

EVALUATION DE L'IMPACT ENVIRONNEMENTAL : GeneSys-Colza : un modèle des effets à moyen et à long terme des systèmes de culture sur les flux de gènes entre champs de colza et repousses dans un espace agricole

ENVIRONMENTAL IMPACT STUDIES: Gene-Sys-Colza: a model for the medium-term and long-term effects of cultivation systems on the flows of gene between colza fields and new growth in a given agricultural area

Oléagineux, Corps Gras, Lipides. Volume 7, Numéro 4, 329-40, Juillet - Août 2000, Dossier : "OGM: expertise et décision publique"

Auteur(s) : Nathalie COLBACH, Jean-Marc MEYNARD, Claridge CLERMONT-DAUPHIN, Josiane CHAMPOLIVIER, Unité de malherbologie-agronomie, INRA, BV 1540, 17, rue Sully, 21034 Dijon Cedex.

Résumé : On a beaucoup parlé, lors de l'examen des demandes d'autorisation de mise en culture de variétés transgéniques de colza, des risques d'hybridation interspécifique du colza avec les crucifères sauvages, et d'introgression de transgènes dans les espèces adventices [1, 2]. Les flux de gènes intraspécifiques ont moins attiré l'attention du grand public ; ils sont pourtant bien plus probables. Les transgènes peuvent être disséminés dans le temps, par l'intermédiaire de repousses de colza apparaissant dans les cultures suivant les variétés transgéniques, à cause de la perte d'une partie des graines produites par les cultures de colza avant ou pendant la récolte [3, 4], et dans l'espace, par l'intermédiaire de semences et de pollen disséminés par le vent ou d'autres vecteurs tels que les oiseaux ou les insectes [5-8]. Les semences dispersées peuvent produire directement des repousses de colza dans des champs voisins, tandis que le pollen peut transmettre le transgène en fécondant des plantes de colza présentes dans ces autres champs. Ce flux de gènes peut être à l'origine de différents problèmes tels que l'apparition de repousses de colza résistantes aux herbicides, difficiles à éliminer lorsqu'il s'agit d'un transgène de résistance à un herbicide, ou la pollution de récoltes de colza classique par le transgène, quelle que soit sa nature, et l'impossibilité d'écouler ces récoltes dans une filière « non-OGM ». Il est donc apparu nécessaire et urgent de mieux évaluer ce risque et d'identifier les moyens de le maîtriser. Les premiers éléments de réponse ont été donnés par les plates-formes « plantes transgéniques » des instituts techniques [9, 10] ; cependant, ces plates-formes sont limitées dans le temps et l'espace et il n'est pas possible d'y rendre compte de la variabilité régionale des systèmes de culture et de leurs effets sur le devenir des repousses de colza ; il n'est pas non plus possible d'attendre les résultats des plates-formes pour estimer des risques à long terme. Pour ces raisons, nous avons entrepris de construire un modèle rendant compte de la répartition spatiale des systèmes de culture ainsi que de leurs effets sur la dissémination, dans le temps et l'espace, d'un transgène (par exemple un gène de résistance aux herbicides ou un gène codant pour un acide gras) et sur sa persistance dans les populations de repousses de colza, sur des parcelles ayant ou non été cultivées avec la variété de colza transgénique. Les autres risques liés aux cultures transgéniques (résistance aux antibiotiques, allergies alimentaires, etc.) ne sont pas considérés dans cette étude. Dans cet article, nous allons présenter les grands principes du modèle d'évolution démographique et génétique des repousses de colza fonctionnant au niveau d'un champ cultivé, puis l'intégration et le fonctionnement de ce modèle au niveau régional. Les exemples décrits

lors de la présentation du modèle et des simulations se rapportent généralement à un colza transgénique résistant à un herbicide. Mais le modèle peut également être utilisé pour évaluer le flux de gènes à partir de nouvelles variétés obtenues par sélection classique et/ou pour des gènes codant pour d'autres caractéristiques telles qu'une teneur en acide gras.

Summary: The aim of the model is to evaluate the influence of cropping systems on transgene escape from rapeseed crops to rapeseed volunteers in time and space. The model input variables are the regional field pattern, crop succession and cultivation techniques. The main output variables are, for each year and plot, the number of individuals per m² and the genotype proportions of the adult rapeseed plants, the newly produced seeds and the seedbank. The model comprises an annual life-cycle for volunteer and cropped rapeseed plants simulated for each plot and year; the relationships between the various life-stages depend on crop type and management. Pollen and grain exchanges between plots depend on distance between plots and cropping system. With the help of the simulations performed with the model, it is possible to identify low-gene-flow cropping systems or the minimum distance between rape plots to avoid contamination of the harvest product, to estimate the consequences if one farmer does not manage his rape volunteers correctly, etc.

Keywords: model, gene flow, oilseed rape, regional field pattern, crop succession, crop management, genotype, volunteers.

ARTICLE

Variables d'entrée et de sortie du modèle

Le modèle utilise plusieurs types de variables d'entrée :

- le *parcellaire régional*, comprenant des unités spatiales telles que les champs cultivés et les bordures de champ ou de routes. Chaque unité spatiale est décrite spatialement par les coordonnées de ses quatre coins, tel que le montre l'exemple de la *figure 1* ;
- la *succession culturale* de chaque parcelle (voir exemple décrit par le *tableau 1*). Pour cela, le modèle distingue différentes cultures telles que le colza transgénique ou classique, les cultures d'hiver et de printemps autres que le colza et plusieurs types de jachères (non semées, semées en automne ou au printemps, fixes) ;
- les *pratiques culturales* employées pour conduire les différentes cultures et les bordures (voir exemple présenté par le *tableau 2*). Il est possible d'appliquer des itinéraires techniques différents à une même culture cultivée dans différents champs ou à différents instants ;
- les *variables génétiques* : d'abord, il s'agit de choisir le type d'allèle modélisé qui peut être dominant (*A*) ou récessif (*a*). En fonction de ce premier choix, il y a ensuite différentes possibilités (homozygote ou hétérozygote) pour les génotypes des variétés de colza transgénique et classique. Les exemples présentés plus loin ont été réalisés avec un allèle dominant *A*, des variétés transgéniques *AA* et des variétés classiques *aa*. Pour chacun des trois génotypes *AA*, *Aa* et *aa*, il faut aussi indiquer le taux d'autogamie (de 70 % dans nos exemples, indépendamment du génotype).

Les variables de sortie les plus importantes sont, pour chaque année, le nombre d'adultes de colza (repousse ou plante cultivée), le nombre de graines produites et le stock semencier contenu dans le sol. Pour chacune de ces trois variables sont donnés le nombre d'individus par m² et les proportions des trois génotypes.

Brève présentation du modèle temporel

Le détail de ce modèle temporel est donné par Colbach *et al.* [11]. Dans cette partie ne sont présentés que les principes généraux du modèle temporel. La *figure 2* montre l'organisation générale du cycle annuel du colza, qu'il s'agisse de plantes cultivées ou de repousses, qui se déroule chaque année dans chaque champ et bordure. Pour chacun de ces stades, plantules, adultes, etc., le modèle calcule le nombre d'individus par m² ainsi que la proportion des trois génotypes possibles, *AA*, *Aa* et *aa*. Il y a certaines adaptations en fonction des cultures ; par exemple, la case « graines de colza semées » n'existe que dans les cultures de colza et simule l'arrivée de graines de colza lors du semis de la culture. Les relations entre les différents stades, identifiées par un numéro sur la *figure 2*, dépendent :

- de la culture en place dans la parcelle simulée. Par exemple, pour une même densité, les repousses de colza dans une culture d'hiver sont fortement concurrencées par les plantes cultivées et produisent moins de fleurs et de graines que des repousses situées dans une jachère non semée (relations 8 et 9). De plus, les repousses de colza dans une culture de printemps ne sont pas assez vernalisées et/ou n'ont pas assez de temps pour achever leur cycle et ne produisent ni fleurs ni graines ;

- des techniques employées pour conduire cette culture. Un broyage des ramifications fleuries va arrêter leur floraison et empêcher leur grenaison (relations 8 et 9). Mais plus ce broyage est précoce par rapport à la floraison (dont les dates dépendent de la date de semis de la culture en place dans le champ), plus élevée sera la proportion de plantes produisant de nouvelles ramifications qui fleuriront et produiront des graines ultérieurement (relation 7a). Un autre exemple concerne la répartition verticale des semences de colza dans le stock pré-semis qui dépend, outre la répartition initiale dans le sol avant travail du sol, de l'outil employé (relation 3) ; un labour mélangera par exemple beaucoup plus les semences provenant de différents horizons qu'un chisel qui aura tendance à peu perturber la répartition initiale ;

- de caractéristiques du colza. L'exemple le plus flagrant est celui de la mortalité des plantules et adultes après l'application d'un herbicide qui dépend fortement du génotype des plantes (relations 5 et 7) ; lorsqu'on applique par exemple l'herbicide contre lequel un transgène apporte une résistance, alors toutes les plantes porteuses du transgène (génotype *Aa* ou *AA*) survivent alors que la majorité de celles sans transgène (génotype *aa*) vont mourir ; en revanche, pour tous les autres herbicides, la mortalité est indépendante du génotype.

Le *tableau 3* résume l'effet des variables d'entrée sur les différentes phases du cycle de la *figure 2*.

La paramétrisation du modèle s'est faite en utilisant plusieurs sources d'informations :

- la littérature. Il s'agit notamment de la survie des graines dans le sol [12], des mouvements de

graines suite au travail du sol [13], des taux de mortalité liée aux herbicides [14, 15], de la formation d'adultes [16, 17], de fleurs et de graines en culture de colza [18] et des pertes de graines à la récolte [3, 19] ;

- des modèles existants, essentiellement Ceres-Colza [20, 21] dont les simulations ont servi à établir des fonctions déterminant les dates de floraison en fonction des dates de semis/levée du colza ;

- des enquêtes et essais mis en place spécifiquement pour établir la distribution des levées de colza au cours de l'année, les taux de levée dans des sols non travaillés, l'effet de la profondeur des graines sur la levée, la production d'adultes, de fleurs et de graines pour les repousses de colza dans des cultures autres que le colza et dans les jachères et l'effet du broyage sur ces mêmes productions [11].

Adaptations nécessaires pour la spatialisation du modèle temporel

La plupart des modèles existants, qu'ils décrivent le devenir de cultures [22], ou la démographie de mauvaises herbes [23-26], sont restreints à un champ cultivé, comme notre modèle temporel présenté plus haut. Le passage de ce modèle temporel uniparcellaire à un modèle spatial pluriparcellaire exige donc plusieurs adaptations :

- dans une région, les repousses de colza n'existent pas seulement dans les champs cultivés mais apparaissent aussi dans les bordures de route et de champ. En tant que telles, ces repousses ne sont pas gênantes. Mais le pollen et les graines qu'elles produisent peuvent être dispersés vers les champs environnants. Les graines y donneront des repousses nuisibles pour les cultures en place tandis que le pollen pourra féconder des plantes de colza en place et influencer ainsi la composition génétique de la production de graines. Il est donc nécessaire de modéliser également le cycle annuel du colza pour les repousses situées dans les bordures ;

- chaque année, le cycle annuel du colza se déroule indépendamment sur chaque champ et bordure de la région simulée. À deux reprises, les cycles des différentes parcelles se connectent pour échanger du pollen, dispersé par le vent et les abeilles, et des graines, dispersées par le vent, les outils agricoles, etc. Connaissant les quantités de pollen et graines produites dans chaque parcelle de la région, il s'agit maintenant de quantifier la proportion du pollen et des graines qui est exportée vers les parcelles environnantes et, inversement, la proportion de pollen et graines importée dans chaque parcelle ;

- cependant, l'importation de pollen n'a de l'effet que s'il y a des fleurs ouvertes et susceptibles d'être fécondées dans la parcelle d'importation. Par conséquent, il faut donc identifier, à chaque instant, les parcelles à floraison simultanée et susceptibles d'échanger du pollen « efficace ».

Nous allons expliquer ici les principes de ces adaptations. Les détails sont donnés dans Colbach *et al.* [27].

Adaptation du modèle temporel au cas spécifique des bordures

Variables d'entrée et de sortie

Les variables d'entrée et de sortie relatives aux bordures sont les mêmes que pour les champs cultivés. La succession culturale se résume cependant à une suite de la culture « bordure » qui comprend les bordures de route, de chemin, de champ, etc., c'est-à-dire les unités spatiales non

cultivées composées de végétation spontanée à dominante herbacée. La conduite de ces bordures peut cependant changer entre années et endroits. Cette conduite se résume aux traitements herbicides et aux broyages.

Organisation générale du cycle annuel du colza

Le cycle général présenté par la *figure 2* est simplifié dans le cas des bordures :

- le stock semencier post-récolte est remplacé par un stock post-maturité limité aux classes « jeunes graines » et « vieilles graines » de l'horizon de surface. En effet, puisqu'il n'y a jamais de travail du sol sur les bordures, les graines ne peuvent pas être enfouies plus profondément ;
- les autres stocks (post-déchaumage, prétravail du sol et présemis) n'existent pas puisque les opérations culturales les définissant n'existent pas pour les bordures. La levée des plantules se fait donc directement à partir du stock post-maturité ;
- la case « graines de colza semées », qui ne s'applique qu'aux cultures de colza, disparaît ;
- la case « graines récoltées » est également absente comme il n'y a pas d'opération de récolte en bordure.

Paramétrisation

Dans certains cas, les valeurs de paramètres établies pour les champs cultivés ont été gardées pour les bordures. Il s'agit notamment des taux de survie et de levée des graines et des taux de mortalité liée aux herbicides et au broyage. En revanche, des enquêtes et essais ont été nécessaires pour estimer les paramètres relatifs à la production d'adultes, de fleurs et de semences.

Quantification des échanges de pollen et de graines entre parcelles

Dispersion de pollen et graines en fonction de la distance à la plante productrice

Klein [28] a établi une fonction de dispersion du pollen, donnant la proportion de pollen $f_p(r)$ dispersée d'une plante productrice vers un point récepteur situé à une distance r :

$$\left| \begin{array}{l} \text{if } r \leq 1,5 : df_p(r) = a_1 \cdot r^2 + a_2 \cdot r + a_3 \\ \text{if } r > 1,5 : df_p(r) = \frac{a_4}{2 \cdot \pi} r^{-a_5} \end{array} \right. \quad E1$$

avec $a_1 = 0,0575773$, $a_2 = -0,241763$, $a_3 = 0,2653229$, $a_4 = 1,213$ et $a_5 = 3,213$ comme paramètres. Pour les graines de colza, nous avons mis en place une expérimentation pour quantifier la dispersion « naturelle » des graines à partir de plantes mères :

$$\left| df_g(r) = \frac{b \cdot c}{2 \cdot \pi} \cdot r^{c-2} \cdot e^{-b \cdot r^c} \right. \quad E2$$

avec $b = 1,38$ et $c = 2,08$.

Mouvements de pollen et de semences d'une parcelle j vers une parcelle i

Afin de quantifier le pollen exporté d'une parcelle productrice j vers une parcelle réceptrice i , l'équation E1 a été intégrée quatre fois pour sommer les proportions de pollen déplacées de chaque point (x', y') de la parcelle j vers chaque point (x, y) de la parcelle i . Si nous supposons que la production de pollen est indépendante de son lieu de production à l'intérieur de la parcelle, alors il suffit de multiplier cette intégrale par la production de pollen par m^2 moyenne de la parcelle POg_j pour obtenir la quantité de pollen exporté de j vers i . Cependant, le modèle temporel utilise des nombres d'individus par m^2 . Pour intégrer l'importation de pollen dans le cycle annuel du colza, il est nécessaire de diviser la quantité de pollen dispersé de j vers i par la surface de la parcelle réceptrice i afin d'obtenir le pollen dispersé vers un m^2 moyen de la parcelle i (équation 3) :

$$\frac{\int_{x=x_{\min}}^{x_{\max}} \int_{y=f(x_{\min})}^{f(x_{\max})} \int_{x'=x'_{\min}}^{x'_{\max}} \int_{y'=f(x'_{\min})}^{f(x'_{\max})} df_p(r) \cdot dx \cdot dy \cdot dx' \cdot dy'}{\int_{x=x_{\min}}^{x_{\max}} \int_{y=f(x_{\min})}^{f(x_{\max})} dx \cdot dy} \cdot PO_{gj} = pdf_{ji} \cdot PO_{gj} \quad E3$$

$$\text{avec } r = \sqrt{(x' - x)^2 + (y' - y)^2}$$

$f_p(r)$ est la proportion de pollen dispersé du point (x, y) vers le point (x', y') situé à une distance r (équation E1), x_{\min} et x_{\max} sont les valeurs minimale et maximale des quatre coordonnées x_1, x_2, x_3 et x_4 de la parcelle i , x'_{\min} et x'_{\max} les valeurs équivalentes pour la parcelle j . Les valeurs de y et y' dépendent de celles de x et x' , respectivement ; pour une valeur donnée de x , y prend successivement toutes les valeurs possibles pour la parcelle i ; le même principe est utilisé pour la détermination de y' . pdf_{ji} est la proportion de pollen de la parcelle j dispersé vers un m^2 moyen de la parcelle i . Cette proportion ne dépend que des coordonnées des deux parcelles et il suffit donc de la calculer une seule fois pour un parcellaire donné.

Nous calculons de manière analogue la proportion gdf_{ji} de semences produites dans la parcelle j et dispersées vers un m^2 moyen de la parcelle i . Ces mouvements de graines influencent les proportions génotypiques des graines retournant au stock semencier :

$$g^i(gg) = \frac{\sum_{j=1}^Z gdf_{ji} \cdot gh_j(gg) \cdot GH_j}{\sum_{j=1}^Z gdf_{ji} \cdot GH_j} \quad E4$$

GH_j est le nombre de graines fraîchement produites dans la parcelle j et non exportées par d'éventuelles machines de récolte, $g^i(gg)$ est la proportion du génotype gg , avec $gg = AA, Aa$ ou aa , des graines fraîchement produites retournant au stock de la parcelle i ; de manière similaire, $gh_j(gg)$ est la proportion du même génotype des graines non exportées par les outils de récolte dans la parcelle j .

Ces équations de dispersion utilisées sont déterministes et ne prennent pas en compte des événements plus rares et imprévisibles tels que des arrivées de pollen par des abeilles égarées ou les mouvements de graines liés au matériel agricole. Ne disposant d'aucun modèle pour décrire ces phénomènes et sachant que le développement d'un tel modèle serait long et compliqué, nous avons introduit un facteur de dispersion stochastique en utilisant des distributions de Poisson pour déterminer la quantité de pollen et de graines arrivant par le hasard dans chaque parcelle. L'utilisateur pourra décider de l'ampleur à donner à ces phénomènes.

Identification des parcelles à floraison simultanée

La simultanéité de floraison de deux populations de colza conditionne la fréquence de pollinisations croisées. La donnée du taux d'autogamie et du nombre de fleurs ouvertes pendant une période donnée permet de calculer le nombre de fleurs dont la fécondation dépend de pollen extérieur. Les dates de floraison dépendent des dates de semis/levée du colza et varient donc entre parcelles d'une même région. Pour identifier les parcelles pouvant échanger du pollen à un instant donné, nous avons défini des périodes de floraison en fonction des cultures dont les repousses et plantes de colza sont susceptibles d'échanger du pollen. La *figure 3* en donne un exemple dans lequel, à la période *III*, seules les fleurs de colza situées dans l'orge, le colza ou la bordure non encore broyée peuvent échanger du pollen tandis que, à la période *VIII*, seules les fleurs post-broyage de la bordure peuvent s'échanger du pollen. Afin de connaître le nombre de fleurs susceptibles de s'échanger du pollen dans différentes cultures, le paramètre nu_{xi} est défini, qui donne, pour chaque période de floraison x et chaque parcelle i , la proportion de fleurs ouvertes :

$$v_{xi} = \int_{tx_d}^{tx_f} pF_i(t) \cdot dt \quad E5$$

$pF_i(t)$ est la cinétique de floraison de la parcelle i , donnant la proportion de fleurs ouvertes à l'instant t ; tx_d est la date de début et tx_f la date de fin de la période x . Le nombre de fleurs F_{xi} de la parcelle i ouvertes pendant la période x est :

$$F_{xi} = nu_{xi} \cdot FP_i \quad E6$$

où FP_i est le nombre de fleurs potentiel par m^2 (en l'absence de broyage) produit par la parcelle i .

La quantité de pollen $POTA_{xi}$ participant potentiellement à la pollinisation de la parcelle i pendant la période x est alors :

$$POTA_{xi} = \sum_{j=1}^z pdf_{ji} \cdot (\mu p_{AA} \cdot FAA_{xi} + \frac{1}{2} \cdot \mu p_{Aa} \cdot FAa_{xi}) \quad E7$$

dans le cas du pollen de génotype A ; le calcul pour le génotype a est similaire. z est le nombre total de parcelles dans la région ; μp_{AA} et μp_{Aa} sont les capacités de production de pollen des fleurs de génotype AA et Aa , respectivement ; FAA_{xi} et FAa_{xi} sont les nombres de fleurs de génotype AA et Aa ,

respectivement, ouvertes pendant la période x dans la parcelle j . Lorsque $i = j$,

$$\text{pdf}_{fi} \cdot (\mu_{pAA} \cdot \text{FAA}_{xi} + \frac{1}{2} \cdot \mu_{pAA} \cdot \text{FAA}_{xi})$$

représente le pollen produit dans i et non exporté ; la somme

$$\sum_{j=1, j \neq i} \text{pdf}_{fi} \cdot (\mu_{pAA} \cdot \text{FAA}_{xj} + \frac{1}{2} \cdot \mu_{pAA} \cdot \text{FAA}_{xj})$$

pour tous les $j \neq i$ représente l'ensemble du pollen importé dans la parcelle i .

Évaluation du modèle

L'évaluation du modèle a débuté en 1998 [29] et se fait en suivant deux axes distincts :

- la partie démographique, c'est-à-dire les équations quantitatives donnant le nombre de repousses, indépendamment de leur génotype, en fonction de la succession culturale et des conduites des cultures au niveau régional, est évaluée à l'aide de données recueillies sur des parcelles agricoles. Plusieurs petites régions agricoles (situées en Bourgogne, en Île-de-France...), entourées par un bois pour les isoler des arrivées de pollen et graines étrangers, ont été choisies. Pour chaque parcelle cultivée et bordure sont relevées les coordonnées spatiales, l'histoire culturale sur plusieurs années et la densité de repousses de colza adultes (en fleurs) ;
- les modules « génétique » et de « dispersion » sont évalués sur les plates-formes « plantes transgéniques » mises en place, avec l'appui de l'INRA, par les instituts techniques (dont le Cetiom) en 1996 [9]. Établies sur trois sites (Dijon, Toulouse, Châlons-en-Champagne), ces plates-formes comportent chaque année deux à trois variétés transgéniques de colza ; les nombres et proportions génotypiques des repousses et plantes cultivées de colza γ sont relevés à plusieurs stades au cours de l'année, dans les champs cultivés et les bordures.

Les premiers résultats sur la partie démographique du modèle, obtenus sur une région d'environ 700 ha en Bourgogne, indiquent que le modèle classe les systèmes de culture correctement en fonction de leur risque de repousses de colza : les jachères d'automne ont le risque le plus élevé, suivies des cultures d'hiver, alors que les cultures de printemps et les jachères fixes présentent un risque nul. Il apparaît cependant quelques problèmes, notamment en ce qui concerne le cycle des repousses de colza (survie, levée, production de pollen et de semences) dans les cultures autres que le colza et les jachères [28].

De même, l'évaluation des parties génétique et dispersion à l'aide des données provenant des plates-formes inter-instituts [29] et des essais menés à l'INRA de Rennes [30] indiquent également quelques faiblesses. Ces aspects ont été analysés à l'aide du taux de pollution des récoltes de colza et/ou des repousses de colza levant après la récolte et il apparaît que le modèle estime correctement la dispersion des gènes sur les dix premiers mètres, mais la sous-estime nettement sur des distances plus élevées. Une des causes possibles de cette sous-estimation est à chercher au niveau des équations de dispersion de pollen et de graines qui n'intègrent ni l'effet de discontinuités spatiales

(haies, routes, etc.) sur les fonctions de dispersions ni la dispersion « aléatoire » liée aux insectes, oiseaux, matériel agricole, etc.

Le modèle pourrait également être complété en décrivant mieux les effets de certaines variables d'entrée, notamment du travail du sol et des herbicides, pour prendre en compte certains effets particuliers. Cependant, l'évaluation a montré que le modèle classe correctement les systèmes de culture en fonction du risque d'apparition de repousses et il est donc déjà possible d'utiliser le modèle pour réaliser des simulations pour répondre aux questions de la filière « colza ».

Simulations

Effet du système de culture sur l'évolution d'une parcelle

Le modèle permet de simuler l'évolution démographique et génétique, au cours des années, des variables du cycle annuel du colza. La *figure 4* montre par exemple l'effet de la gestion de la jachère dans un champ cultivé avec une succession colza/céréale d'hiver/céréale de printemps/jachère/colza/céréale d'hiver/céréale de printemps. Si le champ n'est ni semé, ni broyé, ni traité en herbicides pendant l'année de jachère, alors le stock semencier augmente considérablement, non seulement après cette jachère, mais aussi pendant les années suivantes (*figure 4*). La simulation montre qu'il faut ensuite 3 ans au stock semencier pour revenir à un niveau équivalent à celui d'une parcelle où la jachère était bien gérée.

Il est aussi possible d'étudier l'effet du système de culture sur d'autres variables de sortie telles que l'infestation en repousses de colza d'une céréale d'hiver après une succession colza/céréale d'hiver/céréale de printemps/jachère/colza (*tableau 4*) : les simulations montrent que cette infestation peut être réduite par des techniques culturales employées en céréale d'hiver telles que le retard de semis, l'augmentation de la densité de semis ou le remplacement du chisel par un labour lors de la préparation du semis. De plus, la conduite des cultures précédant la céréale a également un effet non négligeable sur le niveau de repousses qui augmente par exemple avec la perte à la récolte de graines en culture de colza et dépend fortement de la gestion de la jachère.

Effet de la nature de la variété transgénique sur l'évolution d'une parcelle

Il existe deux possibilités pour la nature de la variété transgénique : elle peut être homozygote avec deux transgènes de résistance ou hétérozygote, avec un seul transgène (ce qui pourrait être le cas de variétés hybrides). Dans le premier cas, la persistance du transgène dans la parcelle est beaucoup plus longue (*figure 5*) puisque tous les descendants d'une plante transgénique seront transgéniques, indépendamment du génotype du pollen fécondant. La progression dans l'espace vers les parcelles voisines sera aussi plus rapide et durable. Les résultats présentés par la suite ont tous été réalisés avec la variété à risque fort, c'est-à-dire AA.

Effet de l'environnement sur l'évolution d'une parcelle

L'emplacement d'une parcelle est cruciale pour son évolution. Une parcelle isolée, cultivée une seule fois avec une variété de colza résistante à un herbicide, voit son stock semencier résistant décroître continuellement au cours du temps (*figure 6*), avec des petites augmentations lorsque des cultures favorables au remplissage du stock sont présentes (colzas, jachères). En revanche, si cette même parcelle se trouve entourée de parcelles cultivées tous les 3 à 4 ans avec des variétés de colza

résistantes, alors le stock semencier arrête sa décroissance après 5-6 ans environ, pour se stabiliser à un niveau où les entrées de pollen et graines dans la parcelle compensent les pertes de gènes de résistance par mortalité de graines, de plantules, etc. Le stock semencier oscille cependant autour de ce niveau, en fonction des cultures en place dans la parcelle analysée, avec des augmentations lorsque des cultures favorables au remplissage du stock, et des diminutions les autres années (cultures d'hiver et de printemps). Le niveau de stabilisation est faiblement influencé par le décalage entre la rotation de la parcelle analysée et ses voisines : il est le plus élevée pour des rotations où les colzas sont simultanés au moins une fois sur deux (rotations non décalées et rotations décalées de 3 ans) et diminue lorsque le colza de la parcelle analysée n'est jamais cultivé simultanément avec des colzas dans les parcelles voisines (rotations décalées de 1 ou 2 ans). L'effet des parcelles environnantes semble être largement dû aux mouvements de pollen ; les années à colzas simultanées dans la parcelle analysée, cultivée en colza sensible, et les parcelles voisines, cultivées en colzas résistants, correspondent à des situations de fortes importations de pollen résistant dans la parcelle analysée à un moment où celle-ci dispose d'un nombre élevé de plantes de colza réceptrices.

Effet des forme et surface des parcelles

On se place dans la même situation (rotation et variétés de colza) que pour la simulation de l'évolution démographique et génétique, pour étudier l'évolution du stock semencier transgénique post-récolte d'une parcelle située au centre d'un parcellaire en fonction de la forme et de la surface des parcelles. Pour cela, des simulations ont été effectuées avec des parcellaires différents, et le stock semencier laissé après la dixième année de simulation a été analysé.

Le *tableau 5* montre que la surface a le plus grand effet, avec une diminution du stock résistant en fonction de la surface des parcelles (parcelle analysée et ses voisines). Le rapport largeur sur longueur intervient en deuxième facteur : plus les parcelles se rapprochent d'un carré (rapport proche de 1), plus faible est le stock dans la parcelle analysée. Les deux facteurs agissent sur les mouvements de pollen et de graines entre parcelles : plus une parcelle est grande, moins elle a de surface exposée aux importations de pollen et de graines. Cet effet est encore amplifiée si la parcelle est carrée plutôt qu'allongée. En outre, plus la surface réceptrice est grande, plus le pollen et les graines transgéniques importées seront dilués dans la production interne de pollen et de graines.

Progression à partir d'une parcelle centrale au cours du temps

La *figure 7* présente le parcellaire et la répartition des cultures utilisés pour les simulations suivantes ; la rotation est la même que lors des simulations précédentes. Seule la parcelle centrale est cultivée avec des variétés de colza transgéniques tandis que toutes les autres parcelles sont cultivées avec des variétés classiques. La *figure 8* montre la progression du transgène à partir de la parcelle centrale dans la région en représentant, pour plusieurs années de la simulation, le stock semencier post-récolte transgénique dans chaque parcelle. On remarque que ce ne sont pas nécessairement les parcelles les plus proches de la parcelle centrale qui sont le plus infestées. La progression du gène dépend aussi fortement des cultures en place dans les parcelles. Les parcelles les plus infestées sont toujours cultivées en colzas ou en jachère d'hiver ; pendant les cultures d'hiver et de printemps, le stock décroît lentement (années 2 et 3 de la *figure 8*) comme l'ont aussi montré les exemples précédents (*figures 4 à 6*). Ce type d'analyse donne des indications sur la distance qu'il faut entre deux parcelles pour éviter la contamination de l'une par l'autre.

Cependant, si la parcelle centrale est mal entretenue (jachères sans semis, sans broyage, sans herbicides, réduction des efficacités d'herbicides de 10 % dans les autres cultures), alors le transgène peut être disséminée beaucoup plus et être à l'origine de repousses de colza résistantes dans de nombreuses parcelles (*figure 9*). En cas de mauvaise gestion de la parcelle centrale, la densité moyenne de repousses résistantes en culture d'hiver dans la région est de 40 plantes/ha (3 en cas de bonne gestion) et peut aller jusqu'à plus de 900 plantes/ha (72 en cas de bonne gestion). Si la variété transgénique est hétérozygote Aa, l'augmentation de l'infestation régionale en cas de mauvaise gestion [27] et les densités de repousses en culture d'hiver sont beaucoup plus réduites, avec des moyennes de 26 et 0,5 plantes/ha en cas de mauvaise et bonne gestion, respectivement.

Effet des bordures de route et de champ

Le parcellaire de la *figure 7* comporte des bordures le long des routes et chemins. La présence de ces bordures accroît le nombre de parcelles infestées et le niveau d'infestation par des graines transgéniques (*figure 10*). Cette progression est encore plus importante lorsque les jachères dans la région ne sont pas gérées : dans ce cas, le stock semencier moyen des champs cultivés passe de 111 à 810 graines par m² contre une progression de 85 à 146 graines par m² en cas de jachères broyées deux fois (c'est-à-dire la situation représentée par la *figure 10*). Les bordures constituent des réservoirs de gènes qui réalimentent le stock transgénique de la parcelle centrale (augmentation du stock transgénique de 1 % par rapport à une simulation sans bordures) et, surtout, accélèrent la transmission du gène aux parcelles voisines (multiplication par environ 2 et 65 du stock des parcelles entourant la parcelle centrale et leurs voisines, respectivement). La gestion de ces bordures, par l'intermédiaire de traitements herbicides et/ou broyages, permet donc de limiter considérablement le flux de gènes (*tableau 6*).

Pollution des récoltes de colza

La *figure 11* montre le taux de pollution des récoltes de colza classique par le transgène dispersé à partir de la parcelle centrale cultivée tous les 3 à 4 ans avec un colza transgénique. Toutes les récoltes de colza sont légèrement infestées par le transgène, mais seule la parcelle immédiatement voisine de la parcelle voisine présente un taux de pollution proche du seuil maximal de 1 % prévu pour les récoltes « non-OGM ». De même, le transgène peut persister dans une parcelle cultivée par une variété transgénique et polluer la récolte des colzas classiques dans les années suivantes (*figure 12*). Cependant, en cas de bonne gestion des repousses, notamment en jachère, et en l'absence de toute pollution par du pollen et/ou des graines étrangers, le taux de pollution diminue rapidement et passe au-dessous du seuil maximal de 1 %. En revanche, si les jachères sont mal gérées, le taux de pollution reste au-dessus de 1 % et ces récoltes de colza classique ne pourront pas être vendues en tant que « non-OGM ».

CONCLUSION

En utilisant des principes existant déjà pour la description des démographies de mauvaises herbes, nous avons pu développer un modèle mécaniste relativement simple, afin de prendre en compte l'effet des systèmes de culture sur l'évolution démographique et génétique des repousses de colza dans un champ cultivé. Les premiers résultats d'évaluation du modèle ont montré que, malgré les simplifications utilisées dans cette partie, les simulations réalisées avec le modèle classent correctement les systèmes de culture en fonction du risque de repousses de colza.

En revanche, la partie spatiale est considérablement plus complexe à modéliser et à évaluer. La construction du module de dispersion est fondée sur un certain nombre de simplifications pouvant être à l'origine d'erreurs. Par exemple, l'équation de dispersion du pollen a été établie dans un environnement de colza continu et néglige ainsi l'effet de haies, de routes ou d'autres cultures que le colza sur les mouvements de pollen. Par ailleurs, le passage de la dispersion point-à-point (équation de Klein [28]) à la dispersion parcelle-à-parcelle utilisée dans notre modèle est fondé sur l'hypothèse d'une distribution homogène des repousses dans les parcelles. Or, cette hypothèse est probablement peu réaliste et, par conséquent, la progression d'un gène dans une région peut être surestimée. Cependant, les premiers résultats d'évaluation ont montré que la dispersion des gènes est plutôt sous-estimée à des distances élevées, sous-estimation peut-être due aux pollinisations entomophiles dont la répartition spatiale est, *a priori*, différente de celle des pollinisations anémophiles. Il apparaît donc nécessaire d'améliorer ces modules de dispersion, notamment en utilisant des équations point-à-point plus adaptées, aussi bien pour le pollen que pour les graines (des études sont en cours au Laboratoire d'écologie végétale de l'université d'Orsay).

Une autre originalité du modèle, la simulation du devenir des repousses dans les bordures de chemins et de route, était également à l'origine de plusieurs problèmes, puisque le milieu des bordures est peu connu. Nos enquêtes, réalisées pour étudier les repousses de colza dans les bordures, ont déjà donné des premières indications, mais des expérimentations supplémentaires sont nécessaires, notamment pour analyser la survie et la levée des semences de colza dans ce milieu inhabituel.

Malgré ces critiques, GeneSys-Colza peut déjà être utilisé pour comparer des systèmes de culture dans le temps et au niveau régional, comme l'ont montré les premiers résultats d'évaluation. Les nombreuses simulations présentées dans cet article donnent quelques indications sur les possibilités de notre modèle. De plus, à cause de sa structure mécaniste utilisant des paramètres faciles à établir, son extension à d'autres gènes est prévue, notamment ceux codant pour les teneurs en acides gras des graines. Cette extension nécessite plus particulièrement de connaître la relation entre les teneurs en acides gras et la survie/levée des graines ainsi que l'effet de la variété de colza sur les dates de floraison, la dispersion du pollen ou la production de semences. Des études sont actuellement en cours pour modéliser ces aspects. Le modèle constitue également un point de départ intéressant pour l'adaptation à d'autres cultures contenant des nouveaux gènes, qu'il s'agisse de gènes introduits par sélection classique ou par transgénèse, comme les variétés de betteraves sucrières résistantes à différents herbicides. Une première version de GeneSys-Betterave est actuellement en cours [31].

REFERENCES

1. LEFOL E, DANIELOU V, DARMENCY H (1996). Predicting hybridization between transgenic oilseed rape and wild mustard. *Field Crops Res*, 45 : 153-61.
2. CHÈVRE AM, EBER F, BARANGER A, RENARD M (1997). Gene flow from transgenic crops. *Nature*, 389 : 924.
3. LUTMAN PJW (1993). The occurrence and persistence of volunteer oilseed rape (*Brassica napus*). *Aspects Appl Biol*, 35 : 29-36.
4. PRICE JS, HOBSON RN, NEALE MA, BRUCE DM (1996). Seed losses in commercial harvesting of oilseed rape. *J Agric Eng Res*, 65 : 183-91.
5. BILSBORROW PE, EVANS EJ, BLAND BF (1994). Pollen transfer between high and low erucic acid oilseed rape crops. *Aspects Appl Biol*, 40 : 143-9.
6. BROWN J, BROWN AP (1996). Gene transfer between canola (*Brassica napus* L. and *B. campestris* L.) and related weed species. *Ann Appl Biol*, 129 : 513-22.
7. LAVIGNE C, KLEIN EK, 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 Genet*, 96 : 886-96.
8. BILSBORROW PE, EVANS EJ, BOWMAN J, BLAND BF (1998). Contamination of edible double-low oilseed rape crops via pollen transfer from high erucic cultivars. *J Sci Food Agr*, 76 : 17-22.
9. CHAMPOLIVIER J (1997). Étude de l'impact de colzas résistants aux herbicides dans les systèmes de culture. Première année d'expérimentation. Synthèse des essais inter-instituts-Campagne 1995-1996. *CETIOM* ; 22 p.
10. CHAMPOLIVIER J, MESSÉAN A, GASQUEZ J (1997). Crop management of transgenic rapeseed : risk assessment of gene flow. *Bull GCIRC*, 14 : 63-6.
11. COLBACH N, CLERMONT-DAUPHIN C, MEY-NARD JM (2000). GeneSys : a model of the influence of cropping system on gene escape from herbicide tolerant rapeseed crops to rape volunteers. I. Temporal evolution of a population of rapeseed volunteers in a field. *Agric Ecosyst Environ* (sous presse).
12. SCHLINK S (1994). Ökologie der Keimung und Dormanz von Körnerraps (*Brassica napus* L.) und ihre Bedeutung für eine Überdauerung der Samen im Boden. *Dissertationes botanicae* 222, Berlin ; 193 p.
13. COUSENS R, MOSS SR (1990). A model of the effects of cultivation on the vertical distribution of weed seeds within the soil. *Weed Res*, 30 : 61-70.
14. DIAL MJ, THILL DC (1988). Volunteer winter rape control in winter wheat. *Res Prog Rep West Soc Weed Sci*, 338-9.

15. BOND W (1993). Evaluation of some post-emergence herbicides for the control of volunteer oilseed rape in vegetable crops. *Asp Appl Biol*, 35 : 131-8.
16. FREUDHOFMAIER O (1991). Standraum und Ertragsstruktur von Raps. *Raps*, 9 : 148-52.
17. VULLIOUD P (1992). Densité de semis en culture de colza d'automne. *Rev Suisse Agric*, 24 : 345-50.
18. LETERME P (1985). *Modélisation de la croissance et de la production des siliques chez le colza d'hiver : application à l'interprétation de résultats de rendements*. Thèse de docteur-ingénieur de l'Institut national agronomique Paris-Grignon ; 112 p.
19. PEKRUN C, HEWITT JDJ, LUTMAN PJW (1998). Cultural control of volunteer oilseed rape (*Brassica napus* L.). *J Agric Sci*, 130 : 155-63.
20. VARDON F (1994). *Adaptation d'un modèle dynamique de simulation de colza d'hiver (Fil) à un modèle de culture gérant l'eau et l'azote (Ceres), validation et analyse de sensibilité*. Mémoire de DAA, École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes ; 55 p. + annexes.
21. GABRIELLE B, DENOROY P, GOSSE G, JUSTES E, ANDERSEN MN (1998). Development and evaluation of a CERES-type model for winter oilseed rape. *Field Crops Res*, 57 : 95-111.
22. WHISLER FD, ACOCK B, BAKER DN, *et al.* (1986). Crop simulation models in agronomic systems. *Adv Agron*, 40 : 141-208.
23. COUSENS R, DOYLE CJ, WILSON BJ, CUSSANS GW (1986). Modelling the economics of controlling *Avena fatua* in winter wheat. *Pestic Sci*, 17 : 1-12.
24. DOYLE CJ, COUSENS R, MOSS SR (1986). A model of the economics of controlling *Alopecurus myosuroides* Huds in winter wheat. *Crop Protection*, 5 : 143-50.
25. DEBAEKE P (1988). Modélisation de l'évolution à long terme de la flore adventice. II. Application à trois dicotylédones annuelles en un site donné. *Agronomie*, 8 : 767-77.
26. DEBAEKE P, SEBILLOTTE M (1988). Modélisation de l'évolution à long terme de la flore adventice. I. Construction d'un modèle descriptif de l'évolution quantitative du stock de semences de l'horizon travaillé. *Agronomie*, 8 : 393-403.
27. 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. II. Genetic exchanges among volunteer and cropped populations in a small region. *Agric Ecosyst Environ* (sous presse).
28. KLEIN E (2000). *Estimation de la fonction de dispersion du pollen : application à la dissémination de transgènes dans l'environnement*. Thèse de doctorat, Université Paris-Sud.

29. COUTURAUD MC (1998). *Effet des systèmes de culture sur les risques de dissémination d'un transgène de colza dans l'environnement : validation et utilisation du modèle GeneSys*. Rap. d'ingénieur agronome INA-PG ; 50 p. + annexes.

30. FARGUE A (1999). *Maîtrise des risques liés à la mise en culture de plantes transgéniques : effets des systèmes de culture et des génotypes sur la contamination génétique des récoltes de colza*. Mémoire d'ingénieur agronome INAPG.

31. DELANOY M, COLBACH N, DARMENCY H (2000). Modélisation de l'effet des systèmes de culture sur le flux de gènes des betteraves transgéniques (*Beta vulgaris* ssp. *vulgaris* L.) tolérantes à un herbicide vers des betteraves mauvaises herbes : le logiciel GeneSys-Betterave. *XI^e Colloque international sur la biologie des mauvaises herbes, Dijon 6-8 septembre 2000* : 627-34.

Illustrations

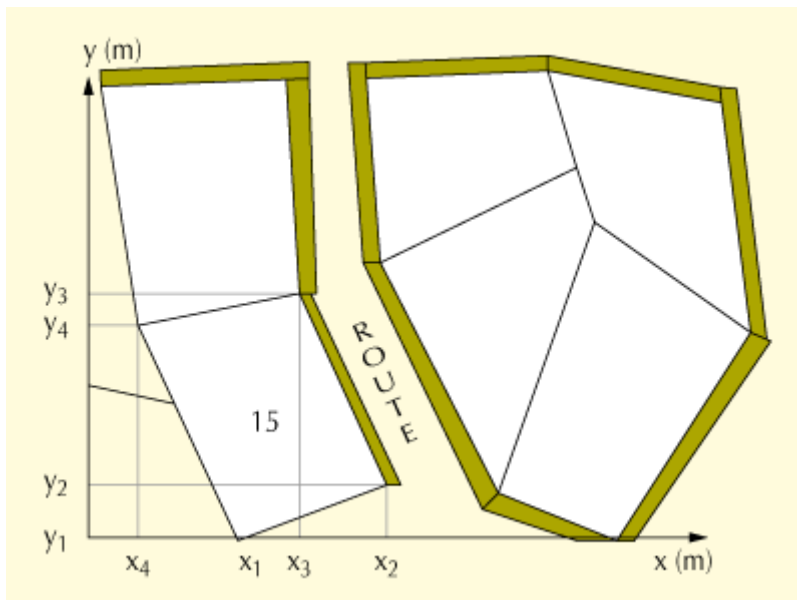


Figure 1. Détermination des coordonnées $P_1(x_1, y_1)$, $P_2(x_2, y_2)$, $P_3(x_3, y_3)$ et $P_4(x_4, y_4)$ des parcelles d'une région agricole composée de champs cultivés (en blanc) et de bordures (en vert).

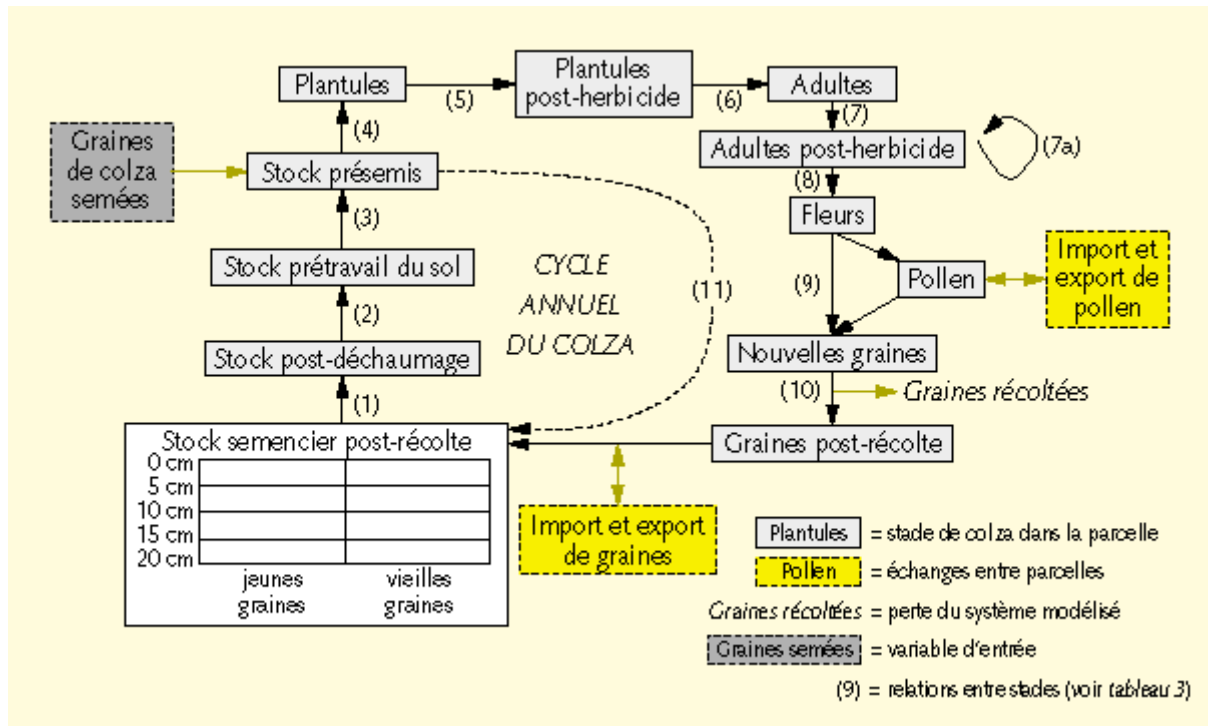


Figure 2. Cycle annuel du colza (plantes cultivées ou repousses) se déroulant dans chaque unité spatiale. À chaque stade du cycle sont calculés les nombres d'individus par m^2 ainsi que les proportions des génotypes de ces individus.

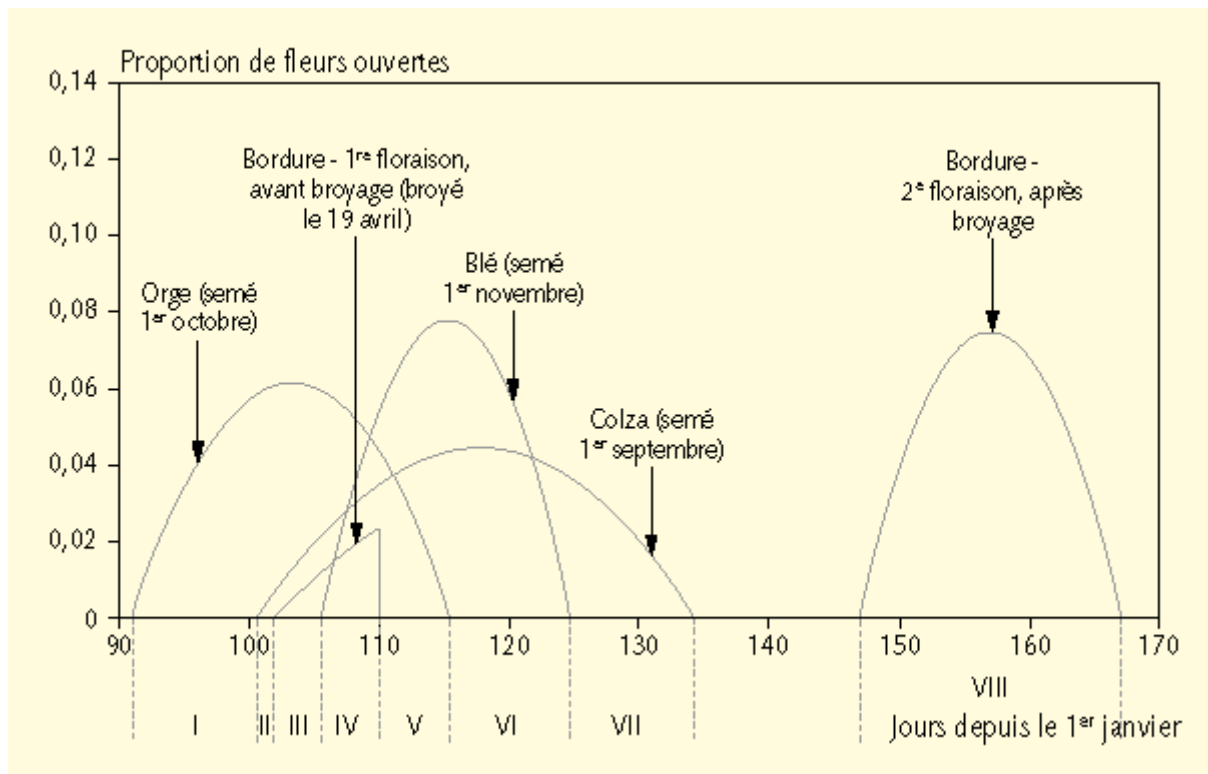


Figure 3. Exemple de définition de périodes de floraison (I-VIII) en fonction des cinétiques de floraison des repousses ou plantes cultivées de colza dans différentes cultures. Les dates de floraison dépendent des dates de semis ou de levée du colza et des dates de broyage.

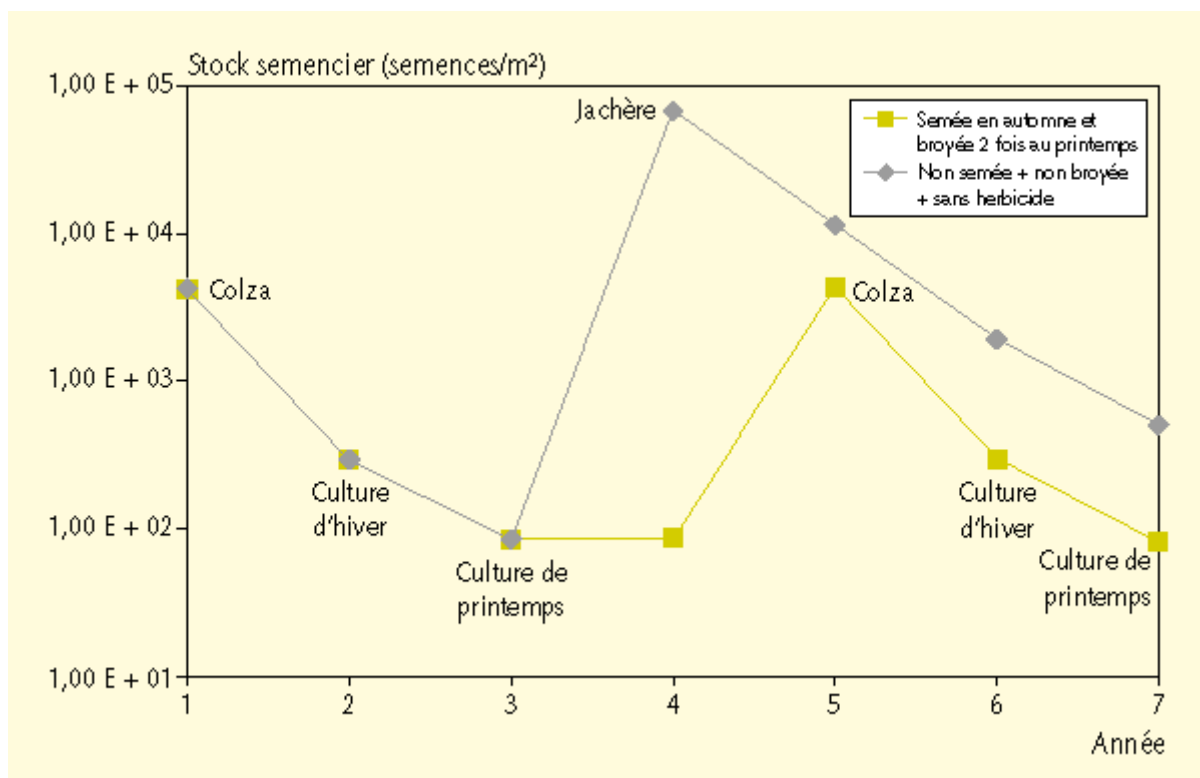


Figure 4. Évolution du stock semencier post-récolte au cours des années pour un champ cultivé avec une succession colza/céréale d'hiver/céréale de printemps/jachère/colza/céréale d'hiver/céréale de printemps. Effet de la gestion de la jachère.

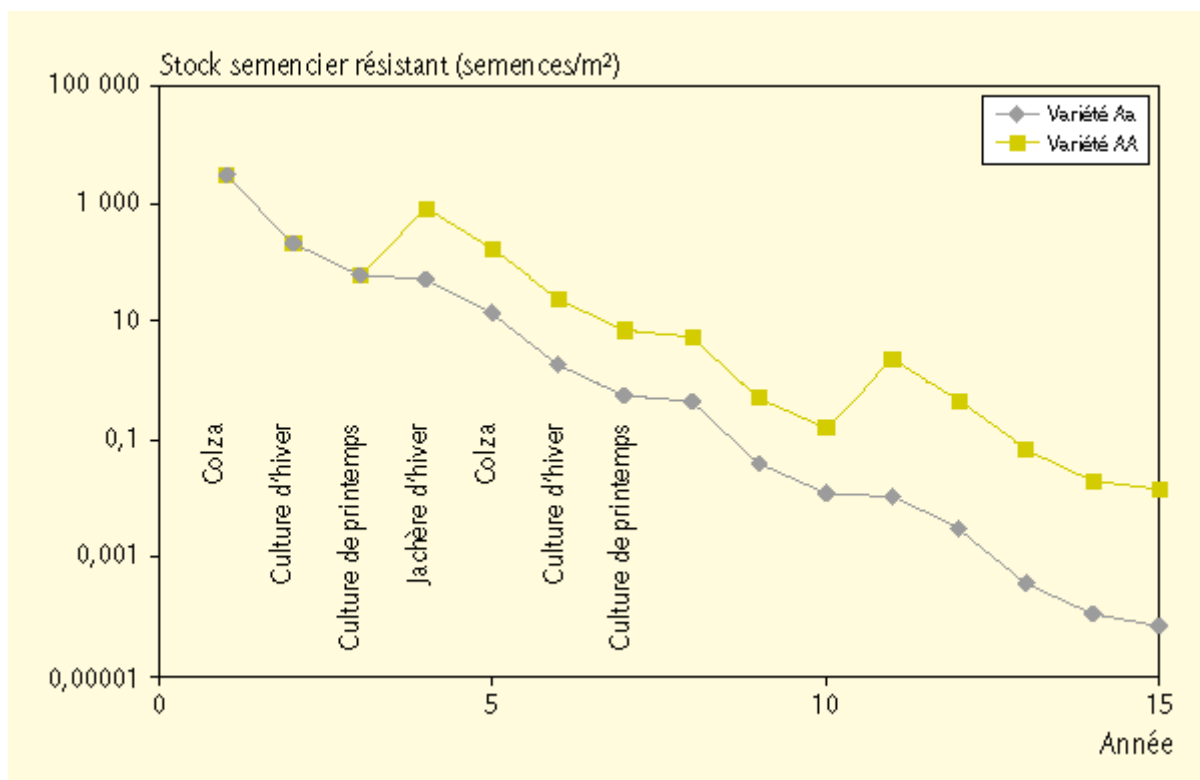


Figure 5. Effet de la nature de la variété transgénique sur la persistance du transgène dans une parcelle cultivée en colza/céréale d'hiver/céréale de printemps, avec une jachère tous les 7 ans.

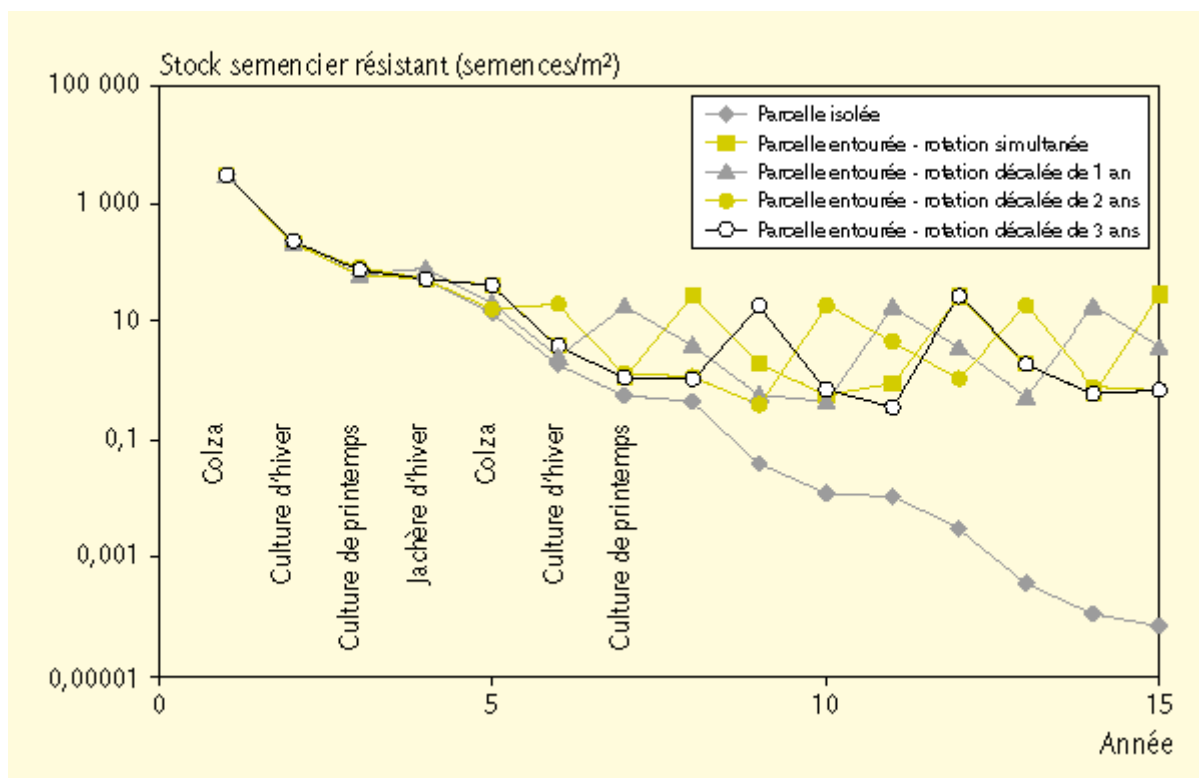


Figure 6. Évolution du stock semencier transgénique après récolte dans une parcelle de 6 ha en fonction de son emplacement (isolée ou entourée de 8 parcelles de même taille et rotation) et du décalage dans les rotations entre parcelles. Dans la parcelle représentée, tous les colzas à l'exception du premier sont des variétés classiques alors que les parcelles voisines (s'il y en a) sont cultivées avec des variétés résistantes à un herbicide.

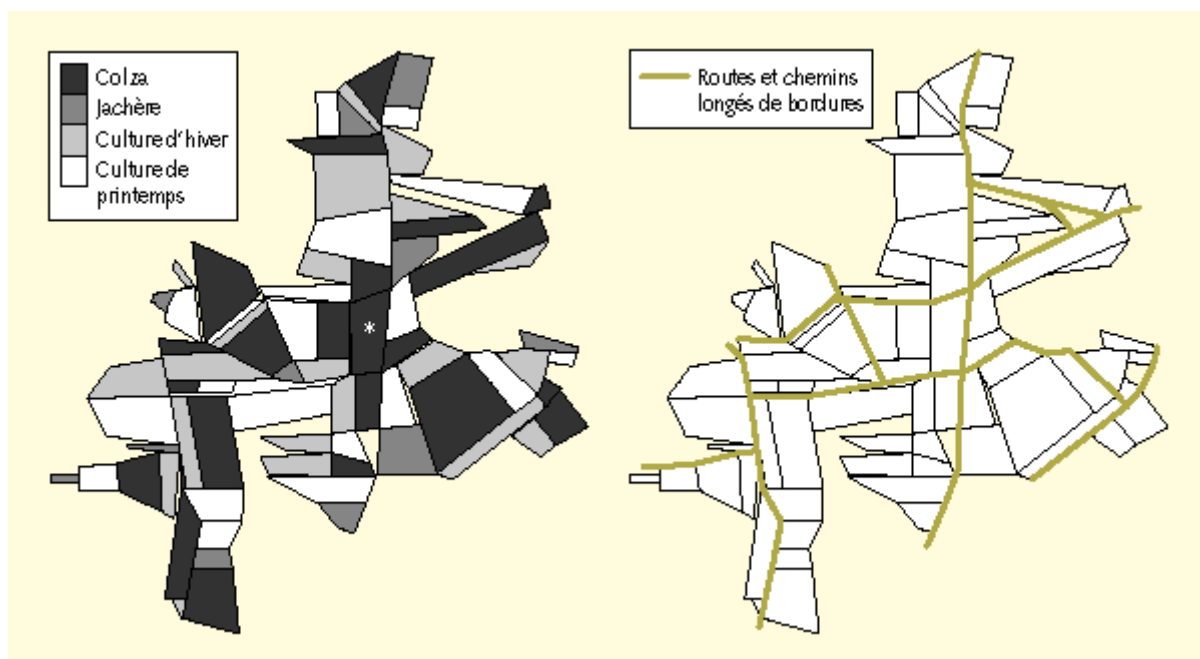


Figure 7. Parcellaire et assolement à la première année d'une région cultivée avec une rotation colza/culture d'hiver/culture de printemps/jachère d'hiver/colza/culture d'hiver/culture de printemps utilisés dans les simulations suivantes. Seule la parcelle marquée* est cultivée avec des variétés de colza transgéniques résistantes à un herbicide ; toutes les autres parcelles sont cultivées avec des variétés classiques.

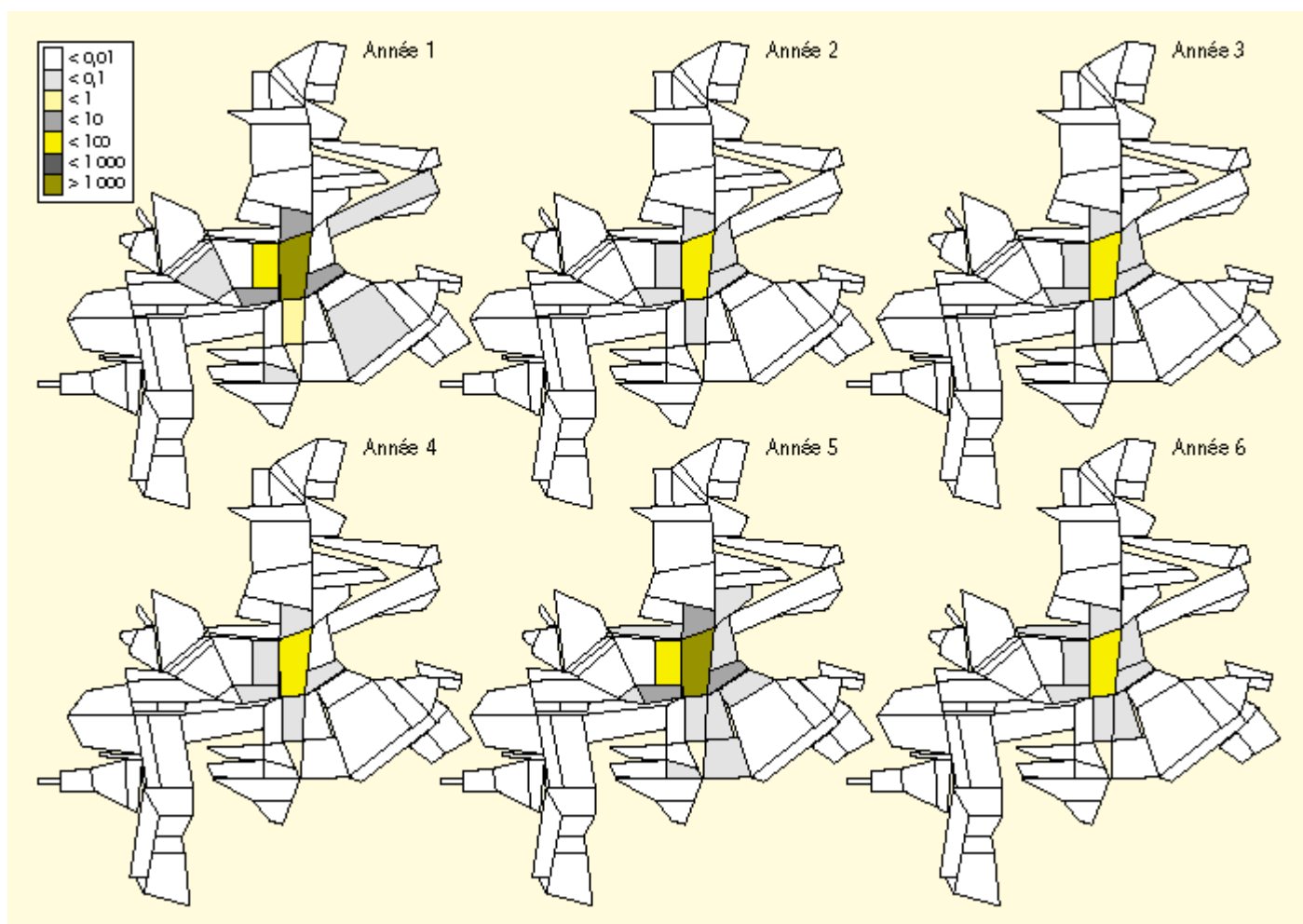


Figure 8. Progression d'un transgène de résistance à un herbicide à partir d'une parcelle centrale dans la région présentée par la figure 7 en fonction du temps. Nombre de semences transgéniques par m² du stock semencier post-récolte pour chaque parcelle.

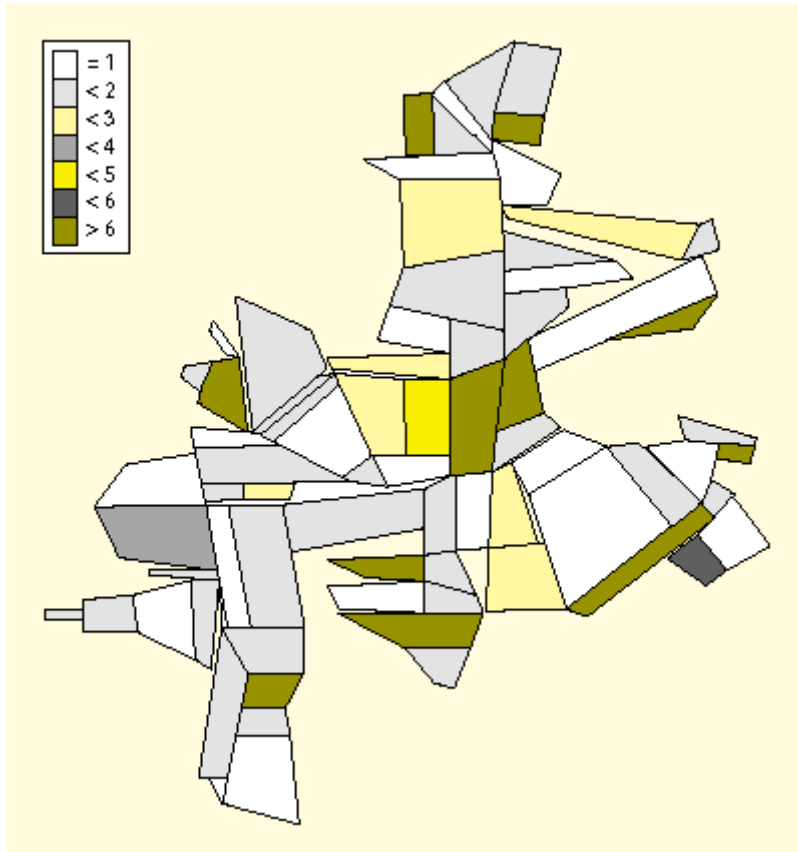


Figure 9. Effet d'une mauvaise gestion (jachères sans semis, sans broyage, sans herbicides ; réduction des efficacités d'herbicides de 10 % dans les autres cultures) de la parcelle cultivée tous les 3-4 ans en colza transgénique sur l'infestation par des repousses de colza résistantes dans la région décrite par la figure 7. Variation relative du nombre d'adultes de colza résistants à la 6^e année de simulation.

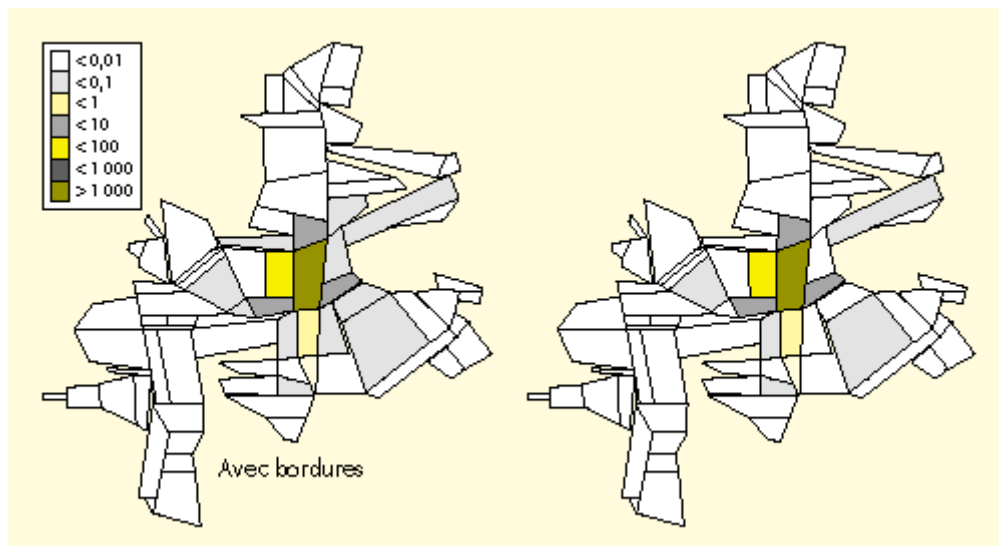


Figure 10. Effet de la présence de bordures de chemins et de route sur le stock semencier post-récolte transgénique (nombre de semences transgéniques par m^2) dans le parcellaire de la figure 7 après la 8^e année de simulation.

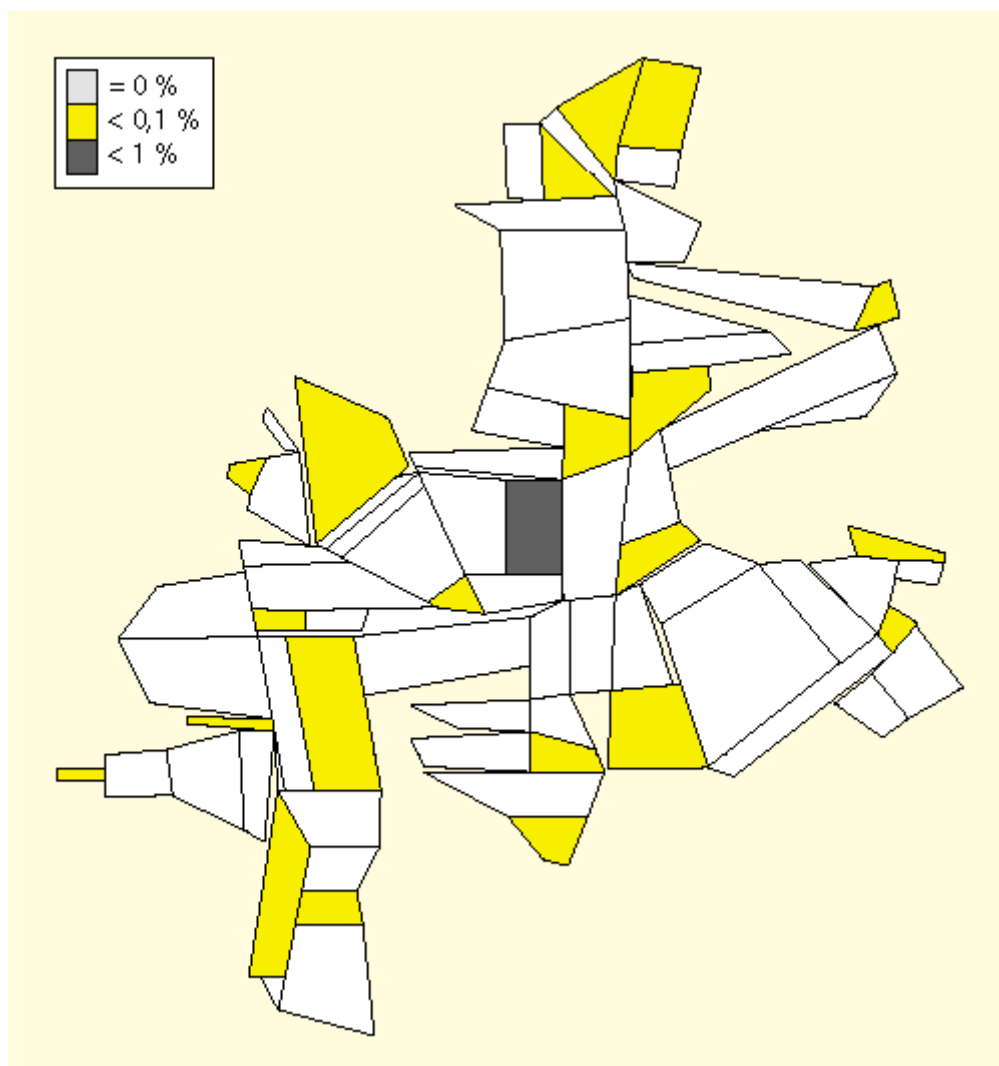


Figure 11. *Pollution des récoltes de colzas classiques par le transgène. Proportion de graines produites de génotype Aa ou AA à la 5^e année de simulation sur le parcellaire, l'assolement et les rotations de la figure 7.*

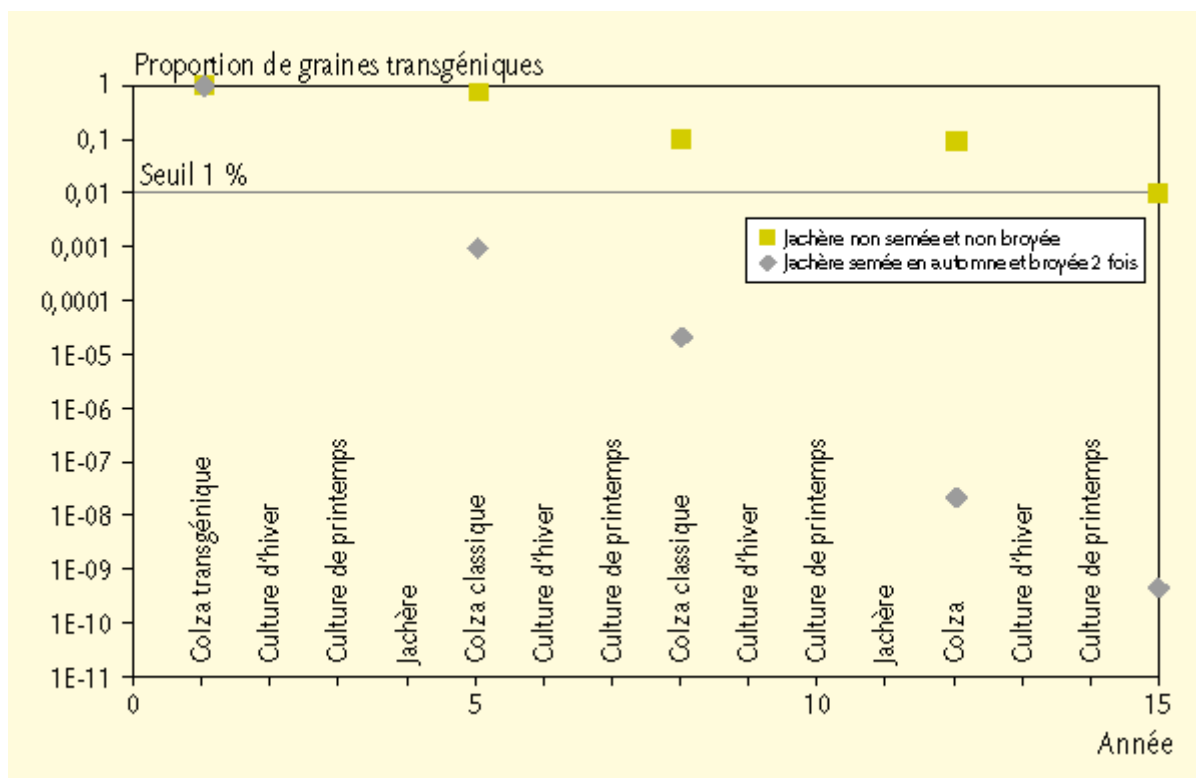


Figure 12. Évolution de la pollution des récoltes de colzas classiques par le transgène dans une parcelle cultivée en colza/culture d'hiver/culture de printemps/jachère/colza/culture d'hiver/culture de printemps. Effet de la gestion de la jachère.

Unité spatiale	Type	Succession culturale				
		Année 1	Année 2	Année 3	Année 4	Année 5
1	Champ	Colza transgénique	Culture d'hiver	Culture de printemps	Jachère non semée	Colza classique
2	Champ	Culture d'hiver	Jachère d'automne	Colza classique	Culture d'hiver	Culture de printemps
3	Bordure	Bordure	Bordure	Bordure	Bordure	Bordure
...

Tableau 1. Exemple de successions culturales appliquées à un parcellaire.

Culture	Pratiques culturales										
	Dé- chau- mage	Tra- vail du sol	Date de semis	Densité de semis (graines/m ²)	Herbicide ^a				Broyage		Perte récolte ^b (%)
					Semis		Printemps		1 ^{er}	2 ^e	
				C	T	C	T				
Colza transgénique	Oui	Labour	31/8	70	95	0	0	0		c	10
Colza classique	Oui	Labour	2/9	70	0	0	0	0		c	8
Culture d'hiver	Oui	Chisel	4/10	350	90	90	90	90			100
Jachère non semée								0	0	28/4	20/5
Bordure								0	0	25/4	
...											

Tableau 2. Exemple de techniques culturales appliquées aux cultures simulées dans le modèle.

^a Pour cette technique sont indiqués les taux de mortalité (%) des plantes de colza classiques (C, de génotype *aa*) et transgéniques (T, de génotype *Aa* ou *AA*) après application de l'herbicide choisi pour cette culture.

^b La perte de récolte est le taux de graines (%) perdues avant ou pendant la récolte, par déhiscence précoce des siliques et par la moissonneuse-batteuse.

^c Les cases en blanc correspondent à des techniques qui n'existent pas pour la culture en question.

Relations entre compartiments	Système de culture									Variables intermédiaires liées au système de culture
	Déchaumage	Travail du sol	Culture	Date de semis	Densité de semis	Herbicide 1	Herbicide 2	Broyage	Perte de récolte	
1 Stock post-récolte => Stock post-déchaumage	X									Profondeur des graines
2 Stock post-déchaumage => Stock prétravail du sol				X						Âge et profondeur des graines
3 Stock prétravail du sol => Stock présemis		X								Profondeur des graines
4 Stock présemis => Plantules		X		X						Âge et profondeur des graines
5 Plantules => Plantules post-herbicide						X				Génotype des plantules
6 Plantules post-herbicide => Adultes			X		X					Densité des plantules
7 Adultes => Adultes post-herbicide							X			Génotype des adultes
7a Adultes post-herbicide => Adultes post-broyage				X				X		Dates de floraison
8 Adultes post-herbicide => Fleurs			X					X		Densité des adultes
9 Fleurs => Nouvelles graines			X					X		Densité des fleurs, Génotype des fleurs et pollen
10 Nouvelles graines => Stock post-récolte									X	
11 Stock pré-semis => Stock post-récolte										Âge et profondeur des graines

Tableau 3. Effets des variables d'entrée sur les relations entre les différents stades du cycle annuel du colza de la figure 2.

Simulation	Techniques culturales						Densité de colza en céréale d'hiver	
	Céréale d'hiver			Colza	Jachère		Plantes/m ²	Variation relative*
	Travail du sol	Date de semis	Densité de semis (graines/m ²)	Perte de graines avant récolte (%)	Date de semis	Broyage		
1	Labour	3/10	350	5	30/8	Deux	9,32.10 ⁻⁵	1,00
2	Chisel	3/10	350	5	3/8	Deux	1,23.10 ⁻³	13,19
3	Labour	26/10	350	5	30/8	Deux	4,48.10 ⁻⁶	0,05
4	Labour	3/10	400	5	30/8	Deux	7,06.10 ⁻⁵	0,76
5	Labour	3/10	350	10	30/8	Deux	1,86.10 ⁻⁴	2,00
6	Labour	3/10	350	5	Aucun	Aucun	7,74.10 ⁻³	83,13

Tableau 4. Effet du système de culture sur le niveau d'infestation en repousses de colza d'une céréale d'hiver après une succession colza/céréale d'hiver/céréale de printemps/colza simulé avec GeneSys.

* La variation relative en repousses de colza pour la simulation i = nombre de plantes observé pour le système i divisé par le nombre de plantes observé pour la simulation 1.

Dimensions des parcelles (m x m)	Surface (ha)	Rapport largeur/longueur	Circonférence (m)	Stock semencier transgénique	
				Semences/m ²	Variation relative
300 x 200	6,0	0,66	1 000	1,19	1,00
200 x 150	3,0	0,75	700	1,57	1,31
300 x 100	3,0	0,33	800	1,72	1,44
123 x 122	1,5	0,99	490	2,06	1,72
150 x 100	1,5	0,66	500	2,08	1,74
300 x 50	1,5	0,16	700	2,75	2,29

Tableau 5. *Effet de la surface et de la forme des parcelles sur le stock semencier transgénique post-récolte observé après 10 ans de simulation dans la parcelle centrale du parcellaire. Cas d'une rotation colza/culture d'hiver/culture de printemps/jachère d'hiver/colza/culture d'hiver/culture de printemps. Dans la parcelle centrale, tous les colzas à l'exception du premier sont des variétés classiques ; dans toutes les autres parcelles, toutes les variétés de colza sont transgéniques.*

Mode de gestion des bordures	Champs	Bordures
Pas de gestion	1,00	1,00
2 herbicides (100 % de mortalité)	0,64	0,02
1 herbicide (95 % de mortalité)	0,75	0,28
1 broyage 3 jours après début floraison	0,67	0,12
1 broyage 40 jours après début floraison	0,64	0,02
2 broyages 1 jour après début des 1 ^{re} et 2 ^e floraisons	0,64	0,02

Tableau 6. *Effet relatif de la gestion des bordures de chemins et de routes sur le stock semencier transgénique post-récolte des champs et bordures du parcellaire décrit par la figure 7 après 8 ans de simulation.*