

# Synthèse

## Diversité des situations de production

### Durabilité de la culture de cotonniers transgéniques en Chine et en Inde

Derek Russell<sup>1</sup>  
Jean-Philippe Deguine<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Natural Resources Institute,  
University of Greenwich,  
United Kingdom  
<d.a.russell@gre.ac.uk>

<sup>2</sup> Centre de coopération internationale  
en recherche agronomique  
pour le développement (Cirad),  
Département Amis,  
Avenue Agropolis,  
34593 Montpellier cedex 5  
France  
<jean-philippe.deguine@cirad.fr>

#### Résumé

Les cotonniers *Bt* exprimant la toxine CryIAC qui ont été commercialisés en Chine depuis 1996 proviennent de variétés locales et américaines. Ceux cultivés en Inde depuis 2002 proviennent d'hybrides locaux intégrant l'événement de transformation Monsanto. Dans ces deux pays, les surfaces en coton *Bt* ont atteint en 2004 respectivement 66 % et 10 % des surfaces cotonnières. Le niveau d'expression de la toxine est très variable selon les variétés et selon les parties de la plante, si bien qu'au cours du cycle de développement, sa concentration dans les principaux organes du cotonnier n'atteint pas toujours les 1,8 ppm requis pour un contrôle efficace de la chenille *Helicoverpa armigera*, alors que l'efficacité est généralement correcte vis-à-vis de la chenille épineuse *Earias* spp. et du Ver rose *Pectinophora gossypiella*. Avec l'introduction du coton *Bt*, les traitements insecticides dirigés contre les chenilles ont été réduits de 50 à 80 % en Chine et de 40 à 60 % en Inde. Les augmentations de rendement ont été faibles en Chine (moins de 15 %), et dans bien des cas, de nombreux traitements insecticides sont encore effectués contre les autres ravageurs. Dans l'expérience indienne, les augmentations de rendement ont été supérieures (autour de 40 % en moyenne). Les profits ont augmenté de US \$ 800/ha en 2004 en Chine et de US \$ 477/ha en Inde en 2003. Les études sur les effets non intentionnels sur les organismes non-cibles menées en Chine ont montré de faibles impacts sur l'environnement mais laissent entendre une réduction des populations des ennemis des chenilles de la capsule, au profit d'auxiliaires plus généralistes. À l'heure actuelle, aucune résistance au coton *Bt* n'a été décelée au champ. Il apparaît que la modification de la cible est le mécanisme majeur de la résistance en Chine et que les gènes de résistance sont présents à un taux supérieur à 1 % dans les populations de chenilles d'*H. armigera* dans les deux pays. La modélisation suggère que l'obtention d'une forte mortalité (via des insecticides appropriés) chez les individus survivants serait la technique la plus efficace de prévention de la résistance.

**Mots clés :** Chine ; Inde ; coton ; plante transgénique ; organisme génétiquement modifié ; *Bacillus thuringiensis* ; *Helicoverpa armigera* ; rendement, résistance aux insecticides.

**Thèmes :** productions végétales.

#### Abstract

##### Sustainability of *Bt* cotton in China and India

Insecticide resistance in the cotton bollworm (*Helicoverpa armigera*) in Asia was the major reason for the first commercialisation of *Bt* cotton to China in 1996 and then in India in 2002. *Bt* cotton now covers more than 66% of China's cotton area and c.10% of India's cotton area. The Chinese material is varietal with c.20 locally produced varieties expressing Cry1Ac and/or Cry1Ab, many with CpTi stacked as a second gene. Monsanto has commercialised two US Acala varieties expressing Cry1Ac. So far, the registered Indian material is all in local hybrids, with Monsanto Cry1Ac varieties from USA providing the transgene. It is clear that toxin expression in the tissue varies very significantly across the season and with plant part and cultivar. Late in the season in all tissues and in several tissues throughout the season, toxin expression is inadequate for control of *H. armigera* in both countries. Insecticide use reductions have been 54-80% for bollworms or 40% for all pests. However, despite GM seed costing c. two to three times more than conventional seed, *Bt* cotton has proved profitable and its use is expanding rapidly. In China, yield

Tirés à part : D. Russell

increases have been small but reductions in input costs have led to profitability increases of \$360-\$800/ha on average in 2002-2004, although farmers still spray an average of 12 times on *Bt* cotton in Eastern China. In India, total spray costs declined by 70-85%. Given the increased seed price, overall production costs were reduced only slightly (5-15%) but cotton yields have risen by 40-65% and therefore farmer margins have risen strongly (averaging \$130/ha in 2002 and \$477/ha in 2003). These benefits are highly dependent on the bollworm pressure in any given district in any particular year with district mean increases varying from 14% to 92% in Indian studies to date. Laboratory and semi-field studies in China have characterised the impact of Cry1Ac on non-target pests and a range of natural enemies. Direct impacts on predator and parasite development are slight (though significant in some cases). Changes in natural enemy numbers (particularly of specialist species) are affected by the changes in prey availability in *Bt* fields. As yet there is no significant field resistance to Cry1Ac. However genes conferring a semi-recessive resistance through truncation of the cadherin target site for the toxin are present in approximately 1 in a thousand *H. armigera* in China and at least one semi-dominant resistance gene is present in India at similar levels. Modeling suggests that for small farmer systems, imposing an additional mortality on *H. armigera* surviving in *Bt* cotton fields is the most efficient way of delaying the development of severe resistance.

**Key words:** China; India; cotton; transgenic plants; genetically modified organisms; *Bacillus thuringiensis*; *Helicoverpa armigera*; rendement; resistance to insecticides.

**Subjects:** vegetal productions.

En Asie, les cotonniers exprimant des protéines insecticides de la bactérie du sol *Bacillus thuringiensis* (coton *Bt*) ont été commercialisés pour la première fois en Chine en 1996. En 2004, le coton *Bt* concernait 7,2 millions d'agriculteurs dans 9 pays, sur environ 9 millions d'hectares (soit 11 % des surfaces à base de plantes génétiquement modifiées dans le monde). Quatre-vingt-cinq pour cent des agriculteurs utilisant le coton *Bt* sont localisés dans les pays en développement, sachant que le plus souvent ce sont des petits paysans (Chine, Inde, Afrique du Sud). Les autres grands pays producteurs de coton *Bt* sont les États-Unis et l'Australie, avec des contributions plus réduites du Mexique, de l'Argentine, de l'Indonésie et de la Colombie [1]. Entre 2003 et 2004, les surfaces en coton *Bt* ont augmenté de 25 % et cette tendance semble se confirmer pour les années à venir.

La Chine a commercialisé du coton *Bt*, exprimant la protéine insecticide Cry1Ac, depuis 1996 dans deux provinces de l'Est, après un accord avec la société américaine Monsanto (variétés NuCOTN 33B et 99B qui ne furent pas autorisées à être croisées avec les variétés chinoises). En 1997, des variétés chinoises transformées furent obtenues par la technique de transformation par injection d'ADN dans le tube pollinique. En 2004, 66 % du coton chinois (figure 1) est du coton *Bt*.

Aujourd'hui, on trouve soit des variétés Monsanto dans les quatre premières provinces cultivées (correspondant à environ 1/3 de la surface de coton *Bt*), soit plus de 20 variétés chinoises exprimant également la toxine Cry1Ac. Dans ces variétés, le gène est parfois une construction chimérique où *Cry1Ac* est associé à *Cry1Ab* ou, plus souvent, le gène *Cry1Ac* est associé à un gène codant pour un inhibiteur de la trypsine du niébé et apportant un effet répulsif pour les chenilles de la capsule. Près de 100 % du coton cultivé dans la vallée du fleuve Jaune (au nord-est du pays, où les dégâts des chenilles carpophages sont les plus sévères) est du coton *Bt*. De même, 80 % des surfaces cotonnières cultivées dans la vallée du fleuve Yangtse, situé plus au sud, et approximativement 30 % dans la zone

cotonnière du Xinjiang dans l'Extrême-Ouest, le sont avec du coton *Bt*. Près de la moitié des semences de coton *Bt* sont gérées par les producteurs et échangées ou vendues entre eux [2]. La majorité de ce matériel est ainsi transportée illégalement d'une province à une autre, ce qui engendre un grand risque que les variétés soient copiées ou qu'elles soient confondues. En effet, maintenant plus de cinq millions de paysans chinois cultivent du coton *Bt*, constituant ainsi la grande majorité des producteurs de plantes génétiquement modifiées à l'échelle de la planète.

Pour sa part, l'Inde a commercialisé dès 2002 le gène *Bt* de Monsanto à travers des hybrides (le plant mâle étant le parent porteur du gène *Bt*), dans le cadre d'une association avec la société *Maharashtra*

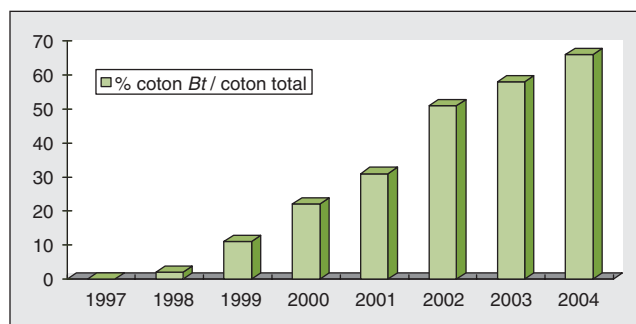


Figure 1. Évolution de la part des surfaces du coton *Bt* en Chine.

Figure 1. *Bt* cotton as a percentage of the total Chinese cotton area.

Hybrid Seed Company, mais aussi après quelques années de culture non officielles et non autorisées de matériel contenant ce même gène. Le gène *CryIAC* a été introduit dans trois hybrides produits par la société indienne (Mech 162-Bt, Mech 194-Bt et Mech 12 – Bt). Enfin, en 2004, ce même gène de Monsanto a également été utilisé dans des variétés commerciales produites par trois autres sociétés indiennes de semences. En 2004, le coton *Bt* en Inde concerne ainsi un demi-million d'hectares, 6 % de la production et environ 230 000 agriculteurs. Le fait d'introduire le gène dans les hybrides (qui couvrent 40 % de la surface cotonnière indienne) avait pour objectif déclaré de proposer une stratégie de prévention de la résistance, spécifique à la société. Il présentait aussi pour MaHyCo l'intérêt de contrôler le marché des semences ! Malheureusement, le coût élevé des semences et le fait que cela ne concernait qu'une partie de la zone cotonnière où ces variétés étaient adaptées (Centre Sud), ont induit des mouvements non autorisés et non maîtrisés des semences entre d'innombrables fermiers, aboutissant à un trafic de semences F2, F3 et F4 non efficaces, y compris dans le nord de l'Inde. Même avec les hybrides d'origine autorisés et ceux qui ont ensuite été produits dans les systèmes officiels, l'expression de la toxine dans de nombreux tissus et à différentes périodes de culture n'atteint pas 1,8 µg/g de tissu, seuil requis pour obtenir une mortalité larvaire satisfaisante d'*H. armigera* [3]. Même si l'expression dans les feuilles est généralement acceptable jusqu'à 100 jours après le semis, les niveaux d'expression de la toxine ne sont généralement pas satisfaisants dans d'autres parties de la plante (fleur, anthère, enveloppe de la capsule, graines...). Pour le coton *Bt* en Chine, les plus fortes concentrations de protéines ont été trouvées dans les anthères et les stigmates, des niveaux moyens dans les pétales et les ovaires et les plus faibles concentrations dans les jeunes boutons floraux, les capsules et dans les jeunes feuilles [4]. Ces résultats ont été confirmés [5], avec des niveaux dans les tissus souvent inférieurs à ceux requis pour une mortalité satisfaisante d'*H. armigera*, pour les variétés locales aussi bien avec les gènes *CryIAC* que *CryIAC/CryIAb*. Ce phénomène a été observé partout dans les variétés [6, 7], mais c'est un problème singulier dans le cas du matériel hybride commercialisé en Inde, en particulier en ce qui concerne la paroi de la capsule et

les autres tissus fructifères d'origine maternelle, alors que le gène *CryIAC* provient du pollen. La survie des populations larvaires d'*H. armigera* sur les cotonniers *Bt* est généralement très affectée, avec des poids des larves très réduits et, sans doute de manière induite, une capacité plus faible de reproduction des papillons [8]. En Australie, cette tendance à la réduction des niveaux de transcription de *CryIAC* a été confirmée [9] ; on a aussi montré que l'efficacité de la toxine sur les jeunes boutons floraux dépendait de la température et augmentait parallèlement aux dégâts de chenilles d'*H. armigera* [10] ; il n'en est pas de même dans le cas de dégâts du puceron *Aphis gossypii*.

## Résultats en milieu paysan

L'adoption du coton *Bt* a été extrêmement rapide en Chine (figure 1), même dans les zones comme le Xinjiang dans l'Extrême-Ouest où son intérêt économique est *a priori* limité et où la vente de semences transgéniques n'est pas autorisée. Malgré les problèmes de niveau d'expression des toxines, les nombres de traitements ont été réduits de 67 % et les quantités de matières actives de 89 % [11]. L'impact du coton *Bt* sur la dynamique et les dégâts des populations d'*H. armigera* a été décrit [12] : en 2001, il a été montré une réduction de 66 % de l'emploi d'insecticides dans le cas du coton *Bt* par rapport au coton normal [13]. Les effets sur les rendements ont été pour leur part variables. En Chine, où les rendements sont historiquement et relativement élevés et où les cultures sont correctement protégées, les applications insecticides sont nombreuses, le contrôle des ravageurs est bon mais coûteux et l'emploi de coton *Bt* s'est traduit par une augmentation de rendement de 5 à 10 % [14]. En prenant en compte les réductions de coûts de protection pendant 3 ans (1999-2001), le profit à l'hectare lié au coton *Bt* s'est situé entre \$ 357 et US \$ 549 [11, 13]. Même si elles sont plus chères dans le cas du coton *Bt*, les semences ne représentent que 10 % des coûts variables de production (en dehors de la location des terres). Un profit encore plus élevé a été obtenu dans la zone du Shandong où il a atteint \$ 670 en 2003, soit 12 % de la valeur produite [15, 16]. Malgré le fait de cultiver du coton *Bt*, les paysans ont

continué à traiter en moyenne 12,3 fois par saison avec des insecticides chimiques, principalement pour lutter contre *H. armigera* selon leurs dires. Cela est en partie dû à des questions de connaissance et de formation des agriculteurs. En effet, le programme de *Farmer Field School* mené en Chine sur coton jusqu'en 2004 a montré que quand l'emploi du coton *Bt* était intégré dans un programme IPM (*Integrated Pest Management*), les réductions de coût, par rapport au coton non *Bt* et sans IPM, pouvaient atteindre US\$ 1 600/ha [17].

L'expérience indienne est plus récente et il ne fait pas de doute que l'introduction du gène *Bt* dans des hybrides a engendré des problèmes particuliers, notamment celui d'une expression non satisfaisante de la toxine dans la plante. En effet, d'une part, l'expression de la toxine est faible dans les tissus fructifères (voir plus haut) et, d'autre part, la nature des croisements implique que seulement 75 % des semences cultivées par les paysans contiennent une toxine pouvant s'exprimer. En plus de ces aspects, la proportion de paysans cultivant des semences F2 à F4 a fait qu'une grande partie des semences ne contenaient pas le gène. Un travail mené dans 25 districts, sur trois États bien séparés, a fait l'objet de publications donnant les résultats des premiers essais organisés en 2001 par le gouvernement chez des paysans [18, 19]. L'utilisation d'insecticides contre les piqueurs-suceurs n'a pas été affectée, alors que celle contre *H. armigera* a été réduite de 83 %, pendant que les rendements augmentaient de 80 %. Dans l'État de Maharashtra, le plus productif en coton, sur un échantillon de 9 000 parcelles paysannes dans 1 275 villages, l'emploi d'insecticide a été réduit en 2002 et 2003 respectivement de 72 % et 83 %, le coût des semences restant marginal dans le cas du coton *Bt* [20]. Les rendements ont augmenté en moyenne de 45 % en 2002 et de 63 % en 2003 et, en conséquence, les profits de l'ordre de 49 % et 74 % respectivement. Cependant, ces moyennes cachent une variabilité certaine, avec des variations allant de 14 à 92 % selon les districts et les années. Des expériences récentes conduites dans d'autres régions (Andhra Pradesh) avec certains types de coton *Bt* n'ont pas donné de bons résultats (baisse de rendement et de profit [21]), ce qui a provoqué le retrait d'autorisation des variétés *Bt* dans ces zones. Officiellement, les enquêtes du gouvernement indien laissent entendre une augmentation de

rendement de 40 à 60 % suite à l'introduction du coton *Bt* et une augmentation de 12 000 Rs<sup>1</sup> à 25 000 Rs en 2004 ; cependant, il est nécessaire de garder en mémoire que les comparaisons sont souvent rendues difficiles à cause des différentes variétés ainsi que de la présence ou absence du gène dans les cotonniers.

## Impacts environnementaux

### Santé des opérateurs

Les effets positifs sur la santé de l'opérateur du fait de la mise en culture du coton *Bt* (via une réduction des traitements insecticides) ont été plus souvent prédits que mesurés. Une seule référence est généralement reconnue sur le sujet [22]. L'étude porte sur les mesures directes de maladies contractées par les paysans cultivant du coton *Bt* ou du coton non *Bt* en Chine. Bien qu'il semble que les paysans cultivant du coton *Bt* soient plus épargnés, la taille de l'échantillon dans cette étude précise était extrêmement petite [22] et des investigations complémentaires sont nécessaires.

### Effets sur les insectes non-cibles

On n'a pas trouvé d'effet du coton *Bt* sur l'aleurode *Bemisia tabaci* ou le puceron *A. gossypii* au laboratoire, de même que sur la punaise *Lygus lucorum* au champ [4]. On a en revanche trouvé sur les chenilles (poids, temps de développement) et les adultes (fécondité) de *Spodoptera litura* [23], mais il ne s'agit pas d'un ravageur cible du coton *Bt*. Ces résultats ont été confirmés depuis [24]. Par ailleurs, des augmentations de populations de mirides ont été observées [25], alors qu'elles étaient contrôlées à l'origine par les traitements insecticides [26, 27]. Il y a aussi des signes évidents d'accroissement sur le terrain des nombres de pucerons dans certaines zones [28]. Cela pourrait s'expliquer en partie par l'augmentation moyenne du nombre de traitements insecticides sur les zones cultivées en coton *Bt* en Chine ces dernières années, contribuant au déséquilibre de la faune. L'augmentation récente du nom-

bre de traitements sur le coton *Bt* s'explique par l'augmentation des surfaces de coton *Bt* dans des zones où ses avantages sont moins évidents (Sud-Est et Extrême-Ouest de la Chine) et où il est plus difficile de réduire le nombre de traitements.

### Impact sur la biodiversité

Le travail le plus complet concernant l'impact du coton *Bt* sur les arthropodes d'importance dans les systèmes de culture cotonniers a été financé par l'Union européenne en Chine [4]. *H. armigera*, *S. litura* [23] et *A. gossypii* [29] peuvent concentrer des protéines *Bt* dans leurs tissus et celles-ci peuvent donc être ingérées par les prédateurs ou parasitoïdes [29]. Dans les études de laboratoire, on n'a enregistré que de très légers effets sur des paramètres biologiques chez les prédateurs Neuroptères et chez les coccinelles [30-32] et aucun sur des punaises ou des araignées [33] se développant à partir de proies nourries avec du coton *Bt*. Aucun effet réduisant la qualité des proies ne peut être avancé, par exemple avec des larves de *S. litura* ayant ingéré du coton *Bt*. Au champ, de tels résultats ont été largement confirmés. Les résultats des effets du coton *Bt* sur les punaises (sauf en fin de saison), les pucerons et les aleurodes sont variables : augmentation du nombre de punaises [25], pas d'effet [26-28]. Des expérimentations conduites au champ avec du coton *Bt* et du coton non-*Bt* [4] ne décèlent aucune différence concernant *Lygus* [26]. Les seuls effets mis en évidence ont été une réduction du nombre de prédateurs et parasitoïdes spécifiques des chenilles carpophages sensibles au *Bt*, ainsi qu'une augmentation du nombre d'individus et d'espèces de prédateurs généralistes, comme les araignées [4, 33]. Un travail recréant artificiellement les relations tritrophiques de ces communautés (en cages en plein champ) a montré la capacité du complexe de la faune utile à réduire les nombres de pucerons et d'aleurodes, non touchés par le coton *Bt*. Les nombres d'individus et d'espèces de la litière sont plus élevés dans le cas du coton *Bt*. En revanche, la biodiversité des niveaux supérieurs est réduite.

## Considérations sur la résistance

La Chine ne possède pas de politique de gestion de la résistance à la toxine Cry1Ac

au niveau de la parcelle paysanne et se repose implicitement sur la grande diversité des systèmes de culture, supposée permettre une dilution d'une éventuelle apparition de résistance. De son côté, l'Inde a privilégié une stratégie de refuge pour la gestion de la résistance, recommandant une zone refuge de 20 % sous la forme de rangs en bordure des champs transgéniques. Mais cette recommandation n'est en pratique que peu suivie.

Cette stratégie « dose/refuge », explicite en Inde et implicite en Chine, se révèle en fait adaptée et efficace pour gérer la résistance quand la résistance est fonctionnellement récessive (l'expression de la toxine dans les tissus étant suffisante pour tuer les individus résistants hétérozygotes) et quand la fréquence du gène de résistance est rare. De manière générale, les estimations de la dominance fonctionnelle de la résistance sont variables. Chez le très sensible Ver rose *Pectinophora gossypiella* Saunders, la résistance à Cry1Ac a été observée aux États-Unis comme fonctionnellement récessive [34]. En ce qui concerne *H. armigera*, la résistance est décrite comme autosomale et incomplètement récessive en Australie [35] et en Chine [36]. Ce résultat a été ensuite affiné en Australie, la résistance étant considérée comme semi-dominante à mi-saison, quand les niveaux de toxines chutent de 75 % [37]. En Inde, la résistance a été observée comme monogénique, autosomale et semi-dominante (dominance de 0,42 dans une population et de 0,55 dans une autre) [38]. Dans de telles conditions, l'hypothèse de la récessivité fonctionnelle semble ne pas être vérifiée, en particulier en fin de saison.

En Chine, on a trouvé des gènes de résistance dans une population au champ avec une fréquence supérieure à 1 pour 250 [39]. Chez les chenilles, des phénotypes résistants ont été rencontrés à une fréquence de 1 à 4 ‰. Des études effectuées à partir de populations issues d'individus survivants au champ ont montré que le mécanisme principal de résistance est lié à une altération des sites récepteurs [36], mais que d'autres mécanismes secondaires sont probablement en jeu. Des études menées en Inde ont mis en évidence pour leur part une fréquence de gènes de résistance de 1 pour 133 dans le nord et de 1 pour 770 dans le sud, avant même la vulgarisation à grande échelle d'hybrides *Bt* [38]. Les fréquences de résistance en Inde et en Chine ne peuvent donc pas être considérées comme faibles.

<sup>1</sup> Rs : roupies : 1 roupie = 0,0185 euro.

*H. armigera* est en moyenne 5 à 10 fois moins sensible que l'espèce américaine *Heliothis virescens* contre laquelle la protéine Cry1Ac a été déployée à l'origine. Contrairement à ce qui se produit dans le cas d'*H. virescens*, les niveaux d'expression de la toxine ne sont pas toujours suffisants dans les tissus pour tuer les larves sensibles d'*H. armigera*. En conséquence, ces chenilles sont souvent exposées à des doses sublétales de toxines. En Inde, les individus résistants hétérozygotes issus de populations de survivants sélectionnés dans les champs de coton *Bt*, ont un taux de survie de 33 à 37 %, et les individus résistants homozygotes ont un taux de survie de 75 % [38]. En Australie, le taux de survie des individus résistants hétérozygotes d'*H. armigera* est de l'ordre de 39 % [37], alors que les conditions pour la mise en place efficace de plantes refuges n'y sont pourtant remplies. Certes, cela ne signifie pas que les zones refuges n'ont pas d'effet positif, mais s'il y en a un, il semble être faible.

À l'heure actuelle, il n'y a pas de mise en évidence de résistance au champ pour un ravageur du coton, que ce soit en Chine après neuf ans d'utilisation [40], en Inde après quatre ans [38] ou quelque part ailleurs. Les LC<sub>50</sub> (concentrations entraînant la mortalité de 50 % des individus d'une population) des souches indiennes d'*H. armigera* récoltées au champ, restent du même ordre de grandeur que les valeurs antérieures à l'introduction du coton *Bt* (0,01-0,67 µg Cry1Ac/mL de milieu artificiel) [41]. Il en est de même en Chine avec les valeurs établies en 1999 (0,091-0,093 µg Cry1Ac/mL de milieu) [42, 43].

Les facteurs qui semblent impliqués dans le développement de la résistance d'*H. armigera* ont été incorporés dans le modèle de simulation « Bt-adapt » [44]. Ce modèle peut traduire des augmentations de densité d'une population, comme fonction de la fécondité, des taux de survie de différents génotypes en conditions naturelles ou après application d'insecticides et culture de coton *Bt*. Il prend en compte la fréquence initiale des allèles de résistance, l'héritabilité, les taux de survie des génotypes sur coton *Bt* et coton non *Bt*, avec et sans insecticide, la préférence relative à l'oviposition sur la plante hôte, le système de culture, les coûts biologiques de la résistance et l'existence de migration entre chaque génération. Bien qu'il faille encore du travail pour insérer ce que la littérature

peut régulièrement apporter de nouveau en matière de modélisation, le modèle est utilisé en Inde [44] et en Chine [Russell et Kranthi, communication personnelle]. Là, il montre l'importance des principaux facteurs influençant le temps d'acquisition de la résistance : fréquence initiale des gènes de résistance, dominance de la résistance, proportion de maïs par rapport au coton, proportion de coton non-*Bt* par rapport au coton *Bt*, contrôle des ravageurs (autrement que par *Bt*) dans le coton non-*Bt*, contrôle des ravageurs (autrement que par *Bt*) dans le coton non-*Bt*. Les expériences positives conduites aux États-Unis avec des zones refuges et en Chine où les systèmes de culture sont traditionnellement très diversifiés, ne permettent pas de prédire le temps nécessaire à l'apparition de la résistance selon différents scénarios. Cependant, comme conséquence de ces simulations, les recommandations de gestion de la résistance en Inde reposent sur l'accroissement de la mortalité des individus survivants dans le coton *Bt*, à travers l'emploi d'insecticides biologiques, peu toxiques, ou d'insecticides sans résistance avérée comme les IGR (*Insect Growth Regulator*), notamment en fin de saison quand l'efficacité du *Bt* est la plus faible [38]. Même si du coton avec deux gènes devrait permettre de retarder le développement de la résistance, Akhurst [communication personnelle] et ses collègues ont montré de forts taux de gènes de résistance à *Cry2Ab* dans des populations d'*H. armigera* en Australie. De plus, il a été montré que *H. virescens* peut développer selon différents mécanismes des résistances multiples aux deux gènes utilisés sur coton (*Cry1Ac* et *Cry2Ab*) aux États-Unis [45].

## Conclusion

Le coton *Bt* exprimant la toxine Cry1Ac a montré son intérêt économique dans les deux plus importants pays producteurs de coton dans le monde, l'Inde et la Chine. Les réductions d'utilisation d'insecticides sont importantes et les augmentations de rendement sont significatives dans les champs bien conduits. L'expression de la protéine insecticide n'est pas optimale dans les tissus (notamment chez les hybrides *Bt*) et d'autres investigations sont nécessaires pour l'améliorer, ce qui contribuera à retarder le développement de la résistance dans le

cadre d'une culture durable du coton *Bt*. Dans le cas de la culture du cotonnier en petit paysannat, d'autres stratégies de gestion de la résistance que celles employées aux États-Unis ou en Australie semblent se justifier, en particulier celle d'applications de pesticides en fin de cycle. ■

## Références

1. James C. *Global status of commercialized transgenic crops : 2004*. ISAAA Brief 32-2004. Ithaca (NY, États-Unis) : International Service for the Acquisition of Agri-biotech Applications, 2004.
2. Yang PY, Su Y, Iles MJ, Joliffe F. Farmers knowledge, perceptions and practice in transgenic Bt cotton in small-producer systems in northern China. *Crop Prot* 2004 ; 24 : 229-39.
3. Kranthi KR, Naidu S, Dhawad CS, *et al.* Temporal and intra-plant variability of Cry1Ac expression in Bt cotton and its influence on the survival of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hubner) (Noctuidae : Lepidoptera). *Cur Sci* 2005 ; 89 : 291-8.
4. Russell DA. *Final report of EC project 'Assessment of the environmental and agronomic appropriateness of Bt transgenic cotton in small producer IPM systems in China'*. ICA4-CT-2001-10069 on EC IncoDev Website. (à paraître).
5. Wan P, Zhang Y, Wu K, Huang M. Seasonal expression profiles of insecticidal protein and control efficacy against *Helicoverpa armigera* for Bt cotton in the Yangtse River valley of China. *J Econ Entomol* 2005 ; 98 : 195-201.
6. Daly JC, Fitt GP. Efficacy of Bt-cotton plants in Australia – What is going on? In : Gilham F, ed. *Proceedings World Cotton Research Conference-2*, 1998.
7. Adamczyk JJ, Hardee DD, Adams LC, Sumerford DV. Correlating differences in larval survival and development of bollworm (Lepidoptera : Noctuidae) and for armyworm (Lepidoptera : Noctuidae) to differential expression of Cry1Ac delta endotoxin in various plant parts among commercial cultivars of transgenic *Bacillus thuringiensis* cotton. *J Econ Entomol* 2001 ; 94 : 284-90.
8. Kranthi KR, Naidu S, Dhawad CS, *et al.* Temporal and intra-plant variability of Cry1Ac expression in Bt cotton and its influence on the survival of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hubner) (Noctuidae : Lepidoptera). *Cur Sci* 2005 ; 89 : 291-8.
9. Olsen KM, Daly JC, Holt HE, Finnegan EJ. Season-long variation in expression of *Cry1Ac* gene and efficacy of *Bacillus thuringiensis* toxin in transgenic cotton against *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera : Noctuidae). *J Econ Entomol* 2005 ; 98 : 1007-17.
10. Olsen KM, Daly JC, Finnegan EJ, Manon RJ. Changes in Cry1Ac transgenic cotton in response to two environmental factors : temperature and insect damage. *J Econ Entomol* 2005 ; 98 : 1382-90.
11. Huang J, Rozelle S, Pray C, Wang Q. Plant biotechnology in China. *Science* 2002 ; 295 : 674-7.

12. Zhou HX, Guo JY, Wan FH, Zhang GF, Liu WX. Population dynamics and damage of *Helicoverpa armigera* Hübner on transgenic cotton, SGK321, GK12 and 33B. *Chinese J Eco-Agriculture* 2005 ; 13 : (in press ; in Chinese, with English abstract).
13. Pray CE, Huang J, Hu R, Rozelle S. Five years of Bt cotton in China – the Benefits Continue. *Plant J* 2002 ; 31 : 423-30.
14. James C. *Global review of commercialized transgenic crops : 2001*. ISAAA Brief No. 26-2001. Ithaca (NY, États-Unis) : International Service for the Acquisition of Agri-biotech Applications, 2002. [www.isaaa.org/Publications/briefs/briefs\\_26.htm](http://www.isaaa.org/Publications/briefs/briefs_26.htm).
15. Yang PY, Su Y, Iles MJ, Joliffe F. Farmers knowledge, perceptions and practice in transgenic Bt cotton in small-producer systems in northern China. *Crop Prot* 2004 ; 24 : 229-39.
16. Russell DA, Yang PY, Wan FH. *Assessing the appropriateness of Bt cotton for small-scale farmers in China*. Proceedings of the 15th International Plant Protection Congress, Beijing, China, May 11-16, 2004.
17. Ooi P, Walter-Echols G, Weldong D, et al. *The FAO-EU IPM Programme on Cotton in Asia – Final report*. 2004. [www.ipc.int/servlet/BinaryDownloaderServlet/67999\\_programme.pdf.pdf?filename=1115171994834\\_FAO\\_EU\\_Cotton\\_ipm\\_programme.pdf](http://www.ipc.int/servlet/BinaryDownloaderServlet/67999_programme.pdf.pdf?filename=1115171994834_FAO_EU_Cotton_ipm_programme.pdf).
18. Qaim M. Bt cotton in India : field trial results and economic projections. *World Dev* 2003 ; 31 : 2115-27.
19. Qaim M, Zilberman D. Yield effects of genetically modified crops in developing countries. *Science* 2003 ; 299 : 900-2.
20. Bennett RM, Ismael Y, Kambhampati U, Morse S. Economic impact of genetically modified cotton in India. *AgBioForum* 2004 ; 7 : 96-100. [www.agbioforum.org](http://www.agbioforum.org).
21. Quayam A, Sakhari K. *Did Bt cotton fail A.P. again in 2003-2004 : A season-long study of the performance of Bt cotton in Andhra Pradesh, India*. 2004. [www.ddsindia.com](http://www.ddsindia.com).
22. Pray C, Ma D, Huang J, Qiao F. Impact of Bt cotton in China. *World Dev* 2001 ; 29 : 1-34.
23. Guo JY, Wan FH. Influence of Bt transgenic cotton larval survival of common cutworm, *Spodoptera litura*. *Chinese J Biological Control* 2003 ; 19 : 145-8 (in Chinese, with English abstract).
24. Zhou HX, Guo JY, Wan FH. Effect of transgenic *Cry1Ac+CpTI* cotton (SGK321) on population dynamics of pests and their natural enemies. *Acta Entomologica Sinica* 2004 ; 47 : 538-42 (in Chinese, with English abstract).
25. Wu K, Li W, Feng H, Guo Y. Seasonal abundance of the mirids, *Lygus lucorum* and *Adelphocoris* spp. on Bt cotton in northern China. *Crop Prot* 2002 ; 21 : 997-1002.
26. Zhou HX, Wan FH, Liu WX, Liu XJ, Li Q. Study on population dynamics and damage of *Lygus lucorum* Mayr in transgenic Bt cotton. *Chinese J Eco-Agriculture* 2003 ; 11 : 13-5 (in Chinese, with English abstract).
27. Guo JY, Zhou HX, Wan FH, Liu XJ, Han ZJ. Population dynamics and damage of *Lygus lucorum* Mayr in Bt cotton fields under two control measures. *Chinese Bull Entomol* 2005 ; 42 : (in press ; in Chinese, with English abstract).
28. Li W, Wu K, Chen X, Feng H, Xu G, Guo Y. Effects of transgenic cotton carrying *Cry1A+CpTI* and *Cry1aC* genes on the diversity of arthropod communities in cotton fields in northern China. *J Agric Biotechnol* 2003 ; 11 : 383-7.
29. Zhang GF, Wan FH, Guo JY, Hou ML. Expression of Bt toxin in transgenic Bt cotton and its transmission through pests *Helicoverpa armigera* and *Aphis gossypii* to natural enemy *Propylaea japonica* in cotton plots. *Acta Entomologica Sinica* 2004 ; 47 : 334-41 (in Chinese, with English abstract).
30. Guo JY, Gabor L, Wan FH. Effects of cotton varieties (transgenic vs. non-transgenic) on survival and development of wolf spider *Pardosa amentata* via cotton aphids *Aphis gossypii*. In : Guo Y-Y, et al., eds. *Plant Protection towards the 21st Century*. Proceedings of the 15th International Plant Protection Congress, Beijing, China, May 11-16, 2004.
31. Guo JY, Wan FH, Dong L. Survival and development of immature *Chrysopa sinica* Tjeder (Neuroptera : Chrysopidae) and *Propylaea japonica* Thunberg (Coleoptera : Coccinellidae) feeding on *Bemisia tabaci* Gennadius (Homoptera : Aleyrodidae) propagated on transgenic Bt cotton. *Chinese J Biol Control* 2004 ; 20 : 164-9 (in Chinese, with English abstract).
32. Guo JY, Wan FH, Dong L, Shan HY, Han ZJ. Survival, development and fecundity of *Chrysopa formosa* Brauer (Neuroptera : Chrysopidae) feeding on *Aphis gossypii* Glover (Homoptera : Aphididae) propagated on transgenic Bt cotton. *Chinese Bull Entomol* 2005 ; 42 : 149-54 (in Chinese, with English abstract).
33. Liu WX, Wan FH, Guo JY, Lovei GL. Spiders and their seasonal dynamics in transgenic Bt- vs. conventionally managed cotton fields in north-central China. In : Samu F, Szinetár C, eds. *European Arachnology 2002*. Budapest : Plant Protection Institute & Berzsenyi College, 2004.
34. Tabashnik BE, Patin AL, Dennehy TJ, et al. Frequency of resistance to *Bacillus thuringiensis* in field populations of pink bollworm. *Proc Natl Acad Sci* 2000 ; 97 : 12980-4.
35. Akhurst RJ, James WJ, Bird LJ, Beard C. Resistance to the *Cry1Ac*  $\delta$ -endotoxin of *Bacillus thuringiensis* in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera : Noctuidae). *J Econ Entomol* 2003 ; 96 : 1290-9.
36. Xu X, Yu L, Wu Y. Disruption of a cadherin gene associated with *Cry1Ac* delta endotoxin of *Bacillus thuringiensis* in *Helicoverpa armigera*. *Appl Environ Microbiol* 2005 ; 71 : 948-54.
37. Bird LJ, Akhurst RJ. Fitness of *Cry1A*-resistant and susceptible *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera : Noctuidae) on transgenic cotton with reduced levels of *Cry1Ac*. *J Econ Entomol* ; 98 : 1311-9.
38. Kranthi KR, Dhawad CS, Naidu SR, et al. Inheritance of resistance in Indian *Helicoverpa armigera* (Hubner) to *Cry1Ac* toxin of *Bacillus thuringiensis*. *Crop Prot* 2006 ; 25 : 119-24.
39. Yu L. *Inheritance mode and cross resistance pattern of a *Cry1Ac*-resistant strain of *Helicoverpa armigera**. Unpublished MSc Thesis, Department of Entomology, Nanjing Agricultural University, PR China, 2004.
40. Li GP, Wu KM, Gould F, Feng HQ, He YZ, Guo Y. Frequency of Bt resistance genes in *Helicoverpa armigera* populations from the Yellow River cotton farming regions of China. *Entomologica Experimentalis et Applicata* 2004 ; 112 : 135-43.
41. Kranthi KR, Kranthi S, Wanjeri RR. Baseline toxicity of *Cry1A* toxin to *Helicoverpa armigera* (Hubner) (Lepidoptera : Noctuidae) in India. *Int J Pest Manage* 2001 ; 47 : 141-5.
42. Wu K, Guo Y, Lv N. Geographic variation in susceptibility of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera : Noctuidae) to *Bacillus thuringiensis* insecticidal protein in China. *J Econ Entomol* 1999 ; 92 : 273-8.
43. Wu K, Guo Y, Lv N, Greenplate JT, Deaton R. Resistance monitoring of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera : Noctuidae) to *Bacillus thuringiensis* insecticidal protein in China. *J Econ Entomol* 2002 ; 95 : 826-31.
44. Kranthi KR, Kranthi NR. Modelling adaptability of cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hubner), to Bt cotton in India. *Cur Sci* 2004 ; 87 : 1096-107.
45. Gahan LJ, Ma YT, Coble ML, Gould F, Moar WJ, Heckel DG. Genetic basis of resistance to *Cry1Ac* and *Cry2Aa* in *Heliothis virescens* (Lepidoptera : Noctuidae). *J Econ Entomol* 2005 ; 98 : 1357-68.