

Soumission à la Commission sur la biodiversité

Les répercussions environnementales des arbres forestiers transgéniques

**Avis soumis pour évaluation à l'Organe subsidiaire chargé de fournir des
avis scientifiques, techniques et technologiques (SBSTTA)**

**Lors de sa 13^e rencontre, la Commission est priée de se pencher sur les répercussions
environnementales, culturelles et socio-économiques éventuelles des arbres
transgéniques (génétiquement modifiés, GM) sur la conservation et le maintien durable
de la biodiversité forestière**

Rédigé par Benno Vogel, M.A.

pour Greenpeace International

Sommaire

Introduction.....	2
Répercussions de la culture des arbres transgéniques sur l'environnement.....	3
Pollinisation croisée et propagation.....	3
<i>Invasion due à la dispersion des semences.....</i>	<i>3</i>
<i>Dissémination à longue distance des transgènes par le pollen.....</i>	<i>3</i>
<i>Dissémination des transgènes vers les microorganismes.....</i>	<i>4</i>
<i>Bioconfinement.....</i>	<i>5</i>
Répercussions écosystémiques.....	5
<i>Arbres à faible teneur en lignine.....</i>	<i>6</i>
<i>Arbres à croissance rapide.....</i>	<i>7</i>
<i>Arbres résistants aux insectes.....</i>	<i>7</i>
<i>Arbres résistants aux champignons.....</i>	<i>8</i>
<i>Arbres résistants aux herbicides.....</i>	<i>8</i>
<i>Arbres stériles.....</i>	<i>8</i>
Effets phénotypiques secondaires dus à la modification génétique.....	8
Brèves études de cas.....	10
<i>Distribution incontrôlable à longue distance des peupliers transgéniques.....</i>	<i>10</i>
<i>Persistance indéfinie des gènes étrangers chez les pins transgéniques.....</i>	<i>11</i>
Conclusions.....	12
Références.....	13

Introduction

En 2002, des arbres forestiers GM étaient commercialisés pour la première fois, en Chine. À ce jour, les chercheurs ont procédé à plus de 250 disséminations expérimentales d'arbres forestiers GM. Ce sont surtout des entreprises de pays développés, comprenant quelques-uns des principaux producteurs de pâte à papier et de papier, qui financent la recherche. Elles détiennent d'ailleurs la plupart des brevets sur les méthodes du génie génétique et les ressources génétiques. Les études actuelles portent essentiellement sur les espèces susceptibles d'être commercialisées à l'échelle internationale, et sur les caractéristiques qu'elles doivent acquérir afin d'augmenter la productivité sur les plantations d'arbres, et par conséquent la production de pâte et de papier.

Les conséquences potentiellement nuisibles pour l'environnement des arbres GM suscitent de grandes inquiétudes. On sait déjà que les cultures de plantes transgéniques annuelles exercent des effets nuisibles sur les communautés d'espèces sauvages et les écosystèmes. Plusieurs raisons font que les arbres génétiquement modifiés risquent bien davantage que les autres OGM d'exercer des effets nuisibles sur l'environnement.

- * les arbres forestiers peuvent vivre jusqu'à plusieurs centaines d'années
- * les arbres forestiers sont relativement sauvages, ils prospèrent facilement sans intervention humaine
- * les arbres forestiers engendrent et dispersent souvent au loin des quantités considérables de semences et de pollens
- * certains arbres forestiers se propagent par voie végétative
- * la reproduction croisée est une caractéristique de la plupart des arbres forestiers; ils peuvent très bien se reproduire avec des espèces apparentées.

Les arbres forestiers sont souvent les espèces dominantes au sein d'un écosystème; une grande variété d'organismes en dépend directement ou indirectement.

Les forêts d'arbres GM vont très probablement avoir une influence à long terme sur l'environnement et la biodiversité. Le présent document prouve l'existence de risques non négligeables liés à l'existence des forêts d'arbres GM. Ces risques vont vraisemblablement s'avérer incontrôlables et irréversibles.

En l'état actuel des connaissances, Greenpeace s'oppose à la dissémination d'organismes génétiquement modifiés (OGM) et demande l'interdiction de disséminer des arbres GM. En attendant, nous préconisons d'instaurer un moratoire sur les disséminations commerciales, et aussi sur les expérimentations en plein air à grande échelle.

Les répercussions sur l'environnement des forêts d'arbres GM

La pollinisation croisée et la propagation

Bien que les arbres de forêts GM devraient surtout être cultivés en plantations, leurs propriétés GM vont se répandre bien au-delà. Ils se propagent par graines aussi bien que par voie végétative et transmettent, par hybridation, leurs gènes à des espèces sauvages apparentées. On pense aussi qu'ils pourraient transférer leurs transgènes à des microorganismes. C'est pourquoi les impacts des arbres forestiers ne se limiteront pas aux plantations; ils affecteront aussi les écosystèmes partiellement ou entièrement naturels. Une fois échappés de leurs milieux de confinement d'origine, il ne sera plus possible de récupérer les arbres forestiers GM et leurs gènes étrangers aux écosystèmes naturels.

Invasion due à la dispersion des semences

Les arbres utilisés en sylviculture sont en grande partie non-domestiqués, ayant été rarement soumis à des croisements. Par conséquent, ils sont tout à fait capables de survivre dans des écosystèmes naturels ou partiellement naturels sans intervention humaine. Il existe de nombreux cas où des conifères ou des feuillus cultivés en plantations ont envahi des habitats sauvages (p. ex. Johnson et Kirby 2001, Richardson 1998). Ces invasions ont fini par engendrer des complications écologiques, surtout lorsque les essences mises en cause ne sont pas indigènes. Certaines des espèces d'arbres les plus envahissantes et les plus dommageables appartiennent aux genres *Pinus*, *Pseudotsuga*, *Robinia* et *Salix* (Richardson et Petit 2006). Les espèces appartenant à ces genres figurent parmi celles sujettes aux recherches et aux expériences d'ingénierie génétique.

Les expériences effectuées avec des arbres non indigènes suggèrent que les arbres GM parviendront à s'échapper des plantations et à causer des dommages aux habitats naturels ou partiellement naturels. Ils pourraient devenir plus envahissants, envahir de nouveaux habitats, diminuer la biodiversité et restreindre les fonctions que remplissent les écosystèmes, notamment lorsque les arbres ont été GM intentionnellement ou non avec des transgènes susceptibles d'accroître leur adaptabilité (Andow et Zwahlen 2006).

La dissémination d'arbres GM ne pourrait être ni empêchée ni maîtrisée, car les arbres produisent habituellement de grandes quantités de graines. Même si la plus grande partie de ces graines tombe généralement à proximité, certaines d'entre elles parcourent de très grandes distances.

Le vent et l'eau, par exemple, amènent les graines des arbres très loin. Les oiseaux, les chauves-souris, les écureuils et les ongulés permettent aussi aux arbres de conquérir des habitats lointains (Nathan 2006, Richardson et al. 2000). Les graines de conifères parviennent ainsi à parcourir des douzaines de kilomètres (Williams et al. 2006). Quant aux semences du pin taeda (*Pinus taeda*) le vent est capable de les transporter sur une distance atteignant 30 kilomètres (Williams et al. 2006).

Dissémination à longue distance des transgènes par le pollen

Bien que la dispersion des transgènes ait déjà de quoi soulever des inquiétudes, la dispersion éventuelle de gènes étrangers au moyen de croisements avec des espèces sauvages apparentées est encore plus alarmante (Trakhtenbrot et al. 2005). La dissémination des transgènes dans les populations d'individus sauvages pourrait dégrader les ressources génétiques des espèces sauvages apparentées, contaminant ainsi les germoplasmes des espèces indigènes qui mériteraient pourtant d'être protégées (Williams 2005, Vanden Broeck et al. 2005). Le croisement avec des espèces indigènes apparentées pourrait favoriser l'enherbement dû aux populations sauvages et permettre à celles-ci d'envahir des habitats nouveaux. En outre, les espèces

indigènes (comprenant des herbivores et des espèces végétales) qui interagissent avec les végétaux sauvages porteurs de transgènes, pourraient être affectées par ces contacts (Pilson et Prendreville 2004).

Les arbres forestiers risquent fort de s'hybrider avec les espèces sauvages qui leur sont apparentées, principalement pour les trois raisons suivantes:

- (1) la plupart des espèces d'arbres forestiers sont sauvages et peuvent se reproduire par croisement éloigné; ils peuvent facilement s'hybrider avec des espèces apparentées ;
- (2) il arrive souvent que le flux génique apparaisse à cause d'une abondante quantité de pollen que le vent a transporté sur des distances considérables ;
- (3) les arbres GM vont sans doute être cultivés à proximité de populations d'origine naturelle ou s'étant échappées de culture (van Frankenhuyzen et Beardmore 2004).

Plusieurs chercheurs ont signalé que le pollen de certaines espèces d'arbre peut voyager sur des centaines de kilomètres. On a trouvé du pollen de bouleau aux Shetlands, des îles pourtant dépourvues d'arbres. Le pollen provenait de forêts situées à plus de 250 kilomètres, et avait dû traverser la mer (Tyldesley 1973). Les cônes des conifères peuvent se retrouver jusqu'à 600, voire 1200 km de leur lieu d'origine (Katul et al. 2006, OCDE 1999, Di-Giovanni et al.1996). En ce qui a trait aux pollens du pin et de l'épinette, on a enregistré des déplacements atteignant 3000 km dans des conditions exceptionnelles (Campbell et al. 1999).

Puisque les données expérimentales portant sur la viabilité du pollen dispersé sur de grandes distances manquent pour la plupart des essences, on ne sait pas encore vraiment si les distances efficaces de pollinisation sont inférieures aux distances parcourues comptabilisées (Katul et al. 2006, Williams 2006). En ce qui concerne l'épinette de Norvège (*Picea abies*) et le pin d'Écosse (*Pinus sylvestris*), les données accessibles montrent que le pollen atmosphérique reste viable longtemps, ce qui lui permet de migrer très loin et d'induire un flux génique sur de longues distances (OCDE 2002). En ce qui a trait au pin et à l'épinette, il est très probable que de grandes quantités de pollen demeureront viables, du moins à la suite d'un déplacement à moyenne distance d'environ 60 km (Katul et al. 2006, Di-Giovanni et al.1996).

Dissémination des transgènes vers les microorganismes

Puisque la décomposition des tissus végétaux (par exemple du pollen, des feuilles et des racines) libère de l'ADN végétal dans le sol, les transgènes pourraient s'échapper des arbres GM et s'insérer dans les microorganismes édaphiques. En ce qui concerne les cultures transgéniques annuelles, on a montré que le transfert d'ADN de végétaux génétiquement modifiés vers les microorganismes est possible lorsque les conditions expérimentales sont favorables, bien que sa fréquence d'apparition soit faible (p.ex. de Vries et al. 2004, Kay et al. 2002, Nielsen et al. 2000, Gebhard et Smella 1998). Puisque les suivis entrepris jusqu'ici n'ont pas permis d'observer ces phénomènes de transfert au champ, on pense que le transfert horizontal de gènes vers les microbes se produit rarement dans la nature. Les méthodes présentement utilisées pour surveiller le transfert d'ADN des végétaux OGM soulèvent toutes sortes de problèmes d'utilisation et manquent trop de sensibilité pour détecter les phénomènes de transfert. Par conséquent, les fréquences de ces phénomènes et les risques qui leur sont associés pourraient être plus importants que prévu (Nielsen et Townsend 2004, Heinemann et Traavik 2004). Puisque les arbres vivent beaucoup plus longtemps que les plantes annuelles, leur ADN pénètre dans le sol beaucoup plus souvent, de sorte que les arbres pourraient être plus susceptibles de transférer une partie de leurs gènes aux microorganismes du sol que les plantes annuelles. Jusqu'ici, une seule étude portant sur le transfert horizontal d'ADN des arbres vers les microorganismes a été publiée. Les chercheurs avaient cherché à savoir si les gènes des peupliers transgéniques étaient capables de s'insérer dans le champignon ectomycorhizien *Amanita muscaria* (Zhang et al.

2005). Dans ce cas précis, les chercheurs n'avaient décelé aucune présence de transfert génétique. Mais compte tenu de la très grande variété de bactéries du sol, connues et inconnues, et de l'abondance des microorganismes symbiotiques susceptibles d'entrer directement ou indirectement en contact avec un arbre durant son existence, le résultat de leur recherche n'est guère rassurant.

Une façon d'assurer le transfert de gènes des arbres vers les microorganismes consiste à utiliser une bactérie appelée *Agrobacterium tumefaciens*. Des méthodes de transfert faisant appel à cette bactérie ont été mises au point pour plusieurs espèces forestières d'importance commerciale (p.ex. *Pinus radiata*, *P. strobus*, *P. glauca*, *Picea abies*, *Betula pendula*, *Populus nigra*, et diverses sortes d'Eucalyptus). Des recherches antérieures portant sur des cultures avaient montré que *A. tumefaciens* était capable de persister dans les végétaux après transformation génétique (p.ex. Dominguez et al. 2004, Barrett et al. 1997, Matzk et al. 1996, Mogilner et al. 1993). Ces chercheurs ont prouvé à l'aide de bactéries non recombinantes qu'il est possible de réaliser un transfert génétique à partir de bactéries inoculées vers des bactéries endophytes associées aux peupliers (Taghavi et al. 2005). En ce qui concerne les arbres GM cultivés, les agrobactéries recombinantes risquent de transmettre leur(s) transgène(s) à d'autres microorganismes, notamment à des bactéries endophytes. En cas de suintement par les racines, ces agrobactéries pourraient transférer un ou des transgènes à des bactéries du sol. A mesure que le temps passe, la probabilité qu'un transfert horizontal de gènes se produise augmente. On comprendra que la persistance de *A. tumefaciens* dans les arbres GM pose un problème écologique certain, car la bactérie pourrait survivre dans les plantations d'arbres durant des décennies.

Jusqu'ici, seule une recherche traitant du maintien d'*A. tumefaciens* dans les arbres GM est parue. Au terme de la brève étude en question, les chercheurs n'avaient pu déceler la présence d'agrobactéries dans les tissus végétaux d'épinettes et de pins transgéniques (Charity et Klimaszewska 2005). Toutefois, après avoir passé en revue la littérature scientifique, Ulrich et al. (2006) ont cité des recherches non publiées ayant prouvé que la bactérie *A. tumefaciens* recombinante est capable de persister dans les peupliers GM durant au moins une année après la transformation génétique.

Le bioconfinement

Afin de prévenir l'échappée des transgènes, on a tenté d'empêcher de diverses façons les arbres de produire du pollen ou des graines. Bien que la mise au point d'arbres stériles en soit encore à ses débuts, on peut d'ores et déjà se demander si de telles mesures permettront un jour d'empêcher complètement la fuite des gènes modifiés lorsque les arbres GM occuperont de vastes surfaces soumises périodiquement à des rotations complètes (van Frankenhuyzen et Beardmore 2004, Mayer 2004). En raison de l'instabilité éventuelle des transgènes, il est très improbable que chacun des arbres GM d'une vaste plantation puisse rester totalement stérile, même lorsque la stabilité des transgènes demeure généralement très élevée. Quelques jeunes pousses échappées de leur plantation peuvent suffire à coloniser d'autres lieux et à provoquer une ingression des transgènes dans des populations sauvages, même là où le flux génétique est extrêmement limité, et cela se produit d'autant plus volontiers que le caractère transgénique nouveau procure à l'arbre une valeur adaptative plus grande (Richardson et Petit 2006, Lee et Natesan 2006, Williams et Davis 2005).

Répercussions écosystémiques

Bien que les études portant sur les cultures transgéniques annuelles soient peu nombreuses, les recherches indiquent que ces végétaux sont capables d'avoir des impacts tant sur les écosystèmes au-dessus et au-dessous du sol (Snow et al. 2005). Les arbres sont des espèces qui dominent souvent leurs milieux, c'est pourquoi ils pourraient éventuellement beaucoup modifier les communautés d'espèces et les écosystèmes. Les arbres forestiers dominent souvent leurs habitats naturels et les écosystèmes

forestiers où ils croissent, en plus de faire vivre un vaste réseau d'organismes qui dépendent directement ou indirectement de la forêt pour se procurer les nutriments essentiels à leur survie. C'est pourquoi les transgènes des arbres forestiers vont vraisemblablement exercer des effets en cascade sur les autres espèces de la communauté et l'écosystème.

Jusqu'à maintenant, les expériences décrivant les répercussions environnementales des arbres génétiquement modifiés demeurent rares. Mais des données issues d'études traitant d'espèces appartenant aux genres *Populus*, *Eucalyptus* et *Pinus*, indiquent que les gènes des individus ou des populations possèdent un « phénotype étendu », ce qui signifie que leur génome peut modifier les communautés et les populations (pour un examen des résultats, voir Whitman et al. 2006, 2003).

La nature même de certaines pratiques sylvicoles dans les plantations d'arbres pourrait aussi avoir de fâcheuses répercussions sur les écosystèmes. Les plantations d'arbres forestiers constituent souvent des habitats moins favorables pour une foule d'espèces sauvages, surtout dans le contexte de peuplements d'arbres du même âge et d'une même espèce qui est en plus exotique (Hartley 2002). Les conséquences pour le milieu dépendent en partie des caractéristiques des espèces d'arbres utilisées dans les plantations. Les pratiques culturales exercent aussi leurs effets sur l'environnement. Le génie génétique sylvicole risque d'orienter la croissance des plantations dans de mauvaises voies; les arbres transgéniques pourraient exacerber les méfaits qu'engendrent déjà les pratiques couramment utilisées en foresterie non transgénique. La conversion de forêts naturelles en plantations transgéniques, par exemple, entraînerait une diminution de la biodiversité. De la même façon, la conversion de prairies ou de savanes naturelles en plantations OGM pourrait réduire la diversité des espèces (Hayes 2001).

On trouvera ci-après les conséquences éventuelles sur l'environnement des caractères génétiquement modifiés les plus courants.

Arbres à faible teneur en lignine

Les arbres transgéniques à faible teneur en lignine vont sans doute exercer des impacts inattendus sur l'environnement puisque la lignine remplit des fonctions diverses au sein de l'habitat forestier.

Une teneur en lignine modifiée pourrait modifier la structure et la fertilité du sol en accélérant la décomposition de la matière organique (Talukder 2006, Campbell et Asante-Owusu 2001). Il pourrait en résulter une augmentation des émissions de CO₂ et la séquestration du carbone dans le sous-sol pourrait s'en trouver diminuée; en conséquence, les concentrations en gaz à effet de serre dans l'atmosphère pourraient s'accroître (Talukder 2006). Qui plus est, une décomposition accélérée des matières organiques transgéniques faibles en lignine pourrait nuire aux populations d'organismes formant des colonies dans les matières ligneuses à décomposition lente (Talukder 2006). L'accroissement du pouvoir envahissant pourrait être une autre conséquence. Des chercheurs ont mentionné qu'au moins un autre jeu de constructions génétiques destiné à modifier la teneur en lignine stimule la croissance chez les trembles transgéniques (voir *les Effets phénotypiques secondaires*). La réduction du contenu en lignine pourrait aussi avoir pour résultat d'augmenter les populations d'insectes défoliants. Cela pourrait signifier une réduction de la biodiversité et la nécessité d'utiliser plus de produits agrochimiques (Johnson et Kirby 2001).

Jusqu'ici, on a publié deux études *in situ* sur les risques écologiques que posent les arbres à faible teneur en lignine. Une de ces études concernait des peupliers transgéniques. On avait constaté que si les interactions entre les peupliers, les insectes phytophages, les pathogènes microbiens et les organismes du sol étaient bien restés les mêmes, le rythme de décomposition des racines transgéniques, par contre, s'était accéléré comme on s'y attendait (Pilate et al. 2002). On n'avait décelé aucune modification du processus de décomposition des troncs d'arbres durant ledit essai en milieu naturel, mais ces résultats sont encore provisoires et doivent être confirmés, les données étant limitées (Tilston et al. 2004).

Arbres à croissance rapide

Les arbres dont la croissance a été accélérée par des modifications génétiques permettent une rotation plus rapide des cultures, ce qui facilite la gestion sylvicole. Toutefois, cette accélération pourrait diminuer les chances de certaines essences peu répandues, apparaissant tardivement dans la série de succession des espèces, de former de nouvelles colonies. Les rotations plus courtes pourraient aussi restreindre la croissance des sous-bois structurellement complexes, de sorte que divers types de plantations ne constitueraient plus un habitat adéquat pour certaines espèces sauvages. En outre, les arbres à croissance rapide pourraient bien stocker davantage de matière organique, ce qui aurait pour résultat qu'ils recycleraient moins de nutriments et d'eau. Conséquemment, la productivité des sites pourrait se détériorer à long terme (Asante-Owusu 1999).

Arbres résistants aux insectes

Jusqu'ici on a mis au point plusieurs sortes d'arbres forestiers résistants aux insectes. Parmi celles-ci, deux variétés de peupliers ont été commercialisées en Chine. Malheureusement, aucun article scientifique révisé par des pairs n'a été publié dans des revues spécialisées concernant les effets de ces peupliers sur les organismes non visés. Des expériences effectuées avec des cultures annuelles prouvent que des effets de cette sorte risquent de se produire. En effet, des essais effectués en laboratoire suggèrent que des cultures transgéniques rendues résistantes aux insectes nuisent indubitablement à certains prédateurs et parasitoïdes qui s'attaquent naturellement aux ravageurs (Lövei et Arpaia 2005). Des effets similaires ont aussi été observés dans le sol; les cultures *Bt* peuvent perturber la formation de colonies bactériennes, l'établissement de champignons ectomycorhiziens, les vers de terre et la respiration édaphique (Castaldini et al. 2005, Zwahlen et al. 2003). Lorsqu'on les compare aux cultures annuelles, on constate que les arbres résistants aux insectes représentent une véritable boîte de Pandore. Si, par exemple, on plantait des peupliers *Bt* le long des fleuves et des rivières, certaines de leurs feuilles aboutiraient dans l'eau, et les conséquences pour les écosystèmes aquatiques seraient alors imprévisibles (Le Roy et al. 2006, Close 2005).

Au moins deux mécanismes pourraient faire en sorte que les arbres GM rendus résistants aux insectes puissent obliger les sylviculteurs à utiliser davantage de pesticides. Premièrement, bien que l'acquisition d'un caractère de résistance aux insectes puisse restreindre les populations de ravageurs visés, il se pourrait qu'une autre espèce d'insecte phytophage, naguère rare et d'importance secondaire, en profite pour pulluler, forçant les forestiers à utiliser davantage de produits chimiques pour conserver la maîtrise de la situation (Johnson et Kirby 2001). Jusqu'ici, les spécialistes de la foresterie n'ont guère accordé d'attention à cette éventualité.

Deuxièmement, une tendance à utiliser de plus en plus d'insecticides pourrait apparaître si les insectes visés parviennent à renforcer leur résistance (Johnson et Kirby 2001). Dans le cas des arbres forestiers, dont la durée de vie est considérable, la pression de sélection sera forte et plus difficile à gérer que pour les cultures annuelles (van Frankenhuyzen et Beardmore 2004). Il n'existe que deux études impliquant un insecte forestier (il s'agit d'un insecte ravageur du peuplier, *Chrysomela tremulae*); elles indiquent que la fréquence initiale de l'allèle conférant la résistance aux insectes est étonnamment élevée, suggérant que sans une gestion sylvicole serrée la résistance pourrait être rapidement sélectionnée (Wenes et al. 2006, Génissel et al. 2003).

Arbres résistants aux champignons

L'acquisition par les arbres transgéniques d'une résistance fongique non spécifique pourrait nuire aux écosystèmes de décomposeurs dans les plantations. Jusqu'à maintenant, un seul essai au champ a porté sur les répercussions accidentelles des arbres résistants aux champignons. Vauramo et al. (2006) ont analysé le processus de décomposition de la chitinase des feuilles de bouleaux blancs transgéniques, et ses conséquences pour les populations de décomposeurs. Ils n'ont détecté aucune anomalie concernant la décomposabilité de la litière du sol. La durée de l'expérience peut cependant très bien avoir été trop courte pour qu'on ait pu constater des changements à long terme dans le processus de décomposition (Vauramo et al. 2006).

Arbres tolérants aux herbicides

La végétation résiduelle vierge qui subsiste dans les plantations d'arbres est très importante pour le maintien de la diversité biologique (Hartley 2002). Malheureusement, les herbicides réduisent la diversité des espèces de plantes ; la structure végétative s'en trouve perturbée et les communautés végétales risquent de ne plus pouvoir se succéder normalement les unes aux autres. Jusqu'à présent, quelques plantations renferment une proportion élevée d'espèces de plantes ligneuses indigènes telles qu'on en rencontre dans les peuplements sauvages, parce que leur élimination est restée incomplète (Hartley 2002). Mais ce tableau pourrait bien se modifier un jour, si la culture d'arbres GM pour être tolérants à des herbicides à large spectre se généralise. Des plantations devenues pauvres en plantes ligneuses variées pourraient s'avérer moins propices à certaines espèces d'oiseaux et d'invertébrés exigeant l'habitat que procurent les plantations jeunes, avec leurs combinaisons d'arbres cultivés jeunes et de plantes sauvages variées ; ces milieux maintiennent les chaînes alimentaires nécessaires à leur survie. (Johnson et Kirby 2001).

Arbres stériles

On craint depuis quelque temps que des arbres transgéniques rendus stériles puissent réduire la biodiversité (Valenzuela et al. 2006). Le pollen, le nectar, les graines, les semences et les fruits des arbres cultivés sont autant d'éléments de la chaîne alimentaire des boisés dont le rôle est primordial dans le maintien de la biodiversité. Les plantations dans lesquelles croîtront des arbres stériles seront hélas dépourvues des oiseaux, des insectes et des mammifères pour qui les graines, le pollen et le nectar sont indispensables. C'est pourquoi la stérilité des arbres pourrait déclencher des effets en cascade capables de perturber la dynamique des populations, en plus d'affecter grandement les écosystèmes naturels avoisinants (Mayer 2004, Hayes 2001, Johnson et Kirby 2001).

La recherche portant sur la production de semences stériles viendrait aussi en contradiction avec la Décision V/5, section III (Technologies de restriction génétique) adoptée à la 5^e Conférence des parties, telle que confirmée par la 8^e Conférence des Parties à la CDB dans la Décision VIII/13.

Effets phénotypiques secondaires dus à la modification génétique

Le processus de transformation génétique appliqué aux arbres est particulièrement discutable parce que leur longue durée de vie risque de favoriser des phénomènes transgéniques non prévus et troublants. Ces phénomènes peuvent avoir des causes diverses; emplacement du transgène dans le génome, effets du transgène sur d'autres caractères (pléiotropie), interactions entre le transgène et les gènes indigènes, et mutations somatoclonales survenant dans une culture tissulaire (NRC 2004). Les effets peuvent s'avérer discrets et ne pas être discernables jusqu'à ce qu'un organisme atteigne un certain stade de développement, ou réagisse à des conditions environnementales particulières (RSC 2001). Ce qu'il faut retenir, c'est que les effets phénotypiques sont imprévisibles et peuvent susciter des effets secondaires inattendus.

On a observé plusieurs effets phénotypiques imprévus chez des arbres GM. Des trembles GM, dont on a mis en veilleuse l'expression du gène codant pour la lignine biosynthétique (Hu et al. 1999) ont par exemple surpris les chercheurs; ces trembles GM poussaient nettement plus vite que leurs contre-parties sauvages. On pense que cette croissance accélérée pourrait accroître leur pouvoir envahissant (Talukder 2006). Autre exemple, des trembles hybrides GM dont on a forcé la surexpression d'un gène régulateur jouant un rôle clé dans la biosynthèse de la gibbérelline, ont crû plus vite et engendré une biomasse plus grande, comme on s'y attendait; toutefois, les fibres de leur xylème étaient plus nombreuses et plus longues que celles de leurs contreparties sauvages (Eriksson et al. 2000).

Ralph et al. (2001) ont pour leur part signalé l'apparition imprévue de structures de benzodioxane dans les lignines de peupliers déficients en O-méthyltransférase. La modification non prévue de la structure des lignines par la transgénèse pourrait avoir des conséquences néfastes pour les forêts naturelles où se déroule la décomposition microbienne des matières végétales (p.ex. feuilles, racines, branches, etc.), un aspect important du cycle nutritif (Sariyildiz 2003).

Lors de la première étude sur le terrain portant sur la mycorhization chez les arbres GM, on s'est aperçu qu'un des clones de tremble était moins mycorhizé en raison de menues modifications physiologiques qui n'étaient pas directement reliées à la fonction de l'insert (Kaldorf et al. 2002; voir aussi Hoenick & Fladung 2006). Ces résultats démontrent que des modifications phénotypiques secondaires peuvent transformer d'une manière imprévisible la capacité de l'arbre à former des associations mycorhiziennes.

Tiimonen et al. (2005) ont engendré des lignées de bouleau blanc GM afin de modifier la biosynthèse de la lignine. Lors d'études alimentaires contrôlées, on a nourri des insectes herbivores avec des feuilles appartenant à diverses lignées de ces bouleaux génétiquement modifiés. On s'est aperçu que les habitudes alimentaires des insectes phytophages variaient selon les lignées testées, sans qu'on puisse toutefois relier directement ces différences à la modification de la lignine. Leurs préférences pourraient cependant être influencées par des effets secondaires transgéniques accidentels (Tiimonen et al. 2005).

Lors d'essai en microsysteme (essai biologique sur des communautés de micro-organismes dont on étudie l'évolution, à l'aide d'un dispositif de petite taille qui constitue la reproduction d'un écosystème) avec des feuilles de bouleau (*Betula pendula*) modifiée pour produire de la chitinase de betteraves sucrières, Kotilainen et al. 2005 ont observé que le rythme de décomposition des feuilles des arbres GM était anormalement élevé, et que les nématodes n'aimaient pas leur litière végétale GM. Bien que ces observations demeurent inexplicables, il semble que la modification génétique ait exercé un effet pléiotropique sur les feuilles productrices de chitinase, ce qui altérerait les composantes structurelles de ces feuilles. Des effets pléiotropiques capables d'affecter la qualité de la litière végétale pourraient modifier sensiblement l'écosystème, puisque le fonctionnement des processus du sol reflète la croissance du biote situé au-dessus du sol (Wardle et al. 2004, Donegan et al. 1997).

La modification accidentelle de la physiologie végétale, de l'anatomie et du métabolisme des arbres GM, conséquence possible du génie génétique, permet de mettre en doute les procédures d'évaluation du risque associé à ces sortes d'arbres, puisque les tests ne sauraient permettre d'éliminer l'apparition de phénomènes phénotypiques secondaires inattendus et imprévisibles. Des effets mineurs imprévus, par exemple, peuvent demeurer inaperçus parce que leur apparition nécessite une action prolongée cumulative, des conditions environnementales particulières, ou l'ingression dans des milieux génétiques variés.

Brèves études de cas

Distribution incontrôlable à longue distance des peupliers GM

La vente commerciale d'arbres GM débuta en Chine en 2002, lorsqu'une licence de vente fut accordée pour un peuplier noir d'Italie (*Populus nigra*) porteur d'un gène *Bt*, et pour un peuplier GM hybride porteur d'un gène *Bt* et d'un autre gène inhibiteur de protéinase (Tian et al. 2000). On rapporte que 1,4 million de pousses auraient été plantées. Il n'est cependant plus possible de savoir exactement où les peupliers GM poursuivent leur croissance. Il semble que leur culture ne soit plus contrôlée de manière systématique (Wang 2004, Pearce 2004).

Les peupliers sont au premier rang des espèces d'arbres qui intéressent le génie génétique (FAO 2004). Les raisons de cette popularité viennent de ce qu'on peut les propager par voie végétative, leur croissance est rapide, et on les rencontre partout dans le monde (Mayer 2004). Si on décidait de les commercialiser et de les cultiver en masse, leurs propriétés biologiques feraient en sorte qu'ils s'échapperaient inévitablement des plantations et envahiraient des habitats partiellement ou entièrement naturels. Les peupliers étant par nature dioïques, ils doivent nécessairement s'hybrider. Puisque leur pollinisation s'effectue grâce aux vents, la pollinisation croisée s'effectue sur de grandes distances. On trouve régulièrement des hybrides naturels partout où des espèces différentes de peupliers entrent en contact (Vanden Broeck et al. 2005, OCDE 2000).

Un peuplier à pleine maturité est capable de produire jusqu'à 50 millions de graines par année (OCDE 2000). Ce sont surtout le vent et l'eau qui en assurent la dispersion. La nature les a conçus pour qu'ils se dispersent abondamment sur de grandes distances, leur rythme de dissémination est par conséquent élevé (OCDE 2000). Leur reproduction peut aussi se faire par voie végétative, et elle joue un rôle important dans la dissémination des espèces de peupliers. Ainsi, les peupliers peuvent se propager grâce à des drageons ou à des pousses adventives apparaissant sur les souches, ce qui leur facilite la colonisation d'habitats nouveaux (Fladung et al. 2003). Chez certaines essences de peuplier apparaît aussi un phénomène de cladotose, ou abscission des rameaux ; de courtes pousses se détachent spontanément de l'arbre, puis des cours d'eau les entraînent ensuite très loin, et les pousses prennent éventuellement racine (Vanden Broeck et al. 2005). Bref, les peupliers GM pourraient se répandre de manière chaotique et couvrir au fil du temps de vastes distances. On s'est aperçu par exemple aux États-Unis que l'ingression se manifestait à plus de 100 km (Martinsen et al. 2001).

Bien que les premiers peupliers GM aient déjà été commercialisés, on a amassé très peu de données pour savoir quel pourrait être leur impact sur l'environnement. En étudiant la constitution génétique des peupliers non-GM, on a cependant compris que celle-ci détermine non seulement le phénotype de l'arbre, mais qu'elle peut aussi influencer leur milieu en modifiant la composition des populations d'insectes (Wimp et al. 2005, 2004), en influençant les préférences alimentaires des castors (Bailey et al. 2004b) ou en modifiant les processus de décomposition du sol (Schweiser et al. 2004). Les feuilles de peupliers parvenant à s'insinuer dans les lacs et les rivières sont susceptibles d'exercer des effets sur les communautés aquatiques (LeRoy et al. 2006). L'introduction de peupliers GM dans le milieu pourrait par conséquent avoir des répercussions imprévisibles sur des communautés terrestres ou aquatiques (LeRoy et al. 2006, Close 2005; voir aussi Whitman et al. 2006). La culture de peupliers GM est préoccupante pour une autre raison importante, puisque les gènes étrangers qu'ils transportent pourraient s'immiscer dans des peupliers indigènes par hybridation, et contaminer des ressources génétiques qu'on devrait pourtant sauvegarder (Vanden Broeck et al. 2005).

Persistance indéfinie des gènes étrangers chez les pins GM

Le genre *Pinus* revêt plus d'importance économique que n'importe quel autre dans le monde. C'est pour ça que les pins se retrouvent deuxièmes derrière les peupliers au classement des arbres GM. Même si jusqu'à maintenant aucune espèce appartenant au genre *Pinus* n'a été commercialisée, certaines sociétés, dont Arborgen, Scion et Genfor s'efforcent d'y arriver. Genfor espère par exemple commercialiser en 2008 au Chili des pins de Monterrey GM (Richardson et Petit 2006).

Si l'on décide de vendre des pins GM en grandes quantités ou de les cultiver sur de vastes surfaces, ils se répandront inéluctablement au sein d'habitats partiellement ou entièrement naturels. Car les pins génèrent une multitude de pollen et de graines capables de parcourir des distances considérables. En ce qui concerne par exemple le pin taeda, on pense que ses semences sont capables de se transporter sur plus de 30 kilomètres, et le pollen jusqu'à 60 (Williams et al. 2006, Katul et al. 2006). De pareilles échappées pourraient avoir des conséquences très graves, aussi bien dans l'hémisphère Nord où les pins sont indigènes, que dans l'hémisphère Sud où l'on cultive souvent les pins en plantations.

Dans l'hémisphère Nord, les pins se classent parmi les premières espèces pour ce qui est de l'importance écologique. Ils jouent un rôle important au niveau de la production primaire nette, de la structure forestière, des processus biogéochimiques, du cycle de l'eau, et occupent une place importante dans la chaîne alimentaire (Richardson et Petit 2006). Puisque les pins occupent une place dominante dans leur milieu, des transgènes échappés pourraient exercer un effet en cascade sur les autres communautés biologiques et même l'écosystème dans son ensemble. L'exemple suivant a de quoi inquiéter; il indique jusqu'où les conséquences d'une échappée de transgènes pourraient aller. On a découvert, fait troublant, chez des espèces appartenant au genre *Pinus*, que la présence de caractères de résistance ou de susceptibilité à une espèce essentielle de lépidoptère modifiait la répartition de près de 1000 autres espèces comprenant des insectes, des mammifères, des champignons mycorhiziens et des décomposeurs (Kuske et al. 2003, William et al. 2003, Brown et al. 2001).

Dans l'hémisphère Sud, la culture commerciale de pins GM risquerait de provoquer des invasions nuisibles. Plusieurs essences de pins sont très envahissantes et aucune autre famille de gymnospermes n'inclut autant d'espèces envahissantes que le genre *Pinus* (Richardson et Reimanek 2004). Le pin de Monterrey est d'ailleurs une des espèces les plus nuisibles et envahissantes. Il est déjà parvenu à envahir des écosystèmes indigènes de plusieurs régions de l'hémisphère Sud (Bustamante et Simonetti 2005, Richardson et Petit 2006). Néanmoins, ceci n'empêche nullement Genfor de s'apprêter à commercialiser des pins de Monterrey GM au Chili.

D'immenses plantations de pins de Monterrey existent déjà là-bas. Dans le centre du Chili, par exemple, la campagne n'est plus qu'une mosaïque artificielle, où des îlots formés de résidus de forêt naturelle sont encerclés de plantations où croissent des pins de Monterrey (Bustamante et Simonetti 2005). Si on introduisait les pins GM là-bas, ils risqueraient de devenir encore plus envahissants et de pénétrer dans de nouveaux habitats; avec pour conséquence une diminution possible de la biodiversité et des fonctions écosystémiques (voir aussi Ojeda 2005).

Les éventuelles répercussions environnementales liées aux végétaux transgéniques doivent être envisagées en considérant de longues durées temporelles, et cela est particulièrement vrai dans le cas des pins. Claire Williams de l'Université Duke a écrit à ce sujet (Williams 2006): « Les pins figurent parmi les plus anciennes lignées de plantes à graines; leur existence remonte à près de 200 millions d'années. Parmi les tenants des plantations de pins GM au 21^e siècle, rares sont ceux ayant envisagé la question à partir d'une perspective évolutive. Plusieurs espèces de pins possèdent un système d'hybridation ouvert, de sorte que les conditions environnantes peuvent favoriser indéfiniment la persistance des transgènes parmi les espèces rapprochées ou sympatriques. »

Conclusions

Ce sont essentiellement les grandes entreprises qui financent la recherche en génie génétique forestier. Les contraintes du financement privé, les forces du marché et les institutions gouvernementales de réglementation en façonnent le développement (Williams 2005). Comme nous l'avons illustré précédemment, l'utilisation commerciale de la foresterie transgénique est susceptible de nuire à la biodiversité. Puisque les arbres forestiers engendrent de grandes quantités de graines et de pollen, des transgènes vont inévitablement se déplacer sur de longues distances et traverser des frontières. Les transgènes pourraient se transmettre à des populations sauvages conspécifiques ou à des espèces sauvages apparentées, ce qui aurait pour effet de déclencher d'autres invasions et d'endommager des communautés d'espèces et des écosystèmes. En outre, les échappées de transgènes pourraient contaminer le génome d'arbres indigènes, menaçant ainsi un précieux capital génétique. Les plantations d'arbres GM risquent aussi de réduire la biodiversité à cause des effets inattendus qu'ils engendrent.

En plus d'exercer des impacts sur les milieux, l'usage de plantations d'arbres GM va se répercuter dans la sphère sociale (Mayer 2004, Baily et al. 2002). La foresterie GM confère à ceux qui la contrôlent un pouvoir technologique et économique dont les conséquences seront probablement similaires à celles vécues en agriculture. On assistera sans doute à une diminution drastique du nombre des sylvicultures au fur et à mesure que de grandes sociétés maîtriseront de plus en plus le système de production. Grâce à la possession de la technologie génétique, les grandes compagnies forestières disposeront d'un pouvoir décisionnel encore plus impressionnant que maintenant. En outre, les plantations GM étant fortement mécanisées et leur gestion très centralisée, les collectivités locales n'y trouveront pas leur compte au chapitre des emplois et des profits. Lorsque les marchandises obtenues à partir des forêts naturelles entreront en compétition avec celles des plantations GM, ces dernières risqueront de faire baisser radicalement le prix du bois, au point d'inciter les sylviculteurs à ne plus investir dans la gestion des forêts naturelles. Et puisque les peuples autochtones sont souvent ceux qui possèdent les plus grandes forêts naturelles, l'arrivée des plantations GM pourrait signifier la diminution progressive de leurs revenus déjà plus que modestes qui les placent sous le seuil de pauvreté. De plus, puisque la dispersion des graines va se poursuivre inévitablement si on donne le feu vert aux arbres GM, la coexistence entre les plantations GM et les forêts soulèvera des difficultés économiques nouvelles, et des polémiques concernant la responsabilité de chacun, surtout quand on aura affaire à des paysages composés d'une mosaïque de terres publiques, d'exploitations forestières appartenant à de grandes sociétés, de sanctuaires naturels, et de petites exploitations sylvicoles familiales.

Bien des questions concernant les arbres GM demeurent sans réponse, et c'est l'impact qu'ils pourraient avoir sur la biodiversité qui paraît le plus difficile à cerner. Il serait certainement possible d'apporter quelques réponses grâce à des expériences effectuées en laboratoire, en serre ou sur quelques parcelles d'essais. Mais en raison de la durée de vie très longue des arbres, la plupart des questions auxquelles il faudrait répondre pour réaliser une évaluation correcte des risques resteront sans réponse. Par exemple, les données qu'il faudrait rassembler afin d'évaluer précisément la stabilité génétique, l'ampleur et l'intensité du flux génétique, la persistance et le pouvoir envahissant des arbres GM exigeraient la tenue d'expériences couvrant plusieurs générations d'un végétal donné, en variant les conditions environnementales. L'évaluation scientifique du risque exigerait un temps de recherche supérieur à l'espérance de vie des scientifiques et du personnel des organismes réglementaires, plus grand même que la longévité typique des grandes sociétés impliquées dans la foresterie GM.

Les forêts GM cultivées représentent des dangers certains. On peut s'attendre à des dommages imprévisibles, impossibles à maîtriser et irréversibles. Si certains actionnaires vont sans doute profiter financièrement de la situation, les risques que les forêts GM font courir à l'environnement et à la société vont vraisemblablement devoir être partagés par l'ensemble de la collectivité.

Bibliographie

- Andow, D.A. & Zwahlen, C. (2006). Assessing environmental risks of transgenic plants. *Ecology Letters* 9(2): 196 – 214.
- Asante-Owusu, R. (1999). GMO technology in the forest sector: A scoping study for WWF. www.wwf.org.uk/filelibrary/pdf/gm.pdf
- Bailey, C., Sinclair, P.R. & Dubois, M. R. (2004a). Future forests: forecasting social and ecological consequences of genetic engineering. *Society and Natural Resources* 17: 641 – 650.
- Bailey, J.K., Schweitzer, J.A., Rehill, B.J., Lindroth, R.L., Martinsens, G.D. & Whitham, T.G. (2004). Beavers as molecular geneticists: a genetic basis to the foraging of an ecosystem engineer. *Ecology* 85: 603 – 608.
- Barrett, C., Cobb, E., McNicol, R. & Lyan, G. (1997). A risk assessment study of plant genetic transformation using *Agrobacterium tumefaciens* and implications for analysis of transgenic plants. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 47: 135 – 144.
- Brown, J.H., Whitham, T.G., Morgan Ernest, S.K & Gehring, C.A. (2001). Complex species interactions and the dynamics of ecological systems: Long-term experiments. *Science* 293: 643 – 650.
- Bustamante, R.O. & Simonetti, J.A. (2005). Is *Pinus radiata* invading the native vegetation in central Chile? Demographic responses in a fragmented forest. *Biological Invasions* 7 (2): 243 – 249.
- Campbell, F.T & Asante-Owusu, R. (2001). GE trees: proceed only with caution. In: *Proceedings of the First International Symposium on Ecological and Societal Aspects of Transgenic Plantations*, Strauss, S.H. & Bradshaw, H.D. (eds), College of Forestry, Oregon state University, pp. 158 – 167. <http://www.fsl.orst.edu/tgerc/iufro2001/eprc026.pdf>
- Campbell, I.D., McDonald, K., Flannigan, M.D. & Kringayark, J. (1999). Long-distance transport of pollen into the Arctic. *Nature* 399: 29 – 30.
- Castaldini, M., Turrini, A., Sbrana, C., Benedetti, A., Marchionni, M., Fabiani, A., Landi, S., Santomassimo, F., Pietrangeli, B., Nuti, M.P., Miclaus, N. & Giovannetti M. (2005). Impact of Bt corn on rhizospheric and soil eubacterial communities and on beneficial mycorrhizal symbiosis in experimental microcosms. *Applied and Environmental Microbiology* 71: 6719 – 6729.
- Charity, J.A. & Klimaszewska, K. (2005). Persistence of *Agrobacterium tumefaciens* in transformed conifers. *Environmental Biosafety Research* 4(3): 167 – 177.
- Close, T.L. (2005). Could Bt-engineered pest resistant trees be hazardous to aquatic invertebrates? Minnesota department of Natural Resources, Investigational Report 519. http://files.dnr.state.mn.us/publications/fisheries/investigational_reports/519.pdf
- De Vries, J., Herzfeld, T. & Wackernagel, W. (2004). Transfer of plastid DNA from tobacco to the soil bacterium *Acinetobacter* sp. by natural transformation. *Molecular Microbiology* 53(1): 323 – 334.
- Di-Giovanni, F., Kevan, P. & Arnold, J. (1996). Lower planetary boundary layer profiles of atmospheric conifer pollen above a seed orchard in northern Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management* 83: 87 – 97.
- Domínguez, A., Cervera, M., Pérez, R.M., Romero, J., Fagoaga, C., Cubero, J., López, M.M., Juárez, J.A., Navarro, L. & Peña, L. (2004). Characterisation of regenerants obtained under selective conditions after *Agrobacterium*-mediated transformation of citrus explants reveals production of silenced and chimeric plants at unexpected high frequencies. *Molecular Breeding* 14: 171 – 183.
- Donegan, K.K., Seidler, R.J., Fieland, V.J., Schaller, D.L., Palm, C.J., Ganio, L.M., Cardwell, D.M. & Steinberger, Y. (1997). Decomposition of genetically engineered tobacco under field conditions: persistence of the proteinase inhibitor I product and effects on soil microbial respiration and protozoa, nematode and arthropod populations. *Journal of Applied Ecology* 34: 767 – 777.
- Eriksson, M.E., Israelsson, M., Olsson, O. & Moritz, T. (2000). Increased gibberellin biosynthesis in transgenic trees promotes growth, biomass production and xylem fibre length. *Nature Biotechnology* 18: 784 – 788.
- FAO (2004). Preliminary review of biotechnology in forestry, including genetic modification. *Forest Genetic Resources Working Paper FGR/59E*. Forest Resources Development Service, Forest Resources Division. Rome, Italy. <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/008/ae574e/ae574e00.pdf>
- Fladung, M., Nowitzki, O., Ziegenhagen, B. & Kumar, S. (2003). Vegetative dispersal capacity of field released transgenic aspen trees. *Trees* 17: 412 – 416.
- Gebhard, F. & Smalla, K. (1998). Transformation of *Acinetobacter* sp. Strain BD413 by transgenic sugar beet DNA. *Applied Environmental Microbiology* 64: 1550 – 1554.
- Génissel, A., Augustin, S., Courtin, C., Pilate, G., Lorme, P. & Bourguet, D. (2003). Initial frequency of alleles conferring resistance to *Bacillus thuringiensis* poplar in a field population of *Chrysomela tremulae*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 270 (1517): 791 – 797.
- Hartley, M.J. (2002). Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests. *Forest Ecology and Management* 155: 81 – 95.

- Hayes, J.P. (2001). Biodiversity implications of transgenic plantations. In: Proceedings of the First International Symposium on Ecological and Societal Aspects of Transgenic Plantations, Strauss, S.H. & Bradshaw, H.D. (eds), College of Forestry, Oregon state University, pp. 168 – 175. http://www.fsl.orst.edu/tgerc/iufro2001/eprocd_27.pdf
- Heinemann, J.A. & Traavik, T. (2004). Problems in monitoring horizontal gene transfer in field trials of transgenic plants. *Nature Biotechnology* 22(9): 1105 – 1109.
- Hoenicka, H. & Fladung, M. (2006). Biosafety research in *Populus* sp. and other forest tree species: from non-native species to taxa derived from traditional breeding and genetic engineering. *Trees* 20: 131 – 144.
- Hu, J.J., Tian, Y.C., Han, Y.F., Li, L. & Zhang, B.E. (2001). Field evaluation of insect resistant transgenic *Populus nigra* trees. *Euphytica* 121: 123 – 127.
- Hu W.-J., Harding S.A., Lung J., Popko J.L., Ralph J., Stokke D.D., Tsai C.-J. & Chiang, V.L. (1999). Repression of lignin biosynthesis promotes cellulose accumulation and growth in transgenic trees. *Nature Biotechnology* 17: 808 – 812.
- Johnson, B. & Kirby, K. (2001). Potential impacts of genetically modified trees on biodiversity of forestry plantations: a global perspective. In: Proceedings of the First International Symposium on Ecological and Societal Aspects of Transgenic Plantations, Strauss, S.H. & Bradshaw, H.D. (eds), College of Forestry, Oregon state University, pp. 176 – 186. http://www.fsl.orst.edu/tgerc/iufro2001/eprocd_28.pdf
- Kaldorf, M., Fladung, M., Muhs, H.J. & Buscot., F. (2002). Mycorrhizal colonization of transgenic aspen in a field trial. *Planta* 214(4): 653 – 660.
- Katul, G.G., Williams, C.G., Siqueira, M., Poggi, D., Porporato, A., McCarthy, H. & Oren, R. (2006). Dispersal of Transgenic Conifer Pollen. In: Landscapes, Genomics, and Transgenic Conifers, C. G. Williams (ed.), Springer Series on Managing Forest Ecosystems, Vol. 9, Chapter 8, pp. 121-146.
- Kay, E., Vogel, T.M., Bertolla, F., Nalin, R. & Simonet, P. (2002). In situ transfer of antibiotic resistance genes from transgenic (transplastomic) tobacco plants to bacteria. *Applied and Environmental Microbiology* 68(7): 3345 – 3351.
- Kotilainen, T., Setälä, H., Alatalo, I., Vuorisalo, T. & Saloniemi, I. (2005). Impacts of chitinase-transformed silver birch on leaf decomposition and soil organisms. *European Journal of Soil Biology* 40: 155 – 161.
- Kuske, C.R., Ticknor, L.O., Busch, J.D., Gehring, C.A. & Whitham, T.G. (2003) The Pinyon rhizosphere, plant stress, and herbivory affect the abundance of microbial decomposers in soils. *Microbial Ecology* 45: 340 – 352.
- Lee, D. & Natesan, E. (2006). Evaluating genetic containment strategies for transgenic plants. *Trends in Biotechnology* 24 (3): 109 – 114.
- LeRoy, C.J., Whitham, T.G., Keim, P. & Marks, J.C. (2006). Plant genes link forests and streams. *Ecology* 87(1): 255 – 261.
- Lövei, G.L. & Arpaia, S. (2005). The impact of transgenic plants on natural enemies: a critical review of laboratory studies. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 114: 1 – 14.
- Martinsen , G.D., Whitham, T.G., Turek, R.J. & Keim, P. (2001). Hybrid populations selectively filter gene introgression between species. *Evolution* 55: 1325 – 1335.
- Matzk, A., Mantell, S. & Schiemann, J. (1996). Localization of persisting agrobacteria in transgenic tobacco plants. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 9: 373 – 381.
- Mayer, S. (2004). Non-Food GM crops: new dawn or false hope? Part 2: Grasses, flowers, tress, fibre crops and industrial uses. Genewatch UK Report. http://www.genewatch.org/uploads/f03c6d66a9b354535738483c1c3d49e4/Part_2___Grasses__Flowers__Trees__Fibre_Crops_and_Industrial_Uses.pdf
- Mogilner, N., Zutra, D., Gafny, R. & Bar-Joseph, M. (1993). The persistence of engineered *Agrobacterium tumefaciens* in agroinfected plants. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 6: 673 – 675.
- Nathan, R. (2006). Long-distance dispersal. *Science* 313: 786 – 788.
- Nathan, R., Katul, G.G., Horn, H.S., Thomas, S.M., Oren, R., Avissar, R., Pacala, S.W. & Levin, S.A. (2002) Mechanisms of long -distance dispersal of seeds by wind. *Nature* 418: 409 – 413.
- Nielsen, K.M. & Townsend, J.P. (2004). Monitoring and modeling horizontal gene transfer. *Nature Biotechnology* 22(9): 1110 – 1114.
- Nielsen, K.M., van Elsas, J.D. & Smalla, K. (2000). Transformation of *Acinetobacter* sp strain BD413(pFG4 Delta nptII) with transgenic plant DNA in soil microcosms and effects of kanamycin on selection of transformants. *Applied and Environmental Microbiology* 66(3): 1237 – 1242.
- NRC (National Research Council) (2004). Biological Confinement of Genetically Engineered Organisms. National Academy Press, Washington, D.C.
- OECD (1999). Consensus document on the biology of *Picea glauca* (Moench) Voss (white spruce). No. 13 ENV/JM/MONO(99)25. [http://www.ois.oecd.org/olis/1999doc.nsf/LinkTo/env-jm-mono\(99\)25](http://www.ois.oecd.org/olis/1999doc.nsf/LinkTo/env-jm-mono(99)25)
- OECD (2000). Consensus Document on the Biology of *Populus* L. (Poplars). (Series on Harmonization of Regulatory Oversight in Biotechnology, No. 16., Organisation for Economic Co-operation and Development. [http://www.ois.oecd.org/olis/2000doc.nsf/4f7adc214b91a685c12569fa005d0ee7/c125692700623b74c1256a0600551816/\\$FILE/JT00103743.PDF](http://www.ois.oecd.org/olis/2000doc.nsf/4f7adc214b91a685c12569fa005d0ee7/c125692700623b74c1256a0600551816/$FILE/JT00103743.PDF)
- OECD (2002). Consensus Document on the Biology of *Picea Sitchensis* (Bong.) Carr. (Sitka Spruce). Series on Harmonization of Regulatory Oversight in Biotechnology, No. 21., Organisation for Economic Co-operation and Development.

- [http://www.oecd.org/olis/2002doc.nsf/43bb6130e5e86e5fc12569fa005d004c/b73edeb47caa762ac1256b3b003fc9a3/\\$FILE/JT00119079.PDF](http://www.oecd.org/olis/2002doc.nsf/43bb6130e5e86e5fc12569fa005d004c/b73edeb47caa762ac1256b3b003fc9a3/$FILE/JT00119079.PDF)
- Ojeda, L. (2005). Genetically modified trees in Chile: A new forest conflict. <http://www.globaljusticeecology.org/index.php?name=gettrees&ID=331>
- Pearce, F. (2004). China's GM trees get lost in bureaucracy. *New Scientist*, 20 September, 2004
- Pilate, G., Guiney, E., Holt, K., Petit-Conil, M., Lapierre, C., LepléJ-C., Pollet, B., Mila, I., Webster, E.A., Marstorp, H.G., Hopkins, D.W., Jouanin, L., Boerjan, W., Schuch, W., Cornu, D. & Halpin, C. (2002) Field and pulping performances of transgenic trees with altered lignification. *Nature Biotechnology* 20: 607 – 612.
- Pilson, D. & Prendeville, H. R. (2004). Ecological effects of transgenic crops and the escape of transgenes into wild populations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 149 – 174.
- Ralph, J., Lapierre, C., Lu, F., Marita, J. M., Pilate, G., Van Doorselaere, J., Boerjan, W. & Jouanin, L. (2001). NMR evidence for benzodioxane structures resulting from incorporation of 5-hydroxyconiferyl alcohol into lignins of O-methyl-transferase-deficient poplars. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 49: 86 – 91.
- Richardson, D.M. & Petit, R.J. (2006). Pines as invasive aliens: outlook on transgenic pine plantations in the southern hemisphere. In: Williams, C.G. (ed.), *Landscapes, genomics and transgenic conifer forests*. Springer Press.
- Richardson, D.M. & Rejmanek, M. (2004). Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. *Diversity and Distributions* 10: 321 – 331.
- Richardson, D.M., Pysek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, D.F. & West, C.J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants – concepts and definitions *Diversity and Distributions* 6: 93 – 107.
- Richardson, D.M. 1998. Forestry trees as invasive aliens. *Conservation Biology*. 12 (1): 18 – 26.
- RSC (Royal Society of Canada) (2001). Elements of precaution: recommendations for the regulation of food biotechnology in Canada. http://www.rsc.ca/files/publications/expert_panels/foodbiotechnology/GMreportEN.pdf
- Sariyildiz, T. (2003). Litter decomposition of *Picea orientalis*, *Pinus sylvestris* and *Castanea sativa* trees grown in Artvin in relation to their initial litter quality variables. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 27: 237 – 243.
- Schweitzer, J.A., Bailey, J.K., Rehill, B.J., Martinsen, G.D., Hart, S.C., Lindroth, R.L., Keim, P. & Whitham, T.G. (2004). Genetically based trait in a dominant tree affects ecosystem processes. *Ecology Letters* 7: 127 – 134.
- Snow, A.A., Andow, D.A., Gepts, P., Hallerman, E.M., Power, A., Tiedje, J.M. & Wolfenbarger, L.L. (2004). Genetically engineered organisms and the environment: Current status and recommendations. *Ecological Applications* 15(2): 377 – 404.
- Taghavi, S., Barac, T., Greenberg, B., Borremans, B., Vangronsveld, J. & van der Lelie, D. (2005). Horizontal gene transfer to endogenous endophytic bacteria from poplar improves phytoremediation of toluene. *Applied Environmental Microbiology* 71: 8500 – 8505.
- Talukder, K. (2006). Low-lignin wood – a case study. *Nature Biotechnology* 24: 395 – 396.
- Tian, Y.C., Zheng, J.B., Yu, H.M., Liang, H.Y., Li, C.Q. & Wang, J.M. (2000). Studies of transgenic hybrid poplar 741 carrying two insect-resistant genes. *Acta Botanica Sinica* 42(3): 263 – 268.
- Tiimonen, H., Aronen, T., Laakso, T., Saranpää, P., Chiang, V., Ylioja, T., Roininen, H. & Häggman, H. (2005). Does lignin modification affect feeding preference or growth performance of insect herbivores in transgenic silver birch (*Betula pendula*)? *Planta* 222: 699 – 708.
- Tilston, E.L., Halpin, C. & Hopkins, D.W. (2004). Genetic modifications to lignin biosynthesis in field-grown poplar trees have inconsistent effects on the rate of woody trunk decomposition. *Soil Biology & Biochemistry* 36: 1903 – 1906.
- Trakhtenbrot, A., Nathan, R., Perry, G. & Richardson, D. M. (2005). The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions* 11: 173 – 181.
- Tyldesley, J.B. (1973) Long-range transmission of tree pollen to Shetland. *New Phytologist* 72: 183 – 190.
- Ulrich, U., Becker, R., Ulrich, A. & Ewald, D. (2006). Molecular breeding of transgenic woody plants and risk research taking endophytic bacteria into special consideration. Landesamt für Verbraucherschutz, Landwirtschaft und Flurneuordnung, Brandenburg. http://www.biosicherheit.de/pdf/projekte/167p_Endoph.Studie%20Internet%20publ1.pdf
- Valenzuela, S., Balocchi, C. & Rodriguez, J. (2006). Transgenic trees and forestry biosafety. *Electronic Journal of Biotechnology* 9: 335 – 339.
- Van Frankenhuyzen, K. & Beardmore, T. (2004). Current status and environmental impact of transgenic forest trees. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 1163 – 1180.
- Vanden Broeck, A., Villar, M., Van Bockstaele, E. & Van Slycken, J. (2005). Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: evidence and consequences for native poplar populations. *Annals of Forest Science* 62(7): 601 – 613.
- Vauramo, S., Pasonen, H-L., Pappinen, A. & Setälä, H. (2006). Decomposition of leaf litter from chitinase transgenic silver birch (*Betula pendula*) and effects on decomposer populations in a field trial. *Applied Soil Ecology* 32: 338 – 349.
- Wang, H. (2004). The state of genetically modified forest trees in China. In: FAO: Preliminary review of biotechnology in forestry, including genetic modification. Forest Genetic Resources Working Paper FGR/59E. Forest Resources Development Service, Forest Resources Division. Rome, Italy. http://www.fao.org/docrep/008/ae574e/AE574E08.htm#P2194_223664
- Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Klironomos, J.N., Setälä, H., Van der Putten, W.H. & Wall, D.H. (2004) Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304: 1629 – 1633.

- Wenes, A.L., Bourguet, D., Andow, D.A., Courtin, C., Carré, G., Lorme, P., Sanchez, L. & Augustin, S. (2006). Frequency and fitness cost of resistance to *Bacillus thuringiensis* in *Chrysomela tremulae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Heredity* 97: 127 – 134.
- Whitham, T.G., Bailey, J.K., Schweitzer, J.A., Shuster, S.M., Bangert, R.K., LeRoy, C.J., Lonsdorf, E., Allan, G.J., DiFazio, S.P., Potts, B.M., Fischer, D.G., Gehring, C.A., Lindroth, R.L., Marks, J., Hart, S.C., Wimp, G.M. & Wooley, S.C. (2006). A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nature Review Genetics* 7: 510 – 523.
- Whitham, T.G., Young, W., Martinsen, G.D., Gehring, C.A., Schweitzer, J.A., Shuster, S.M., Wimp, G.M., Fischer, D.G., Bailey, J.K., Lindroth, R.L., Woolbright, S. & Kuske, C.R. (2003). Community and ecosystem genetics: a consequence of the extended phenotype. *Ecology* 84: 559 – 573.
- Williams, C.G. & Davis, B.H. (2005). Rate of transgene spread via long-distance seed dispersal in *Pinus taeda*. *Forest Ecology and Management* 217: 95 – 102.
- Williams, C.G. (2005). Framing the issues on transgenic forests. *Nature Biotechnology* 23: 530 – 532.
- Williams, C.G. (2006). Opening Pandora's Box: Governance for genetically modified forests. ISB News Report, <http://www.isb.vt.edu/news/2006/artspdf/jan0601.pdf>
- Williams, C.G., LaDeau, S.L., Oren, R. & Katul, G.G. (2006). Modeling seed dispersal distances: implications for transgenic *Pinus taeda*. *Ecological Applications* 16(1): 117 – 124.
- Wimp, G.M., Martinsen, G.D., Floate, K.D., Bangert, R.K. & Whitham, T.G. (2005). Plant genetic determinants of arthropod community structure and diversity. *Evolution* 59: 61 – 69.
- Wimp, G.M., Young, W.P., Woolbright, S.A., Martinsen, G.D., Keim, P. & Whitham, T.G. (2004). Conserving plant genetic diversity for dependent animal communities. *Ecology Letters* 7(9): 776 – 780.
- Zhang, C., Hampp, R. & Nehls, U. (2005). Investigation of horizontal gene transfer in poplar/*Amanita muscaria* ectomycorrhizas. *Environmental Biosafety Research* 4(4): 235 – 42.
- Zwahlen, C., Hilbeck, A., Howald, R. & Nentwig, W. (2003). Effects of transgenic Bt corn litter on the earthworm *Lumbricus terrestris*. *Molecular Ecology* 12: 1077 – 1086.