008). Note de cours. Université Laval. Québec, Qc (Canada).
- Nadakavukaren, A. 1995. Our global environment: a health perspective. 4^{ème} Édition. Waveland Press. Prospect Heights, IL (USA). 711 p.
- Naïbo, B. et G. Marque. 2003. Le maïs *Bt* préserve la faune utile. *Pesrpec. Agric.* 293: 14-17.
- Nap, J.-P.; P.L.J. Metz; M. Escaler et A.J. Conner. 2003. The release of genetically modified crops into the environnement. Part I: Overview of current status and regulations. *Plant J.* 33: 1-18.
- Nylin, S. et K. Gotthard. 1998. Plasticity in life-history traits. *Annu. Rev. Entomol.* 43: 63-83.
- Oberhauser, K.S.; M.D. Prysby; H.R. Mattila; D.E. Stanley-Horn; M.K. Sears; G. Dively; E. Olson; J.M. Pleasants; W.-K. F. Lam et R.L. Hellmich. 2001. Temporal and spatial overlap between monarch larvae and corn pollen. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98: 11913-11918.
- Orr, D.B. et D.A. Landis. 1997. Oviposition of european corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) and impact of natural enemy populations in transgenic versus isogenic corn. *J. Econ. Entomol.* 90: 905-909.
- Panneton, B.; C. Vincent et F. Fleurat-Lessard. 2000. Place de la lutte physique en phytoprotection. Dans "La lutte physique en phytoprotection". C. Vincent; B. Panneton et F. Fleurat-Lessard (Éds). INRA, Paris. p. 1-25.
- Pascher, K. et G. Gollmann. 1999. Ecological risk assessment of transgenic plant releases: an Austrian perspective. *Biodiver. Conser.* 8: 1139-1158.
- Peck, S.L.; F. Gould et S.P. Ellner. 1999. Spread of resistance in spatially extended regions of transgenic cotton: implication for management of *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Econ. Entomol.* 92: 1-16.
- Pedigo, L.P. 1996. Entomology & Pest Management. 2^{ème} édition. Prentice-Hall. Upper Saddle River, NJ. 679 p.
- Pelletier, M.-L. et D. De Oliveira. 2003. Canola et insectes pollinisateurs: une association à encourager. Résumé de conférence lors de la 95^{ème} réunion annuelle de la Société de Protection des Plantes du Québec (SPPQ) sous le thème "Les pesticides chimiques: une lutte à finir?". 18.
- Perez, A. et M. Kogan. 2003. Glyphosate-resistant *Lolium multiflorum* in Chilean orchards. *Weed Research* 43: 12-19.
- Philogène, B.J.R.; C. Regnault-Roger et C. Vincent. 2002. Produits phytosanitaires insecticides d'origine végétale: promesses d'hier et d'aujourd'hui. Dans "Biopesticides d'origine végétale". Regnault-Roger, C.; B.J.R. Philogène et C. Vincent (éds). Lavoisier Tec & Doc, Paris. p. 1-17.
- Phipps, R.H. et J.R. Park. 2002. Environmental benefits of genetically modified crops: global and European perspectives on their ability to reduce pesticides use. *J. Anim. Feed Sci.* 11: 1-18.

- Pickett, A.D. & N.A. Paterson. 1953. The influence of spray programs on the fauna of apple orchards in Nova Scotia. IV. A review. *Can. Entomol.* 85: 472-478.
- Picard-Nizou, A.L.; M.H. Pham-Delègue et V. Kerguelen. 1995. Foraging behavior of honey bees (*Apis mellifera* L.) on transgenic oilseed rape (*Brassica napus* L. var. *oleifera*). *Trans. Research* 4: 270-276.
- Pilcher, C.D.; J.J. Obrycki; M.E. Rice et L.C. Lewis. 1997. Preimaginal development, survival, and field abundance of insect predators on transgenic *Bacillus thuringiensis* corn. *Enviro. Entomol.* 26: 446-454.
- Pleasants, J.M.; R.L. Hellmich; G.P. Dively; M.K. Sears; D.E. Stanley-Horn; H.R. Mattila; J.E. Foster; P. Clark et G.D. Jones. 2001. Corn pollen deposition on milkweed in and near cornfields. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98: 11919-11924.
- Pont, V. et R. Pezet. 1991. Un moyen de défense naturel des végétaux: les phénols. *Revue Suisse Agric.* 23: 237-241.
- Powles, S.; D.F. Lorraine-Colwill; J.J. Dellow et C. Preston. 1998. Evolved resistance to glyphosate in rigid ryegrass (*Lolium rigidum*) in Australia. *Weed Science* 46: 604-607.
- Régnière J. et K.J. Griffiths. 1992. La modélisation en lutte biologique: un exemple dans l'étude du synchronisme des cycles vitaux d'un parasitoïde et de son hôte. Dans "La lutte biologique". C. Vincent et D. Coderre (éds). Gaëtan Morin. Boucherville, Qc. p. 265-284.
- Riba, G. et C. Silvy. 1989. Combattre les ravageurs des cultures: enjeux et perspectives. INRA, Paris. 234 p.
- Riddick, E.W. et P. Barbosa. 1998a. Impact of Cry3A-intoxicated *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) and pollen on consumption, development, and fecundity of *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 91: 303-307.
- Riddick, E.W. et P. Barbosa. 1998b. Effect of a seed mix deployment of Cry3A-transgenic and non transgenic potato on the abundance of *Lebia grandis* (Coleoptera: Carabidae) and *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 91: 647-653.
- Rioux, S. et H. Voldeng. 1999. Des plantes transgéniques résistantes aux maladies: mythe ou réalité?. Conférence présentée le 13 janvier lors du «Colloque sur les plantes transgéniques». Conseil des Productions Végétales du Québec (CPVQ). Saint-Hyacinthe, Qc. 9 p.
- Risch, S.J.; D. Andow et M.A. Altieri. 1983. Agroecosystem diversity and pest control: data, tentative conclusions, and new research directions. *Environ. Entomol.* 12: 625-629.
- Rouisse, L. 1999. L'évaluation des risques toxicologiques ou écologiques: un outil judicieux pour l'établissement de critères environnementaux sécuritaires et défendables. *Vecteur environ.* 32: 23-27.
- Roush, R.T. 1989. Designing resistance management programs: how can you choose?. *Pest. Sci.* 26: 423-441.
- Roush, R.T. et J.C. Daly. 1990. The role of population genetics in resistance research and management. Dans "Pesticide resistance in arthropods". R.T. Roush et B.E. Tabashnick (éds). 97-152.
- Roush, R.T. 1996a. Managing resistance to transgenic crops. Dans "Advances in insect control: the role of transgenic plants". N. Carozzi et M. Kozel (éds). 271-294.
- Roush, R.T. 1996b. Can we slow adaptation by pests to insect transgenic crops?. Dans "Biotechnology and integrated pest management". G.J. Persley (éds). CAB International, Wallingford (G.-B.). 242-263.
- Roush, R.T. 1997. Bt-transgenic crops: just another pretty insecticide or a chance for a new start in resistance management?. *Pestic. Sci.* 51: 328-334.
- Roush, R.T. 1998. Two-toxin strategies for management of insecticidal transgenic crops: can pyramiding succeed where pesticides mixtures have not?. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 353: 1777-1786.
- Roy, D.B.; D.A. Bohan; A.J. Haughton; M.O. Hill; J.L. Osborne; S.J. Clark; J.N. Perry; P. Rothery; R.J. Scott; D.R. Brooks; G.T. Champion; C. Hawes; M.S. Heard et L.G. Firbank. 2003.

- Invertebrates and vegetation of field margins adjacent to crops subject to contrasting herbicide regimes in the farm scale evaluations of genetically modified herbicide-tolerant crops. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 358: 1879-1898.
- Saxena, D.; S. Flores et G. Stotzky. 1999. Insecticidal toxin in root exudates from *Bt* corn. *Nature* 402: 480.
- Saxena, D. 2001. Bt toxin uptake from soil by plants. *Nature Biotech.* 19: 199.
- Scala R. et C. Gauvrit. 1991. Mécanismes d'action phytotoxique des autres familles d'herbicides. Dans "Les herbicides: mode d'action et principes d'utilisation". R. Scala (éds). INRA, Paris. 115-191.
- Schuler, T.J.; G.M. Poppy; B.R. Kerry et I. Denholm. 1998. Insect-resistant transgenic plants. *Tibtech.* 16: 168-175.
- Schuler, T.J.; G.M. Poppy; B.R. Kerry et I. Denholm. 1999. Potential side effects of insect-resistant transgenic plants on arthropod natural enemies. *Tibtech.* 17: 210-216.
- Scott, J.G et Z. Wen. 2001. Cytochrome P450 of insects: the tips of the iceberg. *Pest Manag. Sci.* 57: 958-967.
- Sears, M.K.; R.L. Hellmich; D.E. Stanley-Horn; K.S. Oberhauser; H.R. Mattila; B.D. Siegfried et G.P. Dively. 2001. Impact of Bt corn pollen on monarch butterfly population: a risk assessment. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98: 11937-11942.
- Shatters, R.G. 2000. Environmental impact of biotechnology. Dans "Biological & biotechnological control of insect pests". J.E. Rechcigl et N.A. Rechcigl (éds). Lewis Publisher. Boca Raton, Fla. p. 281-302.
- Shaw, M.W. 2000. Model of the effects of dose heterogeneity and escape on selection pressure for pesticide resistance. *Anal. Theor. Plant Pathol.* 90: 333-339.
- Shelton, A.M.; J.-Z. Zhao et R.T. Roush. 2002. Economic, ecological, food safety, and social consequences of the development of *Bt* transgenic plants. *Annu. Rev. Entomol.* 47: 845-881.
- Siegfried, B.D.; P.C.R.G. Marçon; J.F. Witkowski; R.J. Wright et G.W. Warren. 1995. Susceptibility of field populations of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hübner)(Lepidoptera: Pyralidae), to *Bacillus thuringiensis* (Berliner). *J. Agr. Entomol.* 12: 267-273.
- Skogsmyr, I. 1994. Gene dispersal from transgenic potatoes to conspecifics: a field trial. *Theor. Appl. Genet.* 88: 770-774.
- Southwood, T.R.E. 1973. The insect / plant relationship: an evolutionary perspective. Dans "Insect / plant relationships". H.F. Van Edem (éds). *R. Ent. Soc. Lond.* 3-30.
- Sparks, T.C.; J.A. Lockwood; R.L. Byford; J.B. Graves et B.R. Leonard. 1989. The role of behavior in insecticide resistance. *Pestic. Sci.* 26: 383-399.
- Stanley-Horn, D.E.; G.P. Dively; R.L. Hellmich; H.R. Mattila; M.K. Sears; R. Rose; L.C.H. Jesse; J.E. Losey; J.J. Obrycki et L. Lewis. 2001. Assessing the impact of Cry1Ab-expressing corn pollen on monarch butterfly larvae in field studies. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98: 11931-11936.
- Stäubli, A. 1996. Bien informer le grand public n'est pas chose aisée. *Revue Suisse Agric.* 28: 327.
- Stäubli, A. 1998. Génie génétique: quel est le rôle des stations de recherches agronomiques?. *Revue Suisse Agric.* 30: 3.
- Stern, V.M. 1973. Economic thresholds. *Annu. Rev. Entomol.* 18: 259-280.
- Stewart, C.N.; M.D. Halfhill et S.I. Warwick. 2003. Transgene introgression from genetically modified crops to their wild relatives. *Nature Gen.* 4: 806-817.
- Strong, D.R. 1979. Biogeographic dynamics of insect – host plant communities. *Annu. Rev. Entomol.* 24: 89-119.
- Suszkwi, J. 1997a. Natural plant defenses: fight or flight?. *Agri. Research* 45: 13.
- Suszkwi, J. 1997b. *Mir1* gene stalls corn pests. *Agri. Research* 45: 19.
- Tabashnik, B.E. 1994. Evolution of resistance to *Bacillus thuringiensis*. *Annu. Rev. Entomol.* 39: 47-79.

- Tabashnik, B.E.; A.L. Patin; T.J. Dennehy; E. Miller et R.T. Staten. 1999. Dispersal of pink bollworm (Lepidoptera: Gelechiidae) males in transgenic cotton that produces a *Bacillus thuringiensis* toxin. *J. Econ. Entomol.* 92: 772-778.
- Thomas, M.B. 1999. Ecological approaches and the development of «truly integrated» pest management. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96: 5944-5951.
- Thompson, G.D. et G. Head. 2001. Implication of regulating insect resistance management. *Am. Entomol.* 47: 6-10.
- Tilman, D.; J. Knops; D. Wedin; P. Reich; M. Ritchie et E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Tilman, D. 1999. Global environmental impact of agricultural expansion: the need for sustainable and efficient practices. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96: 5965-6000.
- Tilman, D.; J. Fargione; B. Wolff; C. D'Antonio; A. Dobson; R. Howarth; D. Schindler; W. H. Schlesinger; D. Simberloff et D. Swackhamer. 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* 292: 281-284.
- Tourneur, J.-C.; D. Bouchard et J.-G. Pilon. 1992. Le complexe des ennemis naturels des pucerons en pommeraie au Québec. Dans "La lutte biologique". C. Vincent et D. Coderre (éds). Gaëtan Morin. Boucherville, Qc. p. 179-194.
- Trisyono, A. et M.E. Whalon. 1997. Fitness costs of resistance to *Bacillus thuringiensis* in Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). *J. Econ. Entomol.* 90: 267-271.
- Université Cornell. 2000. Agricultural biotechnology: questions & answers. Cornell University. Geneva, NY. 7 p.
- Vitousek, P.M.; H.A. Mooney; J. Lubchenco et J.M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Wang, Y.; G. Nowak; D. Cullay; L.A. Hadwiger et B. Fristensky. 1999. Constitutive expression of pea defense gene DRR206 confers resistance to blackleg (*Leptosphaeria maculans*) disease in transgenic canola (*Brassica napus*). *Mol. Plant-Microbe Interact.* 12: 410-418.
- Wang, Y. et B. Fristensky. 2001. Transgenic canola lines expressing pea defense gene DRR206 have resistance to aggressive blackleg isolates and to *Rhizoctonia solani*. *Mol. Breed.* 8: 263-271.
- Warrior, P. 2000. Living systems as natural crop-protection agents. *Pest Man. Sci.* 56: 681-687.
- Watkinson, A.R.; R.P. Freckleton; R.A. Robinson et W.J. Sutherland. 2000. Predictions of biodiversity response to genetically modified herbicide-tolerant crops. *Science* 289: 1554-1557.
- Welch R.; B. Hubbell; D.E. Ervin et M. Jahn. 2002. GM crops and the pesticide paradigm. *Nature Biotech.* 20: 548.
- Zangerl, A.R.; D. McKenna; C.L. Wraight; M. Carroll; P. Ficarello; R. Warner et M.R. Berenbaum. 2001. Effects of exposure to event 176 *Bacillus thuringiensis* corn pollen on monarch and black swallowtail caterpillars under field conditions. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98: 11908-11912.