HAL
open science

La pyrale se disperse-t-elle suffisamment pour limiter durablement la résistance aux maïs Bt via la stratégie "haute dose / refuge"

Ambroise Dalecky, Denis D. Bourguet, Sergine Ponsard

To cite this version:

Ambroise Dalecky, Denis D. Bourguet, Sergine Ponsard. La pyrale se disperse-t-elle suffisamment pour limiter durablement la résistance aux maïs Bt via la stratégie "haute dose / refuge". Cahiers Agricultures, 2007, 16 (3), pp.171-176. 10.1684/agr.2007.0097 . hal-02663347

HAL Id: hal-02663347

https://hal.inrae.fr/hal-02663347

Submitted on 31 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial 4.0 International License

Étude originale

La pyrale se disperse-t-elle suffisamment pour limiter durablement la résistance au maïs *Bt* *via* la stratégie « haute dose/refuge » ?

Ambroise Dalecky[1]
Denis Bourguet[1]
Sergine Ponsard[2]

[1] Centre de biologie et de gestion des populations (CBGP), Unité mixte de recherche (UMR) Inra-IRD-Cirad-Montpellier SupAgro, Campus international de Baillarguet, 34988 Montferrier-sur-Lez
<dalecky@mpl.ird.fr>
<dalecky@supagro.inra.fr>
<bourguet@supagro.inra.fr>

[2] Laboratoire dynamique de la biodiversité, Unité mixte de recherche (UMR) CNRS 5172, Université P. Sabatier – Toulouse III, 118, route de Narbonne, 31062 Toulouse
<ponsard@cict.fr>

Résumé

La culture de plantes transgéniques *Bt* – produisant des toxines insecticides issues de la bactérie *Bacillus thuringiensis* – engendre un risque que les populations de ravageurs cibles deviennent résistantes à ces toxines. Pour limiter ce risque, les autorités des États-Unis exigent la mise en œuvre d'une stratégie appelée « haute dose/refuge » (HDR). Cette stratégie repose sur le maintien, à proximité des cultures transgéniques, de cultures « refuges » – exemptes de toxines *Bt* – constituant des réservoirs d'individus sensibles. Son efficacité est notamment conditionnée par un brassage génétique intense entre ces individus sensibles et les individus résistants sélectionnés dans les parcelles de plantes *Bt*. Pour plusieurs ravageurs cibles de ces toxines, sa mise en œuvre a pourtant précédé l'examen détaillé des traits d'histoires de vie pouvant influencer l'intensité de ce brassage. Des études ont, depuis, partiellement comblé ces manques : nous présentons une synthèse de résultats récents sur la pyrale du maïs, une des cibles principales des maïs *Bt*. Bien que ce papillon ravageur soit hautement polyphage, les populations se nourrissant d'autres plantes hôtes – sauvages ou cultivées – sont trop minoritaires pour limiter efficacement le développement de résistances. Par ailleurs, une partie des pyrales semble se reproduire à proximité immédiate de leur lieu d'émergence, de sorte que des refuges situés à plusieurs centaines de mètres des maïs *Bt* – la distance maximale autorisée étant actuellement de 800 mètres – ne garantissent pas le brassage génétique entre individus sensibles et résistants. Dans le cas de rotations culturales, ce brassage pourrait néanmoins être accru par une gestion différente des bordures de champs *Bt* et conventionnels. Bien qu'aucune résistance ne se soit déclarée 10 ans après la mise en culture des premiers maïs *Bt*, ces données indiquent que la stratégie HDR telle qu'elle est actuellement appliquée n'est pas forcément optimale et, plus généralement, qu'il est illusoire d'espérer définir une stratégie universellement adaptée.

Mots clés : *Bacillus thuringiensis* ; maïs ; organisme génétiquement modifié ; *Ostrinia nubilalis* ; résistance aux insecticides.

Thèmes : productions végétales ; méthodes et outils.

Abstract

Does the European corn borer disperse enough for a sustainable control of resistance to *Bt* maize *via* the High Dose/Refuge strategy?

The use of transgenic crops producing toxins from the bacterium *Bacillus thuringiensis* – or *Bt* crops – is associated with the risk that the targeted pests become resistant to these toxins. To reduce this risk, the US government required the implementation of a strategy named High Dose/Refuge (HDR). This strategy is based on maintaining *Bt* toxin-free plants or crops – referred to as « refuges » – to preserve a pool of susceptible insects in the vicinity of *Bt* fields. Among other factors, its efficiency relies on a high gene flow between these susceptible individuals and any resistant individuals selected in *Bt* fields. For several pests targeted by these toxins, this strategy was nevertheless implemented when little was in fact know, as to the life history traits likely to influence the intensity of the gene flow. Part of this gap has been filled since then: we summarize here the recent advances on the European corn borer (ECB), one of the main targets of insecticidal *Bt* maize. Although this moth pest is highly polyphagous, its other host plants – whether wild or cultivated – do not provide a sufficient source of susceptible individuals to efficiently prevent toxin resistance from developing. Moreover, a fraction of the ECB reproduce in close vicinity of

doi: 10.1684/agr.2007.0097

Tirés à part : A. Dalecky

their place of emergence, so that refuges situated a few hundred meters from *Bt* maize fields – the maximal distance currently required is 800 meters – may not warrant a sufficient intermixing between susceptible and resistant individuals. In crop rotation situations, this intermixing could however be facilitated through a contrasted management of herbaceous maize field borders. Although 10 years after the beginning of *Bt* maize cultivation no resistance has yet broken out, our data suggests that it is illusory to aim at a universally suitable strategy, and that the HDR strategy – as currently implemented – may not necessarily be optimal.

Key words: *Bacillus thuringiensis*; genetically modified organisms; insecticide resistance; maize; *Ostrinia nubilalis*.

Subjects: vegetal productions; tools and methods.

Les protéines Cry, naturellement produites par la bactérie du sol *Bacillus thuringiensis*, sont des toxines à effet insecticide utilisées depuis plus de 40 ans comme biopesticides pour la protection des cultures et des forêts et le contrôle d'insectes vecteurs de maladies. Leur spectre d'action plus restreint que celui de la plupart des insecticides classiques et leur faible toxicité pour les vertébrés les fait considérer comme un « bien public » (United States Environmental Protection Agency, 2001). Or, depuis 1996, des plantes transgéniques – essentiellement du coton et du maïs – produisant ces mêmes protéines (Gould, 1998) sont cultivées en champ (Andow et Zwahlen, 2006 ; Bates *et al*., 2005). D'un point de vue agronomique, elles promettent une protection des cultures efficace tout en limitant l'usage d'insecticides toxiques pour l'homme et son environnement. Toutefois, la durabilité de ces cultivars transgéniques pourrait être compromise par l'apparition à court ou moyen terme de ravageurs résistants aux toxines de *Bt*. Cela entraînerait la perte d'efficacité d'un des rares insecticides biologiques utilisables non seulement en agriculture et en foresterie, mais aussi dans les programmes de santé publique, et ramènerait sans doute à un usage plus important d'insecticides plus toxiques (Bates *et al*., 2005 ; Ferré et Van Rie, 2002 ; Gould, 1998). Dans la présente synthèse, nous examinerons les risques d'évolution de résistances aux toxines de *Bt* chez les insectes ravageurs des cultures. La crainte du développement rapide de résistances et la contestation exprimée à l'encontre de ces cultures ont motivé la mise en œuvre d'une stratégie de prévention de ce risque, dite stratégie « haute dose/refuge » (HDR), dont nous exposerons le principe. Nous verrons qu'elle repose sur un certain nombre d'hypothèses sur la génétique et l'écologie des ravageurs, hypothèses qui n'avaient encore que peu de fondements empiriques au moment de la mise en place des premières cultures transgéniques au milieu des années 1990. Nous ferons le point sur les données obtenues entre-temps dans le cas de la pyrale du maïs, *Ostrinia nubilalis*, l'un des principaux insectes ravageurs du maïs. Il est probablement illusoire de rechercher une stratégie universellement efficace, mais des études détaillées sur la biologie d'une espèce en particulier peuvent permettre de mieux discuter l'efficacité attendue de la stratégie HDR.

Les risques d'évolution de résistances aux toxines de *Bt*

Il est aujourd'hui établi que l'usage généralisé d'un produit phytosanitaire, qu'il soit issu de la chimie de synthèse ou qu'il s'agisse d'un biopesticide, risque d'entraîner des phénomènes de résistance (Pimentel et Burgess, 1985). Les tailles des populations de ravageurs cibles des insecticides sont en effet généralement suffisamment grandes pour que quelques allèles assurant une résistance à ces insecticides préexistent dans les populations. Ces allèles sont donc susceptibles d'augmenter rapidement en fréquence suite à des traitements répétés. Des phénomènes de résistance aux insecticides sont d'ailleurs apparus peu après la seconde guerre mondiale, lors de l'avènement de l'agriculture intensive et de l'utilisation massive d'insecticides chimiques qui l'a accompagnée. Au moins 536 espèces d'arthropodes sont ainsi devenues résistantes aujourd'hui à au moins un insecticide (Pimentel et Burgess, 1985 ; Whalon *et al*., 2004-2007). Il n'est donc pas surprenant que des résistances aux toxines de *Bt* aient pu être sélectionnées en laboratoire chez plus de 17 espèces d'insectes (Andow et Zwahlen, 2006 ; Tabashnik *et al*., 2003) bien qu'un seul exemple soit à ce jour connu en champ : celui de la teigne des crucifères *Plutella xylostella* (Ferré et Van Rie, 2002).

Choisir des cultivars *Bt* s'apparente à un traitement préventif systématique puisque cette décision intervient nécessairement en début de saison, à un moment où l'abondance des ravageurs n'est pas encore connue. Les toxines produites par les plantes *Bt* le sont ensuite de manière constitutive : les insectes y sont exposés tout au long de la saison. Ces plantes « insecticides » exercent donc une pression de sélection d'une ampleur sans précédent sur les ravageurs (Tabashnik *et al*., 2003). Dans les zones géographiques où ces plantes *Bt* sont massivement mises en culture, le risque d'évolution de résistances aux toxines de *Bt* est donc particulièrement élevé.

La stratégie haute dose/refuge

L'adaptation des ravageurs des cultures aux toxines de *Bt* n'est pourtant pas jugée inéluctable. Des théoriciens ont ainsi conçu diverses stratégies de gestion dont l'objectif est de limiter, voire même d'éviter, la sélection d'allèles de résistance (Comins, 1977 ; Gould, 1998). L'une de ces stratégies – la stratégie « haute dose/refuge » – a été adoptée aux États-Unis pour le maïs et le coton (Alstad et

Andow, 1995). Cette stratégie, qui a également été choisie pour gérer les maïs *Bt* en Espagne[1], repose sur la mise en place de parcelles dites « refuges » qui, plantées avec des cultivars conventionnels ne produisant pas de toxines de *Bt,* sont censées constituer un réservoir de ravageurs sensibles. Situés à proximité des parcelles *Bt*, ces refuges sont destinés à favoriser les accouplements entre les éventuels insectes résistants – sélectionnés dans les cultures *Bt* – et les insectes sensibles – préservés dans les refuges. Ces refuges peuvent être constitués de la même espèce que celle cultivée dans les parcelles *Bt* correspondantes. Cette solution a l'inconvénient d'être potentiellement coûteuse – puisque les refuges sont « laissés en pâture » aux ravageurs, bien que l'agriculteur conserve la latitude d'effectuer un traitement chimique pour limiter les taux d'infestation – et potentiellement assez contraignante si l'agriculteur veut ou doit maintenir deux filières séparées pour la récolte, le transport, le stockage ou la commercialisation des deux types de plantes. Ces difficultés expliquent sans doute le fait que, par exemple, plus de 20 % des agriculteurs ayant cultivé des maïs *Bt* aux États-Unis en 2002 n'ont pas respecté toutes les règles de mise en place de refuges (Bates *et al*., 2005). Dans le cas des ravageurs polyphages, les autres espèces de plantes sauvages ou cultivées sur lesquelles ils se développent pourraient aussi jouer le rôle de refuges, ce qui limiterait les coûts.

L'intoxication par des toxines Cry se manifeste par une paralysie quasi immédiate du tube digestif qui entraîne une cessation de prise de nourriture. Cette paralysie est suivie par une destruction de l'épithélium intestinal. Il y a alors communication entre l'hémolymphe et la cavité intestinale aboutissant à une diminution du pH intestinal pouvant conduire à la mort de l'insecte (Ferré et Van Rie, 2002). La résistance aux toxines de *Bt* est souvent liée à une diminution de l'affinité entre ces toxines et leur récepteur de telle sorte que cette résistance est souvent monogénique et récessive (Ferré et Van Rie, 2002). Par ailleurs, la mise au point par transgenèse des cultivars *Bt* produisant une dose de toxine très largement supérieure (> 20 fois) (Gould, 1998) à la dose létale pour les insectes sensibles permet d'espérer que la résistance soit « fonctionnellement récessive », c'est-à-dire que seuls les individus homozygotes résistants puissent survivre à l'ingestion des tissus de ces plantes. Si les allèles de résistance sont initialement rares (fréquence < 1‰) (Bourguet *et al*., 2003 ; Stodola *et al*., 2006), la majorité des individus sensibles est homozygote. Ainsi, les rares homozygotes résistants sélectionnés par les plantes *Bt* ont une forte probabilité de se croiser avec des individus sensibles. Les descendants issus de ces croisements sont hétérozygotes et donc incapables de se développer sur des plantes *Bt*, purgeant ainsi à chaque génération les populations naturelles d'une partie des allèles de résistance, et réduisant d'autant la vitesse de sélection de la résistance. Cette contre-sélection des allèles de résistance pourrait d'ailleurs être accentuée si, en l'absence de toxine de *Bt*, les individus porteurs d'un allèle de résistance avaient une valeur sélective plus faible que les homozygotes sensibles (« coût de la résistance ») (Carrière et Tabashnik, 2001).

Outre ces facteurs génétiques, l'efficacité que l'on peut escompter de la stratégie HDR dépend également de facteurs écologiques, sur lesquels nous nous proposons de faire le point dans le cas de la pyrale du maïs, *Ostrinia nubilalis* Hübner (Lepidoptera : Crambidae), une des cibles principales des maïs *Bt*.

Le cas de la pyrale du maïs et des maïs transgéniques *Bt*

La pyrale du maïs, originaire d'Eurasie, s'est étendue en Amérique du Nord suite à son introduction accidentelle au début du XXe siècle. Elle est aujourd'hui l'un des principaux insectes ravageurs du maïs et, à ce titre, la cible d'une majeure partie des maïs *Bt*. Ces derniers, cultivés sur plus de 11 millions d'hectares en 2005 – soit près de 13 % des surfaces totales de plantes transgéniques cultivées sur l'ensemble du globe (Gómez-Barbero et Rodríguez-Cerezo, 2006) –, produisent différentes toxines de la famille des protéines Cry active contre les lépidoptères : Cry1Ab, Cry1Ac ou Cry1F. Les autorisations de mises en culture des maïs *Bt* datent de 1995 aux États-Unis, de 1997 dans l'Union européenne, et les premiers cultivars de maïs *Bt* ont été inscrits en France au catalogue officiel des semences et variétés en 1998. Depuis 2000, l'*United States Environmental Protection Agency* (US EPA, Agence de protection de l'environnement des États-Unis) a décidé la mise en œuvre préventive de la stratégie HDR. Les agriculteurs cultivant des maïs *Bt* doivent ainsi réserver 20 % (dans les zones exemptes de cultures de coton) à 50 % (dans les zones cotonnières) de la surface totale cultivée en maïs à des cultivars conventionnels. L'EPA demande par ailleurs que ces refuges soient distants au plus de 800 m (et si possible de moins de 400 m) des champs de maïs *Bt* (United States Environmental Protection Agency, 2001).

Les bénéfices escomptés de la culture de maïs *Bt* sont une réduction de l'usage des insecticides chimiques et une augmentation des rendements. Il est toutefois difficile d'évaluer l'ampleur de ces bénéfices. Par exemple, en 1998, alors que les maïs *Bt* ont été cultivés sur 5,7 millions d'hectares aux États-Unis, leur utilisation n'a permis d'y limiter l'usage de traitements insecticides chimiques que sur une surface équivalente à 0,8 million d'hectares (Ferber, 1999). En effet, les maïs *Bt* ont souvent été plantés dans des zones géographiques jusqu'alors peu ou pas traitées contre la pyrale, les dégâts étant trop limités pour motiver l'emploi d'insecticides chimiques. Aussi le gain financier dû à l'augmentation de rendement n'a-t-il pas systématiquement couvert le surcoût lié à l'achat des semences transgéniques (Ferber, 1999 ; Gómez-Barbero et Rodríguez-Cerezo, 2006).

Y a-t-il une alternative au maïs conventionnel pour jouer le rôle de refuge ?

Les larves de pyrale du maïs peuvent se développer sur au moins 223 espèces de plantes autres que le maïs (Ponsard *et al*., 2004). Ces plantes hôtes – sauvages ou cultivées – présentes à proximité des parcelles de maïs pourraient constituer une alternative ou un complément aux refuges de maïs conventionnel (Gould, 1998). Parmi elles, l'armoise (*Artemisia vulgaris* L.) et le houblon (*Humulus lupulus* L.) sauvage ou cultivé sont régulièrement et assez massivement infestés en Europe et pouvaient apparaître comme de bons « candidats ». Cependant, un examen plus détaillé a révélé que, bien que morpho-

[1] P. Castañera, communication personnelle.

logiquement non distinguables, les pyrales qui se nourrissent de ces deux plantes sont génétiquement différenciées de celles qui se développent sur le maïs (Bontemps *et al.*, 2004 ; Bourguet *et al.*, 2000 ; Martel *et al.*, 2003) et retournent pondre sur leur plante hôte d'origine (Bethenod *et al.*, 2005). La différenciation entre ces deux « races » pourrait provenir du fait qu'elles émergent au printemps de façon légèrement décalée dans le temps (Thomas *et al.*, 2003), et/ou que les femelles produisent des phéromones différentes (Pélozuelo *et al.*, 2004), d'où un isolement reproducteur presque total en champ entre les deux races (Malausa *et al.*, 2005). Bien que régulièrement infestés par des pyrales, l'armoise et le houblon ne peuvent donc être utilisés comme refuges complémentaires ou alternatifs.

La pyrale du maïs se développe également sur des plantes cultivées – telles que le sorgho, le tournesol ou le poivron. Dans le sud de l'Europe, ces plantes sont présentes à proximité des champs de maïs sur de plus grandes surfaces que l'armoise et le houblon et – à l'exception du poivron – ne sont généralement pas traitées contre la pyrale par les agriculteurs, ce qui suggère qu'ils jugent les dégâts occasionnés acceptables. Du point de vue génétique, Leniaud *et al.* (2006) ont constaté que les pyrales qui se développent sur ces espèces appartiennent vraisemblablement à la « race » infestant le maïs et devraient donc s'accoupler librement avec les pyrales émergeant des champs de maïs adjacents. L'amaranthe (*Amaranthus* sp.) et la lampourde (*Xanthium* sp.), deux adventices du maïs, ont également été incluses dans cette étude et ont donné des résultats similaires. Néanmoins, les niveaux d'infestation par la pyrale étaient largement inférieurs à ceux du maïs pour l'ensemble de ces plantes, si bien qu'elles pourraient au mieux constituer un complément d'appoint de refuges à ceux assurés par le maïs conventionnel.

La stratégie HDR et le comportement de dispersion chez la pyrale du maïs

Lorsque la stratégie HDR a été mise en place aux États-Unis, la dispersion de la pyrale du maïs était mal connue (Showers *et al.*, 1976). Suite à la mise en culture de maïs *Bt*, celle-ci a été étudiée plus en détail. Pour ce faire, des individus marqués furent lâchés dans des champs de maïs ou leurs bordures – connues pour être des lieux de vie et d'accouplement privilégiés pour les pyrales –, puis recapturés au moyen de pièges à phéromones ou de pièges lumineux disposés à différentes distances du point de lâcher (Hunt *et al.*, 2001 ; Qureshi *et al.*, 2005 ; Showers *et al.*, 2001). Un inconvénient de ces pièges est qu'ils sont attractifs, si bien qu'ils peuvent modifier le comportement de dispersion qu'ils sont censés révéler. De plus, dès que les pièges sont situés un peu loin du point de lâcher – ce qui est nécessaire pour ne pas trop biaiser le comportement des individus – les taux de recapture sont extrêmement bas (de l'ordre de 0,1-1 %, sans compter que les pièges à phéromones ne permettent de recapturer que des mâles). Ainsi, les résultats obtenus permettaient-ils tout au plus de constater qu'un petit nombre d'individus avait été capable de parcourir de grandes distances – plusieurs centaines de mètres, voire plusieurs kilomètres. Or, plus qu'une distance *maximale* parcourue par certains individus, l'efficacité de la stratégie HDR dépend de la distance *typique* parcourue par la majorité des individus d'une population, qui est bien plus déterminante pour la probabilité globale d'accouplements résultant en une descendance hétérozygote.

Nous avons donc étudié ce comportement moyen en recapturant des individus relâchés marqués : i) au filet à papillon – et non plus avec des pièges – ; et ii) à proximité immédiate – quelques dizaines de mètres – du lieu de lâcher. Ces études ont été menées dans sept champs de maïs de la région toulousaine, durant trois années consécutives (2003, 2004 et 2005). Deux résultats saillants sont à retenir :

1. Une proportion modeste mais non nulle des papillons marqués se trouvait encore à moins de 50 mètres du point de lâcher, 12 heures (Bailey *et al.*, 2007) et même 36 heures (Dalecky *et al.*, 2006) après ce lâcher ;

2. La proportion recapturée était éminemment variable – de moins de 1 % à plus de 60 %.

Le premier point indique bien qu'une capacité, même avérée, de certains membres d'une espèce à disperser sur de grandes distances n'implique pas que la majorité des individus utilise effectivement ce potentiel. En l'occurrence, une fraction des pyrales adultes reste quasiment sur place pendant au moins une journée après leur émergence.

Le second point montrant que cette proportion était extrêmement variable, nous avons recherché les facteurs susceptibles de l'influencer. Deux types de facteurs ont été identifiés (Bailey *et al.*, 2007) : le climat – que l'on peut difficilement envisager de modifier –, et le microhabitat qui, lui, peut être manipulé. La comparaison des conditions climatiques qui prévalaient pendant les différentes sessions de ce travail a montré que la dispersion était d'autant plus limitée que la température nocturne était plus fraîche et que le vent était plus fort. Cette influence de la température suggère notamment que la dispersion pourrait être plus réduite en début de saison et dans les zones les plus septentrionales de l'aire de répartition de la pyrale. Les paramètres de la stratégie HDR pourraient donc devoir être modulés selon la zone géographique considérée. Il est apparu également que les papillons manifestaient une certaine constance dans leur choix de microhabitat. En effet, lors de la recapture, les microsites les plus riches en papillons avant le lâcher initial l'étaient également lors de la recapture. Bien que cette étude n'ait pas permis de déterminer précisément quels facteurs du microhabitat sont attractifs pour les pyrales, ce résultat ouvre une perspective intéressante : celle de le manipuler pour diriger la dispersion des individus vers les zones désirées. Une manière drastique mais probablement efficace de le faire, même sans connaître ces facteurs en détail, serait d'ailleurs, par exemple, de systématiquement couper à ras la végétation des bordures dont on souhaite éloigner les papillons (la pyrale du maïs ne se trouve pour ainsi dire jamais sur un sol exempt de strate herbacée), et de laisser les autres en l'état. Notons toutefois que cela pourrait interférer avec l'obligation pour les agriculteurs de mettre en place des bandes enherbées afin de limiter la pollution aquatique par les pesticides (Parlement européen et Conseil de l'Union européenne, 2000).

On peut envisager deux manières de favoriser les accouplements produisant des hétérozygotes résistants-sensibles : attirer les papillons sensibles des refuges vers les champs *Bt*, ou attirer les papillons résistants qui seraient issus des champs *Bt* vers les refuges. Néanmoins, ce raisonnement ne tient que si la dispersion a lieu avant l'accouplement. Dans le cas inverse – c'est-à-dire si l'accouplement se produit

avant la dispersion –, la dispersion ultérieure n'aura plus pour effet que d'éloigner le lieu de ponte du lieu d'accouplement, sans garantie que les individus résistants se soient accouplés avec des individus sensibles et non entre eux.

Nous avons donc engagé une étude pour examiner dans quel ordre se produisent la dispersion et l'accouplement chez la pyrale (Dalecky *et al.*, 2006). Nous avons relâché des papillons adultes vierges, âgés de moins de 24 heures et identifiés par un marquage biochimique des tissus, mais aussi des spermatophores que les mâles transfèrent aux femelles lors de l'accouplement (Ponsard *et al.*, 2004). Ces spermatophores se dégradant assez lentement, on peut donc établir si une femelle marquée (donc faisant partie du lot de pyrales relâchées) a été fécondée par un mâle sauvage ou par l'un des mâles relâchés en même temps qu'elle.

Les résultats montrent que les pyrales mâles et femelles se déplacent sur de faibles distances (moins de 70 m) durant les premières 24 heures après leur émergence, et surtout qu'une fraction non négligeable d'entre elles – en moyenne 18 % des femelles, avec un maximum de 57 % – s'accouple localement. Les femelles relâchées s'accouplent indifféremment avec des mâles locaux ou avec des mâles immigrants provenant des champs alentours. À l'inverse, toutefois, les femelles immigrantes arrivent souvent fécondées et ont une probabilité plus faible de s'accoupler localement que les femelles résidentes.

Enfin, un paramètre supplémentaire essentiel, d'après les études théoriques, à la réussite de la stratégie HDR, est le comportement de ponte des femelles (Caprio, 2001 ; Onstad *et al.*, 2002). Dans le cas où il n'y a pas de rotation des cultures – c'est-à-dire si les refuges et les champs *Bt* sont toujours cultivés sur les mêmes parcelles d'une année sur l'autre – une plus forte dispersion des femelles engendre deux effets opposés dont la résultante est difficile à prévoir. En effet, si l'on favorise une agrégation des femelles près des champs de maïs *Bt*, leur descendance sera exposée à la toxine et les éventuels hétérozygotes porteurs d'un allèle de résistance seront éliminés. Ce bénéfice risque toutefois d'être contrebalancé par l'augmentation de la pression de sélection globale puisqu'une plus grande proportion de l'ensemble d'une génération donnée sera passée au crible des toxines produites par les maïs *Bt*. Une agrégation des femelles près des refuges permettrait de limiter cette sélection mais risquerait en retour de favoriser la survie des hétérozygotes, limitant ainsi la purge des allèles de résistance. Ce dilemme disparaît en cas de rotation des cultures : quel que soit le lieu où les pyrales s'accouplent – maïs *Bt* ou refuge –, les descendants n'émergeront pas nécessairement dans le même type de culture. Dans ce dernier cas, il semblerait donc n'y avoir que des avantages à favoriser la dispersion.

Conclusion

Ainsi, même si c'est là ce qui était prévu par les concepteurs de la stratégie HDR, il n'est pas certain qu'en pratique « l'utilisation de zones refuges [...] permet à la pyrale de rester hétérozygote pour son gène de résistance et de conserver ainsi sa vulnérabilité vis-à-vis de la toxine » (Houdebine, 2006). Dix ans après les premières cultures de maïs *Bt* aux États-Unis, aucune larve résistante à ces maïs n'a encore été détectée en champ, sans qu'il soit possible de dire s'il faut y voir une preuve de l'efficacité de la stratégie HDR telle qu'elle est mise en place aux États-Unis – dont les études présentées ici montrent qu'elle n'est pas forcément optimale – ou un répit dû à une fréquence initiale extrêmement basse des allèles de résistance. Quoi qu'il en soit, la variabilité des comportements de dispersion et d'accouplement est telle que la stratégie pour contrecarrer la sélection des résistances aux toxines de *Bt* ne peut probablement pas être universelle, mais doit plutôt s'envisager au cas par cas, tout comme, plus généralement, les procédures d'évaluation des risques (Andow et Zwahlen, 2006 ; Hilbeck et Andow, 2004 ; Ponti, 2005). Les lacunes qui existent aujourd'hui du point de vue de la compréhension des processus biologiques conduisent à un niveau d'incertitude élevé. Des études telles que celles que nous avons présentées, combinant des approches de modélisation et de terrain, peuvent être faites en amont de la mise en culture des plantes transgéniques en utilisant des maïs qui ne sont pas génétiquement modifiés, pour la gestion desquels une meilleure connaissance de la biologie des ravageurs peut d'ailleurs être utile également. ■

Remerciements

Les recherches correspondant à cet article ont reçu des financements du ministère français de l'Éducation nationale et de la Recherche (appels d'offres « Impact des OGM » et « Fonctionnement et dynamique de la biosphère continentale »), du Centre national de la recherche scientifique (appel d'offres « Impact des biotechnologies sur les agroécosystèmes ») et de l'Union européenne (projet « *Protecting the Benefit of* Bt *Technology – ProBen*Bt »).

Références

Alstad DN, Andow DA. Managing the evolution of insect resistance to transgenic plants. *Science* 1995 ; 268 : 1894-6.

Andow DA, Zwahlen C. Assessing environmental risks of transgenic plants. *Ecol Lett* 2006 ; 9 : 196-214.

Bailey RI, Bourguet D, Le Pallec A-H, Ponsard S. Dispersal propensity and settling preferences of European corn borers in maize field borders. *J Appl Ecol* 2007 ; 44 : 385-94.

Bates SL, Zhao J-Z, Roush RT, Shelton AM. Insect resistance management in GM crops : past, present and future. *Nat Biotechnol* 2005 ; 23 : 57-62.

Bethenod M-T, Thomas Y, Rousset F, *et al.* Genetic isolation between two sympatric host plant races of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hübner. II-assortative mating and host plant preferences for oviposition. *Heredity* 2005 ; 94 : 264-70.

Bontemps A, Bourguet D, Pélozuelo L, Bethenod M-T, Ponsard S. Managing the evolution of *Bacillus thuringiensis* resistance in natural populations of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* : host plant, host race and pherotype of adult males at aggregation sites. *P Roy Soc Lond B Bio* 2004 ; 271 : 2179-85.

Bourguet D, Bethenod M-T, Trouvé C, Viard F. Host-plant diversity of the European corn borer *Ostrinia nubilalis* : what value for sustainable transgenic insecticidal *Bt* maize? *P Roy Soc Lond B Bio* 2000 ; 267 : 1177-84.

Bourguet D, Chaufaux J, Séguin M, *et al.* Frequency of alleles conferring resistance to *Bt* maize in French and US corn belt populations of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*. *Theor Appl Genet* 2003 ; 106 : 1225-33.

Caprio MA. Source-sink dynamics between transgenic and non-transgenic habitats and their role in the evolution of resistance. *J Econ Entomol* 2001 ; 94 : 698-705.

Carrière Y, Tabashnik BE. Reversing insect adaptation to transgenic insecticidal plants. *P Roy Soc Lond B Bio* 2001 ; 268 : 1475-80.

Comins HN. The management of pesticide resistance. *J Theor Biol* 1977 ; 65 : 399-420.

Dalecky A, Ponsard S, Bailey RI, Pélissier C, Bourguet B. Resistance evolution to *Bt* crops : pre-dispersal mating of European corn borers. *PLoS Biol* 2006 ; 4 : 1048-57.

Ferber D. GM crops in the cross hairs. *Science* 1999 ; 286 : 1662-6.

Ferré J, Van Rie J. Biochemistry and genetics of insect resistance to *Bacillus thuringiensis*. *Annu Rev Entomol* 2002 ; 47 : 501-33.

Gómez-Barbero M, Rodríguez-Cerezo M. *Economic impact of dominant GM crops worldwide : a review*. EUR EE547 EN. Luxembourg : Office for Official Publications of the European Communities ; European Commission Joint Research Centre. Institute for prospective Technological Studies (IPTS), 2006.

Gould F. Sustainability of transgenic insecticidal cultivars : integrating pest genetics and ecology. *Annu Rev Entomol* 1998 ; 43 : 701-26.

Hilbeck A, Andow D. *Environmental risk assessment of genetically modified organisms. 1 : a case study of Bt maize in Kenya*. Wallingford (UK) : CABI International, 2004.

Houdebine J-L. Plantes génétiquement modifiées (PGM) et pays en développement. *Cah Agric* 2006 ; 2 : 227-31.

Hunt TE, Higley LG, Witkowski JF, Young LJ, Hellmich RL. Dispersal of adult European corn borer (Lepidoptera : Crambidae) within and proximal to irrigated and non-irrigated corn. *J Econ Entomol* 2001 ; 94 : 1369-77.

Leniaud L, Audiot P, Bourguet D, *et al.* Genetic structure of European and Mediterranean maize borer populations on wild and cultivated host plans. *Entomol Exp Appl* 2006 ; 120 : 51-62.

Malausa T, Bethenod M-T, Bontemps A, *et al.* Assortative mating in sympatric host races of the European corn borer. *Science* 2005 ; 208 : 358-60.

Martel C, Réjasse A, Rousset F, Bethenod M-T, Bourguet D. Host-plant associated genetic differentiation in Northern French populations of the European corn borer. *Heredity* 2003 ; 90 : 141-9.

Onstad DW, Guse CA, Porter P, *et al.* Modeling the development of resistance by stalk-boring lepidopteran insects (Crambidae) in areas with transgenic corn and frequent insecticide use. *J Econ Entomol* 2002 ; 95 : 1033-43.

Parlement européen et Conseil de l'Union européenne. Directive 2000/60/CE du Parlement européen et du Conseil du 23 octobre 2000 établissant un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau. *JOCE* 2000 ; L327 : 1-72. www.vie-publique.fr/documents-vp/directive-2000_60_23102000.pdf.

Pélozuelo L, Malosse C, Genestier G, Guenego H, Frérot B. Host-plant specialization in pheromone strains of the European corn borer *Ostrinia nubilalis* in France. *J Chem Ecol* 2004 ; 30 : 335-51.

Pimentel D, Burgess M. Effects of single versus combinations of insecticides on the development of resistance. *Environ Entomol* 1985 ; 14 : 582-9.

Ponsard S, Bethenod M-T, Bontemps A, *et al.* Carbon stable isotopes : a tool for studying the mating, oviposition, and spatial distribution of races of European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, among host plants in the field. *Can J Zoolog* 2004 ; 82 : 1177-85.

Ponti L. Transgenic crops and sustainable agriculture in the European context. *B Sci Technol Soc* 2005 ; 25 : 289-305.

Qureshi JA, Buschman LL, Throne JE, Ramaswamy SB. Adult dispersal of *Ostrinia nubilalis* Hübner (Lepidoptera : Crambidae) and its implications for resistance management in *Bt*-maize. *J Appl Entomol* 2005 ; 129 : 281-92.

Showers WB, Reed GL, Robinson JF, Derozari MB. Flight and sexual activity of the European corn borer. *Environ Entomol* 1976 ; 5 : 1099-104.

Showers WB, Hellmich RL, Derrick-Robinson ME, Hendrix WH. Aggregation and dispersal behavior of marked and released European corn borer (Lepidoptera : Crambidae) adults. *Environ Entomol* 2001 ; 30 : 700-10.

Stodola TJ, Andow DA, Hyden AR, *et al.* Frequency of resistance to *Bacillus thuringiensis* toxin Cry1Ab in Southern United States corn belt population of European corn borer (Lepidoptera : Crambidae). *J Econ Entomol* 2006 ; 99 : 502-7.

Tabashnik BE, Carrière Y, Dennehy T, *et al.* Insect resistance to transgenic *Bt* crops : lessons from the laboratory and field. *J Econ Entomol* 2003 ; 96 : 1031-8.

Thomas Y, Bethenod MT, Pélozuelo L, Frérot B, Bourguet D. Genetic isolation between two sympatric host-plant races of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hübner. I. sex pheromone, moth emergence timing, and parasitism. *Evolution* 2003 ; 57 : 261-73.

United States Environmental Protection Agency (US EPA). *Biopesticides registration action document :* Bacillus thuringiensis *plant-incorporated protectants*. Washington (DC) : US EPA, 2001. www.epa.gov/pesticides/biopesticides/pips/bt_brad.htm.

Whalon ME, Mota-Sanchez D, Hollingworth RM, Duynslager L. *Arthropod pesticide resistance database*. Michigan State University, 2004-2007. www.pesticideresistance.