

EVALUATION DE L'IMPACT ENVIRONNEMENTAL : Vers une compréhension de la dynamique des populations de colza « échappées » des cultures à l'échelle d'une région agricole

ENVIRONMENT IMPACT STUDIES: Towards an understanding of the dynamics of colza populations that have "escaped" from large-scale cultivation in an agricultural region

Oléagineux, Corps Gras, Lipides. Volume 7, Numéro 4, 324-8, Juillet - Août 2000, Dossier : "OGM: expertise et décision publique"

Auteur(s) : Fabrice-Del PESSEL, Jeanne LECOMTE, Ecologie, Systématique et Évolution, CNRS-UPR-ESA 8079, Bâtiment 362, Université Paris Sud-Orsay, 91405 Orsay Cedex, France.

Résumé : Dans le cadre des études de risques agro-environnementaux, comme dans celui de la mise en place de stratégies de gestion des cultures transgéniques (par exemple la segmentation des filières de production OGM/non OGM), s'il est indispensable de quantifier les différents processus d'échappement des transgènes depuis les parcelles cultivées (flux de pollen et/ou de graines), il est également nécessaire de déterminer leurs potentialités de maintien en dehors des parcelles cultivées (aptitudes écologiques des hybrides interspécifiques et/ou de la plante dans des environnements hors des parcelles cultivées). En effet, des populations, dans lesquelles seraient présents un ou plusieurs transgènes, seraient susceptibles de se comporter comme des réservoirs et/ou des relais de pollutions génétiques entre deux filières de production avec et sans OGM. À plus long terme, la connaissance des processus gouvernant la dynamique et la persistance de ces populations s'avère indispensable pour une gestion efficace des différentes situations de crise possibles (sanitaire, écologique ou agronomique), en particulier pour déterminer la durée des suivis après un arrêt éventuel des cultures transgéniques.

Summary: Assessment and management of risks associated to transgenic crops cultivation require a quantification of the various processes involved in the spread and persistence of transgenes outside of cultivated fields. Oilseed rape (*Brassica napus* L. ssp *oleifera*) is a "sensitive" crop since it can cross, more or less easily, with wild relatives and can colonise natural or semi-natural habitats in the vicinity of the cultivated fields. The persistence of feral plants outside of fields is an important component of risk assessment and management since feral populations could be reservoir and/or corridors for genetic pollution between GM and GM-free productions. At the scale of an agricultural landscape, we performed a study (collaborating with CETIOM and INRA) to determine spatial distribution and dynamics of feral populations. This study shows (i) that relict plants of now unmarketable cultivars persist at least 8 years after their last cultivation (likely in the seed-bank), (ii) that feral populations persist also by local recruitment and (iii) that the spatial distribution of feral populations is partially related with carrying traffic of harvests from fields towards the silo.

Keywords: risk assessment, oilseed rape, transgene, seed dispersal, feral population.

Persistence des transgènes en dehors des parcelles

Les questions relatives à la persistance de transgènes hors des parcelles ne se posent toutefois que lorsque des espèces sauvages sexuellement compatibles avec l'espèce cultivée sont présentes dans les zones de culture (hybridations interspécifiques possibles) et/ou lorsque l'espèce cultivée elle-même est capable de coloniser des environnements naturels ou semi-naturels. Parce qu'il est généralement admis que les plantes cultivées, sélectionnées pour leur adaptation à un environnement anthropisé, sont incapables de survivre dans d'autres environnements [1], les études portant sur les potentialités de maintien des transgènes hors des parcelles se sont dans un premier temps focalisées sur les hybridations interspécifiques entre les espèces cultivées et leurs apparentées sauvages. On peut citer pour exemples les travaux sur le colza [2, 3], la betterave [4, 5], le riz [6] ou encore le blé [7, 8]. Cependant, on constate que le degré de domestication peut plus ou moins moduler cette mauvaise adaptation lorsque certaines conditions environnementales sont réunies. On recense par exemple 14 espèces cultivées s'étant totalement ou partiellement adaptées à des environnements naturels ou semi-naturels en Grande-Bretagne [9].

Cas particulier de la culture du colza

Lorsqu'il s'agit d'illustrer les différences de potentialités d'échappement et de persistance des transgènes en dehors des parcelles, on compare généralement deux espèces : le maïs (*Zea mays* ssp. *mays*) et le colza (*Brassica napus* ssp. *oleifera*). Le maïs, espèce fortement domestiquée, en particulier pour la non-caducité des grains et l'absence de dormance de ces derniers, est incapable de coloniser des environnements autres que la parcelle. De plus, l'absence d'espèces sauvages sexuellement compatibles avec le maïs dans nos régions tempérées rend impossible la persistance d'un transgène au sein de populations sauvages. À l'opposé, le colza, espèce présentant un syndrome de domestication moins marqué pour ces caractères de caducité et de dormance des graines, est lui capable de se maintenir hors des parcelles sous forme de populations « échappées » des cultures. De plus, dans les principales régions de production, et en particulier en Europe du Nord, de nombreuses espèces de crucifères sauvages (mauvaises herbes ou non) peuvent se croiser avec le colza, rendant possible la persistance de transgènes dans ces populations sauvages.

Hybridations interspécifiques et persistance dans les populations sauvages

Les potentialités d'hybridations entre le colza et différentes espèces de crucifères (sauvages et cultivées) ont fait l'objet de nombreuses études (pour une synthèse [2]). Les taux d'hybridations varient considérablement d'une espèce à l'autre et en fonction du sens de croisement considéré. Les hybrides interspécifiques ou intergénériques présentent généralement des valeurs sélectives plus faibles que les parents sauvages, qu'elles soient mesurées par la survie et la reproduction [10, 11], sur la dormance des graines [12-14] ou sur le développement végétatif [15]. Après plusieurs générations de rétrocroisements, les plantes retrouvent des valeurs sélectives [14, 16] et des structures chromosomiques, par élimination des chromosomes surnuméraires [11, 16], comparables à celles des parents sauvages. Dans certains cas, la présence d'un transgène (résistance au glufosinate) ne réduit pas la valeur sélective des plantes partiellement introgressées rendant ainsi possible son maintien même en absence de pression de sélection (traitement herbicide [16]). Si,

pour d'autres caractères transgéniques comme des résistances aux insectes ou aux pathogènes, de telles études n'ont pas été réalisées, il est toutefois très probable que de tels transgènes, fortement sélectionnés, puissent se maintenir facilement dans des environnements naturels ou semi-naturels.

Persistence au sein de populations échappées des cultures

Le colza présentant la particularité de pouvoir coloniser des environnements comme des bords de routes, des talus ou des friches, il est très fréquent d'observer des plantes en fleurs au début du printemps que ce soit en bordure d'axes routiers importants comme des autoroutes [17] ou le long de routes et chemins secondaires dans les zones de productions de colza [18, 19]. Comme la plupart des espèces de crucifères annuelles ou bisannuelles, le colza est une espèce dite pionnière, peu compétitive lorsque des espèces d'herbacées pérennes s'installent dans les successions [20], en particulier lorsque ce sont des graminées [19]. Les performances du colza dans ces environnements plus ou moins régulièrement perturbés sont réduites. Le rapport du nombre de graines récoltées sur le nombre de graines semées peut être de 4 à 40 fois plus faible dans ces environnements que dans les parcelles [17]. De plus, comme la majorité des espèces cultivées, le colza présente des taux de survie et de dormance des graines très réduits en comparaison à ceux observés chez des espèces de crucifères sauvages apparentées comme la moutarde des champs (*Sinapis arvensis*), la ravenelle (*Raphanus raphanistrum*) ou la roquette batarde (*Hirschfeldia incana*) [12, 20-22]. Des études comparées ont été réalisées entre des lignées transgéniques et des lignées non transformées. Il apparaît que, en l'absence de pression de sélection, une résistance aux insectes diminue la valeur sélective des plantes de colza modifiées [19] alors qu'une tolérance à un herbicide ne modifie pas le comportement écologique des plantes transformées [20]. De tels résultats ne peuvent cependant être directement exploités si les processus gouvernant la dynamique et la dispersion des populations échappées des cultures ne sont pas connus. En effet, une augmentation de valeur sélective chez des plantes exprimant une résistance aux insectes n'augmentera leur potentialité d'invasion que si ces dernières sont capables de disperser leurs graines efficacement et donc de coloniser de nouveaux environnements. À l'opposé, une légère réduction de valeur sélective peut être sans effet sur les potentialités invasives d'une espèce si cette dernière présente à la base une forte aptitude invasive comme une fécondité élevée et/ou une dispersion efficace des graines [23]. Notre aptitude à déterminer si un caractère transgénique peut augmenter le potentiel invasif du colza dépendra donc de notre capacité à identifier et quantifier les différents mécanismes à l'origine de ces populations échappées des cultures.

Dynamique des populations de colza échappées des cultures

Une première approche de la dynamique des populations de colza échappées des cultures a été entreprise en 1994 par une équipe anglaise le long d'une autoroute menant à une usine de trituration de la graine [17]. Cette étude, fondée sur des mesures de densités de plantes, montre que la présence de ces populations de colza s'explique, au moins en partie, par des apports réguliers de graines tombées des camions de transport de semences depuis les lieux de stockage après récolte jusqu'à l'usine de trituration. Si de façon générale, en absence de perturbation, ces populations de colza sont vouées à disparaître au bout de 2 à 4 années par exclusion compétitive, sur certaines placettes les plantes se maintiennent pendant les deux années d'étude. Ce résultat suggère que, dans certaines conditions, des populations de colza sont capables de résister à l'envahissement par des herbacées pérennes. À l'opposé, certains sites semblent défavorables à l'établissement de populations de colza et plus d'un tiers des placettes sont soumises à des régimes

d'apparition/disparition de populations de colza. Enfin, la présence de champs de colza au voisinage des placettes ne semble pas influencer le nombre de plantes observées au sein de celles-ci. Cette étude est remarquable non seulement parce qu'elle est l'une des rares à s'intéresser à la dynamique d'une espèce cultivée dans des environnements semi-naturels mais aussi parce que ses conclusions vont à l'encontre de l'idée préconçue suivant laquelle les plantes spontanées de colza seraient exclusivement issues des champs voisins cultivés l'année précédente. Toutefois, l'échelle d'observation (plus de 380 km de bords de route) comme les critères retenus (densités estimées de plantes dans les placettes) rendent difficile une étude fine des différents facteurs impliqués dans la dynamique de ces populations présentes hors des champs. Pour définir des stratégies d'isolement entre filières de production comme pour proposer des méthodologies de gestion à long terme, il est en effet indispensable de connaître les composantes de la dynamique des populations de colza échappées des cultures (*figure 1*).

Définir des méthodologies d'observation

Puisque la présence de ces populations de colza s'explique en partie par des processus liés aux activités humaines (transport des récoltes), il est donc nécessaire de mettre en place des protocoles d'observations à des échelles où de tels mécanismes peuvent être caractérisés (paysage agricole). Il est également nécessaire de pouvoir caractériser chacune des sources potentielles de graines (champs de production, jachères industrielles) pouvant être à l'origine des populations échappées et, bien entendu, les plantes présentes dans ces populations. Enfin, tenter de déterminer le rôle éventuel de la banque de graines dans la persistance des populations de colza échappées suppose une connaissance de l'histoire de la culture du colza. Au bilan, il s'agit donc de définir une zone d'observation permettant de considérer des processus de dispersion de graines à longue distance (transport des récoltes) et à l'échelle de laquelle il est possible de caractériser en routine les plantes échappées (localisation et typage) et de construire rétrospectivement l'historique de la culture du colza. L'échelle définie par un paysage comprenant l'ensemble des champs dont la récolte est envoyée à un silo de stockage apparaît comme un bon compromis pour mettre en place ces trois types d'approches.

Dynamique à l'échelle d'un silo de récolte

Une étude des populations de colza échappées de culture a donc été entreprise en 1996 à l'échelle d'une petite région agricole de 100 km² centrée sur un silo de récolte (Commune de Selommes, département du Loir-et-Cher, région Centre), en collaboration avec le CETIOM et l'INRA. À cette échelle, trois types d'approches complémentaires ont été utilisés afin de caractériser le plus précisément possible la structure spatiale des sources potentielles de graines (champs de colza) et des populations de colza échappées des cultures ainsi que les processus susceptibles d'être à l'origine de cette structuration (pratiques agricoles et biologie des populations échappées). Il s'agit :

- d'enquêtes rétrospectives auprès des agriculteurs ;
- d'une localisation spatiale des parcelles et des populations de colza à floraison puis à maturité des graines ;
- d'un typage génétique des plantes à partir d'échantillons de graines prélevés dans les populations échappées et dans les champs.

Enquêtes rétrospectives

En 1999 et 2000, en collaboration avec le CETIOM, l'ensemble des agriculteurs susceptibles de posséder des parcelles dans la zone d'étude ont été interrogés. Les agriculteurs devaient préciser rétrospectivement :

- pour chaque année, la surface, la variété et la référence cadastrale (localisation) de leurs parcelles cultivées en colza ;
- la nature des semences utilisées (semences certifiées, semences de ferme) ;
- pour chaque parcelle, le trajet emprunté par les engins agricoles pour transporter la récolte jusqu'au lieu de stockage (silo de Selommes, autres silos, fermes...) ;
- la nature des engins de récolte (personnels, collectifs) et l'état de leur matériel de transport (étanchéité des remorques, bâchage).

De manière générale, les agriculteurs ayant répondu à l'enquête n'ont pu fournir d'informations antérieures à 1993, année de la première déclaration PAC, adoptée par la Communauté Européenne en 1992. À partir des références cadastrales fournies par les agriculteurs, les parcellaires partiels de la culture du colza autour de Selommes ont été reconstruits pour chaque année de culture entre 1993 à 2000.

L'ensemble de ces résultats d'enquête ont été intégrés à une base de données *Colza* (logiciel *PostgreSQL*, v.6.5.2.) mise au point par l'INRA et le CETIOM. Afin d'optimiser son utilisation, cette base de données a été couplée à un logiciel SIG (système d'information géographique, logiciel *ArcView*, v.3.2.).

Répartition spatiale des populations échappées et des champs

Pendant les campagnes de terrain 1996 et 1997, les principaux axes routiers menant au silo de Selommes ainsi que quelques axes périphériques ont été parcourus et les positions des champs et des populations échappées reportées sur une carte IGN au 1/25 000. Cette méthodologie s'est avérée rapidement trop imprécise, en particulier pour tenter de caractériser la persistance des populations échappées d'une année sur l'autre. À partir de 1998, un système GPS a été utilisé permettant ainsi de localiser ces populations avec une précision avoisinant le mètre. Cet outil a également permis d'augmenter considérablement l'effort d'échantillonnage dans la région d'étude. En 1999 et 2000, toutes les routes praticables ont été parcourues de même qu'une grande partie des chemins agricoles. La *figure 2* illustre la structuration spatiale des populations échappées et des champs (parcellaire reconstruit à partir des enquêtes) pour l'année 1999.

À l'exception de la première campagne de terrain (1996), un premier repérage a systématiquement été effectué pendant la période de floraison du colza. En 1999 et 2000, les densités des populations spontanées au moment de ce repérage ont été estimées. À partir de 1999, l'état des routes sur les bords desquelles se trouvaient des populations échappées de colza a été précisé : routes goudronnées 1 ou 2 voies, chemins de terre. En 2000, les stades de floraison des plantes échappées des cultures et des champs ont été déterminés de même que l'état des bords de routes (non fauchés, fauchés et/ou traités chimiquement...). L'ensemble de ces localisations ainsi que toutes

leurs caractéristiques associées ont également été intégrées à la base de données *Colza*.

À partir des répartitions spatiales des populations de colza échappées des cultures (à floraison et à grenaison), de celles des champs de colza et de leurs distances respectives au silo de récolte, des algorithmes sont actuellement développés afin de quantifier la part relative des différents processus pouvant expliquer la structuration spatiale des populations échappées (*figure 1*), à savoir :

- la dispersion locale de graines depuis un champ vers sa bordure au moment de la récolte ;
- la persistance de populations échappées par autorecrutement local (production de graines) ou par levées de dormances tardives (banque de graines du sol) ;
- la dispersion des graines au moment du transport des récoltes depuis les champs jusqu'au silo de stockage.

Les premiers résultats indiquent que la structuration spatiale des populations échappées s'explique principalement par une dispersion locale de graines des champs vers leurs bordures mais aussi par des apports réguliers de graines issues des camions de transport des récoltes jusqu'au silo de stockage.

Typage des plantes de colza

La culture du colza à usage alimentaire a connu deux grandes reconversions : un abaissement des teneurs en acide érucique dans les graines au début des années 70 (variétés « simple zéro »), puis une réduction de la teneur en glucosinolates dans les graines à la fin des années 80 (variétés « double zéro »). En parallèle, les variétés dites « éruciques » à fortes teneurs en acide érucique et en glucosinolates sont toujours cultivées (environ 15 % des surfaces emblavées en France chaque année) pour des usages industriels. Cette culture industrielle est actuellement en cours d'évolution avec l'abandon de la variété *Gaspard* et la mise en culture de la variété *Zéruca* (fortes teneurs en acide érucique et faibles teneurs en glucosinolates, *figure 3*). Ainsi, les teneurs respectives de ces deux composés chimiques dans les graines de colza sont des marqueurs chronologiques très intéressants, en particulier pour tenter de caractériser une éventuelle persistance d'anciens types cultivés au sein de populations de colza échappées des cultures.

Deux analyses ont donc été conjointement réalisées à partir de graines récoltées sur les plantes échappées mais également dans les champs de colza : une analyse chimique par chromatographie pour doser respectivement les teneurs en glucosinolates et en acide érucique des graines et une analyse isoenzymatique sur des germinations en serre visant à valider les interprétations des analyses chimiques. Ces deux types d'analyses, une fois combinés, permettent de discriminer de façon robuste les différents types cultivés, à savoir les variétés « simple zéro » (*ac. éru* $\frac{3}{4}$ 5 % et *gls* \geq 60 $\mu\text{mol/g}$), « double zéro » (*ac. éru* $\frac{3}{4}$ 5 % et *gls* $\frac{3}{4}$ 40 $\mu\text{mol/g}$), « érucique » *Gaspard* (*ac. éru* \geq 30 % et *gls* \geq 60 $\mu\text{mol/g}$) et « érucique » *Zéruca* (*ac. éru* \geq 30 % et *gls* $\frac{3}{4}$ 40 $\mu\text{mol/g}$).

Les résultats de typage des plantes de colza échappées des cultures montrent que d'anciens types variétaux (« simple zéro ») ont persisté au moins pendant 8 années après l'arrêt de leur culture, très vraisemblablement dans la banque de graines du sol [18]. Une telle persistance d'anciennes variétés au sein de populations de colza échappées a été récemment mentionnée par une équipe écossaise (5 années après l'arrêt de leur culture [24]). Les populations échappées se caractérisent également par une forte proportion de plantes présentant des teneurs en acide érucique et en glucosinolates

intermédiaires entre les variétés « double zéro » et « érucique ». Ces résultats indiquent que des plantes échappées se sont reproduites au moins une fois, ce qui confirme une persistance par autorecrutement local de certaines populations [18].

Vers une analyse multi-échelles complexe

La description précise de la dynamique des populations hors champs de colza soumises aux conditions particulières de notre région d'étude doit être suivie, pour sa généralisation à d'autres situations, par un travail d'extrapolation. Ce travail a pour but de prédire, suivant un parcellaire donné, la localisation et la structure génétique des populations échappées de colza dans une région donnée. Les paramètres estimés dans l'étude pré-citée seront donc introduits dans un modèle de dynamique de populations permettant de modéliser ces différentes situations et, de ce fait, qui nous aidera à prévoir la persistance de gènes issus de champ cultivés. Couplé aux modèles de dispersion du pollen en couvert discontinu actuellement en cours d'élaboration (projets MENRT et AIP INRA) et au modèle GENESYS développé par l'INRA [25], il sera alors possible de tester des protocoles de gestion visant à réduire les risques de pollutions génétiques entre deux filières de production (avec et sans OGM) : distances d'isolement, implantation des parcelles (agrégée/aléatoire) et des lieux de stockage, consignes de transport et de récolte des parcelles (bâchages, nettoyage des engins...), etc.

Pour nous permettre d'atteindre cet objectif, l'estimation de certains paramètres entrant dans le modèle doit cependant être affinée. Si le dispositif d'observation à l'échelle d'un silo de stockage peut permettre d'estimer finement les paramètres des processus impliqués dans la structuration spatiale des populations échappées de colza (dispersion locale et par le transport des récoltes ; persistance dans la banque et/ou par autorecrutement), les marqueurs génétiques utilisés (composition chimique des graines et isoenzymes) ne permettent pas de décrire précisément la composition génétique des placettes des bords de routes puisque seuls les types variétaux peuvent être distingués avec cette approche (« simple zéro », « double zéro » et « érucique »). Étant donné le nombre important de variétés « double zéro » différentes pouvant être semées une même année (12 et 14 variétés différentes semées respectivement en 1999 et 2000), l'utilisation de marqueurs plus spécifiques (marqueurs variétaux : AFLP [26] et/ou séquences uniques répétées « SSR » [27]) s'avère aujourd'hui indispensable pour différencier, dans certaines situations particulières, les plantes persistantes au sein des populations échappées de celles issues des champs cultivés (individus migrants).

La reconversion en cours de la culture du colza « érucique » (variété *Gaspard* supplantée par la variété *Zéruca*) nous fournit, par ailleurs, un cadre expérimental idéal non seulement pour valider nos hypothèses mais aussi pour tenter de quantifier plus précisément la proportion de plantes échappées issues des champs emblavés l'année précédente ainsi que les processus et distances de dispersion des graines depuis une parcelle. De plus, avec l'arrêt de la culture de la variété *Gaspard* et grâce à la description relativement précise de notre zone d'étude, nous allons pouvoir caractériser la persistance d'une ancienne variété (sur combien d'années, suivant quelle dynamique...).

REFERENCES

1. VAN RAAMSDONK LWD (1995). The effect of domestication on plant evolution. *Acta Bot Neerl*, 44 : 421-38.
2. JORGENSEN RB (1999). Gene flow from oilseed rape (*Brassica napus*) to related species. In : LUTMAN PJW, ed. *Gene flow and agriculture : relevance for transgenic crops*. Surrey : British Crop Protection Council : 117-23.
3. CHEVRE AM (1999). Gene flow from oilseed rape to weed. In : LUTMAN PJW, ed. *Gene flow and agriculture : relevance for transgenic crops*. Surrey : British Crop Protection Council : 125-30.
4. BARTSCH D, CLEGG J, ELLSTRAND NC (1999). Origine of wild beet and gene flow between *Beta vulgaris* and *B. macrocarpa* in California. In : LUTMAN PJW, ed. *Gene flow and agriculture : relevance for transgenic crops*. Surrey : British Crop Protection Council : 269-74.
5. VIGOUROUX Y, DARMENCY H, DE GARAMBE TG, RICHAU-MOLARD M (1999). *Gene flow between sugar beet and weed beet*. In : LUTMAN PJW, ed. *Gene flow and agriculture : relevance for transgenic crops*. Surrey : British Crop Protection Council : 83-8.
6. COHEN MB, JACKSON MT, LU BR, *et al.* (1999). Predicting the environmental impact of transgene outcrossing to wild and weedy rices in Asia. In : LUTMAN PJW, ed. *Gene flow and agriculture : relevance for transgenic crops*. Surrey : British Crop Protection Council : 151-7.
7. MALLORY-SMITH CA, SNYDER J, HANSEN JL, WANG Z, ZEMETRA RS (1999). Potential for gene flow between wheat (*Triticum aestivum*) and jointed goatgrass (*Aegilops cylindrica*) in the field. In : LUTMAN PJW, ed. *Gene flow and agriculture : relevance for transgenic crops*. Surrey : British Crop Protection Council : 165-9.
8. SEEFELDT SS, YOUNG FL, ZEMETRA R, JONES SS (1999). The production of herbicide-resistant jointed goatgrass (*Aegilops cylindrica*) x wheat (*Triticum aestivum*) hybrids in the field by natural hybridization and management strategies to reduce their occurrence. In : LUTMAN PJW, ed. *Gene flow and agriculture : relevance for transgenic crops*. Surrey : British Crop Protection Council : 159-63.
9. WILLIAMSON M (1994). Community response to transgenic plant release : predictions from British experience of invasive plants and feral crop plants. *Mol Ecol*, 3 : 75-9.
10. HAUSER TP, SHAW RG, OSTERGARD H (1998). Fitness of F1 hybrids between *Brassica rapa* and oilseed rape (*B. napus*). *Heredity*, 81 : 429-35.
11. CHEVRE AM, EBER F, BARANGER A, *et al.* (1998). Characterization of backcross generations obtained under field conditions from oilseed rape-wild radish F-1 interspecific hybrids : an assessment of transgene dispersal. *TAG*, 97 : 90-8.
12. CHADOEUF R, DARMENCY H, MAILLET J, RENARD M (1998). Survival of buried seeds of interspecific hybrids between oilseed rape, hoary mustard and wild radish. *Field Crop Res*, 58 : 197-204.

13. LINDER CR (1998). Potential persistence of transgenes : seed performance of transgene canola and wild x canola hybrid. *Ecol Appl*, 8 : 1180-95.
14. LANDBO L, JORGENSEN RB (1997). Seed germination in weedy *Brassica campestris* and its hybrids with *B. napus* : implications for risk assessment of transgenic oilseed rape. *Euphytica*, 97 : 209-16.
15. LEFOL E, DANIELOU V, DARMENCY H, *et al.* (1995). Gene dispersal from transgenic crops. I. Growth of interspecific hybrids between oilseed rape and the wild hoary mustard. *J Appl Ecol*, 32 : 803-8.
16. SNOW AA, ANDERSEN B, JORGENSEN RB (1999). Costs of transgenic herbicide resistance introgressed from *Brassica napus* into weedy *B. rapa*. *Mol Ecol*, 8 : 605-15.
17. CRAWLEY MJ, BROWN SL (1995). Seed limitation and the dynamics of feral oilseed rape on the M25 motorway. *P Roy Soc Lond B*, 259 : 49-54.
18. PESSEL FD, LECOMTE J, EMERIAU V, *et al.* (2000). Persistence of oilseed rape (*Brassica napus* L.) outside of cultivated fields. *TAG* (sous presse).
19. STEWART CN, ALL JN, RAYMER PL, RAMACHANDRAN S (1997). Increased fitness of transgenic insecticidal rapeseed under insect selection pressure. *Mol Ecol*, 6 : 773-9.
20. CRAWLEY MJ, HAILS RS, REES M, KOHN D, BUXTON J (1993). Ecology of transgenic oilseed rape in natural habitats. *Nature*, 363 : 620-3.
21. HAILS RS, REES M, KOHN DD, CRAWLEY MJ (1997). Burial and seed survival in *Brassica napus* subsp. *oleifera* and *Sinapis arvensis* including a comparison of transgenic and non-transgenic lines of the crop. *Proc Roy Soc Lond B*, 264 : 1-7.
22. LINDER CR, SCHMITT J (1994). Assessing the risks of transgene escape through time and crop-wild hybrid persistence. *Mol Ecol*, 3 : 23-30.
23. BERGELSON J (1994). Changes in fecundity do not predict invasiveness : a model study of transgenic plants. *Ecology*, 75 : 249-52.
24. SQUIRE GR, CRAWFORD JW, RAMSAY G, THOMPSON C, BROWN J (1999). Gene flow at the landscape level. In : LUTMAN PJW, ed. *Gene flow and agriculture : relevance for transgenic crops*. Surrey : British Crop Protection Council : 57-64.
- 25 COLBACH N, CLERMONT-DAUPHIN C, MEYNARD JM (2000). GENESYS : a model of the influence of cropping system on gene escape from herbicide tolerant rapeseed crops to rape volunteers. *Agric Ecosyst Env* (sous presse).
- 26 LOMBARD V (2000). *Estimation de la proximité génétique des variétés de colza sur la base de marqueurs moléculaires : conséquences pour l'inscription et la protection variétale*. Thèse de L'institut national agronomique Paris-Grignon ; 136 p.
27. CHARTERS YM, ROBERTSON A, WILKINSON NJ (1996). PCR analysis of oilseed rape cultivars (*Brassica napus* L. ssp *oleifera*) using 5-anchored simple sequence repeat (SSR primers). *TAG*, 92 : 442-7.

Illustrations

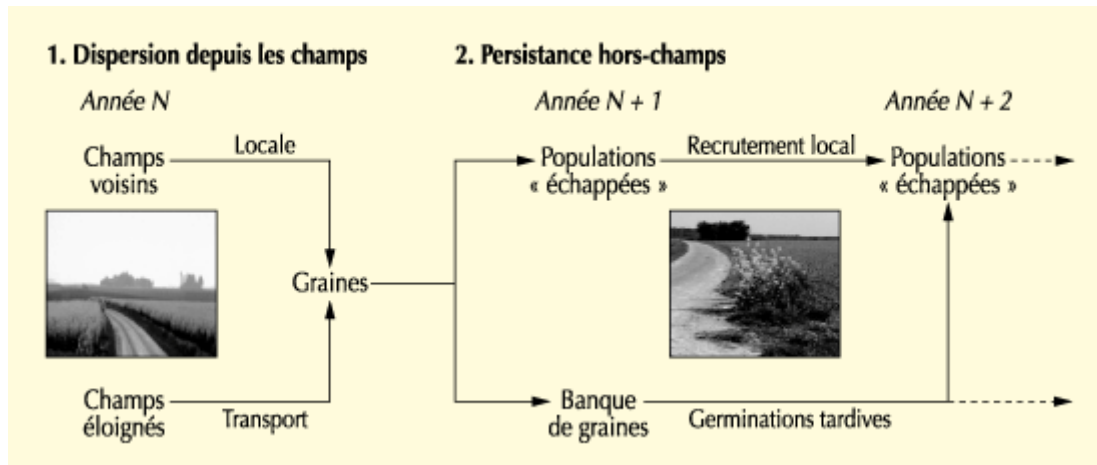


Figure 1. Plusieurs facteurs peuvent être à l'origine de populations de colza « échappées » des champs et influencer leur dynamique (fréquence d'apparition, probabilité de maintien, extinction). Ces populations peuvent être issues de champs voisins (dispersion locale des graines) et/ou distants (dispersion des graines lors du transport des récoltes), cultivés la même année ou plusieurs années auparavant. Ces populations peuvent localement persister d'une année sur l'autre par autorecrutement (production de graines) et/ou par germination de graines présentes dans la banque du sol.

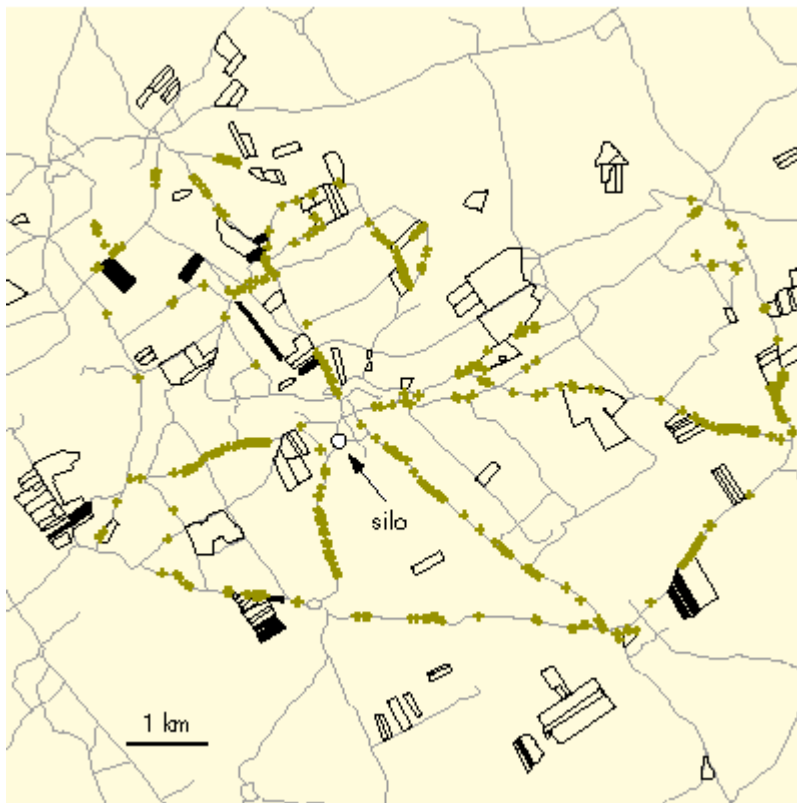


Figure 2. Structuration spatiale des populations échappées (+) et des champs (parcellaire reconstruit à partir des enquêtes) pour l'année 1999.

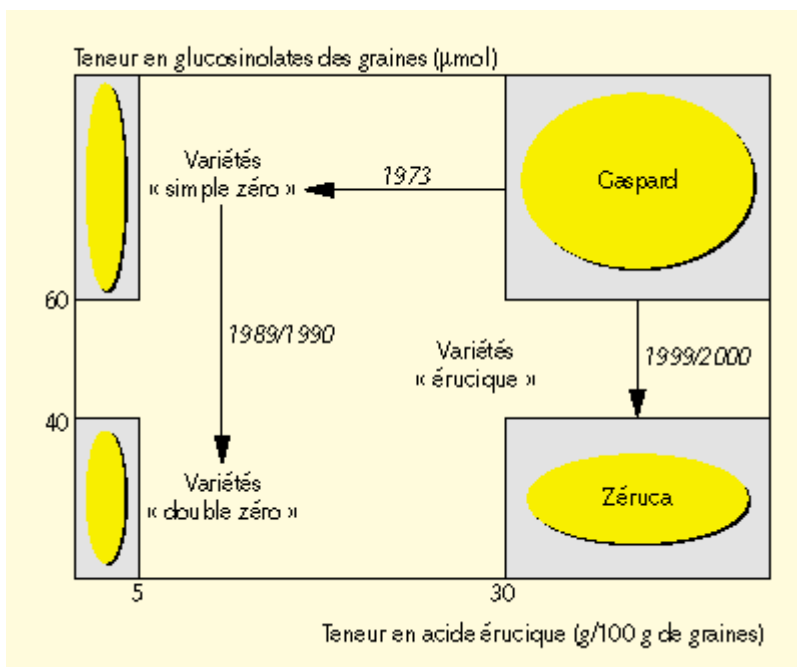


Figure 3. Représentation schématique des différentes reconversions des cultures du colza alimentaire et industriels illustrées par les variations de teneurs respectives en glucosinolates et en acide érucique des graines.

