

Impact de pommes de terre résistantes au doryphore sur les arthropodes non visés : une méta-analyse des facteurs possiblement en cause dans l'échec d'une plante transgénique Bt

Conrad Cloutier¹
Simon Boudreault¹
Dominique Michaud²

¹ Département de biologie,
Université Laval,
Faculté des sciences et de génie,
1045, avenue de la Médecine
Pavillon Alexandre Vachon,
Québec QC
Canada G1V 0A6
<conrad.cloutier@bio.ulaval.ca>
<simon.boudreault@bio.ulaval.ca>

² Département de phytologie,
Université Laval,
Pavillon des Services (INAF),
Québec QC,
Canada G1V 0A6
<dominique.michaud@plg.ulaval.ca>

Résumé

La spécificité de la résistance antiravageur des plantes transgéniques exprimant des toxines Cry du *Bacillus thuringiensis* (Bt) implique la possibilité de cascade agro-écosystémique ascendante vers un nouvel équilibre de la biodiversité des arthropodes associés aux plantes agricoles. Nous examinons l'hypothèse selon laquelle l'exclusion sélective du doryphore sur la pomme de terre exprimant la toxine Cry3a du Bt altère, à la hausse, l'abondance des herbivores peu sensibles ou peu exposés aux toxines des plantes Bt, avec comme conséquence médiate l'accroissement des prédateurs et des omnivores dépendants des herbivores, qui sont adaptés à fourrager en milieu agricole. Nous avons estimé l'impact de la pomme de terre Bt sur divers taxons d'arthropodes non visés, à partir des données d'études d'impact qui ont accompagné le développement de la pomme de terre Bt Newleaf[®]. Sur 32 tests d'impact en champ comparant des pommes de terre Bt à des témoins non transgéniques, 14 (42 %) ont montré un effet significatif positif sur l'abondance des insectes herbivores suceurs (cicadelles, pucerons, punaises mirides, thrips). Sur un total de 72 tests d'impact sur l'abondance de prédateurs généralistes suivis en parallèle, 14 (~20 %) ont aussi montré un effet positif significatif. Ces effets positifs sur les prédateurs naturels sont explicables en admettant que leur abondance sur la pomme de terre Bt est altérée à la hausse sous l'effet ascendant de la productivité accrue des ressources que représente pour eux la surabondance des insectes suceurs, favorisés sélectivement par la spécificité de la toxine Cry3a de la plante transgénique. Nos résultats appuient l'idée selon laquelle le développement de la pomme de terre Bt a pu être freiné par ses effets favorables aux insectes suceurs de sève et soulignent l'importance de la conservation des ennemis naturels des herbivores secondaires indirectement favorisés.

Mots clés : effet non-intentionnel ; plante transgénique ; *Solanum tuberosum* ; résistance aux organismes nuisibles.

Thèmes : amélioration génétique ; pathologie ; productions végétales.

Abstract

Impact of Colorado potato beetle-resistant potatoes on non-target arthropods: A meta-analysis of factors potentially involved in the failure of a Bt transgenic plant

The relatively high specificity of transgenic plants based on Cry toxins of *Bacillus thuringiensis* (Bt) implies the possibility of upward agroecosystemic cascades toward new equilibria among arthropods associating with cultivated plants. We examine the hypothesis that exclusion of the Colorado potato beetle from potato expressing the Cry3a toxin increases the abundance of non-target herbivores, which indirectly favours the abundance of herbivore-dependent predators and omnivores foraging on agricultural plants. We examined the impact of Bt potato on non-target arthropod taxa, based on impact studies conducted during development of the Newleaf[®] Bt potato in North America. Of 32 field tests comparing Bt potato to non-transgenic controls, 14 (42%) revealed a significant, positive effect on the abundance of sucking insects (aphids, leafhoppers, mirids, thrips). Among 72 tests on generalist predators that were simultaneously monitored, 14 (~20%) also revealed significant positive effects. Such positive effects on predators can best be explained by their abundance being increased as a result of greater productivity due to

overabundance of sucking insect prey, which are selectively favoured by the high specificity of the Cry3a Bt toxin. Our results support the idea that development of the Bt potato may have been hampered in part by its positive effects on sucking insect pests, and underline the importance of conserving the natural enemies of secondary pests that are indirectly favoured.

Keywords: *Solanum tuberosum*; non-target effects; pest resistance; transgenic plants.

Subjects: genetic improvement; pathology; vegetal productions.

Introduction

Les plantes transgéniques antiravageurs sont cultivées depuis plus de dix ans et les risques d'impact écologique associés à cette technologie ont déjà suscité l'intérêt de nombreux auteurs (Shelton *et al.*, 2002 ; Conner *et al.*, 2003 ; Michaud, 2005a ; Michaud, 2005b ; Marvier *et al.*, 2007). Ces plantes expriment une résistance élevée aux ravageurs ciblés, conférée par des transgènes *cry* encodant des protéines toxiques pour les insectes, produites naturellement par le *Bacillus thuringiensis* (Bt). Les « plantes Bt » les plus répandues en agriculture sont spécifiques et spécialement résistantes aux chenilles (*Lepidoptera*) ou aux chrysomèles (*Coleoptera*).

Ayant passé en revue l'impact des plantes Bt les plus répandues, O'Callaghan *et al.* (2005) concluaient qu'aucun effet adverse important sur les organismes non visés n'avait été détecté en conditions naturelles. Bien que le succès commercial des pommes de terre transgéniques Bt ait été limité, il est intéressant d'examiner *a posteriori* les résultats d'études d'impact qui les concernent. Peu de travaux à ce sujet ont été publiés, mais ceux des créateurs de la variété Newleaf® et leurs collaborateurs sont très intéressants étant donné leur envergure et leur réalisation en champ sur deux années de production. Nous en analysons ici les résultats, après un bref exposé sur la nature et la diversité des organismes non visés.

Diversité des arthropodes en milieu agricole

Une monoculture reste complexe à l'échelle spatiotemporelle des insectes, qui peuvent s'y établir en réseau trophique en une seule saison (Groot et Dicke, 2002). La plupart des insectes associés aux plantes cultivées ont des adultes mobiles, capables de recrutement rapide

à distance considérable. Une fois établis, ils peuvent croître et se reproduire à des taux très élevés en conditions favorables. Une monoculture comprend aussi des végétaux associés *in situ* (mauvaises herbes) et des communautés végétales périphériques, qui abritent et supportent des insectes et arthropodes divers, dont bon nombre sont discrètement utiles comme pourvoyeurs de *services écosystémiques* (Daily *et al.*, 1997). Ce sont, notamment des pollinisateurs, des insectes et arachnides prédateurs de ravageurs, des insectes parasitoïdes et, au niveau du sol, des arthropodes déchiçeteurs de matière végétale résiduelle. Les arthropodes prédateurs sur une plante Bt sont utiles, sinon essentiels au contrôle des ravageurs secondaires non visés, notamment des insectes suceurs comme les pucerons et cicadelles (Homoptera), en principe insensibles et peu exposés aux toxines des plantes Bt.

Impact des plantes Bt sur les prédateurs

La *lutte intégrée* vise la compatibilité des pesticides et des ennemis naturels (Van Driesche et Bellows, 1996). Le caractère généraliste omnivore des arthropodes prédateurs d'insectes herbivores les expose directement aux toxines Cry des plantes Bt. Les plantes Bt expriment les toxines Cry de façon constitutive dans presque tous leurs tissus. En fourrageant sur une plante, un prédateur généraliste ingère souvent de petites quantités de nectar ou de pollen pour compléter sa diète principale. Les araignées, les acariens phytoséides, et divers taxons de punaises (*Hemiptera* : *Heteroptera*), de neuroptères (chrysopes et hémérobes) et de coléoptères (carabes, coccinelles) sont des prédateurs adaptés à vivre et se nourrir à partir d'insectes et d'acariens phytophages (Hagen *et al.*, 1999). Un prédateur d'insectes herbivores s'expose aussi indirectement aux toxines végétales, par l'intermédiaire de ses

proies. Nous avons observé qu'un inhibiteur de protéases du riz exprimé chez la pomme de terre interagit avec les enzymes digestives de la punaise *Perillus bioculatus*, un prédateur naturel du doryphore (*Leptinotarsa decemlineata*), via sa proie se nourrissant de la plante modifiée (Bouchard *et al.*, 2003a ; Bouchard *et al.*, 2003b). Tout prédateur consommant un herbivore sur une plante Bt s'expose à la toxine Cry ingérée par sa proie. Des effets indirects négatifs du coton ou du maïs Bt, transitant par l'intermédiaire de proies herbivores ont été rapportés, bien que plusieurs essais au champ suggèrent peu de conséquences *adverses* (Groot et Dicke, 2002 ; O'Callaghan *et al.*, 2005).

Effets indirects dynamiques des plantes Bt

Les effets directs et indirects proximaux des protéines de résistance Cry sur les arthropodes non visés, tels qu'étudiés par des bio-essais en laboratoire, révèlent leurs impacts attendus à court terme. Ces données sont essentielles comme évidence de première instance dans toute analyse d'impact des plantes Bt. Cependant, ils ne sont pas de nature à révéler leurs effets *indirects dynamiques* sur la communauté des organismes associés à la plante en réseau trophique. Ces effets indirects impliquant la compétition et la prédation (Van Veen *et al.*, 2006 ; Messing *et al.*, 2006) s'intègrent sur de plus longues périodes, par exemple une saison partielle ou complète, voire plusieurs années de production d'une plante cultivée majeure dans une localité. Pour la plante Bt, ces effets s'exprimeront par son impact sur les herbivores non visés et, indirectement, sur les prédateurs et autres exploités qui en bénéficient. En vertu de la spécificité élevée de la toxine Cry3a de la pomme de terre Bt, la suppression du ravageur majeur qu'est le doryphore devrait induire un nouvel équilibre dynamique entre la plante et les arthropodes non visés, exclus de ses

effets proximaux directs et indirects. Les herbivores secondaires pourraient bénéficier de l'absence d'un compétiteur majeur et leur position dans la hiérarchie de prédominance et de nuisibilité pourrait être altérée en hausse. Au niveau des *consommateurs secondaires*, divers parasitoïdes et prédateurs devraient profiter de l'incidence accrue des herbivores non visés qui en constituent les ressources vitales. En théorie, les prédateurs pourraient contrôler les herbivores secondaires insensibles aux toxines Cry, mais ce service écosystémique n'est pas en soi une évidence.

La spécificité des plantes Bt ne garantit pas leur innocuité écologique, qui est difficile à prévoir sans vision globale du réseau trophique de la culture transgénique. Une interprétation écologique élargie des effets indirects des plantes Bt se développe (Groot et Dicke, 2002 ; Michaud, 2005b ; O'Callaghan *et al.*, 2005), mais les effets indirects dont il est question découlent généralement du contact direct ou indirect d'organismes modèles avec les toxines Cry. La mise en évidence des impacts indirects dynamiques des plantes Bt n'est pas facile en raison de la complexité des interactions en cause (Messing *et al.*, 2006) et du manque de données empiriques fiables. Très peu de programmes de recherche à incidence écologique significative se sont encore penchés sur ces questions, en particulier dans le cas de la pomme de terre.

Méthodes et données sources

Nos résultats ont été obtenus par une méta-analyse similaire à celle de Marvier *et al.* (2007) sur l'impact du coton Bt et du maïs Bt sur les organismes non visés. Notre analyse concerne spécifiquement l'impact de la lignée de pomme de terre Newleaf® Bt (ci-après, Newleaf®) exprimant la toxine Cry3a. La pomme de terre Newleaf®, retirée du marché en 2001 (Thornton, 2004), était très résistante au doryphore et donc bien protégée de la défoliation dans le contexte nord-américain. En revanche, elle était très sensible aux ravageurs secondaires, en particulier aux insectes suceurs comme les pucerons (Ashouri *et al.*, 2001a ; Ashouri *et al.*, 2001b).

Les études retenues devaient rencontrer les critères suivants :

- les tests devaient avoir examiné l'impact de Newleaf® sur la base de données expérimentales en champ ;
- le cultivar Bt devait avoir été comparé au cultivar d'origine non transgénique, dans des conditions comparables ;
- les tests devaient avoir été répétés de telle sorte que les estimés d'abondance des arthropodes soient associés à des estimés de variance explicites.

Les données retenues proviennent de deux études exhaustives répétées sur deux saisons, réalisées lors du développement commercial de Newleaf® (Reed *et al.*, 2001 ; Duan *et al.*, 2004). Ces études étaient conçues dans une perspective de lutte intégrée, l'efficacité relative de trois alternatives de lutte au doryphore dans le nord-ouest des États-Unis étant comparée à celle de Newleaf®. Newleaf® était contrastée à des plantes témoins (non Bt) qui étaient :

- non protégées contre les ravageurs ;
- protégées avec un insecticide systémique ou avec un insecticide à large spectre appliqué en pulvérisation foliaire ;
- protégées avec un biopesticide Bt à base de toxine Cry3a, en pulvérisation foliaire.

L'effet de Newleaf® était ainsi exprimé relativement à des plantes témoins défoliées par le doryphore (témoin i) ou à des plantes protégées avec un pesticide systémique ou foliaire (témoins alternatifs ii et iii). Dans une perspective de lutte intégrée, la comparaison de Newleaf® avec les témoins des traitements ii et iii mesure son impact vis-à-vis d'alternatives réalistes en contexte de production soutenue. Du point de vue scientifique visant à comprendre les interactions en cause dans le processus d'impact, la défoliation variable des divers traitements témoins offrait la possibilité d'interpréter plus largement tout impact potentiel de Newleaf® sur les arthropodes non visés. Sur la plante témoin non Bt et non traitée, l'absence de feuillage ou sa réduction par le doryphore interférait directement avec l'estimation des effets dynamiques indirects de Newleaf® sur les arthropodes non visés, qui nous intéressent ici. Nous avons rejeté certaines études similaires (Riddick *et al.*, 1998, 2000), notamment parce que les plantes Bt elles-mêmes avaient aussi été traitées avec un insecticide pour satisfaire à des critères de comparabilité.

Les études retenues totalisent 132 mesures d'impact de Newleaf® sur des associés

non visés de la pomme de terre : 33 taxons d'arthropodes, quatre modalités de comparaison de Newleaf® avec la pomme de terre témoin non Bt et deux répétitions dans le temps, sur deux années consécutives. Dans les études originales, différentes techniques et approches d'estimation de l'abondance des arthropodes ont été utilisées. Afin d'uniformiser et comparer directement entre eux les effets de Newleaf®, nous avons transformé les données originales par la *différence moyenne standardisée*. Cet estimateur utilisé en méta-analyse est connu sous l'appellation d'effet standardisé (en anglais *effect size*, E_s) (Van den Noortgate et Onghena, 2003).

L'effet standardisé E_s est la différence d'abondance moyenne des arthropodes entre Newleaf® et la pomme de terre témoin, après correction pour les différences d'échelle introduites par différentes approches et métriques d'échantillonnage. Pour chaque test effectué, l'effet standardisé a été calculé comme suit :

$$E_s = (X_N - X_T) / S_M$$

où X_N est l'abondance moyenne du groupe non visé sur Newleaf® et X_T son abondance moyenne sur la pomme de terre témoin. Le dénominateur S_M est l'estimé commun de variance pour l'ensemble des échantillons des deux types de plantes, calculé comme suit :

$$S_M = [(n_N - 1)s_N^2 + (n_T - 1)s_T^2] / (n_N + n_T) - 2$$

où s_N^2 et s_T^2 sont les estimés de variances et n_N et n_T les effectifs correspondants.

Nous avons aussi appliqué la correction de Hedges (Hedges et Olkin, 1985). Les estimés E_s ont été calculés en utilisant la base de données de Marvier *et al.*, (2007) et confrontés aux résultats originaux pour vérifier la cohérence de nos estimés d'impact avec ceux des auteurs. L'effet E_s peut varier de positif (l'abondance est accrue sur Newleaf®) à négatif (l'abondance est réduite), sa valeur attendue sous l'hypothèse nulle étant de 0 (zéro). Un effet a été déclaré significatif ($p < 0,05$) si zéro était exclu de l'intervalle de confiance 95 %.

Une prémisses en méta-analyse stipule que les observations considérées sont statistiquement indépendantes. Le nombre d'études d'impact de Newleaf® étant limité, nous n'avons pas tenté d'estimer l'effet généralisé sur l'ensemble des organismes non visés, comme dans une méta-analyse formelle.

Résultats

Les résultats d'impact de Newleaf® sont présentés dans le *tableau 1*. Comme nos estimés sont dérivés d'extraits des données originales, leur signification statistique différait parfois des résultats originaux. Un effet positif significatif de Newleaf® a ainsi été observé dans environ 10 % des cas où les tests d'Anova des auteurs n'étaient pas significatifs (*tableau 1*). À l'opposé, nous avons observé deux cas (sur 132) où l'Anova avait indiqué un effet positif, alors que l'effet E_s obtenu ici était non significatif.

Herbivores non visés

La majorité des herbivores répertoriés étaient des insectes suceurs regroupés en quatre taxons, soit des thrips (*Thysanoptera*, *Frankliniella occidentalis*, *Thrips tabaci*) et des ravageurs communs de la pomme de terre : pucerons (*Myzus persicae*), cicadelles (*Empoasca fabae*) et punaises mirides (*Lygus* sp.). Ces taxons représentaient en tout 32 tests d'impact (4 taxons \times 4 modalités \times 2 ans) sur des insectes suceurs non visés, en principe insensibles à la toxine Cry3a. En résumé, nos estimés ont révélé les faits suivants (*tableau 1*) :

- l'abondance des thrips a été significativement favorisée dans deux des huit tests (25 %) les concernant ;
- les pucerons étaient significativement plus abondants sur Newleaf® dans quatre des huit tests (50 %). À l'opposé, ils étaient moins abondants sur Newleaf® dans l'une des deux comparaisons impliquant l'insecticide foliaire à large spectre (fenvalérate), suggérant la résistance des populations locales de *M. persicae* à cet insecticide qui, par ailleurs, était efficace contre le doryphore ;
- les cicadelles ont été favorisées dans cinq tests sur huit (~ 60 %) ;
- les punaises mirides ont été favorisées dans trois tests sur huit (~ 40 %).

Au total, Newleaf® a montré un effet *positif* significatif sur les insectes suceurs non visés dans 14 tests d'impact sur 32 (42 %), soit presque une fois sur deux. Dans une seule comparaison, les pucerons étaient défavorisés sur Newleaf®, ce qui pourrait s'expliquer par la résistance de *M. persicae* au fenvalérate, cet aphide étant bien connu pour sa propension à résister aux insecticides. En l'absence de données spécifiques, cette hypothèse reste toutefois spéculative.

Les données pour les herbivores broyeur, limitées à quelques espèces, incluaient la noctuelle polyphage *Trichoplusia ni*. Sur les huit tests d'impact de Newleaf® sur son abondance, l'un d'eux indiquait une augmentation en comparaison à l'insecticide foliaire et un autre indiquait une diminution par rapport au systémique (*tableau 1*). Ces effets modestes ($E_s < 2$) et divergents sont difficiles à expliquer. Il n'y a pas d'évidence que *T. ni* soit très affecté par la toxine Cry3a car, si c'était le cas, un effet négatif aurait été observé par rapport au témoin non traité (*tableau 1*). Un tel effet négatif n'expliquerait non plus pas l'impact positif de Newleaf® en comparaison à l'insecticide foliaire, qui suggère plutôt l'insensibilité de *T. ni* à la toxine Cry3a, en opposition à sa sensibilité au fenvalérate à large spectre du pesticide foliaire.

En bref, les fréquents impacts Newleaf®, essentiellement positifs, indiquent que tous les groupes majeurs d'insectes suceurs peuvent être favorisés sur pomme de terre Bt, spécialement les pucerons, les cicadelles et les punaises mirides. Les impacts les plus positifs ont été observés en comparaison aux plantes protégées avec des insecticides chimiques (*tableau 1*), mais aussi aux témoins non protégés ou traités avec le biopesticide Bt. Dans ces deux comparaisons, les insectes suceurs étaient significativement favorisés sur Newleaf® dans 25 à 40 % des cas.

Arthropodes prédateurs associés au feuillage

Sur huit taxons de prédateurs répertoriés sur Newleaf® (*tableau 1*), les seuls effets significatifs observés étaient *positifs*, avec plus de prédateurs sur Newleaf® que sur la plante témoin non Bt. Les prédateurs ayant le plus souvent été favorisés étaient les araignées (quatre tests sur huit) et des punaises lygaeides (trois sur huit) et nabides (deux sur huit). Les syrphides (*Diptera*) et les hémérobiides (*Neuroptera*) sont, à l'opposé, les seuls prédateurs n'ayant pas augmenté sur Newleaf®. Sur l'ensemble des 60 tests d'impact sur ce groupe fonctionnel, des effets *positifs* significatifs ont été notés 12 fois, soit 20 % des cas.

La seule comparaison n'ayant pas révélé d'effet positif de Newleaf® sur des arthropodes prédateurs impliquait les témoins (non Bt) protégés avec le biopesticide Bt. À l'opposé, les deux modalités ayant

montré le maximum de bénéfiques sont celles qui impliquaient des témoins protégés avec l'insecticide chimique systémique ou le foliaire à large spectre. En conclusion, l'abondance des insectes prédateurs et des araignées, au contraire de l'hypothèse nulle, était le plus souvent favorisée sur la pomme de terre Bt, spécialement par rapport aux témoins protégés avec des insecticides.

Arthropodes épigés

Les arthropodes du sol représentaient quatre taxons et deux types de relation écologique : les prédateurs généralistes (araignées, carabes, staphylins) et les omnivores (collembolles), totalisant 32 tests d'impact (4 taxons \times 4 comparaisons \times 2 ans). Des effets positifs significatifs de Newleaf® sur les prédateurs ont été observés dans deux cas (*tableau 1*). Des effets significatifs ont aussi été détectés parmi les huit tests relatifs aux collembolles, positifs dans deux cas et négatifs dans un cas. L'impact négatif de Newleaf® sur les collembolles était très marqué, avec environ quatre fois moins de collembolles par rapport au témoin traité à l'insecticide foliaire ($E_s = -3,9$). Cet effet était directement corrélé à l'effet négatif très marqué ($E_s = -5,1$) sur les pucerons, pour la même comparaison. Or, il n'y a pas d'évidence à l'effet que les collembolles soient sensibles à la toxine Cry3a ou qu'ils se nourrissent de la pomme de terre. On peut donc supposer que leur surabondance en culture protégée à l'insecticide foliaire pourrait être en lien causal avec celle des pucerons (*tableau 1*), dont le miellat pouvait favoriser ces omnivores mobiles, directement ou indirectement. Cette hypothèse est appuyée par le fait que, dans les deux tests où Newleaf® favorisait les collembolles (*tableau 1*), cet effet était corrélé à ses effets directs marqués sur l'abondance des pucerons et des cicadelles ($E_s = 2-10$) et, pour une année sur deux, sur celle des punaises mirides ($E_s = 6,0$).

En résumé, l'impact de Newleaf® sur les prédateurs généralistes épigés était significatif et *positif* dans deux cas sur 12, soit environ 17 % des cas. Il peut être avancé que la surabondance générale des insectes suceurs pouvant leur servir de proies était en cause. Quant aux effets positifs de Newleaf® sur les omnivores représentés par les collembolles, ils étaient corrélés aux effets sur les insectes suceurs.

Tableau 1. Effet standardisé de la pomme de terre Newleaf® sur les arthropodes non visés, par comparaison avec des plantes témoins non transgéniques, non protégées de la défoliation ou protégées par des traitements pesticides.

Table 1. Effect size of the Newleaf® transgenic potato on non-target arthropods, compared to non-transgenic controls that were either left unprotected from defoliation, or were protected using pesticides.

Groupe fonctionnel Ordre Famille	Pomme de terre témoin				
	Année	Non protégée	Insecticide systémique	Insecticide foliaire	Bioinsecticide Bt foliaire
Herbivores					
Thysanoptera					
Thripidae	1	2,6*	0,7	-0,3	0,1
	2	-0,1	1,2*,a	0,3	0,2
Hemiptera					
Miridae	1	1,1	0,5	2,5*,a	-0,4
	2	-0,6	6,0*	3,8*	-0,2
Cicadellidae	1	1,6*	1,7*	1,2*	1,2*
	2	0,3	2,9*	1,0	0,6
Aphididae (<i>Myzus persicae</i>)	1	2,2*,a	2,4*,a	-5,1*	-0,5
	2	1,1	9,8*	-1,1 ^b	2,6*,a
Lepidoptera					
Noctuidae (<i>Trichoplusia ni</i>)	1	0,3	-1,1	1,9 *	0,1
	2	0,1	-1,4*,a	1,0	-0,5
Prédateurs					
Araneae					
	1	4,9*	1,4*,a	6,9*	0,8
	2	0,6	0,7	2,9*	0,4
Araneae (épigés)					
	1	0,4	0,4	2,5*	0,5
	2	0,1	-0,2	0,7	-0,5
Hemiptera					
Anthocoridae (<i>Orius</i> sp.)	1	0,3	0,7	0,3	-0,7
	2	1,2	2,3*	1,2	0,4
Lygaeidae (<i>Geocoris</i> sp.)	1	3,7*	5,1*	5,8*	1,1
	2	-0,3	1,0	0,5	0,0
Nabidae	1	2,3*	1,1	3,5*	0,1
	2	0,3	0,4	0,2	0,7
Reduviidae	1	0,4	0,6	1,3*,a	0,4
Neuroptera					
Hemerobiidae	1	0,6	0,7	0,5	0,5
	2	0,3	0,6	-0,3	-0,2
Coleoptera					
Carabidae (épigés)	1	0,4	0,3	0,8	0,3
	2	0,6	-0,1	0,4	-0,1
Coccinellidae	1	0,2	1,0	0,3	0,4
	2	0,7	1,5*,a	-0,7	0,2
Staphylinidae (épigés)	1	-0,9	-0,9	-0,9	-0,9
	2	1,3*,a	0,2	0,8	0,1
Diptera					
Syrphidae	1	0,8	-0,7	0,8	-0,6
	2	0,2	0,5	0,5	0,2
Omnivores					
Collembola (épigés)					
	1	-0,2	0,3	-3,9*	0,1
	2	2,2*,a	2,6*	-0,9 ^b	0,2

Les astérisques (*) indiquent des effets significatifs ($p \leq 0,05$).

^a Non significatif dans l'étude originale.

^b Significatif dans l'étude originale.

Discussion

Les résultats de cette analyse indiquent que l'abondance des arthropodes non visés sur Newleaf[®], quand elle était affectée, était accrue, sauf en de rares exceptions. Les herbivores les plus favorisés étaient des insectes suceurs, notamment des pucerons (jusqu'à dix fois plus sur Newleaf[®]), des cicadelles (jusqu'à trois fois), et des punaises mirides (jusqu'à six fois), qui sont considérés comme nuisibles. Le puceron *M. persicae* est, par exemple, un vecteur bien connu de maladies virales de la pomme de terre.

Les autres arthropodes non visés et positivement affectés sur Newleaf[®] étaient des prédateurs d'insectes, soit des associés habituels du feuillage des plantes cultivées, soit des taxons caractéristiques de la microfaune des sols agricoles. Outre des coléoptères et araignées, on remarque divers taxons de punaises prédatrices généralistes. L'abondance des collembolles, omnivores mobiles souvent associés aux cultures, était également accrue en corrélation aux insectes suceurs, sauf lorsque Newleaf[®] était contrastée au traitement foliaire à large spectre, visiblement inefficace contre les pucerons.

Tel qu'établi en introduction, l'impact des plantes transgéniques Bt doit être examiné globalement dans la perspective du réseau trophique de la plante considérée pouvant s'exprimer pendant au moins une saison. Les études analysées ici remplitaient cette condition et leurs résultats appuient l'hypothèse selon laquelle Newleaf[®] avait pour impact écologique le plus fréquent de favoriser l'abondance des herbivores suceurs de sève. Il n'existe pas d'évidence à l'effet que la toxine Cry3a exprimée chez Newleaf[®] affecte directement les insectes suceurs comme les pucerons (Ashouri *et al.*, 2001b), certainement pas de façon positive. Les effets positifs de Newleaf[®] sont explicables par des mécanismes écologiques indirects impliquant la spécificité des toxines Cry de ces plantes transgéniques. Cela n'implique pas que Newleaf[®] favorisait invariablement les insectes suceurs et leurs ennemis naturels, sans égard à leur abondance locale et aux facteurs climatiques et édaphiques régionaux. Dans une étude expérimentale semblable conduite en champ près de Québec QC, Canada, où l'abondance des pucerons était faible et où le doryphore était exclu manuellement des plantes témoins non Bt, l'impact de Newleaf[®] sur les pucerons, leurs para-

sitoïdes aphidiïnes (Hymenoptera) et les coccinelles prédatrices était non significatif (Ashouri, 1999).

Des études de terrain comme celles de notre méta-analyse ne permettent pas de distinguer clairement les effets directs des plantes Bt sur les arthropodes non visés des effets indirects découlant de mécanismes écologiques dynamiques comme la *compétition* modifiée entre herbivores pour la ressource végétale protégée par la toxine Cry ou la *réponse numérique* des prédateurs induite par l'incidence accrue des herbivores insensibles. Le constat le plus clair de notre étude est que la plupart des impacts significatifs de Newleaf[®] étaient positifs plutôt que négatifs tel qu'attendu généralement dans l'hypothèse d'impact écologique. Ces multiples effets positifs, notamment sur l'abondance des prédateurs, appuient l'hypothèse d'un effet de productivité ascendante accrue en culture de pomme de terre Newleaf[®], opérant par l'intermédiaire de sa sensibilité aux insectes suceurs qu'elle favorise.

L'impact des plantes transgéniques Bt n'est pas limité aux effets négatifs directs et indirects proximaux des toxines Cry sur les organismes non visés; il s'agit d'établir si la nature, la diversité et la dynamique nouvelle du réseau trophique qui se développe sur ces plantes sont compatibles avec les objectifs incontournables de la productivité végétale. Cette question, plus complexe que la première, implique la possibilité de substitution des ravageurs visés par un nouvel assemblage de ravageurs insensibles. Par un effet ascendant sur leur propre dynamique de productivité, interposé par l'abondance accrue de la ressource, *i.e.* la part de la plante Bt qui leur revient par exclusion du ravageur visé, ces herbivores sont suivis des exploiters des niveaux trophiques supérieurs (notamment des prédateurs généralistes) qui, dans le meilleur des mondes, pourront peut-être les maintenir sous *contrôle biologique*.

Notre étude confirme qu'il est important de considérer l'impact écologique global des plantes Bt. Vu sa spécificité, la plante Bt altère profondément la hiérarchie de dominance des herbivores dans l'agro-écosystème. Elle crée l'opportunité, pour des ravageurs non visés, par exemple des insectes suceurs, de devenir des espèces clés, par un mécanisme de réduction de la compétition parmi ses *consommateurs primaires*, impact qu'on peut qualifier de conséquence médiate de sa résistance élevée aux ravageurs broyeur primaires.

Des facteurs économiques liés au débat public sur les risques de la biotechnologie des plantes transgéniques ont conduit au retrait de Newleaf[®] (Thornton 2004). Notre analyse suggère que sa courte vie commerciale puisse aussi être attribuable en partie à ses effets écosystémiques indirects stimulant l'abondance des ravageurs secondaires, en particulier les hémiptères dépendants de la sève végétale. Elle suggère enfin que l'absence d'impact *négatif* d'une plante Bt sur les arthropodes dits « bénéfiques » ne suffise pas pour en déclarer l'innocuité écologique. ■

Références

- Ashouri A. *Interactions de la résistance aux ravageurs primaires avec les ravageurs secondaires et leurs ennemis naturels : le cas des pucerons* (Homoptera: Aphididae) sur la pomme de terre (*Solanaceae*). Thèse de doctorat, université Laval, Québec (Canada), 1999.
- Ashouri A, Michaud D, Cloutier C. 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* 2001a ; 46 : 401-18.
- Ashouri A, Michaud D, Cloutier C. Unexpected effects of different potato resistance factors to the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) on the potato aphid (Homoptera: Aphididae). *Environ Entomol* 2001b ; 30 : 524-32.
- Bouchard E, Cloutier C, Michaud D. Oryzacystatin I expressed in transgenic potato induces digestive compensation in an insect natural predator via its herbivorous prey feeding on the plant. *Mol Ecol* 2003a ; 12 : 2439-46.
- Bouchard E, Michaud D, Cloutier C. Molecular interactions between an insect predator and its herbivore prey on transgenic potato expressing a cysteine proteinase inhibitor from rice. *Mol Ecol* 2003b ; 12 : 2429-37.
- Conner AJ, Glare TR, Nap JP. The release of genetically modified crops into the environment - Part II. Overview of ecological risk assessment. *Plant J* 2003 ; 33 : 19-46.
- Daily GC, Alexander S, Ehrlich PR, *et al.* Ecosystem services: benefits supplied to human societies by natural ecosystems. *Issues in Ecology* 1997 ; 2 : 1-16.
- Duan JJ, Head G, Jensen A, Reed G. Effects of transgenic *Bacillus thuringiensis* potato and conventional insecticides for Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) management on the abundance of ground-dwelling arthropods in Oregon potato ecosystems. *Environ Entomol* 2004 ; 33 : 275-81.
- Groot AT, Dicke M. Insect-resistant transgenic plants in a multi-trophic context. *Plant J* 2002 ; 31 : 387-406.
- Hagen K, Mills NJ, Gordh JA, *et al.* Terrestrial arthropod predators of insect and mite pests. In : Fisher and Bellows, ed. *Handbook of Biological Control*. San Diego (États-Unis) : Academic Press, 1999.
- Hedges LV, Olkin I. *Statistical methods for meta-analysis*. San Diego (États-Unis) : Academic Press, 1985.

Marvier M, McCreedy C, Regetz J, *et al.* A meta-analysis of effects of Bt cotton and maize on non-target invertebrates. *Science* 2007 ; 316 : 1475-7.

Messing R, Roitberg B, Brodeur J. Measuring and predicting indirect impacts of biological control: competition, displacement and secondary Interactions. In : Brodeur J, Boivin G, editors. *Trophic and guild interactions in biological control, PIBC*, vol 3. Dordrecht (The Netherlands) : Springer, 2006.

Michaud D. Impact environnemental des cultures transgéniques. I. La migration des transgènes. *Phytoprotection* 2005a ; 86 : 93-105.

Michaud D. Impact environnemental des cultures transgéniques. II. L'impact des caractères recombinants. *Phytoprotection* 2005b ; 86 : 107-24.

O'Callaghan M, Glare TR, Burgess EPJ, *et al.* Effects of plants genetically modified for insect resistance on non-target organisms. *Annu Rev Entomol* 2005 ; 50 : 271-92.

Reed GL, Jensen AS, Riebe J, *et al.* Transgenic Bt potato and conventional insecticides for Colorado potato beetle management: comparative efficacy and non-target impacts. *Entomol Exp Appl* 2001 ; 100 : 89-100.

Riddick EW, Dively G, Barbosa P. Effect of a seed-mix deployment of Cry3A-transgenic and nontransgenic potato on the abundance of *Lebia grandis* (Coleoptera: Carabidae) and *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Ann Entomol Soc Am* 1998 ; 91 : 647-53.

Riddick EW, Dively G, Barbosa P. Season-long abundance of generalist predators in transgenic versus nontransgenic potato fields. *J Entomol Sci* 2000 ; 35 : 349-59.

Shelton AM, Zhao JZ, Roush RT. Economic, ecological, food safety, and social consequences of the deployment of Bt transgenic plants. *Annu Rev Entomol* 2002 ; 47 : 845-81.

Thornton M. The rise and fall of Newleaf® potatoes. In : Eaglesham A, Ristow S, Hardy-RWF, editors. *NABC Report* 2004 ; 15 : 235-43.

Van Den Noortgate W, Onghena P. Estimating the mean effect size in meta-analysis: bias, precision, and mean squared error of different weighting methods. *Behav Res Meth Instr C* 2003 ; 35 : 504-11.

Van Driesche RG, Bellows TS. *Biological Control*. New York (États-Unis) : Chapman and Hall, 1996.

Van Veen FJF, Memmott J, Godfray HCJ. Indirect effects, apparent competition, and biological control. In : Brodeur J, Boivin G, eds. *Trophic and guild interactions in biological control, PIBC*, vol 3. Dordrecht (The Netherlands) : Springer, 2006.