

Les variétés végétales tolérantes aux herbicides

Un outil de désherbage durable ?

Expertise scientifique collective



Les variétés végétales
tolérantes aux herbicides

Un outil de désherbage durable ?

Collection Matière à débattre et décider

Fertilisation et environnement
Quelles pistes pour l'aide à la décision ?
S. Pellerin, F. Butler et C. Van Laethem, coord.
2014, 288 p.

Concilier agricultures et gestion de la biodiversité
Dynamiques sociales, écologiques et politiques
J. Baudry, L. Durand, M. Cipièrre, A. Carpentier
2013, 320 p.

L'océan sous haute surveillance
Qualité environnementale et sanitaire
M. Marchand
2013, 224 p.

Les cultures intermédiaires pour une production agricole durable
Ouvrage collectif
2013, 112 p.

Quand la ville mange la forêt
Les défis du bois-énergie en Afrique centrale
J.-N. Marien, É. Dubiez, D. Louppe, A. Larzillière, coord.
2013, 240 p.

Qu'est-ce que l'agriculture écologiquement intensive ?
M. Griffon
2013, 224 p.

Éditions Quæ
RD 10
78026 Versailles Cedex, France
www.quae.com

© Éditions Quæ, 2014
ISBN : 978-2-7592-2126-4
ISSN : 2115-1229

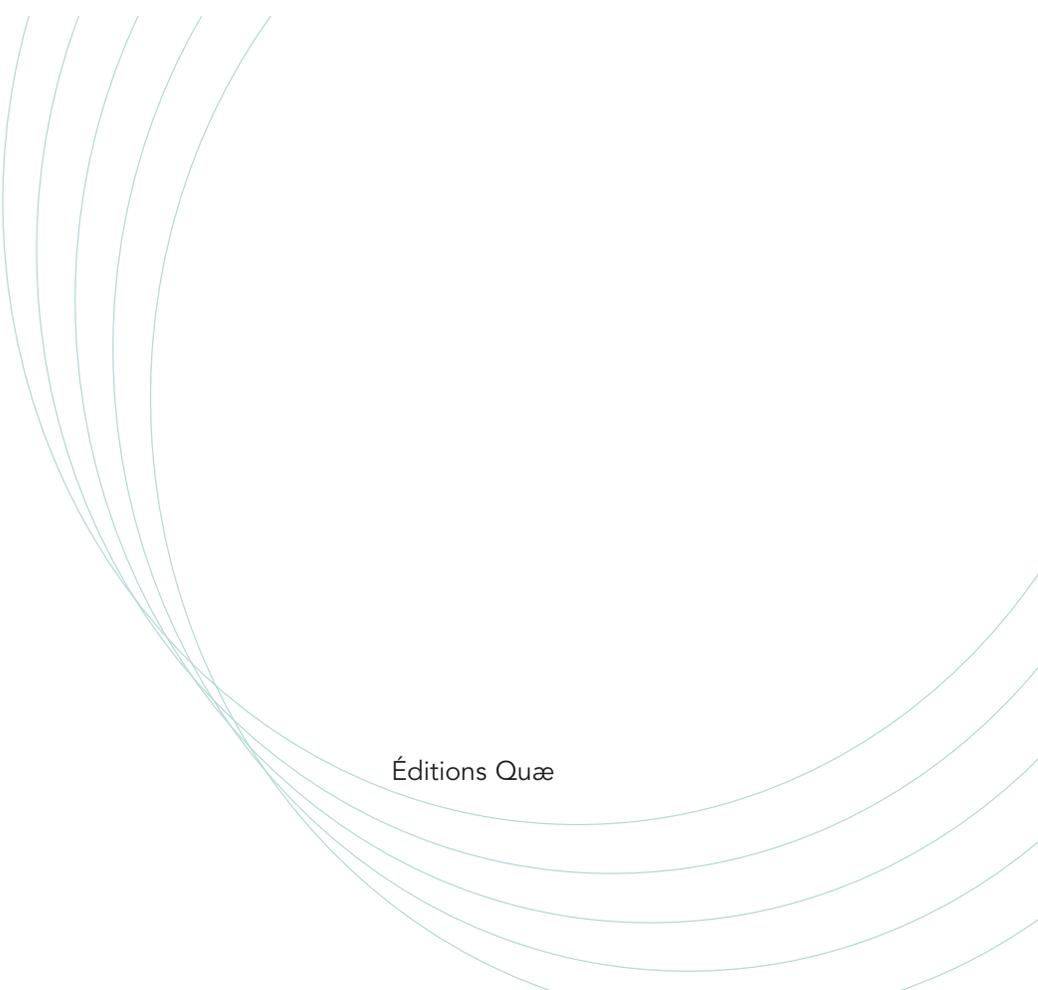
Le Code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction, même partielle, du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6^e.

Les variétés végétales tolérantes aux herbicides

Un outil de désherbage durable ?

Expertise scientifique collective

Éditions Quæ



Cet ouvrage est adapté des documents issus de l'expertise scientifique collective CNRS-Inra « Variétés végétales tolérantes aux herbicides. Effets agronomiques, environnementaux, socio-économiques », Beckert M., Dessaux Y., Charlier C., Darmency H., Richard C., Savini I., Tibi A., 2011.

Cette expertise (ESCo) a été réalisée par le CNRS et l'Inra en 2010 et 2011 à la demande des ministères de l'Agriculture et de l'Écologie.

Le rapport et la synthèse de l'expertise sont disponibles sur les sites du CNRS (www.cnrs.fr) et de l'Inra (www.inra.fr).

La composition du collectif d'experts et de l'équipe projet de l'expertise est détaillée en fin d'ouvrage.

Le rapport et la synthèse de l'expertise, dont est issu cet ouvrage, ont été élaborés par le groupe de travail sans condition d'approbation préalable par les commanditaires, le CNRS ou l'Inra.

Responsables scientifiques de l'expertise

- Michel Beckert, Inra, centre de Clermont-Ferrand-Theix, département Biologie et amélioration des plantes, unité Génétique-diversité-écophysiologie des céréales
- Yves Dessaux, CNRS, Institut des sciences végétales, ancien chargé de mission à l'Institut Écologie et environnement du CNRS

Chef de projet de l'expertise

Anaïs Tibi, Inra, Délégation à l'expertise scientifique collective, à la prospective et aux études (Depe)

Coordination éditoriale

Isabelle Savini et Anaïs Tibi, Inra, Depe

Directeur de la publication

Bertrand Schmitt, Inra, directeur de la Depe

Sommaire

Avant-propos	7
Contexte de la demande d'expertise et questions posées à l'Inra et au CNRS	7
Quelques définitions préliminaires	10
Méthodes et portée de l'ESCO	11
Structuration de l'ouvrage	11
1. Mécanismes de résistance aux herbicides et obtention de VTH	
Des modes d'action des herbicides aux déterminants génétiques du trait TH	13
Modes d'insertion du trait TH dans le génome d'une espèce cultivée	23
Perspectives d'évolution des méthodes d'obtention de VTH	30
Conclusions	43
2. Le développement des VTH	
L'adoption des VTH dans le monde	45
Les raisons qui peuvent motiver l'adoption des VTH	50
L'exemple nord-américain : le développement des VTH transgéniques et ses conséquences	53
Spécificités du contexte social et réglementaire de l'adoption des VTH en Europe	65
Conclusions	74
3. Diffusion du trait TH et apparition de résistances aux herbicides	
Enjeux et mécanismes de la diffusion du trait TH	75
L'apparition spontanée de résistances chez les adventices	92
Conclusions	103

4. Évolution des systèmes de culture associés aux VTH

Les effets sur la flore de l'adoption des VTH et des pratiques associées	105
Conditions spécifiques à l'introduction des VTH en France	111
Conclusions	122

5. Les effets sur l'environnement

Contaminations de l'environnement, des milieux aquatiques et du sol	123
Les résidus d'herbicides dans les végétaux	131
Effets de la culture de VTH sur la biodiversité sauvage	132
Conclusions	138

6. Conclusions générales de l'ESCo

Les principales VTH actuellement commercialisées et leurs statuts	141
La dynamique de développement des VTH	143
Effets sur la flore adventice, pérennité de l'innovation TH et évolution des consommations d'herbicides	145
Effets sur l'environnement	148
Culture des VTH en France	149

Annexe 1. Quelques repères sur les espèces cultivées et les herbicides concernés par l'ESCo	153
--	-----

Annexe 2. Classification HRAC des herbicides	157
---	-----

Annexe 3. Les références bibliographiques qui étayent l'expertise	159
--	-----

Auteurs et éditeurs de l'expertise	160
---	-----

Avant-propos

LE DÉSHÉRBAGE DES CULTURES CONSTITUE UN FACTEUR DÉTERMINANT DES RENDEMENTS AGRICOLES. L'arrivée après-guerre des herbicides chimiques de synthèse a considérablement facilité la conduite des cultures par la réduction de la concurrence des adventices, permettant une augmentation du rendement et la mécanisation de la récolte. L'application de substances chimiques visant à détruire les plantes indésirables présente cependant un risque de phytotoxicité pour les plantes cultivées. L'industrie phytosanitaire a donc recherché des molécules sélectives, désherbant avec une efficacité maximale tout en affectant le moins possible la culture. Depuis une quinzaine d'années, en parallèle de la recherche de nouvelles familles et molécules d'herbicides, se développe une démarche complémentaire : la sélection de variétés végétales insensibles aux substances actives existantes. La tolérance d'une culture à un herbicide particulier (ou à une famille d'herbicides) – généralement à large spectre – permet l'utilisation couplée de la variété et de l'herbicide associé qui peuvent être commercialisés sous la forme d'un kit.

Les obtenteurs de ces variétés tolérantes à des herbicides (VTH) présentent le trait génétique de tolérance à un herbicide (TH) comme attractif pour l'agriculteur, notamment en termes de facilité d'utilisation et d'efficacité agronomique des herbicides associés. Ils promeuvent également l'intérêt d'appliquer le traitement en « post-levée », c'est-à-dire sur une culture et des adventices déjà développées, ce qui permet de l'adapter à la flore adventice effectivement présente dans la parcelle et donc de ne traiter qu'en cas de besoin, soit moins que par traitement préventif systématique. Enfin, ils mettent en avant au plan environnemental le fait que certains herbicides associés à ces variétés présenteraient un profil écotoxicologique plus favorable que les herbicides habituellement utilisés.

L'autorisation de la culture de VTH pose la question des modalités de l'évaluation de ces variétés en préalable à leur mise sur le marché, leur statut réglementaire différant par ailleurs selon le mode d'obtention. Ces critères d'évaluation peuvent être définis au regard des divers impacts que peuvent avoir l'obtention et l'utilisation des VTH, tant du point de vue agronomique et environnemental qu'économique et juridique.

Contexte de la demande d'expertise et questions posées à l'Inra et au CNRS

À L'ÉCHELLE MONDIALE, LES OBTENTIONS REVENDIQUANT LE TRAIT TH SONT soit des variétés transgéniques, soit des variétés obtenues sans recours à la transgénèse mais issues d'individus porteurs de mutations spontanées ou induites. En France, les VTH qui font actuellement l'objet de demandes d'inscription au Catalogue officiel des espèces et variétés sont issues de la sélection de mutants spontanés ou induits. Bien que la mutagenèse

L'expertise scientifique collective (ESCo), principes et méthodes.

La présente ESCo a été réalisée conjointement par le CNRS et l'Inra, en adoptant les principes et la méthode définis par l'Inra.

L'expertise scientifique en appui aux politiques publiques

La mission d'expertise en appui aux politiques publiques de la recherche publique a été réaffirmée par la Loi d'orientation de la recherche (2006). L'apport d'argumentaires scientifiques à l'appui de positions politiques est désormais une nécessité dans les négociations internationales. Or, les connaissances scientifiques sont de plus en plus nombreuses et produites dans des domaines très variés, difficilement accessibles en l'état aux décideurs. L'activité d'ESCo développée depuis 2002 à l'Inra se définit comme une activité d'analyse et d'assemblage de connaissances produites dans des champs très divers du savoir et pertinentes pour éclairer l'action publique.

La charte de l'expertise scientifique à l'Inra

Cette activité est encadrée par une charte qui énonce des principes d'exercice, dont le respect garantit la robustesse des argumentaires produits. Cette charte fonde l'exercice sur quatre principes – la compétence, la pluralité, l'impartialité et la transparence – énoncés ci-après :

- la compétence se décline au niveau de l'institution Inra, qui ne traite des questions d'expertise que dans son domaine de compétences, et au niveau des experts qualifiés sur la base de leurs publications scientifiques ;
- la pluralité s'entend comme l'approche pluridisciplinaire des questions posées qui associe les sciences de la vie et les sciences humaines et sociales pour une mise en perspective des connaissances. Elle se manifeste également dans la diversité des origines institutionnelles des experts. La pluralité des domaines de recherche et des points de vue disciplinaires vise à stimuler le débat et contribue à favoriser l'expression de la controverse et de l'exercice critique ;
- le principe d'impartialité est garanti par la connaissance des liens éventuels des experts avec des acteurs socio-économiques (mentionnés dans la déclaration d'intérêts remplie par chaque expert), et par la pluralité du collectif d'experts ;
- enfin, le respect de la transparence se traduit par la production de documents d'analyse et de synthèse mis à disposition de tous.

L'ESCo est une activité d'expertise institutionnelle, régie par la charte nationale de l'expertise à laquelle le CNRS et l'Inra ont adhéré en 2011.

Définition et fonctionnement de l'ESCo

L'ESCo établit un état des lieux des connaissances scientifiques académiques dont sont extraits et assemblés les éléments pour répondre aux questions posées par les commanditaires. Les questions adressées à l'Inra (et au CNRS dans le cas présent) sont énoncées dans un cahier des charges qui est le résultat d'une itération entre les commanditaires et le groupe d'experts, fixant les limites et le contenu de l'expertise. Un comité de suivi, réuni à l'initiative des commanditaires, sert d'interface entre les experts et les commanditaires et veille au bon déroulement des travaux.

L'expertise scientifique collective (ESCo), principes et méthodes (suite).

Les experts rédigent chacun une contribution faisant état des références bibliographiques utilisées. L'ensemble des contributions forme le rapport d'expertise qui est mis en ligne sur le site de l'Inra (et du CNRS). Les experts sont responsables du rapport.

L'Inra s'engage sur les conditions dans lesquelles se déroule le processus d'expertise : qualité du travail documentaire de mise à jour des sources bibliographiques, transparence des discussions entre les experts, animation du groupe de travail et rédaction des documents de synthèse et de communication sous une forme qui concilie rigueur scientifique et lisibilité par un public large.

À ce jour, neuf ESCo ont été conduites par l'Inra : « Stocker du carbone dans les sols agricoles de France ? », « Pesticides, agriculture, environnement », « Sécheresse et agriculture », « Consommation des fruits et légumes », « Agriculture et biodiversité », « Douleurs animales en élevage », « Comportements alimentaires », « Variétés végétales tolérantes aux herbicides » et « Flux d'azote en élevage ».

soit considérée comme une méthode de modification génétique par la Directive européenne 2001/18/CE¹, les variétés obtenues par cette technique sont exclues de son champ d'application, et sont donc soumises aux mêmes procédures d'évaluation que les variétés issues de l'amélioration variétale « traditionnelle ». Par ailleurs, ces VTH issues de mutants naturels ou induits commencent à faire l'objet d'une contestation sociale, comme en témoignent les événements récurrents de fauchage de tournesols mutants TH depuis 2009.

Dans ce contexte, les pouvoirs publics et instances d'évaluation français s'interrogent sur les perspectives de développement des VTH issues de mutation spontanée ou induite. Les ministères en charge de l'Agriculture et de l'Écologie ont souhaité disposer d'éléments d'analyse sur leurs effets réels et de long terme, et leur compatibilité avec les politiques à visée environnementale, notamment le plan de réduction d'utilisation des pesticides (Écophyto 2018). L'Inra et le CNRS ont réalisé en 2010-2011, à leur demande, une expertise scientifique collective (ESCo – cf. Encadré : L'ESCo, principes et méthodes) portant sur les impacts directs et indirects de l'utilisation du trait TH aux plans agronomique, environnemental, socio-économique et juridique – les impacts éventuels sur la santé humaine étant exclus du champ de cette ESCo².

1. La Directive 2001/18/CE encadre la procédure d'autorisation de dissémination volontaire et de mise sur le marché des organismes génétiquement modifiés (OGM). Voir <http://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=OJ:L:2001:106:0001:0038:FR:PDF> – consulté le 30-01-2014.

2. La toxicologie humaine ne relève en effet pas des domaines de compétences des deux instituts en charge de cette ESCo.

Quelques définitions préliminaires

LA NOTION DE VARIÉTÉ TOLÉRANTE À UN HERBICIDE renvoie bien aux variétés cultivées dans lesquelles le trait TH a été introduit intentionnellement ; elle n'englobe pas la capacité propre d'une espèce à tolérer l'application d'un herbicide. Les principales espèces végétales considérées dans l'ESCo, qui ont fait l'objet de VTH, sont les espèces de grandes cultures de climat tempéré : maïs, soja, blé, colza, tournesol, betterave, riz, chicorée/endive.

L'ESCo a pour objet le trait agronomique TH, quelle que soit la manière dont il est sélectionné et introduit dans des variétés cultivées (méthodes de sélection « traditionnelle », mutagenèse ou transgenèse). Les méthodes de sélection « traditionnelle » s'entendent comme les procédés d'amélioration variétale uniquement basés sur la sélection de la variabilité naturelle (par le biais de croisements sexués et de sélection des descendants). Les termes « modification génétique » et « OGM » (organisme génétiquement modifié) sont utilisés au sens de la Directive 2001/18/CE : ils recouvrent les modifications de l'ADN obtenues par mutagenèse, transgenèse ou fusion cellulaire, et les organismes qui en sont issus.

La question centrale est celle de l'efficacité agronomique de la stratégie TH, usage couplé d'une VTH et de son herbicide associé, à court, moyen et long termes. Les effets de la culture de VTH vont dépendre du type d'herbicide auquel la variété est rendue tolérante, de l'espèce cultivée concernée et des systèmes de culture en jeu, ainsi que de l'ampleur de l'adoption de la VTH, qui est aussi fonction des conditions socio-économiques et juridiques.

L'expertise vise à éclairer les possibles effets de la culture de VTH dans un contexte européen, c'est-à-dire pour des variétés non transgéniques et des systèmes de culture et un cadre socio-économique particuliers. Mais l'ESCo, exercice fondé sur l'analyse des publications scientifiques certifiées, est tributaire de l'existence de travaux académiques consacrés au sujet. Or, les VTH les plus étudiées et documentées sont des variétés transgéniques cultivées en Amérique du Nord, où les recherches bénéficient d'un recul de 15 ans de leur culture sur une part très importante des surfaces agricoles. L'effort de recherche consenti sur les variétés transgéniques tient aussi aux débats que suscite le développement des OGM. L'ESCo a donc analysé cette littérature dédiée à des cultures transgéniques américaines ; la transposition des résultats obtenus outre-Atlantique a pu être immédiate pour certains sujets (par exemple, des mécanismes biologiques), ou a été discutée pour d'autres en fonction du contexte européen.

L'ESCo ayant pour objectif d'analyser les effets de l'utilisation des VTH, les systèmes de production considérés comme référents sont ceux qui sont susceptibles d'adopter ces variétés, c'est-à-dire les systèmes « conventionnels » dont la gestion des adventices repose au moins en partie sur l'utilisation d'herbicides, qu'ils soient engagés ou non dans une démarche de réduction des intrants. Lorsqu'ils intègrent la stratégie d'utilisation couplée d'une VTH et de son herbicide associé, ces systèmes seront désignés « systèmes TH ».

Méthodes et portée de l'ESCO

L'ESCO SE FONDE SUR DES RÉFÉRENCES SCIENTIFIQUES INTERNATIONALES certifiées, ce qui explique que certains phénomènes, en particulier récents, ne puissent être renseignés, soit faute de travaux publiés, soit parce que les études disponibles ont été conduites dans des contextes trop éloignés des conditions observées en France. Par exemple, comme la majorité des surfaces cultivées en VTH se situent sur le continent américain et portent sur des variétés transgéniques, peu de travaux concernent les VTH non transgéniques et celles introduites dans des systèmes de culture différents du modèle nord-américain. La transposition de résultats étayés outre-Atlantique n'est pas toujours possible en Europe. Une quinzaine d'experts français d'origines institutionnelles diverses (Inra, CNRS, universités de Bordeaux, Clermont-Ferrand, Évry, Paris XI, Nice-Sophia Antipolis...) ont été mobilisés pour l'ESCO « Variétés tolérantes aux herbicides ». Leurs compétences relèvent de l'écologie, de l'agronomie, de la chimie des herbicides, de la génétique, de l'économie, de la sociologie, du droit...

Les résultats de l'expertise sont étayés par un corpus bibliographique d'environ 1 500 références, constitué par trois professionnels de l'information scientifique et technique (Inra et Inist³-CNRS), et composé essentiellement d'articles scientifiques auxquels se sont ajoutés données statistiques, ouvrages et rapports techniques (cf. Annexe 3). Les experts en ont extrait, analysé et assemblé les éléments pertinents pour éclairer les questions posées. L'ESCO ne fournit pas d'avis, ni de recommandations, ni de réponses pratiques aux questions qui se posent aux gestionnaires. Elle réalise un état des connaissances, le plus complet possible, des impacts liés à l'obtention et à l'utilisation des VTH, à travers une approche pluridisciplinaire associant sciences du vivant et sciences économiques et sociales. Elle met en relief les problématiques spécifiques à ces variétés.

Structuration de l'ouvrage

CET OUVRAGE A ÉTÉ CONÇU COMME UNE CLEF facilitant l'accès aux différents chapitres du rapport d'expertise. Il ne cite pas les références bibliographiques qui figurent en revanche toutes dans le rapport. Il aborde successivement :

- les principaux modes d'action des herbicides, les mécanismes biologiques mis en œuvre chez les plantes pour résister à un herbicide, ainsi que les diverses techniques qui ont permis l'obtention de variétés cultivables possédant ce trait (cf. Chapitre 1) ;
- un bilan de l'utilisation de ces variétés, essentiellement fondé sur l'exemple américain bien documenté. Il met en évidence les caractéristiques de l'offre VTH, les raisons

3. L'Institut de la formation scientifique et technique.

pouvant motiver l'adoption de ces variétés par les agriculteurs, et ses conséquences en termes d'utilisation des pesticides (cf. Chapitre 2) ;

- les mécanismes biologiques de diffusion du trait TH et d'apparition de résistances aux herbicides, ainsi que les stratégies permettant la gestion et la prévention de ces phénomènes (cf. Chapitre 3) ;

- l'adaptation des pratiques agricoles associées à l'introduction d'une VTH dans un système de culture donné, qui pose la question de la transposition de ces éléments d'analyse dans le contexte agronomique particulier des systèmes de culture français (cf. Chapitre 4),

- l'évaluation des impacts environnementaux de l'usage des VTH, prenant en compte à la fois les effets éventuels sur la biodiversité des territoires agricoles, et la contamination chimique des eaux et des sols par les herbicides associés (cf. Chapitre 5).

Enfin, les conclusions mettent en exergue les principales réflexions des experts issues de la confrontation entre analyses disciplinaires.

1. Mécanismes de résistance aux herbicides et obtention de VTH

L'OBJECTIF DE LA CRÉATION D'UNE VTH EST D'AJOUTER, à une variété jugée intéressante par ailleurs, un trait TH qui facilite et sécurise le désherbage de la culture. Cet objectif nécessite de disposer de ressources génétiques susceptibles de fournir ce trait TH, puis des techniques pour l'insérer dans le génome d'un individu appartenant à la variété d'intérêt. Ces ressources génétiques dépendent du mécanisme biologique conférant la tolérance, lui-même conditionné par le mode d'action de l'herbicide ; le type de source exploitable en amélioration variétale détermine les techniques d'insertion utilisables.

Dans ce chapitre, sont d'abord exposés les modes d'action des principaux herbicides utilisés avec des VTH, et les mécanismes mis en œuvre chez les plantes et micro-organismes qui développent des résistances à ces substances. Ensuite, les diverses techniques permettant d'introduire le trait TH dans des variétés cultivées sont examinées. Enfin, sont présentés les couples VTH-herbicides qui ont été obtenus grâce à ces techniques.

Des modes d'action des herbicides aux déterminants génétiques du trait TH

■ Les mécanismes biologiques de la résistance à un herbicide chez les plantes

Les modes d'action des herbicides

Une substance herbicide est une molécule capable de pénétrer dans les cellules d'une plante où elle se lie à une cible, le plus souvent une enzyme vitale pour l'organisme. En l'inhibant, l'action de l'herbicide est létale ou fortement pénalisante pour l'organisme sensible. C'est sur leurs modes d'action (pour la plupart définis par leur cible enzymatique) qu'est fondée la classification des herbicides proposée par le Herbicide Resistance Action Committee (HRAC), utilisée par l'ESCO (cf. Annexe 2).

Encadré 1-1. Tolérance ou résistance aux herbicides ?

Si le terme résistance est plutôt appliqué aux mauvaises herbes, le terme tolérance est généralement utilisé dans la description des variétés cultivées même lorsqu'il s'agit rigoureusement des mêmes mécanismes physiologiques. Si les deux termes sont utilisés fréquemment et parfois de manière indifférenciée, certaines disciplines scientifiques ont néanmoins proposé des définitions les distinguant. Les acceptions sont parfois opposées.

En biologie des populations

Un premier couple de définitions, proposé en 1998, est basé sur le niveau taxonomique concerné (espèces / individus) et la notion d'évolution par sélection. Le terme de résistance s'applique alors à des individus au sein d'une espèce. La résistance aux herbicides est la capacité héritée d'un petit nombre d'individus dans une espèce à survivre et se reproduire après exposition à une dose d'herbicide normalement létale pour le type sauvage. Chez les végétaux, la résistance peut résulter soit d'une mutation spontanée et être révélée sous l'effet de la pression sélective de l'herbicide, soit d'une mutation induite par des techniques de mutagenèse ou de génie génétique.

La tolérance est la capacité inhérente à une espèce de survivre et se reproduire après exposition à un traitement herbicide.

En physiologie

Une seconde distinction, proposée en 2004, est basée sur la nature du mécanisme et sur la notion de valeur sélective pour les individus porteurs du trait (*fitness* ou nombre de descendants viables). Les termes y sont employés de la même manière qu'en écologie des interactions plantes-herbivores ou plantes-pathogènes.

La résistance à un herbicide est la capacité d'une plante à réduire ou supprimer les effets délétères qui peuvent lui être causés par cette substance, par exemple en la métabolisant ou en exprimant une protéine cible insensible.

La tolérance (ou compensation) est la capacité d'une plante à compenser les effets délétères d'un herbicide : la plante est capable de compenser les dommages infligés par l'herbicide (perte de biomasse par exemple) et, au terme de son cycle de vie, de produire au moins autant de semences (notion de *fitness*) qu'une plante non traitée. Comme la résistance, la tolérance peut être génétiquement variable entre individus d'une même espèce.

Dans la pratique cependant, la distinction entre résistance et tolérance semble délicate, car les mécanismes qui les sous-tendent sont potentiellement nombreux et difficiles à distinguer.

En langage commun

À l'usage, le terme de résistance dénote un phénomène clair et net, alors que celui de tolérance renvoie à l'idée de progressivité ou de résistance moindre, dépendant des conditions du traitement (stade de la plante, conditions météorologiques, dose). Au champ, les agriculteurs et les techniciens n'utilisent que le

Encadré 1-1. Tolérance ou résistance aux herbicides ? (suite)

terme résistance face à des adventices survivantes car ils observent l'échec du traitement. Cet usage est repris parmi les experts et chercheurs des secteurs public et privé (par exemple, le groupe de travail de l'Association française de protection des plantes sur ce sujet s'intitule GT Résistances). Le terme insensible, ou plutôt pas sensible, est réservé à l'état habituel de certaines espèces d'adventices non affectées par un herbicide donné. Pour le développement des VTH, les obtenteurs ont choisi d'utiliser le terme tolérance, sans en expliciter les raisons.

Le mode d'action des herbicides conditionne en partie leur spectre d'efficacité. Certains herbicides, dits totaux ou non sélectifs, sont efficaces sur l'ensemble des plantes, sauvages et cultivées. Les herbicides sélectifs n'agissent, eux, que sur un spectre limité de plantes, propriété classiquement mise à profit dans le désherbage de la plupart des cultures : celui-ci repose en effet sur la résistance des espèces cultivées à l'application de certains herbicides sélectifs qui leur sont spécifiques. L'usage de désherbants anti-graminées sur les cultures de dicotylédones en est un exemple. La sélectivité des herbicides dépend néanmoins de la dose appliquée : un herbicide sélectif n'affectant *a priori* pas la culture sur laquelle il est employé peut devenir létal à forte dose. Enfin, l'efficacité peut varier en fonction du stade de développement de la plante, de la composition du sol, des conditions météorologiques et des techniques d'application.

La sélectivité des herbicides est ainsi définie par les groupes botaniques qui y résistent naturellement. En dehors des taxons végétaux qui possèdent ce phénotype, un individu appartenant à une espèce réputée sensible à un herbicide peut cependant y devenir résistant suite à une mutation de son génome. La fréquence de mutation des gènes est faible, mais certaines mutations donnent un avantage sélectif aux individus qui la portent, révélé dans des conditions particulières du milieu : c'est le cas de la résistance à un herbicide dans les zones où celui-ci est utilisé.

Les termes *tolérance* et *résistance* sont utilisés dans la littérature pour désigner la caractéristique d'une plante capable de survivre et de se reproduire après l'application d'un herbicide. Diverses définitions ont été proposées par des disciplines scientifiques différentes. Elles se fondent principalement sur la manière dont ce caractère est acquis ou sur les mécanismes biologiques de ce caractère (cf. Encadré 1-1). Les obtenteurs des VTH utilisent le terme de *tolérance*, repris pour cette raison dans l'ESCo pour désigner les variétés cultivées chez lesquelles le trait a été intentionnellement introduit. Les termes *résistance* ou *insensibilité* seront employés dans tous les autres cas (description des mécanismes, plantes sauvages présentant une résistance, micro-organisme insensible à un herbicide, etc.).

Les mécanismes de la résistance aux herbicides

Sous l'effet de la pression sélective opérée par le désherbage chimique, les organismes cibles s'adaptent en développant des résistances. Les premiers organismes repérés comme résistant à des herbicides ont été, à partir de 1968, des adventices cibles devenues insensibles au traitement. L'acquisition de la résistance aux herbicides a également été recherchée chez les micro-organismes des sols.

Quatre modes de résistance à un biocide sont aujourd'hui connus chez les organismes vivants :

- la perturbation de la translocation du toxique vers sa cible (cuticules imperméables, séquestration...);
- la modification de la cible, empêchant le biocide de s'y lier pour l'inhiber (résistance dite de cible);
- la surexpression de la cible, qui a pour effet une dilution artificielle du toxique par rapport au nombre de cibles cellulaires;
- la détoxication, qui concerne la métabolisation des herbicides en dérivés non biocides, et la neutralisation des effets toxiques (résistance dite de métabolisation).

La connaissance de ces mécanismes est utile pour évaluer la facilité d'obtention et d'insertion du trait TH dans une variété.

L'évolution des populations d'adventices résistantes aux herbicides à l'échelle mondiale fait l'objet d'un suivi soutenu par le HRAC, le North American Herbicide Resistance Action Committee (NAHRAC), et la Weed Science Society of America (WSSA). Le site www.weed-science.com recense ainsi les cas de résistance (populations d'espèces végétales sauvages appelées « écotypes » – *biotypes* en anglais –, ayant développé des résistances à un ou plusieurs herbicides) rapportés par les équipes scientifiques de plus de 80 pays. Toutes classes d'herbicides confondues, le nombre d'écotypes résistants croît depuis le début des observations, et a atteint 368 dans le monde en octobre 2011, pour un total de 200 espèces. Ces chiffres, très dépendants de l'effort d'observation (variable selon les pays), sont *de facto* sous-estimés. Néanmoins, ces valeurs, et surtout les profils différenciés de leur évolution (cf. Chapitre 3, Figure 3-2), peuvent être considérés comme de bons indicateurs de la dynamique d'apparition d'écotypes résistants selon la classe d'herbicides. Elle est à relativiser en fonction de la pression de sélection différentielle exercée par les herbicides et de l'importance de leur utilisation en agriculture. Le nombre d'écotypes résistants est également un indicateur de la facilité avec laquelle peut apparaître et se fixer la résistance à un, voire plusieurs herbicide(s) de classes différentes dans une population végétale. Pour certaines classes d'herbicides, l'abondance des écotypes résistants constitue une première ressource génétique exploitable pour identifier et introduire le trait TH, par croisements sexués, dans les variétés cultivées. Pour d'autres en revanche, peu de mutants spontanés existent actuellement chez les végétaux, et aucun n'avait encore été identifié au moment où les premières variétés tolérantes à ces herbicides ont été obtenues. D'autres sources du trait TH, non végétales, ont ainsi dû être recherchées pour entreprendre l'obtention de ces variétés. Les micro-organismes, qui

présentent une vitesse de multiplication et d'évolution, et une capacité d'adaptation à la présence d'un xénobiotique plus élevées que les organismes supérieurs, constituent à ce titre une importante source de gènes d'intérêt agronomique.

I Les résistances aux différentes classes d'herbicides

Cette section présente les mécanismes de résistance aux principales molécules herbicides actuellement utilisées avec des VTH, dans l'ordre chronologique de détection d'écotypes résistants. Ces molécules se répartissent dans cinq des 21 classes HRAC définies selon les modes d'action herbicides. Le tableau 1-1 présente, pour chaque classe d'herbicides utilisés avec des VTH, le mode d'action de la molécule, son historique d'utilisation hors VTH et les mécanismes de résistance élucidés chez les écotypes sauvages. Chez les plantes sauvages, les principaux mécanismes de résistance identifiés pour les cinq classes d'herbicides présentées sont basés sur la modification de la cible de l'herbicide (résistances de cible), ou sur la dégradation du toxique (résistances de métabolisation).

Les mutations génétiques responsables des résistances de cible sont généralement bien connues. Il s'agit de mutations ponctuelles du gène codant la cible, qui affectent le site de fixation de l'herbicide. Le déterminisme principalement monogénique de ces résistances explique la rapidité de leur évolution. Plusieurs mutations sont parfois possibles pour conférer la résistance à un même herbicide, augmentant la probabilité d'acquérir le trait bien que le niveau de résistance ne soit pas élevé dans tous les cas. À l'inverse, une même mutation peut conférer des résistances à plusieurs herbicides.

Le phénomène de mutation pose la question des effets secondaires qui lui sont associés. *A priori*, lorsque le site de fixation de l'herbicide sur l'enzyme est aussi celui du substrat de l'enzyme (inhibition compétitive – cf. Figure 1-1), on peut s'attendre à ce qu'une mutation conférant la résistance à l'herbicide affecte également la fonctionnalité de l'enzyme, entraînant des coûts métaboliques. À l'inverse, si le site de fixation de l'herbicide est distant du site d'action du substrat (inhibition non compétitive), le risque de perturbation de l'activité enzymatique est moindre, et les coûts métaboliques associés sont faibles, voire nuls. Par ailleurs, un gène peut déterminer plusieurs caractères phénotypiques (on parle de pléiotropie). La mutation d'un tel gène peut donc affecter plusieurs caractères phénotypiques déterminés par ce gène.

De très nombreux cas de résistance par détoxification existent par ailleurs, mais rares sont les mécanismes précisément connus chez les végétaux, et leur déterminisme génétique est probablement multigénique et variable. Ils pourraient impliquer les cytochromes P450 (dits P450) et/ou les glutathione-S-transférases (GST), enzymes qui interviennent dans la dégradation des substances organiques chez les organismes supérieurs et les micro-organismes. Chez les plantes, les P450 et les GST forment d'importantes familles de protéines, dont la diversité des formes se traduit par la possibilité de métaboliser une large gamme d'herbicides aux modes d'action très variés. Certaines d'entre elles sont capables d'intervenir dans la détoxification de plusieurs herbicides aux modes d'action

Tableau 1-1. Mécanismes de résistance développés par les plantes sauvages aux principales classes d'herbicides concernées par des VTH.

Classe <i>Principaux herbicides utilisés avec des VTH</i>	Mode d'action		Historique des principales utilisations des herbicides	Mécanismes de résistance chez les plantes sauvages
	Nature et rôle de la cible	Action des herbicides		
C – Inhibiteurs de la photosynthèse au niveau du photosystème II <i>Triazines (atrazine) Nitriles (bromoxynil)</i>	<ul style="list-style-type: none"> • Complexe protéique • Transfert d'électrons le long de la chaîne photosynthétique 	Inhibition compétitive du photosystème II	<ul style="list-style-type: none"> • Atrazine : utilisation massive dès les années 1970 dans les cultures de maïs, vergers et vignes, naturellement résistants à cet herbicide. Interdiction en France en 2003, en Europe en 2004 • Contrôle sélectif en pré- et en post-émergence des mauvaises herbes annuelles • Bromoxynil : contrôle sélectif post-émergence des mauvaises herbes dans les cultures de céréales 	<ul style="list-style-type: none"> • Résistance à l'atrazine : <ul style="list-style-type: none"> – modification de la cible (majorité des cas) : une mutation ponctuelle du gène chloroplastique codant pour une protéine du photosystème II – rares cas de résistance non liée à la cible : <ul style="list-style-type: none"> • détoxification, comme c'est le cas du maïs cultivé. Certains gènes responsables de la dégradation de l'atrazine ont été identifiés chez des micro-organismes • Résistance au bromoxynil : mécanisme non élucidé chez les écotypes résistants, possible métabolisation comme c'est le cas du blé cultivé <p>Une enzyme bactérienne présentant une résistance par dégradation du bromoxynil a été identifiée, et son déterminisme génétique élucidé.</p>