

IMPORTANCE DE LA CONNAISSANCE DES DISPERSIONS INDIVIDUELLES ESTIMÉES SUR DE PLUS LONGUES DISTANCES

IMPORTANCE OF DISPERSAL TAIL CHARACTERISTICS

E. KLEIN ^(1, 2), **C. LAVIGNE** ⁽²⁾, **C. LAREDO** ⁽³⁾, **P.H. GOUYON** ⁽²⁾

(1) UMR 518 INRA INA P-G, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris cedex 05

(2) Laboratoire ESE, CNRS/Université Paris-Sud, UMR 8079, Bât 362, 91405 Orsay Cedex

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

RESUME

De nombreuses études expérimentales et théoriques se sont attachées à décrire la dispersion du pollen à courtes et moyennes distances (moins de 100 m en général), que ce soit en milieu continu (la surface considérée est couverte de manière homogène par l'espèce considérée) ou lors de l'étude de l'effet de discontinuités (surfaces non cultivées ou couvertes par une autre espèce) sur la dispersion du pollen. Ces études sont fondamentales lorsque l'on cherche à comprendre et prédire les taux de pollinisation croisée entre deux champs voisins ou les taux de pollution génétique engendrés par des plantes indésirables au sein d'une parcelle ou à proximité.

Cependant, que ce soit dans une optique de ségrégation de filières par une spatialisation des variétés ou pour des questions de biologie des populations relatives aux flux de gènes entre champs et populations hors-champs ou sauvages, il devient nécessaire de comprendre les flux de gènes à l'échelle plus large d'un paysage agricole (de l'ordre de quelques kilomètres). Il est donc nécessaire de travailler sur les possibilités d'extrapolation à

l'échelle du paysage des fonctions de dispersion obtenues en milieu continu pour les courtes et moyennes distances. Nous présentons donc ici quelques travaux qui explorent les propriétés des queues de fonctions de dispersion.

Ces travaux sont basés sur la dispersion du pollen de colza pour laquelle des fonctions de dispersion ont été obtenues par ajustement sur des données expérimentales (INRA Rennes). Nous présentons ces données et les ajustements réalisés dans la première partie. Des prédictions de taux de pollinisation croisée ont alors été réalisées en extrapolant les fonctions obtenues à de plus grandes distances (300 m) et confrontées à des données obtenues par le CETIOM (Partie 2). Enfin, des modèles à l'échelle du paysage permettent de comprendre l'importance du poids de la queue de dispersion sur le mélange des pollens provenant de différentes sources. En particulier, le fait que la fonction de dispersion ait une queue à décroissance plus lourde que la dispersion exponentielle à un effet bien plus fondamental que la distance moyenne de dispersion (Partie 3).

SUMMARY

Pollen dispersal over short and intermediate distances (generally less than 100m) has been the topic of numerous experimental and theoretical studies (Eastham & Sweet, 2002). Particular importance has been given to the intra-field dispersal (i.e. homogeneous canopy and distances around 100m) and to the effects of discontinuities in the canopy (non cultivated areas, or areas cultivated with non-studied species). A precise description of intermediate distance dispersal and a better understanding of gap effects on pollen dispersal are necessary to predict the cross-pollination rates between two close fields or the genetic pollution within a field that originates from undesired plants (cultivated, feral or wild) in the vicinity.

However, it has become relevant to understand pollen dispersal on the larger scale

of agricultural landscapes (distances of several kilometers). This is true in agronomy for issues relative to GM and non GM co-existence by defining spatial patterns of fields grown with different varieties, as well as in population biology for issues relative to gene flow between fields and feral or wild populations. Thus, it is necessary to work on the means to extrapolate the dispersal functions fitted to experimental data collected in an homogeneous canopy and only over intermediate distances in order to apply them to a broad range of distances and situations. In this paper, we present concepts to investigate the role and importance of long-distance dispersal regarding mainly the properties of dispersal function tails.

AJUSTEMENT DE MODELES DE DISPERSION SUR LES DONNEES DE DISPERSION DU POLLEN DE COLZA

Données expérimentales

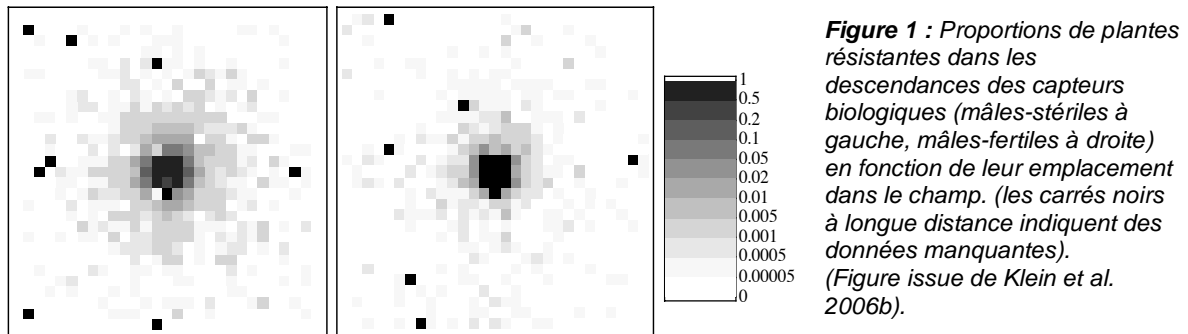
L'expérimentation sur le colza a été réalisée en 1995 à l'INRA de Rennes dans un champ de 90 m x 90 m de colza "classique" sensible à un herbicide en utilisant une parcelle centrale de 9 m x 9 m de colza transgénique résistant à cet herbicide. Les descendances de 841 capteurs (3 plantes) mâles-stériles et 841 capteurs (3 plantes) mâles-fertiles (répartis sur un maillage régulier de pas 3 m x 3 m) ont été testées pour rechercher la présence du transgène de résistance. Les proportions de descendants résistants aux différents points du maillage sont représentées à la *Figure 1*.

AJUSTEMENT DE FONCTIONS DE DISPERSION SUR DES DONNEES A MOYENNE DISTANCE

En notant la faible anisotropie dans ces données de dispersion, trois modèles de fonctions individuelles de dispersion du pollen ont été considérés (*Tableau 1*) : un modèle exponentiel (e), un modèle géométrique (g) et un modèle exponentiel-puissance (ep)

L'ajustement de ces modèles sur les données observées se fait en prenant en compte les positions de toutes les plantes émettrices de pollen (résistantes et sensibles) et en introduisant de plus un paramètre b , modélisant la dispersion à très courte distance, un paramètre m modélisant une différence relative de production de pollen entre une plante sensible et une plante résistante ainsi qu'un paramètre s modélisant l'autofécondation. L'estimation des paramètres de la fonction de dispersion et des paramètres b , m et s est réalisée en ajustant simultanément les prédictions pour les capteurs mâles-stériles et les capteurs mâles-fertiles sur les observations correspondantes et en utilisant la méthode de maximum de vraisemblance pour un modèle d'observations binomiales.

RESULTATS



Les paramètres estimés pour les trois modèles considérés sont donnés dans le tableau suivant. Le critère de vraisemblance permet de constater que le modèle (ep) est celui qui décrit le mieux les données, mais le modèle (g), qui a un paramètre de moins s'ajuste presque aussi bien. Le modèle (e) est nettement moins bon, essentiellement car il sous-estime la dispersion à longue distance (résultats non présentés).

Modèle	Fonction de dispersion	-Ln	a	b	c	m	s
(e)	$\gamma_e(x,y)=K_e \exp(-d/a)$	7236	0.284	0.172	-	1.83	0.64
(g)	$\gamma_g(x,y)=K_g d^{-a}$	5588	3.05	0.062	-	1.91	0.63
(ep)	$\gamma_{ep}(x,y)=K_{ep} \exp(-d^b/a)$	5582	15.8	0.026	0.14	1.90	0.63

Tableau 1. Expressions des différents modèles pour la fonction de dispersion (où $d=\sqrt{(x^2+y^2)}$), valeurs estimées des paramètres et valeur de la log-vraisemblance des modèles (Plus (-Ln) est faible, meilleur est l'ajustement).

PREDICTIONS DE POLLINISATIONS CROISEES A LONGUE DISTANCE

Situation expérimentale simulée

Un résultat des parcelles inter-instituts concernant trois parcelles de colzas transgéniques résistants à trois herbicides (Liberty, Round-Up et Oxytril) d'une surface de 1/3 ha chacune nous a été fourni par le CETIOM. À 200 m de là se trouvait un champ de colza classique. Après la récolte, les repousses de colza de ce champ ont été traitées à l'herbicide sur 9 placettes de 15 m² pour chacun des 3 herbicides. Environ 600 000 repousses ont été ainsi pulvérisées. Parmi celles-ci, 5 se sont révélées résistantes à un des herbicides, attestant de 5 fécondations par du pollen provenant des placettes de colza transgénique.

Dans un premier temps, les prédictions de taux de pollinisations croisées sur ce dispositif ont été réalisées avec la fonction de dispersion géométrique ajustée sur les données de l'expérimentation de Rennes, car celle-ci était la plus satisfaisante. Nous n'avons donc pas modélisé de modification de la dispersion liée au paysage entre les parcelles transgéniques et le champ de colza classique.

Des prédictions ont ensuite été réalisées avec les trois modèles de dispersion (exponentiel, exponentiel-puissance et géométrique), à la fois avec les valeurs de paramètres obtenues par ajustement sur les données de Rennes (Tableau 1), mais aussi avec des valeurs autour de ces estimations, afin d'appréhender la sensibilité de ces prédictions aux valeurs des paramètres.

RESULTATS

Le modèle de dispersion géométrique ajusté sur les données de l'expérimentation en champ à Rennes (g) avec les valeurs des paramètres a et b données dans le *Tableau 1* prédit une espérance de 5.80 plantes résistantes, ce qui est très satisfaisant. Une prédiction aussi proche de la valeur observée est d'autant plus surprenante que le modèle a été ajusté sur une gamme de distances relativement étroite (entre 0 et 50 m) en comparaison à la distance effectivement considérée dans cette validation (200 m) et que le modèle était adapté à une dispersion en milieu continu (une surface couverte uniquement par l'espèce considérée) et non pas à un environnement hétérogène (zones sans culture, forêt...).

Ce résultat est particulièrement encourageant dans la mesure où la sensibilité des prédictions aux paramètres et au choix du modèle est très importante et se mesure en ordres de grandeur : le modèle (ep) ajusté sur les données de Rennes prédit une espérance de 0.321 plantes résistantes alors que le modèle (e) ajusté prédit une espérance de 10^{-30} ! De la même manière, les prédictions pour le modèle géométrique avec différentes valeurs de paramètres varient entre 10^{-3} et 10^{+3} .

EFFET DE LA QUEUE DE DISPERSION SUR LA DIVERSITE SPATIALE DU NUAGE POLLINIQUE

Dans ce qui précède, il est évident que le choix d'un modèle de dispersion s'avère crucial dans la prédiction de taux de pollinisations croisées à longues distances, nous proposons donc deux modèles simples permettant de mieux comprendre l'importance de la forme de la queue de distribution. Ces deux modèles et leurs implications permettent de proposer des expérimentations particulièrement adaptées à l'estimation de cette queue de distribution.

MODELE SIMPLE A DEUX SOURCES

Dans un espace unidimensionnel, considérons deux sources de pollen ponctuelles A et B, localisées en x_A et x_B (avec $x_A < x_B$). Chaque source disperse du pollen autour d'elle-même suivant une fonction individuelle de dispersion γ , et les deux sources produisent la même quantité de pollen. Nous nous intéressons alors à la fonction $\pi_A(x)$, la proportion de pollen issu de A dans le nuage pollinique aux différents points x de l'espace. Elle est donnée par la formule :

$$\pi_A(x) = \frac{\gamma(x - x_A)}{\gamma(x - x_A) + \gamma(x - x_B)}$$

L'étude mathématique de cette fonction et en particulier de son comportement quand x tend vers $+\infty$ a permis de montrer qu'il existe trois grands types de fonctions de dispersion γ qui se caractérisent par des comportements très différents pour la diversité du nuage pollinique (mesurée par $\pi_A(x)$, *Figure 2*) :

- si γ est une fonction à queue lourde ("fat-tailed function"), c'est-à-dire une fonction présentant une décroissance plus lente que les fonctions exponentielles, alors $\pi_A(x)$ est croissante quand x varie de x_B vers $+\infty$, et converge vers $\frac{1}{2}$.
- si γ est une fonction à queue légère ("light-tailed" function), c'est-à-dire une fonction présentant une décroissance plus rapide que les fonctions exponentielles, alors $\pi_A(x)$ est décroissante quand x varie de x_B vers $+\infty$, et converge vers 0.
- si γ est une fonction exponentielle alors $\pi_A(x)$ est constante quand x varie de x_B vers $+\infty$, et prend une valeur strictement comprise entre 0 et $\frac{1}{2}$.

On pourrait penser que deux sources sont perçues à longue distance comme une seule source composée d'un mélange des deux types de plantes (conduisant à un nuage pollinique contenant moitié/moitié des deux types de pollen). Les résultats de ce modèle signifient que seules les fonctions à queue lourde (par exemple géométriques ou exponentielle-puissance avec $c < 1$) conduisent à cette propriété. Au contraire, pour des fonctions exponentielles ou à queue légère (par exemple gaussiennes ou exponentielle-puissance avec $c > 1$), une source peut en cacher une autre...

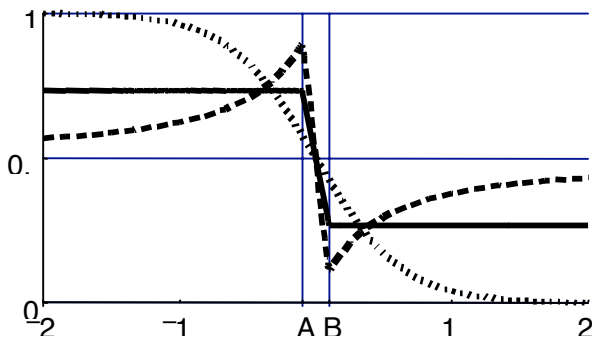


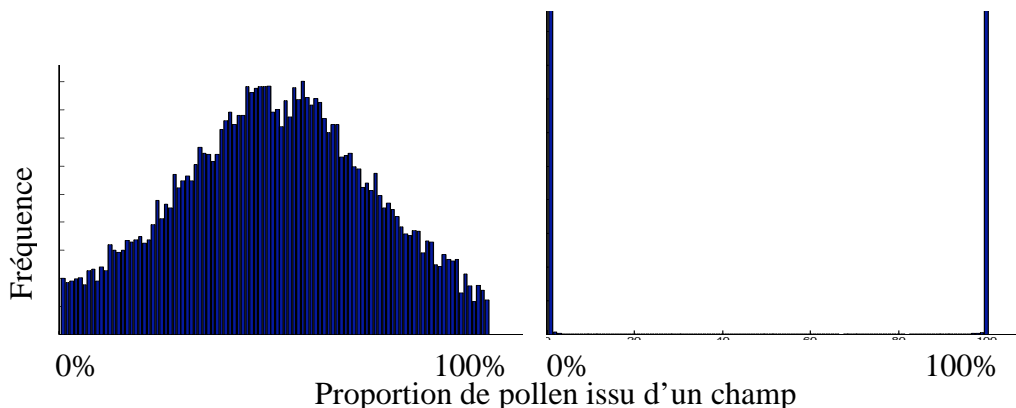
Figure 2. Proportion de pollen issu de A dans le nuage pollinique en fonction de la position x pour des fonctions (i) exponentielle (trait plein), (ii) gaussienne (pointillés) et (iii) géométrique (tirets). Les trois fonctions choisies ont la même distance moyenne de dispersion. (Figure issue de Klein et al., 2006a).

MODELE DE PAYSAGE BI-DIMENSIONNEL

Pour étudier plus précisément la diversité du nuage pollinique lorsqu'un grand nombre de sources y contribue, nous avons construit un modèle de dispersion de pollen à l'échelle d'un paysage agricole pour étudier la composition des nuages polliniques que pourraient recevoir des populations hors-champs ou des populations de plantes sauvages apparentées pour une espèce cultivée telle que le colza. Dans ce modèle, les champs sont supposés être des sources ponctuelles et deux types de champs (OGM et non OGM) ont été placés aléatoirement dans un paysage carré. Ces sources dispersent toutes la même quantité de pollen suivant la même fonction de dispersion individuelle. De multiples "populations", se comportant comme des puits à pollen ont été réparties aléatoirement sur le paysage et l'on s'intéresse à la proportion de pollens issus d'un champ OGM dans le nuage pollinique de ces « populations ».

On obtient alors deux types de résultats suivant que l'on utilise une fonction de dispersion géométrique ou exponentielle (Figure 3). Avec une fonction géométrique, la distribution des proportions de pollens issus d'un champ OGM reçus par les puits à pollen est unimodale centrée sur $\frac{1}{2}$ (la proportion de champs OGM dans le paysage), traduisant le fait que la majeure partie des champs contribue au nuage pollinique de chaque puit à pollen. Pour une fonction exponentielle, cette distribution est constituée de deux pics en 0 et 100 %, montrant que seul le champ le plus proche d'une population (qui est OGM dans un cas sur deux) contribue à son nuage pollinique.

Figure 3. Distributions des proportions de pollen issu de champs OGM dans les puits à pollen répartis aléatoirement dans le paysage. Distributions obtenues en faisant 100 répétitions de paysages de 5 km x 5 km contenant 30 champs OGM, 30 champs non OGM et 200 "populations-puits"



L'ajustement et la validation des fonctions de dispersion sur des données expérimentales à courte ou longue distance semblent donc suggérer que la fonction de dispersion individuelle à utiliser dans des simulations devrait avoir une décroissance de type géométrique, alors que des fonctions à décroissance exponentielle sont généralement proposées dans la littérature. Nos résultats sur l'impact du type de fonction de dispersion sur la diversité du nuage pollinique soulignent que c'est le choix du type de fonction de dispersion (et non la distance moyenne parcourue par le pollen) qui est essentiel car différents types de fonctions conduiront à des prédictions qualitativement différentes, en particulier à longue distance.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Clark J.S., 1998. Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and paleorecord. *Amer. Naturalist*, 152, 204-224
- Gliddon C.J. Relevance for transgenic crops. In "*Gene flow and agriculture*", Lutman P.J.W. Ed., pp. 49-56 (British Crop Protection Council, University of Keele, 1999).
- Klein E. K., Lavigne C., Gouyon P. H., 2006a. Mixing of propagules from discrete sources at long distance: comparing a dispersal tail to an exponential, *BMC Ecology*, 6:3, 20 Feb 2006.
- Klein E. K., Lavigne C., Picault H., Renard M., Gouyon P. H., 2006b. Pollen dispersal of oilseed rape: estimation of the dispersal function and effects of field dimension. *J. Appl. Ecol.* 43, 141-151.
- Klein E., 2000. *Estimation de la fonction de dispersion du pollen. Application à la dissémination de transgènes dans l'environnement*. Thèse de l'Université Paris XI – Orsay, 80 p + annexes.
- Lavigne C., Klein E., Vallée P., Pierre J., Godelle B., Renard M., 1998. A pollen dispersal experiment with transgenic oilseed rape. Estimation of the average pollen dispersal of an individual plant within a field. *Theor. appl. Gen.*, 96, 886-896.