

ORIGINE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE COLZA HORS DES CHAMPS

ORIGIN AND DYNAMICS OF FERAL OILSEED RAPE POPULATIONS

A. DEVILLE, A. GARNIER, J. LECOMTE

Laboratoire ESE, CNRS/Université Paris-Sud, UMR 8079, Bât 362, 91405 Orsay cedex

S. HUET, Y. ROZENHOLC, C. LAREDO

INRA, Unité de Biométrie, Domaine de Vilvert, 78352 Jouy-en-Josas cedex

V. EMERIAU ⁽¹⁾, A. MERRIEN ⁽¹⁾, A. MESSEAN ⁽²⁾

(1) CETIOM, Laboratoire d'Ardon, 270 av Pomme de Pin 45160 Olivet

(2) CETIOM, Centre de Grignon, BP 4, 78850 Thiverval-Grignon

RESUME

Dans le cadre de l'introduction de colzas transgéniques dans l'environnement, les populations de colza présentes en bordure de champs (populations hors-champs) sont susceptibles de poser un certain nombre de problèmes de gestion en cas d'échappement du transgène : problème de désherbage dans le cas de colzas résistants aux herbicides, rôle de relais du transgène et persistance de colzas transgéniques après un arrêt éventuel de leur mise en culture. L'estimation de ces risques associés à l'échappement et au maintien du transgène est conditionnée par une bonne connaissance de l'origine et la dynamique de ces populations. Notre étude allie observations à l'échelle d'une petite

région agricole, modélisation et expérimentations, met en évidence une persistance de colzas au moins 8 années après leur mise en culture par levée de dormance secondaire et/ou par autorecrutement, ainsi que le rôle des engins de récolte dans la répartition spatiale des populations et donc dans la dispersion des graines. Les résultats d'un modèle réalisé pour l'instant à l'échelle d'une population isolée mettent en évidence le rôle de la fauche et des traitements chimiques des bordures sur le maintien des populations hors-champs et le rôle de la banque de graines dans un contexte de stochasticité démographique et environnementale.

SUMMARY

Within the context of the release of transgenic oilseed rape into the environment, feral oilseed rape populations present on road side verges are likely to induce management problems to take over transgenes and reduce their spread

in space and time. Especially, in the case of herbicide tolerant oilseed rape, weeding problems and the persistence of transgenic oilseed rape after the end of their cultivation are expected. The risk assessment associated

with the take over of any transgene is conditioned by a good knowledge of the origin and the dynamics of these feral populations. Our study, which combines observations, modelling and experiments at the level of a small agricultural area, shows that (1) oilseed rape seeds can persist at least 8 years after cultivation by secondary dormancy breakdown and/or self-recruitment and (2) farming

machinery plays a role in both the spatial distribution and the seed dispersal of feral populations. Results of the model designed for an isolated feral population highlight the effect of mowing and chemical spraying in road side verges and the effect of the seed bank, even under demographic and environmental stochasticity, on the persistence of feral oilseed rape populations.

INTRODUCTION

La problématique des flux de gènes au sein, et entre populations végétales, est au cœur des études visant à prédire la fuite des transgènes hors des champs cultivés. Différentes composantes du flux de gènes (flux de pollen, flux de graines) doivent être envisagées et ce, de manière appropriée aux différentes espèces. Une fois les flux de gènes estimés, la valeur sélective des plantes qui ont incorporé le transgène dans leur patrimoine génétique conditionnera le devenir du transgène dans le paysage agricole.

Parmi les espèces de grande culture modifiées génétiquement et susceptibles d'être introduites en France, le colza est une des seules à pouvoir persister en dehors des champs cultivés. Cette espèce est en effet abondamment présente dans les bordures de champ (les populations sont alors dites hors-champs). Ces colzas échappés des champs, tout comme les repousses de colzas présentes dans les champs, risquent de poser à plus ou moins long terme des problèmes de désherbage lorsque des colzas portant des gènes de résistance aux herbicides sont mis en culture. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées quant à l'origine et à la dynamique des populations hors-champs. En zone de production, une partie importante de ces populations pourrait provenir de chutes à partir d'engins agricoles ou de bordures de champs cultivés en colza l'année précédente. À cette dispersion dans l'espace pourrait s'ajouter une dispersion dans le temps. Contrairement aux espèces apparentées sauvages, on n'observe pas de dormance chez le colza mais une dormance secondaire, dite latence, de plusieurs années. De nouvelles populations hors-champs pourraient donc apparaître suite à des levées de dormance secondaire. Enfin, en absence de perturbation, ces populations pourraient survivre par recrutement local. Selon l'importance respective de ces trois phénomènes, des conclusions très différentes pourront être tirées quant aux conséquences de la culture de colza transgénique. En effet, si toutes les populations hors-champs étaient issues de graines tombées d'engins de transport, cela signifierait que ces populations ne peuvent se maintenir et que l'on ne retrouverait plus de colza transgénique hors des champs quelques années après un arrêt de culture. Dans ce cas, la dissémination pourrait être considérée comme réversible. En revanche, les conséquences de la dissémination du transgène hors des champs pourraient être différentes si des graines généraient des populations plusieurs années après être tombées au sol, par levée de dormance et autorecruitment local. Ces populations hors-champs pourraient alors servir de relais du transgène vers d'autres champs cultivés et/ou poser des problèmes de persistance de plantes transgéniques dans l'éventualité de l'arrêt de ces variétés.

Dans ce cadre, notre objectif est de préciser l'origine et la dynamique de ces populations de colza hors-champs et ainsi, leur probabilité de persistance, ceci à l'échelle d'un agro-écosystème. Notre travail intègre collecte de données, modélisation et expérimentation.

MATERIEL ET METHODES

Une analyse rétrospective

Des populations de colza cultivées et hors-champs sont étudiées à l'échelle d'une petite région agricole d'environ 100 km², assez représentative de la culture du colza en France, et centrée autour d'un silo (Selommes, Loir-et-Cher). La démarche entreprise est une analyse rétrospective. En effet, la culture de colza a connu un certain nombre de reconversions variétales. La législation concernant le contenu des graines en acide érucique et glucosinolates a en effet changé dans les vingt dernières années et il est possible de discriminer les types variétaux anciens des plus récents. Les variétés anciennes présentent, en effet, des taux élevés de glucosinolates et d'acide érucique (types variétaux encore cultivés pour des besoins industriels) ; depuis ont été mises successivement sur le marché des

variétés sans acide érucique (types variétaux '0') qui ne sont plus cultivées depuis une dizaine d'années, puis sans acide érucique ni glucosinolates (types variétaux '00'). Enfin, à la fin des années 90, des variétés à forte teneur en acide érucique et faible teneur en glucosinolates (variétés 'Zéruca') ont été mises en culture (productions non alimentaires sous contrat). Ainsi, grâce à une enquête systématique menée auprès des agriculteurs de la région (qui fournit un historique des cultures de colza) et des prélèvements de graines, les types variétaux des colzas présents hors des champs sont mis en correspondance avec les types variétaux des colzas présents dans les champs les années précédentes. Depuis 1998, chaque champ et population hors-champs de la zone étudiée est localisé géographiquement au moyen d'un GPS à précision inframétrique. À l'intérieur de chaque population hors-champs et champ, des graines sont prélevées à maturité plante à plante. Les marqueurs des types variétaux sont déterminés en échantillonnant et analysant les deux composés dans les graines par analyse chromatographique. En plus du dosage chimique des graines, des profils isoenzymatiques des descendants des plantes échantillonnées permettent de confirmer les types variétaux et, dans certains cas, de descendre au niveau de la variété. Une méthode statistique basée sur des arbres de décision a été développée pour nous aider à cette discrimination (Rozenholc *et al.*, dans ce recueil). Une amélioration de la discrimination variétale devrait être aussi apportée par le développement de marqueurs microsatellites. Les enquêtes menées auprès des agriculteurs nous fournissent aussi des données précieuses concernant le trajet des récoltes et la gestion des bordures de champs. L'ensemble de toutes ces informations est réuni dans une base de données, qui sont traitées grâce à un système d'information géographique (SIG), ce qui nous permet d'étudier les origines et les possibilités de maintien des populations hors-champs (dispersion par les outils de récolte, dormance secondaire, autorecrutement).

Un modèle de dynamique des populations

Les données de terrain décrites ci-dessus sont utiles pour connaître l'origine des populations hors-champs et pour nous renseigner sur le fonctionnement général de ces populations au sein d'un paysage agricole. En revanche, ces données ne sont pas assez précises pour donner accès aux paramètres fins de la dynamique des populations de colza hors-champs c'est-à-dire les composantes de leur valeur sélective. La valeur sélective d'un génotype (appelée aussi fitness) est en effet définie comme le nombre de descendants laissés par les individus porteurs de ce génotype à la génération suivante. Elle dépend donc de deux caractéristiques des individus : leur viabilité (la probabilité de parvenir à l'état adulte) et leur fertilité (le nombre de descendants laissés par un adulte) auxquelles il nous est difficile d'accéder par une étude à l'échelle d'un paysage. Nous avons donc mis en place une étude de dynamique basée à la fois sur la modélisation du cycle des populations de colza hors-champs et sur des études de terrain.

Nous avons construit un modèle matriciel de dynamique des populations à l'échelle, pour l'instant, d'une population isolée (*Figure 1*) afin de préciser, par une analyse de sensibilité et d'élasticité, quels étaient les paramètres-clé de la dynamique des populations hors-champs. Ce type de modèle structuré en classes permet de calculer l'effectif des individus de chaque classe au temps $t+1$ à partir des individus présents au temps t par l'intermédiaire d'une matrice de passage dite de Leslie. Le taux de croissance (λ) est calculé comme la plus grande valeur propre de cette matrice. Ce modèle, pour l'instant paramétré avec les données disponibles dans la littérature, inclut une banque de graines, les perturbations du cycle liées à la fauche (les plants de colza étant encore susceptibles de fournir des graines après deux fauches successives) et il peut prendre en compte les deux types de sources de stochasticité que sont la stochasticité environnementale (probabilité de fauche et de traitement des bordures) et la stochasticité démographique.

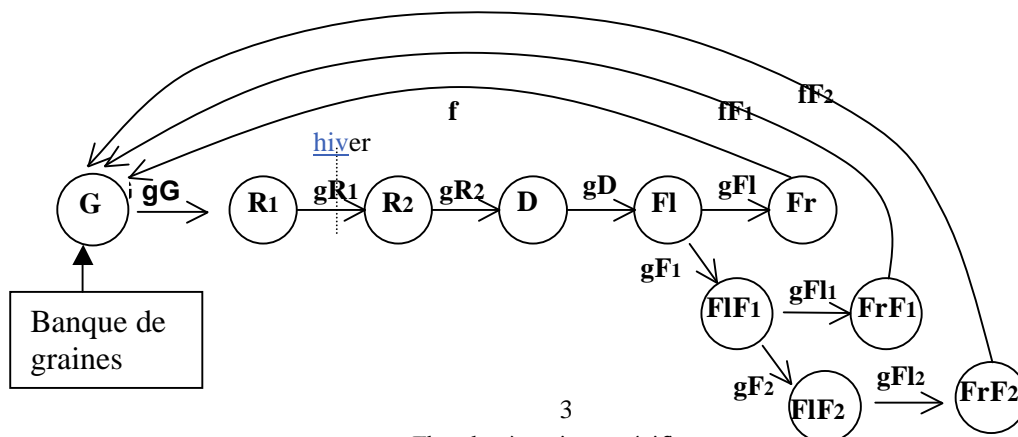


Figure 1. Modèle de dynamique de populations. Stades G : graine, R1 : rosette formée avant l'hiver ; R2 : rosette ayant vernalisé ; D : début de montaison ; Fl : plants fleuris ; Fr : plants portant des siliques ; FIF1 : plant fauché une fois ayant fleuri et pouvant redonner des graines (FrF1) ; FIF2 : plant fauché deux fois ayant fleuri et pouvant redonner des graines (FrF2). Les paramètres de passage d'un stade à l'autre correspondent à des taux de survie ($gR1$, $gR2$, gD et $gF1$), au taux de germination (gG) et à la quantité de graines produites (f). Le modèle de banque de graine est ici schématisé.

Notre but étant de pouvoir simuler *in fine* différents scénarios de maintien des populations avec un jeu de paramètres spécifiques des populations hors-champs, ce travail de modélisation est complété par un suivi de terrain mené en 2001 et 2002 dans la zone d'étude. Nous avons sélectionné 3 routes et 3 chemins sur lesquels ont été systématiquement repérées et étudiées toutes les populations de colza hors-champs rencontrées. Ces voies de transport ont été choisies en fonction de deux critères : leur répartition sur l'ensemble de la zone et leur situation contrastée, en particulier au niveau de leur différence de composition en 2000 (beaucoup de champs ; beaucoup de populations hors-champs ou situation mixte). Pour chaque plante de la population, nous avons noté son stade, sa taille, la population à laquelle elle appartient, ainsi que son environnement et son état sanitaire.

Une expérimentation en conditions contrôlées

Afin de comparer diverses composantes de la valeur sélective des descendants de plantes issues de champs et de populations hors-champs, nous avons aussi mené des expérimentations en conditions contrôlées. En effet, les plantes connaissent des situations contrastées selon leur provenance en terme de compétition interspécifique, de compétition intraspécifique et de tassement du sol. Notre expérimentation visait à déterminer si les différences observées sur le terrain étaient liées à des différences de milieu ou à une interaction génotype x milieu (résultats non présentés).

RESULTATS

Notre analyse rétrospective a permis de mieux préciser la part relative des différents processus impliqués dans l'origine, le maintien et la répartition spatiale des populations de colza hors-champs. Leur répartition spatiale une année sur l'autre nous indique que ces populations ne sont pas uniquement issues des champs situés à proximité les années précédentes : ceci implique un maintien par dormance et/ou par autorecrutement et une possible dispersion par les camions de récolte. D'une part, nous avons montré que certains types variétaux pouvaient persister plusieurs années (au moins 8 ans) après la fin déclarée de leur mise en culture dans la zone d'étude, ce qui valide la possibilité d'un maintien. D'autre part, nous avons mis en évidence des profils isoenzymatiques hybrides dans les champs et les populations hors-champs pouvant révéler des flux inter-champs et intra-bordure, mais ceci, compte tenu de la pression pollinique, n'exclut pas des flux entre populations hors-champs et champs. De plus, il semble qu'une part importante des événements de fondation de ces populations soit lié à la perte de graines lors du transport des récoltes vers le silo, la proportion de populations hors-champs étant plus importante près du silo. La part relative de ces différents processus est indiquée dans la *Figure 2*.

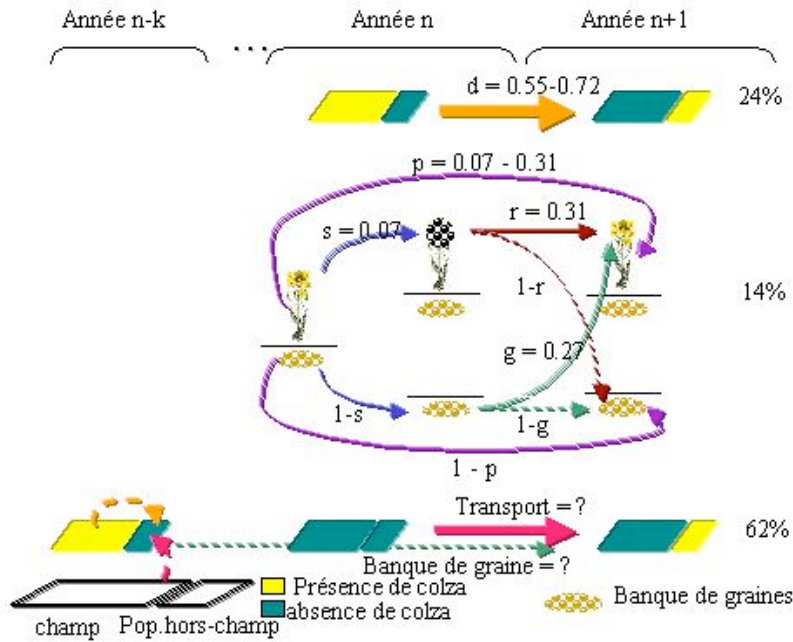


Figure 2. Représentation schématique des différents processus impliqués dans la structuration spatiale des populations hors-champs, des valeurs estimées des différentes probabilités de transition et de la part explicative de chacun des processus sur la structuration spatiale observée l'année n+1

d : dispersion des graines des champs aux populations hors-champs; s : taux de survie entre la floraison et la maturité; r : taux de recrutement local; g : taux de germination de la banque de graine; p : persistance des populations hors-champ, ($p = sr + (1-s)g$)

Par ailleurs, le modèle de dynamique des populations nous a permis de mettre en évidence le rôle prépondérant des paramètres d'histoire de vie des plantes non fauchées que sont, le taux de germination des graines, les taux de survie des rosettes et des plantes levées ainsi que leur fécondité, sur le maintien des populations hors-champs. La probabilité de première fauche et la probabilité de traitement herbicide jouent aussi un rôle sur leur maintien. Les données récoltées sur le terrain devraient nous permettre d'estimer correctement ces paramètres pour une gamme de génotypes et d'environnement variés. La banque de graines apparaît jouer un rôle crucial uniquement dans un contexte de stochasticité. Le modèle sera par la suite développé pour permettre de prendre en compte les flux de graines issus des populations voisines (modèle en métapopulation), ce qui permettra éventuellement d'étudier la dispersion et le maintien de génotypes particuliers. En outre, il faudra modifier certains paramètres du modèle existant lorsque nos études de terrain permettront de les estimer plus précisément. Si cette estimation est trop difficile (par exemple paramètres de la banque de graines), il faudra utiliser une gamme de variation de ces paramètres.