Modélisation de l'effet des systèmes de cultures sur les flux de gènes entre culture transgénique et adventice apparentée. Cas de la betterave sucrière (Beta vulgaris L.)

Mathilde Sester

▶ **To cite this version:**

Mathilde Sester. Modélisation de l'effet des systèmes de cultures sur les flux de gènes entre culture transgénique et adventice apparentée. Cas de la betterave sucrière (Beta vulgaris L.). Autre [q-bio.OT]. Université de Bourgogne, 2004. Français. NNT : . tel-00080792

HAL Id: tel-00080792

https://theses.hal.science/tel-00080792

Submitted on 20 Jun 2006

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE

présentée par

Mathilde SESTER

en vue de l'obtention du grade de

DOCTEUR EN SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE BOURGOGNE

Discipline : Sciences de la vie et de la santé

MODÉLISATION DE L'EFFET DES SYSTÈMES DE CULTURES SUR LES FLUX DE GÈNES ENTRE CULTURE TRANSGÉNIQUE ET ADVENTICE APPARENTÉE. CAS DE LA BETTERAVE SUCRIÈRE (*BETA VULGARIS* L.)

Soutenue le 19 mars 2004 devant la Commission d'examen :

François BRETAGNOLLE	**Université de Bourgogne**	**Président du jury**
Thierry DORÉ	**INA P-G**	**Rapporteur**
Jacques MAILLET	**ENSAM**	**Rapporteur**
Jean-François ARNAUD	**Université de Lille**	**Examinateur**
Carola PEKRUN	**Universität Hohenheim**	**Examinateur**
Henri DARMENCY	**INRA Dijon**	**Dir. de thèse**
Egalement invités :		
Marc RICHARD-MOLARD	**ITB**	**Examinateur**
Nathalie COLBACH	**INRA Dijon**	**Co-dir. de thèse**

Remerciements

Je pense à l'écriture des remerciements depuis le début de ma thèse, et maintenant j'espère être à la hauteur et n'oublier personne, tant je suis heureuse et reconnaissante envers tous ceux et celles qui m'ont permis de faire cette thèse.

Je remercierai en premier lieu les membres du jury : Thierry Doré et Jacques Maillet, les rapporteurs, ainsi que Carola Pekrun, Jean-François Arnaud, François Bretagnolle et Marc Richard-Molard pour avoir lu ce mémoire et pour être venus à Dijon de parfois très loin, pour assister à ma soutenance.

Merci à la région de Bourgogne, qui a financé une partie de ce travail, et à l'ITB, pour avoir non seulement financé l'autre partie de ma thèse mais aussi pour m'avoir fait participer aux congrès de l'IIRB et m'avoir permis de continuer quelques mois de plus en ce début 2004. Je citerai Marc Richard-Molard et Claude Muchembled, qui ont plus particulièrement suivi le déroulement de ma thèse.

Je voudrais remercier sincèrement mes directeurs de thèse Henri Darmency et Nathalie Colbach. D'abord Henri, pour m'avoir offert un stage de DEA et m'avoir ensuite fait confiance pour la thèse, mais aussi pour ses connaissances sur les flux de gènes en général et la betterave en particulier. Nathalie, merci également de m'avoir acceptée pour cette thèse et de m'avoir ensuite appris tout ce que je sais sur l'agronomie, la programmation et les statistiques (et ne parlons pas de la rédaction en anglais !). J'ai beaucoup apprécié la complémentarité de leurs encadrements et de leurs points de vue. Je leur suis aussi reconnaissante des lectures et re-lectures qu'ont nécessité mes écrits, surtout lorsque je me laisse aller à des envolées lyriques très peu scientifiques.

Merci à Jacques Gasquez de m'avoir accueillie dans l'unité ainsi qu'à toutes les personnes du laboratoire pour leur accueil et pour les discussions rafraîchissantes lors des (rares !) pauses café, à travers des réflexions métaphysiques sur la cafetière ou les derniers films à voir... J'aimerais remercier en particulier Christian Gawrit, qui m'a beaucoup aidée pour la préparation de mon premier article, ainsi que Xavier Reboud et Nathalie Munier-Jolain pour leurs regards avertis sur les dernières étapes de ce travail.

Merci aux personnes de mon comité de pilotage, qui m'ont suivie et orientée au cours de ma thèse... Un remerciement particulier pour Carolyne Dürr, pour m'avoir permis d'utiliser son modèle, mais aussi pour les discussions que nous avons eues lors de chacune de nos rencontres et qui m'ont souvent permis de faire le point sur mon travail et ses objectifs.

Une thèse de modélisation, certes, mais pas seulement ! Il y a eu aussi beaucoup beaucoup d'expérimentations sur le terrain et pour cela je n'ai pas été seule. Merci infiniment à Hugues, qui m'a très souvent aidée en m'assurant qu'un jour il m'enverrait la facture (et j'ai peur maintenant de devoir rembourser pendant longtemps). Je me rappelle surtout d'un matin d'hiver 2002 où nous sommes allés déterrer à la pioche des graines enfouies sous 30 cm de sol gelé. Merci aussi à Alain, à qui j'ai complètement confié les suivis de la dernière saison de manip, qu'il a assurés, que la lune

soit montante ou descendante. Merci également à Maurice, Gérard, et aux personnes du domaine qui sont intervenues pendant ces essais.

Il me faut aussi remercier les nombreuses mains-d'œuvre qui ont contribué à finaliser ces essais. Je n'oserais pas toutes les citer ici mais je nommerai simplement Stéphane, qui est intervenu tout au long de la thèse et qui pourrait avoir un diplôme de meilleur et plus rapide disséqueur de glomérules de betteraves adventices. Un grand merci aussi à Ingrid, stagiaire géniale et patiente, qui a accepté de passer un été face à face avec moi, assise dans un champ du domaine, à compter des fleurs de betteraves adventices, sans que l'on puisse s'adresser un mot pour ne pas perdre le compte. Il y a eu également Martine, qui a été stagiaire avant que j'arrive au labo et qui avait déjà réalisé un travail très important sur le sujet, sur lequel je me suis basée pour commencer la thèse.

J'apporterai maintenant une mention particulière pour Fabrice, avec qui nous sommes amis depuis le DEA. Depuis, nous avons partagé des supers moments, ainsi que des moments compliqués comme ces veilles de dates limites de dépôt des rapports. Ce fut d'abord son rapport de DEA puis mon rapport de DEA puis mon rapport de thèse... Je réserve dès maintenant pour ton rapport de thèse ! Fabrice fait aussi partie, avec Stéphanie et Séverine, du groupe des réunions hebdomadaires très intellectuelles qui m'a souvent permis de décompresser, en cette fin de thèse.

Merci à Gaëlle qui m'avait confié une de ses manip de thèse au cours de mon DEA. Merci à Sandrine, ma responsable de stage de maîtrise, non seulement pour le stage mais aussi pour les moments passés pendant les deux années de colocation qui ont suivi. Et puisque j'en reviens aux sources de ma présence ici, merci à mon professeur de biologie de terminale qui m'a montré qu'il n'y a pas que les maths dans la vie... bien que j'y revienne dans certains chapitres de ce mémoire.

Merci aux autres stagiaires et thésards qui ont partagé un moment le bureau avec moi : à Alban, d'avoir accepté de rester dans ce bureau alors que je commençais à déprimer. Bon maintenant que nous sommes 5, j'imagine que tu regrettes un peu... Merci à Julie, avec qui j'ai eu des discussions formidables.

Merci bien sûr à mes parents qui ont assuré comme toujours, aux moments cruciaux. Ils sont pour moi des modèles de réflexion et d'intérêt pour les autres. Merci aussi à mes frère et sœur, finalement c'est en voulant les imiter que je suis arrivée là.

Enfin, merci à Nicolas, qui, depuis bientôt 9 ans, a vécu toutes les étapes de ma vie étudiante, et qui m'a supportée tout ce temps malgré les distances parfois extrêmes : on n'imagine pas à quel point c'est loin, l'Alaska ! Je suis ravie qu'il soit là maintenant.

Ce travail a fait l'objet de plusieurs communications scientifiques dans des revues ou des congrès internationaux :

SESTER M., DELANOY M., COLBACH N., DARMENCY H.(2004) : Crop and density effects on weed beet growth and reproduction. *Weed Research (2004) 44, 50-59.*

SESTER M., COLBACH N., DARMENCY H. (2004) : GeneSys-Betterave : un modèle pour comparer les systèmes de culture en fonction du risque d'apparition de betteraves adventices transgéniques. *67th Congress IIRB, Brussels, 11-12 February 2004.* (oral)

SESTER M., COLBACH N., DARMENCY H. (2003) : The GeneSys-Beet model: A tool for comparing cropping systems according to the risk of transgenic weed beets appearing. *Advances in Sugar beet research, IIRB, vol 5: Sugar beet growth and growth modelling. 153-164.*

SESTER M., COLBACH N., DARMENCY H. (2003) Modelling the influence of cropping systems on gene flow from herbicide resistant sugar beet. Adapting the GeneSys model to sugar beet. *GMCC-03 conference, 13-14 Novembre 2003, Helsingør, Denmark.(oral)*

SESTER M., COLBACH N., DARMENCY H. (2003) : Modelling gene flox from transgenic sugar beet to weed beet. *Introgression from genetically modified plants into wild relatives and its consequences. Universiteit van Amsterdam, The Netherlands.(Poster)*

SESTER M., COLBACH N., DARMENCY H. (2002) : Modelling the influence of cropping systems on gene flow from herbicide resistant sugar beet. Presentation of the model GeneSys-Beet. *VII Congress of the European Society for Agronomy, Cordoba, Spain, 327-328. (oral)*

SOMMAIRE

INTRODUCTION **7**

PROBLEMATIQUE **9**

I. Echanges de gènes au sein du genre *Beta* dans le contexte des cultures de betteraves sucrières 9

A. Systématique du genre *Beta* 9

B. Facteurs qui influencent les flux géniques 10

C. La zone de culture de betteraves sucrières. 14

D. Conclusion 17

II. Quelles bases pour modéliser ? 18

A. Objectifs du modèle.

B. Choix du type de modèle.

C. Modéliser l'effet des systèmes de culture sur les adventices. 21

D. Les modèles existants sur la betterave. 22

III. Conclusion 23

CONSTRUCTION DU MODÈLE **25**

I. Architecture du modèle.

A. Variables d'entrée

B. Déroulement de la simulation. 27

C. Variables de sortie. 28

II. Du stock semencier aux plantes. 28

A. Description du stock avec les différents types de graines et les génotypes considérés

B. Description des étapes du modèle. 30

C. Effets des systèmes de culture. 33

D. Bilan de ce qui manque. 34

III. Croissance des plantes et reproduction. 35

A. Description des étapes du modèle.

B. Effets des systèmes de culture. 42

C. Bilan de ce qui manque. 45

IV. Flux de pollen. 45
A. Courbe individuelle de flux de pollen..... 46
B. Flux de pollen..... 47
C. Effet des variables d'entrée sur les flux. 48
EVOLUTION DE SEMENCES ENFOUIES DE BETTERAVES ADVENTICES 50
I. Introduction
II. Suivi expérimental des semences adventices..... 51
A. Matériel et méthodes
B. Résultats 58
C. Discussion. 63
III. Construction du module de germination / levée 67
A. Stock semencier
B. Dynamique de germination 69
D. Taux de plantules levées en fonction du temps : mortalité et croissance pré-levée..... 70
Conclusion..... 74
CROISSANCE DES BETTERAVES ADVENTICES ET TRAINANTES DANS DES CONDITIONS AGRONOMIQUES VARIÉES 75
I. Croissance et reproduction des betteraves adventices..... 76
II. Croissance et reproduction des betteraves traînantes..... 93
A. Introduction sur les traînantes
B. Matériel et méthodes
C. Résultats..... 97
D. Discussion 99
III. Effet des pratiques agricoles..... 101
A. Matériel et méthodes
B. Résultats 103
C. Discussion 104
IV. Écriture complète du module de croissance des plantes..... 105
A. Montaison
B. Floraison 107
C. Production de pollen 108
D. Production de graines..... 109
Conclusion 110

EXEMPLES D'APPLICATIONS DU MODELE 111
I. Parcellaire théorique à six parcelles 112
A. Descriptif des variables d'entrée
B. Suivis de l'infestation en fonction de la gestion des montées 113
C. Discussion 115
II. Simulations à grande échelle 116
A. Variables d'entrée
B. Comparaison de systèmes de culture contrastés
C. Discussion des résultats 117
III. Prochaines utilisations du modèle ? 117
A. Analyses de sensibilité
B. Évaluation du modèle 118
C. Utilisations pratiques 119
Conclusion 120
DISCUSSION - CONCLUSION 121
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 130
ANNEXES 140
ANNEXE 1 : Liste des variables et des paramètres
ANNEXE 2 : Les grandes étapes de l'itinéraire cultural de la betterave 142
ANNEXE 3 : Le désherbage en betterave sucrière 148
ANNEXE 4 : Nombres de plantes survivantes lors des expérimentations de 2002 et 2003 sur la croissance des betteraves adventices et traînantes 152
ANNEXE 5 : Détails statistiques des résultats de comparaison des étapes de développement des traînantes et des adventices 153

INTRODUCTION

INTRODUCTION

La démarche de modélisation en biologie consiste à produire une représentation simplifiée de la réalité simulant au mieux des données observées afin de comprendre et d'extrapoler le phénomène étudié. Le modèle construit peut être ensuite étendu à d'autres situations, comme un expert qui se base sur le schéma élaboré à partir des observations faites sur le terrain pour prévoir ce qui risque de se produire dans un contexte nouveau.

Les modèles mathématiques appliqués à la biologie traduisent sous forme d'équations les processus du vivant. Ils sont de plus en plus utilisés à l'heure actuelle grâce au développement des technologies informatiques qui permettent de combiner les facteurs pris en compte et de multiplier les nombres d'équations. Les modèles décrits se complexifient et s'appliquent à des phénomènes biologiques qui dépendent d'un trop grand nombre de facteurs pour être envisagés par l'expérimentation ou le calcul analytique. En combinant des modèles s'attachant chacun à une seule étape des cycles biologiques, on espère rendre compte des phénomènes complexes à des échelles plus vastes que celles dans lesquelles ces modèles ont été définis.

L'évaluation des risques environnementaux liés à l'utilisation de cultures transgéniques représente un champ d'application approprié de la modélisation car elle dépend d'un grand nombre de facteurs biologiques, environnementaux et agronomiques qui interagissent dans le temps et dans l'espace. L'introduction d'une innovation génétique dans les systèmes cultivés est motivée par des améliorations attendues des conditions de travail et de la productivité ou de l'état du milieu. Elle peut aussi avoir des conséquences non intentionnelles sur d'autres variables de sortie des systèmes agricoles, et dans ce cas il faut pouvoir se donner les moyens d'en gérer l'impact. L'expérimentation ne peut envisager de prendre en compte les dimensions spatiales et temporelles de cette question compte tenu d'une part de la législation qui limite les expérimentations, d'autre part du nombre de facteurs à prendre en compte étant donné la variété des situations agronomiques possibles et enfin de la résilience du système qui fait que des effets peuvent ne se déclarer que sur le long terme.

A l'heure actuelle, les variétés transgéniques qui sont envisagées en Europe dans le cas d'une levée du moratoire sont principalement des variétés résistantes à un herbicide non sélectif. L'avantage immédiat de ces variétés est la réduction des coûts des pratiques de désherbage, la simplification de ces pratiques en n'utilisant plus qu'un seul produit efficace sur l'ensemble de la flore adventice, et la possibilité d'éviter certains herbicides sélectifs polluants. En revanche, si la résistance se transmet aux adventices, en particulier si des adventices apparentées à la culture existent à proximité des parcelles, la sélectivité de l'herbicide par rapport à la culture est perdue. Si, en plus, le même herbicide est utilisé pour plusieurs variétés transgéniques tolérantes au cours de la même rotation, les résistances apparues naturellement, les repousses des cultures mais aussi les adventices apparentées qui

expriment le transgène ont un avantage sélectif nouveau sur les autres espèces adventices. Des situations propices à la transmission de transgène d'une culture vers les adventices apparentées ou les repousses de cette culture ont été identifiées pour de nombreuses espèces. En France le colza, le blé et la betterave pourraient être principalement concernés.

Mon travail de thèse se place dans le cadre de l'évaluation des cultures de betteraves sucrières transgéniques en France. L'utilisation de betteraves sucrières tolérantes à un herbicide non sélectif est envisagée pour palier aux difficultés de désherbage de la betterave sucrière à l'heure actuelle liée à la complexité des programmes de désherbage d'un coût élevé, à la phytotoxicité partielle des produits entraînant 3 à 5 % de baisse de rendement et à leur inefficacité vis à vis de certaines adventices comme les betteraves adventices. Actuellement, les betteraves adventices doivent être gérées manuellement et l'utilisation de variétés transgéniques pourrait être une solution pour les 4,5 % de la sole betteravière moyennement à fortement infestés par les betteraves adventices et forcés d'arrêter la culture de betteraves sucrières à cause des baisses de rendement (Richard-Molard *et al.,* 1996). On peut craindre cependant que l'adoption de variétés transgéniques n'entraîne une dispersion rapide des transgènes vers les betteraves adventices, principalement parce que les betteraves adventices sont des descendants directs des betteraves cultivées. Les flux entre culture et adventices sont certainement possibles, voire inévitables (Desplanques *et al.*, 2002). Dans le cas d'un transgène de résistance à un herbicide, ces flux risquent même d'être accélérés par la sélection exercée par l'herbicide, et de conduire rapidement au retour de la situation actuelle. Ils peuvent aussi conduire au développement de betteraves « super-mauvaises herbes » capables de résister aux herbicides dans d'autres cultures de la rotation. Il existe donc un besoin très fort de développer un outil permettant de déterminer *a priori* les situations agronomiques à risque pour l'apparition de betteraves adventices transgéniques dans une région de culture de betteraves sucrières. Pour répondre à cette demande, il faut pouvoir envisager toutes les composantes du flux de gènes du compartiment cultivé au compartiment adventice, non seulement les flux de pollen et de graines mais aussi les repousses et la floraison des betteraves cultivées, la coexistence des adventices et des cultivées, la survie des semences dans les champs, et bien entendu les pratiques culturales qui agissent sur ces plantes.

La première partie de ce mémoire est une synthèse sur les flux de gènes entre les différents types de betteraves dans la zone de culture des betteraves sucrières en France et les choix possibles pour la structure du modèle à développer afin d'établir l'effet des systèmes de culture sur la vitesse et la fréquence d'apparition d'adventices transgéniques. La construction du modèle sera ensuite détaillée et confrontée à une synthèse des connaissances qui mettra en lumière les données manquantes au paramétrage. Ces dernières seront obtenues grâce à des expérimentations spécifiques rapportées dans deux chapitres indépendants. Les premières simulations seront finalement présentées.

CHAPITRE 1
PROBLEMATIQUE

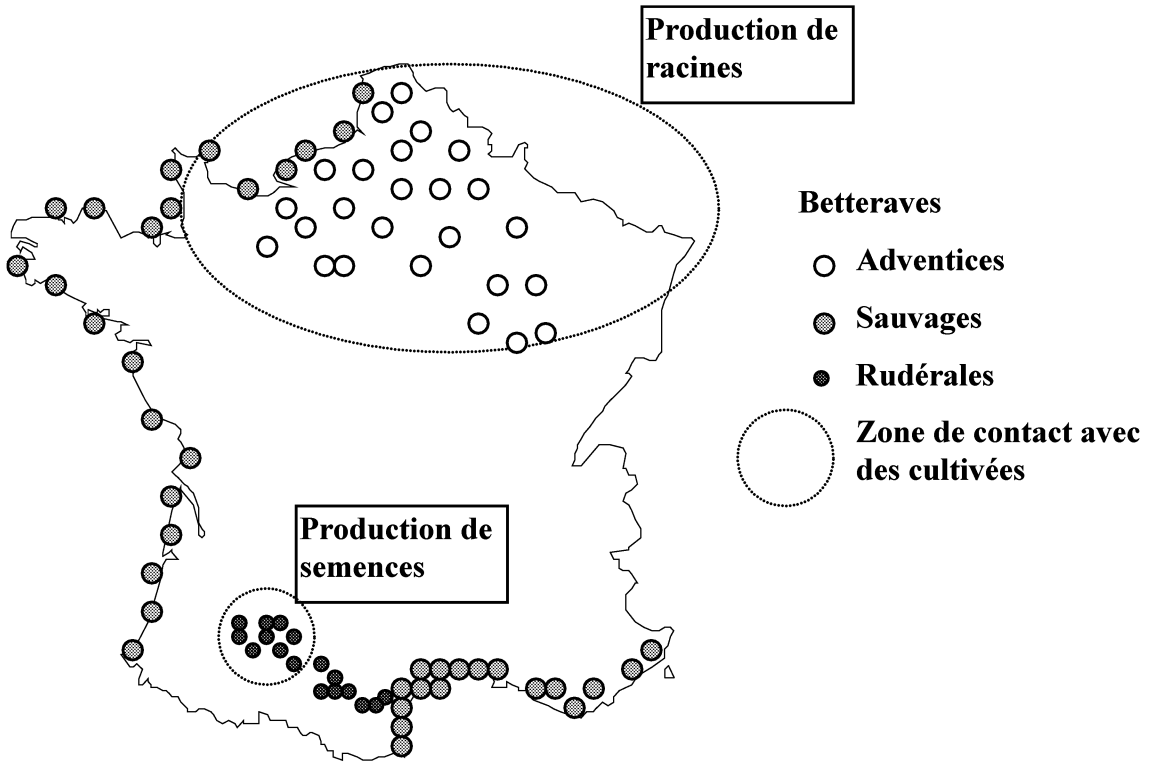


Figure 1 : Répartition géographique des différentes formes de betteraves en France. Les zones de contact avec les formes cultivées sont entourées : au sud la zone de production de semences, au nord la zone de culture de betteraves sucrières (Desplanque et al.*, 1999).*

PROBLEMATIQUE

Mon objectif est de développer une méthodologie pour choisir les systèmes de cultures capables de limiter l'apparition de betteraves mauvaises herbes transgéniques suite à la culture de betteraves sucrières transgéniques. En premier lieu les flux de gènes qui peuvent avoir lieu entre ces formes de betterave et les facteurs qui peuvent les influencer seront décrits. Ensuite, après avoir choisi alors la méthode à utiliser pour développer cet outil je recenserai les approches similaires réalisées sur d'autres plantes ou dans d'autres contextes et sur lesquelles je pourrai m'appuyer.

I. Echanges de gènes au sein du genre *Beta* dans le contexte des cultures de betteraves sucrières

A. Systématique du genre *Beta*

La betterave fait partie de la famille des *Chenopodiaceae*. La dernière classification du genre *Beta* (Letschtert, 1993) distingue trois espèces de betteraves : *B. macropora*, *B. patula* et *B. vulgaris*. En France, on ne retrouve que des formes de l'espèce *B. vulgaris*. Elle est subdivisée en trois sous-espèces : ssp. *vulgaris* (toutes les formes cultivées de betteraves), ssp. *maritima* (formes littorales et rudérales) et ssp. *adanensis* qui est une forme sauvage qu'on ne trouve pas en France (Shen *et al.*, 1998 ; Lange *et al.*, 1999). Quatre types de betteraves peuvent être distingués sur des critères morphologiques ou sur des critères de répartition géographique (Figure 1) :

- la betterave rudérale (*B. vulgaris* ssp. *maritima*)
- la betterave littorale (*B. vulgaris* ssp. *maritima*)
- la betterave cultivée (*B. vulgaris* ssp. *vulgaris*)
- la betterave mauvaise herbe ou adventice (*B. vulgaris* ssp. *maritima*).

Les betteraves littorales et les betteraves rudérales se distinguent par leurs caractéristiques biologiques ainsi que leur répartition géographique : les formes littorales se retrouvent sur toute la façade littorale du Nord et de l'Ouest de la France et de la méditerranée (Van Dijk & Desplanque, 1998). On ne les retrouve pas à l'intérieur des terres. Les formes rudérales, en revanche, se retrouvent à l'intérieur des terres, cantonnées, en France, uniquement dans le Sud-Ouest. Les betteraves cultivées sont réparties en deux zones : la première est la zone de production de semences, localisée dans le Sud-Ouest de la France, la seconde est la zone de culture des betteraves sucrières, au Nord-Nord-Est.

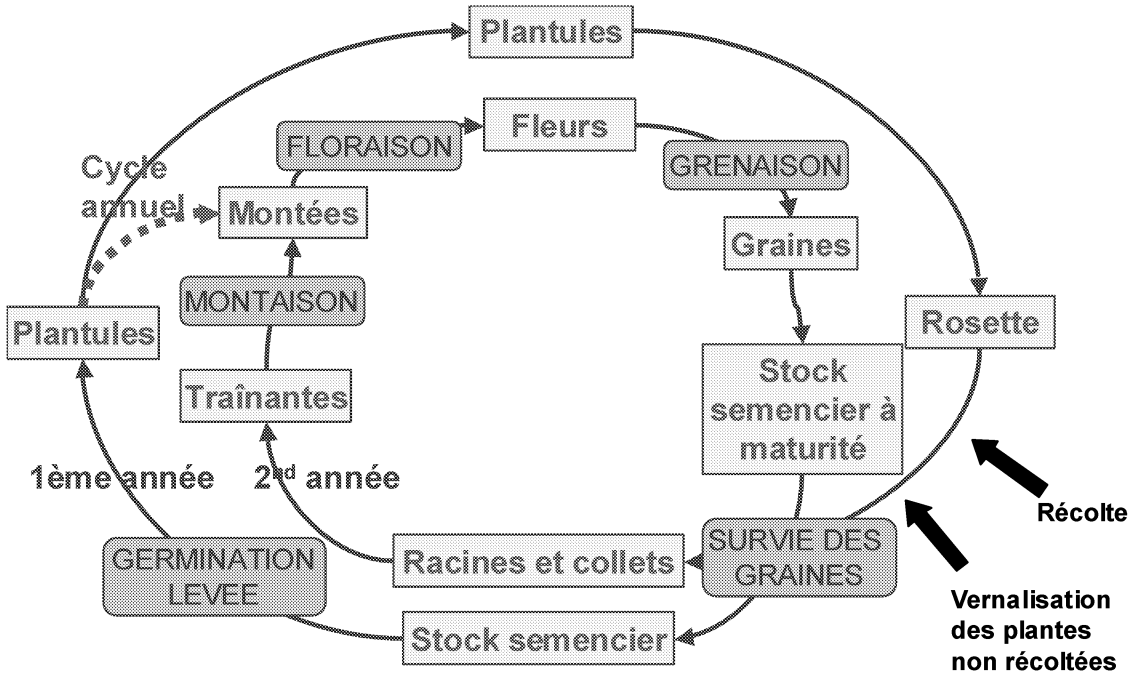


Figure 2 : Représentation schématique du cycle de vie des betteraves annuelles et bisannuelles. Les stades clef de développement sont représentés par les encadrés. Les phases de transition entre ces stades sont indiquées en grisé. La récolte des betteraves sucrières est aussi figurée.

Les betteraves adventices apparaissent dans les zones de culture des betteraves sucrières. Leur origine a été démontrée sur la base de caractères génétiques : ces betteraves sont positionnées à égale distance génétique des cultivées et des rudérales (Boudry *et al.*, 1993). Elles descendent donc vraisemblablement d'hybrides accidentels entre cultivées et rudérales au moment de la production des semences de betteraves sucrières. La même origine hybride a été démontrée pour des betteraves mauvaises herbes en Angleterre (Hornsey & Arnold), en Californie (Bartsch & Ellstrand, 1999) et en Europe de l'est (Soukup *et al.*, 2002). Les formes mauvaises herbes peuvent aussi provenir de "repousses" (appelées betteraves traînantes) dans la culture qui suit la betterave sucrière (Evans & Weir, 1981). Toutes les formes sauvages, adventices et cultivées de betteraves sont interfertiles (Santoni & Bervillé, 1992 ; Boudry *et al.*, 1993).

B. Facteurs qui influencent les flux géniques

Les possibilités de croisement entre les sous-espèces de l'espèce *Beta vulgaris* indiquent que des flux géniques sont possibles là où elles se côtoient. Ces croisements constituent un risque quel que soit le sens dans lequel ils se réalisent : l'apport incontrôlé de gènes de plantes sauvages peut constituer une pollution des semences, et en outre, le flux de gènes de plantes cultivées vers les populations sauvages peut conduire à l'apport de caractères bénéfiques ou non dans la population sauvage qui risque de modifier l'équilibre écologique. Pour être en mesure de contrôler ces flux de gènes, il faut d'abord identifier les facteurs qui peuvent les influencer.

1. L'aptitude à fleurir et à produire des semences

La betterave sucrière cultivée est une forme bisannuelle (Figure 2). Elle produit la première année de végétation une racine qui contient des réserves en saccharose. La deuxième année de végétation, ces réserves sont remobilisées pour élaborer la partie reproductive : les entre-nœuds de la tige principale s'allongent pour former la première tige reproductrice. C'est l'étape de montaison. Dans les champs agricoles, la récolte s'effectue à la fin de la formation des réserves, puisque c'est la racine qui est utilisée pour produire le sucre. Par conséquent, récoltées dès la fin de la première année, les betteraves sucrières ne produisent normalement pas de graines.

La montée à graines dépend des températures froides subies par la plante en hiver et de la longueur du jour : un certain nombre de jours de froid est nécessaire pour provoquer ce changement physiologique appelé vernalisation. L'action du froid doit être accompagnée par une augmentation de la durée du jour sans laquelle la montaison ne se fait pas (Stout, 1946 ; Margara, 1960 ; Lexander, 1980). Ce phénomène est expliqué par des besoins spécifiques en lumière. Le rouge ou le rouge-lointain semblent être les lumières efficaces pour favoriser la montaison lorsque l'intensité lumineuse augmente ou lorsque la durée d'éclairement augmente (Lexander, 1980). Cette induction de l'aptitude à monter est partiellement réversible si des

Figure 3 : Betteraves montées dans un champ de betteraves sucrières.

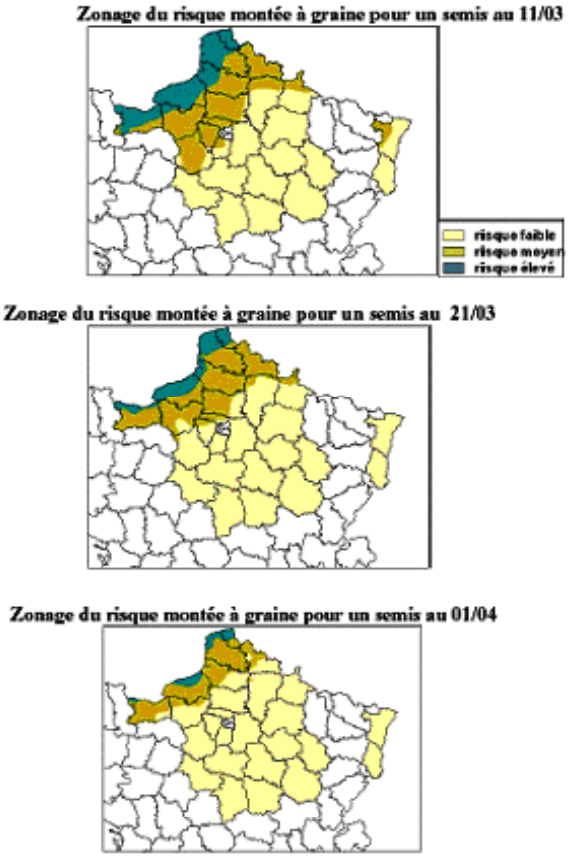


Figure 4 : Résultats de l'enquête conjointe ITB -SES France - Météo-France sur les risques de vernalisation des betteraves sucrières en fonction des températures moyennes des différentes région et des dates de semis (Perarnaud et al., 2002). Plus la date de semis est tardive, plus la zone à risque de montaison est restreinte.

fortes températures surviennent après la période de froid (c'est ce qu'on appelle la dévernalisation) (Stout, 1946). Si la plante est semée à la fin de l'hiver ou très tôt au printemps, et qu'une période de froid survient après le semis, les plantules peuvent être vernalisées et monter dès la première année de développement (Margara, 1960) (Figure 3). Les observations à grande échelle réalisées en France pour quantifier l'effet de la température sur la montée à graine des betteraves sucrières montrent l'importance des phénomènes de vernalisation-dévernalisation. En effet, il semble que la majorité des situations de culture de betteraves sucrières soient réalisées dans des conditions de vernalisation, mais que les montées sont limitées par la dévernalisation d'une grande partie des plantes (Perarnaud *et al.*, 2002). Une carte des zones à risque pour la montée a été réalisée en combinant les estimations de vernalisation-dévernalisation (Figure 4) en fonction des dates de semis.

La sensibilité au froid dépend du génotype, mais aussi du stade de développement de la betterave : la plus connue est la vernalisation des plantules (Stout, 1946 ; Margara, 1960), qui est utilisée en particulier dans la production des semences pour faire fleurir des pieds reproducteurs qui sont repiqués sous forme de planchons avant l'hiver. Il existe aussi un phénomène de vernalisation des semences, qui a été observé lors de la maturation des semences sur le pied femelle (Desprez, 1980, Wood et al, 1983). Une sensibilisation à la vernalisation existe aussi pour les graines mûres (Van Roggen, 1997).

Toutes les betteraves ne sont pourtant pas bisannuelles. L'existence du gène B (bolting) a été supposée la première fois par Owen *et al.* (1940), et ce gène est actuellement en cours d'identification moléculaire (Sadeghian *et al.*, 1993; Longden *et al.*, 1994, Boudry *et al.*, 1994, El-Mezawy *et al.*, 2002). Sa présence permet à la plante de monter dès la première année sans condition de température particulière. Ce gène est un gène dominant qui est présent en grande majorité chez la ssp. *maritima.* (Van Dijk *et al.*, 1997). Il est également présent dans les autres populations de betteraves sauvages. Les betteraves cultivées, en revanche, sont homozygotes pour l'allèle récessif b donc bisannuelles.

En outre, les formes maritimes de betteraves sont fréquemment pérennes : elles ne meurent pas après la première floraison mais ont une floraison plus modérée à laquelle survit la plante, qui peut ensuite produire à nouveau des graines plusieurs années de suite. Des variations de durée des périodes de reproduction allant de 2 à plus de 5 ans pour *Beta vulgaris* ssp. *maritima* (Hautekèete et al., 2001).

2. Le taux d'allogamie.

Le taux d'allogamie quantifie la proportion des descendants d'une plante qui sont issus de la pollinisation des ovules de la plante par le pollen d'autres plantes. Un taux d'allogamie bas (donc un taux d'autogamie élevé) signifie que la plante s'autosuffit pour sa reproduction. Ceci a un impact immédiat sur les flux géniques réalisés. La betterave est une espèce reconnue

pour son allogamie forte (entre 75 et 100 % ; Larsen, 1977), due à un système d'auto-incompatibilité gamétophytique de type S (Owen 1942, Maletsky & Weisman, 1978). Celui-ci est gouverné par 4 loci, l'incompatibilité a lieu lorsque le pollen et le stigmate portent les mêmes allèles sur les 4 locus. Au cours de la sélection des variétés de betteraves sucrières, un gène d'auto-compatibilité (S_f) a été introduit pour pouvoir multiplier les lignées pour la production de semences.

Dans les populations de la sous-espèce *maritima*, les deux types auto-compatible et auto-incompatible existent (Ford-Lloyd, 1986).

3. La quantité de pollen émise.

Plusieurs systèmes de stérilité mâle nucléo-cytoplasmique ont été décrits chez la betterave. L'un d'entre eux est particulièrement utilisé dans les schémas de sélection : le système de type Owen (Owen, 1942). Il est composé d'un cytoplasme de type S et de deux gènes restaurateurs de la fertilité (X et Z). Si le type cytoplasmique d'une plante est S, alors la fertilité va dépendre des caractéristiques des gènes de restauration :

- une plante S xx zz est stérile
- une plante S xx Zz ou S xx ZZ est semi-fertile..
- une plante S Xx zz, S Xx Zz, S Xx ZZ, S XX zz, S XX Zz ou S XX ZZ est fertile

Le type cytoplasmique N permet en revanche une fertilité quels que soient les allèles de restauration.

La transmission maternelle des caractères mitochondriaux a été montrée par Desplanque *et al.* (2000), elle s'applique en particulier à la stérilité mâle cytoplasmique CMS des sélectionneurs qui est un assez bon marqueur de l'origine maternelle cultivée des plantes puisqu'il n'existe pas dans les populations littorales ou rudérales. Ce type cytoplasmique est donc spécifique des cultivées et des adventices, qui le portent toutes en théorie. La fertilité pollinique des betteraves adventices dépend alors seulement des combinaisons des allèles restaurateurs de fertilité.

4. La polyploïdie.

Certaines variétés de betteraves sucrières sont issues de croisements entre un pollinisateur auto-tétraploïde (par doublement à la colchicine) et un porte-graine diploïde. Les betteraves sucrières des variétés actuelles sont donc soit triploïdes si le pollinisateur est tétraploïde, soit diploïdes si le pollinisateur est diploïde. Des études ont comparé les caractéristiques des pollens diploïde et haploïde (Hecker, 1988) et ont montré une différence de taille et de mobilité. Au niveau de leur efficacité, il semble qu'un mélange de pollen provenant à parts égales de plantes diploïdes et tétraploïdes produise 89 % de plantes diploïdes donc une grande majorité des descendants est issue des plantes diploïdes (Scott & Longden, 1970). Le pollen haploïde est donc plus compétitif. Ce phénomène a été déterminant dans les zones de

production de semences où les fécondations par le pollen haploïde sauvage étaient très avantagées par rapport aux fécondations par le pollen du pollinisateur tétraploïde. Une conséquence, plutôt favorable cette fois, de cette discrimination du pollen, est le fait qu'en zone de culture de betterave sucrière, les montées vernalisées vont produire un pollen peu compétitif ce pourrait contribuer à limiter le risque d'échanges entre compartiment cultivé et adventice. En revanche, les montées hybrides proviennent du parent mâle stérile et du pollinisateur sauvage diploïde et sont donc diploïdes.

L'avantage à l'utilisation de variétés transgéniques triploïdes est donc très limité comparé au risque de pollution des lots de semences. A l'heure actuelle, toutes les variétés existantes de betterave transgénique sont diploïdes seul cas qui sera donc pris en compte par la suite.

5. Proximité des plantes.

Pour que des échanges génétiques aient lieu entre les différentes formes de betteraves, il faut que des zones de co-existence existent. Dans ces zones, le pollen et les graines vont pouvoir être échangés entre les populations. D'après la carte présentée en Figure 1, des zones de contact existent entre les betteraves rudérales et les betteraves cultivées dans le Sud-Ouest de la France, au niveau de l'aire de production de semences de betteraves. Des échanges y ont effectivement lieu qui sont à l'origine des populations d'adventices dans les régions de culture de betteraves sucrières, les graines étant dans les lots distribués aux agriculteurs. En effet, les betteraves rudérales sont annuelles en grande majorité (Boudry *et al.*, 1992) et les pollinisations accidentelles de betteraves porte-graines par des rudérales conduisent à des pollutions des lots de semences par des plantes annuelles, puisque l'allèle B est dominant, qui vont donc monter et produire des graines au lieu de développer une racine riche en saccharose.

Une autre zone de contact, cette fois entre les betteraves cultivées, les betteraves maritimes et les betteraves adventices, est la zone de culture de betteraves à proximité des côtes du Nord-Ouest de la France. Les échanges n'ont pas été clairement observés dans cette zone mais ils sont toujours en cours d'étude à l'aide de marqueurs moléculaires (Cuguen, 2003). Cette zone est la seule dans laquelle l'intervention des graines dans les flux de gènes est apparue comme importante (Arnaud *et al.*, 2003).

La troisième zone de contact entre plusieurs formes de betteraves est constituée par les parcelles de culture de betteraves sucrières où co-existent les betteraves sucrières cultivées et les betteraves adventices. C'est sur cette zone d'échanges que va se concentrer cette étude qui vise à apporter des préconisations pour les agriculteurs cultivateurs de betteraves sucrières, et leur fournir un outil pour choisir les systèmes de culture à même de limiter l'apparition de betteraves mauvaises herbes transgéniques. Desplanque *et al.* (2002) ont observé que les échanges dans cette zone sont dus principalement aux flux de pollen, les graines restant

souvent à proximité du parent maternel ne sont dispersées en général qu'à l'intérieur des parcelles.

C. La zone de culture de betteraves sucrières.

Les paragraphes précédents montrent que les questions sont très différentes selon la zone d'étude pour les flux entre types de betteraves. L'objectif de cette étude n'est pas de fournir un cahier de charges pour la production de semences mais de mesurer dans quelles mesures la agriculteurs utilisateurs de betteraves transgéniques vont pouvoir gérer les betteraves adventices. Dans cette optique, c'est sur les flux dans la zone de culture des betteraves sucrières que nous allons nous focaliser désormais.

1. Les types de betteraves présents.

Les betteraves qui co-existent dans la zone de culture des betteraves sucrières sont des betteraves cultivées et des adventices. Plusieurs types sont présents pour les betteraves cultivées :

- Les betteraves sucrières, qui sont les betteraves semées qui emmagasinent le saccharose l'année de culture de la betterave. L'itinéraire technique de la culture de betterave sucrière est détaillé en annexe 1.
- Les betteraves traînantes, qui sont les repousses des petites racines ou des collets restés sur le sol après la récolte et qui redémarrent l'année après la culture de betterave : elles sont en deuxième année de végétation après un hiver sur la parcelle et vont donc entamer leur phase de reproduction dans une autres culture de la rotation car on ne cultive que très rarement deux betteraves de suite
- Les betteraves hybrides font partie des cultivées, mais leur parent mâle est une betterave rudérale qui se trouvait à proximité de la zone de production de semences. Dans un champ cultivé, on ne détecte facilement que les hybrides annuels qui montent dans le rang de semis tandis que les hybrides bisannuels produisent des réserves de saccharose comme les cultivées non-hybrides
- Les betteraves adventices sont apparues dès les années 1950 et ont été décrites à partir des années 1970 (Longden, 1976) dans les zones de culture de betteraves sucrières. Je qualifierai d'adventices toutes les betteraves de la zone de culture de betteraves sucrières qui n'ont pas été semées en même temps que la culture, donc tous les descendants des hybrides ou des traînantes produits sur la parcelle. Elles poussent sur et en dehors des rangs souvent à forte densité.

2. Les interventions culturales qui limitent l'apparition des betteraves mauvaises herbes.

Dans les champs de betteraves sucrières, les betteraves mauvaises herbes provoquent des chutes de rendement, car elles constituent une compétition pour la lumière, l'eau et les nutriments. Elles posent aussi des problèmes au moment de la récolte et de l'extraction en sucre, à cause des hautes tiges qui dépassent du couvert et contribuent à engorger les chaînes de la sucrerie. En outre, leur élimination est difficile, puisqu'étant de la même espèce que les betteraves cultivées, elles et ne sont pas éliminées par les herbicides utilisés en betterave. L'élimination des betteraves mauvaises herbes n'est donc possible qu'avec des interventions spécifiques :

- l'arrachage manuel des montées avec exportation des adventices enlevées (Pichenez,1981 ; Evans and Weir, 1981), ou au moins coupe de la tige au dessus du collet si les fleurs ne sont pas encore mures (ITB, comm., pers.)
- l'application localisée d'un herbicide grâce à des rouleaux qui ne badigeonnent que les plantes plus hautes que le couvert moyen. Ainsi, les montées, qui ont des tiges plus grandes que les cultivées sont les seules à être touchées, cette intervention ne pouvant se faire que tardivement (après la cohorte des montées)
- le binage entre les rangs qui permet d'éliminer les adventices situées en dehors de la ligne de semis
- des techniques plus rarement utilisées comme l'application d'un champ électrique sur les plantes hautes
- l'utilisation d'une barre de coupe qui ne va couper que ce qui dépasse au-dessus du couvert de betteraves. L'inconvénient de cette technique est qu'elle ne détruit pas les plantes et bien souvent celles-ci repoussent en formant des tiges en fleurs rampantes.

Les agriculteurs effectuent le plus souvent l'arrachage manuel en passant plusieurs fois, en fonction de l'importance du nombre de montées observé depuis l'extérieur de champ. Celles-ci sont ensuite déposées soit à l'extérieur de la parcelle sur la bordure, en coupant ou non la tige au-dessus du collet, ce qui évite le développement des fleurs récemment ouvertes, soit dans une remorque qui les exportera de la zone de culture.

Dans certaines zones, les montées n'ont pas été arrachées de façon très active dans les cultures de betteraves sucrières. Il en résulte une infestation qui peut s'avérer rapidement dramatique pour la culture de betterave. L'ITB met régulièrement les agriculteurs en garde, les prévenant qu'une montée une année engendre statistiquement 18 montées à la culture de betterave suivante. En France, en 1996, 20.000 des 450.000 ha de la surface cultivée en betteraves sucrière étaient fortement infestés par des betteraves adventices. (Richard-Molard *et al.*, 1996). Ces infestations conduisent à l'arrêt de la culture de betteraves pendant plusieurs années, car elle n'est plus rentable. En Angleterre, des cas très nombreux d'infestation ont été recensés dans les années 80 et de nouveau dans les années 95 (Longden, 1976 ; Longden,

1993) Les tentatives de rétablissement d'un niveau acceptable (Longden, 1980) nécessitent une surveillance très stricte des montées et des mesures drastiques, notamment du fait de la durée de vie importante des graines dans le sol (Desprez, 1980).

En revanche, les betteraves adventices et les betteraves traînantes ne sont généralement pas un gros problème dans les céréales, où elles sont contrôlées par les herbicides (Gunn, 1979 ; Gestat de Garambe, 2000). Elles peuvent cependant devenir gênantes pour des cultures à inter-rangs plus larges et dont le couvert est moins dense, comme le pois ou la pomme de terre.

3. Les conséquences de l'utilisation de variétés transgéniques.

a. Betteraves sucrières résistantes aux herbicides non sélectifs.

L'utilisation de betteraves transgéniques résistantes à un herbicide non sélectif est de plus en plus envisagée actuellement pour plusieurs raisons. La première raison est le coût : la betterave est une plante peu compétitive avant la couverture de sol et le désherbage de post levée doit être soigné, croisant plusieurs matières actives toutes d'un coût élevé (coût moyen de désherbage : 850 FF soit 130 €/ha ; Richard-Molard *et al.*, 1996). En outre, ces herbicides sont rarement d'une efficacité complète, sont assez polluants, et sont en limite de phytotoxicité sur la culture (Richard-Molard *et al.*,1996). Pour les champs infestés par des betteraves mauvaises herbes, les herbicides sélectifs de la betterave sont bien entendu inefficaces et par conséquent d'autres techniques non chimiques ont été développées.

La possibilité de développer des betteraves sucrières résistantes à un herbicide non sélectif permettrait une grande simplification des pratiques de désherbage en betterave. En effet, les herbicides non sélectifs, glyphosate ou glufosinate, sont des herbicides simples d'utilisation, qui détruisent une large gamme de mauvaises herbes sans condition très forte sur le stade de développement et ceci à moindre coût. Des études sur le bénéfice économique lié à l'utilisation de semences transgéniques ont été réalisées récemment lors d'essais en Angleterre (Broom's Barn Research Station, site internet) et ont démontré un véritable intérêt à court terme pour l'agriculteur. Cette technologie permettrait de rendre la betterave cultivée sélective de l'herbicide l'exclusion de toute autre forme de betterave, et donc de détruire les betteraves adventices. La phytotoxicité est également réduite avec l'utilisation de ces herbicides (gain de rendement de 3 à 5 % par rapport au traitement classique sur une même variété).

b. Le transfert du transgène aux betteraves adventices.

L'avantage de ces variétés transgéniques, c'est-à-dire leur résistance à un herbicide total, est aussi la principale source d'interrogation sur d'éventuelles conséquences néfastes de ces variétés. En effet, les betteraves cultivées et adventices sont de la même espèce, et l'une est même à l'origine de l'autre. Par conséquent, les flux de gènes sont inévitables dans le

contexte agricole, et la résistance à l'herbicide non sélectif sera facilement transmise aux betteraves mauvaises herbes. Dans ce cas de figure, ces betteraves seront les seules adventices résistantes dans la parcelle et l'utilisation de l'herbicide assurera une très forte pression de sélection en leur faveur. On peut alors imaginer très rapidement un retour à la situation actuelle d'infestation voir même à une situation aggravée, puisque les autres mauvaises herbes seront bien contrôlées. Néanmoins, les instituts techniques affirment que les agriculteurs sauront éliminer les montées avant qu'elles ne produisent des graines grâce à l'arrachage manuel, mais ce serait perdre un grand avantage de l'utilisation des betteraves transgéniques que de continuer l'arrachage manuel. D'autre part, on ne sera jamais à l'abri d'un voisin moins pointilleux ou d'un arrachage raté suite à des conditions climatiques défavorables.

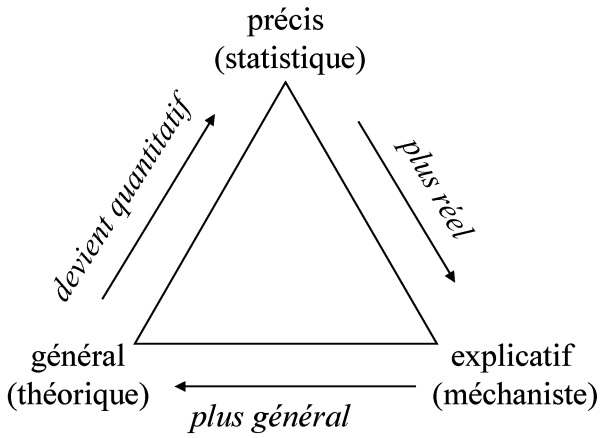
Il est nécessaire de pouvoir mesurer sur le long terme les conséquences de chaque pratique simplificatrice pour permettre aux agriculteurs de réduire au maximum la gestion des adventices tout en conservant le bénéfice de l'utilisation de variétés transgéniques le plus longtemps possible.

c. Limiter l'apparition de mauvaises herbes transgéniques.

Dans le contexte agricole actuel, plusieurs situations sont envisagées pour limiter l'infestation rapide des champs de betteraves sucrières par des populations résistantes de betteraves adventices. La première, énoncée au paragraphe précédent, est d'émettre l'hypothèse que les agriculteurs vont continuer à arracher les montées malgré l'utilisation de semences transgéniques. Il n'est cependant pas sûr que cette pratique suffise, puisque des betteraves peuvent se développer dans d'autres cultures comme c'est le cas des betteraves traînantes, et leur résistance à un herbicide non sélectif pourrait leur être également favorable, surtout si d'autres cultures résistantes au même herbicide sont présentes dans la rotation. Il est techniquement possible à l'heure actuelle de faire une rotation complète aux Etats-Unis avec des variétés résistantes au glyphosate. Par conséquent, le problème doit être envisagé en tenant compte de tous les éléments qui peuvent influencer le flux de gènes et le développement des populations et ceci au minimum à l'échelle de la rotation.

D. Conclusion

Dans la zone de culture des betteraves sucrières, l'utilisation de variétés résistantes à un herbicide non sélectif présente de nombreux avantages immédiats pour l'agriculteur mais qui s'accompagnent de risques d'apparition de betteraves adventices elles-mêmes porteuses du transgène. Ces risques sont influencés par des facteurs biologiques propres aux betteraves présentes dans cette zone, mais aussi par des facteurs agronomiques dépendant des stratégies adoptées par les agriculteurs. Afin de bénéficier des avantages liés à l'utilisation de ces variétés, il est indispensable de déterminer a priori les interventions agricoles favorables ou défavorables à l'apparition de ces adventices. Pour cela, l'ensemble des conséquences de



Lavigne et al. (sous presse)

Figure 5 : Triangle représentatif de l'opposition entre la précision, la valeur explicative et la généralité des modèles.

chaque intervention doit être évalué, à l'échelle parcellaire sur le long terme (survie des semences dans le sol, repousses des traînantes) mais aussi à l'échelle pluri-parcellaire, étant donné des possibilités d'échanges de pollen à longue distance. La modélisation est apparue comme une démarche appropriée pour intégrer les effets des pratiques agricoles sur l'ensemble des populations de betteraves d'une région de culture sucrière, et pour évaluer les flux géniques et l'évolution démographique à long terme des populations sur cette région. Elle permettra alors d'évaluer un grand nombre de stratégies de gestion des adventices combinant diverses variations au sein du système de culture, par rapport au risque attendu pour chacune d'entre elles.

II. Quelles bases pour modéliser ?

A. Objectifs du modèle.

L'objectif de cette étude est de proposer une méthode

- d'évaluation des effets des systèmes de culture sur les flux de gènes à partir de betterave résistantes à un herbicide,
- d'aide à la décision pour identifier les pratiques agricoles à préconiser en cas de coexistence spatiale et/ou temporelle de betteraves sucrières transgéniques.

Ce modèle devra comparer des systèmes de culture afin de déterminer lequel d'entre eux limite au mieux le risque d'infestation de la zone cultivée par des betteraves adventices transgéniques résistantes à un herbicide non sélectif en tenant compte des interventions agricoles sur chaque parcelle, de certaines caractéristiques variétales, du climat. Pour cela, il devra tenir compte à la fois de la fréquence du transgène dans la population adventice, mais aussi la démographie de la population adventice.

Plusieurs points sont donc à modéliser :

- les flux de gènes entre betteraves sucrières et betteraves adventices ;
- l'effet des systèmes de culture sur l'évolution génétique et démographique des populations.

B. Choix du type de modèle.

Les flux de gènes entre les cultures et les espèces adventices apparentées ont été beaucoup étudiés depuis le développement des variétés transgéniques car ils ont été identifiés comme les risques écologiques et agronomiques principaux liés à l'utilisation de ces variétés (Raybould & Gray, 1993 ; Dale, 1994 ; Darmency, 1994). Compte tenu des échelles spatiale et temporelle importantes qui rendent difficile l'approche expérimentale, la modélisation pour prévoir les risques liés à l'utilisation des variétés transgéniques a été envisagée pour de nombreuses espèces (Reboud, 1992 ; Onstad & Guse, 1999 ; Colbach *et al.,* 2001 a et b ; Guéritaine, 2002). Lavigne *et al.* (2003) ont réparti ces modèles en plusieurs classes, en fonction du parti pris de chacun d'entre eux d'être plus précis, explicatif ou général (Figure 5).

- Les modèles théoriques

Les modèles généraux qui simulent les flux de gènes visent à être applicables au plus grand nombre d'espèces. En général, les modèles généraux qui simulent les flux de gènes sont des modèles mathématiques qui prennent en compte les lois de la génétique des populations. Les interactions avec l'environnement sont transcrites en variables d'entrée telles que la fitness (ou valeur adaptative) des différents génotypes, les valeurs de taux de migrations qui permettent de calculer les échanges entre populations. Le suivi de l'évolution des fréquences alléliques de gènes sélectionnés, par opposition aux gènes neutres, permet d'évaluer par exemple l'évolution d'un gène de résistance dans une population (Lenormand, 2002). Celle-ci dépend de caractéristiques de la population mais aussi du gène lui-même : si le caractère est dû à un allèle dominant, s'il est associé à une réduction importante de valeur adaptative (coût) pour le développement de l'individu.

Le modèle METAPOP (Lecorre *et al.*, 1997 ; Lecorre *et al.*, 2003), par exemple, fait partie des modèles qui permettent le suivi de l'évolution des fréquences alléliques et il est très général dans son utilisation : il permet de prendre en compte un grand nombre de populations, de simuler l'évolution de plusieurs caractères dans un environnement hétérogène. Certaines adaptations récentes ont aussi permis d'envisager la simulation des alternances de traitements herbicides. Cependant, ces adaptations nécessitent de traduire l'effet de l'application d'herbicide en terme de diminution de la valeur adaptative pour les différents génotypes. Cette démarche est envisageable pour les herbicides, elle l'est beaucoup moins pour certaines interventions comme l'arrachage des montées, pratique indispensable à modéliser pour simuler la démographie des betteraves adventices.

Pour la betterave, ce type de modèle a été développé afin d'évaluer les flux de gènes dans le zone de production de semences à partir des données de pureté des semences de la variété (Lavigne, 2002). Il vise à comprendre les flux passés pour mesurer les capacités de flux entre deux populations mais pas à modéliser une situation agronomique en particulier.

Ces modèles génétiques sont très utiles pour comprendre l'évolution des fréquences alléliques dans les populations en rapport avec les pressions de sélection exercées par le milieu sur les différents génotypes. Le problème reste néanmoins de relier cette valeur très théorique de pression de sélection à une situation réelle, qui peut se produire dans un champ cultivé.

- Les modèles statistiques.

Les modèles les plus précis dans la prédiction des flux sont ceux qui sont basés sur l'analyse statistique de données qui sont traduites immédiatement sous forme d'équation. Par exemple pour le flux de pollen, l'accent va être mis sur l'effet de la distance à la source sur le

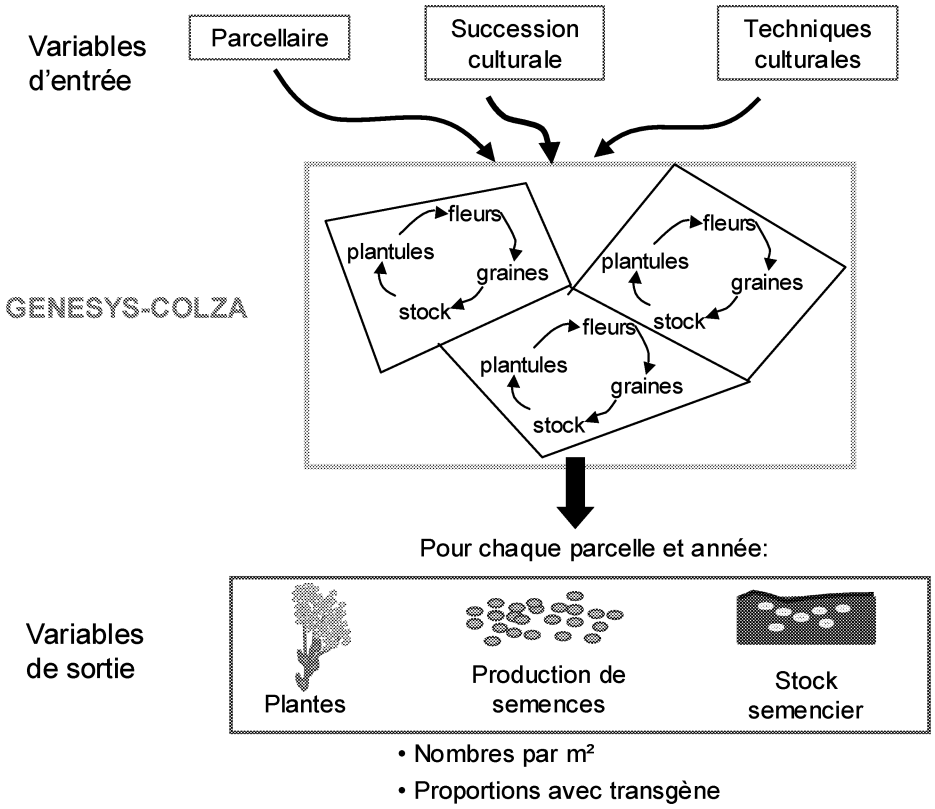


Figure 6 : Schéma du déroulement de GENESYS-COLZA basé sur la modélisation de l'influence d'éléments clef des systèmes de culture sur le cycle de développement du colza dans chaque parcelle.

taux de contamination, les autres effets étant négligés ou considérés comme linéaires. Ce type de modèle est très précis dans le cadre dans lequel les données ont été obtenues. En revanche, la présence de nombreuses "boîtes noires" rend impossible son utilisation dans d'autres situations puisqu'on ne sait pas sur quelle étape les changements dans l'environnement vont agir. Pour que ces modèles puissent être utilisés dans une large gamme de situations, les mécanismes doivent être décomposés et les phénomènes expliqués. Ils se rapprochent alors de la réalité et deviennent plus mécanistes.

- Les modèles mécanistes.

Pour les modèles de flux de pollen, la première étape vers un aspect plus mécaniste est l'utilisation de courbes individuelles de dispersion à partir de chaque plante et le calcul ensuite de la dispersion globale, résultante des dispersions individuelles. Des modèles très précis qui analysent les flux de pollen comme des flux de particules ont été développés, qui prennent en compte toutes les variations climatiques de l'environnement (Klein *et al.*, 2003). D'autres modèle intègrent l'effet des caractéristiques variétales et des systèmes de culture comme dans MAPOD (Angevin *et al.*, 2001) et dans GENESYS-COLZA (Colbach *et al.*, 2001 a et b). Cette fois, le modèle est utilisable dans un grand nombre de situations différentes pour peu que celles-ci puissent être caractérisées.

Ce type de modèle est développé notamment lorsque l'on veut pouvoir comparer des scénarios complexes en faisant varier des combinaisons de variables d'entrée.. Bien que ces modèles soient peu valables pour la prédiction dans l'absolu puisque chaque étape est une source d'incertitude supplémentaire, les résultats de scénarios complexes peuvent toutefois être comparés et classés de manière relative. Cette démarche paraît intéressante pour prendre en compte les effets des variations fines des systèmes de culture sur l'ensemble des risques démographiques et génétiques d'infestation par les adventices transgéniques. Elle a d'ailleurs été utilisée dans le même sens pour construire un modèle permettant de mesurer l'impact des systèmes de culture sur l'apparition de repousses de colza transgéniques dans GENESYS-COLZA. Ce modèle se base sur le cycle de vie du colza (Figure 6) qui est simulé chaque année dans chaque parcelle et modélise l'effet des systèmes de culture sur les populations parcellaires en simulant successivement l'effet de chaque pratique sur l'étape du cycle concernée (adultes touchés par une fauche, plantules et adultes touchés par une application d'herbicide, stock touché par un travail du sol…).

Si la structure générale de GENESYS-COLZA basée sur le cycle de vie simulé dans chaque parcelle peut être reprise globalement pour être adaptée à la betterave. En revanche, le cycle de vie lui-même est beaucoup plus complexe pour la betterave, de même que les relations entre les types de betteraves qui co-existent (Figure 2). Les éléments des systèmes de culture qui peuvent influencer l'évolution démographique et génétique des populations de betteraves sont eux aussi très différents de ceux qui ont été pris en compte en priorité pour le colza.

C. Modéliser l'effet des systèmes de culture sur les adventices.

Colbach & Debaeke (1998) ont analysé les modèles existants décrivant les effets des systèmes de culture sur l'évolution démographique et, dans une moindre mesure, génotypique des populations d'adventices. On remarque dans cette revue que la plupart des modèles qui veulent simuler l'interaction entre les systèmes de culture et la démographie des adventices nécessitent la description du cycle de développement de l'adventice considérée. En effet, les interventions culturales agissent différemment selon le stade de développement des adventices au moment où elles sont réalisées, il est donc nécessaire de caractériser le stade de développement des adventices au moment de l'intervention. La complexité de la description du cycle dépend de la précision avec laquelle on souhaite décrire les systèmes de culture. Ces modèles font l'hypothèse implicite que les phases d'un cycle peuvent être considérées comme indépendantes.

La complexité des systèmes de culture oblige à faire un choix dans les variables descriptives qu'il faudra prendre en compte. Dans l'étude de Colbach et Debaeke, chaque modèle recensé tenait compte de certains éléments jugés majeurs des systèmes de culture en fonction de son objectif propre. La plupart du temps, la simulation du système de culture est plutôt limitée aux pratiques qui touchent le plus les mauvaises herbes comme les applications d'herbicides, le travail du sol et le choix de la culture. Pour la betterave adventice dans une culture de betteraves sucrières, des interventions spécifiques comme l'arrachage manuel doivent être modélisées car elles sont données comme les plus décisives. Il en est de même pour les coupes de montées ou les applications locales d'herbicides. Le modèle devra donc simuler l'effet de toutes les interventions qui modifient notablement la démographie des betteraves adventices ou la proportion de plantes transgéniques.

Les échelles auxquelles les modélisateurs construisent leurs modèles sont très variables également :

- la variabilité intra parcelle de la population d'adventices est une étape essentielle à modéliser pour étudier les possibilités de l'agriculture de précision ;
- certains modèles sont développés pour analyser une étape particulière de la culture : notamment pour simuler la germination et la levée des adventices (Colbach *et al.*, 2000b), ou de la culture (Dürr *et al.*, 2001) : ces modèles tiennent compte surtout des travaux du sol et des conditions de semis de la culture ; ou pour simuler l'effet du système de culture sur le flux de pollen (Angevin *et al.,* 2002). On peut également vouloir simuler l'effet d'une technique agricole particulière (Colbach *et al.*, 2000a ; Roger-Estrade *et al.*, 2001) ;
- des modèles simulent la dynamique annuelle des mauvaises herbes en fonction des applications d'herbicides (Cousens, 1986, Cousens & Moss, 1990) ;
- d'autres étudient l'évolution à long terme des populations d'adventices en fonction des rotations culturales afin de classer ces dernières en fonction de leur efficacité. Pour la betterave notamment, de tels modèles ont été utilisés pour déterminer le nombre d'années

optimum à laisser entre deux cultures de betteraves pour réduire le stock semencier en betteraves adventices (Longden, 1980) ;

- à très grande échelle, certains modèles considèrent des systèmes de cultures dans des régions complètement différentes pour les comparer, comme le modèle APSIM (Keating *et al.*, 2003), qui prend en compte des systèmes de culture dans des zones tropicales ou tempérées, avec des cultures, de la forêt ou des pâtures. Il évalue l'effet du climat sur l'érosion, le mouvement des solutés et la contenance en eau du sol. L'objectif de ce modèle est une prédiction des rendements des cultures et des caractéristiques physiques du milieu et les infestations par les adventices sont simulées par l'action qu'elles ont sur la culture.

L'objectif du modèle n'est pas de fournir une localisation précise des adventices sur une parcelle ni, ni de proposer une gestion régionale à grande échelle telle que celle utilisée par APSIM mais bien un modèle intermédiaire qui prendra en compte les flux de gènes entre populations, chaque population étant localisée au niveau d'une parcelle cultivée. Il devra intégrer à la fois la gestion des adventices dans chacune des parcelles, les échanges entre parcelles et le devenir à long terme des populations, comme GENESYS-COLZA. La variabilité intra-parcelle n'est pas prise en compte au niveau spatial, mais une variabilité génotypique est calculée pour chacune des populations dans chaque parcelle.. Nous verrons maintenant quels modèles déjà existant sur l'espèce betterave pourront être utilisés ou non pour caractériser l'une ou l'autre de ces étapes.

D. Les modèles existants sur la betterave.

Des modèles concernant la betterave existent dans plusieurs domaines:

- des modèles de croissance de la culture de betterave sucrière ont été développés afin de prédire les rendements en sucre en fonction des apports en eau et en azote. Des adaptations de modèles de culture tels que STICS et CERES sont en cours (Launay, 2003 ; Gabrielle, 2003), pour prédire non seulement les rendements mais aussi les résidus d'une culture de betteraves. Ces modèles n'intègrent pas, en revanche, les aspects de reproduction ou l'influence des betteraves mauvaises herbes. Ils sont aussi trop complexes pour être intégrés dans un modèle spatial et pluriannuel ;

- le modèle SIMPLE a été développé afin de prédire l'effet des systèmes de culture sur la germination et la levée des betteraves sucrières (Dürr *et al.*, 2001). Ce modèle prédit en premier lieu la position des mottes de terre dans l'espace, la germination des semences en fonction des conditions climatiques du sol, puis la croissance entre les mottes de l'hypocotyle de la semence jusqu'à la surface. Le principe utilisé dans ce modèle est assez général pour être adapté à d'autres types de betteraves. En revanche, le modèle devra être « dégradé » pour être intégré tel quel dans un modèle pluriannuel et spatial ;

- le modèle développé par Lavigne e*t al.* (2002) évalue l'importance des flux de pollen dans la zone de production de semences de betteraves sucrières. Ce modèle est à mi-chemin

entre un modèle statistique, qui utilise des données mesurées de pureté des semences produites, et un modèle théorique, puisqu'il simule les flux des plantes cultivées vers les sauvages en utilisant les données connues de flux des plantes sauvages vers les cultivées. Il permet d'évaluer les risques d'apparition et la vitesse d'installation d'un transgène de résistance dans les populations sauvages à proximité des zones de production de semences. Néanmoins, il ne peut pas s'appliquer aux zones de culture de betteraves sucrières, car il considère comme étape clef la première hybridation, au moment de la production de semence. Les conditions agronomiques qui entourent ces hybridations ou la croissance des hybrides ne sont pas du tout modélisées.

- Le système FAR-consult est un modèle accessible sur internet, permettant de raisonner les pratiques de désherbage en betterave en fonction de la flore adventice recensée sur une parcelle. (site internet FAR-Consult : http://www.kbivb.be/farconsult/nl/index.asp). Ce modèle établit un lien direct entre la flore adventice et le désherbage le plus efficace mais ne permet pas d'intégrer d'autres éléments des systèmes de culture.

III. Conclusion

Pour évaluer les impacts des systèmes de cultures sur les flux de gènes entre betteraves sucrières et betteraves adventices et déterminer les pratiques les plus appropriées à la culture de betteraves sucrières transgéniques, la modélisation est choisie comme le meilleur outil pour l'analyse à long terme et sur une échelle spatiale étendue. L'outil que l'on souhaite développer est à la fois un modèle qui suit les flux entre cultivées et adventices apparentées mais aussi qui les replace dans le contexte agricole.

Je pourrai utiliser la même architecture que le modèle GENESYS. Les variables d'entrée sont les variables représentatives du plan parcellaire et des systèmes de culture, avec les dates et les principales caractéristiques des interventions dans chaque parcelle. Les variables de sortie sont représentatives du niveau d'infestation par des betteraves adventices : nombre de plantes et de graines par mètre carré moyen ainsi que leurs proportions génotypiques.

La simulation se déroule en deux parties :

- la première est la simulation dans chaque parcelle du cycle de développement des betteraves afin d'estimer le nombre et les proportions génotypiques des plantes ayant atteint chaque stade clef du cycle. Ce cycle dépend des cultures en place et des pratiques agricoles.
- la seconde est la simulation des flux de pollen entre les populations de betterave des différentes parcelles et entre les différentes populations de betterave d'une même parcelle. Les flux de graines observés dans ce contexte restent en général intra-parcelle et nous les prendrons donc pas en compte.

L'estimation du nombre d'individus transgéniques nécessite en plus de suivre la présence du transgène pendant le développement des plantes. Au moment de certaines opérations culturales, celui-ci peut induire un avantage sélectif aux plantes qui le portent, notamment dans le cas de résistances aux herbicides.

Le développement du modèle fera l'objet de la première partie de ce mémoire. Chaque étape sera développée et nous ferons le point sur données obtenues grâce à la littérature pour le paramétrage, mais aussi sur les données manquantes. Les expérimentations nécessaires à la construction du modèle et à son paramétrage seront alors détaillées dans les chapitres suivants avec la partie du modèle qu'elles permettent de développer. Enfin, des simulations seront réalisées pour mettre en avant les points forts ou les points faibles du modèle construit, et s'il répond bien aux objectifs initiaux.

CHAPITRE 2
CONSTRUCTION DU MODÈLE

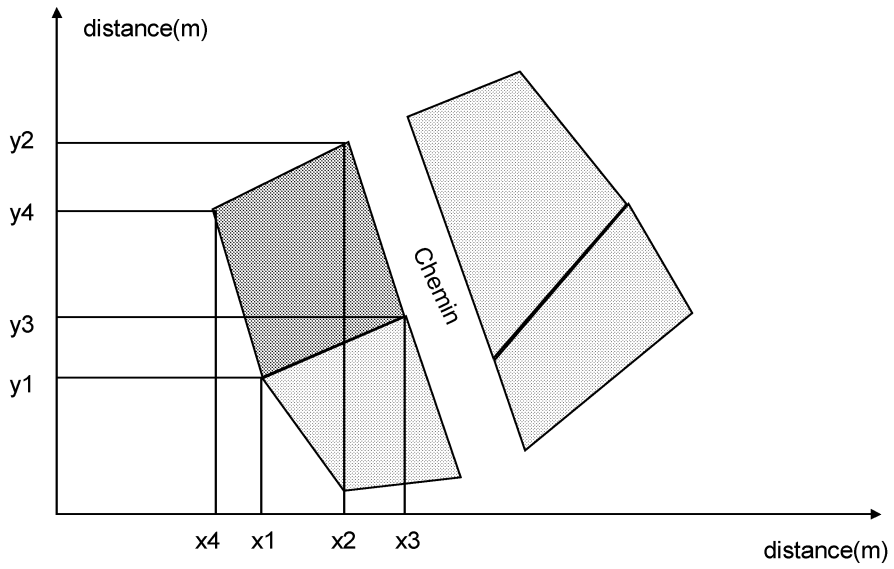


Figure 7 : Représentation du plan parcellaire en coordonnées cartésiennes. La première coordonnée pour chaque parcelle est le point ayant l'ordonnée la plus faible. Les coordonnées sont ensuite données dans le sens trigonométrique.

CONSTRUCTION DU MODÈLE

Cette partie est consacrée à la description des étapes de la modélisation. Deux aspects sont modélisés : d'une part le développement de chaque population au niveau de la parcelle, que nous estimons à travers l'évolution du stock semencier et l'apparition des plantules puis la croissance des plantes sur la parcelle, leur floraison et leur production de semences; et d'autre part les échanges entre parcelles qui sont dépendants de l'état de développement de chacune des populations. Le cycle et les échanges seront calculés dans chaque parcelle et chaque jour. Si aucune plante n'est présente, l'évolution sera simplement nulle pour cette parcelle. Dans chaque paragraphe, nous décrirons les données que nous avons pu obtenir par la littérature et les points qui restent manquant et qui feront l'objet d'études spécifiques dans les parties qui suivent.

I. Architecture du modèle.

A. Variables d'entrée

Les variables d'entrée du modèle doivent être des renseignements que peut facilement fournir l'utilisateur pour utiliser le modèle. Elles sont descriptives principalement du système de culture puisque c'est lui que l'on souhaite évaluer.

L'objectif du modèle est la prise en compte du système de culture dans le cadre d'une petite région agricole, composée de plusieurs parcelles. Deux variables d'entrée sont nécessaires à cette échelle :

- le climat (pluviométrie et température moyennes, minimales et maximales journalières), A terme, un module, en cours de construction à Laon, devra permettre de déterminer le climat extérieur et le climat du sol (température et humidité) jusqu'à 30 cm de profondeur à partir du fichier climatique issu des données météorologiques journalières (températures minimales, moyenne et maximale et pluviométrie) que l'on peut facilement obtenir. En l'absence de ce module le modèle prend en variable d'entrée un fichier climatique avec les valeurs d'humidité et températures journalières dans chaque horizon de sol.
- le descriptif du plan du parcellaire qui comprend les champs cultivés, routes, fermes etc… Cependant, seuls les champs sont utilisés dans le modèle et chaque parcelle de la région est représentée par les coordonnées des ses 4 coins (x1, y1), (x2, y2), (x3, y3), (x4, y4) (Figure 7).

Pour chaque parcelle est définie la rotation (ex : betterave/blé d'hiver/orge de printemps), ainsi que la culture de la rotation avec laquelle commence la simulation dans la parcelle. Ces deux éléments permettent de déterminer l'assolement, c'est à dire la répartition spatiale des cultures une année donnée.

Chaque année et sur chaque parcelle, l'itinéraire technique est décrit, et en particulier les interventions qui peuvent influencer les populations de betteraves :

- Travail du sol : nombre, date, type (travail superficiel 5cm, travail superficiel 10 cm, labour 30cm sans rasette, labour 30 cm avec rasette) cette variable d'entrée est facilement renseignable par l'agriculteur

- Semis : date, densité en graines par m² (si la culture est une betterave), renseigné par l'agriculteur

- Herbicide : nombre, date d'application, l'efficacité sur les différents génotypes, la spécificité de l'application sur les montées. C'est l'efficacité qui est la plus difficile à évaluer, elle peut-être fixée par défaut à 95% pour les herbicides efficaces et à 0% si l'herbicide n'est pas efficace (Acta 2003)

- Broyage : nombre et date.

- Binage : nombre, date, pourcentage de la surface binée. Ce pourcentage correspond à une estimation de la largeur binée par rapport à l'espace laissé autour du rang,

- Arrachage manuel : nombre, date et efficacité. Cette dernière caractéristique est décrite par le pourcentage des montées effectivement arrachées et ne peut pas être fixée à 100% car il existe toujours des montées peu visibles. Cette valeur doit être donnée comme une estimation de « l'assiduité » de l'arracheur, elle fait partie des variables d'entrée difficiles à estimer puisqu'elle nécessite une évaluation des adventices non arrachées

- Récolte : date, taux de racines laissées sur le sol (pertes à la récolte). Le taux de pertes à la récolte est une caractéristique de l'outil utilisé pour récolter et aux conditions de récolte

- Variété de betterave semée :

La variété de betteraves semée est une variable d'entrée qui contient plusieurs éléments déterminant pour l'évolution des populations de betteraves sur la parcelle. Certains de ces éléments sont déterminés lors des essais ITB dont un compte-rendu est publié chaque année (également publiés sur le site de l'ITB) :

- taux de montées en l'absence de vernalisation, c'est-à-dire le taux d'hybrides issus de pollinisations accidentelles par des rudérales possédant l'allèle B (allèle dominant de l'annualité), déterminé lors des essais variétaux de l'ITB
- taux de montées en cas de vernalisation, en plus des précédentes, qui correspond au taux de plantes sensibles à la vernalisation, également déterminé lors d'essais variétaux dans une zone vernalisante
- fréquences des génotypes AA, Aa et aa : si la variété est transgénique homozygote, hétérozygote ou si elle est classique. Dans cette écriture, on considère que l'allèle dominant A

représente le transgène auquel on a associé, pour plus de facilité, un allèle récessif a. Cette variable d'entrée est donnée comme caractéristique de la variété

• voies d'apport du transgène : maternelle, paternelle ou les deux. Elle détermine les proportions génotypiques chez les hybrides qui peuvent hériter le transgène par le parent porte-graine mais pas par le parent paternel sauvage

• proportions génotypiques des gènes de restauration de la fertilité pollinique dans la population des pollinisateurs. Ce caractère est le plus difficile à évaluer. En première approche, on peut le fixer à 50 % de chaque allèle pour chaque gène de restauration

- Stock semencier initial : Il est possible de définir un stock semencier initial, c'est à dire de donner en variable d'entrée un stock contenant un certain nombre de graines de betteraves dans chaque type de graine et chaque horizon, avec leurs proportions génotypiques. Cette variable d'entrée permettra de réaliser la simulation dans une région déjà infestée par les betteraves mauvaises herbes.

B. Déroulement de la simulation.

Le modèle est centré sur la simulation journalière dans chaque parcelle de la croissance et du développement des betteraves présentes. Le cycle de développement est décomposé en étapes clef de la croissance des betteraves qui constituent des stades de développement dépendant des éléments du système de culture et qui entraînent des modifications des flux de gènes. D'autre part, la plupart des stades sont étalés dans le temps et cet étalement interagit fortement avec le système de culture. Il est donc nécessaire de connaître chaque jour le nombre et la répartition des individus entre les différents stades. Par exemple, certaines interventions culturales ne touchent que les plantes montées, donc il est nécessaire de savoir le jour d'une intervention combien de plantes ont déjà commencé à monter. Finalement, dans chaque parcelle, le modèle estime le nombre de fleurs ouvertes ce qui permet d'évaluer les possibilités de flux de pollen et de production de graines.

Au cours de la simulation de la croissance des populations parcellaires de betteraves, le suivi est réalisé sur plusieurs plans. 1) sur le plan démographique, le modèle évalue le nombre d'individus par m² ayant atteint chaque stade de développement. 2) sur le plan génétique, les populations sont caractérisées par leurs proportions génotypiques pour des gènes tels que le transgène ou des gènes qui peuvent intervenir dans la fertilité.

La répartition spatiale des populations à l'intérieur d'une parcelle donnée n'est pas caractérisée, puisque le modèle considère la moyenne du nombre d'individus au mètre carré ou la moyenne du nombre de semences au mètre carré (chapitre 1, II C).

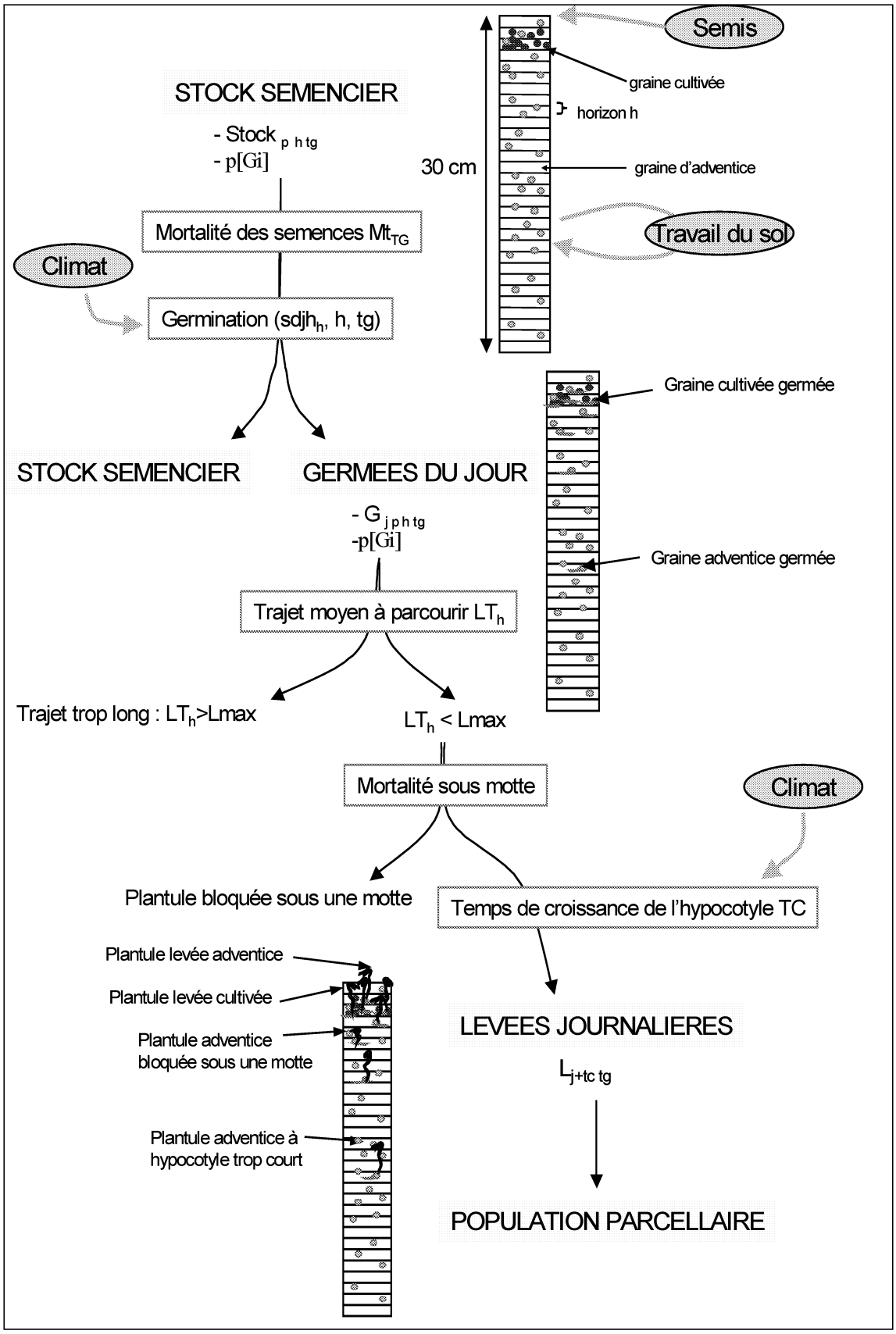


Figure 8 : Schématisation du déroulement de la simulation par le modèle : du stock semencier aux plantules. Les trois étapes principales de la modélisation sont la germination, la croissance de l'hypocotyle puis la levée.

C. Variables de sortie.

L'objectif du modèle étant de comparer les systèmes de culture en fonction du risque qui leur est associé d'infestation par des betteraves adventices transgéniques, il est nécessaire que les variables de sortie rendent compte de ce risque sur l'ensemble de la région. Ainsi, le modèle donne, pour chaque année, (1) le nombre total de plantes sur chaque parcelle (nombre moyen au mètre carré), avec la proportion d'individus transgéniques, (2) le nombre de graines produites et (3) l'état du stock semencier à la fin de l'année, avec là aussi la proportion d'individus qui portent le transgène. La priorité sera mise sur le classement des situations et/ou systèmes de culture en fonction d'une densité ou d'une proportion génotypique. En effet, l'objectif est de déterminer les interventions qui pourraient être indispensables pour une gestion correcte de l'infestation, à l'échelle parcellaire et à l'échelle régionale.

II. Du stock semencier aux plantes.

A. Description du stock avec les différents types de graines et les génotypes considérés.

1. Le stock semencier.

La représentation du stock semencier betteravier doit permettre de prendre en compte son hétérogénéité avec la profondeur car elle va influer sur la dynamique des populations d'adventices. En effet, si les graines sont enfouies par un travail du sol, elles peuvent entrer en dormance (phénomène fréquent chez les adventices) et ne germer que lors du travail du sol suivant, où elles seront ramenées à la surface. Le stock est composé de 30 horizons de 1 cm, allant de la surface du sol jusqu'à la profondeur de 30 cm (Figure 8). Cette dernière est la profondeur maximale que nous prendrons pour le travail du sol, donc la profondeur maximale à laquelle les semences peuvent se trouver. Dans chaque horizon, deux types de graines (identifiés ci-après par l'indice tg) peuvent être distingués *a priori* : les graines de betteraves adventices, c'est-à-dire les graines produites sur la parcelle, et les semences de betteraves cultivées importées lors du semis d'une culture de betterave. Ces deux types peuvent avoir des caractéristiques très différentes : les semences cultivées sont monogermes, triées, nettoyées, calibrées et stockées de façon à améliorer leur capacité germinative. La sélection variétale a, entre autres, conduit à la limitation de la dormance primaire. Elles sont ensuite traitées avec au minimum 2 fongicides (TMD ou Rovral et Tachigaren) et un insecticide (ITB, site internet). En grande majorité ces produits sont contenus dans l'enrobage. Le taux de germination des semences cultivées est très élevé en conditions optimales. Les semences d'adventices, en revanche, ont une structuration en glomérules polygermes (Savitsky, 1954).

Les téguments sont épais et sont responsables d'une dormance des semences d'adventices (Richard *et al.*, 1989). Cette dormance primaire, ainsi que la dormance secondaire pouvant être induite par les conditions climatiques, sont responsables de l'étalement de la levée sur

plusieurs années avec une augmentation de la levée au printemps. La prédiction du nombre de graines par glomérules paraît très complexe car celui-ci varie sur une même plante en fonction de l'age des tiges, il varie également selon les conditions au moment de la production des semences et semble régi par de nombreux gènes, dont le gène M/m pour la monogermie (génotype mm) et d'autres gènes non connus à effet quantitatif (Savitsky, 1954). En outre, la structure en glomérule n'est pas figée : les graines sont soudées après la fécondation et peuvent en cas de choc se séparer. Nous n'étudierons pas le glomérule comme unité de dispersion, mais nous considèrerons que les graines sont indépendantes. Cette simplification se justifie également par le fait que les interactions au sein d'un glomérule ne sont pas connues. Certaines fleurs peuvent se souder en glomérule mais ne pas se développer en graine. Dans ce cas, on observe une logette, qui aurait dû constituer l'emplacement de la graine, mais celle-ci est vide. Le dénombrement des logettes permet de connaître le nombre de fleurs qui se sont ouvertes alors que ce que nous appèlerons graines est seulement la fleur développée, lorsque la logette est remplie. Pour chaque parcelle p, le stock semencier par horizon h et par type de graine tg, $Stock_{ph\,tg}$, regroupe le nombre d'individus exprimé en moyenne parcellaire et les proportions génotypiques des ces individus (Figure 8).

2. Caractérisation génétique.

Une particularité de notre modèle est la modélisation des flux de gènes. Celle-ci nécessite la prise en compte des caractéristiques génétiques des individus, en particulier pour pouvoir modéliser les fréquences de plantes transgéniques. D'autres gènes vont influer dans le flux de transgène, dont en particulier les gènes qui régissent les potentiels d'échanges entre les plantes. Nous verrons au cours de cette partie les gènes que nous devons prendre en compte par leur effet majeur sur les échanges.

Afin de modéliser les génotypes, il est nécessaire d'utiliser les proportions de chaque combinaison de gènes et non pas seulement les fréquences de chaque allèle pris individuellement. Le stock semencier comporte donc, comme toute autre population, des informations sur les proportions de chaque combinaison d'allèles :

- $Stock_{p\ h\ tg}$ est le nombre d'individus de type tg à l'horizon h dans le stock de la parcelle p (graines / m²),
- $stock_{p\,h\,tg}$ (Gen_1)… $stock_{p\,h\,tg}$ (Gen_n) sont les proportions des différents génotypes Gen_i

avec n, le nombre total de combinaisons génotypiques possibles pour les gènes que nous déciderons de prendre en compte : par exemple "Gen_1" est AA-$G_1G_1G_2G_2$…, "Gen_2" Aa-$G_1G_1G_2G_2$…Généralement, G_1 à G_g sont les gènes pris en compte par le modèle dans leur forme dominante G ou récessive g.

B. Description des étapes du modèle

1. Mortalité *in situ* des graines

L'évolution du stock semencier commence par la mortalité *in situ* des graines dans le sol. En effet, les graines qui n'ont pas germé juste après leur maturité ou leur semis vont subir les alternances sec/humide, les attaques des parasites et de champignons, et toutes ne vont pas subsister (Figure 8). Chaque jour, le stock est diminué:

$$Stock'_{p\ h\ tg}(j) = Stock_{p\ h\ tg}(j) \cdot St_{tg}(j-1, j) \qquad (1)$$

avec p, h et tg la parcelle, l'horizon et le type de graine, respectivement. $Stock'_{p\ h\ tg}$ le nombre d'individus survivants dans le stock semencier après mortalité, $Stock_{p\ h\ tg}$ le nombre d'individus avant le calcul de la mortalité et St_{tg} le taux de survie des semences de type tg dans le sol pendant une journée. Les proportions génotypiques du stock avant et après mortalité sont conservées car la mortalité *in situ* ne dépend pas *a priori* du génotype des graines.

La survie des semences de betterave adventices a déjà été abordée dans plusieurs travaux. Certaines observations ont montré que leur longévité dans le sol peut atteindre des records : des semences enfouies au moment de la première guerre mondiale ont germé après 43 ans d'enfouissement (Desprez, 1980). D'autre part, Longden & Breay (1995) ont effectué une expérimentation d'enfouissement de semences de betteraves adventices dans des sacs de nylon avec un prélèvement par an. Cette expérimentation ne permet pas de suivre plus précisément la diminution du taux de survie au cours de l'année, et le taux de survie est mesuré en faisant germer les graines après stimulations mais les graines fortement dormantes ne peuvent pas être recensées. Des expérimentations supplémentaires seront nécessaires pour évaluer la survie des semences au cours du temps.

2. Germination

Plusieurs évènements peuvent induire le déclenchement de la germination des semences. Il s'agit de processus qui modifient l'environnement des semences :

- un travail du sol en conditions humides dont la profondeur est au moins égale à celle de l'horizon dans lequel les semences se trouvent, conduit à une modification de l'environnement autour des semences qui déclenche leur germination.

- l'humidification du sol après une période sèche. Cet évènement est représenté par la succession d'une période où le potentiel hydrique dans l'horizon qui entoure la semence est en dessous du potentiel de base de la germination par une période où le potentiel devient supérieur au potentiel de base. Le potentiel de base pour la germination de la betterave est de –1.7 Mpa (Gummerson, 1986). Le potentiel hydrique dans chaque horizon est calculé à partir du taux d'humidité du sol grâce à l'équation de Van Genuchten (1980) paramétré pour les types de sol simulés.

Chaque jour j, dans chaque horizon, après un déclenchement de la germination à une date "iniGL", le modèle calcule la somme des degrés jours humides $sdjh_{h\,j}$ reçus par la graine entre iniGL et le jour j. Ce temps hydrothermique est basé sur le concept de Gummerson. Il est calculé, pour chaque horizon, à partir du potentiel hydrique et de la température moyens journaliers:

$$sdjh_{hj} = (\theta_{hj} - \theta_{base}) \times (\psi_{hj} - \psi_{base}) \qquad (2)$$

θ_{hj} est la température moyenne du jour dans l'horizon du sol h et θ_{base} la température de base de la germination (3.5°C : Gummerson, 1986), ψ_{hj} et ψ_{base} les potentiels hydriques moyen du jour dans l'horizon h et de base de la germination. On considère que les valeurs de base sont les températures et les potentiels hydriques en-dessous desquels la germination est impossible et au-delà desquels la germination est d'autant plus rapide que les températures ou potentiels sont élevés.

sdjh est ensuite utilisé pour calculer le taux de graines germées, grâce à l'équation de dynamique de germination du type de graines tg dans chaque horizon h (Figure 8) :

$$G_{j\,p\,h\,tg} = f(StockInitial_{p\,h\,tg}, sdjh_{hj}) \qquad (3)$$

$G_{j\,p\,h\,tg}$ est la population des graines germées de type tg dans l'horizon h pour la parcelle p le jour j. f est une fonction de dynamique de germination dépendant du stock semencier $StockInitial_{p\,h\,tg}$ au moment du déclenchement de la germination et du temps hydrothermique. Les proportions génotypiques des graines germées dans chaque horizon sont identiques à celles des graines, car ce phénomène ne dépend pas explicitement du génotype.

La dynamique de germination des semences cultivées dans les horizons superficiels du sol est connue (Renard, 1976 ; Gummerson, 1986 ; Dürr & Boiffin, 1995). Elle est représentée par deux composantes : le taux final de graines germées par rapport au nombre total de graines (noté Max) et l'évolution du taux de graines germées au cours du temps thermique qui suit une courbe d'équation de Gompertz :

$$TGermées = \exp^{-\frac{B}{C} \cdot \exp^{-C \cdot sdj}} \qquad (4)$$

Les paramètres B et C ainsi et Max ont été mesurés pour de nombreuses variétés de betteraves sucrières et valent en moyenne : B= 19, C= 0.18 et Max=96.6 % (Dürr, comm. pers.). En revanche, aucune étude de dynamique de germination n'a été effectuée sur les semences de betteraves adventices pour établir la relation entre la somme de degrés-jours humide et le taux de graines germées.

3. Levée

L'estimation de la dynamique de levée des plantes est un module basé sur la structure du modèle SIMPLE (Dürr *et al.*, 2001) qui simule la germination et la levée des betteraves cultivées en fonction des conditions de semis, du climat et de la structure du sol (Figure 8). Le point de départ est le stock des graines germées de chaque jour. L'hypocotyle de chaque graine va s'allonger progressivement en fonction de la somme de température reçue jusqu'à atteindre la surface. Lorsque l'hypocotyle rencontre une motte de terre, soit il reste bloqué en dessous et la plantule meurt, soit il arrive à la contourner et à continuer à croître.

La longueur du trajet que doit parcourir l'hypocotyle pour atteindre la surface en contournant les mottes de terre dépend de la profondeur de la semence et de la structure du sol. Elle est d'autant plus importante que la structure du sol est grossière, c'est-à-dire qu'il contient plus de grosses mottes car lorsque la plantule doit contourner une motte, le trajet nécessaire est plus long :

$$LT_h = f_{LT} \text{ (h, structure du sol)} \qquad (5)$$

On évalue le nombre de graines qui ont germé, mais dont l'hypocotyle ne peut pas atteindre la surface. Pour ce taux THcourt de graines germées, la longueur maximale Lmax de l'hypocotyle est inférieure à la longueur de trajet LT_h à parcourir de la semence à la surface, avec contournement entre les mottes. Par conséquent, l'hypocotyle ne peut pas atteindre la surface et la plantule ne peut pas lever.

Une autre partie des plantules est bloquée au cours de la croissance de l'hypocotyle sous une motte de terre qu'elles n'arrivent pas à contourner. Cette proportion correspond à la mortalité sous motte. Elle est d'autant plus importante que les mottes sont grosses et que la graine est profondément enfouie :

$$MSM_h = f_{MSM} \text{ (h, structure du sol)} \qquad (6)$$

MSM est le taux de plantules qui risquent de rester bloquées sous une motte de terre, qui est une fonction de la profondeur h de l'horizon dans lequel se trouve la semence et de la structure du sol.

Les plantules germées qui ne subiront pas ces différentes causes de mortalité atteignent la surface en un temps qui est le temps nécessaire à la croissance de l'hypocotyle d'une longueur équivalente à la longueur du trajet. Le temps de croissance de l'hypocotyle $TC_{h,\,tg}$, est la somme de degrés jour nécessaires pour qu'une plantule germée dans l'horizon h atteigne la surface :

$$TC_{h\,tg} = f_{TC} (LT_h, tg) \qquad (7)$$

Ce temps est une fonction du type de graine et de la longueur du trajet à parcourir LT_h.

Le nombre de jours correspondant à cette somme de degrés jours est noté $TCJ_{h\ tg}$ (temps de croissance en jours).

La population de levées le jour j issues de graines de type tg peut alors être exprimée :

$$L_{j\ tg} = \sum_{h=1}^{30} G_{(j\text{-}TCJ_{h\ tg})\ p\ h\ tg} \cdot (1 - THcourt\ (h, tg)) \cdot (1 - MSM_{h}) \qquad (8)$$

La dynamique de croissance de l'hypocotyle est connue pour les betteraves cultivées (ref Dürr), elle a été étudiée pour plusieurs variétés et le seul paramètre qui varie est la longueur maximale que peut atteindre l'hypocotyle (Dürr, comm. pers.). Celui-ci devra être mesuré pour les adventices.

C. Effets des systèmes de culture

1. Travail du sol

Le travail du sol intervient à plusieurs niveaux sur le stock et sur l'évolution des graines dans le sol. En premier lieu, le travail du sol entraîne un mélange des horizons travaillés qui dépend de la nature du travail du sol. Le mélange des graines des différents horizons est représenté par une matrice de travail du sol :

$$\lfloor Stock'_{\ p\ tg} \rfloor_f = \lfloor TS_{\ ts} \rfloor_{fi} \cdot \lfloor Stock_{\ p\ tg} \rfloor_i \qquad (9)$$

Le stock final (f) de la parcelle p pour le type de graine tg est la somme des nombres de graines du même type dans les horizons initiaux multiplié par TS_{ts} la proportion de semences bougées de l'horizon i vers l'horizon f sous l'effet du travail du sol ts.

Les matrices de travail du sol sont déduites des travaux de Colbach *et al.* (2000a) pour le labour, de Roger-Estrade *et al.* (2001) pour le labour avec rasette, et de Cousens & Moss (1990) pour le chisel. Pour les travaux superficiels de 5 et 10 cm de profondeur, les horizons sont mélangés uniformément (Colbach *et al.*, 2001a). Dans le cas d'un labour avec ou sans rasette, deux matrices sont appliquées. D'abord, la matrice décrivant les mouvements des semences au moment du labour lui-même. Mais le labour conduit aussi à un foisonnement du sol, la surface du sol post-labour n'est plus plane et se situe au-dessus de l'ancienne surface. Sous l'effet du travail du sol suivant et du climat, le sol est rappuyé. Une deuxième matrice est alors appliquée lors du travail superficiel post-labour (avant la matrice décrivant les mouvements liés au travail superficiel lui-même) pour décrire les mouvements de semences lors du rappuyage du sol.

Un travail du sol en conditions humides entraîne aussi une stimulation de la germination puisqu'il constitue une modification du milieu entourant la semence. Il constitue donc la date initiale de germination dans les horizons travaillés. Le travail du sol détruit aussi les semences germées et les plantules levées.

2. Semis

Le semis de betterave sucrière est un apport de semences cultivées dans l'horizon qui correspond à la profondeur de semis, en général autour de 2cm. Si les horizons superficiels du sol sont humides, alors le semis correspond au déclenchement de la germination des graines semées. Sinon, leur germination est déclenchée dès la prochaine pluie.

3. Récolte

Si la date de récolte est avant la date de maturité « naturelle » des adventices, alors seules les semences mûres à cette date sont ajoutées au stock. Leur date de maturité se situe à la date de récolte. Les semences concernées sont celles issues de fleurs ouvertes il y a plus de 300°j avant récolte. Elles entrent dans le stock semencier dans l'horizon le plus superficiel. La germination est initiée uniquement si cet horizon est humide.

Si la date de récolte est postérieure à la date de maturation des semences, les graines sont déjà ajoutées au stock au moment de la récolte. On leur associe une date de maturité moyenne fixée au 31 août, date à laquelle nos observations ont montré qu'une large partie des semences étaient mures.

D. Bilan de ce qui manque

Pour achever la construction de ce module, plusieurs éléments manquent. Ils concernent principalement des caractéristiques des graines adventices telles que les capacités germinatives, les paramètres de la dynamique de germination et de la longueur maximale d'hypocotyle. Les données sur l'évolution au cours du temps de ces paramètres ainsi que de la survie des semences dans le sol sont, elles aussi, inexistantes. Ces données sur les semences adventices et leur évolution dans le sol vont être obtenues par des essais au champ (chapitre 3). En outre, un module doit permettre d'évaluer la structure du sol en fonction des travaux du sol effectués et du climat au moment de ces travaux. Ce module doit être construit par les équipes de l'INRA de Laon et d'Avignon.

III. Croissance des plantes et reproduction.

A. Description des étapes du modèle.

1. Plantes présentes

a. Nombre de plantes de chaque type.

Après avoir estimé les populations de plantules levées chaque jour, celles-ci sont ajoutées à la population de plantes présentes sur la parcelle séparées en plusieurs types, en fonction de leur type de graines d'origine. Les graines adventices vont donner des plantules adventices. Les graines cultivées vont donner des plantules qui seront soit des cultivées, soit des hybrides issues des pollinisations accidentelles lors de la production de semences. Le taux d'hybrides dépend de la variété, il est estimé lors des essais de l'ITB concernant les montées dans les cultures de betteraves sucrières et correspond au taux de montées en l'absence de vernalisation (voir I.A).

A ces plantules viennent s'ajouter les traînantes, s'il y a lieu. Le nombre de traînantes est calculé à partir du nombre de betteraves laissées sur le sol après la récolte de la betterave sucrière l'année passée (pertes à la récolte données en variable d'entrée). Chaque betterave laissée sur le sol est, en théorie, capable de développer une plantule, mais le nombre réel de traînantes l'année suivante va dépendre du taux de survie hivernale (voir III-A-1-c).

b. Proportions génotypiques.

Les proportions génotypiques des plantes cultivées et celles des adventices sont les mêmes que celles des graines cultivées ou adventices dont elles sont issues. Les proportions génotypiques des hybrides, en revanche, doivent être calculées en fonction des variables d'entrée : les proportions génotypiques des porte-graine et de celles de la population pollinisatrice sauvage ainsi que de la voie d'apport du transgène. La composition génotypique des sauvages peut s'avérer difficile à caractériser. Pour le transgène, le génotype des hybrides dépend de la voie d'apport du transgène, les hybrides ont le transgène uniquement si le porte-graine le porte. En revanche, l'hybride n'est pas transgénique si la voie d'apport du transgène est seulement paternelle. Les gènes de fertilité mâle (chapitre1, I-B-3) sont forcément des allèles x et z pour les allèles maternels puisque le parent maternel est mâle-stérile, et les proportions de X et Z pour les allèles paternels dépendent du taux de X et Z dans la population sauvage contaminatrice du lot de semences (variable d'entrée).

Les proportions génotypiques des traînantes sont les mêmes que celles des betteraves sucrières cultivées l'année précédente.

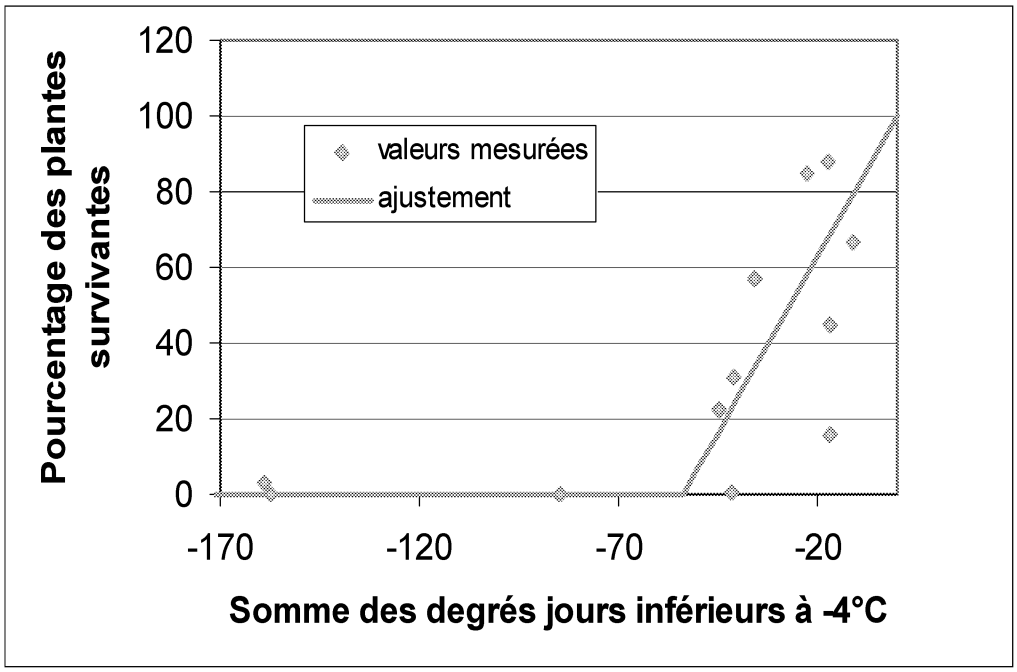


Figure 9 : Survie hivernale des plantules de betteraves en fonction de la somme de degrés-jour froids. Symboles = mesures de Pohl-Orf et al. (1999), traits = ajustements faits dans le présent travail. L'ajustement linéaire est y=0 pour les abscisses inférieures à –53.9 et y=1.8544·x+100 pour les abscisses entre –53.99 et 0 (R^2=0.778).

c. Survie hivernale.

$PL_{p\ tp}$ représente le nombre de plantules de type tp (cultivées, hybrides, traînantes ou adventices) par mètre carré moyen de la parcelle p. Le calcul du nombre de plantes qui survivent à l'hiver se fait pour les traînantes, mais aussi les adventices levées à l'automne. La mortalité hivernale a été décrite par Pohl-Orf *et al.*(1999) qui l'ont étudiée sur les plantules de betteraves cultivées semées à l'automne et laissées l'hiver dans des régions différentes en Allemagne. La survie hivernale des plantules est corrélée à la somme de froid, qui est la somme des degrés-jour inférieurs à –4 °C (Sfroid).

L'ajustement linéaire que nous avons réalisé sur les données de Pohl-Orf *et al.* (1999) donne (Figure 9) ($F=38.59$, ddl=1, $P<0.0001$):

- Sfroid < -53.9°C → survie = 0 %
- -53.9 < Sfroid <0 → survie = a·Sfroid + b, avec a = 1.8544, b=100 $R^2=0.778$.

2. Montaison.

L'étape de montaison est séparée de celle de la floraison car la première représente le stade auquel les betteraves "indésirables" se distinguent des betteraves sucrières et donc des interventions spécifiques des montées sont réalisées; la deuxième est le stade qui intervient dans les flux de gènes à proprement parler.

a. Estimation des montées potentielles.

Les montées potentielles MP sont les populations de plantes susceptibles de monter au cours de la saison, sous l'effet de leur génotype et de la vernalisation/dévernalisation. Leur nombre est estimé à la fin de la phase de germination/levée et dépend du type de plante considéré.

Les traînantes sont des repousses, donc sont en deuxième année de végétation. Elles vont donc potentiellement monter toutes:

$$MP_{p\,tr} = PL_{p\,tr} \qquad (10)$$

Les proportions génotypiques des traînantes sont les mêmes que celles des plantules traînantes PL_{ptr} et que celles des betteraves cultivées l'année d'avant.

Les hybrides sont des annuelles et montent donc aussi toutes. Par conséquent :

$$MP_{p\,hy} = PL_{p\,hy} \qquad (11)$$

Les proportions génotypiques des montées potentielles hybrides sont celles des plantules hybrides $PL_{p\,hy}$.

Pour les betteraves cultivées, les montées potentielles correspondent aux plantules vernalisées par les températures basses après le semis et non dévernalisées par des températures plus élevées au printemps. Une étude réalisée par l'ITB et météo-France (Perarnaud *et al.*, 2002) sur différents sites a montré que 16 jours ou plus entre le semis et le 90ème jour après le semis avec une température minimale inférieure à 5°C entraînent la vernalisation. 6 jours entre le 60ème et le 120ème jour avec une température maximale supérieure à 25 °C entraînent une dévernalisation. Les variétés de betteraves n'étant pas parfaitement homogènes (ce ne sont pas des lignées), il existe des plantes plus ou moins sensibles à la vernalisation dans le même lot de semences. Le taux de plantes cultivées qui sont susceptibles d'être vernalisées est donné par les essais variétés réalisés par l'ITB chaque année: c'est le taux de montées en conditions vernalisantes (une variable d'entrée : $\tau Vern$) moins le taux de montées en conditions non vernalisantes. Ainsi, le modèle calcule chaque jour le nombre de jours vernalisants et le nombre de dévernalisants. Si les conditions sont vernalisantes alors :

$$MP_{p\,ctv} = PL_{p\,ctv} \cdot \tau Vern \qquad (12)$$

Sinon : $MP_{p\,ctv} = 0$.

Le jour 120 est un jour assez tardif dans l'année, ce qui veut dire que la montaison a déjà commencé lorsque ce palier est atteint. Ainsi, le nombre de montées potentielles peut varier chaque jour jusqu'au jour 120.

Génétiquement, les adventices peuvent être soit annuelles soit bisannuelles. Toutes les annuelles sont des montées potentielles, alors que celles qui ne portent pas l'allèle B d'annualité ne sont des montées potentielles que si elles sont en deuxième année de végétation (cas non prévu dans le modèle) ou si elles ont été vernalisées. La vernalisation sur les plantules a été souvent observée, notamment dans les zones de production de semences où les plantules sont repiquées à l'automne pour qu'elles montent au printemps suivant. Toutes les adventices qui passent l'hiver en tant que plantule et qui survivent vont donc être vernalisées par les températures fraîches hivernales. Pour les adventices qui passent l'hiver sous forme de graines, une vernalisation est également possible, mais les conditions ne sont pas très bien connues. Ce phénomène a été observé lors du remplissage des graines sur le porte-graines pendant la production de semences de betterave sucrière (Wood *et al.*, 1983): des porte-graine ont été placés dans différentes conditions de température pendant la maturation des graines et le nombre de montées issues du lot résultant a été mesuré. Il s'agirait dans ce cas d'une sensibilisation des futures plantules à la vernalisation. Les plantules issues de ces graines montent au printemps suivant avec des besoins beaucoup plus faibles en températures fraîches et en jours longs que les plantules issues de semences produites dans des conditions normales (Wood *et al.*, 1983 ; Longden *et al.*, 1994). Si l'on prend donc en considération le fait que les semences produites sur les parcelles peuvent être pré-vernalisées et que les plantules levées

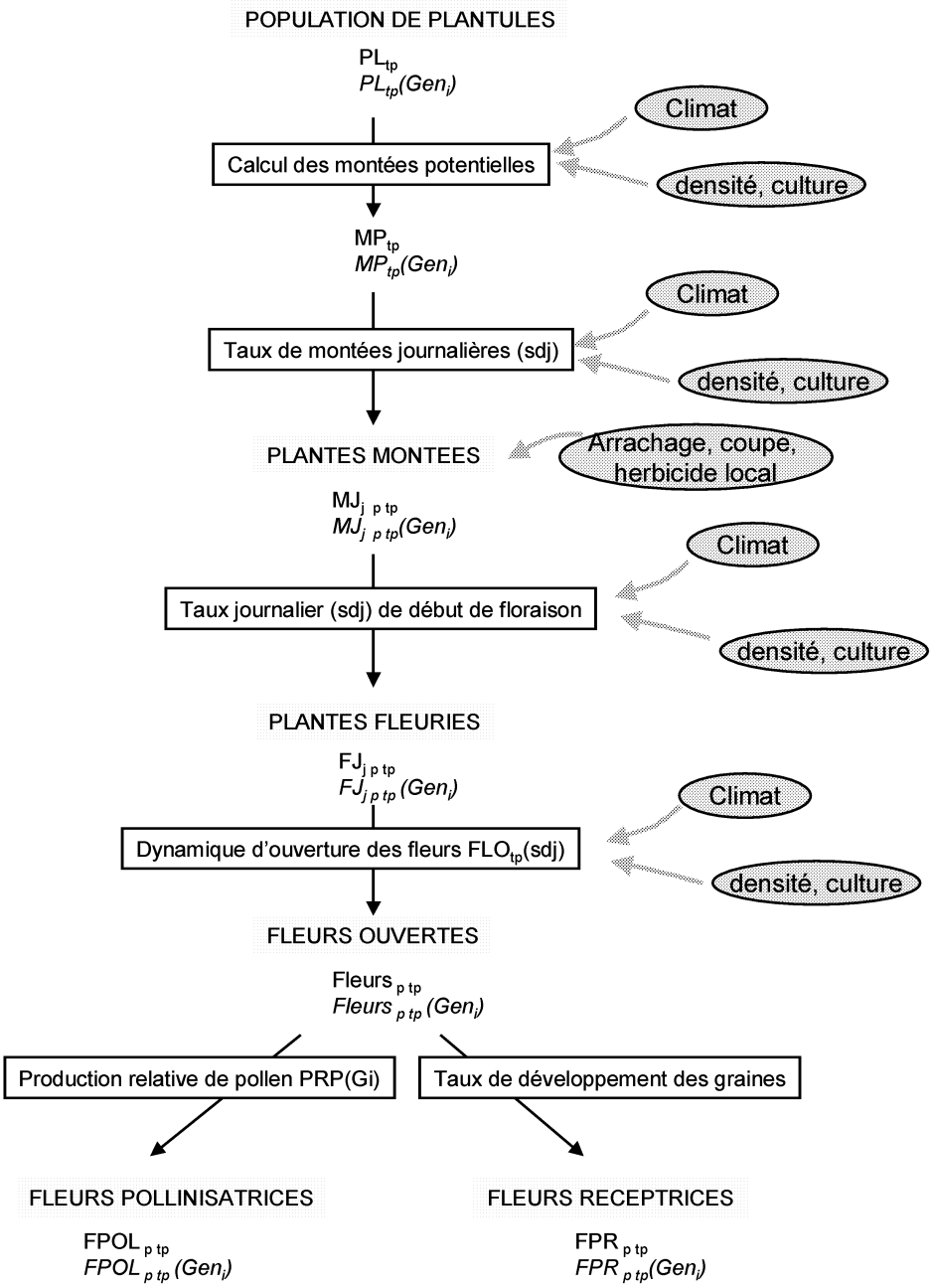


Figure 10: Schématisation des étapes de la population de plantules aux fleurs productrices de graines et de pollen.sur les conditions de vernalisation des semences, que toutes les plantules issues de graines de l'année précédente sont vernalisées donc sont des montées potentielles.

avant l'hiver sont vernalisées, le modèle admet, en l'absence de connaissances plus avancées sur les conditions de vernalisation des semences, que toutes les plantes issues de graines de l'année précédente sont vernalisées donc sont des montées potentielles.

Le nombre de montées potentielles peut ensuite être modifié par des conditions environnementales (Figure 10) telles que le manque de lumière ou de nutriments en cas de compétition qui peuvent limiter la population de plantes capables de monter (Lexander, 1980). Ces conditions peuvent être liées à la compétition entre les betteraves ou à la compétition exercée par la culture dans laquelle se développent les betteraves adventices et traînantes. Les paramètres qui régissent la réduction du nombre de montées potentielles dans ces conditions ne sont pas connus. La relation exacte entre la nature de la compétition (par la culture ou par d'autres adventices) doit être établie par des expérimentations (chapitre 4).

b. Dynamique de montaison.

Une fois que le nombre et les proportions génotypiques des montées potentielles sont estimés, la montaison est un phénomène dynamique qui peut s'étaler sur plusieurs semaines. On calcule le nombre de montées journalières grâce à la dynamique de montaison du type de plantes considéré :

$$MJ_{j\,p\,tp} = [DynMont_{tp}(sdj_j) - DynMont_{tp}(sdj_{j-1})] \times MP_{p\,tp} \qquad (13)$$

$MJ_{j\,p\,tp}$ est le nombre moyen au m² de montées du jour j dans la parcelle p pour le type de plantes tp, $DynMont_{tp}$ est l'équation de la dynamique de montaison donnant la proportion de montées pour le type tp en fonction de la somme de degrés jours de l'air, en base 3.5°C, calculée depuis le déclenchement de la germination (qui correspond à la date de semis dans les essais). $MP_{p\,tp}$ sont les montées potentielles de type tp dans la parcelle p.

Les paramètres de la dynamique de montaison peuvent aussi évoluer en fonction des conditions. En effet, le manque de lumière ou de nutriments réduit non seulement le taux de montées, mais retarde aussi le début de montaison (Lexander, 1980). On peut donc s'attendre à un effet de la compétition sur la dynamique de montaison, donc sur les paramètres de cette dynamique. Celui-ci devra être étudié afin de prévoir la dynamique de montées dans des conditions variées de croissance des plantes.

La dynamique de montaison des betteraves cultivées a été établie à partir de suivi de betteraves au champ réalisé par l'ITB sur deux essais en 1996 et 1998 dont la dynamique peut être ajustée selon l'équation de Weibull en fonction de la somme de degrés jours depuis le semis :

$$DynMont_{ctv}(sdj_j) = 1 - \exp^{-\ln(2)\cdot\left(\frac{sdj_j - s_0}{s_{50} - s_0}\right)^b} \qquad (14)$$

avec s_0, s_{50} et b des paramètres représentant la somme de degrés jour à la première montée, la somme de degré jour où 50% de plantes qui doivent monter ont monté et un paramètre de l'inclinaison de la courbe (Richard-Molard & Gestat de Garambé, 1998 ; Delanoy, 1999) (en moyenne, on trouve s_0 = 381 °Cj, s_{50} = 726 °Cj, b=13). Ces valeurs obtenues pour les deux années d'expérimentation sur une variété de betteraves résistantes au glufosinate. Cette dynamique sera utilisée pour les montées cultivées ainsi que pour les hybrides.

L'équation de la dynamique de montaison des betteraves adventices et des betteraves traînantes n'est pas encore connue et doit être établie à l'aide d'essais au champ.

3. Floraison.

a. Début de floraison de chaque plante.

Toutes les montées potentielles sont considérées comme des plantes fleuries potentielles. Le nombre maximal de plantes en fleurs est donc égal au nombre de montées potentielles dans chaque type. La dynamique de floraison va ensuite permettre, de la même façon que la dynamique de montaison exprimée plus haut, de déterminer le nombre de plantes qui commencent à fleurir chaque jour.

$$FJ_{j\,p\,tp} = [DynFlo_{tp}(sdj_j) - DynFlo_{tp}(sdj_{j-1})] \cdot MP_{p\,tp} \qquad (15)$$

$FJ_{j\,p\,tp}$ est le nombre moyen de plantes au m² qui ont commencé à fleurir le jour j, $DynFlo_{tp}$ est l'expression de la dynamique de floraison pour les plantes de type tp en fonction de la somme de degrés jour reçu depuis le déclenchement de la germination. Les plantes fleuries sont de même composition génotypique que les montées potentielles.

Les paramètres de la dynamique de floraison ont été établis pour les plantes cultivées en avec le même le même ajustement que pour les montées (équation de Weibull (14)) avec les paramètres moyens s_0 = 509 °Cj, s_{50} = 1060 °Cj, b=2,7 (Richard-Molard & Gestat de Garambé, 1998 ; Delanoy, 1999) mais ne sont pas encore connus pour les traînantes et les adventices, de même que l'influence sur ces paramètres des conditions de croissance des plantes, qui peuvent sans doute modifier la floraison comme elles modifient la montaison. L'effet de la compétition sera donc quantifié dans une expérimentation (Chapitre 4).

b. Dynamique d'ouverture des fleurs d'une plante.

A partir de l'ouverture de sa première fleur, une betterave montée peut poursuivre sa floraison pendant plusieurs semaines. La dynamique d'ouverture des fleurs par chaque plante qui a commencé à fleurir est représentée par la dynamique intraplante de floraison pour chaque type tp $FLO_{tp}(sdj_j\text{-}sdj_i)$ (Figure 10). Cette fonction donne le nombre de fleurs ouvertes

en fonction de sdj_j-sdj_i, qui est la somme de degrés jour reçus par la plante depuis l'ouverture de sa première fleur le jour i jusqu'au jour j (en base 3.5°C ; Milford *et al.,* 1985).

La combinaison de cette équation avec l'équation précédente du nombre $FJ_{i\ p\ tp}$ de plantes du même type qui commencent à fleurir chaque jour, permet d'évaluer le nombre de fleurs ouvertes sur des plantes de type tp par mètre carré moyen de la parcelle :

$$Fleurs_{p\ tp}(j)=\sum_{jour=iniFlo}^{j}\left(FLO_{tp}\left(sdj_j-sdj_{jour}\right)-FLO_{tp}\left(sdj_{j-1}-sdj_{jour}\right)\right)\cdot FJ_{i\ p\ tp} \qquad (16)$$

Il s'agit de la somme pour chaque jour depuis le début de floraison sur la parcelle du nombre de plantes ayant commencé à fleurir ce jour là multiplié par le nombre de fleurs qu'elles produisent individuellement. Les proportions génotypiques des fleurs produites sont celles des plantes productrices.

La courbe de production de fleurs par plante n'est pas connue. Nous l'avons mesurée pour les betteraves adventices et les traînantes au champ au cours des expérimentations décrites dans le chapitre 4.

4. Production de pollen

Les fleurs ne sont pas équivalentes en terme de production de pollen. En effet, les betteraves portent un système de stérilité mâle cytoplasmique qui entraîne une diminution de la production de pollen par la fleur. Nous avons vu (chapitre1, I-B-3) que l'ensemble des plantes présentes sur les parcelles de betteraves sucrières portent le type cytoplasmique de stérilité mâle, donc ce sont les gènes de restauration de la fertilité qui vont déterminer l'importance de la production pollinique d'une plante. Ainsi, les fleurs vont avoir une production de pollen directement dépendante des gènes de restauration de la fertilité, comme décrit précédemment. Deux des gènes qui vont être suivis par le modèle sont donc les gènes X et Z de restauration.

Le modèle évalue alors la population de « fleurs pollinisatrices » qui est l'équivalent, en nombre de fleurs totalement mâle-fertiles, du nombre de fleurs ouvertes d'un type :

- le nombre de fleurs de type tp et de génotype Gen_i est le nombre de fleurs total de type tp dans la parcelle p multiplié par la proportion de fleurs de génotype Gen_i dans cette population :

$$Fleurs_{p\ tp} \times Fleurs_{p\ tp}(Gen_i) \qquad (17)$$

- le nombre de fleurs pollinisatrices de type tp et de génotype Gen_i,

$$FPOL_{p,tp} \times \mathrm{FPOL}_{p,tp}(\mathrm{Gen_i}) = (Fleurs_{p\,tp} \times \mathrm{Fleurs}_{p\,tp}(\mathrm{Gen_i})) \times PRP(\mathrm{Gen_i}) \qquad (18)$$

avec PRP(Gen_i) la production relative de pollen des fleurs de génotype Gen_i, qui est calculée en fonction des gènes de restauration comme indiqué dans le chapitre1, I-B-3, c'est à dire que PRP=1 pour les plantes fertiles, 0.5 pour les semi-fertiles et 0 pour les plantes mâle stériles. PRP peut également être modifié par des conditions extérieures comme la compétition, ce que nous devrons déterminer au cours d'expérimentations (Chapitre 4)

- le nombre total de fleurs pollinisatrices pour le type tp est $\mathrm{FPOL}_{p\ tp}$, la somme des nombres de fleurs pollinisatrices de chaque génotype :

$$\mathrm{FPOL}_{p\ tp} = \sum_{i=1}^{27} \mathrm{FPOL}_{p\ tp} \times FPOL_{p\,tp}(Gen_i) \qquad (19)$$

- et enfin, le modèle calcule les proportions génotypiques des fleurs pollinisatrices pour chaque génotype Gen_i :

$$FPOL_{p\,tp}(Gen_i) = \frac{FPOL_{p\,tp}(Gen_i) \cdot \mathrm{FPOL}_{p\ tp}}{\mathrm{FPOL}_{p\ tp}} \qquad (20)$$

5. Production de graines.

On appelle fleurs productrices la population de fleurs qui va effectivement se développer et produire une graine. Le calcul des fleurs productrices est sur le même principe que pour les fleurs émettrices de pollen, sauf que leur nombre ne dépend pas du génotype : il n'a pas été tenu compte du système d'auto-incompatibilité (décrit dans le chapitre 1) qui est assez instable chez la betterave et en outre gouverné par plusieurs gènes. En revanche, le nombre de semences peut dépendre du type de plante (adventice, cultivée ou traînante), et en particulier de la capacité d'un type de plante à produire des graines viables.

La quantité de pollen présente à proximité d'une plante n'est jamais considérée comme limitante pour la production de semences. Cette hypothèse pourra être révisée par la suite, mais il semble que la quantité de pollen de betterave est toujours importante dans les régions de culture de betteraves sucrières et que sinon, le système d'auto-incompatibilité peut être dépassé.. Les fleurs productrices constituent la population de fleurs fécondées FF_p. Ces fleurs fécondées nécessitent un minimum de 300°C·jours (Wood *et al.*, 1983) pour arriver à maturité. Donc si un événement extérieur au développement de la plante (ex. récolte de la culture dans laquelle pousse des betteraves adventices) stoppe la maturation des semences, seules les graines issues de fleurs fécondées plus de 300 °C·jours auparavant pourront rejoindre le stock semencier en tant que graines d'adventice. La culture a donc sans doute un

effet sur le nombre de semences produites à cause de la date de récolte, en plus de l'effet de la compétition. Ceux-ci seront quantifiés au cours d'expérimentations au champ sur la croissance de betteraves traînantes et adventices (chapitre 4).

Les proportions génotypiques des graines produites sont une combinaison des génotypes haploïdes des ovules produits par les fleurs productrices de graines et du pollen produit par les fleurs émettrices qui a migré jusqu'à la parcelle considérée. Leur calcul est expliqué dans le paragraphe suivant, une fois que le nuage pollinique de chaque parcelle aura été évalué (chapitre 4)

B. Effets des systèmes de culture.

1. Mortalité des plantes.

La majorité des interventions culturales réalisée sur les parcelles causent la mortalité de plantes levées. Parmi elles, certaines sont non spécifiques d'un type particulier de plantes alors que d'autres vont être plus ciblées : l'arrachage ou l'application locale d'herbicide dans une culture de betterave sucrière ne détruit que les montées, le binage entre les rangs de betterave ne détruit que les adventices alors que les applications d'herbicide peuvent avoir une mortalité liée au génotype.

a. Opération sans action ciblée.

Une opération comme un travail du sol ou un herbicide différent de celui associé au transgène détruit les plantes avec une efficacité $\mu_{opé}$, indépendamment du stade des plantes (valeur donnée en variable d'entrée). Chaque type de plante présent sur la parcelle, plantules, plantes montées, fleuries ou montées potentielles va subir la même réduction de leur nombre d'individus le jour de l'intervention culturale. Les proportions génotypiques ne sont pas modifiées par rapport aux proportions génotypiques des plantes avant l'opération.

b. Opération spécifique du transgène.

L'application de l'herbicide pour lequel le transgène confère la résistance entraîne une modification des proportions génotypiques des plantes, puisque seules les plantes qui ne sont pas transgéniques sont touchées. Les calculs de la population après l'opération passent donc par le calcul des nombres d'individus de chaque génotype. Avant l'application de l'herbicide, ces nombres pour chaque génotype s'écrivent comme le produit du nombre de total de plantes de ce type tp sur la parcelle p multiplié par les proportions avec le génotype Gen_i. Par exemple, pour les plantules :

$$PL_{p\,tp} \times \mathrm{PL}_{\mathrm{p\ tp}}(\mathrm{Gen_i}) \qquad (21)$$

Après l'application de l'herbicide, les nombres sont réduits en fonction de l'efficacité de l'herbicide sur le génotype en question. Pour les plantules :

$$PL'_{p\,tp} \times PL'_{p\,tp}(Gen_i) = PL_{p\,tp} \times PL_{p\,tp}(Gen_i) \times (1-\mu_{opé}(Gen_i)) \qquad (22)$$

avec $\mu_{opé}(Gen_i)$ la mortalité du génotype Gen_i sous l'effet de l'herbicide dont l'efficacité est donnée en variable d'entrée. Cette mortalité ne concerne que les plantes sans transgène, donc les combinaisons d'allèle avec aa. Pour l'herbicide associé au transgène, $\mu_{opé}(Gen_i)$ est égal à 0 si Gen_i est une combinaison d'allèles avec Aa ou AA, c'est-à-dire si le transgène est présent de façon homozygote ou hétérozygote.

Les plantes sont touchées quel que soit leur stade de développement, donc également les plantules, les plantes montées, les plantes en fleurs et les plantes montées potentielles de tous types. Si la destruction intervient plus de 300°j après la fécondation, la graine est considérée comme faisant partie du stock semencier.

c. Opération spécifique des montées.

Certaines opérations visent spécifiquement les plantes qui ont commencé à monter. Dans ce cas, les montées et les plantes fleuries et/ou en cours de maturation de semences subissent la mortalité due à l'opération, mais les plantes qui devaient monter et qui ne l'ont pas encore fait, ne sont pas touchées. Les montées potentielles ne sont donc pas réduites et la dynamique de montaison se poursuit. Il y a donc réduction des montées des jours antérieurs:

$$MJ'_{jour\,p\,tp} = MJ_{jour\,p\,tp} \times (1-\mu_{opé}) \qquad \text{pour jour} < \text{j opération.} \qquad (23)$$

$MJ_{j\,p\,tp}$ est la population des plantes de type tp montées dans la parcelle p le jour j. $MJ'_{j\,p\,tp}$ est le nombre reste après l'opération. $\mu_{opé}$ est la mortalité liée à l'opération.

La population totale des plantes déjà montées et survivantes à l'opération est notée $MO_{p\,tp}$ (Montées Opération) :

$$MO_{p\,tp} = \sum_{jour=0}^{j\,opé} MJ'_{j\,p\,tp} \qquad (24)$$

avec $j_{opé}$ le jour de l'opération.

Concernant les plantes fleuries et/ou en production de semences, leur population est diminuée de la même façon que les montées pour toutes les plantes déjà fleuries au moment de l'opération. En outre, pendant une certaine période, les nouvelles fleuries ne peuvent plus être calculées avec l'équation (15), car une partie des montées desquelles elles sont issues ont subi la mortalité liée à l'opération. Pendant les jours qui suivent l'opération, le nombre de plantes qui commencent à fleurir n'est plus calculé avec l'équation (15) mais avec :

$$FJ_{j\,p\,tp} = [DynFlo_{tp}(sdj_j) - DynFlo_{tp}(sdj_{j-1})] \cdot MP_{p\,tp} \cdot (1-\mu_{opé}) \qquad (25)$$

Les effets de l'opération ne sont plus pris en compte lorsque toutes les plantes montées touchées par l'opération ont fleuri, c'est à dire que le nombre total de plantes en fleurs sur la parcelle a atteint le nombre de montées restant juste après l'opération $MO_{P,TP}$.

d. Opération spécifique qui ne touche que certains types de plantes

Les opérations effectuées dans les inter-rang des cultures de betteraves sucrières ne peuvent pas toucher les plantes dans le rang, c'est-à-dire les cultivées ou les hybrides. C'est le cas, par exemple d'un binage, dont l'efficacité est égale au pourcentage de la surface binée, et qui ne touche que les adventices ou les traînantes (par exemple dans une pomme de terre).

e. Efficacités particulières

Dans certains cas comme la fauche ou le broyage, il semble que les betteraves sont capables de repousses après l'intervention. En effet, l'écimage est utilisé en production de semences où les plantes sont coupées précocement pour rendre leur production de semences plus régulière et abondante (Nardi & Bador, 1993). Il n'y aurait donc pas une complète mortalité des plantes coupées, mais modification et retardement de leur production de fleurs et de graines. Vigoureux & Vanstallen (1975) ont mesuré la capacité germinative de semences de betteraves sauvages avant et après le passage de la roto-faucheuse en fonction de la date du passage. Ils ont montré que, pour avoir le taux le plus faible de graines viables avant et après la coupe, la date de fauchage optimale est un passage environ 15 jours après la première floraison. Néanmoins, ils n'ont pas fait d'étude plante à plante des floraisons ou du nombre de semences produites. Ces résultats devront donc être complétés par des nouvelles expérimentations afin de disposer de paramètres pour le modèle.

Une autre intervention dont l'efficacité semble particulière, est l'application de glyphosate, qui est parfois utilisé pour "stériliser" une jachère. Le glyphosate étant un des herbicides pour lequel des variétés résistantes ont été développées, il est indispensable de savoir si son action est effectivement stérilisatrice des semences ou si elle arrête simplement leur développement et donc aussi la floraison.

Les essais que nous avons mis en place pour quantifier ces interventions, broyage et application de glyphosate, sont développés dans la partie IV.

2. Effet de la culture en place sur la croissance des traînantes et des adventices (effet de la rotation)

Les betteraves cultivées et les hybrides ne sont présents que dans les cultures de betteraves sucrières. Les adventices, en revanche, peuvent lever chaque année grâce au stock semencier et donc se développer dans des cultures différentes de la rotation. Les traînantes ne poussent quasiment jamais en culture de betterave puisqu'il est peu probable de cultiver deux années successives des betteraves sucrières. La culture dans laquelle se développent les adventices et les traînantes constitue un environnement peu favorable au développement de ces betteraves qui sont généralement considérées comme des plantes peu compétitives. Néanmoins, nous avons vu (Chapitre 1) que ces plantes peuvent avoir une importance pour les flux de gènes et leur développement doit être simulé. Un effet de la compétition par la culture peut être envisagé au niveau de l'établissement des plantes (Gunn, 1979), du taux de montaison et des dynamiques de montaison et floraison (Lexander, 1980), ainsi que de la quantité de fleurs et de semences produites qui peut être réduite en même temps que la réduction générale du développement de la plante. Les paramètres correspondant à chacune de ces étapes devront donc être établis au cours d'expérimentations (chapitre 4) dans les différentes conditions de croissance que peuvent rencontrer les plantes.

C. Bilan de ce qui manque

Peu de renseignements sont connus sur le développement des betteraves adventices, et encore moins sur celui des traînantes. En outre, la grande variété des environnements dans lesquels peuvent se développer ces plantes augmente les données nécessaires pour modéliser leur croissance et développement. Pour les adventices et les traînantes, la compétition intraspécifique est aussi un paramètre important dans les environnements dépourvus de culture (jachère repousse) où elles peuvent être en densité très élevée. Des expérimentations vont être mises en place afin d'estimer les paramètres qui régissent le développement des betteraves adventices dans des environnements assez contrastés : jachère, céréale d'hiver, céréale de printemps, pois, maïs…Ces essais seront traités dans le chapitre 4.

IV. Flux de pollen

Nous avons vu précédemment (chapitre 1) que l'intégration d'une courbe individuelle de flux de pollen efficace permet de prendre en compte les aspects démographiques du flux de pollen. Nous verrons ici comment une telle courbe a été obtenue chez la betterave et l'utilisation qui en est faite dans le modèle.

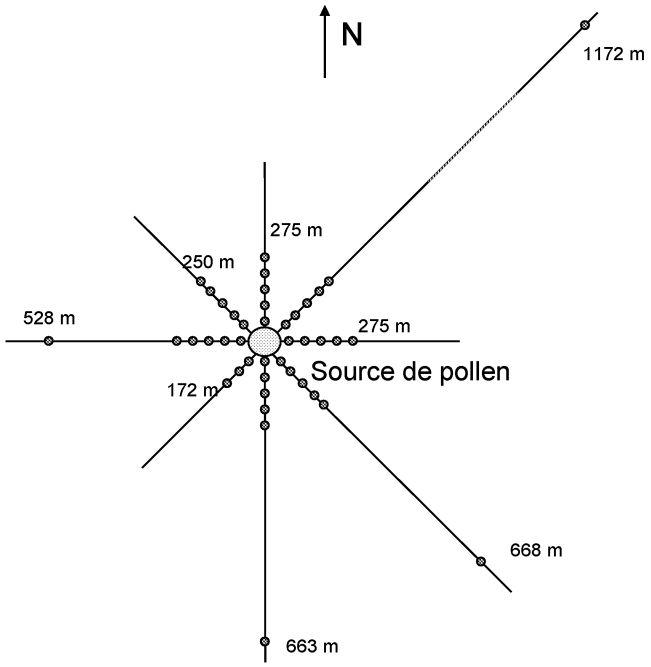


Figure 11 : Schéma du dispositif mis en place pour mesurer la dispersion spatiale du pollen. La source de pollen est schématisée par le rond central, les points dans toutes les directions sont la schématisation des capteurs mâle-stériles.

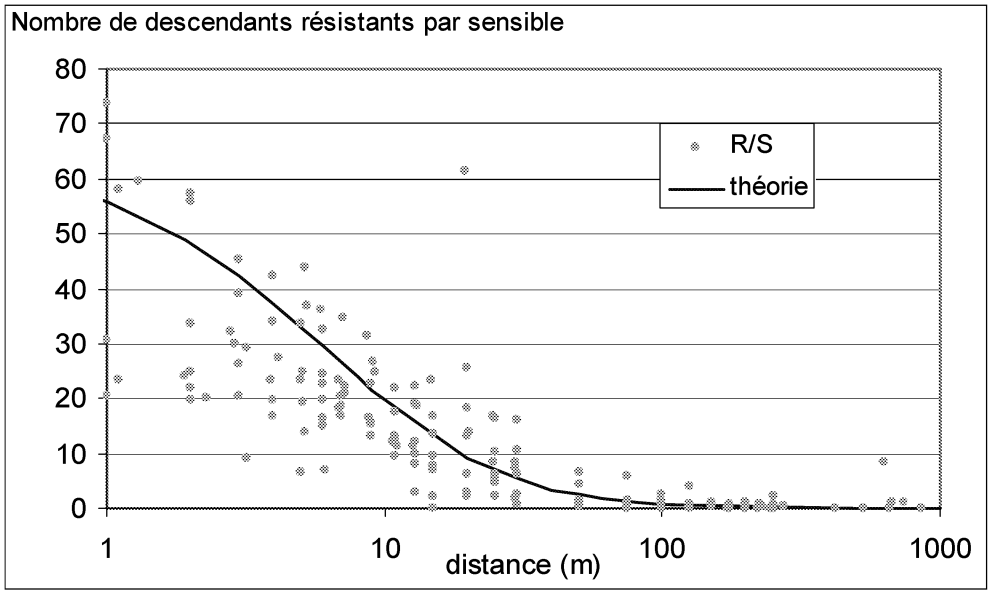


Figure 12 : Ajustement de la courbe théorique sur les données obtenues dans l'expérimentation : la courbe théorique est donne le pourcentage, est ajustée en fonction de la moyenne à 4 m de la source de pollen.

A. Courbe individuelle de flux de pollen

Une expérimentation a été menée à proximité de Chalon en Champagne afin de mesurer le flux de pollen dans l'espace à partir d'une source de betteraves transgéniques en fleurs (expérimentation ITB-INRA, Darmency, comm. pers.). La source de pollen est constituée de 50 planchons de betteraves sucrières vernalisées résistantes au Liberty et placées au centre du dispositif, dans une culture de betterave sucrière. Dans 8 directions, des plantes mâle stériles non transgéniques ont été repiquées comme récepteurs du pollen émis par la source. La distance entre la source et le mâle stérile varie entre 1 et 1172 mètres (Figure 11). Toutes les montées de betteraves dans un rayon de 1 km autour du dispositif ont été éliminées.

Les graines produites par les 96 mâle-stériles ont été récoltées et mises à germer en serre puis traitées avec l'herbicide conférant la résistance. Les données issues de cette expérimentation sont les nombres de graines produites par plante donnant, respectivement, un individu résistant ou un individu sensible. La présence de sensibles dans les descendants laisse supposer que tout le pollen ne provient pas de la source homozygote pour le transgène, mais qu'une partie provient de pollutions extérieures. La répartition des nombres de sensibles est assez homogène, ce qui réfute l'idée d'une hétérozygotie des plantes de la source. On admet donc que la présence de sensibles est due à une présence homogène de pollen extérieur au dispositif.

Ces données sont utilisées pour établir la courbe d'évolution du flux de pollen efficace avec la distance. Elles ont été analysées statistiquement selon le principe développé par Klein (voir Klein, 2000 et Klein *et al.*, 2003) qui permet d'établir la courbe dite de "flux de pollen efficace" :

$$\gamma_3(x, y) = \frac{(b-2)\cdot(b-1)}{2\pi \cdot a^2}\left(1+\frac{d}{a}\right)^{-b} \qquad (26)$$

avec $d = \sqrt{x^2 + y^2}$ *(Klein, comm. pers.)*

$\gamma_3(x,y)$ est la probabilité pour un grain de pollen de tomber dans une surface de dimensions dx·dy centrée autour d'un point situé à la distance d de la source (Figure 12). a et b sont deux paramètres qui valent respectivement 5.4 et 1.6, d est la distance entre la source du pollen et le récepteur. x et y sont les coordonnées de ce point dans un référentiel qui a pour origine la source du pollen.

B. Flux de pollen

1. Estimation du nuage pollinique

Pour estimer la composition du nuage pollinique au-dessus de chaque parcelle, il faut ensuite intégrer la courbe de flux de pollen point à point pour passer à un flux surface-à-surface permettant de quantifier le taux du pollen produit dans l'ensemble de la parcelle $A(x_1,x_2,y_1,y_2)$ qui peut se propager vers un m² moyen de la parcelle $B(x'_1,x'_2,y'_1,y'_2)$. Cette réduction au "m² moyen" de la parcelle réceptrice est nécessaire puisque le modèle est basé sur des densités par m² pour chaque parcelle et non pas la population totale de chaque parcelle. Ce module qui permet d'intégrer la courbe individuelle sur les quatre dimensions des deux parcelles est repris de celui développé pour GeneSys-Colza (Colbach *et al.,* 2001b), seule l'équation de la dispersion individuelle est différente. Il donne $P_{A\to B}$, la proportion de pollen dispersé de chaque parcelle A vers un m² moyen de chaque parcelle B. Cette évaluation des flux de gènes est liée à l'hypothèse que les plantes sont réparties de façon homogène sur chaque parcelle. Ce n'est pas le cas, puisque les descendants d'une même plante sont souvent regroupés en taches. Cette hétérogénéité parcellaire pourrait être prise en compte par exemple en réduisant la maille de la simulation à des surfaces plus petites, en découpant les champs agricoles en des sous-unités supposées homogènes. Cependant, ceci alourdit et rallonge fortement la simulation et nécessite en outre la prise en considération des flux des graines par le travail du sol, par les outils de récolte etc.

On peut alors établir chaque jour la population de fleurs pollinisatrices qui contribuent au nuage pollinique au-dessus de chacune des parcelles :

$$\mathrm{Nuage}_{j\,p_1} = \sum_{p_2=1}^{NbP} \mathrm{FPOL}_{j\,p_2} \cdot P_{\,p_2\to p_1} \qquad (27)$$

avec NbP le nombre total de parcelles dans la simulation.
Les proportions génotypiques sont calculées de la même façon :

$$Nuage_{j\,p_1}(Gen_i) = \frac{\sum_{p_2=1}^{NbP} \mathrm{FP}_{j\,p_2} \cdot P_{\,p_2\to p_1} \cdot FP_{j\,p_2}(Gen_i)}{\sum_{p_2=1}^{NbP} \mathrm{FP}_{j\,p_2} \cdot P_{\,p_2\to p_1}} \qquad (28)$$

2. Calcul des proportions génotypiques des embryons formés

Le calcul des fécondations réalisées chaque jour nécessite de passer par les proportions des génomes haploïdes. On considère que le transgène est indépendant des autres gènes et

localisé aléatoirement sur le chromosome. Par exemple, pour la probabilité de pollen de génotype AXZ :

$$\begin{aligned}\text{pollen(AXZ)} = \text{Nuage}_{j,p}(\text{AAXXZZ}) \\ + \tfrac{1}{2}\,[\text{Nuage}_{j,p}(\text{AaXXZZ}) + \text{Nuage}_{j,p}(\text{AAXxZZ}) + \text{Nuage}_{j,p}(\text{AAXXZz})] \\ + \tfrac{1}{4}\,[\text{Nuage}_{j,p}(\text{AaXxZZ}) + \text{Nuage}_{j,p}(\text{AaXXZz}) + \text{Nuage}_{j,p}(\text{AAXxZz})] \\ + \tfrac{1}{8}\,\text{Nuage}_{j,p}(\text{AaXxZz}) \qquad (29)\end{aligned}$$

Le même calcul concernant les proportions des génotypes haploïdes des ovules est réalisé à partir des proportions génotypiques des fleurs productrices de graines, et donne les proportions en ovules (AXZ), (aXZ), (AxZ)….. Les fleurs fécondées ce jour sont au nombre des fleurs productrices ouvertes sur la parcelle et les proportions génotypiques des embryons sont les combinaisons des proportions des génotypes haploïdes du pollen et des ovules. On ne prend pas en compte dans ce calcul d'incompatibilité possible entre pollen et ovule.

C. Effet des variables d'entrée sur les flux

Le plan parcellaire intervient dans le flux de pollen à travers la taille des parcelles : une parcelle plus grande contribuant de façon plus importante au nuage pollinique des parcelles avoisinantes. La contribution d'une parcelle au nuage pollinique d'une autre parcelle dépend également de la distance qui les sépare et la forme de chaque parcelle. Ces éléments sont pris en compte lors de l'intégration de la courbe individuelle de flux de pollen entre deux parcelles. L'intégration est réalisée une fois pour toutes en début de simulation et les résultats obtenus sont fixés tout au long des années puisque l'évaluation des proportions de pollen qui vont d'une parcelle à l'autre ne dépend ni de la quantité de pollen émise ni du type de plante émettrice ou réceptrice. Seul le plan parcellaire et la courbe individuelle de flux de pollen interviennent dans ce calcul qui peut donc n'être fait qu'au début.

L'importance des flux entre parcelles dépend aussi de la quantité de fleurs ouvertes sur chacune des parcelles, de la production de pollen par fleur…mais ces éléments sont déjà pris en compte dans le calcul des fleurs pollinisatrices et des fleurs productrices.

Conclusion

La construction du modèle passe par la description des étapes du cycle de développement des betteraves des différents types qui peuvent être présents sur les parcelles. Pour chaque stade de développement, on estime les nombres moyens de plantes avec les moyennes des proportions génotypiques en estimant que chaque parcelle est uniforme. Ces variables de sortie donnent un bon aperçu des niveaux d'infestation dans l'ensemble des parcelles du parcellaire en variable d'entrée. En outre, un grand nombre d'éléments du système de culture sont pris en compte, et en particulier les pratiques qui visent à détruire les mauvaises herbes en général et à maîtriser les populations de betteraves adventices. Ceci est permis par la multiplication des étapes du cycle de développement simulées indépendamment dans chacune des parcelles.

Les valeurs des paramètres utilisées dans le modèle sont déterminées grâce aux données bibliographiques ou feront l'objet d'expérimentations spécifiques. Ces valeurs sont des valeurs moyennes qui pourront par la suite être réévaluées si des analyses de sensibilité les révélaient très déterminantes pour les résultats de la simulation. L'estimation des effets populations n'est pas non plus réalisée. Elle pourra être intégrée dans le modèle si les effets population sont expliqués génétiquement ou par l'introduction de stochasticité, c'est à dire de variabilité autour des paramètres. Ils pourraient alors être pris en compte par la modélisation de l'évolution des gènes qui sont responsables des variations, à condition qu'une liaison simple paramètre-gène existe.

Les principales inconnues détectées au cours de l'écriture du modèle concernent d'une part la germination et la levée des adventices avec les conditions particulières liées à ces semences : l'enfouissement en profondeur et le temps passé dans le sol, et les caractéristiques du développement et de la floraison des adventices et des traînantes. Elles font l'objet d'expérimentations, décrites dans les paragraphes suivants, dont les résultats devront conduire à la construction et au paramétrage des étapes du modèle correspondantes.

CHAPITRE 3
EVOLUTION DE SEMENCES ENFOUIES DE BETTERAVES ADVENTICES

EVOLUTION DE SEMENCES ENFOUIES DE BETTERAVES ADVENTICES

I. Introduction

Les étapes du passage du stock semencier à la population de plantules peuvent être traduites sous forme de questions, auxquelles le modèle doit répondre chronologiquement :

- la graine est-elle encore viable ?
- va-t-elle germer ?
- la plantule sera-t-elle assez grande pour atteindre la surface ?
- à quelle date la plantule apparaît-elle ?

Certaines études ont déjà été réalisées pour répondre à ces questions dans le cas des semences de betteraves sucrières cultivées. En effet, le modèle SIMPLE a été développé à l'INRA de Laon (Dürr *et al.*, 2001) pour prédire la germination et la levée des betteraves cultivées en fonction du travail du sol et des techniques de semis. Celui-ci prend en compte le travail du sol à travers la structure du sol qu'il engendre : un module de SIMPLE reconstitue une maquette en trois dimensions du sol, avec la position des mottes de terre, chacune représentée par un ellipsoïde. Ce modèle est très précis en ce qui concerne les horizons superficiels et les structures du sol des lits de semences de betteraves. Il calcule ensuite le nombre de graines germées chaque jour et évalue la date de levée des plantules en simulant leur croissance pré-levée entre les mottes de terre. En outre, un module calcule le nombre de plantules qui vont être bloquées sous une motte sans arriver à la contourner.

La construction du module de germination – levée dans GENESYS-BETTERAVE est basée sur les mêmes évènements mais des simplifications seront faites pour que le module puisse être intégré dans le modèle global sans alourdir la simulation. La différence majeure des adventices par rapport aux graines cultivées est leur capacité à survivre dans le sol. En effet, les betteraves cultivées sont sélectionnées pour germer immédiatement, les semences sont polies, traitées et enrobées, ce qui homogénéise les germinations pendant la période de levée de la culture. Les adventices, en revanche, peuvent avoir une germination beaucoup plus tardive et survivre un certain temps dans le sol (Goss, 1924; Desprez 1980; Longden, 1995). Les semences d'adventices vont donc pouvoir germer à des dates ultérieures donc dans des conditions différentes de lit de semences, mais aussi à des profondeurs plus importantes que les cultivées puisqu'elles peuvent avoir été enfouies ou remontées par un travail du sol avant leur germination. En outre, sur d'autres espèces, plusieurs études ont montré une évolution des capacités germinatives des graines en fonction de leur âge (Goss, 1924 ; Barralis *et al.,* 1988 ; Longchamp *et al*, 1988; Colbach *et al.*, 2002b), de la stimulation par un flash lumineux (Benvenuti 1995 ; Colbach *et al.*, 2002 a), et une réduction de la germination par la profondeur (Wesson & Wareing, 1969 ; Benvenuti & Macchia, 1995).

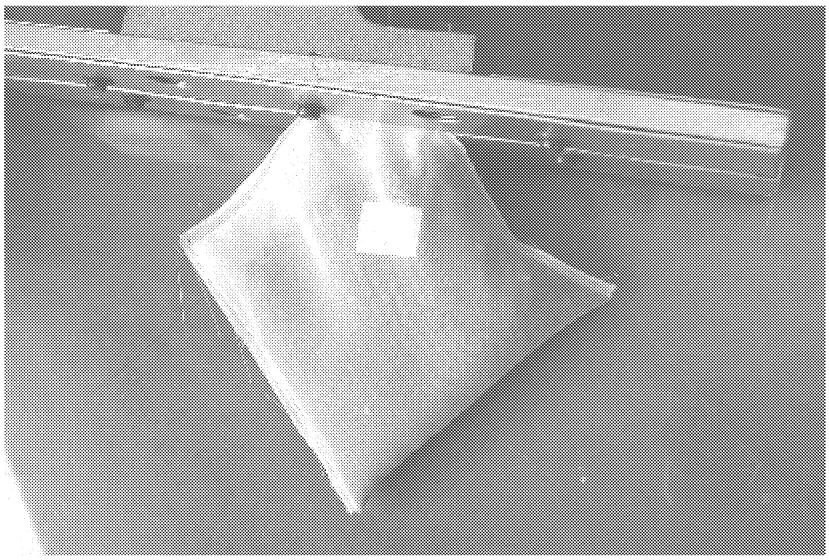


Figure 13 : un sac de tergall renfermant 100 mL de terre et 100 glomérules de la population A991 (étiquette repère jaune).

Figure 14 : Disposition des paniers et des sacs de tergall dans les tranchées avant recouvrement.

Nous allons rendre compte ici des expérimentations qui ont permis de quantifier l'évolution de la capacité de survie et de germination du stock semencier ainsi que la croissance pré-levée des graines germées, en fonction de l'âge et de la localisation (profondeur, exposition à la lumière) des semences dans le sol. Ensuite, le modèle SIMPLE est utilisé et des expérimentations virtuelles sont réalisées afin de quantifier la longueur du trajet à parcourir par la plantule pour atteindre la surface ainsi que la mortalité des graines germées pendant la croissance pré-levée.

II. Suivi expérimental des semences adventices

A. Matériel et méthodes

1. Descriptif des essais

a. Enfouissement de semences âgées (essai « graines vieilles »)

L'objectif de cette expérimentation est de mesurer la capacité de survie des graines de betteraves adventices lorsqu'elles sont enfouies dans le sol. La première expérimentation, commencée au mois de mai 2001, a consisté à enfouir des lots de glomérules et à suivre l'évolution du nombre de graines au cours du temps, par des prélèvements réguliers. N'ayant pas à cette époque de glomérules « frais », c'est-à-dire récemment produits, nous avons utilisé des populations d'adventices du laboratoire. Trois des populations choisies sont issues des échantillonnages de 1999 près de Dijon (longitude 02°32' E, latitude 45°18' N, altitude 245 m) : une population d'Arc-sur-Tille notée A991, une population de Bressey notée A992, une population de Genlis notée A993. Une quatrième population très différente a été utilisée : elle provenait d'un lot de semences issues de la multiplication au jardin d'une variété hybride dont les plantules ont été vernalisées. Ces graines ont été produites en 1997 à Epoisses. Cette population est notée H97.

Vingt-sept lots sont constitués au hasard pour chaque population. Ils contiennent 100 glomérules pour les populations A991, A992 et H97 et 87 glomérules pour la population A993 pour laquelle nous n'avions pas assez de matériel. Trois seront utilisés pour les tests initiaux du nombre de graines effectivement présentes dans l'échantillon au départ. Les autres sont enfouis : on confectionne des petits sacs en Tergall qui laissent passer l'humidité et les micro-organismes du sol. Dans chaque sac on met un lot de glomérules, 100 mL de terre argilo-calcaire qui vient du sol d'Epoisses près de Dijon et a été tamisée au préalable, ainsi qu'un morceau d'étiquette plastifiée de couleur afin de distinguer les populations (Figure 13). Les sacs sont refermés au soude-sac et sont placés dans 24 paniers ajourés. Un sac de chaque population est placé dans chaque panier. Trois tranchées de plus de 30 cm de profondeur ont été creusées à la mini-pelleteuse à Epoisses (Figure 14). Les paniers sont placés au fond de la tranchée, assez espacés pour que l'on puisse les prélever un par un. Les tranchées sont ensuite rebouchées à la pelleteuse et à la pelle.

Tableau 1 : Populations dont sont issus les pieds laissés en fécondation libre pour la production de la population de graines d'adventices 2001 (AF01), avec leurs principales caractéristiques.

Population	Lieu de récolte	Densité (betteraves adventices ha^{-1})	Taux moyen de montées (%)	Nombre moyen de jours avant floraison
A	St Quentin sur Coole	1000	92	98
B	Besannes	250 000	87	106
C	Vitry la ville	10 000	82	105
D	Beaumont sur Velle	500 000	82	105

b. Enfouissement de semences fraîchement récoltées (essai « graines fraîches »)

Une seconde expérimentation a été mise en place afin de suivre l'évolution de la survie et de la germination (proportion et vitesse) de graines récemment produites, en fonction du temps d'enfouissement dans le sol. Pour cela, nous avons attendu la fin de la saison 2001 pour avoir des graines fraîches, c'est-à-dire non stockées au laboratoire (population AF01). Celles-ci ont été récoltées sur des plantes de 4 populations issues de la campagne d'échantillonnage de 1998 (Tableau 1) qui avaient été laissées en fécondation libre. Les plantes ont été secouées au-dessus d'une bâche afin de récupérer les graines mures au moment de la récolte. La population de semences réalisée est un mélange homogène de graines provenant de chaque population de pied mère, utilisées directement, après la récolte, sans séchage préalable.

Des sacs de Tergall sont confectionnés comme dans l'expérience précédente. Ils sont remplis avec 100mL de terre et 100 glomérules pris au hasard dans la population AF01. Cette fois, l'expérimentation porte sur une seule population mais trois répétitions sont prélevées à chaque test. En outre, deux conditions de germination après enfouissement sont testées : germination à la lumière ou germination sans stimulation lumineuse. On enfouit le 27 septembre 2001 48 paniers qui contiennent chacun 3 sacs de Tergall.

c. Effet de la profondeur sur la germination des semences

Une expérimentation a été réalisée à l'INRA de Laon par Carolyne Dürr afin d'évaluer l'effet de la profondeur sur la germination des semences. Des semences de la variété de betterave sucrière VEGA, germant sur papier filtre à un taux de 98 %, ont été placées à différentes profondeurs dans des pots remplis de terre de Mons-en-Chaussée : à 2, 8, 10, 12, 18.5 et à 30 cm.

Dans un pot en plastique de 30 cm, on dispose une couche de terre sur laquelle sont placées les graines mises à germer disposées sur 4 lignes de 5 graines. La terre est ajoutée sans tasser, et correspond à une masse volumique d'environ 1 $g \cdot cm^{-3}$. Deux pots ont été réalisés pour tester 20 graines à 8cm, deux autres pour 20 graines à 10 cm et deux autres pour 20 graines à 12 cm. Un pot a servi pour tester 30 graines à 18.5 cm et 10 pots pour tester chacun 5 graines à 30cm. L'humidité est mesurée au début et à la fin de l'expérience. Les pots sont placés en incubateurs à 20°C.

d. Croissance pré-levée

Des échantillons de la même population de semences AF01 que dans l'expérimentation précédente ont été utilisés afin de mesurer l'allongement maximal de l'hypocotyle formé par les graines de betteraves adventices pendant la croissance pré-levée, en fonction de l'âge des graines. Les mesures ont été faites à l'INRA de Laon selon le protocole proposé par Dürr &

Boiffin (1995), sur des graines de cette population avant enfouissement, enfouies à Epoisses pendant un an et enfouies pendant deux ans. Des pots (diamètre 6.5cm, hauteur 10 cm) ont été remplis chacun de 300 g de sable de Fontainebleau additionné de 75 mL de solution nutritive pour amener le tout à une humidité pondérale de 0.2 $g \cdot g^{-1}$, ce qui correspond à des conditions hydriques non limitantes pour la germination. Les semences de betterave ont été placées à 2 cm de profondeur à l'aide d'une pince. Les pots sont recouverts de papier afin que l'hypocotyle continue à croître sans lumière (croissance autotrophe proche de ce qui se passe lors de la croissance pré-levée). L'humidité est régulièrement réajustée en pesant les pots et en ajoutant de la solution nutritive jusqu'à atteindre le poids initial. Dans chaque pot, 5 glomérules sont semés, et 5 pots sont préparés par test. Les pots sont placés en incubateur à 20°C pendant 11 jours.

2. Mesures réalisées

a. Graines vieilles

Chaque mois, un emplacement est tiré au sort pour le prélèvement des échantillons qui seront prélevés. Le panier sélectionné est sorti de terre et les sacs de Tergall sont placés en chambre froide à 4°C pour limiter l'évolution des graines jusqu'à leur traitement. Pour chaque échantillon, le sac est vidé dans un tamis placé dans une bassine d'eau. Les glomérules sont recueillis assez facilement car ils flottent. Néanmoins, l'ensemble de la terre est lavé dans le tamis pour s'assurer de récupérer tous les glomérules présents. On réalise ensuite le procédé utilisé lors des tests de germination des variétés de betteraves (Règles Internationales pour les essais de semences, 1999) pour faire germer le maximum de graines et diminuer le travail de dissection :

- Les glomérules sont placés sous un flux d'eau tiède pendant au moins deux heures avant d'être mis à sécher sur la paillasse pendant 12 heures.
- Ils sont transférés dans un bécher 5 minutes sous agitation dans une solution de fongicide Dériclor à 1mL/L (oxyquinoléine 140g m.a. L^{-1}).
- Les glomérules sont ensuite mis à germer dans les conditions standard des test de germination : dans une boîte fermée sur un papier filtre plissé de 50 plis avec 40 mL d'eau dans l'enceinte à 15 °C en jour continu.

Après au moins 15 jours de germination à 15 °C et à la lumière dans l'enceinte climatisée, les glomérules sont pris un à un. Le nombre de germinations est compté et pour les logettes n'ayant pas germé, on compte celles qui contenaient un embryon viable en faisant craquer l'opercule qui recouvre la logette avec une pointe. On détermine ainsi le nombre total de logettes pleines.

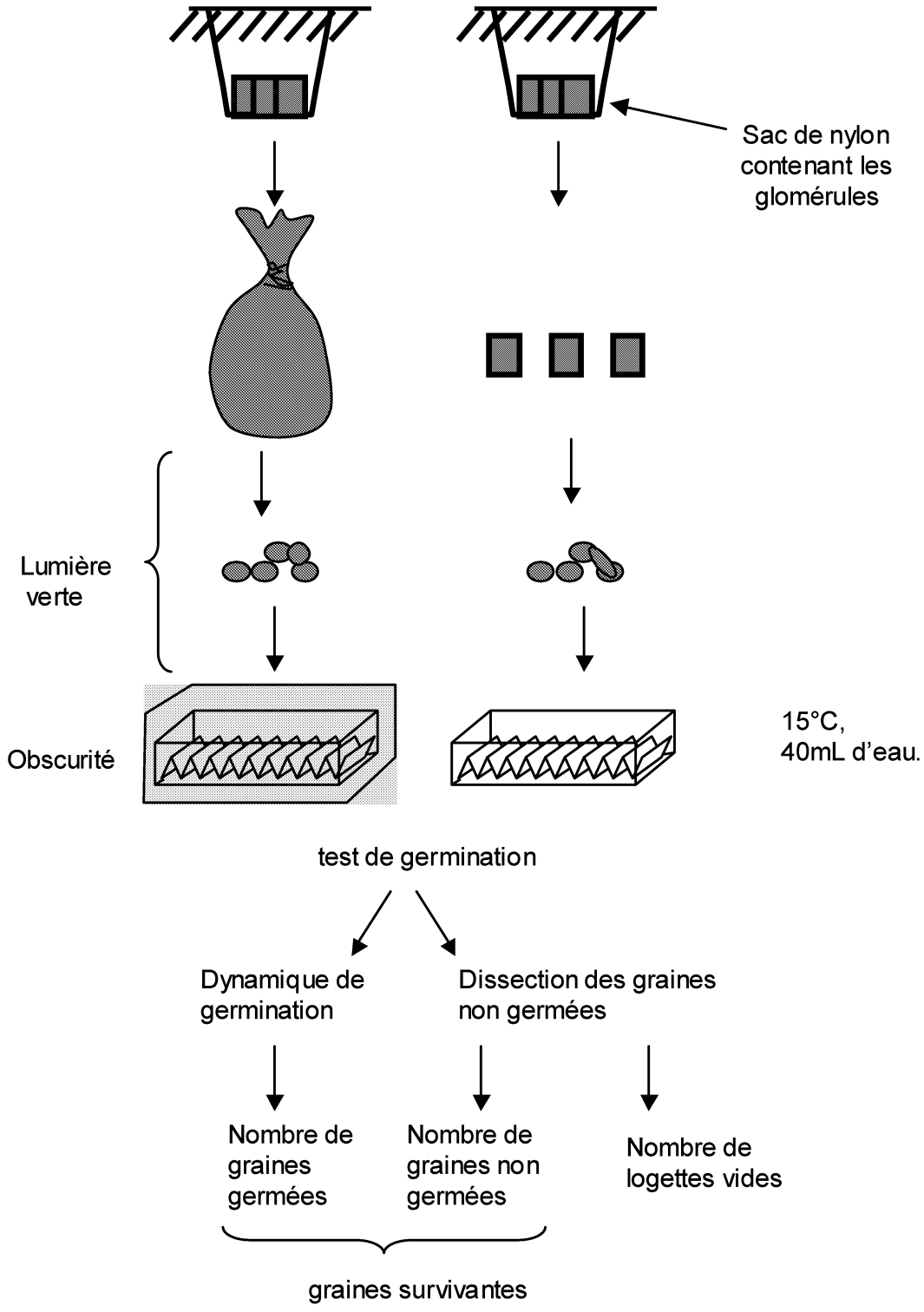


Figure 15 : Schéma des étapes de manipulation des échantillons depuis le prélèvement jusqu'à l'établissement des nombres de graines survivantes dans l'expérimentation « graines fraîches ».

b. Germination et survie des semences fraîchement récoltées

Prélèvement :

Chaque mois (échantillons déterrés), deux paniers côte à côte sont choisis au hasard et déterrés. L'un est placé immédiatement dans un grand sac imperméable à la lumière et est ainsi ramené au laboratoire avec toute la terre qu'il contient (Figure 15). Il est destiné au test de germination à l'obscurité. Le second est vidé sur place et les trois lots qui serviront pour le test à la lumière sont récupérés. Des échantillons non enfouis sont également testés au début de l'expérimentation et 12 mois après. 6 sous-échantillons sont testés dans chaque cas : trois à la lumière et trois à l'obscurité.

Tri des glomérules :

Les glomérules, cette fois, ne sont pas triés par lavage, ce qui pourrait stimuler la germination mais ils sont séparés de la terre à la pince et sont mis directement à germer ainsi, dans une boîte de germination avec un filtre plissé humidifié avec 40 mL d'eau. On retrouve en général environ 90 glomérules. Pour les tests sans stimulation lumineuse, les glomérules sont triés sous la lumière verte. Cette lumière provient de deux tubes néon recouverts par un filtre vert qui ne laisse pas passer les longueurs d'onde rouges stimulatrices des phytochromes : cette lumière a été testée comme inactinique pour de nombreuses espèces (Longchamp *et al.*, 1988 ; Colbach *et al.*, 2002a). Les glomérules sont assez difficiles à distinguer des mottes de terre de part leur forme et leur taille. Tous les glomérules trouvés sont disposés sur un filtre plissé (deux glomérules par pli) humidifié avec 40 mL d'eau, dans une boîte scotchée et emballée dans deux épaisseurs de papier d'aluminium avant d'être placée dans l'enceinte à 15 °C. Pour les lots triés à la lumière comme à l'obscurité, la terre restante est lavée afin d'évaluer le nombre de glomérules qui n'avaient pas été retrouvés. Ceux-ci sont disséqués pour compter le nombre de graines exact qui n'ont pas été mises à germer.

Conditions de germination :

Les boîtes contenant les glomérules sont placées dans l'enceinte climatisée, éclairée en lumière blanche continue (six fluorescent lighting tubes (Osram, L 18W/77)) et à une température constante de 15°C. Les boîtes de germination utilisées laissent passer plus de 90 % de l'intensité lumineuse dans les longueurs d'onde supérieures à 400 nm et conservent le rapport rouge/infrarouge de la lumière émise. Les boîtes des test sans stimulation lumineuse sont recouvertes par deux épaisseurs de papier d'aluminium.

Survie et germination :

Après la mise à germer, les nouvelles germinations sont suivies chaque jour pendant une semaine, puis un jour sur deux pendant la deuxième semaine. Les boîtes sont laissées au moins deux mois dans l'enceinte pour s'assurer que tous les glomérules capables de germer l'ont fait. Pour les premiers tests, les notations journalières sont réalisées sur les échantillons à

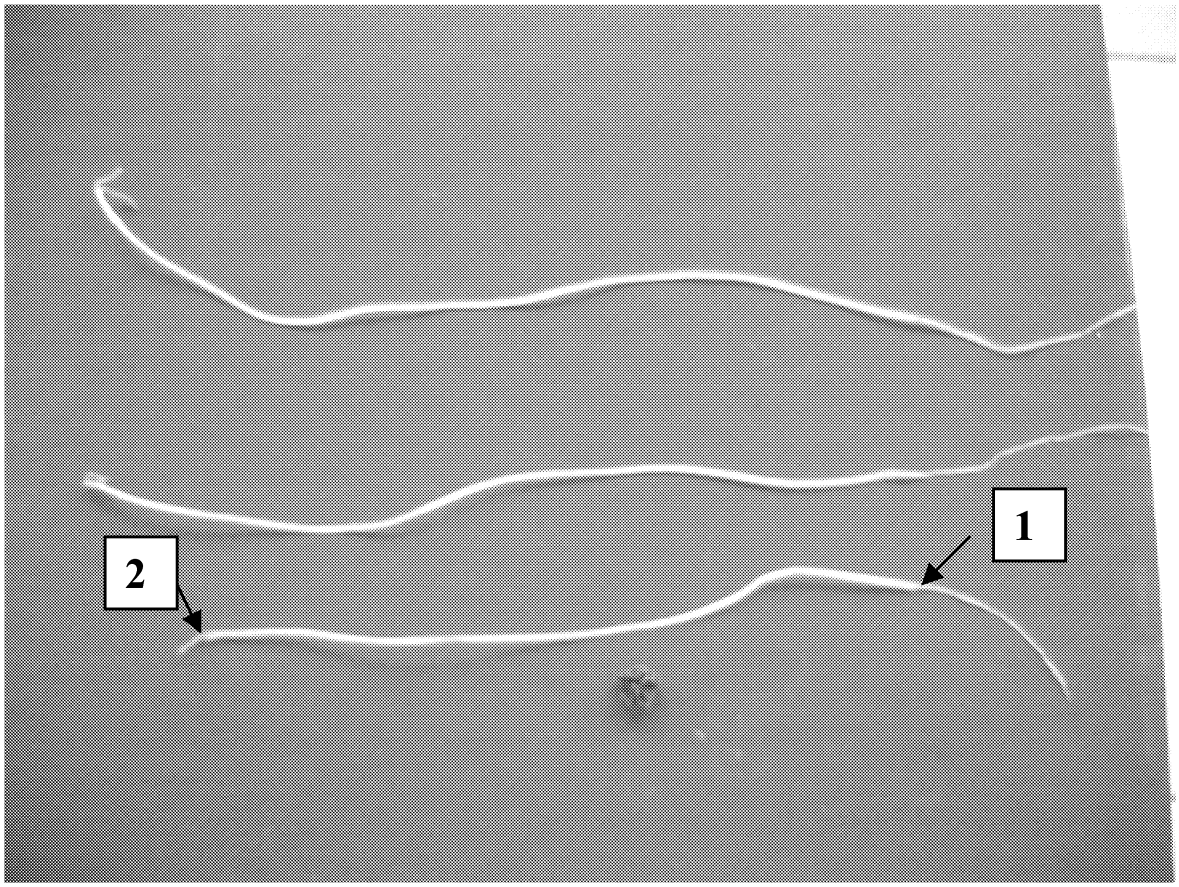


Figure 16 : Photo de trois plantules issues d'un même glomérule après le test de mesure de la longueur maximale de l'hypocotyle. Les hypocotyles sont mesurés du début de la plantule (marque 1) jusqu'à l'extrémité des cotylédons (marque 2).

la lumière ainsi que sur ceux à l'obscurité, mais rapidement, seule la dynamique à la lumière est poursuivie car très peu de germinations sont observées à l'obscurité. Après l'étape de germination, les glomérules sont disséqués un à un afin d'évaluer le nombre de logettes pleines et le nombre de logettes vides. La proportion de graines germées à un instant donné est calculée par rapport au nombre de logettes pleines dans l'échantillon.

$$\text{Proportion de graines germées} = \frac{\text{graines germées}}{\text{graines germées} + \text{logettes pleines non-germées}} \quad (30)$$

c. Effet de la profondeur sur la germination des semences.

Seules les proportions finales de graines germées sont mesurées ici. Après 10 jours à 20°C, les couches successives de terre sont séparées pour retrouver toutes les graines. Pour cela, la terre est dégagée et les graines germées sont comptées puis enlevées une par une au fur et à mesure des 4 lignes de semis. La terre retirée est conservée, ce qui permet de retrouver les éventuelles graines perdues et de faire une mesure d'humidité de contrôle. Les graines germées et les non germées sont comptabilisées.

d. Croissance pré-levée.

Après 11 jours en incubateur à 20°C, les plantules sont séparées du sable et les hypocotyles sont mesurées, de la graine à l'extrémité des cotylédons (Figure 16).

3. Analyses statistiques

a. Survie des graines dans le sol

Les données concernant la survie des graines dans le sol sont obtenues à partir des résultats des deux expérimentations « graines vieilles » et « graines fraîches ». Le nombre de graines dans un échantillon a été comparé au nombre moyen de graines mesuré avant enfouissement sur trois sous-échantillons de la même population.

Pour l'expérimentation graines vieilles, l'effet du temps d'enfouissement et de la population sur la proportion de graines survivantes est testé selon le modèle linéaire :

$$\frac{\text{Nbgraines}}{\text{Nbgraines initial}} = 1 + \alpha_{\text{population}} \cdot \text{temps d'enfouissement} + \text{erreur} \quad (31)$$

Le temps d'enfouissement en jours est une variable quantitative et la pente de la régression $\alpha_{population}$ dépend de la population de semences.

Pour l'expérimentation graines fraîches :

$$\frac{\text{Nbgraines}}{\text{Nbgraines initial}} = 1 + \alpha \cdot \text{temps d'enfouissement} + \text{erreur} \qquad (32)$$

α est calculé pour la seule population testée.

b. Dynamique de germination en conditions optimales.

Chaque mois, deux niveaux de résultats sont obtenus :

- la proportion finale de graines germées dans l'échantillon par rapport au nombre total de graines pleines déterminé par dissection des glomérules à la fin du test (équation 30)
- la dynamique de germination exprimée par la proportion de graines germées au cours du temps. Elle est étudiée en ajustant une équation non-linéaire (Gompertz) aux observations. Cette équation a déjà été utilisée pour les betteraves cultivées par Dürr *et al.,* 2001:

$$\text{TGermées} = \exp^{-\frac{B}{C} \cdot \exp^{-C \cdot \text{sdj}}} \qquad (33)$$

TGermées est le taux de graines germées, c'est à dire le nombre de plantules observées à un instant divisé par le nombre total de germinations observé à la fin de l'expérience. B et C sont deux paramètres. sdj est le temps thermique écoulé depuis la mise à germer en somme de degrés jours en condition hydrique optimale (potentiel hydrique proche de 0 mPa).

La proportion finale de graines germées Max, ainsi que les deux paramètres B et C sont ensuite étudiés en fonction de l'âge des graines/durée d'enfouissement ou de la saison. Des modèles non-linéaires composés d'une succession de fragments de droite ou de courbes d'équations non linéaires sont utilisés à cette fin.

Pour les semences fraîches et conservées 12 mois au laboratoire, les paramètres de germination sont aussi mesurés et sont comparés avec un modèle linéaire aux semences testées initialement:

$$\text{Paramètre} = \text{constante} + \text{effet temps de stockage} + \text{erreur} \qquad (34)$$

c. Germination à l'obscurité.

Avant l'enfouissement des semences et après 12 mois de conservation des semences au laboratoire, la dynamique de germination à l'obscurité est mesurée. Des modèles non-linéaires tels que celui de l'équation 33 sont ajustés et les paramètres associés estimés. Aux dates de prélèvements de semences enterrées, seul le taux final de graines germées par rapport au nombre total de graines (suivant l'équation 30) est mesuré. Comme dans le cas des graines germant à la lumière, l'évolution de ce taux est ensuite étudiée en fonction de l'âge des semences/durée d'enfouissement ou des saisons.

d. Effet de la profondeur sur la germination des semences

Plusieurs modèles sont testés, linéaires ou non, pour représenter l'effet de la profondeur sur le taux de germination des semences de betterave cultivée.

$$\frac{\text{nb graines germées}_{p}}{\text{nb graines germées}_{opt}} = f(p) + \text{erreur} \qquad (35)$$

nb graines germées$_p$ est le taux de germination des semences à la profondeur p, nb graines germées$_{opt}$ est le taux de germination des graines du même lot testées en conditions optimales.

e. Longueur maximale d'hypocotyle

La courbe cumulée des fréquences de longueur d'hypocotyle est représentée et ajustée avec une courbe d'équation de Weibull :

$$y = 1 - e^{-\ln 2 \left(\frac{l - l_0}{l_{50} - l_0} \right)^b} \qquad (36)$$

y est le nombre d'hypocotyles mesurés qui n'atteignent pas la longueur l divisé par le nombre total de mesures. Le paramètre l_0 est la plus petite longueur maximale d'hypocotyle, l_{50} est la longueur que 50% des hypocotyles mesurés peuvent dépasser et b est un paramètre décrivant l'allure de la courbe. Les trois paramètres sont évalués pour chaque âge de semences : après 0, 12 ou 24 mois d'enfouissement et sont ensuite comparés par modèle linéaire:

Paramètre = constante + effet de l'âge + effet type de stockage + erreur (37)

f. Paramètres significatifs

Dans tous les cas d'ajustement non linéaire, le modèle conservé est celui avec le meilleur R^2. Les paramètres sont alors testés par rapport à zéro : un paramètre est significativement différent de 0 quand 0 ne fait pas partie de l'intervalle de confiance au seuil 5. Si 0 est dans l'intervalle de confiance, alors un test t est effectué pour comparer la valeur à 0.

g. Logiciel

Dans tous les cas, pour les modèles linéaires, la procédure GLM de SAS (Statistical Analysis System, SAS institute Inc., Cary, NC, USA) est utilisée. Les différences sont considérées comme étant significatives si la probabilité de l'hypothèse nulle est inférieure à 5%. Les modèles non-linéaires sont ajustés à l'aide de la procédure NLIN de SAS.

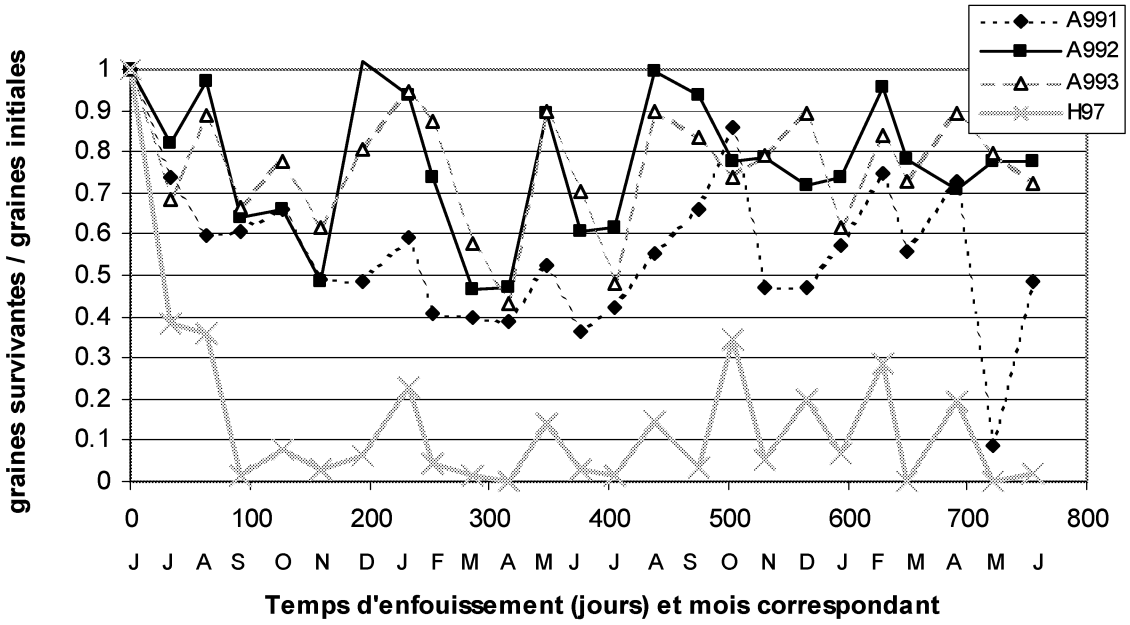


Figure 17 : Évolution du taux de survie des graines (nombre de logettes contenant une graine /nombre initial de graines) en fonction de la durée d'enfouissement à 30 cm pour les 4 populations de semences enfouies en mai 2001 après entre 2 et 4 ans de stockage au laboratoire.

B. Résultats

1. Survie des graines

Dans ce chapitre, la survie est le nombre de graines présentes dans l'échantillon déterré (= graines qui germent + graines pleines comptées par dissection) divisé par le nombre moyen de graines (graines qui germent + graines pleines trouvées par dissection) dans les échantillons initiaux de la même population.

a. « Graines Vieilles »

Tests initiaux

Dans le cas de l'expérimentation sur les «graines vieilles», les moyennes et les écarts-types pour les quatre populations donnés dans le Tableau 2 ci-dessous montrent la grande variabilité du nombre de graines pour 100 glomérules entre les échantillons d'une même population, avec environ 10% d'écart-type au sein de chaque population. La population H97 est la seule à présenter un nombre de graines moins important que le nombre de glomérules (100 glomérules par lot pour toutes les populations excepté A 993 : 87 glomérules par lot), ce qui est dû au fait que certains glomérules n'ont que des logettes vides. A993 a la moyenne la plus élevée de graines par glomérule : 1.9 graines par glomérule en moyenne dans les échantillons testés avant enfouissement.

Tableau 2 : Moyennes et écart-types des nombres de graines dans les échantillons avant enfouissement pour les 4 populations de l'essai d'enfouissement des « graines vieilles » réalisé pour mesurer la survie des semences de betteraves adventices dans le sol.

Population	Moyenne des nombres de graines dans les lots initiaux	Ecart-type
A991	141.3	8.2
A992	143.3	11.4
A993	164.8	15.6
H97	65.8	9.7

Evolution au cours du temps

Les variations des nombres de graines au cours du temps correspondent à une décroissance rapide pour toutes les populations au cours des trois premiers mois d'enfouissement (Figure 17), très marquée pour la population H97 qui a un taux de survie proche de 0. Ensuite, les fluctuations sont très importantes d'un échantillon à l'autre.

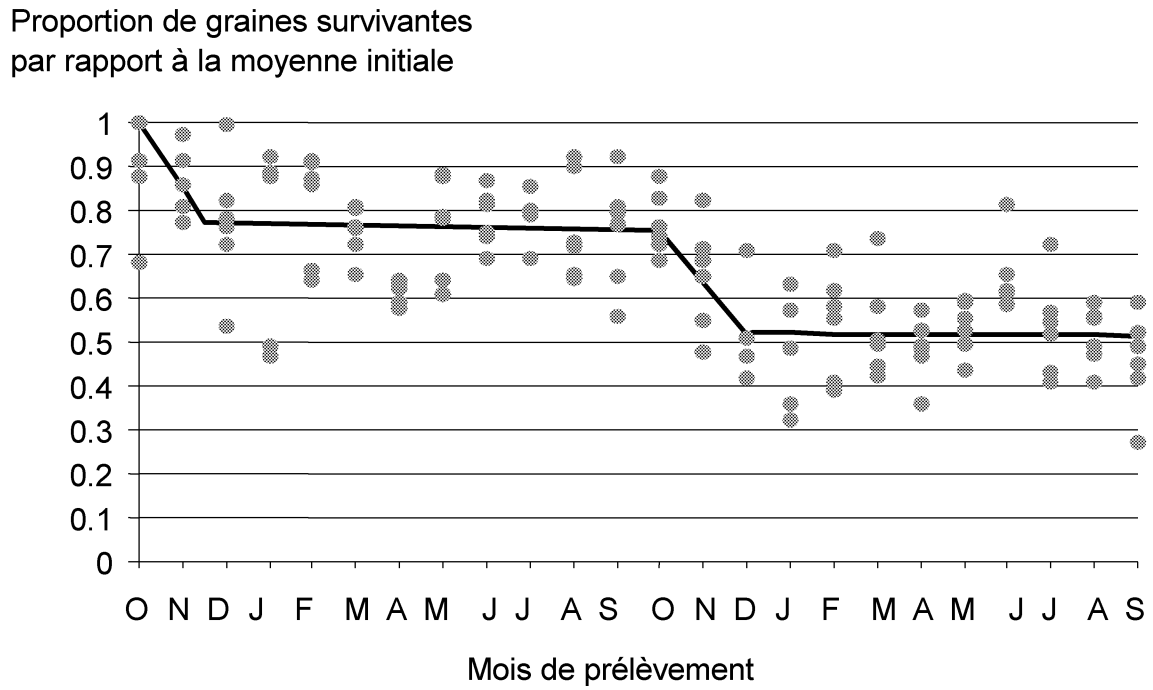


Figure 18 : Évolution de la proportion de graines (nombre de logettes pleines/nombre initial moyen de logettes pleines) au cours du temps après enfouissement à 30 cm le 27 septembre 2001. Chaque point correspond à un lot de 100 glomérules enfouis initialement. Les lignes représentent le modèle linéaire ajusté globalement avec 4 droites de régressions.

Tableau 3 : Equations et valeurs des paramètres permettant de décrire la décroissance au cours du temps (x en jours) du nombre moyen de graines dans les échantillons déterrés de l'expérimentation « graines fraîches ». 55, 370 et 420 sont les limites (respectivement X1, X2 et X1+365) des périodes pour lesquelles chaque modèle linéaire a été ajusté. Les écarts-types des paramètres estimés pendant l'ajustement non linéaire global sont donnés, contrairement à ceux du paramètre calculé après l'ajustement. Les résultats du test des paramètres par rapport à zéro est donné en dernière ligne (différence significative au seuil 5%).

Durée d'enfouissement x :	0 → 55 j	55→ 370 j		370→ 420 j	420→
jour de l'année (jour julien)	275 →325	325→275		275→ 325	325→275
équation ajustée pour cette période	A·x+1	B·x + C		A·x+D	B · x + E
paramètres	A	B	C	D	E
moyennes	-0.00447	-0.00002	0.7552	2.4036	0.5346
écart-types	0.00095	0.000115	0.0282	-	0.0670
différent de 0 (seuil 5%)	oui	ns	oui	-	oui

L'analyse avec le modèle linéaire (31) révèle un effet de la population très significatif au seuil 5% (F=80, ddl=3, P<0.0001) mais pas d'effet linéaire significatif quelle que soit la population. Les moyennes (et les écarts-types) des nombres de semences après 1 mois d'enfouissement sont 54 (16)% des semences initiales de la population A991, 76 (16)% des semences de A992, 75 (14)% des semences pour A993 et 11 (12)% des semences de H97.

b. Expérimentation graines « fraîches »

Dans l'expérimentation «graines fraîches» menée sur les semences fraîches enfouies en octobre 2001 (Figure 18), on observe aussi une forte décroissance entre 0 et 3 mois (octobre à début janvier 2002) puis entre 12 et 15 mois d'enfouissement (octobre à début janvier 2003). Pendant les autres périodes, la décroissance du nombre de logettes pleines est très faible, etrelativement régulière. La dynamique a été ajustée globalement avec 4 modèles linéaires de sorte que les pentes soient équivalentes pour les deux années deux à deux :

$x < X_1 \quad \rightarrow y = A \cdot x + 1$
$X_1 \leq x < X_2 \quad \rightarrow y = B \cdot x + C$
$X_2 \leq x < X_1 + 365 \quad \rightarrow y = A \cdot (x - 365) + D$
$X_1 + 365 \leq x \quad \rightarrow y = B \cdot (x - 365) + E$

x est le nombre de jours depuis l'enfouissement. X_1 et X_2 sont les bornes des différentes périodes. Elles sont définies de façon à ce que le modèle soit cyclique de période 365 jours. Le modèle est continu ce qui entraîne des contraintes sur les paramètres, par exemple pour assurer la continuité au point X_1+365, on a :

$$D = B \cdot X_1 - A \cdot X_1 + E$$

Le meilleur ajustement a été obtenu avec les paramètres donnés dans le Tableau 3 (R^2=0.97, F=1255, ddl=4, P<0.0001). Pendant les deux périodes représentant les mois de l'automne entre octobre et décembre (entre X_2 et X_1+365 par exemple), la chute du nombre de graines de l'ordre de 0.0045 par jour. Pour le reste de l'année, la décroissance est presque nulle, avec un ajustement linéaire de pente proche de zéro. On a donc une diminution globale de 23 % du stock par mortalité *in situ* chaque année ou une pente globale de 0.0006 par jour.

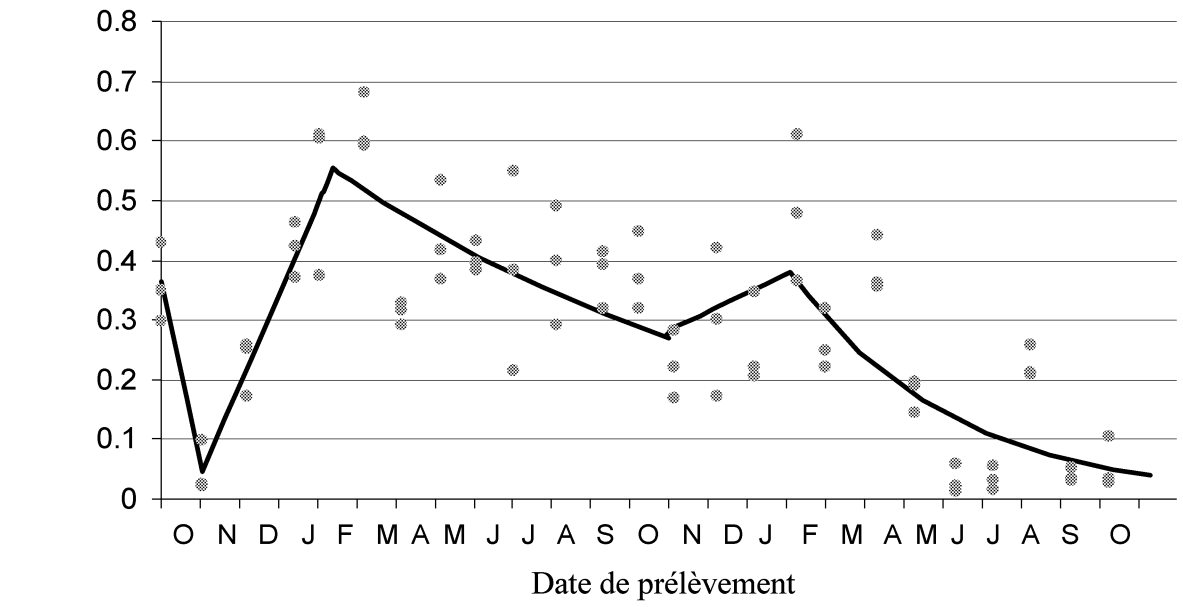


Figure 19 : Évolution du taux de graines pleines germées en fonction de la date de prélèvement de l'échantillon (la première valeur en octobre 2001 correspond aux graines fraîches non enfouies). La ligne noire représente le modèle ajusté (voir Tableau 6).

2. Évolution de la germination en conditions optimales

a. Taux maximal de germination

Les mesures réalisées au cours de la seconde expérimentation d'enfouissement permettent, en plus de la courbe de survie des graines, d'établir l'effet de la durée de l'enfouissement sur le taux final de germination (Figure 19). A l'origine on observe une germination de l'ordre de 36%, soit 64% de dormance primaire. Puis on observe une première phase, marquée par une décroissance brutale du taux de graines qui germent, dès le premier prélèvement où ce taux est proche de zéro donc une dormance secondaire s'est installée pour toutes les semences qui n'étaient pas en dormance primaire. L'évolution du taux de germination pendant cette phase est modélisée par une équation linéaire en fonction du nombre de jours d'enfouissement.

Ensuite, un phénomène cyclique annuel semble s'installer, avec une augmentation du taux de germination pendant trois-quatre mois qui aboutit à un pic de germination pendant les mois de février-mars puis une diminution progressive qui se stabilise. Ces deux phases sont répétées chaque année mais avec des valeurs moins importantes pour les niveaux des pics de germination la deuxième année. Un même modèle a donc été ajusté chaque année mais avec des paramètres différents. Pour les phases d'accroissement, des droites ont été utilisées tandis que des exponentielles négatives ont été utilisées pour décrire les phases de diminution :

si $I \leq x \leq J$, → $y = A_1 \cdot (x-I) + B_1$
si $J \leq x \leq I+365$ → $y = C_1 + \exp(-D_1 \cdot (x-J))$
si $I+365 \leq x \leq J + 365$ → $y = A_2 \cdot (x-I-365) + B_2$
si $J + 365 \leq x$ → $y = C_2 + \exp[-D_2 \cdot (x-J-365)]$

Les valeurs des paramètres sont liées pour assurer la continuité du modèle aux bornes des intervalles : les paramètres calculés sont

$B_2 = C_1 + \exp(-D_1 \cdot (I+365-J))$

$C_2 = A_2 \cdot (J-I) + B_2$

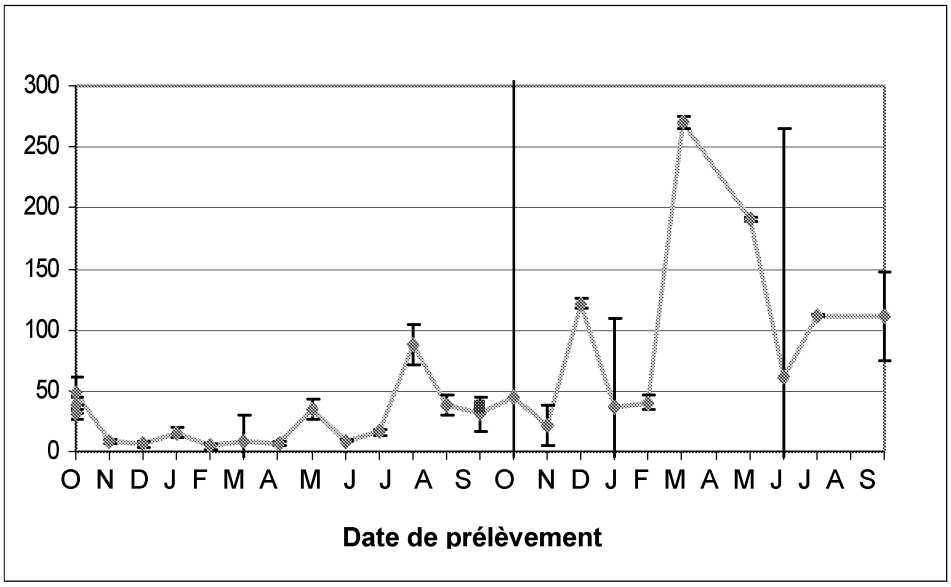


Figure 20 : évolution du paramètre B de la dynamique de germination en fonction de la date de prélèvement des échantillons qui ont été enfouis en octobre 2001. La valeur du témoin après 12 mois au laboratoire (losange noir) est proche de la valeur initiale.

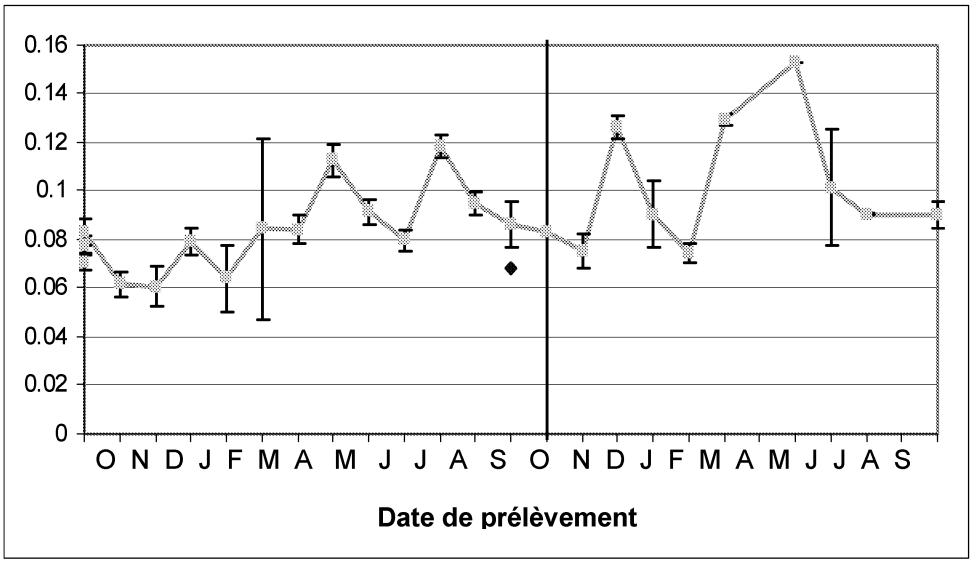


Figure 21 : évolution du paramètre C de la dynamique de germination en fonction de la date de prélèvement des échantillons qui ont été enfouis en octobre 2001. La valeur du témoin après 12 mois au laboratoire est représentée par le losange noir.

Les valeurs estimées par ajustement non-linéaire sont données dans le Tableau 4 ci-dessous, ainsi que les valeurs des bornes des intervalles I et J et les valeurs des paramètres calculées après ajustement. Le R^2 (0.92) de l'ajustement global montre une bonne cohérence du modèle avec les mesures ($F=101.81$, ddl=8, $P<0.0001$).

Tableau 4 : Modèle non-linéaire utilisé pour quantifier le taux de germination à la lumière en fonction de la durée d'enfouissement des semences de betteraves immédiatement après maturation ($r^2 = 0.92$). 32, 137, 397 et 502 sont les sont les bornes délimitant les différentes phases(respectivement I, J, I+365 et J+365). Les équations ajustées et les valeurs des paramètres dans chaque phase sont données ensuite, avec la moyenne et l'écart type pour les paramètres estimés. Les paramètres sont comparés à zéro à l'aide d'un test t au seuil 5%.

durée d'enfouissement x (jours)	0 → 32		32 → 137		137→ 397		397 → 502		502 →	
phase	décroissance initiale		augmentation		décroissance		augmentation		décroissance	
équation	$a \cdot x + b$		$A_1 \cdot (x-I) + B_1$		$C_1 \cdot \exp(-D_1 \cdot (x-J))$		$A_2 \cdot (x-I-365) + B_2$		$C_2 \cdot \exp[-D_2 \cdot (x-J-365)]$	
paramètre	a	b	A_1	B_1	C_1	D_1	A_2	B_2	C_2	D_2
moyenne	- 0.01	0.3645	0.0049	0.047	0.56	0.0027	0.001	0.28	0.38	0.008
écart-type	0.017	0.0414	0.0008	0.185	0.041	0.0007	0.0007	-	-	0.0018
différent de 0 (seuil 5%)	oui	oui	oui	oui	oui	oui	oui	-	-	oui

b. Paramètres de la dynamique de germination

L'équation de Gompertz (33) a pu être ajustée à la dynamique de germination de tous les lots de graines déterrés, excepté pour le 19ème et le 23ème prélèvement où les germinations ont toutes été observées en même temps. Dans tous les cas avec ajustements, les R^2 étaient très élevés (tous supérieurs à 0.99).

On suit alors l'évolution des paramètres B et C avec le temps d'enfouissement dans le sol (Figure 20 et Figure 21). On remarque une légère augmentation de chacun des paramètres au cours du temps mais le modèle linéaire ne montre pas d'effet significatif. Celle-ci est négligeable par rapport aux variations qui peuvent avoir lieu d'un mois à l'autre ($P=0.6$ pour B et $P=0.10$ pour C). Les valeurs moyennes et les écart-types pour ces paramètres sont B=56 (64) et C=0.09 (0.022).

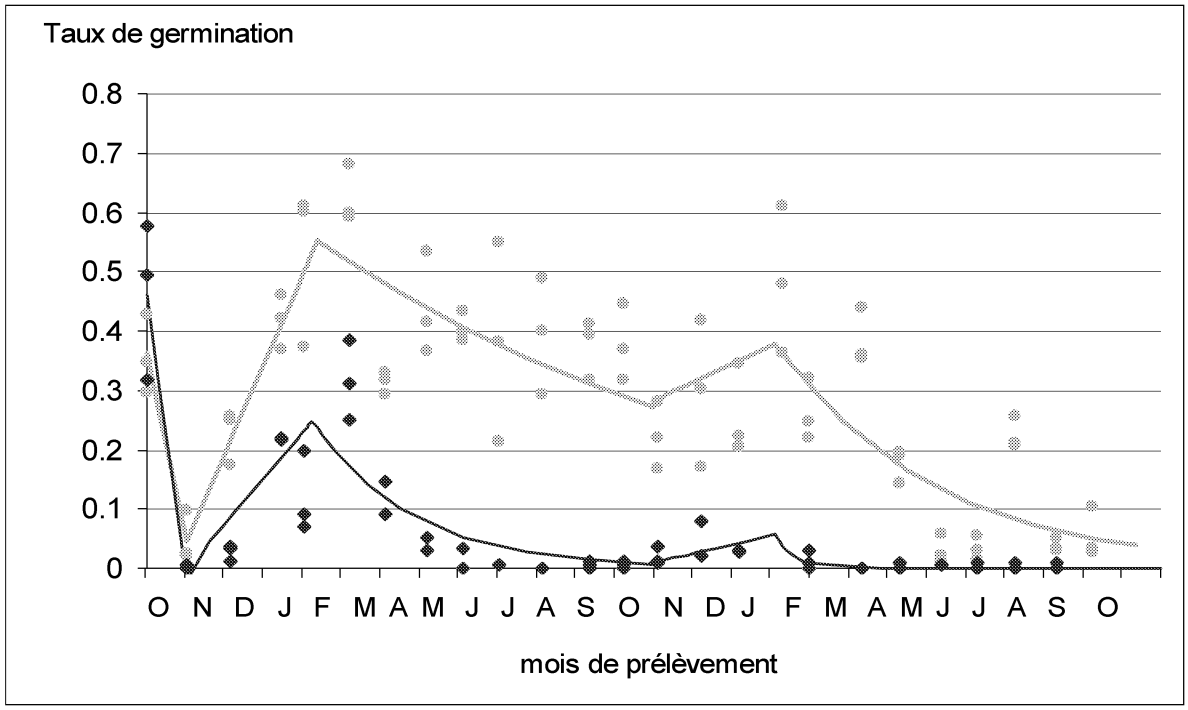


Figure 22 : Evolution de la capacité germinative avec et sans stimulation lumineuse en fonction de l'âge des semences dans le sol.

Tableau 5 : Modèle non-linéaire utilisé pour quantifier le taux de germination à l'obscurité en fonction de la date de sortie des semences de betteraves adventices enfouies immédiatement après maturation (r^2 = 0.85). Les écarts-types ne sont pas donnés quand les paramètres sont calculés en fonction des autres (voir texte). Les bornes des intervalles sont celles obtenues dans le modèle à la lumière. Les paramètres sont comparés à 0 avec un test t au seuil 5%.

durée enfouissement x (jours)	0 → 32 (=I)		32→ 137 (=J)		137→ 397		397 → 502		502 →	
phase	décroissance initiale		augmentation		décroissance		augmentation		décroissance	
équation	a·x + b		$A'_1 \cdot (x-I) + B'_1$		$C'_1 \cdot \exp(-D'_1 \cdot (x-J))$		$A'_2 \cdot (x-I-365) + B'_2$		$C'_2 \cdot \exp[-D'_2 \cdot (x-J-365)]$	
paramètre	a	b	A'_1	B'_1	C'_1	D'_1	A'_2	B'_2	C'_2	D'_2
moyenne	- 0.015	0.46	0.0025	0	0.25	0.013	0.0005	0.008	0.057	0.07
écart-type	0.0013	0.032	-	-	0.027	0.0027	0.00049	-	-	0.120
Différent de 0 (seuil 5%)	oui	oui	-	-	oui	oui	oui	-	-	oui

La comparaison des paramètres observés pour des graines stockées 12 mois au laboratoire avec ceux obtenus pour les graines testées avant enfouissement ne permet pas de détecter d'effet de l'âge ou de la lumière sur aucun des paramètres de la germination des semences du laboratoire (pour Max, P=0.98, pour B P=0.52, pour C P=0.71). Les moyennes (et les écarts-types) pour ces paramètres sont : Max = 32 (8.0) %, B = 4.9 (4.04) et C = 0.08 (0.016).

3. Germination à l'obscurité

Le taux final de germination a aussi été mesuré en l'absence de lumière efficace et son évolution a été suivie en fonction de la date de prélèvement, et mise en comparaison avec l'évolution du taux à la lumière (Figure 22). Dès le premier mois d'enfouissement, on observe comme à la lumière une forte chute du taux de germination. La comparaison des taux initiaux de germination et des taux après un mois d'enfouissement ne montre pas de différence significative pour les test avec ou sans stimulation lumineuse. Sans stimulation lumineuse, on observe donc en premier lieu la même décroissance du taux de germination (y) le premier mois (jusqu'au jour 32), que nous avons également modélisée par une régression linéaire en fonction du nombre de jours d'enfouissement (x) (Tableau 5). L'analyse par GLM pour connaître l'effet de la lumière sur cette période de décroissance initiale ne révèle pas de différence significative ente lumière et obscurité. On a donc un modèle linéaire global pour cette période avec :

$$Max = a \cdot jour + b$$

'jour' est le nombre de jours après enfouissement, et A et B les paramètres de la régression linéaire commune : a=0,0115 (0,00146) et b=0,39 (0,029) (R^2=0.83, F=61.8, ddl=1, P<0.0001). Ces deux paramètres sont significativement différents de 0 au seuil 5%

Après cette phase de décroissance, le modèle ajusté est le même que celui déjà utilisé à la lumière avec d'abord une augmentation linéaire entre le 32ème et le 137ème jour puis une décroissance en exponentielle négative à partir du 137ème jour. L'évolution du taux de germination est de nouveau cyclique donc l'ajustement global est une répétition de ces deux phases avec des paramètres différents chaque année (F=67.86, ddl=5, P<0.0001, R^2 = 0.85). Le phénomène est de plus en plus atténué et le taux final de germination est très faible (pratiquement nul) (Figure 22, Tableau 5).

si $I \leq x \leq J$, → $y = A'_1 \cdot (x-I) + B'_1$

si $J \leq x \leq I+365$ → $y = C'_1 + \exp(-D'_1 \cdot (x-J))$

si $I+365 \leq x \leq J+365$ → $y = A'_2 \cdot (x-I-365) + B'_2$

si $J+365 \leq x$ → $y = C'_2 + \exp[-D'_2 \cdot (x-J-365)]$

Avec : $B'_2 = C'_1 + \exp(-D'_1 \cdot (I+365-J))$ et: $A'_1 = C'_1/(J+I)$

$C'_2 = A'_2 \cdot (J-I) + B'_2$ $B'_1 = a \cdot I + b$

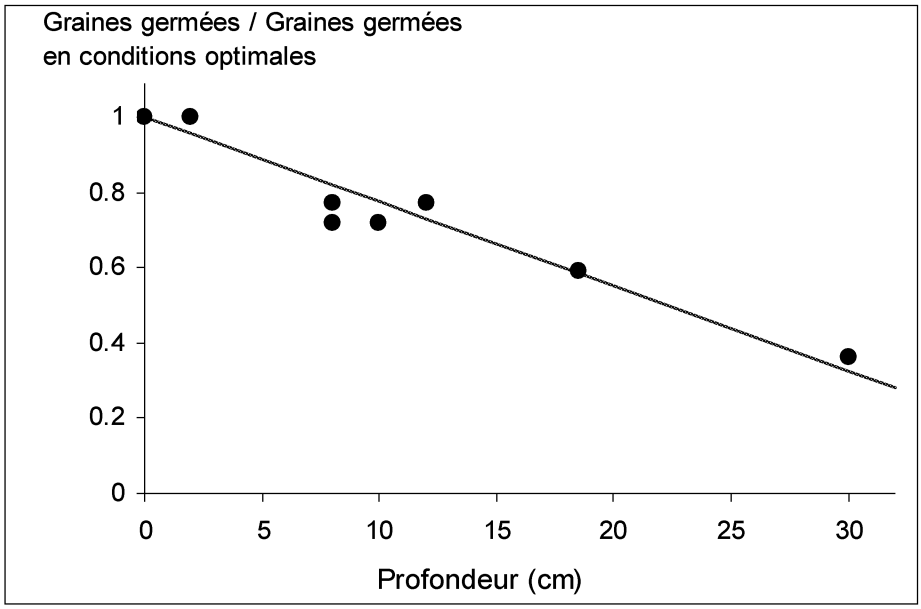


Figure 23 : Evolution du taux de germination avec la profondeur (en cm). Le taux est rapporté au taux maximal de germination de la variété : 0.98 sur papier plissé. Les points correspondent aux mesures réalisées, la droite est l'ajustement linéaire.

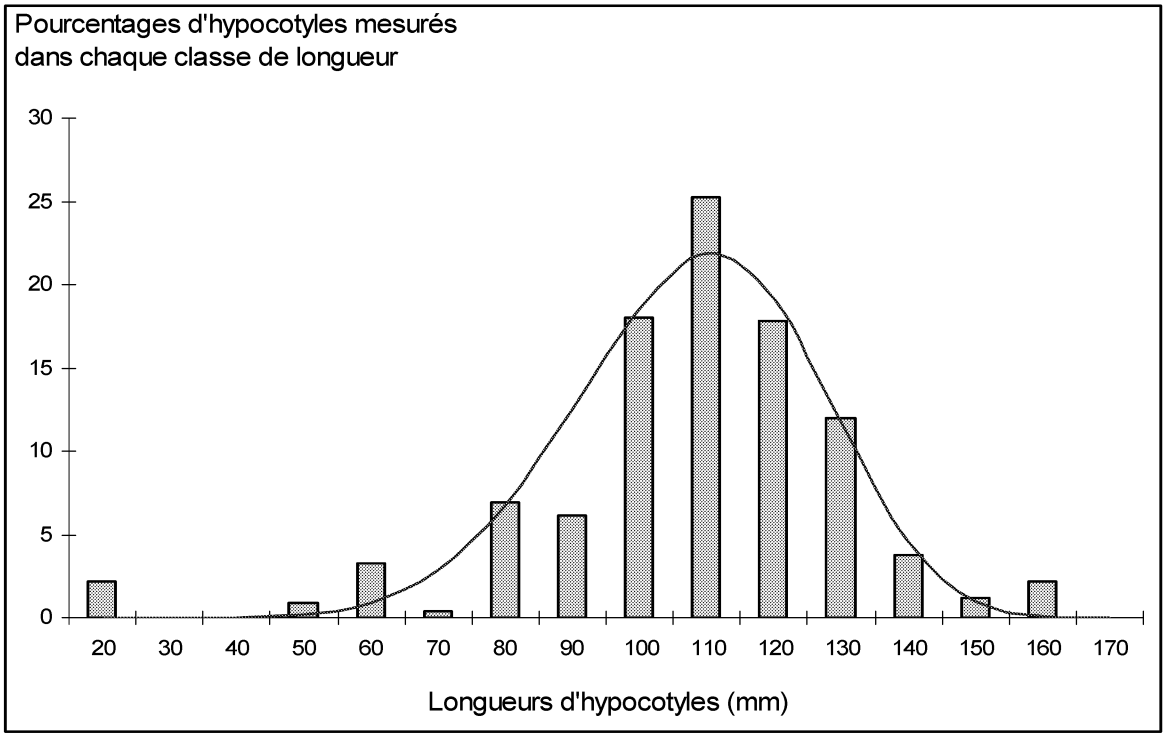


Figure 24 : Répartition des fréquences de longueur maximale d'hypocotyle. L'histogramme donne le pourcentage moyen dans chaque classe tous tests confondus, la courbe correspond à l'estimation en utilisant l'ajustement de Weibull avec les paramètres moyens.

4. Effet de la profondeur

Le taux de germination mesuré en conditions optimales (boîte de germination et filtre plissé) est de 98% pour cette variété de betteraves sucrières. Le taux de germination obtenu sur le même lot décroît avec l'augmentation de la profondeur de façon linéaire : $R^2= 0.91$ ($F=67.45$, ddl=1, $P<0.0001$). On a donc une expression du taux maximal de germées (Figure 23) :

$Max'= Max\ (1– TNG_p)$

où TNG_p est le taux de non-germées à la profondeur p : $TNG_p = 0.0204 \cdot p$

5. Croissance pré-levée

La répartition des longueurs maximales d'hypocotyle des plantules issues de lots enfouis 12, 24 mois ou des lots du laboratoire au temps initial, après 13 mois ou après 24 mois varie peu (Figure 24). L'ajustement non linéaire avec l'équation de Weibull est satisfaisant pour chaque âge des semences et chaque lieu de stockage ($R^2>0.98$, $P<0.0001$ dans chaque cas).

Les paramètres ne sont pas significativement différents au seuil 5 % en fonction de l'âge des semences dans le sol ou du lieu de stockage. La moyenne pour chaque paramètre est alors calculée : l_0 = 30 (33)mm, l_{50} = 104(701) mm, b = 4,7 (2,26).

C. Discussion.

1. Survie des graines

Dans la première expérimentation (« graines vieilles ») la fluctuation entre les échantillons est très importantes et est sans doute liée à la variabilité du nombre de graines présentes au départ. En effet, le nombre de graines initiales n'est pas connu pour chaque échantillon individuel, mais n'a été mesuré que sur un sous-échantillon puisque la mesure est destructive. Dans la seconde expérimentation (« graines fraîches »), l'utilisation de six répétitions a permis de réduire la variabilité liée au nombre de graines pleines initiales. Cette expérimentation donne donc des résultats plus fiables.

En observant les quatre populations testées dans l'expérimentation « graines vieilles », il apparaît que la population H97 est très différente des trois autres : la décroissance du nombre de graines pleines est très forte et atteint rapidement un taux quasiment nul. Or, cette population se distingue par deux points des trois autres : le premier est le fait qu'elle est plus ancienne, puisque récoltée en 1997, le second est qu'elle est issue de croisements entre plantes cultivées. Ces deux éléments peuvent avoir leur importance. En particulier, ils peuvent expliquer la décroissance initiale rapide qui peut être le signe d'une très forte germination initiale car on peut supposer que ses graines n'ont jamais été dormantes parce que trop proches de semences cultivées.

Dans l'expérimentation « graines fraîches », l'évolution du nombre de semences subit des diminutions cycliques, en fonction des saisons de l'année. En automne, les décroissances sont très fortes, tandis que pendant les autres saisons, peu de graines disparaissent. Les conditions climatiques peuvent être la cause des ces décroissances automnales avec des alternances de périodes sèches et humides alors que les températures sont déjà fraîches.

Longden (1995) a observé des diminutions des taux de levées pendant 6 ans d'environ 30 % chaque année pour des graines enfouies dans des sacs de nylon à 30 cm. Cette valeur est proche des résultats dans les deux expérimentations. Même si elle ne tenait pas compte des variations mensuelles, elle confirme la stabilité et la régularité du taux de mortalité après plusieurs années.

2. Dynamique et taux de germination en fonction de l'âge des graines

La faible valeur initiale du taux de germination (Max) reflète probablement une dormance primaire, ou post-maturation, qui empêche une partie des graines de germer dès la première pluie. Ce phénomène est fréquent chez les espèces adventices pour lesquelles il joue un rôle écologique important en évitant aux semences de germer dans des conditions climatiques où les plantules ne pourraient pas se développer (Chadoeuf-Hannel, 1985).

La diminution du taux de germination dès le premier prélèvement indique l'installation dès l'enfouissement d'une dormance secondaire des semences. Ce phénomène est également très courant chez les adventices (Vleeshouwers, 1997), de même que le caractère cyclique de la levée de dormance (Vleeshouwers, 1997 ; Lonchamp *et al.*, 1984 ; Longchamp *et al.*, 1988). Le pic de germination au mois de mars apparaît comme une bonne adaptation de l'espèce qui est printanière. La stabilité des autres paramètres avec le temps révèle sans doute un caractère dépendant plus des paramètres intrinsèques à la graine que des conditions extérieures. Ces paramètres pourraient cependant varier si les conditions dans lesquelles la graine a été produite changent. Des questions se posent encore concernant la dormance des semences enfouies. Les mesures portant sur deux années, il n'est pas possible de déterminer si chaque année un phénomène cyclique est engendré avec une diminution du pic de germination au printemps ou si celui-ci sera identique la troisième année et les années suivantes à sa valeur l'année 2.

La période de diminution forte du taux de survie (novembre-décembre) n'est pas superposée à la période de germination mais la précède. On ne peut donc pas penser que la mortalité importante des graines en fin d'année soit due à une germination des semences enfouies, mais bien à des conditions climatiques difficiles qui constituent une agression pour les semences.

3. Effet de conditions extérieures variables

a. Effet de la lumière

Après huit mois d'enfouissement, la germination à l'obscurité est donc pratiquement réduite à zéro, c'est-à-dire que les graines qui ne sont pas remontées suffisamment à la surface (moins de 1 cm de profondeur sinon la graine ne reçoit pas de lumière : Benvenuti, 1995) ne subissent pas les stimulations de germination par les alternances des périodes sèches et de périodes humides, ni par les travaux du sol.

Après six mois d'enfouissement (à partir de mai, 7ème mois de prélèvement), le taux de germination est stabilisé à un taux proche du taux initial si les graines sont exposées à la lumière, et au taux proche de 0 pour les graines germant à l'obscurité. Ce taux à l'obscurité semble installé alors que les graines testées à la lumière continuent à germer à un taux proche de 40 %. Une sensibilité à la lumière s'installe donc au fur et à mesure de l'enfouissement des glomérules de betteraves adventices. Les semences de betterave mauvaises herbes sont donc sensibles à la lumière, alors que l'espèce était jusqu'alors réputée comme une espèce sans exigences marquées vis-à-vis de la lumière (Renard, 1977). Des phénomènes similaires d'installation de la sensibilité à la lumière après l'enfouissement ont été observés chez d'autres espèces (Mayer & Poljakoff-Mayber, 1975 ; Chadoeuf-Hannel, 1985). Trois classes de graines ont donc des comportements différents : les graines non enfouies ont toujours un taux de germination proche de 32%, les graines enfouies qui ont été illuminées pendant une période humide ont un taux de germination qui varie en fonction des époques de 5 à 55%, et les graines enfouies qui n'ont pas été stimulées par la lumière pendant une période humide et dont le taux de germination varie entre 0 et 25%.

b. Effet de la profondeur

Dans les conditions de l'expérience, la profondeur est dissociée des autres facteurs qui peuvent modifier le taux de germination comme l'humidité ou la température. L'essai ayant été réalisé sur des graines de betteraves sucrières cultivées, on ne peut pas non plus relier cet effet à une dormance primaire puisque la variété germe à 98 % dans les conditions normales. Il s'agit donc vraisemblablement là d'une adaptation supplémentaire qui empêche les graines de germer dans des conditions peu propices à leur levée. La diminution de la germination avec la profondeur d'enfouissement des semences a déjà été observée par le passé dans des études sur la levée d'espèces d'adventices (Mayer & Poljakoff-Mauber, 1975 ; Benvenuti & Macchia, 1995 ; Yenish *et al.*, 1996). Forcella *et al.* (2000) ont constaté pour le chénopode (*Chenopodium album*) ainsi que pour d'autres espèces à grandes graines, une diminution du taux de germination lorsque la profondeur des semences dépasse 5-6 cm. D'autre part, ils ont aussi observé une diminution du taux de germination pour les semences en surface. Elle serait liée au moindre contact entre les graines et la terre, ce qui réduit l'imbibition des graines

nécessaire à la germination. Les mesures dans l'expérimentation présentée ne permettent pas de dire si la betterave se comporte comme le chénopode pour les premières profondeurs.

4. Longueur maximale d'hypocotyle

La longueur maximale de l'hypocotyle apparaît comme un paramètre très stable avec l'âge des semences. Cette stabilité peut être représentative d'une détermination génétique de ce paramètre, mais pourrait aussi dépendre des conditions dans lesquelles la graine a été produite. Les résultats obtenus dans cette expérimentation correspondent à des longueurs moyennes de 80 à 100 mm, et allant jusqu'à 160 mm dans le cas le plus extrême. Ces longueurs sont plus importantes que celles mesurées sur les betteraves cultivées (Dürr *et al.*, 2001) dont la majorité est autour de 60 mm. La longueur de l'hypocotyle plus élevée des semences de mauvaises herbes pourrait être due à une adaptation de ces mauvaises herbes aux conditions de germination plus variées dans lesquelles elles peuvent se trouver, notamment l'enfouissement plus profond des semences. Pour les betteraves cultivées, en revanche, ce caractère est moins important pour la levée puisque la profondeur de semis n'excède pas les 50 mm.

5. Conclusion

L'effet sur le taux de germination des conditions dans lesquelles se trouve la graine a été mesuré mais nous n'avons pas pris en compte des caractéristiques intrinsèques qui peuvent aussi influencer la germination et la réussite de l'implantation telle que la taille des graines, ou leurs conditions de production. Ces dernières se sont avérées cruciales pour d'autres espèces tel que le vulpin (Colbach *et al.*, 2000b). Cependant, il est maintenant possible de caractériser toutes les étapes de la germination et de la levée des semences de betteraves adventices et les intégrer au module correspondant dans le modèle général.

III. Construction du module de germination / levée

Les données obtenues au cours des expérimentations décrites précédemment ont pour but de construire l'étape de germination et levée du modèle pour les betteraves adventices.

A. Stock semencier

1. Composition du stock semencier

Tout d'abord, on distingue les semences de betteraves cultivées des semences mauvaises herbes à cause de leurs caractéristiques de dormance, de germination et de croissance pré-levée distinctes. Ensuite, les semences mauvaises herbes doivent être séparées en deux classes de graines, distinguées dans les expérimentations précédentes parce qu'elles sont différentes pour les dynamiques et les taux de germination selon qu'elles ont été stimulées ou non par la lumière alors qu'elles étaient en conditions humides. On considère que la stimulation des graines en surface ou lors du travail du sol d'un horizon humide, par exemple, est définitive et ne se perd pas si les graines sont enfouies dans un horizon sans lumière. Il est aussi nécessaire de connaître la date de production des graines car le taux de germination des graines varie fortement en fonction de l'âge (moins d'un an ou plus d'un an) et de la saison. Il apparaît donc nécessaire de scinder les classes de semences mauvaises herbes en fonction de la date de production. On obtient finalement 5 classes de semences *tg* pour la variable $Stock_{p\ h\ tg}$ de chaque parcelle *p* et chaque horizon *h* (voir partie chapitre 2, II-A):

- graines cultivées,
- graines adventices de moins d'un an stimulées par la lumière
- graines adventices de moins d'un an pas encore éclairées
- graines adventices de plus d'un an stimulées par la lumière
- graines adventices de plus d'un an pas encore stimulées

2. Effets des évènements climatiques et techniques

a. Stimulation des graines par la lumière

La stimulation lumineuse des graines n'est efficace que si celles-ci sont imbibées au moment de l'impulsion lumineuse (Benvenuti 1995). Une graine est dite "imbibée" lorsqu'elle est localisée dans un horizon dont le potentiel hydrique est supérieur au potentiel hydrique de base pour la germination. La stimulation lumineuse agit sur un phytochrome qui est définitivement activé après un flash lorsque la graine est humidifiée (Mazliak, 1982 ; Vleeshouwers, 1997). Le passage de la classe des semences "non illuminées" aux semences "illuminées" a lieu pour les semences :

- semences de l'horizon de surface (entre 0 et 1 cm de profondeur) lorsque le potentiel de l'horizon de surface passe au dessus du potentiel seuil. Ces semences peuvent être présentes dans l'horizon de surface au moment d'une pluie ou tomber ou être semées sur un horizon déjà humide,
- semences qui se trouvent dans un horizon remué au cours d'un travail du sol et qui est humide (Benvenuti, 1995).

b. Déclenchement de germination

La germination est déclenchée lors d'un travail du sol ou lors d'une humification d'un horizon auparavant sec. Elle est aussi déclanchée lors d'un semis ou au moment de la maturité si la graine arrive dans un horizon humide.

c. Mouvements de semences

Le mouvement des semences d'un horizon à l'autre pendant un travail du sol est modélisé en appliquant au stock semencier une matrice dont les valeurs dépendent du type et de la profondeur du travail du sol (Chapitre2, II.C.1).

3. Mortalité *in situ* des semences

La diminution du stock par mortalité *in situ* est évaluée chaque jour j (chapitre 2, II.B) en fonction du précédent calcul de diminution du stock par mortalité in situ (jour j-1):

$$Stock'_{p\,h\,tg}(j) = Stock_{p\,h\,tg}(j) \cdot St_{tg}(j-1, j) \qquad (38)$$

$Stock_{p\,h\,tg}(j)$ est le stock le jour j avant calcul de la mortalité in situ. $St_{tg}(j-1, j)$ est le taux de survie (à la mortalité *in situ*) des semences depuis j-1, le jour précédent.

$St_{tg}(j-1, j) = a_j / a_{j-1}$

a_j est le taux de survie dans l'équation obtenue dans le II.B.1 (Tableau 3) :

$0<j\leq 275 \rightarrow a_j = - 0.00002\cdot(j + 95) +0.76$

$275<j\leq 325 \rightarrow a_j = - 0.0045\cdot(j +95) + 2.40$

$325 <j\leq 365 \rightarrow a_j = -0.00002\cdot (j+95) + 0.53$

Ce calcul vaut pour les graines cultivées et adventices, indépendamment de leur stimulation lumineuse.

Tableau 6 : Évolution du paramètre Max en fonction de l'âge des graines enfouies, de la stimulation ou non par la lumière (« lumière » ou « obscurité ») et de la saison représentée par le jour en numérotation Calendaire. Modèle basé sur les résultats du II.B.2et3.

Jour de l'année (j)		0 → 36		36→302		302→365	
Equation		C.exp(-D·(j+63))		A·(j-36) + B		C.exp(-D·(j-302))	
Paramètres		C	D	A	B	C	D
Graines de moins d'un an	« lumière »	0.56	0.0027	0.0049	0.047	0.56	0.0027
	« obscurité »	0.25	0.013	0.0025	0	0.25	0.013
Graines de plus d'un an	« lumière »	0.38	0.008	0.001	0.28	0.38	0.008
	« obscurité »	0.057	0.07	0.0005	0.008	0.057	0.07

B. Dynamique de germination

1. Temps hydro-thermique

A partir de la date de déclenchement de germination, le taux de graines germées du jour est calculé grâce à la dynamique de germination, qui dépend du temps hydro-thermique (somme de degrés jours humides) de l'horizon depuis le déclenchement de germination. Or, les dynamiques de germinations ont été ajustées avec des sommes de degrés jours dans une boîte de germination au potentiel hydrique optimal Ψ_O utilisé dans les expérimentations et les paramètres de germination estimés dans les mêmes conditions. Dans le modèle, les degrés jours humides effectifs dans chaque horizon sont donc transformés en degrés jours "équivalent" sdjeq :

$$sdjeq = (\theta_j - \theta_{base}) \times \frac{(\psi_j - \psi_{base})}{(\psi_O - \psi_{base})} \quad (39)$$

2. Proportion de graines germées

Chaque jour j, la proportion de graines GG ayant germé depuis la veille (jour j-1) dans l'horizon h de la parcelle p pour les graines de type tg est alors :

$$G_{j\,p\,h\,tg} = Max \cdot e^{-\frac{B}{C} \cdot e^{-C \cdot sdjeq_j}} - Max \cdot e^{-\frac{B}{C} \cdot e^{-C \cdot sdjeq_{j-1}}} \quad (40)$$

Pour les graines cultivées, les paramètres sont donnés dans le chapitre 2, I.B.2. Pour les graines adventices, d'après le paragraphe III.B, les paramètres B et C sont constants et valent respectivement 4.9 et 0.08. Le paramètre Max varie en fonction de la saison, de l'âge des semences et de leur exposition ou non à la lumière (Tableau 6) si les graines ont été enfouies, il est constant égal) 0.36 si les graines sont toujours à la surface.

À la date de départ de germination, on connaît donc les paramètres B et C de la dynamique de germination. Pour le paramètre A, il faut encore faire intervenir la diminution du taux de germination liée à la profondeur à laquelle se trouve la graine :

$Max' = Max \cdot (1\text{-}TNG_p)$

avec p la profondeur de la graine en cm (p = h + 0.5) exprimée à partir des résultats du II.B.4.

$TNG_p = 1\text{-}0.0225 \cdot (h + 0.5)$

Tableau 7 : Caractéristiques des trois structures types du sol retenues (Yamada, 2002)

	fin	intermédiaire	grossier
culture	blé	blé	blé
date de semis	16/10/97	19/11/98	17/11/92
travail du sol	L300HR100*	L300HR100*	L300HR100*
précédent cultural	pois	maïs	betterave
terre fine (%)	23	12	3
grosses mottes (%)	12	33	56

*L300HR100 : Labour à une profondeur de 300mm et Herse Rotative à une profondeur de 100mm.

C. Taux de plantules levées en fonction du temps : mortalité et croissance pré-levée

Des expérimentations virtuelles sont réalisées avec le modèle SIMPLE qui décrit l'élongation de l'hypocotyle formé par les graines de betteraves, entre les mottes de terre de la parcelle. Dans le cas des betteraves cultivées, le paramétrage déterminé par Dürr & Boiffin (1995) est utilisé. Pour la force exercée par la plantule sur les mottes (Dürr & Aubertot, 2000), les valeurs des paramètres des cultivées sont aussi utilisées pour les adventices. Les résultats simulés sont ensuite analysés et quantifiés afin d'obtenir les équations nécessaires pour décrire la mortalité et la croissance pré-levée dans GENESYS-BETTERAVE.

1. Présentation des simulations réalisées avec le modèle SIMPLE

a. objectif

Le modèle SIMPLE a été utilisé pour calculer les longueurs de trajet moyen à parcourir par les plantules en fonction de la profondeur de la graine et pour déterminer la proportion de plantules dont l'hypocotyle reste bloqué sous une motte et qui meurent sans lever.

b. Facteurs simulés

Structure du sol

Des caractérisations de sol ont été réalisées à l'INRA de Laon à partir de l'essai "système de culture" à Mons-en-Chaussée (Dürr *et al.,* 1999). La traduction de ces données en variables d'entrée pour SIMPLE a été réalisée au cours d'une étude sur la germination du vulpin (Yamada, 2002) pour trois structures de sol représentatives de la gamme de structures de sol possibles : grossier, fin et intermédiaire (Tableau 7). Elles sont différenciées par le pourcentage massique des petites mottes (diamètre inférieur à 2mm) et celui des grosses mottes (diamètre supérieur à 20 mm). Ces variables d'entrée ont permis de réaliser les maquettes de structure du sol qui vont jusqu'à 17 cm de profondeur, une profondeur supérieure à la longueur maximale de l'hypocotyle des betteraves adventices.

Profondeur des graines

Les profondeurs testées sont tous les 10 mm entre 5 et 145 mm, pour chaque structure du sol. Pour chaque combinaison structure·profondeur, 1000 simulations sont réalisées.

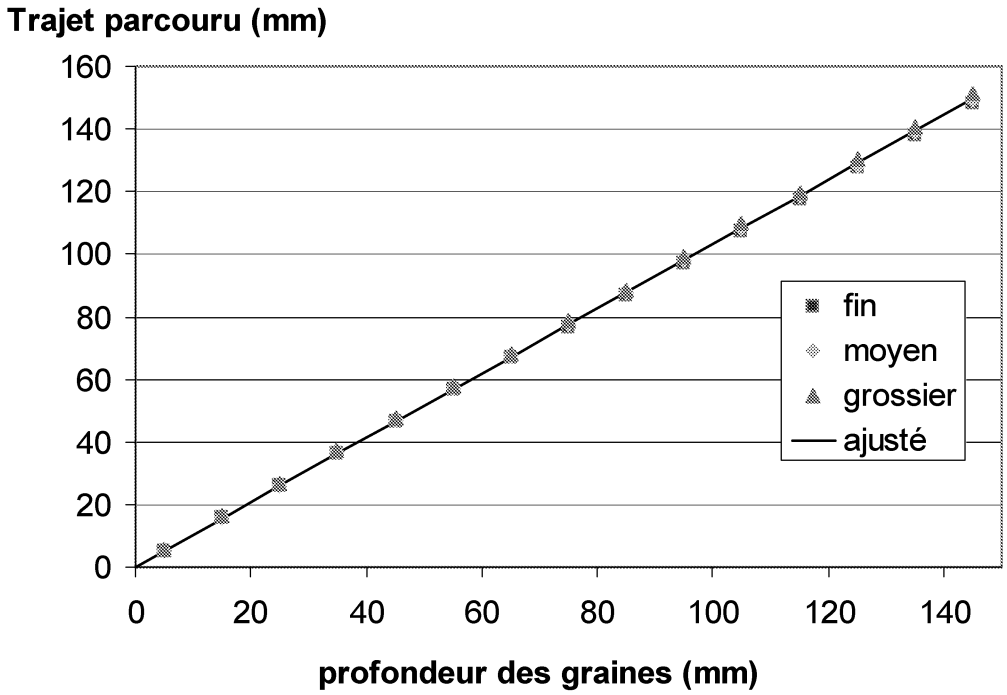


Figure 25 : trajet moyen parcouru par l'hypocotyle pour atteindre la surface en fonction de la profondeur à laquelle se trouve la semence dans les trois structures de sol caractéristiques. Symboles = observations simulées à l'aide de SIMPLE, droite = régression ajustée.

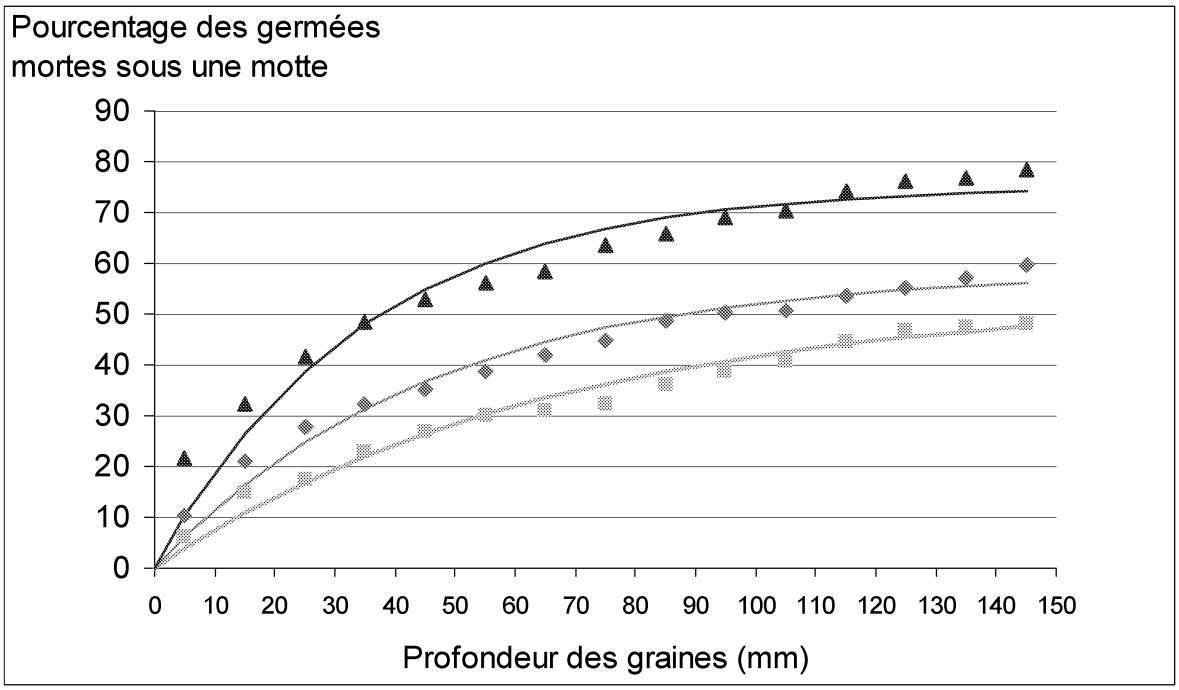


Figure 26: Evolution du taux de mortalité des plantules de betterave pendant leur croissance souterraine, en fonction de la profondeur à laquelle se trouvait initialement la graine, dans trois sol de structure différente. Symboles = observations simulées à l'aide de SIMPLE, lignes = régressions ajustées.

c. Mesures

Pour chaque profondeur, à l'issue de la simulation pour 1000 semences, la moyenne des trajets moyens à parcourir ainsi que le taux d'hypocotyles bloqués sous une motte de terre sont calculés. Ensuite, pour chaque structure du sol, des modèles linéaires ou non-linéaires sont ajustés à ces observations virtuelles afin de quantifier l'effet de la profondeur sur le trajet moyen à parcourir par l'hypocotyle ainsi que sur le taux de mortalité par blocage sous une motte des plantules pendant la phase pré-levée. Plusieurs modèles sont testés pour cela, en commençant par la régression linéaire, les polynômes du second et du troisième degré et les fonctions non-linéaires plus complexes si aucune des régressions n'est satisfaisante.

2. Longueur du trajet à parcourir par l'hypocotyle

La longueur moyenne du trajet à parcourir par l'hypocotyle depuis la graine jusqu'à la surface du sol entre les mottes augmente de façon quasi linéaire avec la profondeur des graines (Figure 25). Elle est légèrement plus élevée en cas de structure du sol grossière. Le modèle linéaire suivant a été testé :

longueur de trajet = α_{StS} · profondeur + effet structure du sol + interaction + erreur (41)

avec α_{StS} la pente de la droite de régression pour chaque structure de sol.

Seule la profondeur a un effet significatif dans ce modèle selon l'analyse par GLM ($F=2246$, ddl=1, $P<0.0001$, $R^2=0.98$) et on obtient donc un modèle unique :

$$LT(h) = \alpha_{StS} \cdot (h+0.5)\cdot 10 \qquad (42)$$

avec α_{StS} = 1.033 (0.0013), LT(h) est la longueur du trajet à parcourir, h est l'horizon en cm donc $(h+0.5)\cdot 10$ est la profondeur moyenne des graines de l'horizon.

3. Plantules bloquées sous une motte de terre

La proportion de plantules dont l'hypocotyle reste bloqué sous des mottes de terre, MSM(h) (voir chapitre 2, II.B.3), augmente fortement avec la profondeur des graines (Figure 26). La structure du sol est également très importante, principalement sur le niveau du plateau que semblent atteindre les courbes. Ainsi la mortalité est deux à trois fois plus importante en structure grossière comparée à la structure fine.

J'ai d'abord testé le modèle linéaire (41) en remplaçant longueur de trajet par mortalité sous mottes. L'analyse par GLM montre un effet significatif de tous les facteurs ($F=483.93$, ddl=1, $P<0.0001$ pour la profondeur et $F=194.7$, ddl=3, $P<0.0001$ pour la structure, $R^2=0.95$)

Tableau 8 : Paramètres de la régression non linéaire $y=A\cdot(1-e^{-B\cdot x})$ ajustée pour l'effet de la profondeur sur la mortalité sous motte dans trois structures de sol différentes. Les valeurs entre parenthèses sont les écart-types des paramètres. Tous les paramètres sont significativement différents de 0 au seuil 5%.

structure de sol	A_{StS}	B_{StS}	R^2
Fin	53.7(2.85)	0.015 (0.0016)	1.00
Intermédiaire	58.5 (1.99)	0.022 (0.0021)	1.00
Grossier	75.3 (2.50)	0.029 (0.0033)	1.00

L'effet de la profondeur a donc été modélisé séparément selon la structure de sol par un modèle en exponentielle négative :

$MSM(\text{profondeur}) = A_{StS} \cdot (1-e^{-B_{StS} \cdot \text{profondeur}})$

avec A_{StS} et B_{StS} les paramètres en fonction de la structure de sol qui représentent respectivement le plateau et la pente de la courbe.

Un bon ajustement (R^2 proches de 1) a été obtenu pour les trois structures de sol (voir Tableau 8). Tous les paramètres sont significativement différents de 0 au seuil 5%.

Les résultats des ces simulations seront utilisés de la même façon pour simuler la levée des adventices et celle des cultivées.

4. Taux de plantules qui atteignent la surface

Une fois qu'on a défini pour chaque jour le nombre de graines germées de chaque type de graines dans chaque horizon, $G_{j\ p\ h\ tg}$, le modèle calcule toutes les plantules qui pourront atteindre la surface : c'est l'ensemble des plantules dont l'hypocotyle n'est pas trop court pour parcourir le trajet entre les mottes et qui ne vont pas rester bloquées avant d'atteindre la surface. Elles sont notées $GE_{j\ p\ h\ tg}$, les germées efficaces du jour j dans l'horizon h du type tg.

$$GE_{j\,p\,h\,tg} = G_{j\,p\,h\,tg} \times \left(e^{-\ln 2 \cdot \left(\frac{\alpha_{StS} \cdot (h+0.5) \cdot 10 - l_0}{l_{50} - l_0} \right)^b} \right) \times (1 - MSM(h)) \qquad (43)$$

avec α_{StS} le coefficient qui relie la profondeur avec la longueur du trajet moyen dans la structure de sol StS, le deuxième facteur $(e^{-\ln 2 \cdots})$ représente le taux de plantules dont l'hypocotyle n'est pas trop court (III-D-1), le troisième représente le taux de plantules qui ne vont pas rester bloquée sous une motte (III-D-2).

5. Dynamique de levée

La formule décrivant la croissance de l'hypocotyle est de la forme suivante :

$$L(sdj) = Lmax \cdot \left(1 - \exp^{-(b \cdot sdj)^c} \right) \qquad (44)$$

Lmax est la longueur maximale de l'hypocotyle qui a été mesurée au cours des expérimentations (III.E), b et c sont des paramètres moyens mesurés sur les cultivées :

b = 0.017 °Cj , c = 3.1 (Dürr *et al.*, 2001).

Ces paramètres sont pris pour les adventices car ils sont stables entre les variétés de betteraves testées (Dürr & Boiffin, 1995) et ils n'entraînent pas de modification dans les nombres d'individus.

On calcule le temps nécessaire aux plantules de chaque horizon h pour atteindre la surface, c'est à dire pour que l'hypocotyle s'accroisse d'autant que le trajet à parcourir entre les mottes LT(h), ce temps TC_h est exprimé en degrés jours et découle de l'équation (44):

$$TC_h = \frac{1}{b}\left(-\ln\left(1-\frac{LT(h)}{Lmax}\right)\right)^{-c} \qquad (45)$$

Le nombre de plantules qui atteignent la surface est la somme des germées "efficaces" GGE des jours précédents qui ont juste eu le temps d'atteindre la surface, c'est à dire de faire croître leur hypocotyle de la longueur LT(h) pendant le temps écoulé depuis leur germination jusqu'au jour j :

$$L_{j,tg} = \sum_{h=0}^{h=30} GGE_{j-j(TC_h),p,h,tg} \qquad (46)$$

$j(TC_h)$ étant le jour depuis lequel il s'est écoulé TC_h degrés jours dans l'horizon h jusqu'au jour j ("aujourd'hui"). $L_{j,tg}$ est la population des plantules levées le jour j qui sont issues de graines de type tg.

Conclusion

Les expérimentations ont permis de construire et de paramétrer le module de germination / levée pour les betteraves adventices. Son grand avantage est d'avoir ouvert la boîte noire "stock semencier ⇨ plantules levées" en analysant et en quantifiant séparément les processus biologiques sous-jacents. Les résultats obtenus décrivent ainsi l'évolution de la mortalité *in situ*, de la capacité de germination et de croissance pré-levée des graines en fonction de leur âge et des saisons ainsi que des conditions environnementales. Le modèle de germination-levée existant, développé pour une espèce cultivée proche qu'est la betterave cultivée a été pris comme point de départ. Les processus existant aussi bien chez les adventices que chez les cultivées ont été étudiés et modélisés en se basant sur les principes de ce modèle. Cependant, les adventices se distinguent par plusieurs aspects des cultivées et des méthodologies expérimentales et modélisatrices supplémentaires étaient nécessaires pour intégrer ces aspects (mortalité *in situ*, sensibilité à la lumière…).

Avant de pouvoir utiliser ce module pour des simulations au champ, le cycle de vie des betteraves doit être bouclé pour que le modèle puisse fonctionner sur plusieurs années et prenne en compte l'ensemble des techniques culturales. Il est donc également indispensable de construire et paramétrer un module de croissance des plantes et de reproduction, en particulier pour les adventices et les traînantes, pour lesquelles les données sont assez rares.

CHAPITRE 4
CROISSANCE DES BETTERAVES ADVENTICES ET TRAINANTES DANS DES CONDITIONS AGRONOMIQUES VARIÉES

CROISSANCE DES BETTERAVES ADVENTICES ET TRAINANTES DANS DES CONDITIONS AGRONOMIQUES VARIÉES

Nous avons vu précédemment (chapitre 2) que si la croissance et la reproduction des betteraves cultivées ont été bien étudiées pour les besoins de la production de semences de betteraves sucrières, les connaissances sont en revanche très limitées en ce qui concerne le développement des betteraves adventices et elles sont quasiment inexistantes sur les betteraves traînantes. Toutefois, ces deux formes de betteraves sont précisément celles que l'on souhaite suivre dans le modèle afin d'évaluer si l'utilisation de betteraves sucrières transgéniques peut leur conférer une place nouvelle dans l'agrosystème. La modélisation des flux de gènes entre les betteraves cultivées et les adventices passe par la modélisation des étapes cruciales du développement et de la reproduction : la montaison, la floraison et la production de graines. Ce chapitre décrit les moyens expérimentaux que nous avons utilisés afin de pouvoir modéliser ces étapes clef pour les traînantes et les adventices ainsi que la description de l'effet de certaines pratiques agricoles.

Les traînantes ayant été très rarement étudiées, il est difficile de dire a priori si leur développement est plutôt proche ou différent de celui des adventices. Leurs histoires de vie, de toute façon, sont très différentes car les traînantes sont déjà en deuxième année de végétation, après un hiver passé sous forme végétative et possédant déjà des réserves en sucre au moment de la reprise de végétation au printemps suivant. Les adventices, en revanche, vont passer l'hiver soit sous forme de semences, soit sous forme de petite plantule pour celles qui ont levé à l'automne. Elles sont en première année de développement et sont fréquemment annuelles puisqu'elles descendent en majorité de montées annuelles accidentelles des cultures de betterave sucrière (voir chapitre 1). En outre, ces deux types de plantes ne poussent pas nécessairement dans les mêmes cultures de la rotation puisque les adventices sont fréquents dans les cultures de betteraves sucrières, dans lesquelles on ne trouve pas de traînantes dont la présence supposerait deux cultures successives de betterave.

Nous allons donc étudier ces deux types de betterave avec en premier lieu la croissance de betteraves adventices dans la majorité des cultures de la rotation puis la comparaison des croissances des adventices et des traînantes dans certaines de ces cultures, et enfin l'effet sur la croissance des adventices de certaines interventions agricoles. L'objectif de cette partie est de fournir les éléments pour construire et paramétrer le module de croissance et de reproduction des adventices et des traînantes.

I. Croissance et reproduction des betteraves adventices

La croissance et la reproduction des betteraves adventices ont été étudiées dans différentes conditions environnementales qui apparaissent au cours de la rotation betteravière. Les conditions testées sont des conditions de densité variable (de 1 à 120 adventices par m²) et des cultures différentes : des adventices ont été placées entre les rangés de semis de blé d'hiver, orge de printemps, pois de printemps, ray-grass, maïs, et betterave et leur développement a été suivi en comparaison avec des témoins placés en sol nu, en l'absence de compétition. Les données sur l'effet de la densité et de certaines cultures ont été obtenues à partir d'essais réalisés en 1999 (Delanoy, 1999). Les données sur les autres cultures proviennent d'un essai mis en place en 2002. Les mesures ont porté sur des étapes clé du cycle de développement : survie des plantes, montaison, floraison, production de pollen et production de graines.

La densité croissante entraîne une chute du taux de plantes montées ainsi qu'une diminution du nombre de fleurs et e graines produites. Dans les céréales, l'installation des plantes et leur reproduction ont été très fortement réduites par rapport au sol nu. Dans le pois, si la compétition a semblé moins sévère au stade de l'installation et de la montaison, les plantes n'ont pas eu le temps de produire des graines viables à cause de la récolte trop précoce. Dans les autres cultures, la compétition a seulement réduit la production de fleurs et de graines. Cette expérimentation permet de quantifier l'effet de la compétition moyenne exercée par des cultures type de la rotation sur chacune des étapes du cycle de développement des adventices.

Cette partie a fait l'objet d'un article soumis et accepté dans Weed Research, paru en février 2004.

ARTICLE PARU DANS WEED RESEARCH (2004) 44, 50-59.

Crop and density effects on weed beet growth and reproduction

M SESTER, M DELANOY, N COLBACH, H DARMENCY

Institut National de la Recherche Agronomique, U.M.R. Biologie et Gestion des Adventices, 17 rue Sully, BP 86510, 21065 Dijon Cedex, France.

Weed Research (2004) 44, 50-59.

Summary

Weed beet populations growing in each crop of the arable rotation could be a relay for the gene flow from adjacent transgenic herbicide-resistant sugarbeet. In this study, weed beet growth and reproduction were assessed under several conditions which could be found in the rotation: various weed beet densities (ranging from 1 to 120 plants m^{-2}) and various crops (winter wheat, spring barley, spring pea, sugarbeet, maize, ryegrass). Measurements were made both on life-cycle dynamics (bolting time, time to flowering onset, dynamics of flower opening) and on other quantitative data (survival rate, bolting rate and pollen, flower and seed production). Increasing weed beet density resulted in decreases in bolting rate and flower and seed production per plant. In cereals, weed beet establishment and reproduction were strongly reduced, compared to bare ground as a control situation. In pea, there was no effect on establishment, but the early harvest limited seed set. In the other crops, flower and seed production were reduced to a lesser extent. Parameters of the fitted equations on the bolting and flowering progress were modified by the weed beet density and by the crop. Our data may be used in a model predicting weed beet demographic evolution according to cropping system, and in assessing gene flow.

Keywords: Weed beet, gene flow, competition, weed beet density, rotation, sugarbeet, flowering, seed production, model, transgenic crop, risk assessment.

Introduction

Forms of *Beta vulgaris* L. were recognised as a weed in the 1950s (Longden, 1980) but they were not taken really seriously in many European countries and in the USA until the 1970s when much research was initiated (Hornsey & Arnold, 1979). In sugarbeet (*B. vulgaris* ssp. *vulgaris*) crops, weed beet leads to sugar yield decreases (approximately 10 % sugar yield loss per weed beet plant m^{-2} (Longden, 1989)), and to difficulties during harvest and sugar extraction. These problems result from the difference in the reproduction cycle between sugarbeet and weed beet. Sugarbeet plants accumulate sucrose reserves during the first year of their life cycle and produce seeds only during the second year. In contrast, during the first year weed beets bolt, i.e. grow a reproductive stem and produce flowers and viable seeds. The weed beet populations in Northern Europe originate from accidental cross pollinations between cultivated lines and ruderal pollen donors (*B. vulgaris* ssp. *maritima*) during beet seed production in South-Western France and Italy (Boudry *et al.*, 1993; Desplanque *et al.,* 1999). Management of weed beet infestations has varied greatly and resulted in a large range of weed beet densities.

The presence of weed beet has been reported in crops other than sugarbeet since 1974 in England (Gunn, 1979). Weed beet plants have never been considered as a troublesome weed in cereal crops because they are not very competitive and are easily controlled by herbicides (Gestat de Garambé, 2000). They have also been identified as a common weed in pea (*Pisum sativum* L.) and potatoes (*Solanum tuberosum* L.) (Gunn, 1982).

Recently, new questions have arisen with the advent of transgenic sugarbeet varieties and possible gene flow to weed beet. In this context, studies are needed to quantify gene flow in crop-weed complexes (Ellstrand & Hoffman, 1990; Darmency, 1994). In the case of a herbicide-resistance gene, it is likely that most weed beets will be destroyed in a transgenic sugarbeet field. This makes weed beet growing in other fields very important as the major source of uncontrolled pollen and seed production and the major recipient plant for transgene dispersal. However, few studies have been carried out to characterize weed beet population dynamics in crops of the rotation other than sugarbeet (Gunn & Dunkerton, 1981). Consequently, there is a need to know more about the growth and development of these plants under various conditions and densities. The present study analysed the effects that are due to the competition among weed beet plants themselves, and those that are due to the competition from the various crops of the rotation. The ultimate aim of the present study was to establish sub-models for inclusion in a future demographic and genotypic weed beet evolution model.

Table 2 Treatments, crop management and measurements carried out in the field trials in 1999 and 2002. When several populations, each was grown in each density or crop.

Trial	Treatments			Measurements							
	Weed beet populations	Weed beet density (plants m^{-2})	Crop	Plant survival rate	Rate of bolters	Bolting dynamics	Flowering onset	Flower production	Pollen grain per flower	Final number flowers	Number of of seeds
Density trial 1999	B, C, D, E	1	Bare ground	x	x	x	x	x		x	x
		10		x	x	x	x				x
		20		x	x	x	x				x
		30		x	x	x	x				x
		40		x	x	x	x				x
		60		x	x	x	x				x
		120		x	x	x	x	x		x	x
Crop trial 1999	A, B, C, D, E	~ 1	Bare ground	x	x	x	x				x
			Ryegrass	x	x	x	x	x		x	x
			Maize	x	x	x	x				x
Crop trial 2002	bulk population	~ 1	Bare ground	x	x	x	x	x	x	x	x
			Winter wheat	x	x	x	x	x	x	x	x
			Spring barley	x	x	x	x	x	x	x	x
			Spring pea	x	x	x	x	x	x	x	x
			Sugarbeet	x	x	x	x	x	x	x	x

Material and methods

Plant material

Weed beet is polygermic, i.e. the fruit is an aggregate, called "glomerule", that contains two to five seeds, with each seed contained in a cell originating from one flower. If a flower fails to develop into a seed, the cell is still present but empty.

Weed beet seeds used for the 1999 experiments were taken from seed lots harvested in 1998 (Vigouroux, 2000) in North-Eastern France (longitude 04°03' E, latitude 48°51' N, altitude 83 m) (Table 1). The major difference between these populations was the weed beet density in the field where they were harvested. In 1999, five populations were used separately (A, B, C, D, E). In the 2002 experiment, a bulk population was formed of an equal mixture of seeds produced by four populations (A, B, E and F) grown simultaneously in 2001 in a garden at Dijon, Burgundy, France (longitude 02°32' E, latitude 45°18' N, altitude 245 m).

Table 1 Main characteristics of the weed beet populations used for the 1999 trials and of the parent populations used to produce the populations of the 2002 trial

Population	Location of harvest	Weed beet density (plants ha^{-1})	Mean rate of annual bolters (%)	Mean flowering time (d from sowing)
A	St Quentin sur Coole	1000	92	98
B	Besannes	250 000	87	106
C	St Thierry	1 000 000	81	100
D	Vitry la ville	300 000	76	108
E	Vitry la ville	10 000	82	105
F	Beaumont sur Velle	500 000	82	105

Experiment design

The field experiments were carried out in Dijon, with two trials in 1999 and one in 2002. Details are given in Table 2.

The aim of the first trial, thereafter called the density trial, was to study the effect of weed beet density. Experimental factors were weed beet density (1, 10, 20, 30, 40, 60 and 120 plants m^{-2}) and beet population (B, C, D and E), resulting in 28 experimental treatments. Each treatment was replicated only once, except for the 1-plant and 10-plant densities, which were replicated 9 and 2 times, respectively. Experimental plots were 1 m x 1 m and treatments were distributed randomly. Glomerules were sown randomly in each plot on 4 May 1999. At the end of emergence, extra plants were removed so that one plant was left per glomerule.

The aim of the second trial, thereafter called the crop trial, was to study the effect of crop environment in interaction with beet population. The tested crops were inter-row maize (*Zea mays* L.) (row width of 45 cm), narrow inter-row maize (row width 30 cm), ryegrass (*Lolium perenne* L.) and bare ground. Five weed beet populations were used (A, B, C, D and E). For maize, weed beet glomerules were sown in the glasshouse (17 May 1999) and plants were transplanted a few days after their emergence into the maize fields (five plants per population x maize growing system). In the ryegrass and the bare ground, a handful of beet glomerules were sown directly into the fields (6 May 1999) at ten locations per population x crop. After emergence, the weed beet were thinned so that only one plant per location was left. In all crops, the minimum distance between beet plants was at least 50 cm so that intraspecific competition could be assumed to be negligible compared to interspecific competition.

The crop trial was repeated in 2002, with further crops, either winter wheat *(Triticum aestivum* L.), spring barley (*Hordeum vulgare* L.), spring pea (*Pisum sativum* L.), sugarbeet or bare ground. Weed beet glomerules were sown directly in the crop inter-row, immediately after crop sowing. They were taken from the bulked population harvested in September 2001 and sown 7 November 2001 in winter wheat and bare ground plots. The glomerules intended for sowing in spring 2002 into the other crops were mixed with 100 mL of soil taken from the field, put into woven nylon (Tergal) bags and buried at a 30 cm depth at the edge of the experimental field in October 2001. They were excavated just before sowing, separated manually from the soil and 10 glomerules sown per site (12 March 2002 for spring pea and spring barley, and 25 March 2002 for sugarbeet). A randomised three-block factorial design was used, each block consisting of 5 6 m × 10 m plots, with one plot for each tested crop, and 10 weed beet locations in each plot.

In all trials, weeds other than weed beet were controlled by hand pulling, or by selective herbicides ((Goltix®, metamitron 700 g a.i. kg^{-1} , 2800 g a.i. ha^{-1}, Bayer, France) in the sugarbeet and bare ground plots. Insecticide treatments were applied when necessary. Maize in the 1999 crop trial and sugarbeet in the 2002 trial were irrigated. In all plots a base fertilizer was applied before winter at a rate of 21 kg ha^{-1} phosphorus, 21 kg ha^{-1} potassium and 10 kg ha^{-1} nitrogen. In addition, maize was fertilized with 50 kg ha^{-1} nitrogen on 15 July 1999; wheat, barley and sugarbeet were fertilized with 120 kg ha^{-1} nitrogen on 15 April 2002.

Measurements

Plant densities. In all trials, weed beet plants were counted and marked individually after thinning, and at harvest. Plant survival rates were then determined by comparing these two counts. Plant density was the mean number of plants m^{-2} after emergence.

Bolting. Weed beet were checked weekly for new bolting plants. The final number of bolters was determined at harvest. Bolting dynamics was the cumulated number of bolters, relative to the final number of bolters, with thermal time from sowing (base 3.5 °C (Gummerson, 1986, Dürr & Boiffin, 1995, Milford *et al.*, 1985)).

Flowering onset. Newly flowering weed beets, i.e. when the first anthesis appeared, were recorded weekly.

Flower production. Individual flowering dynamics, i.e. the evolution of flower numbers with time on a given plant, was also measured. In 1999, two plants were chosen randomly in the 1-plant m^{-2} density and three plants in the 120-plant m^{-2} density and each week until harvest, newly opened flowers were counted and the last one on each stem marked with indelible ink. In 2002, all beet plants growing in wheat, barley or pea were assessed. Plants were chosen randomly at the onset of flowering on bare ground (eight plants) and in sugarbeet (nine plants). Because of the high number of small stems per plant and the difficulties to mark the last flower, the 1999 procedure could not be used, so all open flowers were counted each week. On a given plant, on-field flower measurements were stopped when no new open flowers were observed on the main stem. The total number of flowers produced at harvest was also estimated on the harvested plants, as the sum of open flowers and seeds.
Pollen production. The number of pollen grains per flower was measured in the 2002 crop trial with one of the methods used by Alcaraz *et al.* (1998): three floral buds were taken from each flowering plant of the trial on 4 July 2002 and the number of pollen grains counted with a Coulter Counter multisizer (Beckman, Villepinte, France). Pollen production per flower was estimated as the mean number of pollen grains counted for the three flowers.

Seed production. In 1999, plants were harvested during September and hung in a ventilated room in individual bags to be dried. Glomerules were then separated mechanically from the stems using a threshing-machine, dried for 48 h at 50 °C and then weighed separately for each plant. The number of flowers per dry weight unit was counted on samples of approximately 2 g of glomerules. Four plants were sampled for each population in the four crop environments and in the two extreme plant densities (1 and 120 plant m^{-2}). The number of flowers was counted on a sample of 100 glomerules. The latter were dissected to count the number of seeds and then to estimate the rate of seeds formed per open flower. This was done for populations C and D in the four environments and in the 1 and 120-plants m^{-2} densities. The number of seeds was then estimated by multiplying the dry weight of glomerule per plant by the number of flowers per glomerule dry weight unit and by the rate of seeds per flower.

In the 2002 experiment, plants were harvested at the same time as each crop and immediately dried for 48 h at 50 °C. Flowers were separated manually and the numbers of flowers and seeds were estimated as described above.

Statistical analyses

Weed beet density trial. For the 1999 density trial, the effects of weed beet population and weed beet density were analysed using a general linear model:

responsive variable = constant + weed beet population effect + α·weed beet density + error (1)

Population was a qualitative and weed beet density a quantitative input variable. If the responsive variable was a rate, i.e. the rate of surviving plants or the rate of bolters, the significance of the effects was checked with a logistic model on the same structure as model (1). When weed beet density significantly influenced the responsive variable, one best relation was selected from linear, exponential, polynomial and hyperbolic ($y = \frac{1}{1 + a \cdot x^{b}}$), to explain the effect of weed beet density on the relative bolting rate:

$$\text{responsive variable} = \frac{y_{p,d}}{y_{p,1}} = f(x) + \text{error} \qquad (2)$$

$y_{p,d}$ was the observation for population *p* and density *d*. $y_{p,1}$ was the value for the same observation under the 1-plant m^{-2} condition for the same population. The use of relative observation variables allows the fitting of a single equation without interference of weed beet population. However, this assumes that there is no interaction between weed beet population and density.

Bolting and flowering progress with time were assessed with a non-linear equation derived from Weibull (1959). For each experimental plot, this equation was fitted to the observed cumulated proportion of bolted or flowering plants (y) with time (x) in cumulated day degrees Celsius (d °C) (base 3.5 °C) from sowing:

$$\text{if } x < x_0 \text{ then } y = 0, \text{ else } y = 1 - \exp^{-\ln 2 \cdot \left(\frac{x - x_0}{x_{50} - x_0} \right)^{b}} \qquad (3)$$

y was the cumulated proportion of bolted or flowering plants. x_0 was the time from sowing to bolting or flowering onset in cumulated d °C (base 3.5 °C); x_{50} was the time from sowing to reach 50 % of the final bolting or flowering plants; *b* was a parameter determining the shape of the curve. These parameters were then introduced as responsive variables into the model (1).

A similar procedure was used for individual flowering dynamics, i.e. the proportion of open flowers (relative to the total number of flowers per plant) with time on a single plant. First, a simplified version of equation (3) with $x_0 = 0$ was fitted to the proportion of open flowers with time since flowering onset on the plant. The effects of density and population on the resulting parameters were then analysed with model (1).

Crop trial. A linear model similar to the model (1) was used to analyse the crop environment effect on the survival rate in the 1999 crop trial:

responsive variable = constant + weed beet population effect + crop effect + error (4)

Both population and crop environment were qualitative input variables. Again, if the responsive variable was the rate of surviving or bolting plants, the significance of the effects was checked with the logistic model of the same structure as model (4). The data from both

the 1999 and the 2002 crop trials were combined and analysed using the following general linear model to obtain a general ranking of all tested crops:

$$\text{responsive variable} = \frac{y_{i,c,p}}{y_{i,\text{bare ground},p}} = \text{constant} + \text{crop effect} + \text{error} \qquad (5)$$

$y_{i,c,p}$ was the observation (for instance the number of seeds per plant) in crop *c* for population *p* and year *i*. $y_{i,\text{bare ground},p}$ was the same observation on bare ground for the same year and population.

Bolting and flowering progress with time were assessed with the same procedure as in the density trial. The parameters estimated, as a result of the fit of the non-linear equation (3), were analysed with linear equations (4) and (5).

For individual flowering dynamics, the simplified version of equation (3) was fitted on the flowering dynamics of plants on bare ground and parameters were then used to estimate a selective "potential final number of flowers" of weed beets in the other crops. The effect of the different crops on that theoretical maximal number of flowers per plant was then tested with model (5) to rank crops and estimate their effect on flowering whatever the harvest date.

Analyses with the logistic model for survival and bolting rates were carried out using the LOGISTIC procedure of the SAS software version 8.1 (Statistical Analysis System, SAS institute Inc., Cary, NC, USA, 2000). Non-linear models were fitted with the NLIN procedure. General linear models were analysed with the GLM procedure. Only examined variables that were significant at the 0.05 level were kept in the final model. If the condition of variance homogeneity necessary for linear models was not fulfilled, a Box-Cox transformation (Box *et al.*, 1978) was used to homogenize variance. If, for a responsive variable, the linear regression of $\ln(\text{variance}(y)) = a + b \cdot \ln(y)$ was significant at the 0.05 level, variable y was transformed as follows : $z = y^{1-\frac{b}{2}}$.

Table 3 Influence of population origin and of density on weed beet development. Mean significant effects are reported with details of the variations: population, density, and the R^2 of the linear model. The last column indicates the mean values if no significant effect was detected. The results come from the 1999 density trial

		Population effect	Density effect	R^2	Density effect	Mean by population	Mean (if no effect)
Survival rate		-	-				96 (5.1) %
Bolting rate		-	$P < 0.0001$		model (6) parameters: $a = 0.0272$ $b = 0.7448$ $R^2 = 0.963$	in the 1-plant m^{-2} density: B: 78 % C: 75 % D: 89 % E: 89 %	
Bolting dynamics	x_0	-	-				569 (262.2) d °C
	x_{50}	$P = 0.0012$	-	0.49		B: 870 (20.2)[a] C: 763 (97.8) [b] D: 914 (50.4)[a] E: 874 (73.3) [a]	
	b	-	-				2.07 (1.539)
Flowering onset	x_0	-	-				807 (534.8) d °C
	x_{50}	$P = 0.0068$	$P = 0.0367$	0.51		mean (d °C) in the density 1: B: 1044 (6.9) [a] C: 935 (26.7) [b] D: 1112 (38.8) [a] E: 1018 (15.2) [a]	
	b	-	-				1.68 (1.185)
Flower production	x_{50}	-	-				258 (61.5) d °C
	b	-	-				2.35 (0.805)
Number of open flowers per plant		-	$P = 0.028$	0.84	mean in density 1 plant m^{-2}: 13048 (2423.4) 120 plants m^{-2}: 573 (1978.7)		
Number of developed seeds		-	$P = 0.0001$	0.45	model (6) parameters $a = 0.1175$ $b = 0.7754$ $R^2 = 0.94$	in the 1-plant m^{-2} density: 5247 (2383.7) seeds	

Means followed by the same letter are not different at the p = 0.05 level of significance (LSD). Values in parentheses are SEs.
- = no significant effect detected.

Results

Weed beet density trial

Rate of surviving plants and rate of bolters. In the 1999 density trial, neither weed beet density nor weed beet population significantly affected plant-survival rate (Table 3). However, population significantly influenced and density significantly decreased the rate of bolters (Table 3). Then the rate of bolters was expressed relative to the 1-plant m^{-2} density. The effect of weed beet plant density on the relative proportion of bolting plants (2) was best described with the following model (Fig. 1)

$$y = \frac{1}{1 + a \cdot x^{b}} \qquad (6)$$

y was the proportion of bolting weeds in weed beet density x relative to that in the 1-plant m^{-2} density, *a* and *b* were parameters. The proportion of bolters decreased with increasing weed beet density. At a density of 150 plants m^{-2}, the proportion of bolting plants relative to that of density 1 was only 47%.

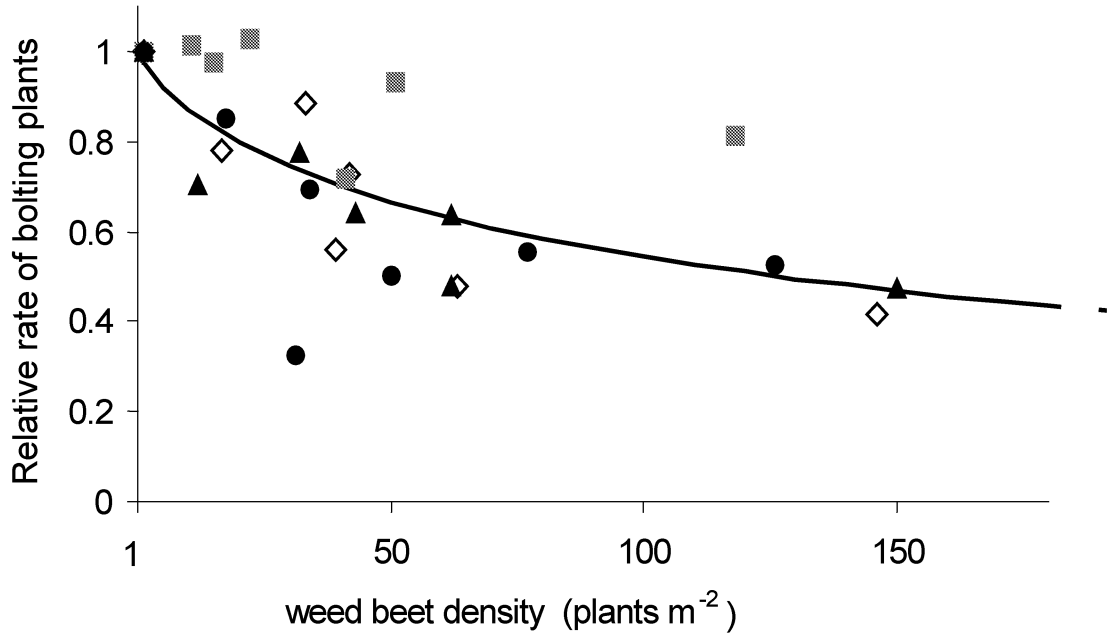


Fig. 1 Effect of weed beet plant density on the relative final rate of bolters (1 corresponds to the 1-plant m^{-2} density) in the 1999 density trial. Symbols correspond to the rates measured for the four populations (◇: B, ▩: C, ▲: D, ●: E), the line is the fitted curve $y = \frac{1}{1 + a \cdot x^{b}}$ *with a = 0.0272 and b = 0.7448, $R^2 = 0.963$*

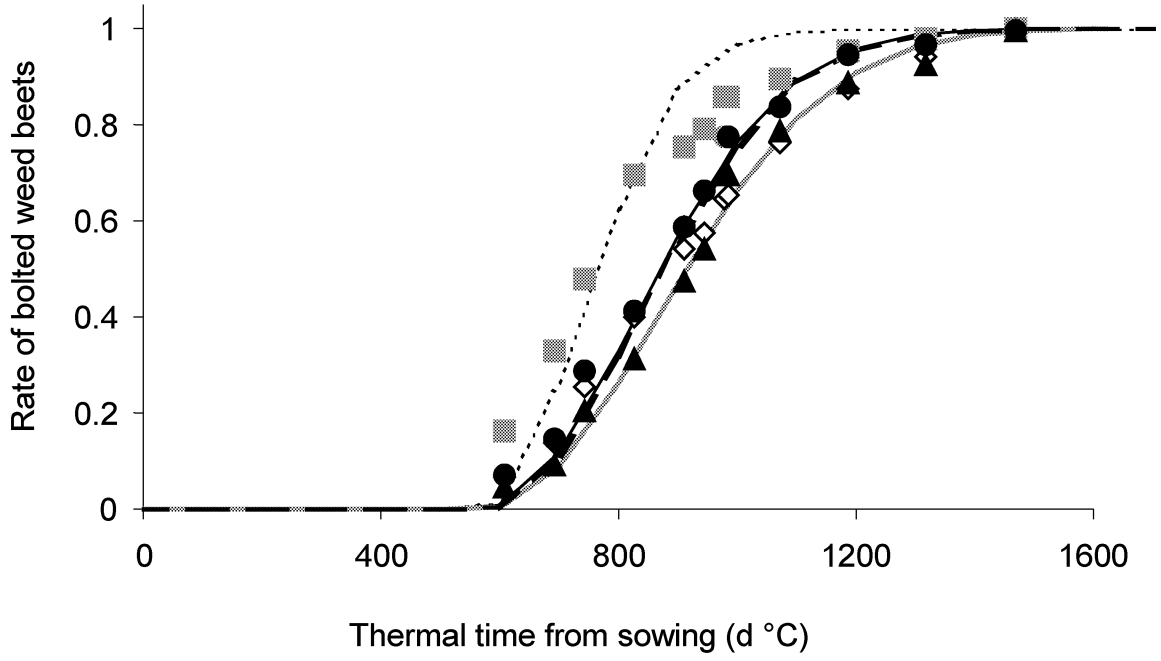


Fig. 2 Bolting progress with thermal time from sowing in the 1999 density trial. Symbols are means of the observed data for each population (◇: B, ▩: C, ▲: D, ●: E), the lines are the fitted curves for each population (—: B, ••••: C, ▭ : D, ▬ ▬ : E). Parameters are indicated in Table 3. Thermal time was computed from a base of 3.5 °C

Bolting dynamics. Bolting progress with time could be satisfactorily modelled with equation (3) (R^2 ranging from 0.97 to 1.00). The analysis of the resulting parameters showed that only time to mid-bolting (x_{50}) was influenced by weed beet population (Table 3). Population C presented a significantly lower mid-bolting time than the three other populations (Fig. 2).

Flowering onset. Equation (3) could be satisfactorily fitted to cumulated flowering data for each population x density (R^2 from 0.98 to 1.00). Time to mid-flowering was significantly influenced by weed beet population, with faster flowering for population C. It increased with weed beet density (Table 3).

Flower production. Equation (3) was fitted on each individual flowering dynamics (all $R^2 > 0.99$). Weed beet density had no significant effect on the individual flowering parameters b (shape of curve) and x_{50} (time to mid number of flower), as no significant difference was observed between 1 and 120-plants m^{-2} densities. The final number of open flowers significantly decreased with increasing density (Table 3).

Table 4 Crop influence on the output variables of the life cycle of weed beet. When a significant effect of the crop was detected, the value in the bare ground environment is reported in the first line and then the relative values are given for the other environments. When no significant effect was shown, the mean value of the variable is given in the last line. The results come from the 1999 and the 2002 crop trials

	Rate of survival	Relative rate of bolters	Parameters for bolting dynamics	Parameters for flowering onset	Theoretical flower production	Number of pollen grain	Number of seeds
Reference value (on bare ground)	98.9 (2.22) %	93.4 (7.17) %	x_0 = 459 (215.3) d °C	x_{50} = 1061 (81.0) d °C	28 120 (8612.2)	38 157 (13 101.3)	23 179 (5625.8)
Bare ground	1 [a]	1 [a]	1 [a]	1 [c d]	1 [a]	1[a]	1[a]
Sugarbeet	1 [a]	0.705 [a]	1.086 [a]	0.861 [e]	0.08[c]	0.849[a]	0.037[c]
Spring pea	0.933 [a]	0.796 [a]	1.271 [a b]	0.887 [d e]	0.08 [c]	0.677[a]	0.002[d]
Spring barley	0.459 [b]	0.457 [b]	1.577 [a b]	-	0.02 [c]	-	0.000[e]
Winter wheat	0.37 [b]	0.35 [b]	1.853 [b]	-	0.05 [c]	0.126[b]	0.012[c]
Maize (30-cm i.)	0.94 [a]	0.748 [a]	1.404 [a b]	1.152 [a b]	-	-	0.444[b]
Maize (45-cm i.)	0.935 [a]	0.747 [a]	1.763 [a b]	1.086 [b c]	-	-	0.470[b]
Ryegrass	0.889 [a]	0.788 [a]	1.428 [a b]	1.231 [a]	0.39[b]	-	0.264[b]
R^2 or *P* value	*P* = 0.0098	*P* = 0.0387	R^2 = 0.43	R^2 = 0.85	R^2 = 0.58	R^2 = 0.57	R^2 = 0.95
Mean of the non-significantly influenced values			x_{50} = 801 (202.3) d °C *b* = 2.34 (2.271)	x_0 = 799 (227.8) d °C *b* = 2.28 (1.228)			

Means of a given column followed by the same letter are not different at the 0.05 level of significance (LSD). Values in parentheses are SEs.

- = no data, i. = inter-row

Seed production. The number of developed seeds was not significantly influenced by the weed beet population but it decreased with increasing weed beet density (Table 3). This could be satisfactorily described with model (6) (Fig. 3). The multiplication of the number of plants m^{-2} by the rate of bolters and by the number of seeds per bolter, yields the evolution of the number of seeds produced m^{-2}. This is represented (Fig. 3) by a curve that increased from 4342 to a maximum of 52 466 seeds m^{-2} when plant density increased from 1 to 116 plant m^{-2}.

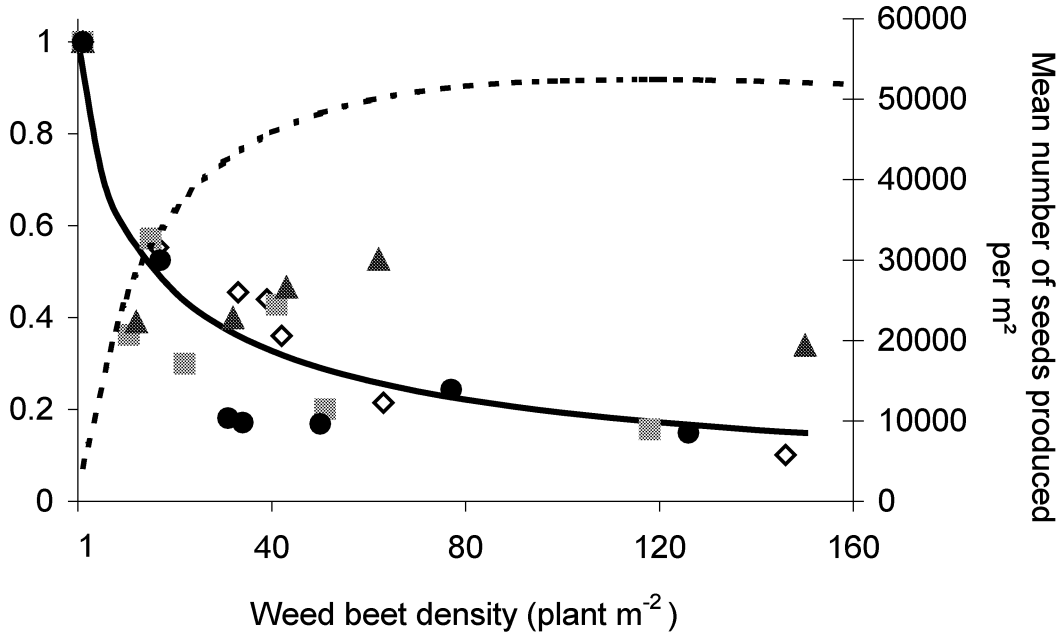


Fig. 3 Influence of weed beet plant density on the evolution of seed production per plant. Number of full seed cells relative to the value in the 1 plant m⁻² density, observed for four populations (◇: B, ▩: C, ▲: D, ●: E) in the density trial in 1999. The continuous line represents the fitted equation $y = \frac{1}{1 + a \cdot x^{b}}$ *with* a = *0.1175 and* b = *0.7754, R² = 0.94. The dotted line corresponds to the computed number of seeds produced per m² (see materials and methods).*

Crop trial.

Plant survival rate. In the 1999 crop trial, the plant survival rate was not significantly influenced by either weed beet population or by crop environment. However, the latter effect was significant when combining the 1999 and the 2002 crop trials ($P < 0.0001$). Only cereals significantly decreased the survival rate expressed relative to the value observed on bare ground (Table 4).

Bolting. In the 1999 crop trial, both crop and population effects on bolting rate were significant ($P = 0.0002$ and 0.0387 for population and crop, respectively). In the bare ground

environment 100% of the plants from populations A, B and C bolted, compared to 90 and 70 % for populations E and D, respectively. When used to simultaneously analyse the results of the two crop trials, model (5) revealed a significant variation in the rate of bolters between crops ($P = 0.0438$). The crop ranking resulting from the same linear model showed that crops could be separated into two groups: those with high bolting rates, comparable to the rates observed on bare ground, and cereals, where bolting rates were significantly lower (Table 4).

Bolting dynamics could not be modeled in barley plots because not enough plants had survived. For the other crops, equation (3) was satisfactorily fitted (R^2 between 0.97 and 1.00). The analysis of the crop effect on the derived parameters revealed that only time to bolting onset (x_0) was significantly influenced by the crop environment (Table 4). Flowering began later in situations with high interspecific competition (particularly in wheat) compared to the interaction with low interspecific competition.

Flowering onset. In the 1999 crop trial, equation (3) could be satisfactorily fitted, except for a few situations where the number of plants was too low (populations B in 30-cm inter-row maize, C in 45-cm inter-row maize, D on bare ground and E in ryegrass). Time to flowering onset (x_0) was significantly influenced by weed beet population ($P = 0.0176$, $R^2 = 0.89$) and time to mid-flowering (x_{50}) was significantly influenced by population ($P = 0.0169$) and by crop ($P = 0.0083$, $R^2 = 0.94$), as judged by the estimated values obtained under bare ground conditions. x_0 (SE) was 717 (2) and 770 (40) d °C for populations A and C, respectively, against 869 (52) and 980 (111) d °C for populations B and E, respectively. x_{50} (SE) was 802 (3) and 809 (7) d °C for populations A and C respectively, and 1075 (36) and 1058 (12) d °C for populations B and E, respectively, confirming the tendency of the two latter populations to flower later.

In the 2002 crop trial, equation (3) was not fitted in barley and wheat environments due to missing values. The ranking performed for the 1999 and 2002 data showed the time to mid-flowering (x_{50}) relative to that observed on bare ground to be significantly influenced by the crop environment (Table 4), with earlier mid-flowering in beet and later mid-flowering in 30-cm inter-row maize and ryegrass.

Flower production. The Weibull equation (3), with $x_0 = 0$, was fitted satisfactorily for the ten plants on bare ground (two in 1999 and eight in 2002). The parameters (SE) obtained were x_{50}= 322 (65) d °C and b = 2.79 (0.85) ($R^2 > 0.99$). These parameters were then used to predict for the plants from the other crops the potential number of open flowers that they could have produced if they had not been destroyed at crop harvest (Fig. 4). The theoretical number of flowers was strongly reduced by competition, and in the same order of magnitude, in beet, pea, wheat and barley. Reduction was lower in ryegrass.

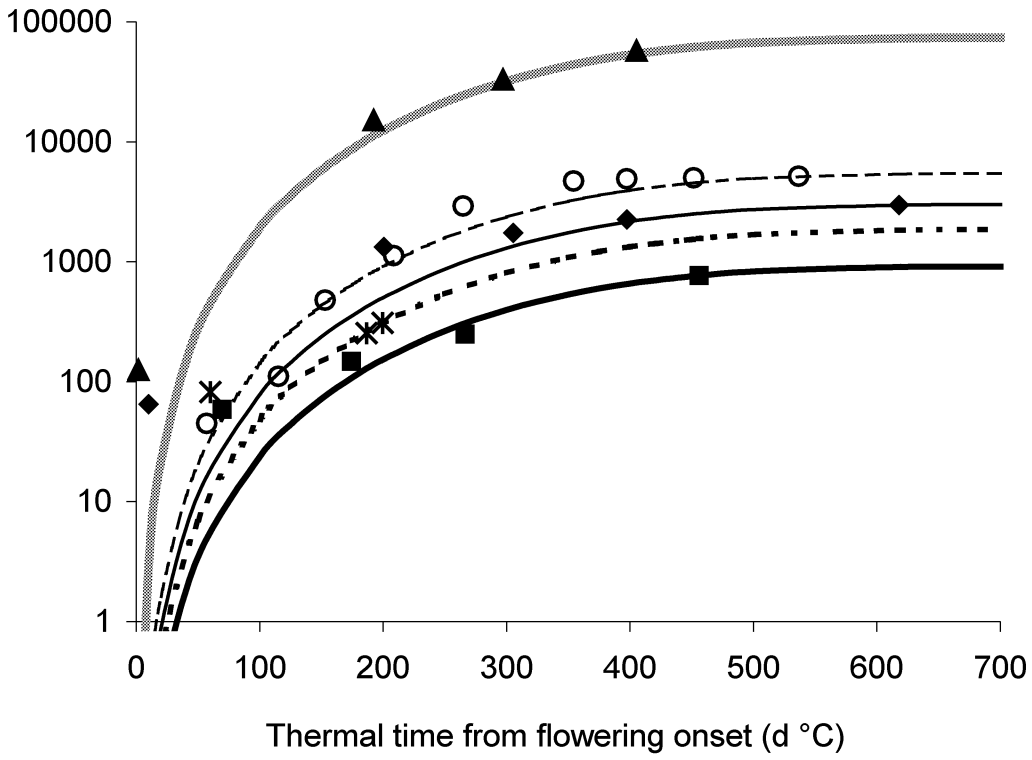


Fig. 4 Potential flower production. Weibull equation (3) was used with the parameters obtained under the bare ground condition to allow estimation of the final theoretical number of flowers. The symbols and the lines represent observed and fitted data, respectively, per plant in each crop (o and – – : ryegrass, ◆ and —: sugarbeet, ✶ and ····: pea, ■ and ▬: wheat, ◢ and ▒ : bare ground)

Pollen production. In the 2002 trial, weed beet pollen production was significantly influenced by crop environment. The production was reduced for all plants growing in crops and especially in winter wheat (Table 4).

Final number of developed seeds. In the 1999 crop trial, population had no significant effect (linear model (4)). Estimated seed-production was however correlated to the crop where the weed beet was grown (P = 0.0028, R^2 = 0.62). Seed productions were then expressed relatively to that on bare ground, and crop environments were ranked without taking into account the year effect (Table 4). The highest production was obtained for late-harvested spring crops.

Discussion

The results of the 1999 density trial revealed three main points concerning the impact of weed beet density on weed beet development. First, the proportion of bolters decreased with

increasing weed beet density. This observation is consistent with results by Lexander (1980) who explained that the quality and the quantity of light could influence bolting induction. The latter decreases with decreasing light intensity, which is inversely related to beet density. This was also found when weed beet grew in the crops, as discussed below. Second, with increasing weed beet density, mid-flowering (x_{50}) was delayed. This observation is also consistent with Lexander (1980). Third, seed production decreased with increasing density. This may be the result of the reduction of the reproductive period between flowering onset and harvest. However, harvest was late enough to allow all plants to complete their flowering period, so that the most important factor decreasing the seed number was very probably competition for nutrients, which limits the individual development of each plant. The equation used to quantify the effect of density on seed set is very similar to that often quoted in the literature to describe such phenomena (Cousens, 1986), i.e. $1 / (1 + \alpha \cdot x)$. The main difference between this equation and ours is its behaviour at densities close to zero. According to Cousens' equation, variations in weed beet density would have an important impact on seed production, even at very low densities such as 1 plant ha^{-1}. The equation used in the present work is based on the assumption that the effect of weed beet density is negligible at these very low densities. This hypothesis seems more realistic and is also used in intraspecific competition studies based on neighbourhood models (Pacala & Silander, 1985). Finally, at the level of the population, seed production per unit area is the relevant parameter. It increased strongly with density to a maximum of more than 50 000 seeds m^{-2}. With high seed production, the seed bank would also increase and the infestation level of the field could rapidly become dramatic.

The crop trial revealed a significant effect of the crop at each studied stage of the weed beet life cycle. Cereals constituted the worst environment for weed beet growth, characterized by a decrease, when compared to the bare ground environment, in the rates of survival and of bolting; this resulted in a very low number of reproducing plants. In addition, pollen and seed production per plant decreased. This reduction in the growth and the development of weed beet in cereals was reported by Gunn and Dunkerton (1981) and is a result of earlier competition in these crops where inter-rows are small and the crop canopy closes quickly. Pea did not exert strong competition as it influenced neither plant survival and bolting rates nor pollen production per open flower. However, pea is harvested at a stage where the weed beet plants have barely started flowering and seed production. Consequently, weed beet in pea is expected to contribute very little to pollen exchange and seed set. In sugarbeet, maize and ryegrass, competition could be compared to that exerted by high weed beet densities, with a decrease in fecundity but no dramatic effect on any particular development stage. This is consistent with observations by Gunn and Dunkerton (1981) who also observed weed beet more frequently in sugarbeet, potato and pea than in cereals. These crops allow a large amount of light to reach weed beet such that little effect is observed on the proportion of bolters. The importance of the effect of early competition on weed beet establishment is supported here by the absence of any significant effect of the width of maize inter-row studied.

The variation in rates of bolters between populations is not surprising since these populations have different ages and history traits. The B allele, which allows bolting without vernalization, was probably selected for a longer time in the older populations and is therefore more abundant. The rates of bolters we observed in the situations without competition (i.e. bare ground or 1 plant m^{-2} density) were close to those reported by Vigouroux (2000, Table 1). This stability of the bolting rate of populations across strongly different years and trials supports the hypothesis of a genetic determinant. Other population effects were the variations in bolting and flowering dates, especially the values of x_{50}. As for the rate of bolters, the bolting and flowering dates observed in the present work were also consistent with those reported by Vigouroux (2000, Table 1). This could also be a consequence of a genetic determinant of the date of precocity of bolting and flowering. Indeed, precocity is also considered as a factor of adaptation since in agricultural systems, plants that flower earlier have more chance to produce offsprings before crop harvest. A model should take into account these population effects. This can be done for the bolting B gene, whose evolution can be simulated in a model. However, the determinants of the precocity of bolting and flowering are still unknown; a model could use the mean of the values we obtained for these parameters, as the populations tested here were chosen to represent a large range of situations.

Our study was conducted in situations without herbicide use, but weed beet plants, although very rare, have already been observed in all crops in several monitoring studies (Gunn, 1982; Longden, 1993), thus suggesting that herbicide use is unlikely to prevent their presence. Here, we observed that in each tested crop or density, at least a few plants produced pollen and, except in barley, at least a few plants produced seeds. However rare, these weed beet plants will be the only receptors and donors for pollen exchange in the case of a 100-% control of weed beet growing in herbicide-resistant sugarbeet. Consequently, they could be pollinated by the transgenic pollen from the few bolting crop plants, then produce transgenic seeds and finally contribute to the development of a transgenic weed beet population (Bartsch & Schuphan, 2002). The appearance of one single resistant plant could suffice to generate a large population, especially if the same herbicide is continuously used across the rotation of resistant crops. This has been observed for *Chenopodium album* L. and triazine resistance in a maize field (Darmency & Gasquez, 1990) where one single resistant plant generated an exponentially increasing population of seedlings after several years of herbicide use.

Weed beet seed production is not troublesome for the current crop in which the seeds are produced. However, these seeds are then buried in the soil and can lead to the emergence of weed beet seedlings in following crops and, most importantly, in subsequent sugarbeet. A complete study of the evolution of weed beet populations would need to take into account this evolution of weed beet between years, their seed survival and their ability to germinate in subsequent years (Longden, 1980). To synthesize this huge amount of information and to take into account the interactions between the various factors, it is essential to develop a model to predict weed beet growth in a field and the impact of agricultural practices (Sester *et al.*,

2002). Then, it would be necessary to add data on seed survival and plant survival during winter, to quantify the genotypic evolution of weed beet populations by distinguishing transgenic and non-transgenic individuals, to include equations of pollen flow (Vigouroux *et al.*, 1999), and to model this over the rotation. In this way, the evolution of weed beet populations in each of these fields could be predicted, so that gene flow could be estimated in space and time.

Acknowledgements

We are grateful to Dr Christian Gauvrit for his helpful comments on an earlier version of this manuscript. We also thank Ingrid Desforges for technical assistance. Financial support was provided by the Institut Technique de la Betterave and the region of Burgundy, France.

References

ALCARAZ G, GENTER T, LAILLET G & RAGEOT D (1998) Biologie du pollen de betteraves sucrières. In: *Proceedings 1998 61th International Institute for Beet Research Congress*, Brussels, Belgium, 393-399.

BARTSCH D & SCHUPHAN I (2002) Lessons we can learn from ecological biosafety research. *Journal of Biotechnology* 98, 71-77.

BOUDRY P, MÖRCHEN M, SAUMITOU-LAPRADE P, VERNET PH & VAN DIJK H (1993) The origin and evolution of weed beets: consequences for the breeding and release of herbicide-resistant transgenic sugar beets. *Theoretical and Applied Genetics* 87, 471-478.

BOX GEP, HUNTER WG & HUNTER JS (1978) *Statistics for Experimenters: an Introduction to Design, Data Analysis and Model Building.* Wiley, New York, USA.

COUSENS RD (1986) The use of population models in the study of the economics of weed control. In: *Proceedings 1986 EWRS Symposium on Economic Weed Control,* Stuttgart, Germany, 269-276.

DARMENCY H (1994) The impact of hybrids between genetically modified crop plants and their related species: introgression and weediness. *Molecular Ecology* 3, 37-40.

DARMENCY H & GASQUEZ G (1990) Appearance and spread of triazine resistance in common lambsquarters (*Chenopodium album*). *Weed Technology* 4, 173-177.

DESPLANQUE B, BOUDRY P, BROOMBERG K, SAUMITOU-LAPRADE P, CUGUEN J & VAN DIJK H (1999) Genetic diversity and gene flow between wild, cultivated and weedy forms of *Beta vulgaris* L. (Chenopodiaceae) assessed by RFLP and microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics* 98, 1194-1201.

DÜRR C & BOIFFIN J (1995) Sugarbeet seedling growth from germination to first leaf stage. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 124, 427-435.

ELLSTRAND NC & HOFFMAN CA (1990) Hybridization as an avenue of escape for engineered genes. *Bioscience* 40, 438-442.

GESTAT DE GARAMBÉ T (2000) Gestion des conséquences agronomiques et environnementales de la culture de betteraves tolérantes à un herbicide non sélectif. In:

Proceedings 2000 XIème Colloque International sur la Biologie des Mauvaises Herbes, Dijon, France, 635-642.

GUMMERSON RJ (1986) The effect of constant temperatures and osmotic potentials on the germination of sugar beet. *Journal of Experimental Botany* 37, 729-741.

GUNN JS (1979) Weed beet in other crops of the arable rotation. *British Sugar Beet Review* 47, 7-10.

GUNN JS (1982) Population dynamics of weed beet. In: *Proceedings 1982 British Crop Protection Conference-Weeds,* Brighton, UK, 61-66.

GUNN JS & DUNKERTON J (1981) Weed beet through the arable rotation. *British Sugar Beet Review* 49, 9-10.

HORNSEY KG & ARNOLD MH (1979) The origins of weed beet. *Annals of Applied Biology* 92, 279-285.

LEXANDER K (1980) Present knowledge of sugar beet bolting mechanisms. In: *Proceedings 1980 the 43rd Winter Congress of the International Institute for Beet Research,* Brussels, Belgium, 245-258.

LONGDEN PC (1980) Weed beet. *Agricultural Progress,* 55, 17-25.

LONGDEN PC (1989) Effects of increasing weed-beet density on sugar-beet yield and quality. *Annals of Applied Biology* 114, 527-532.

LONGDEN PC (1993) Weed beet: a review. *Aspects of Applied Biology* 35,Volunteer crops as weed, 185-194.

MILFORD GFJ, POCOCK TO & RILEY J (1985) An analysis of leaf growth in sugar beet. I. Leaf appearance and expansion in relation to temperature under controlled conditions. *Annals of Applied Biology* 106, 163-172.

PACALA SW & SILANDER JA (1985) Neighborhood models of plant population dynamics. I. Single-species models of annuals. *The American Naturalist*, 125, 385-411.

SESTER M, COLBACH N & DARMENCY H (2002) Modelling the influence of cropping systems on gene flow from herbicide resistant sugar beet. Presentation of the model GeneSys-Beet. In: *Proceedings 2002 VII Congress of the European Society of Agronomy*, Cordoba, Spain, 327-328.

VIGOUROUX Y (2000) *Betteraves transgéniques et betteraves adventices : étude des flux de gènes et leurs conséquences.* PhD thesis, Université de Bourgogne, Dijon, France.

VIGOUROUX Y, DARMENCY H, GESTAT DE GARAMBÉ T & RICHARD-MOLARD M (1999) Gene flow between sugar beet and weed beet. In: *Proceedings 1999 Gene Flow and Agriculture, Relevance for Transgenic Crops, British Crop Protection Conference,* Keele, UK, 83-88.

WEIBULL W (1959) A statistical distribution function of wide applicability. *Journal of Applied Mechanics* 18, 293-297.

Figure 27 : Photographie du dispositif expérimental au cours de l'expérimentation de 2002. Répartition des parcelles des différentes cultures en trois blocs orientés Sud-Ouest Nord-Est.

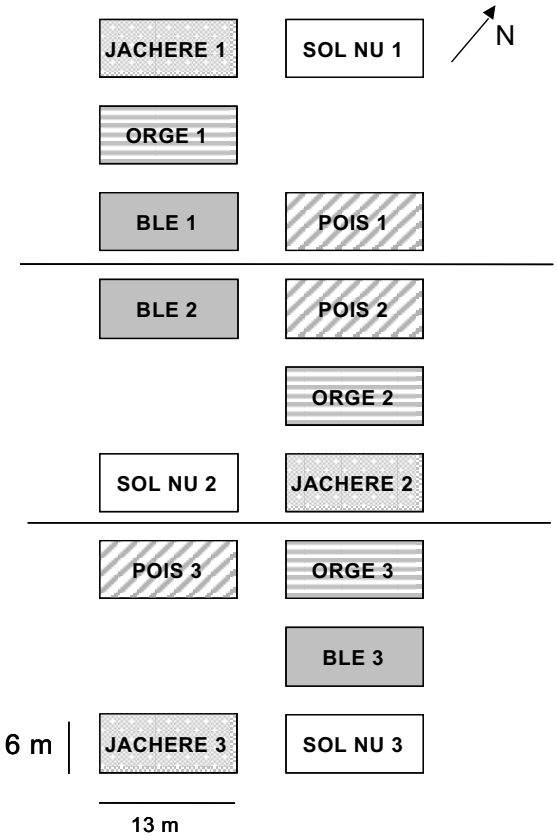


Figure 28 : Plan de l'expérimentation sur le domaine d'Epoisses en 2003. Répartition des cultures au sein des trois blocs. sucrières où la présence de traînantes n'est pas envisageable, car on ne cultive jamais deux cultures de betteraves sucrières successivement. L'espacement entre les emplacements était au minimum 80 cm.

II. Croissance et reproduction des betteraves traînantes

A. Introduction sur les traînantes

Les betteraves traînantes sont des repousses issues de racines et/ou de collets restés sur le sol après la récolte des betteraves sucrières et qui peuvent former une rosette au printemps suivant si l'hiver n'est pas trop rude. Leur présence a souvent été constatée (Gunn, 1979 ; Gestat de Garambé, 2000) mais elles ont été étudiées seulement par rapport aux possibilités de destruction, et rarement pour mesurer leur développement. Les conditions qui conduisent à leur présence sont peu connues : il semble que tout fragment de racine qui reste sur le sol avec une partie du collet est capable de produire une nouvelle plante. Le nombre de betteraves traînantes potentielles est donc égal au nombre de racines perdues à la récolte. Celui-ci est diminué par la mortalité hivernale ainsi que par le travail du sol (ITB, comm. pers.). Les traînantes sont facilement éliminées dans certaines cultures mais elles résistent mieux que les adventices aux applications d'herbicide. En particulier, elles sont très résistantes aux herbicides du pois et de la pomme de terre. Dans le cas de cultures résistantes à un herbicide non sélectif, les traînantes peuvent prendre une importance nouvelle. En effet, elles seront transgéniques si la culture de betterave est transgénique. Si ensuite la rotation comporte plusieurs cultures transgéniques résistantes au même herbicide et par conséquent si ce même herbicide est appliqué fréquemment, les traînantes pourront être sélectionnées. Elles peuvent être une source de pollen et de graines transgéniques. Après avoir suivi la croissance et la reproduction des adventices dans des cultures variées de la rotation (paragraphe I), nous allons suivre conjointement des traînantes et des adventices poussant dans 5 environnements différents afin d'établir les paramètres permettant de décrire leur développement.

B. Matériel et méthodes

Deux expérimentations ont été menées sur le domaine d'Epoisses à Bretenières (France) au cours desquelles des betteraves traînantes et des adventices ont été implantées dans différentes cultures typiques de la rotation betteravière.

1. Dispositif expérimental

La première expérimentation, en 2002, a été décrite dans la partie précédente (I A): le plan expérimental est constitué de trois blocs au sein desquels 5 parcelles de 6m·12m ont été cultivées, une pour chaque culture testée (blé d'hiver, orge de printemps, pois de printemps, betterave sucrière) et une en sol nu, qui représente le témoin en "absence de compétition". Les cultures ont été réparties dans chaque bloc par tirage aléatoire. Dans chacune des parcelles, dix emplacements d'adventices ont été repérés (Figure 27). En quinconce, 10 emplacements par parcelle ont été prévus pour les betteraves traînantes, mis à part dans les betteraves

Tableau 9 : Récapitulatif des interventions réalisées au cours des essais de 2002 et 2003.

Date-Période	Culture	Intervention	Caractéristiques
07/11/2001		récolte des traînantes	
	Blé	semis	Variété Virtuose 300 grains /m²
14/11/2001	Toutes les cultures	repiquage des traînantes	
	Blé / Sol nu	semis des adventices	
11/03/2002	Orge	semis	Variété Nevada 300 gr / m²
	Pois	semis	Variété Athos 80 gr / m²
12/03/2002	Orge /pois	semis des adventices	
21/03/2002	Toutes les cultures	implantation des traînantes de Mons et des collets gardés en chambre froide	
	Betterave	Semis	Variété Sherif
15/04/2002	Blé/Orge/Betterave	fertilisation	120 u d'azote /ha
Printemps 2002	Toutes les cultures	Désherbages manuels	
05/07/2002	Pois	Récolte	Plantes étudiées récoltées la veille
23/07/2002	Blé / Orge	Récolte	id.
30/08/2002	Sol Nu	Récolte des plantes	
08/10/2002	Betterave	Récolte	id.
02/10/2002		récolte des traînantes et repiquage dans la parcelle réservoir	Parcelle Bourgeot
03/10/2002		travail superficiel du sol	
09/10/2002	Blé	semis	Variété Virtuose
	Blé / Sol nu	semis des adventices	
19/11/2002	Toutes les parcelles	traitement herbicide	PUMA + MAESTRO
26-27/11/2002	Blé / Sol nu	repiquage des traînantes	
05/01/2003		protection des traînantes	Voilage fin anti-gel
07/01/2003	Orge / Pois / Jachère	enfouissement des glomérules	
20/01/2003		retrait des protections	
14/02/2003		protection des traînantes	
25/02/2003		retrait des protections	
26/02/2003	Orge	semis	variété Scarlett
	Pois	semis	variété Baccarat
05/03/2003	Orge / Pois	Sortie et semis des glomérules et repiquage des traînantes	
06/03/2003	tout l'essai	épandage de granulés anti-limaces	1.5 l sur chaque parcelle
18/03/2003	Jachère	Semis	Radis
20/03/2003		Sortie et semis des glomérules et repiquage des traînantes	
Printemps 2003		plusieurs arrosages des traînantes. Binages.	
01/07/2003	Pois	Récolte	Plantes étudiées récoltées la veille
07/07/2003	Orge/Blé	Récolte	id.
15/07/2003	Jachère	Coupe	coupe des plantes à 5 cm puis de la jachère (simule un broyage)
31/08/2003	Jachère / sol Nu	récolte	

Le même principe a été utilisé pour mettre en place le dispositif de 2003 (Figure 28) : trois blocs de chacun 5 parcelles de 6m·13m ont été disposées sur une parcelle du domaine d'Epoisses et les cultures testées réparties aléatoirement dans chaque bloc : Blé d'hiver, orge de printemps, pois de printemps, jachère de printemps (radis) et le sol nu. 10 emplacements ont été prévus dans chaque parcelle pour les adventices et 10 autres pour les traînantes, positionnés en alternance.

2. Implantation des cultures et des plantes testées

Le Tableau 9 récapitule les principales dates d'interventions sur les deux essais.

a. Implantation des adventices

En règle générale, les adventices ont été semées en même temps que la culture dans laquelle elles se trouvent, afin de simuler une levée due au travail du sol superficiel qui accompagne un semis. Lorsque la culture est une culture d'hiver (Blé) ou le sol nu, les semences utilisées venaient d'être récoltées récemment. Pour les cultures de printemps, des graines ont été mélangées à de la terre puis enfermées dans des petits sacs (même principe que dans le chapitre 3) et enfouies à 30 cm de profondeur sur un emplacement repéré de la parcelle. Au moment du semis de la culture, les sacs de graines d'adventices sont déterrés, les glomérules séparés manuellement de la terre dans laquelle ils se trouvent puis semés sur la parcelle en même temps que la culture.

Les adventices des deux années sont issues de la population récoltée en 2001 et décrite précédemment (1-B). Elles ont été semées à raison de 10 glomérules par emplacement et les plantes ont été démariées après la période de levée.

b. Implantation des traînantes

Les traînantes ont été implantées au moment de la récolte des betteraves à Epoisses, quelle que soit la culture. Les différences entre années sont liées aux difficultés pratiques et aux problèmes liés au climat. À la récolte des betteraves sucrières sur le domaine d'Epoisses en novembre 2001, les petites racines et les collets restant sur le sol ont été prélevés et réimplantés sur la parcelle expérimentale (8 fragments de racine par emplacement). La récolte ayant été tardive, l'implantation fut difficile, sur un sol légèrement gelé. Au printemps, compte tenu du très faible nombre de betteraves ayant réussi à s'implanter et à résister ensuite aux températures très froides de l'hiver, nous avons décidé de réimplanter des traînantes. En premier lieu, des traînantes trouvées sur une parcelle dans une région où l'hiver a été moins rude (Mons-en-Chaussée), et d'autre part des fragments que nous avions conservés en chambre froide à Epoisses. Les deux implantations furent des échecs, à cause de difficultés lors du transport pour les betteraves de Mons et lors de l'implantation pour celles de la chambre froide.

L'année suivante, compte tenu de ces difficultés pour obtenir des betteraves traînantes en nombre suffisant pour les études statistiques, nous avons décidé d'effectuer la récolte de la même façon, c'est à dire au moment de la récolte des betteraves, nous avons ramassé les petites racines restées à terre, mais une fois sur la parcelle expérimentale nous les avons protégées pendant les périodes les plus rudes de l'hiver en les couvrant avec un voile épais isolant. En outre, pour plus de commodité, les traînantes ont d'abord été repiquées dans une parcelle "réservoir" à côté de l'essai. Après le premier traitement herbicide, elles ont été transplantées pour les parcelles de sol nu et de blé d'hiver et en même temps que le semis des adventices pour les autres parcelles.

Les traînantes ont été repiquées en grand nombre à chaque emplacement puis démariées si plusieurs avaient été implantées avec succès (très fréquent la deuxième année).

3. Mesures

- *Dynamiques de floraison et de montaison.* Les parcelles ont été visitées régulièrement et toutes les semaines à partir des mois de mai. A chaque visite sont notées les plantes levées, jusqu'à la date de démariage, puis on repère le début de montaison, c'est-à-dire l'élongation de la première tige reproductrice et la date d'ouverture de la première fleur de chaque plante. Ces dates sont notées comme la somme de degrés jours (base 3,5°C) écoulés depuis l'implantation. Au cours du premier essai uniquement, des suivis de floraison individuelle ont été effectués c'est-à-dire qu'on a compté chaque semaine pendant toute la période de floraison le nombre de fleurs ouvertes sur chaque plante sélectionnée (3 traînantes et 8 adventices en sol nu). Les notations ont été décrites dans le paragraphe I-B.

- *Production de pollen.* Dans les deux essais, le 4 juillet 2002 et le 23 juin 2003, trois fleurs non ouvertes ont été prélevées sur chaque plante fleurie pour effectuer les comptages de nombres de grains de pollen. Les fleurs sont placées dans un tube Eppendorf et laissées sécher à l'air, selon la méthode décrite par Alcaraz *et al.* (1998) (voir I-B).

- *Nombre total de fleurs et de graines.* A la récolte, les fleurs ouvertes sur les parties terminales des inflorescences, mais n'étant pas encore développées en graines (pas de bombement du réceptacle floral) sont comptées, puis les plantes sont séchées à l'étuve 48 heures et les glomérules sont séparés manuellement des tiges. L'ensemble des glomérules d'une plante est pesé. Un échantillon est alors prélevé aléatoirement avec le séparateur, pesé, et le nombre de glomérules et le nombre de logettes de cet échantillon est compté manuellement. Le nombre de graines (c'est-à-dire le nombre de logettes contenant un embryon) est déterminé en disséquant (voir I-B) 100 glomérules pris aléatoirement dans cet échantillon. Ces comptages permettent d'établir le nombre de fleurs qui se sont ouvertes en tout au cours du développement de la plante ainsi que le nombre de graines qui ont été produites.

4. Analyses statistiques

Compte tenu du très faible effectif de traînantes la première année, celle-ci n'a pu être utilisée que pour analyser les dynamiques de floraison intra-plante. L'essai de 2003 a été utilisé pour comparer le comportement des deux types de plantes, adventices et traînantes, dans différentes cultures.

Les effets de la culture et du type de plantes ont été analysés dans cet essai en utilisant le modèle linéaire suivant :

$$\text{Variable mesurée} = \text{constante} + \text{effet type de plante} + \text{effet culture} + \text{interaction culture·type de plante} + \text{erreur} \qquad (47)$$

Type de plante et culture sont des variables qualitatives. Si la variable mesurée est un taux, comme le taux de plantes montées, le modèle sera testé en utilisant un test de Chi².

Si tous les effets sont significatifs, les résultats sont donnés en fonction de la référence qui est la valeur trouvée pour les adventices en sol nu. On donnera le coefficient multiplicatif (effetAT) pour obtenir à partir de cette référence la valeur moyenne du paramètre pour les traînantes en sol nu puis les coefficients ($effetculture_{tp}$) à utiliser pour chaque type de plante pour obtenir la valeur dans la culture considérée :

$$valeur_{tp\,culture} = valeur_{A\,sol\,nu} \cdot effet\,AT \cdot effet\,culture_{tp} \qquad (48)$$

avec $valeur_{tp\ culture}$ la valeur du paramètre pour les traînantes dans la culture et $valeur_{A\ sol\ nu}$ la valeur du paramètre pour les adventices en sol nu.

Si l'effet type de plante est significatif ainsi que l'interaction mais pas l'effet global de la culture, dans ce cas, l'effet culture est testé séparément dans chaque type de plante.

Les dynamiques de floraison et de montaison avec le temps ont été modélisées, lorsque c'était possible (c'est-à-dire lorsqu'il y avait un étalement des dates de montée ou de floraison) avec une équation non linéaire dérivant de Weibull (chapitre 2, éq. 14). Pour chaque répétition de chaque traitement expérimental où cela était possible, cette équation est ajustée sur la proportion cumulée observée de plantes montées ou fleuries (y) en fonction du temps (x) en degrés jours cumulés (base 3,5°C) depuis l'implantation (repiquage pour les traînantes ou semis pour les adventices) (voir I-B). Les paramètres x_0, x_{50} et b sont testés comme variables mesurées et testés avec le modèle (48).

Tableau 10 : Récapitulatif des effets significatifs de la culture et du type de betterave sur les étapes mesurées du cycle de développement des betteraves dans l'essai de 2003 (sauf dynamique individuelle de floraison en 2002). Le modèle testé est : Variable mesurée = constante + effet type de plante + effet culture + interaction culture·type de plante + erreur

	Taux de montaison		Date de montaison		Date de floraison	Dynamique de début de floraison		Dynamique individuelle de floraison	Nombre de grains de pollen (grains/fleur)		fleurs potentielles (fleurs/ plante)	Nombre de graines (graines / plante)	
Type de plante (A=adventice, T=traînante)	A	T	A	T	toutes	A	T	toutes	A	T	toutes	A	T
Valeur pour les adventices en sol nu	100 %		1134 (108.4) °Cj	0.88					36 438 (9862.6)	0.031	36825	17143 (8793.9)	0.92
Blé d'hiver	0.125		0.90	0.93					-	1.419	0.012	0	0.0168
Orge de printemps	0.267		0.77	0.86					0.021	0.761	0.011	0	0.0164
Pois de printemps	0.552		0.77	0.88					0.098	1.574	0.201	0.00003	0.0413
Jachère de printemps	0		0.65	0.84					-	0.665	0.034	0	0.0115
R^2	0.67		0.75	0.39					0.59		0.69	0.99	
Moyenne si l'effet de la culture n'est pas significatif		100 %			1232 °Cj	x_0=710 (86.2)°Cj	x_0=1099 (69) °Cj	x_{50} = 334 (79) °Cj b=2.37 (0.83)					
						x_{50}=1085 (230.6) °Cj							
						b = 3.4 (4.98)							

La valeur de référence est la valeur moyenne pour les adventices en sol nu. Les autres sont des coefficients multiplicatifs. Pour obtenir la valeur moyenne d'un paramètre quand tous les effets sont significatifs il faut multiplier valeur(adventices sol nu)·effet type·effet culture.

(voir explication des statistiques en II-B-4 et détails des tests en annexe 5).

Si les dynamiques ne peuvent pas être ajustées, les dates de montaison et de floraison sont testées comme des variables d'entrée dans le modèle linéaire (48).

Une procédure similaire est utilisée pour les dynamiques de floraison individuelles, c'est-à-dire sur chaque plante, le nombre de fleurs ouvertes au cours du temps divisé par le nombre final de fleurs ouvertes. Sur chaque plante, le temps est comptabilisé individuellement depuis l'ouverture de la première fleur sur la plante. L'équation de Weibull (chapitre 2, éq. 14) est ajustée pour chacune des 8 adventices et 3 traînantes en sol nu avec x_0=0 car la dynamique commence au moment de l'ouverture de la première fleur. Les paramètres de cette équation sont testés selon le modèle linéaire :

Variable mesurée = constante + effet type de plante + erreur *(49)*

L'équation moyenne pour chaque type sert ensuite à évaluer le nombre de fleurs qu'auraient pu potentiellement produire les plantes dans les autres environnements qui ont été récoltés avant la fin de leur période de floraison (voir I-Material and methods). L'effet de l'environnement et du type de betterave sur ce nombre de fleurs potentielles est testé avec le modèle linéaire (47).

Les tests statistiques ont été réalisés avec SAS (Statistical Analysis System, SAS institute Inc., Cary, NC, USA) (voir I- Material and methods).

C. Résultats

1. Nombre de plantes

Les nombres de plantes qui ont survécu dans chacune des répétitions au cours des expérimentations de 2002 et 2003 sont donnés en annexe 4. Si le nombre d'adventices en 2002 correspond à celui qu'on attendait (80 en tout), le nombre de traînantes, en revanche, est très insuffisant dans chaque environnement (14 sur tout l'essai). En 2003, en revanche, les protections placées sur les traînantes ainsi que l'implantation plus précoce ont permis d'avoir une bonne implantation des traînantes, et un nombre suffisant pour réaliser les analyses statistiques (147 traînantes et 94 adventices). Les résultats comparatifs adventices/traînantes présentés ci-dessous (tableau 10) ne concernent donc que l'essai de 2003, sauf pour la dynamique de floraison intra-plante.

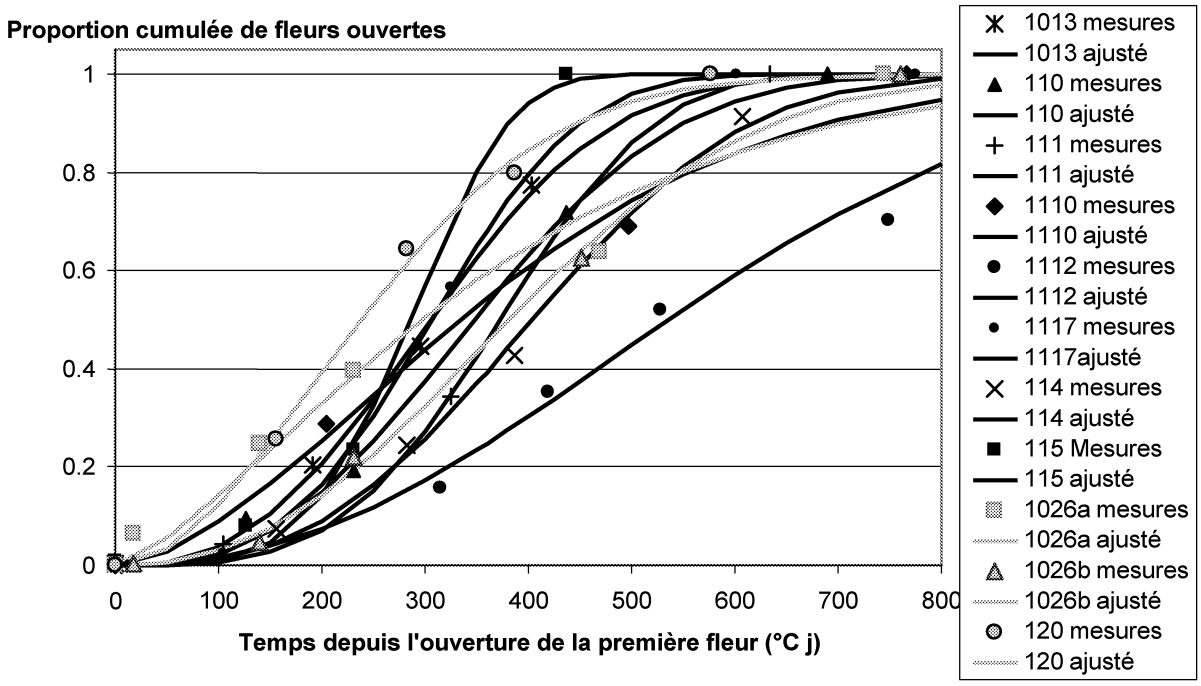


Figure 29 : Courbes de floraison individuelle sur les 11 plantes suivies en 2002. Le graphique représente pour chacune le nombre de fleurs comptées divisé par le nombre de fleurs final et la courbe ajustée avec les paramètres de l'équation de Weibull. Trois traînantes sont représentées : ils s'agit des plantes notées 1026a (carrés gris), 1026b (triangles gris) et 120 (ronds gris).

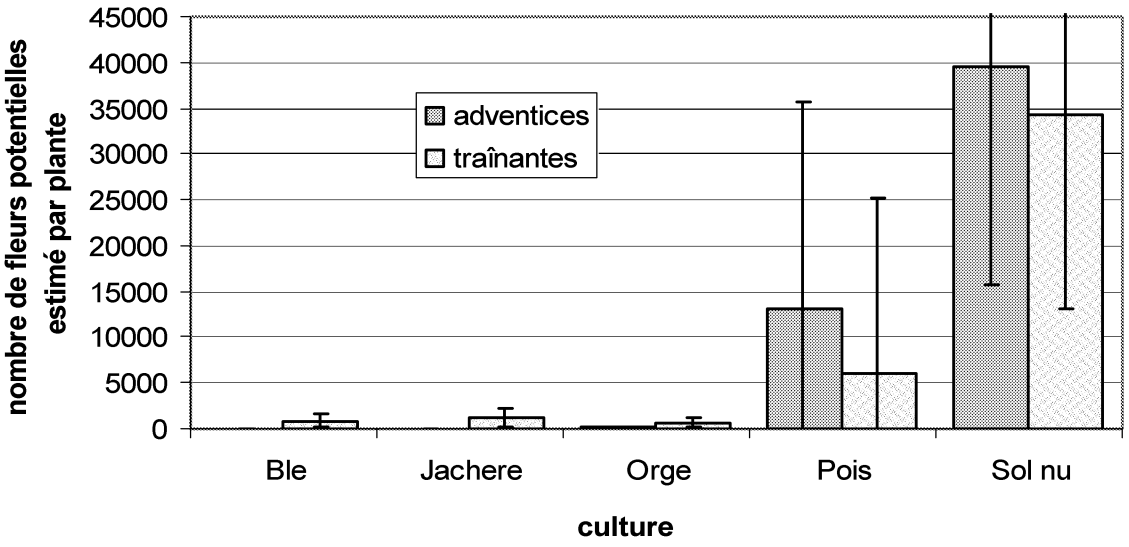


Figure 30 : Nombres de fleurs potentielles estimées pour les deux types de plantes dans les trois répétitions de chaque culture.

2. Montaison

Un effet significatif du type de plante apparaît, avec un taux de montées moindre en moyenne pour les adventices que pour les traînantes (Tableau 10, annexe 5), de même qu'un effet de l'environnement. Ce dernier n'est visible que pour les adventices puisque les traînantes montent à 100% quelle que soit la culture.

Nous n'avons pas eu la possibilité d'ajuster la dynamique de montaison pour les traînantes qui ont toutes monté dans un délai de 10 jours. Nous avons donc réalisé une analyse de la date moyenne de montaison en degrés jours reçus depuis l'implantation (base 3,5°C). Le modèle linéaire (47) révèle une diminution du temps thermique nécessaire à la montaison dans les cultures semées au printemps, ainsi qu'un effet significatif de l'interaction. Le test du modèle linéaire (48) montre un effet significatif de la culture sur le rapport entre valeur moyenne pour les adventices et valeur moyenne pour les traînantes. Les coefficients multiplicatifs à utiliser pour obtenir les valeurs pour les deux types de plantes dans tous les environnements ainsi que les R^2 des deux modèles linéaires sont donnés dans le Tableau 10, annexe 5.

3. Floraison

La dynamique de départ de floraison des plantes d'une population a pu être ajustée sur une équation de Weibull dans la majorité des cas (Figure 29) avec un R^2 satisfaisant, sauf lorsque les plantes ont fleuri en bloc à une ou deux dates, comme dans le cas de la montaison, ou lorsqu'il n'y avait pas assez de plantes vivantes dans le bloc considéré (exemple des adventices en blé dans le $3^{ème}$ bloc).

Le seul effet significatif détecté par l'analyse de variance sur les paramètres est l'effet du type de betterave sur le paramètre x_0, les premières adventices fleurissant en moyenne environ 400°Cj plus rapidement que les traînantes. L'analyse avec le modèle linéaire (47) de la date de floraison en degrés jours depuis l'implantation ne révèle pas de différence significative liée à l'environnement, au type de plante ou à l'interaction.

La dynamique de floraison individuelle a été ajustée pour les 8 adventices de sol nu et les 3 traînantes selon l'équation de Weibull avec $x_0=0$ car les dynamiques ont été établies à partir de l'ouverture de la première fleur. Le résultat du test du modèle (49) montre que le type de plante n'influe pas significativement sur les paramètres de la dynamique de floraison individuelle des plantes au seuil 5% (pour b : $P=0.08$, $R^2=0.30$; pour x_{50}, $P=0.32$, $R^2=0.11$). L'équation moyenne de dynamique de floraison individuelle obtenue avec les paramètres moyens des 11 dynamiques de floraison (Tableau 10, annexe 5) est utilisée pour déterminer le nombre de fleurs théorique (Figure 30) qu'aurait pu produire chaque plante dans la culture dans laquelle elle se trouve si elle n'avait pas été récoltée. La culture réduit significativement le nombre de fleurs potentielles ($P=0.0007$) alors que le type de plante et l'interaction entre culture et type n'ont pas d'effet.

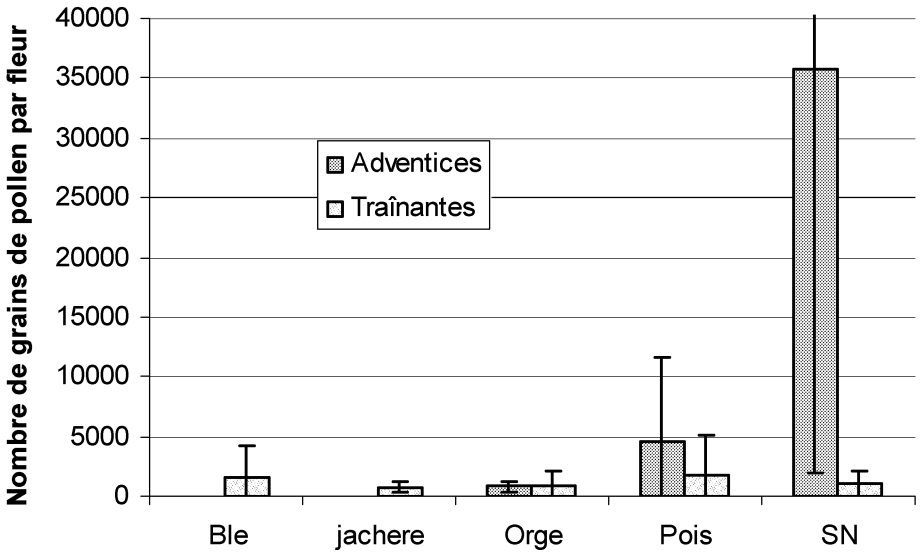


Figure 31 : Nombre moyen de grains de pollen produit par une fleur pour les deux types de betteraves (adventices en violet et traînantes en orangé) dans les environnements testés en 2003.

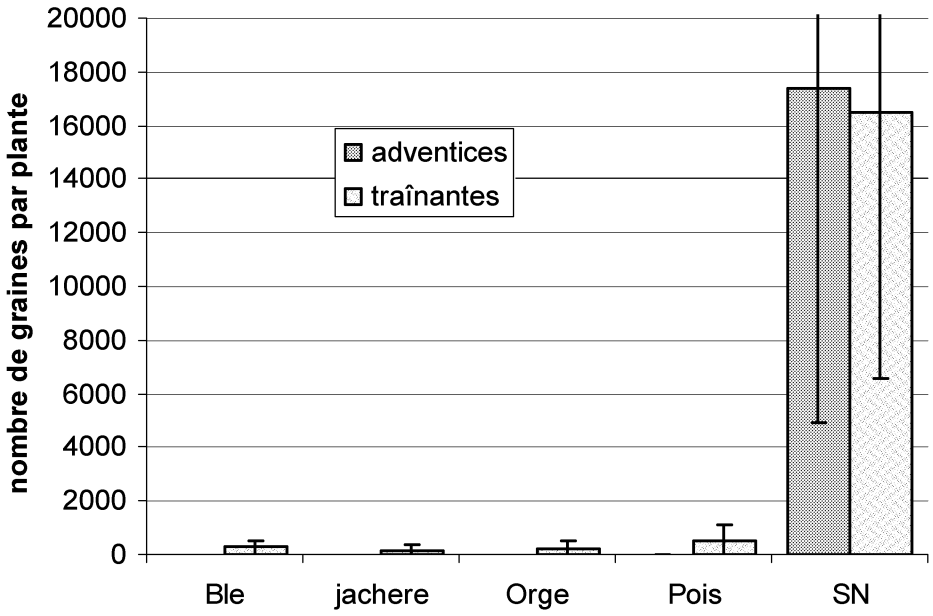


Figure 32 : production de graines par les betteraves adventices et traînantes dans les différentes cultures

4. Reproduction

Un effet significatif de la culture dans laquelle se trouvent les plantes apparaît, ainsi qu'un effet du type de plante. En sol nu les adventices produisent beaucoup de pollen alors que les traînantes en produisent peu quel que soit l'environnement (Figure 31). L'absence d'adventices en fleur au moment de la récolte du pollen dans les blés et les jachères explique l'absence de données. Seules les adventices en sol nu ont une très forte production de pollen par fleur, avec cependant un écart-type important autour de la moyenne.

Le modèle linéaire (47) a été utilisé pour tester le nombre de graines par plante. Si l'effet de l'environnement est très significatif ($P<0.0001$), c'est aussi le cas pour l'effet du type de plante ($P<0.0001$) (Tableau 10,Figure 32). Globalement, les traînantes produisent plus de graines que les adventices, et les plantes en sol nu produisent beaucoup plus de graines que les plantes dans les autres cultures. Dans plusieurs cultures les adventices n'ont produit aucune graine : en orge, en blé et en jachère de printemps alors que les traînantes ont pu développer des graines dans chaque culture testée.

D. Discussion

Les résultats des expérimentations ont été fortement dépendants des nombres de plantes survivantes que nous avons pu suivre. Cette sensibilité au froid des traînantes sera très importante dans le modèle puisque les traînantes sont beaucoup plus rares dans les régions où les hivers sont rigoureux alors que les adventices ont la possibilité de lever au printemps, ce qui leur confère une meilleure adaptation aux régions plus froides. La modélisation de la survie hivernale des plantes est réalisée par ailleurs (Chapitre2-III-A-1).

Les résultats obtenus sur les adventices pendant l'année 2003 peuvent être comparés à ceux obtenus pendant l'expérimentation de 2002. Pour les résultats moyens en sol nu les données sont très proches entre les deux années. Pour l'effet de la culture sur le paramètre x_{50} en 2002, les résultats du test LSD montre que les cultures significativement différentes du sol nu sont le mais, le ray-grass et la betterave, qui ne sont pas testées en 2003. La stabilité de ces résultats nous permettra d'utiliser comme paramètre les valeurs moyennes des deux années. Dans un cas, cette méthode ne pourra pas être utilisée : il s'agit de la production de pollen en pois, beaucoup plus importante en 2002 qu'en 2003. Ceci peut être expliqué par le fait que les adventices en pois en 2003 avaient très peu de fleurs ce qui nous a contraints à prélever des boutons floraux trop jeunes. Dans ce cas, il semble préférable de n'utiliser que le résultat de 2002.

Peu de différences sont apparues entre les deux types de betteraves. Pour les dates de montaison, deux effets se croisent : les traînantes ont des dates de montaison beaucoup plus stables d'un environnement à l'autre ce qui laisse penser que la date de montaison n'est pas dépendante uniquement de la compétition mais aussi de la date d'implantation des plantes.

Les dates de montaison des adventices confirment cette hypothèse si l'on constate que les adventices en blé montent à un age assez proche des adventices en sol nu qui ont été semées à la même date alors que la compétition en blé est très forte. De même, alors qu'on attend un effet compétition différentiel fort entre l'orge et le pois, les adventices qui ont pu lever à des dates proches sont arrivées à montaison simultanément. Une autre source d'homogénéité des traînantes est leur homogénéité génétique puisqu'elles sont toutes issues d'une même variété de betteraves sucrières. Il est à noter que dans tous les environnements, les traînantes ont toujours monté à 100%, ce qui confirme la vernalisation totale des plantes par les températures hivernales de nos régions.

Pour la floraison, le seul décalage qui subsiste est la différence entre adventices et traînantes pour les dates de première fleur ouverte. Au niveau individuel, ce x_0 des adventices peut correspondre à une plante semée tard (en jachère) qui a poussé rapidement au printemps. Pour les traînantes, toutes les plantes ayant été implantées avant l'hiver, un cycle aussi court entraînerait une floraison très précoce (fin avril). Aucun effet du type de plante n'a été mis en évidence sur les paramètres de la dynamique de floraison individuelle. Ceci confirme la stabilité de ces paramètres, déjà entrevue dans la comparaison des adventices dans des densités différentes. En outre, les paramètres moyens x_{50}=334 °Cj et b=2.37 que nous avons trouvés sont très proches de ceux utilisés dans la Partie I. (respectivement 322°Cj et 2,79)

Nous observons un effet du type de plante sur la production de pollen. Il s'explique par le parent mâle stérile des traînantes qui leur a transmis le type cytoplasmique CMS. Les gènes de restauration de fertilité qui permettraient à ces plantes de produire du pollen (Hogaboam, 1957) doivent provenir du pollinisateur au moment de la production de semences. La production de pollen par les traînantes reflète donc le taux de présence des gènes de restauration dans la population de pollinisateurs de la variété. Si cette caractéristique de la population donneuse de pollen n'est pas contrôlée par le multiplicateur de semences, on peut s'attendre à une fertilité pollinique des traînantes très variable.

Au niveau de la quantité de graines produites, les résultats sont très équivalents pour les traînantes et les adventices en sol nu, mais les adventices semblent subir plus fortement l'effet de la compétition dans les cultures, sans doute parce qu'elles commencent à monter et à fleurir plus tard que les traînantes, donc elles ont moins de temps avant la récolte. Cette hypothèse est confirmée par la diminution des différences lorsque l'on étudie les fleurs potentielles. Cette valeur donne l'effet de la culture en l'absence de récolte et on constate que cette fois les adventices ont la capacité de produire autant que les betteraves traînantes. Il n'y a donc pas lieu de supposer un effet des réserves de la racine des traînantes sur le bilan de la compétition.

III. Effet des pratiques agricoles

Les données obtenues ci-dessus l'ont été dans des conditions de culture telles que les pratiques de gestions des adventices ont volontairement épargné les betteraves. Pour pouvoir simuler la croissance des betteraves adventices dans les différentes cultures de la rotation, il faut simuler en plus l'effet des pratiques agricoles sur leur développement. La quantification de l'effet des interventions culturales sur le développement est une étape cruciale dans le modèle. Si l'efficacité de certaines pratiques de lutte semble pouvoir être donnée en variables d'entrée, d'autres en revanche ne sont pas connues. C'est le cas pour la fauche des jachères et pour l'application de glyphosate comme stérilisant des jachères.

Vigoureux & Vanstallen (1974) ont suivi la production de semences par des betteraves mauvaises herbes fauchées à différentes dates dans des champs infestés. Ils ont réalisé une étude globale à l'échelle du champ de l'effet de plusieurs dates de coupe sur le pouvoir germinatif des semences produites. Cette étude leur a permis de déterminer à l'échelle de la parcelle la date de coupe à envisager pour limiter la production de semences à fort pouvoir germinatif. Ils n'ont cependant pas regardé l'effet sur les plantes prises individuellement. Celui-ci doit être connu pour déterminer en particulier la date de reprise de la floraison après la coupe, pour évaluer la production de pollen par plante, mais aussi la production de semence pour chaque plante. Si on envisage l'apparition de mauvaises herbes résistantes aux herbicides non sélectifs, la fauche ou le broyage seront des moyens de lutte non négligeables, c'est pourquoi nous avons décidé de réaliser un suivi d'adventices de plusieurs populations cultivées sans compétition et qui ont été coupées à différents stades de leur développement.

L'utilisation de certains herbicides comme le glyphosate n'est pas non plus toujours destructrice. Dans les jachères il est parfois utilisé pour « stériliser » les plantes. Le glyphosate est très employé dans le désherbage des bordures et des jachères, et il est maintenant possible de l'utiliser sur des variétés transgéniques résistantes de nombreuses grandes cultures. Son efficacité doit être réévaluée en terme de production de fleurs et de semences. Le deuxième essai présenté ici a été mis en place afin d'évaluer l'effet stérilisateur du glyphosate sur des graines en développement au moment du traitement.

A. Matériel et méthodes

1. Matériel végétal

Nous avons utilisé quatre populations de betteraves adventices de la banque de semences du laboratoire. Ces quatre populations sont les parents de la population d'adventices « bulk » AF01 décrite en I.

2. Effet d'une coupe sur le développement des adventices

a. Dispositif expérimental

Cinq traitements expérimentaux vont être testés :

- coupe au moment de l'ouverture de la première fleur (DF)
- coupe au moment de la maturation de la première graine (DG)
- coupe au moment de la fin de floraison (FF)
- coupe à l'ouverture de la première fleur puis deuxième coupe à nouveau à l'ouverture de la première fleur si la plante refleurit (DDF).
- sans coupe (T)

10 emplacements sont prévus pour chaque traitement expérimental et chaque population. Les emplacements sont répartis de façon aléatoire sur le terrain dans des mini-parcelles d'1 m² au centre desquelles un poquet de 5 glomérules est semé le 27 avril 2001, à une profondeur d'environ 5cm. Après la période de levée, les plantules sont démariées pour n'en laisser qu'une à chaque emplacement.

Toutes les semaines sont notées les nouvelles montées, les nouvelles plantes en fleurs et les fins de floraison. La coupe est réalisée manuellement à l'aide de cisailles, à environ 5cm du sol, pour simuler la hauteur de coupe d'un broyeur. Les dates de coupe sont déterminées individuellement pour chaque plante; par exemple dans le traitement DF, chaque plante est coupée à l'ouverture de sa première fleur. Lorsque la coupe est réalisée après le début de floraison (traitement DG et FF), la partie coupée est conservée et mise à sécher dans un sac individuel.

Les plantes sont récoltées une fois que la majorité a terminé sa floraison (estimation visuelle), le 28 septembre 2001. Pour cela, on place un plastique sous la plante en la soulevant délicatement afin de perdre le minimum de semences, très faiblement attachées sur les tiges sèches. Le plastique est replié sur la plante et la tige est alors coupée au niveau du collet. Les plantes sont mises dans des grands sacs individuels et suspendues pour être séchées.

Chaque partie aérienne séchée, récoltée au moment de la coupe ou de la récolte finale, est passée à la batteuse et les glomérules sont récupérés. Ils sont comptés au compteur. Deux échantillons d'environ 100 glomérules sont prélevés sur lesquels on établit la correspondance entre nombre de logettes (déterminé visuellement), nombre réel de glomérules et valeur donnée par le compteur. On évalue ainsi le nombre total de logettes produites par la plante.

b. analyses statistiques

La dynamique de floraison après la coupe est établie en fonction de la somme de degrés jour depuis la date de coupe. Chaque dynamique cumulée est ajustée avec l'équation de Weibull. Les paramètres sont alors comparés en utilisant le modèle linéaire :

Paramètre = constante + effet population + effet période de coupe + erreur (50)

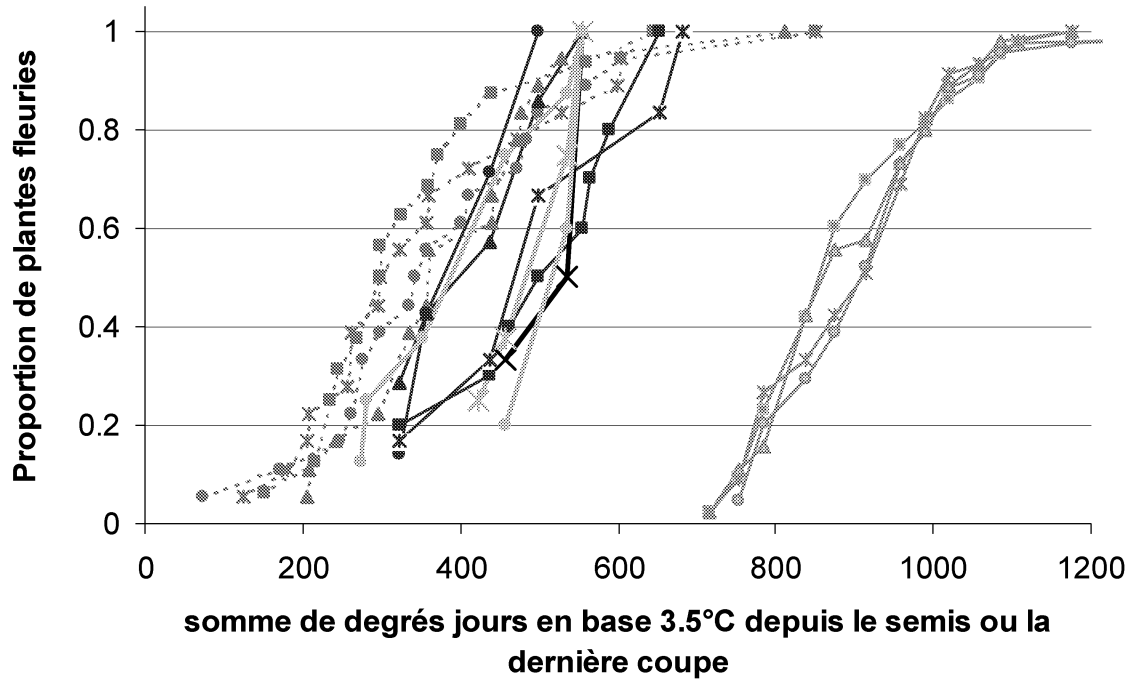


Figure 33 : Dynamiques de floraison en fonction de la somme de degrés jours depuis le semis ou la coupe précédente. Les courbes en gris moyen, les plus à droite, sont les dynamiques pour chaque population depuis la date de semis. Les courbes pointillées, gris clair et noires correspondent respectivement aux dynamiques de floraison après la première coupe, après le début de grenaison et après la deuxième coupe. Les symboles différents représentent les données des quatre populations.

Tableau 11 : Paramètres des dynamiques de début de floraison en fonction des sommes de degrés jours (base 3,5°C) depuis le semis ou depuis la dernière coupe à DF (début de floraison), DG (début de grenaison) ou DDF(deuxième début de floraison).

	x_0 (°Cj)	x_{50} (°Cj)	b
première floraison	566 [a]	881 [a]	3.2 [a]
DF-deuxième floraison	103 [b]	331 [b]	8.5 [a]
DG-deuxième floraison	0 [b]	431 [b]	2.0 [a]
DDF-troisième floraison	174 [b]	467 [c]	2.7 [a]

Les valeurs suivies par la même lettre dans une même colonne ne sont pas significativement différentes au seuil 5% (test LSD).

La période de coupe est : sans coupe, après la première floraison, après la deuxième floraison, au moment de la grenaison.

La production de logettes par plante est, elle aussi, testée selon un modèle linéaire qui permet de quantifier l'effet des modalités de coupe sur la production de graines :
Nombre de graines = constante + effet population + effet modalité de coupe + erreur (51)

3. Effet de l'application de glyphosate sur la stérilisation des plantes

Comme précédemment, 10 emplacements pour chaque population on été prévus et disposés aléatoirement. Chaque emplacement est un mètre carré au centre duquel on sème un poquet de 5 glomérules le 23 avril 2001. Après la période de levée, les plantules sont démariées pour ne laisser qu'une plantule par emplacement.

Cinq plantes par population ont été choisies au hasard et chaque semaine, une marque au marqueur indélébile est effectuée sur la tige centrale de chaque plante au niveau de la dernière fleur ouverte, à partir du 17 juillet 2001. Au bout de 5 semaines, une plante sur deux, choisie par tirage aléatoire est traitée le 21 août 2001 à la dose de glyphosate généralement utilisée pour stériliser une jachère (300 l/ha).

Au moment de la récolte, on sépare les différents segments repérés par le marqueur en fonction de l'âge qu'ils avaient au moment du traitement. Les graines de chaque segment sont mises à part et leur capacité germinative est évaluée grâce à un test de germination avec stimulation préalable par flux d'eau tiède tel que décrit précédemment à l'issu duquel les logettes non germées sont disséquées (chapitre 3, partie Survie). Cette mesure nous renseigne sur le pourcentage de fleurs ayant produit une graine, dans chaque segment.

B. Résultats

1. Dynamique de floraison avant ou après une coupe

Les dynamiques de floraison ont été ajustées de façon satisfaisante (R^2 entre 0.94 et 1) dans tous les cas et pour chaque population : la dynamique de floraison depuis le semis, la dynamique de floraison en fonction du temps depuis la première coupe et la dynamique en fonction du temps depuis la deuxième coupe si celle-ci a lieu.

Selon le modèle linéaire (50), aucun effet de la population n'a été détecté par ces analyses. En revanche, les paramètres x0 et x50 varient s'il s'agit d'une première floraison ou d'une deuxième floraison (Figure 33). Les valeurs des paramètres moyens par traitement sont données dans le Tableau 11. Le paramètre b ne varie pas significativement (après transformation de variable pour homogénéiser les variances), ce qui se traduit graphiquement par le fait que les courbes semblent toutes simplement translatées sur l'axe des abscisses (Figure 33).

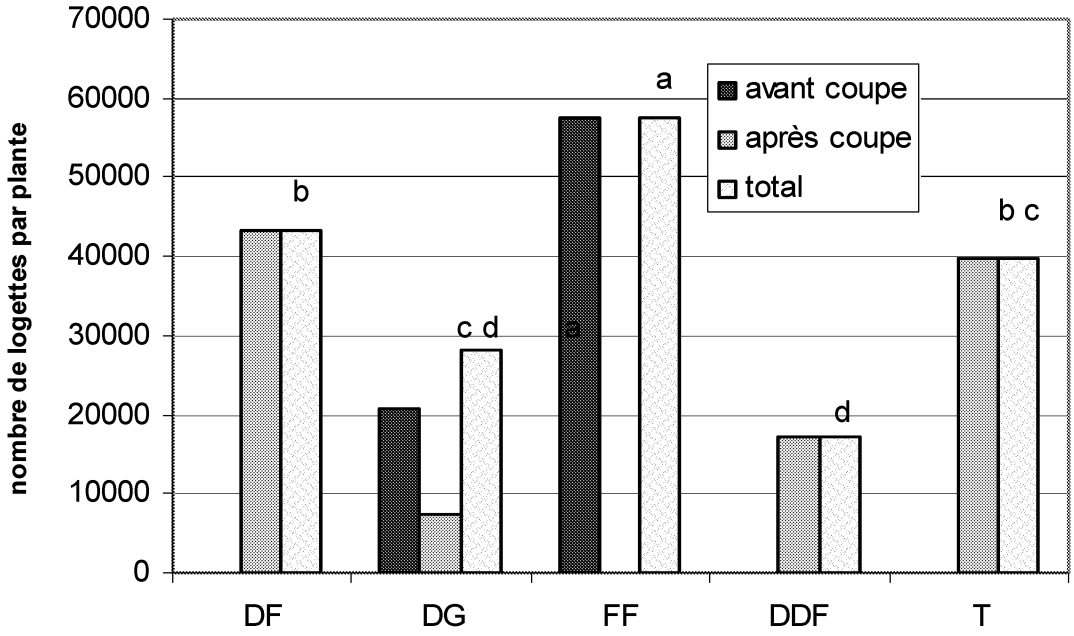


Figure 34 : Nombre de logettes en fonction de la modalité de coupe : en début de floraison (DF), en début de grenaison (DG), en fin de floraison (FF), en début de floraison et en début de deuxième floraison (DDF), et en l'absence de coupe (T). Les barres grises sont les logettes produites avant la coupe, les noires sont les logettes produites après la coupe et les claires sont les logettes totales. Les lettres représentent les groupes homogènes pour la production totale de logettes (test LSD).

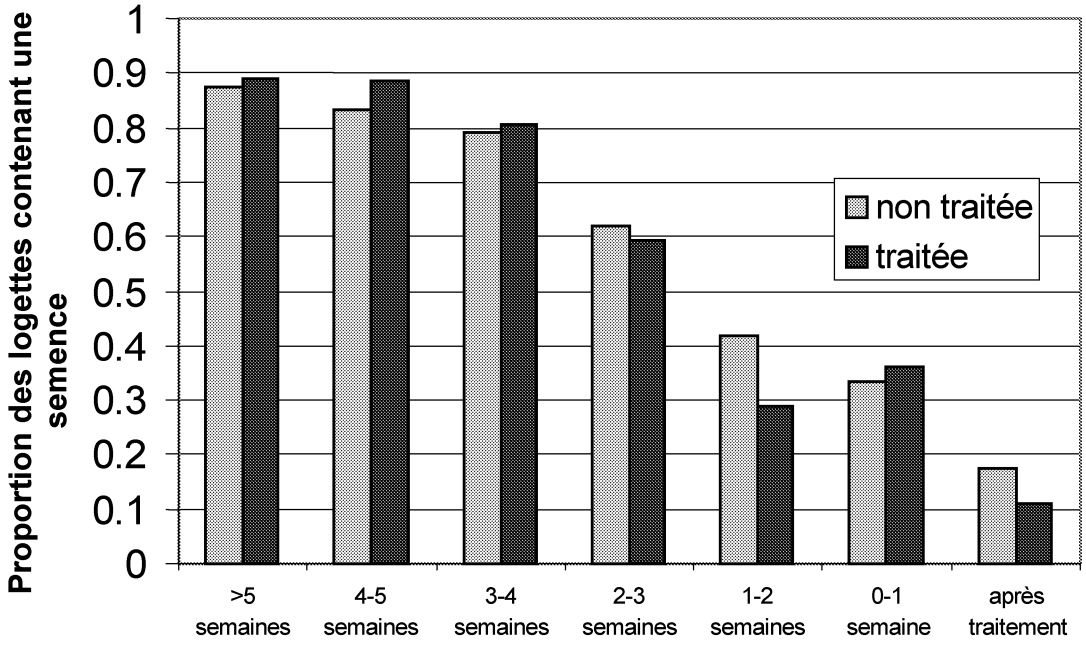


Figure 35 : évolution du taux de remplissage des logettes issues de différents segments repérés sur la tige principale des betteraves adventices en sol nu. Les repères donnent l'âge des semences au moment du traitement (en semaines).

2. Nombre de graines produites en fonction de la date de coupe

L'effet de la population n'est pas significatif sur la production de graines par plante. En revanche, le type de coupe qui est réalisé a un effet significatif ($F=13.00$, ddl=4, $P<0.0001$, $R^2=0.78$). Les plantes qui ont produit le plus de graines sont celles qui ont été coupées à la fin de la floraison (57645 logettes) puis les plantes coupées en début de floraison (42402), celles du témoin (40184), les plantes coupées en début de grenaison (28023) et les plantes coupées 2 fois en début de floraison (17738) (Figure 34).

3. Effet de la pulvérisation de glyphosate sur le taux de remplissage des logettes

Aucun effet du traitement sur le taux de remplissage de logettes n'a été détecté. On constate simplement une décroissance de ce taux au cours du temps, mais qui n'est pas liée au traitement puisqu'elle a lieu de la même façon pour les plantes traitées et non traitées (Figure 35).

C. Discussion

L'expérimentation sur la coupe des adventices a permis d'établir la dynamique de floraison après une coupe. Les plantes fleurissent plus vite après une coupe que lors de leur première floraison, ce qui montre qu'elles sont relativement peu affectées par la coupe. Au contraire, elles semblent reprendre tout de suite leur croissance, sans période de transition. La production n'est pas affectée si la coupe est très tardive (fin de floraison). On notera que les productions de semences sur les plantes coupées en fin de floraison sont plus importantes que celles des plantes laissées à mûrir sur le terrain, vraisemblablement à cause de pertes de graines avant ou au moment de la récolte. On doit donc en conclure que T = FF et que l'effet d'une coupe précoce (DF) est significatif, contrairement à ce qui apparaît dans la Figure 34, mais il est plus faible que pour les deux autres traitements. Les traitements les plus intéressants pour limiter la production de semences par les betteraves adventices sont donc de couper deux fois, ou de couper les plantes juste au moment où elles commencent à mûrir. Ce dernier cas est la date la plus tardive sans que les plantes n'aient encore produit de graine viable. Le faible effet d'une unique coupe faite précocement était prévisible compte tenu de l'utilisation de la coupe (ou écimage) lors de la production de semences de betteraves cultivées par les multiplicateurs : les plantes porte-graines sont coupées de façon assez précoce, non pas pour ralentir leur croissance, mais parce que la coupe leur permet de développer plus de rameaux reproducteurs et de fleurir de façon plus homogène (Nardi & Bador, 1993). Cet essai sur la coupe a surtout permis d'étudier la reprise de la floraison après une coupe et la production de graines en fonction de la date de la coupe.

L'essai sur le taux de remplissage des logettes en fonction du temps entre l'ouverture de la fleur et le traitement herbicide n'a pas révélé de différence entre des plantes traitées et de plantes non traitées, quel que soit le fragment de rameau observé, et ceci bien que nous ayons observé une mortalité un peu plus précoce des plantes traitées. Le glyphosate n'a donc pas de véritable effet stérilisateur à ce stade mais il peut simplement induire une diminution de la croissance. Dans notre cas, comme les marquages ont commencé plusieurs semaines après le début de la floraison, les plantes étaient de toute façon en fin de floraison pour les derniers segments, le taux de remplissage des semences a diminué dans les deux cas d'un facteur 8.

IV. Écriture complète du module de croissance des plantes

Si l'architecture du module de croissance et de reproduction des plantes a déjà été proposée dans le chapitre 2, nous n'avions alors pas les équations pour développer entièrement la croissance des betteraves adventices, et encore moins pour évaluer celle des betteraves traînantes. Nous nous proposons ici de reprendre les étapes de ce module et d'en achever la construction avec les données que nous venons d'obtenir.

A. Montaison

1. Estimation des montées potentielles

Pour les traînantes, nous pouvons désormais confirmer que le nombre de montées potentielles MP_{pt} sur la parcelle p est égal au nombre de traînantes PL_{pt}.

$MP_{pt}=PL_{pt}$

Pour les hybrides : $MP_{ph}=PL_{ph}$.

Pour les betteraves cultivées, si les conditions sont vernalisantes : $MP_{pc}= PL_{pc} \cdot \tau Vern.$

sinon : $MP_{pc} =0$ (voir Chapitre 2 III.A.2.a)

Pour les adventices, le nombre de montées potentielles MP_{pa} est égal au nombre de plantes PL_{pa} multiplié par un coefficient de réduction αm_c qui dépend de la culture :

$MP_{pa}=PL_{pa} \cdot \alpha m_c$

α_c est la moyenne pour chaque culture des coefficients obtenus dans les expérimentations 2002 et 2003 présentées ci-dessus. Pour le blé, par exemple, $\alpha m_c = (0.35 + 0.125)/2 = 0.238$.

2. Dynamique de montaison

La dynamique de montaison des traînantes n'est pas évaluée, le modèle repère simplement la somme de degrés jours depuis la récolte de la betterave précédente (base 3,5°C) et à la date correspondant à $DJM_{tr\ c}$ °Cj, l'ensemble des traînantes est considéré comme monté dans la culture c :

si $sdj_j < DJM_{tr\ c}$ alors $DynMont_{c\ a}(sdj_j) = 0$ sinon $DynMont_{c\ a}(sdj_j) = 1$

- $DJM_{tr\ c}$ vaut 1134°Cj en sol nu (II.C.2).
- Dans les autres cultures, $DJM_{tr\ c} = DJM_{tr\ solnu} \cdot \alpha dm_c$

avec αdm_c le coefficient multiplicatif obtenu au cours des expérimentations (0.9 dans le blé par exemple).

Cette simplification ne pose pas de problème pour l'évaluation des effets des systèmes de culture compte tenu de la période de l'année à laquelle elle correspond : au mois de mars-avril, aucune opération spécifique des montées n'est réalisée donc la connaissance précise du taux de plantes montées chaque jour est moins importante que pour les périodes ultérieures.

Pour les adventices dans une culture c, le taux de montées cumulé en fonction de la somme de degrés jours depuis le semis est calculé avec les paramètres obtenus dans les expérimentations :

si $sdj_j < x_0$ alors $DynMont_{c\ a}(sdj_j) = 0$ sinon $DynMont_{c\ a}(sdj_j) = 1 - \exp^{-\ln 2 \cdot \left(\frac{sdj_j - x_{0c}}{x_{50c} - x_{0c}} \right)^{b_c}}$

avec $x_{0c} = x_{0solnu} \cdot \beta dm_c$, la valeur du x_0 est la valeur x_{0solnu} en sol nu (459°Cj) multipliée par le coefficient de multiplication de la culture c dans laquelle se trouvent les plantes.

Pour x_{50} et b : $x_{50c} = x_{50sn}$; $b_c = b_{sn}$ les valeurs sont identiques à celles du sol nu.

La dynamique de montaison concernant les betteraves cultivées est exprimée dans le chapitre 2.III.A.2.b.

On peut alors calculer le nombre de montées adventices journalières :

$MJ_{j\ p\ tp} = [DynMont_{c\ tp}(sdj_j) - DynMont_{c\ tp}(sdj_{j-1})] \times MP_{p\ tp}$

Tableau 12 : Valeurs des paramètres $x_{50sol\ nu}$ et δ_c permettant de déterminer le paramètre x_{50} de la dynamique de floraison dans toutes les cultures testées. Les données marquées par une étoile sont les moyennes des deux années.

$x_{50sol\ nu}$	$\delta_{raygras}$	$\delta_{maïs}$	$\delta_{betterave}$	δ_{pois}	δ_{ble}	δ_{orge}	$\delta_{jachère}$
1136* °Cj	1.23	1.119	0.86	0.81*	0.96	0.90	0.92

B. Floraison

1. Début de floraison de chaque plante

Pour le cumul de plantes en fleurs $DynFlo_{c\,tp}(sdj_j)$ des plantes de type tp dans la culture c en fonction des degrés jours depuis le semis, pour les adventices et les traînantes l'équation a la même forme :

si $sdj_j < x_0$ alors $DynFlo_{c\,tp}(sdj_j) = 0$ sinon $$DynFlo_{c\,tp}(sdj_j) = 1 - \exp^{-\ln 2 \cdot \left(\frac{sdj_j - x_{0c\,tp}}{x_{50c} - x_{0c\,tp}} \right)^{b_{c\,tp}}} \quad (52)$$

- $x_{50c} = x_{50sol\,nu} \cdot \delta_c$

x_{50c} est la valeur moyenne $x_{50solnu}$ en sol nu multipliée par le coefficient δ_c pour la culture c dans laquelle se trouvent les plantes. Pour déterminer ces paramètres, nous devons reprendre les données de l'expérimentation 2003 (II) pour déterminer δ_c dans cette expérimentation puis calculer les moyennes des δ_c par culture. Les valeurs du $x_{50solnu}$ et du δ_c sont données dans le Tableau 12.

- x_0 est identique pour chaque type de plante à la valeur moyenne :

$x_{0c\,tp} = x_{0solnu\,tp}$ ce qui correspond pour les adventices à (710+799)/2 = 754.5 °Cj et pour les traînantes à 1099 °Cj

- Pour b, la valeur ne dépend ni du type de plante ni de l'environnement de croissance, ni de la densité en betteraves adventices $b_{c\,tp} = b_{sn\,a}$

Le nombre de plantes ayant commencé à fleurir le jour j $FJ_{j\,p\,tp}$ peut être calculé :

$FJ_{j\,p\,tp} = [DynFlo_{tp}(sdj_j) - DynFlo_{tp}(sdj_{j-1})] \times MP_{p\,tp}$

Si une coupe ou un broyage a été réalisé, la dynamique de floraison est calculée avec les nouveaux paramètres $DynFlo_{tp}(sdj_j - sdj_{coupe})$ (paramètres obtenus d'après le Tableau 11) :

$x_{0coupe} = x_{0c\,tp} \cdot 0.16$

$x_{50coupe1} = x_{50c\,tp} \cdot 0.43$ et $x_{50coupe2} = x_{50c\,tp} \cdot 0.53$

2. Dynamique d'ouverture des fleurs d'une plante

Le nombre de fleurs ouvertes le jour j $FLO_{c\,tp}$ sur une plante est définie par :

$$FLO_{c\,tp}(sdj_j - sdj_i) = MaxFleurs_{c\,d} \cdot \left(1 - \exp^{-\ln 2 \cdot \left(\frac{sdj_j - sdj_{DF}}{x_{50}} \right)^b} \right) - MaxFleurs_{c\,d} \cdot \left(1 - \exp^{-\ln 2 \cdot \left(\frac{sdj_{j-1} - sdj_{DF}}{x_{50}} \right)^b} \right)$$

sdj_{DF} est la somme de degrés jours au moment du début de floraison de la plante. x_{50} et b les paramètres moyens établis dans les expérimentations précédentes et $MaxFleurs_c$ est le nombre maximal de fleurs sur la plante dans la culture c, c'est à dire le nombre de fleurs

potentielles estimé lors des expérimentations précédentes. $MaxFleurs_c$ n'est pas influencé par le type de plante et vaut en sol nu en moyenne : 32 473 fleurs par plante. Il dépend en revanche de la densité en betteraves et de la culture :

$$MaxFleurs_{c\,d} = MaxFleurs_{solnu\,1} \cdot \gamma_c \cdot \gamma'_d$$

γ_c étant le coefficient multiplicateur lié au type de plante et à la culture considérée et déterminé dans les expérimentations précédemment décrites, γ'_d est le coefficient de réduction du nombre de fleurs potentielles en fonction de la densité en betteraves, il est équivalent au coefficient de réduction du nombre de graines mesuré précédemment : γ'_d peut être estimé d'après « I.results ». $\gamma'_d = 1/(1+a \cdot d^b)$ avec a=0.0272 et b=0.7448. d est la densité en betteraves par m².

Le nombre de fleurs ouvertes $Fleurs_{p\,c\,tp}(j)$ chaque jour sur la parcelle p dans la culture c sur les plantes de type tp peut donc être calculé :

$$Fleurs_{p\,c\,tp}(j) = \sum_{i=iniFlo}^{j} \left[\left(FLO_{c\,tp}(sdj_j - sdj_i) - FLO_{c\,tp}(sdj_{j-1} - sdj_i) \right) \cdot FJ_{i\,p\,tp} \right]$$

C. Production de pollen

Nous avons vu que la production de pollen par fleur est dépendante de la culture et du type de plante. Néanmoins, l'effet du type de plante est pris en compte lorsque le modèle simule la diminution du nombre de fleurs potentielles liée au génotype. Il faut donc simplement relier le nombre de fleurs potentielles à la culture :

Le nombre de fleurs pollinisatrices de type tp et de génotype Gen_i, doit être calculé en fonction de la culture :

$$FPOL_{p\,c\,tp} \cdot FPOL_{p\,c\,tp}(Gen_i) = (Fleurs_{p,c,tp} \cdot Fleurs_{p\,c\,tp}(Gen_i)) \cdot PRP(Gen_i) \cdot \rho_{tp} \cdot \rho'_{c\,tp}$$

avec $PRP(Gen_i)$ la production relative de pollen des fleurs de génotype Gen_i, qui est calculée en fonction des gènes de restauration comme indiqué dans le chapitre1-I-B-3. ρ_{tp} est la réduction de la production de pollen pour le type tp en sol nu par rapport à la production moyenne de pollen par une adventice en sol nu. $\rho'_{c\,tp}$ est la réduction de production de pollen liée à la culture c pour les plantes de type tp (les valeurs des paramètres ont été mesurés dans les expérimentations précédemment décrites), pour une betterave traînante en blé, par exemple, ρ_{tp}= 0.031 et $\rho'_{c\,tp}$ =1.419.

- le nombre total de fleurs pollinisatrices pour le type tp est $FPOL_{p\,tp}$, la somme des nombres de fleurs pollinisatrices de chaque génotype :

$$FPOL_{p\,c\,tp} = \sum_i FPOL_{p\,c\,tp} \times FPOL_{p\,c\,tp}(Gen_i)$$

Tableau 13 : Valeurs des coefficients multiplicatifs à appliquer sur le taux de développement des fleurs pour chaque type de plante et chaque culture. La valeur de référence à multiplier est $TD_{solnu\ a} = 0.51$.

	σ_{tp}	$\sigma'_{betterave\ tp}$	$\sigma'_{blé\ tp}$	$\sigma'_{orge\ tp}$	$\sigma'_{pois\ tp}$	$\sigma'_{jachère\ tp}$
traînantes	0.84	-	0.78	0.77	0.60	0.33
adventices	1	1.12	0.16	0	0.03	0

et les proportions génotypiques des fleurs pollinisatrices pour chaque génotype Gen_i :

$$FPOL_{p\,c\,tp}(Gen_i) = \frac{FPOL_{p\,c\,tp}(Gen_i) \cdot \mathrm{FPOL}_{\mathrm{p\,c\,tp}}}{\mathrm{FPOL}_{\mathrm{p\,c\,tp}}} \quad (53)$$

D. Production de graines

Le calcul des fleurs productrices est simplement effectué en multipliant les fleurs fécondées par la probabilité de développement d'une fleur dans la culture pour chaque type de plante :

$\mathrm{FPR}_{\mathrm{p\,c\,tp}} = \mathrm{FF}_{\mathrm{p\,c\,tp}} \cdot \mathrm{TD}_{\mathrm{c\,tp\,d}} \cdot \mathrm{TD'}_{\mathrm{d}}$

$TD_{c,tp}$ est le taux de développement en graine des fleurs issues de plantes de type tp dans la culture c, TD'_d est la réduction du taux de développement des fleurs en graines due à la densité de plantes de betterave.

$TD_{c\,tp}$ doit être calculé à partir des mesures au cours des expérimentations précédentes :

$TD_{c\,tp} = TD_{solnu\,a} \cdot \sigma_{tp} \cdot \sigma'_{c\,tp}$

σ_{tp} est le coefficient multiplicatif pour obtenir la valeur pour chaque type de plant en sol nu, $\sigma'_{c\,tp}$ est le coefficient multiplicatif pour chaque type dans la culture. Les valeurs sont données dans le Tableau 13.

Comme nous n'avons pas démontré d'effet de l'application de glyphosate sur le taux de remplissage des graines, celle-ci n'est pas prise en compte dans ce dernier calcul.

V. Conclusion

La compétition qui s'exerce entre une culture et ses adventices est un phénomène complexe à étudier et à expliquer. De nombreux modèles tentent de la prévoir en tenant compte des surfaces foliaires, des hauteurs des plantes, des dates de semis respectives, mais ces modèles nécessitent une grande connaissance des plantes étudiées, de leur architecture et des étapes de leur croissance. Les connaissances actuelles sur la betterave adventices sont bien trop pauvres pour envisager un tel modèle. En outre, les effets de compétition que nous cherchons à prendre en compte sont uniquement ceux qui concernent l'évolution génétique et démographique des populations, sans nécessité de caractériser l'architecture des plantes.

Au cours de nos expérimentations, nous avons pu faire une première approche de l'impact de la culture sur la croissance des betteraves adventices et traînantes. Sans élucider les boîtes noires où se régissent les relations entre culture et adventices, nous avons cependant pu affecter aux diverses cultures des coefficients indiquant leur effet sur chaque paramètre de la croissance des betteraves. Nous pouvons ainsi tenir compte de l'environnement de croissance des plantes et donc suivre les plantes qui poussent dans toutes les parcelles chaque année et non pas seulement des plantes en culture de betterave. Les expérimentations ont permis de caractériser séparément les étapes du cycle de développement des adventices mais aussi des traînantes et de traduire ces étapes sous formes d'équations extrapolables à d'autres situations.

Les paramètres ont cependant été obtenus sur peu de populations de betteraves adventices. Dans les rares cas où l'effet population a été testé, il a révélé des différences qui sont souvent interprétées comme des différences d'adaptation au milieu : les précocités de montaison et de floraison, variables selon la population, sont révélatrices selon Vigouroux (2000) de l'âge de la population. Pour prendre en compte l'effet population, le modèle aurait donc besoin d'une caractérisation des facteurs génétiques qui influencent la précocité de floraison, ceux-ci seraient suivis comme les autres gènes pris en compte actuellement.

Avec les résultats présentés dans ce chapitre, nous avons pu boucler le cycle de développement des betteraves jusqu'au retour au stade « graines ». Le modèle peut maintenant être programmé et utilisé pour effectuer des simulations dans d'autres cas que ceux suivis en expérimentations.

CHAPITRE 5
EXEMPLES D'APPLICATIONS DU MODÈLE

Tableau 14 : Architecture du programme et détails des différents modules.

Module	Taille (lignes de programme)	Fonctions	Caractéristiques
GeneSysb.cpp	1473	Programme principal	déroulement du cycle de vie des betteraves chaque année sur chaque parcelle
evolutionstock.cpp	33	fonctions d'évolution du stock semencier	- mortalité des semences - germination - mélange des horizons lors d'un travail du sol
fonctiondebase.cpp	245	Fonctions fondamentales au déroulement du programme	égalité, somme, soustraction de populations
lecturevar.cpp	216	lecture des variables d'entrée	lecture - du fichier variables d'entrée, - des fichiers météo, - du stock initial
leveecroissance.cpp	272	fonctions qui régissent la croissance pré-levée des plantes	- calcul du trajet moyen et de la mortalité sous motte - taux de plantules qui peuvent atteindre la surface
montaisonfloraison.cpp	349	fonctions de la reproduction des betteraves	- taux et dynamique de montaison - dynamique de floraison - calcul des fleurs pollinisatrices et réceptrices - calcul du nuage pollinique - calcul des proportions génotypiques des descendants produits
operationsculturales.cpp	97	effet des opérations culturales	calcul de la mortalité associée à chaque type d'opération.

EXEMPLES D'APPLICATIONS DU MODELE

Le modèle, décrit et paramétré dans les chapitres précédents, doit ensuite être traduit en un programme qui permettra de réaliser des simulations. La programmation a été réalisée en langage C sur le logiciel BorlandC++© (Borland international, Inc, version 5.02). La première version développée est une forme sans interface dont les fichiers de variables d'entrée et de sortie sont des fichiers texte. Le programme de calcul des échanges de pollen entre parcelles a été repris du programme de GENESYS-COLZA en modifiant l'équation de dispersion du pollen, remplacée par celle pour la betterave (chapitre 2 IV.A). Les autres étapes de la simulation ont été entièrement programmées au cours de la thèse (Tableau 14).

Dans ce chapitre nous allons voir quelques exemples choisis des possibilités d'utilisation de GENESYS-BETTERAVE. En premier lieu, nous prendrons un parcellaire théorique très simple, à six parcelles, dans lequel les échanges entre cultures de betteraves peuvent être observés facilement. L'objectif en est d'illustrer le déroulement des différentes étapes du modèle. Ensuite, nous pourrons complexifier l'échelle spatiale et temporelle afin de comparer l'impact de systèmes de cultures contrastés sur une petite région agricole. Cet exemple se rapproche de la future utilisation pratique du modèle.

L'utilisation du modèle n'étant pas l'objectif de ce travail, les simulations ont été réduites à quelques cas particuliers. Nous avons ainsi choisi de faire varier les pratiques de gestion des betteraves adventices dans les parcelles de betteraves transgéniques parce que ce sont ces éléments de gestion qui vont être la question principale à laquelle devra répondre le modèle. Pour les cultures de betterave sucrières, l'arrachage est une intervention importante car très coûteuse pour l'agriculteur, aussi bien en temps qu'en argent. La coexistence entre variétés transgéniques et variétés classiques pose une autre question : si un agriculteur décide de ne pas utiliser de betteraves sucrières transgéniques pour ne pas risquer de voir apparaître des betteraves adventices transgéniques dans ses parcelles, ne risque-t-il pas de recevoir du pollen de betteraves adventices d'autres parcelles ? Là encore, les simulations devront mettre en évidence les situations dangereuses pour la parcelle mais aussi pour les parcelles voisines.

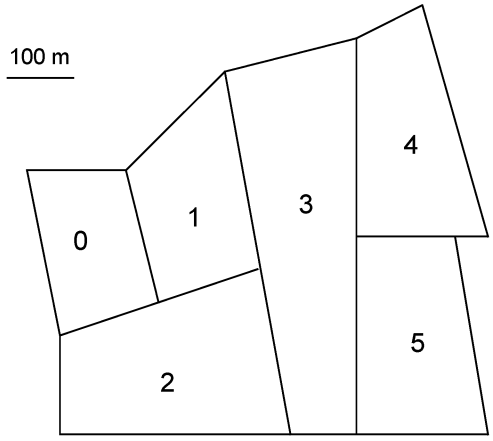


Figure 36 : Plan du parcellaire théorique de six parcelles utilisé pour la première simulation.

Tableau 15 : Résumé des itinéraires techniques dans les quatre cultures de la rotation. Les dates sont données en jours calendaires

	Date de semis	Dates et types de travaux du sol : 1 = labour 30cm, 3 = travail superficiel	Date et mortalité (%) liée aux herbicides * si l'efficacité dépend du génotype	Date-types d'arrachages et efficacités (%) coupe= tiges coupées et laissées, exp=tiges exportées	Date de récolte	Montées vernalisées	Montées annuelles	Origine du transgène
Betterave classique	95	85-1 95-3	98-0 116-0 130-0 195-0 212-0	190-coupe-95 210-exp-95	280	0.74 ‰	0.49 ‰	-
Betterave GM	95	85-1 95-3	98-95* 116-95* 130-95* 195-95*	190-coupe-95 210-exp-95 ou 200-coupe-95	280	0.74 ‰	0.49 ‰	Mat
Blé d'hiver	300	290-1 300-3	305-95 75-95		200	-	-	-
Pois de printemps	80		70-95 100-95		180	-	-	-

I. Parcellaire théorique à six parcelles

A. Descriptif des variables d'entrée

1. Parcellaire et climat

Le parcellaire utilisé est un parcellaire très simple (Figure 36), sur lequel les simulations peuvent être réalisées rapidement pour vérifier la cohérence du modèle.

Un seul fichier climatique contenant température aérienne et pluviométrie ainsi que températures et humidités de tous les horizons du sol, est utilisé en boucle pour chaque année. Il s'agit d'un fichier obtenu à Laon (Garnier, comm. pers.)

2. Rotations et itinéraires techniques

La rotation simulée, identique dans chacune des parcelles, fait partie des rotations les plus fréquemment réalisées dans les cultures de betteraves :

Betterave/Blé/Betterave/Pois/Blé (7ème rotation par ordre de fréquence en France d'après ITB, 1996).

Pour chaque parcelle, la rotation commence à une culture différente. On simule donc :

- Parcelle 0 : Betterave/Blé/Betterave/Pois/Blé
- Parcelle 1 : Blé/Betterave/Pois/Blé/Betterave
- Parcelle 2 : Betterave/Pois/Blé/Betterave/Blé
- Parcelle 3 : Pois/Blé/Betterave/Blé/Betterave
- Parcelle 4 : Blé/Betterave/Blé/Betterave/Pois
- Parcelle 5 : Betterave/Blé/Betterave/Pois/Blé

L'emplacement des variétés de betterave transgéniques dépend de la simulation (3). Les cultures de betterave transgénique sont d'une variété de betterave transgénique hétérozygote pour le transgène de résistance à un herbicide. Quatre applications de cet herbicide sont réalisées chaque année (Tableau 15). Le transgène est apporté par le porte graine pendant la production de semences, ce qui implique que les hybrides accidentels sont transgéniques.

Dans chaque parcelle, le stock semencier initial est vide.

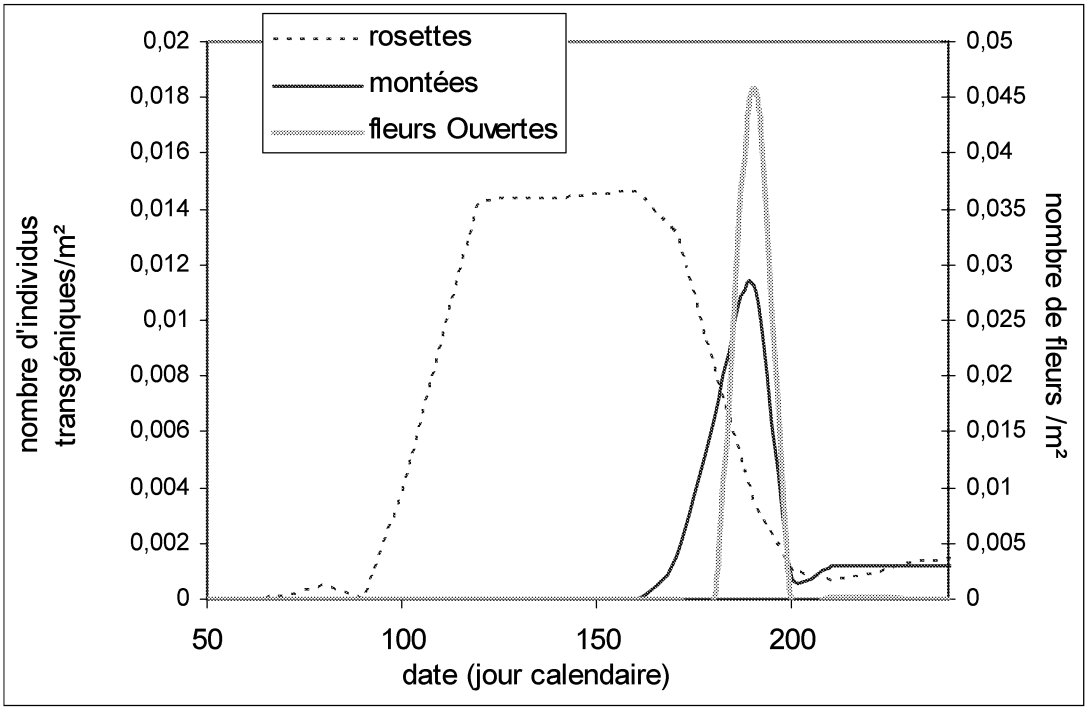


Figure 37 : Evolution des nombres de plantes adventices à l'état de rosette et de montées et des nombres de fleurs en moyenne par m² dans la parcelle 5 la sixième année. Cette parcelle est cultivée en betterave transgénique pour la troisième fois et réalise chaque année un arrachage des montées le jour 200.

3. Variations entre les systèmes de culture testés

Nous allons envisager trois situations différentes selon la gestion des cultures transgéniques sur cette petite région (Tableau 15) :

- seule la parcelle 5 est cultivée avec une variété de betterave transgénique. Les autres parcelles sont cultivées avec des variétés classiques. Aussi bien en betterave transgénique qu'en betterave classique, il y a deux arrachages manuels au cours de l'été aux jours 190 et 210, avec une efficacité de 95 % (95 % des montées sont arrachées) avec coupe des tiges qui sont laissées sur la parcelle lors du premier arrachage et exportation des montées arrachée lors du deuxième passage.
- Seule la parcelle 5 est en betterave transgénique mais un seul arrachage des montées est réalisé. Les betteraves classiques subissent toujours deux arrachages manuels aux jours 190 et 210, avec une efficacité de 95 %.
- Seule la parcelle 5 est en betterave transgénique mais l'arrachage des montées n'est pas fait. En revanche, il y a toujours deux arrachages en betterave classique.

4. Variables de sortie analysées

Pour comparer ces situations, nous avons observé d'une part les nombres de rosettes, de montées et de fleurs transgéniques par m² moyens de chaque parcelle au cours du temps, et d'autre le nombre de semences transgéniques à la fin de l'année par m² moyen du stock semencier. Sont considérées comme transgéniques les individus de génotype Aa ou AA, sans distinction de l'homozygotie ou de l'hétérozygotie du transgène.

B. Suivis de l'infestation en fonction de la gestion des montées

1. Evolution dans la parcelle cultivée en betterave transgénique

Le modèle simule dans chacune des parcelles l'apparition des plantes, leur montaison, leur floraison... Les étapes principales sont visibles sur la Figure 37 qui est le résultat de la simulation observé pendant la sixième année dans la parcelle qui est cultivée en betteraves transgéniques et gère les montées par un arrachage manuel. Les nombres de plantes sont les nombres moyens par m². On observe une première vague de levée qui est vraisemblablement liée au travail du sol. Les plantules sont détruites ensuite. Une deuxième phase de levée beaucoup plus importante a lieu autour du jour 100, suite au semis. A partir du jour 160, les premières montées apparaissent, s'accompagnant d'une diminution du nombre de rosettes puisque les plantes changent alors de catégorie. La montaison est stoppée, comme la floraison, par l'arrachage réalisé le jour 200. Avec ce graphique, on peut suivre les principales étapes du développement des betteraves adventices dans un champ de betteraves sucrières.

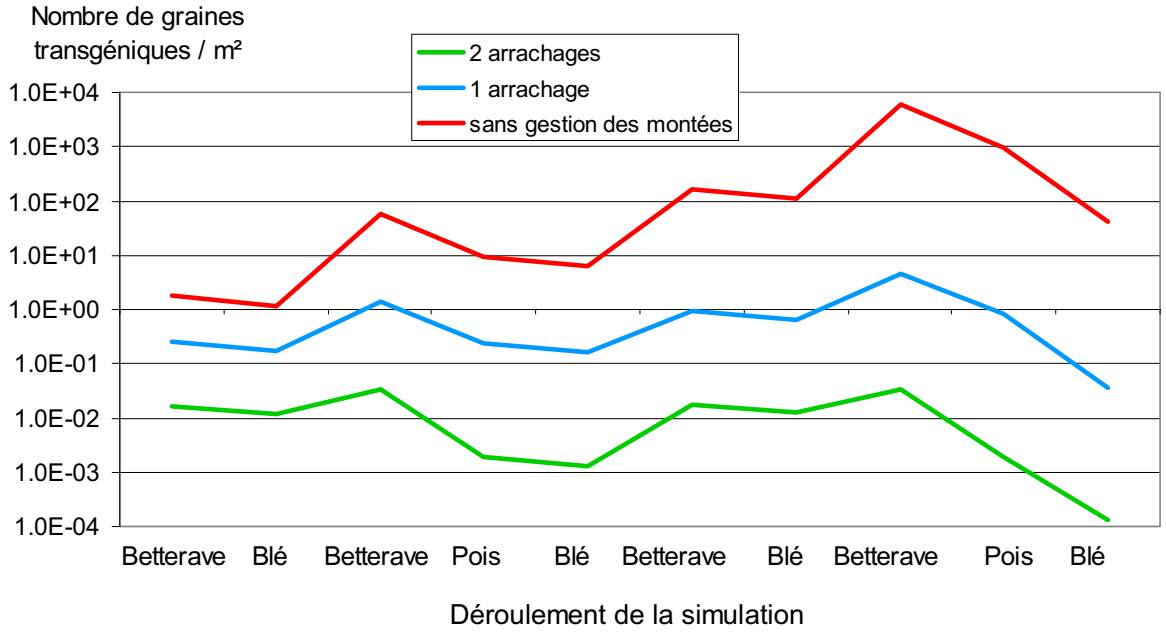


Figure 38 : Evolution du stock semencier dans la parcelle 5 qui est cultivée en betterave transgénique. Le niveau d'infestation du stock est donné en nombre moyen de graines transgéniques par m², sur l'ensemble des horizons à la fin de l'année (la culture de l'année est donnée en abscisse). Le suivi est réalisé dans trois conditions de gestion des montées dans cette parcelle.

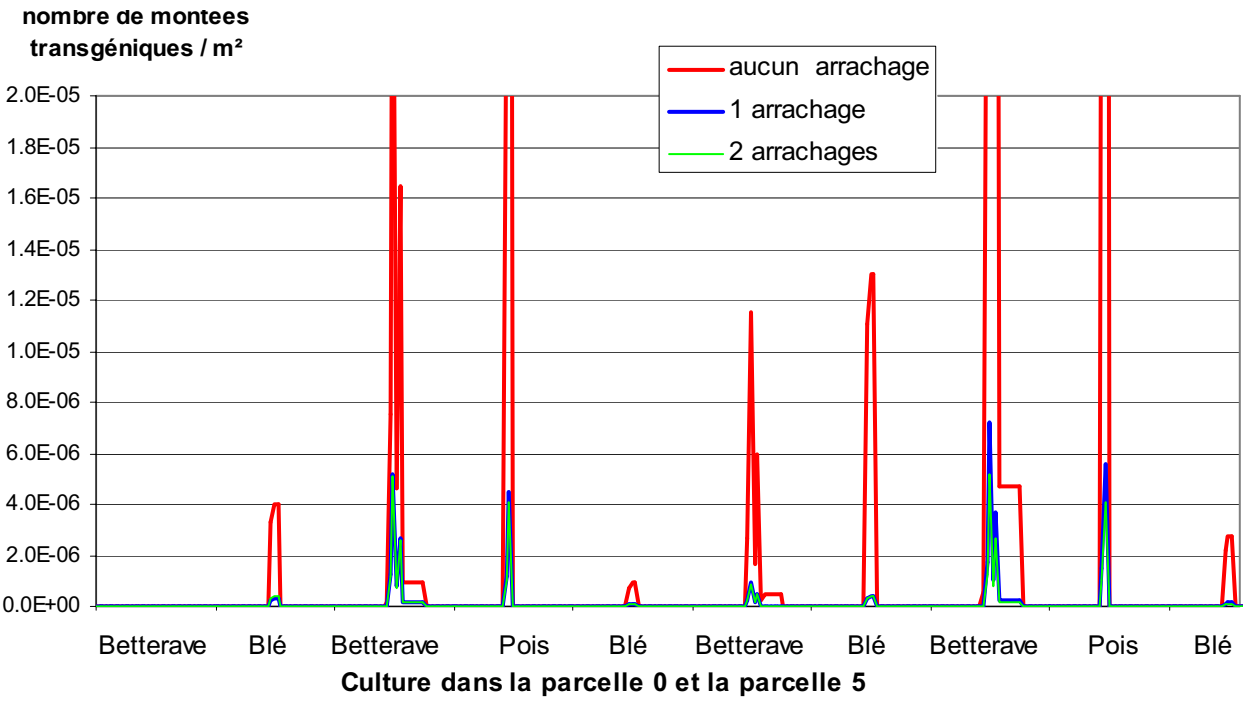


Figure 39 : Nombre de betteraves montées transgéniques/m² sur la parcelle 0 chaque jour en fonction de la gestion de la parcelle 5 cultivée en betteraves transgéniques les mêmes années que celles où la parcelle 0 est cultivée en betterave classique.

Les suivis à plus long terme peut-être réalisé sur la variation du nombre de semences transgéniques au cours des années. Cette évolution est représentée dans la Figure 38 pour la parcelle 5 en fonction de la gestion des montées sur cette parcelle. Le stock est le stock à la fin de l'année, la culture de l'année est notée sur le graphe. On constate plusieurs pics juste après les cultures de betterave, confirmant que cet environnement est privilégié pour la production de graines de betteraves adventices même lorsque les montées sont arrachées par deux fois. De même, le blé d'hiver diminue un peu le stock mais moins que le pois de printemps. Cette dernière observation peut résulter de deux éléments : d'une part le pois que nous avons choisi est semé au printemps donc pendant la période où la levée des adventices est maximum (chapitre 3) mais, d'autre part, cette culture ne permet pas aux plantes de produire des graines car elle est récoltée trop tôt pour les betteraves (voir chapitre 4). Ces observations sont donc cohérentes avec ce qui pouvait être attendu au vu des expérimentations.

Le graphique montre aussi l'importance de poursuivre les pratiques de désherbage des montées pour éviter d'atteindre rapidement des situations critiques.

2. Evolution des populations dans les autres parcelles

Dans ce cas où seule la parcelle 5 est cultivée avec une variété transgénique, on constate l'apparition de betteraves transgéniques dans toutes les parcelles, mais principalement dans la parcelle 0, cultivée en betterave la même année que la parcelle 5. Si on observe plus précisément l'évolution de la population de plantes transgéniques dans cette parcelle (Figure 39), on peut constater que les betteraves transgéniques apparaissent surtout les années qui suivent la culture de betterave et, en particulier, dans le pois de printemps. Cette observation peut s'expliquer par les résultats d'expérimentations (chapitre 4) dans lesquelles nous avons montré que le pois exerce une compétition moins forte et réduit moins le nombre de plantes qui survivent. L'infestation dans cette culture peut atteindre 7 adventices transgéniques à l'hectare dès la troisième année de la rotation alors qu'aucune betterave sucrière transgénique n'a été cultivée sur la parcelle.

La Figure 39 montre également l'importance de la gestion des montées dans la parcelle où des betteraves transgéniques sont cultivées vis à vis des autres parcelles de la région. En effet, l'absence d'arrachage manuel dans la betterave transgénique fait augmenter considérablement l'infestation de la parcelle 0 par des adventices transgéniques alors que la parcelle 0 subit régulièrement des arrachages manuels. Cependant, il est à noter qu'il n'y a pratiquement pas de différence entre une gestion des montées par un arrachage à une date intermédiaire ou par deux arrachages aux mêmes dates que dans les parcelles en betterave classique. Il est donc possible de remplacer le double arrachage manuel très coûteux par un simple arrachage à une date bien choisie. Pour expliquer ce phénomène, nous avons observé un autre type de variable de sortie du modèle : le nombre de fleurs ouvertes quotidiennement par m² dans chaque parcelle.

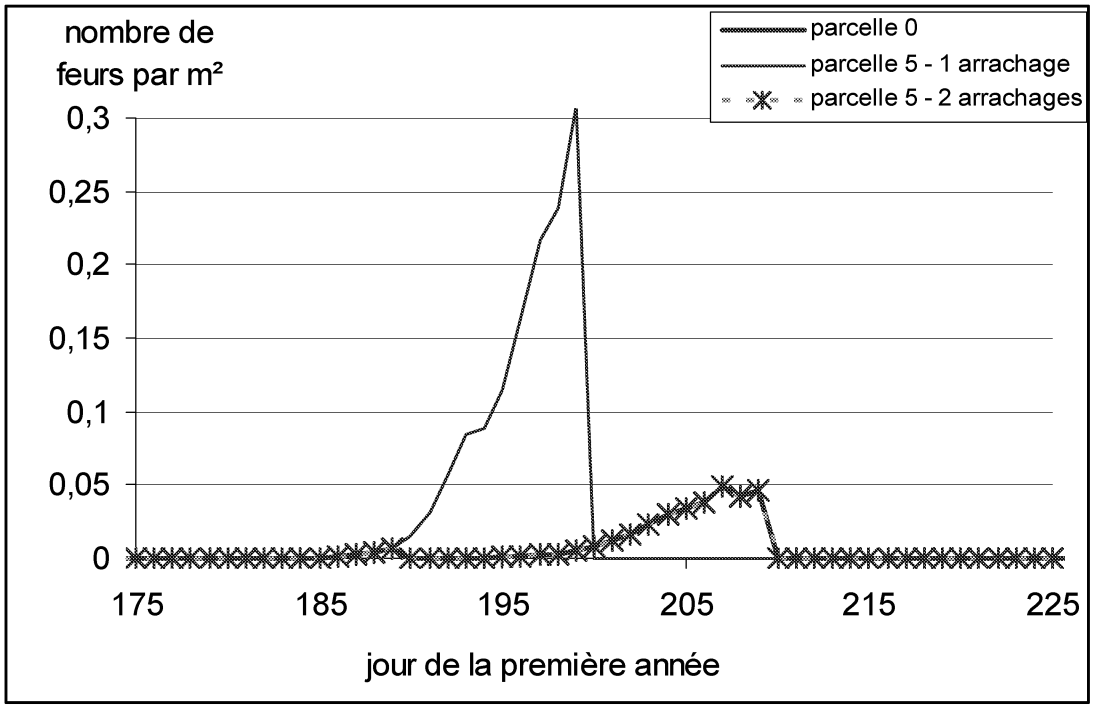


Figure 40 : Evolution des nombres de fleurs ouvertes par m² moyen chaque jour dans deux parcelles cultivées en betterave : parcelle 0 en betterave classique et parcelle 5 en betterave transgénique. Dans la parcelle 5, les montées sont arrachées deux fois comme dans la parcelle 0, les jours 190 et 210 ou une fois le jour 200.

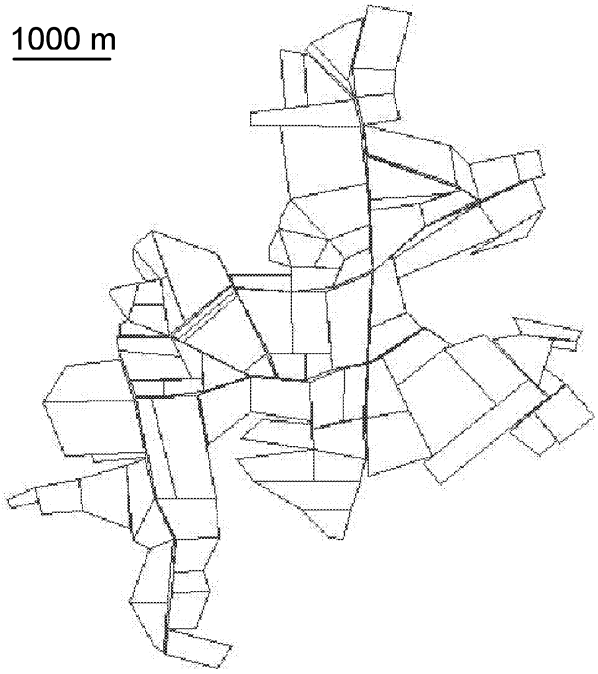


Figure 41 : Schéma du parcellaire utilisé pour les simulations à l'échelle de la petite région agricole.

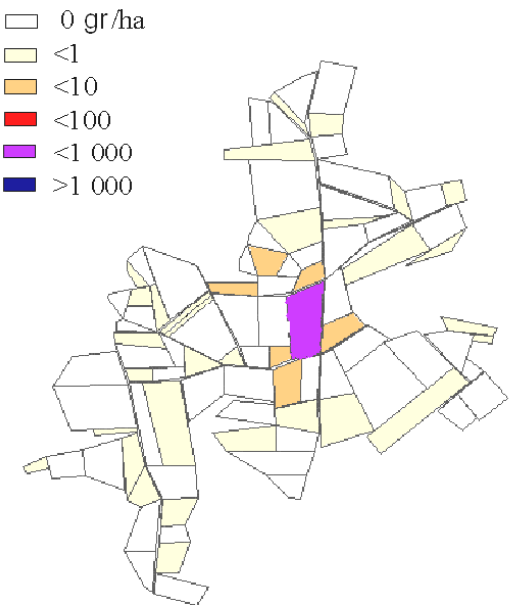
En comparant les floraisons dans les parcelles 0 et 5 dans les deux cas de gestion de la parcelle 5 (avec 1 ou 2 arrachages), on constate que le double arrachage synchrone dans les deux parcelles synchronise les périodes de floraison des deux parcelles (Figure 40). Par contre, lorsque l'arrachage unique dans la parcelle transgénique est décalé par rapport à la parcelle 0 cultivée en betterave classique (Figure 40), même si la floraison dans la parcelle 5 est plus abondante, elle n'est plus synchronisée avec la parcelle 0. Par conséquent, les risques d'échanges de pollen transgénique sont moindres.

C. Discussion

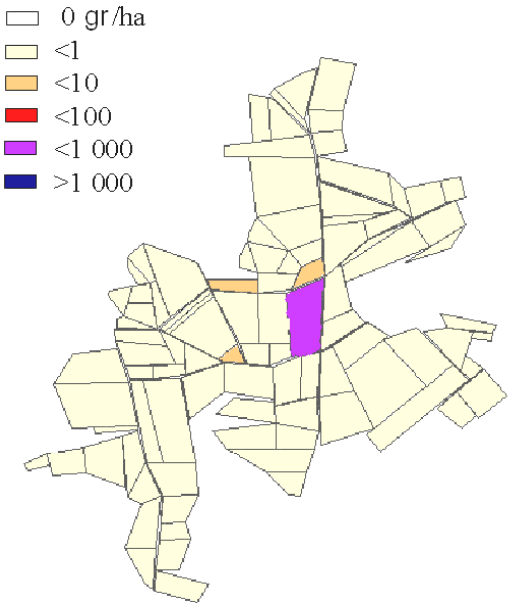
Ce parcellaire réduit permet de mettre en évidence le déroulement du cycle de vie des plantes de betterave en fonction de l'environnement cultural. Les résultats du modèle sont cohérents avec les connaissances sur le fonctionnement des betteraves : en effet, on observe en premier lieu une infestation plus forte dans les parcelles qui cultivent la betterave transgénique que dans celles qui ont une betterave classique. Il est cependant à noter qu'une seule parcelle suffit pour que toutes les voisines voient apparaître quelques betteraves adventices transgéniques.

On peut aussi observer grâce au modèle, l'impact des changements même minimes dans les règles de décision de l'agriculteur qui cultive une betterave transgénique. La suppression de l'arrachage, qui peut faire partie de la démarche logique de réduction des interventions pour compenser le prix d'achat des semences transgéniques, reste néanmoins indispensable pour la gestion régionale des betteraves adventices.

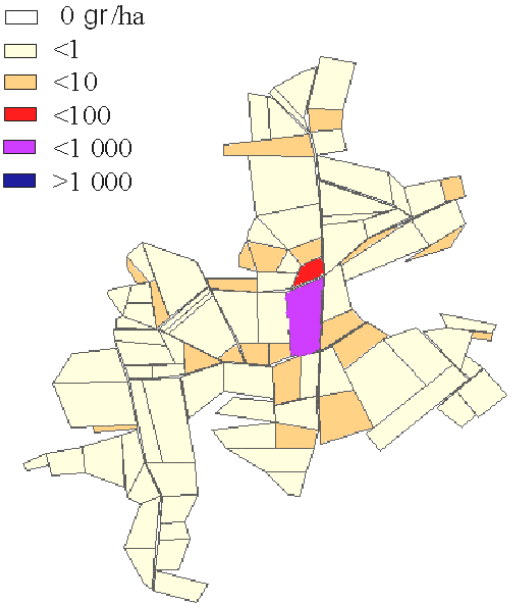
Dans le cadre où seule la betterave est résistante à l'herbicide dans nos simulations, et où l'herbicide sélectif des betteraves transgénique n'est jamais utilisé dans d'autres cultures de la rotation, nos résultats sont similaires à des situations observées dans des régions où la gestion des betteraves adventices n'avait pas été réalisée correctement et où l'infestation est rapidement devenue critique pour la culture de betterave sucrière, même en l'absence de variétés transgéniques.



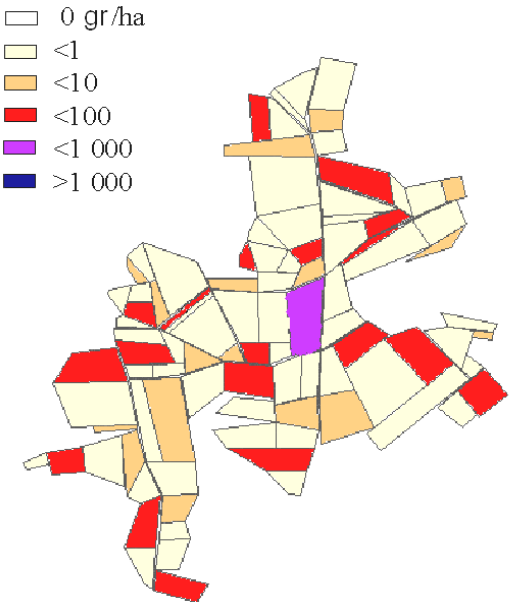
Année 1



Année 2



Année 3



Année 4

Figure 42 : Evolution du stock semencier transgénique dans les parcelle au cours des premières années de simulation : la simulation commence l'année 0, la première culture transgénique a lieu l'année 1. Le stock de chaque parcelle est donné en nombre moyen de graines transgéniques par hectare. Dans cette simulation, toutes les parcelles gèrent les montées par deux arrachages manuels les jours 190 et 210 contrairement à la parcelle cultivée en betterave transgénique qui ne les gère pas.

II. Simulations à grande échelle

Sur un parcellaire beaucoup plus étendu, nous avons réalisé des simulations allant jusqu'à 25 ans. Notre objectif en utilisant ce parcellaire est de nous placer dans une situation plus proche de la réalité et de voir l'impact d'une culture de betteraves transgéniques sur une véritable région agricole.

A. Variables d'entrée

1. Parcellaire

Le parcellaire que nous avons utilisé est constitué de 94 parcelles. Il a été tracé en 1998 d'après les observations sur le terrain dans une région agricole près de Dijon (Couturaud, 1998). Il est représenté en Figure 41. Le fichier climatique est le même que précédemment, répété chaque année. Le stock semencier initial est vide dans chaque parcelle.

2. Rotations et itinéraires techniques

Pour cette simulation, nous avons utilisé la même rotation de base que dans la partie précédente (voir I-A-2). La culture initiale dans chaque parcelle a été choisie de façon aléatoire. Les itinéraires techniques des cultures sont également identiques à ceux utilisés dans la partie précédente (Tableau 15). Les situations testées sont les suivantes :

- soit toutes les parcelles sont cultivées avec de la betterave sucrière de variété classique avec deux arrachages par an (jours 190 et 210) sauf la parcelle centrale (grisée sur la Figure 41) qui est utilise une betterave résistante à un herbicide non sélectif et dont les montées sont également attachées aux jours 190 et 210.
- soit les itinéraires techniques sont les mêmes que précédemment pour toutes les parcelles sauf pour la parcelle centrale où les montées ne sont pas arrachées manuellement.

B. Comparaison de systèmes de culture contrastés

Pour avoir une vision d'ensemble sur le parcellaire, et pouvoir comparer les conséquences à long terme de ces systèmes de culture, nous avons analysé le stock semencier de betteraves laissé après la récolte des cultures. Le modèle donne l'état du stock semencier à la fin de l'année civile, en terme de nombre de graines de chaque type dans chaque horizon par m² dans chaque parcelle ainsi que les proportions génotypiques des individus Aa et AA. Pour évaluer le flux de gènes sur cette parcelle, les stocks après les 4 années qui suivent la première betterave transgénique sont représentés dans la Figure 42. On observe que très rapidement, des graines transgéniques apparaissent dans toutes les parcelles avec une augmentation importante les années 1 et 4 qui sont les années de culture de betterave sucrières dans la parcelle centrale.

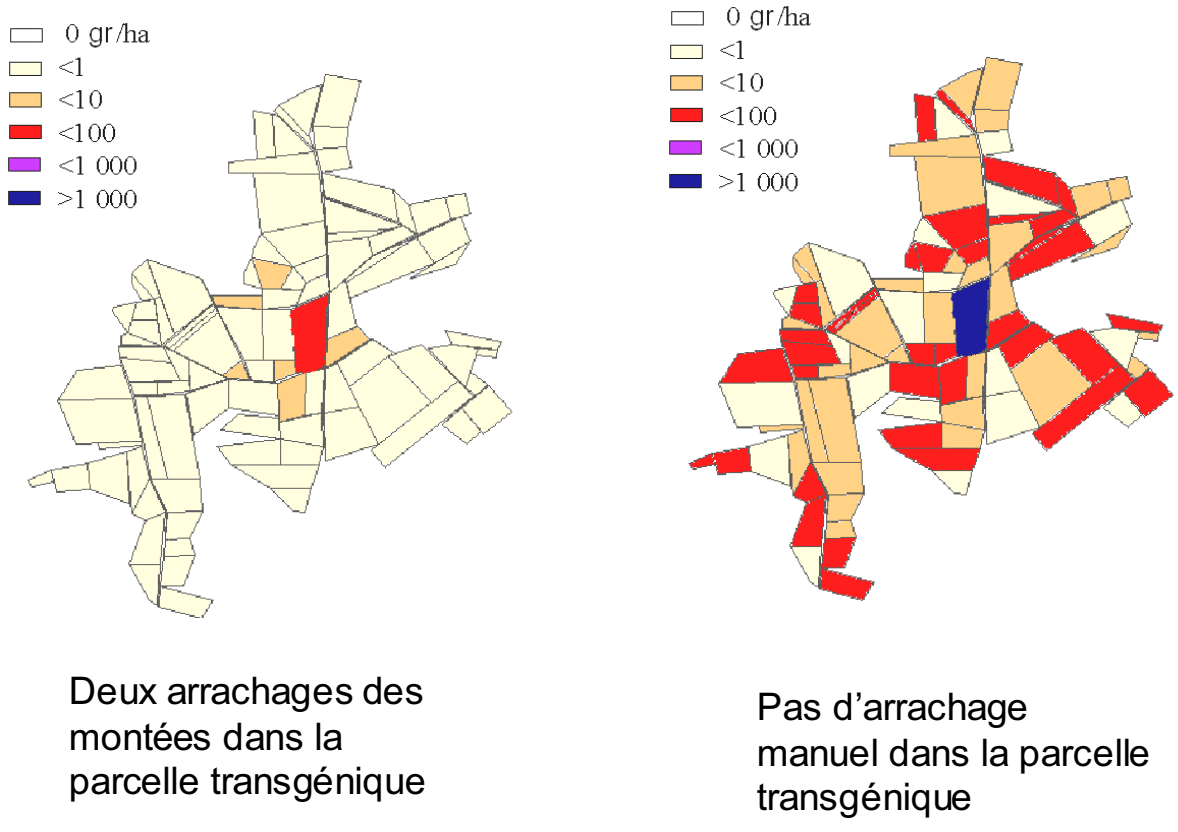


Figure 43 : Comparaison des nombres de semences transgéniques par hectare dans les stocks semenciers des différentes parcelles, la 20ème année, en fonction de la gestion de la parcelle transgénique centrale : à gauche, les montées y sont arrachées deux fois par an, aux mêmes dates que les autres parcelles, à droite, les montées ne sont pas arrachées.

Le niveau d'infestation peut aussi être suivi après un grand nombre d'années de simulation : le stock semencier après 20 ans est représenté dans la Figure 43 pour les deux systèmes de culture proposés en A.2. Dans les deux cas, des graines de betteraves adventices transgéniques apparaissent des toutes les parcelles de la rotation. Dans le premier, cependant, le niveau d'infestation du stock par des semences d'adventices transgéniques est assez limité, même après vingt ans de simulation. Dans le deuxième cas, toutes les parcelles de la rotation ont acquis un stock assez important de semences transgéniques pour des parcelles n'ayant été cultivées qu'en betteraves classiques et ayant toujours géré les montées.

C. Discussion des résultats

Ces simulations montrent que le modèle peut détecter l'effet sur le long terme et sur de grands parcellaires de variations dans un seul élément du système de culture qui concerne la gestion des betteraves adventices. Elles montrent l'importance que peut avoir à long terme pour l'ensemble de la région agricole la gestion des montées dans les parcelles cultivées en betteraves transgéniques. A ce stade, les résultats des simulations semblent cohérents avec ce qui est attendu, et surtout avec les préconisations apportées aux agriculteurs pour la gestion des betteraves mauvaises herbes.

III. Prochaines utilisations du modèle ?

A. Analyses de sensibilité

Avant de pouvoir utiliser le modèle, il est nécessaire d'analyser sa sensibilité aux variables d'entrée et à ses paramètres intrinsèques afin de pouvoir répondre à des questions telles que:

- dans quel rayon autour d'une parcelle donnée faut-il inventorier l'histoire culturale des parcelles afin de simuler correctement l'infestation par le transgène pour la parcelle centrale ?
- sur combien d'années faut-il connaître le passé cultural de ces parcelles afin de simuler correctement l'infestation par le transgène pour une année donnée ? Après combien d'années de simulation s'estompe l'effet du stock initial ?
- quelles sont les techniques culturales les plus importantes ? Lesquelles doivent être décrites avec précision dans le cadre d'une enquête/simulation ? Quelles techniques permettent de limiter le flux de gènes?
- quels sont les paramètres à estimer avec grande précision afin que les simulations du modèle soient correctes?

L'analyse de sensibilité des paramètres d'un modèle consiste généralement à réaliser un très grand nombre de simulations en faisant varier aléatoirement les paramètres dans un

intervalle de valeurs possibles. Les résultats sont ensuite comparés pour établir un classement des paramètres ou variables d'entrée selon leur influence. Plus le nombre de paramètres et/ou de variables à tester est important, plus leur classement est difficile à cause de la quantité de résultats à analyser.

GENESYS-BETTERAVE compte un nombre très important de paramètres et de variables d'entrée et la procédure d'analyse individuelle de ces paramètres et variables est donc impossible. Il faudra utiliser une procédure globale d'analyse de sensibilité telle que celle utilisée pour l'analyse de sensibilité de GENESYS-COLZA (Colbach *et al.*, 2004a). Dans ce travail, l'analyse est découpée en plusieurs étapes analysant successivement les effets du stock semencier initial, du système de culture, du parcellaire et des paramètres. Dans chaque étape, une procédure de segmentation est utilisée pour identifier les variables ou paramètres majeurs dont les effets sont ensuite quantifiés et classés à l'aide de modèles linéaires. Ce travail a permis de déterminer des grilles d'enquêtes pour le recueil de donnés de terrain, indiquant la distance d'enquête autour des parcelles principales, le nombre d'années à enquêter et les éléments de l'histoire culturale indispensables à connaître.

B. Évaluation du modèle

Dans un premier temps, nous avons montré que la simulation prend en compte de façon non aberrante des éléments tels que la gestion de montées, l'assolement, les interactions entre culture et développement des adventices, et qu'il fournit des sorties qui permettent de classer et d'interpréter les variations entre les systèmes de culture. Il est maintenant indispensable d'évaluer ou "valider" le modèle, en confrontant les simulations réalisées avec le modèle à des observations indépendantes faites sur le terrain. Cette confrontation permettra de déterminer les domaines de validité où le modèle peut être utilisé, l'ordre de grandeur de l'erreur ainsi que les parties qui nécessitent d'être améliorées. Cette évaluation sera difficile à cause de la nature complexe du modèle, comprenant des aspects spatiaux et temporels, démographiques et génotypiques. En plus des problèmes méthodologiques, nous sommes confrontés à la difficulté d'obtenir des données de terrain suffisamment nombreuses et variées. Des jeux de données observées existent cependant à l'heure actuelle, obtenus soit sur des essais avec des variétés de betteraves transgéniques (essais inter-instituts ; Richard-Molard, 1996), soit sur des essais « système de culture » tel que celui en place depuis une dizaine d'années à Mons-en-Chaussée.

Nous noterons que le modèle ne tente pas de prédire exactement des nombres de plantes, donc des différences sont inévitables à ce niveau, mais l'important dans la validation est que le modèle fournisse un bon classement des systèmes de culture et un bon classement des situations d'infestation (classement des parcelles par exemple).

C. Utilisations pratiques

Une fois le modèle évalué, il pourra être utilisé dans de nombreux cas, dont certains sont proposés ici. Avant toute considération de ce type, nous devons rappeler que ce modèle n'a été conçu que dans un but d'aide à la décision pour l'avenir ou à la compréhension d'évènements passé. En aucun cas il ne prétend prévoir le devenir d'une région agricole en valeur absolue, mais il permet d'envisager un risque lié à différents systèmes de culture sur cette région, selon les renseignements qui lui sont apportés.

1. Evaluer l'effet de pratiques prises individuellement

Dans les premières simulations que nous avons réalisées (I et II), nous avons vu l'importance de pratiques comme les arrachages de montées lors de la culture de betterave transgénique. Cependant, ces interventions manuelles sont coûteuses pour l'agriculteur, et il faut envisager que s'il choisit de cultiver une variété transgénique plus chère qu'une variété classique, il devra réduire ses coûts par ailleurs. Cependant, chaque technique interagit avec les autres éléments du système de culture et son effet varie en fonction du système de culture de la ferme et des voisins, comme l'ont montré les simulations réalisées avec GENESYS-COLZA (Colbach *et al.*, 2004b). C'est donc ici qu'apparaît tout l'intérêt du modèle qui permet de tester rapidement une large gamme de changements dans des situations agricoles très diverses, chose impossible en expérimentation sur le terrain. Le modèle peut permettre ainsi aux instituts techniques de tester les simplifications individuellement (diminution du nombre d'arrachages manuels, semis direct après betterave…) par rapport au risque qui leur est associé, dans chaque situation précise et donc de donner un conseil adapté à chaque cas.

Le modèle devra être utilisé pour dégager les éléments clé à prendre en compte pour accompagner l'arrivée des variétés transgéniques de cahiers de charges indispensables à une gestion raisonnée de l'agrosystème.

2. Gestion des relations de coexistence de variétés

Un autre point soulevé par les simulations précédentes est le problème de la co-existence entre variétés classiques et variétés transgéniques. En effet, nous avons noté que la mauvaise gestion d'une culture transgénique n'a pas que des effets sur l'infestation dans la parcelle elle-même, mais aussi sur l'ensemble des parcelles alentour. En particulier, comme la betterave sucrière est l'environnement propice au développement des adventices, ce sont les parcelles qui sont cultivées en betterave en même temps que la parcelle en betterave transgénique qui sont les plus réceptives aux flux de transgènes. Des itinéraires techniques spécifiques devront peut-être être envisagés pour les betteraves transgéniques, avec des dates d'interventions

particulières comme un arrachage décalé par exemple. Le modèle peut permettre de tester de tels systèmes de culture.

3. Gestion de situations d'infestation critique

En dehors de l'utilisation de variétés transgéniques, il existe d'autres situations pour lesquelles un outil d'aide à la décision devait être développé. C'est le cas pour les situations d'infestation importante par des betteraves adventices. Longden (1993) a comparé plusieurs essais réalisés chez des agriculteurs dont les champs de betteraves sucrières étaient envahis par des adventices. De tels suivis peuvent être une première approche expérimentale, mais les agriculteurs participant mettent en œuvre des moyens considérables pour limiter l'infestation, sans pouvoir distinguer les pratiques superflues. Le modèle devra permettre de proposer des façons de gérer de telles situations à long terme en limitant le nombre des interventions à réaliser au strict minimum. C'est tout l'intérêt de la variable d'entrée « stock semencier initial » de pouvoir simuler une infestation initiale par les betteraves adventices. En outre, il serait intéressant de développer un module permettant de comptabiliser le temps et l'argent associés à certaines pratiques et ainsi d'éviter de proposer des solutions très efficaces mais inapplicables.

IV. Conclusion

A partir de données de la bibliographie et de 3 années d'expérimentations, nous avons pu construire un modèle complet de la croissance des betteraves adventices dans les zones de culture de betteraves sucrières. Les domaines d'application de ce modèle sont nombreux grâce à la précision de la décomposition des évènements du cycle de développement et à la prise en compte individuelle de toutes les pratiques de gestion des adventices et des pratiques qui influencent l'évolution démographique des populations. Le recours à la modélisation pour aborder la question dur risque d'apparition de betteraves mauvaises herbes transgéniques en fonction des systèmes de culture nous a donc permis de passer à un domaine d'application beaucoup plus vaste que celui des conditions d'obtention des paramètres. D'autre part, de tels modèles répondent à une large demande publique, allant des instituts techniques (développement de conseils aux agriculteurs) jusqu'aux pouvoirs publiques (détermination de cahiers des charges et autres mesures accompagnant la mise en culture de nouvelles variétés). L'intérêt de ce type de modèle n'est pas seulement démontré par l'exemple de GENESYS-COLZA (Angevin *et al.*, 2001; Colbach *et al.*, 2004a), mais aussi les premières présentations publiques de GENESYS-BETTERAVE (Delanoy *et al.,* 2000 ; Sester *et al.*, 2002 ; Sester *et al.*, 2003).

DISCUSSION – CONCLUSION

DISCUSSION - CONCLUSION

« Tous les modèles sont faux mais certains sont utiles ».

Cet aphorisme est assez proche des considérations reportées dans la problématique sur le choix nécessaire entre la justesse d'un modèle et l'étendue de son domaine d'application. Je reviendrai ici sur les choix des simplifications principales réalisées au cours de la thèse qui font que le modèle GENESYS-BETTERAVE ne peut être juste. Je montrerai néanmoins que les expérimentations ont permis de paramétrer toutes les étapes du cycle de développement des betteraves qui ont été intégrées au modèle et que celui-ci peut-être utile pour différents acteurs qui influencent l'utilisation des cultures de betteraves sucrières transgéniques en France.

Les simplifications du modèle

Plusieurs simplifications ont dû être faites au cours de la thèse pour que le projet puisse aboutir. Elles découlent d'un raisonnement *a priori*, avant les expérimentations, et concernent soit des données biologiques du développement de la betterave, soit des choix nécessaires pour la modélisation.

• Simplifications par manque de données biologiques

- *Graines indépendantes*

Une simplification importante a été réalisée lors de la modélisation du stock semencier : les graines sont représentées comme des entités indépendantes alors qu'en réalité pour les betteraves adventices, elles sont regroupées en glomérules. Les glomérules peuvent être composés de 1 à 6 logettes qui ne sont pas nécessairement remplies par une graine. Les données sont trop peu nombreuses sur les règles qui régissent la structuration en glomérules et les interactions qui pourraient exister ente les graines d'un même glomérule. Les expérimentations (chapitre 3) ont cependant montré que des graines non germées mais viables peuvent être retrouvées dans un glomérule alors que d'autres du même glomérule ont déjà germé (mis en évidence par la présence d'une logette ouverte).

L'intégration de la polygermie dans le modèle nécessiterait des connaissances beaucoup plus approfondies sur ces règles, ainsi que sur les interactions qui peuvent ensuite exister entre les plantes descendant d'un même glomérule. Je n'ai pas choisi d'approfondir cet aspect car il ne peut pas être modifié par un des éléments du système de culture pris en compte par le modèle, ce qui ne devrait a priori pas modifier le classement apporté par le modèle.

- *L'effet population*

Une autre simplification importante de la thèse est de ne pas prendre en compte l'effet population, mais de baser les expérimentations et les paramètres principalement sur une population obtenue lors de la première année de thèse à partir de glomérules mûrs descendant de 4 populations d'adventices du laboratoire. Néanmoins, lors des expérimentations mises en place la première année, cette population n'était pas encore constituée et plusieurs populations des stocks de glomérules du laboratoire on été utilisées. Dans ces cas-là, un effet population significatif a été observé sur plusieurs étapes du cycle de vie. En l'absence d'explication de cet effet, que l'on peut imaginer être dû aux conditions de production des semences ou à des facteurs génétiques, il n'est pas envisageable de l'intégrer au modèle. Dans le cas de GENESYS-COLZA, une première tentative de caractérisation de cet effet a été réalisée, en intégrant des différences de croissance et de développement entre repousses de différentes variétés de colza (Fargue, 2002). Avant de se lancer dans une étude approfondie de l'effet population dans le cas de la betterave, il est nécessaire d'identifier les paramètres majeurs relatifs à cet effet, grâce à des analyses de sensibilité notamment, surtout sachant qu'une telle étude nécessiterait un grand nombre d'expérimentations pour paramétrer le modèle.

- *Vernalisation des semences d'adventices*

Une autre simplification a été effectuée lors de l'estimation du nombre de plantes adventices capables de monter : le modèle considère que toute plante adventice issue d'une graine produite sur la parcelle est vernalisée, soit par le froid reçu lorsqu'elle était sous forme de graine, soit par le froid reçu par la plantule. La vernalisation des plantules est une notion acquise et peu contestable puisque mêmes les variétés cultivées résistantes à la montaison sont vernalisées lors de la production de semences par les températures fraîches de l'hiver. En revanche, le fait d'estimer que toutes les graines qui passent l'hiver sur la parcelle sont vernalisées n'est qu'une hypothèse qui s'appuie sur des observations chez d'autres espèces (Nordborg & Bergelson, 1999) et sur des expérimentations sur la betterave qui ont mis en évidence une sensibilisation de la graine par le froid (Lexander, 1980 ; Longden et al., 1994). Cette hypothèse m'a permis de m'affranchir de la prise en compte de gènes régissant la sensibilité à la vernalisation des adventices. Contrairement à l'allèle B d'annualité qui a été récemment identifié, ces gènes régissant la sensibilité à la vernalisation ne sont pas encore connus et leur nombre pourrait s'avérer très important, d'après les études réalisées sur d'autres espèces. Un autre argument en faveur de cette simplification est le fait qu'elle n'interfère pas avec les éléments des systèmes de culture pris en compte. Ainsi, la comparaison entre systèmes de culture ne devrait pas en être affectée malgré un nombre de montées surestimés.

- *Réceptivité du stigmate et émission de pollen*

La réceptivité du stigmate est prise en compte dans le modèle le jour même de l'ouverture de la fleur. Néanmoins, des études ont montré que la réceptivité du stigmate pouvait durer beaucoup plus longtemps que cela, jusqu'à 15 jours après l'ouverture de la fleur (Free 1993, dans Boucherie & Nardi, 1999). Ne prenant pas en compte jusqu'à présent la possibilité d'un manque de pollen pour la pollinisation, le modèle limite donc la possibilité de fécondation au

premier jour d'ouverture de la fleur, c'est à dire au jour d'émission du pollen. En outre, les effets des conditions climatiques ne sont pas modélisés, en particulier celui de l'humidité ambiante sur la production de pollen et la réussite de la fécondation alors qu'il a été montré qu'il n'y a émission de pollen que lorsque l'hygrométrie est inférieure à 90% (Scott, 1970).

Ces éléments peuvent ne pas être pris en compte si on estime que le pollen n'est pas limitant car dans ce cas, seules les proportions génotypiques du nuage pollinique sont calculées. C'est le cas dans le modèle actuel : le nuage pollinique au-dessus de chaque parcelle est considéré comme non limitant et ce sont les contributions relatives des différents génotypes qui sont calculées. Dans une région de culture de betterave sucrière, cette simplification n'est pas exagérée, mais dans une situation où le pollen est rare, comme la situation utilisée pour mesurer la courbe individuelle de flux de pollen (chapitre 2, III.A), le modèle risque de surévaluer le nombre d'individus, tout en calculant correctement les proportions génotypiques.

• Simplifications liées à des contraintes de modélisation

- *Utilisation des moyennes parcellaires*

N'ayant pas souhaité aborder la question de la répartition spatiale des populations dans chacune des parcelles, le modèle utilise des moyennes parcellaires des nombres de plantes ou de graines par m². Ce point se justifie par le fait qu'on souhaite obtenir une évaluation globale de l'infestation au niveau des parcelles et de la région considérées et non pas une localisation précise des individus. Cependant, les plantes d'une parcelle sont fréquemment réparties en taches issues de la descendance d'une montée et qui s'étendent peu à peu au fur et à mesure que les outils de travail du sol entraînent les graines avec eux. Au sein de ces tâches, la densité et donc la compétition sont plus importantes que si l'on considère la moyenne parcelle des densités. Pour palier à ce problème, j'aurais pu choisir de réaliser la simulation sur un découpage plus fin de la région, par exemple sur un découpage en mètres carrés. Outre le fait qu'un ordinateur actuel n'aurait pas pu supporter une telle simulation, cette recherche de précision aurait nécessité de pouvoir prévoir l'apparition des montées sur la parcelle, pour prévoir la position de l'apparition des taches, ainsi que les flux horizontaux de graines intra-parcelle liés aux passages des outils agricoles. La création d'un tel modèle est une fin en soi, pour des modèles développés en particulier pour l'agriculture de précision. A vouloir augmenter la précision à ce niveau, nous risquerions de perdre de la précision à l'échelle pluri-parcellaire qui est la plus importante pour les objectifs.

- *Simulation des flux de pollen*

Dans le chapitre 2, l'obtention de la courbe de dispersion individuelle de flux de pollen a été décrite ainsi que son utilisation par intégration quadruple sur les coordonnées de la parcelle émettrice et de la parcelle réceptrice pour évaluer le taux de pollen produit par l'une qui pourra atteindre l'autre. Le vent n'a pas du tout été invoqué dans cette partie car les analyses expérimentales n'ont révélé aucune asymétrie spatiale. D'autre part, le modèle ne doit

pas considérer une situation climatique particulière mais être utilisable aisément dans la majorité des cas pour comparer les systèmes de culture entre eux.

- *Modélisation de la compétition exercée par la culture*

La modélisation de l'effet de la culture sur la croissance des betteraves adventices et traînantes a été abordée dans le chapitre 4. L'effet des cultures a simplement été quantifié par des paramètres de croissance et développement différents (ex. nombre de fleurs par plante) suivant les cultures, sans intégrer des processus écophysiologiques tels que l'absorption de la lumière etc. Outre le fait que les modèles de compétition nécessitent généralement un paramétrage fastidieux (Cousens, 1986 ; Röhrig & Stützel, 2001 ; Xie *et al.*, 2003), le même problème que pour la répartition intraparcellaire des plantes se serait posé: la précision qui aurait pu être gagnée au niveau d'une parcelle donnée, aurait probablement entraîné une baisse de représentativité de la région. Si néanmoins de tels modèles existaient pour les betteraves adventices, GENESYS pourrait intégrer les résultats de simulations pour augmenter le nombre de situations de compétitions prises en compte par le modèle et affiner la précision à ce niveau, comme je l'ai fait pour la levée en utilisant les résultats de simulations avec SIMPLE.

Plusieurs points ont dû être simplifiés au cours de l'écriture du modèle et de la mise en place des expérimentations. Ils ont chaque fois été réfléchis en accord avec le niveau de précision attendu et pour que le projet soit réalisé dans un temps acceptable.

Les connaissances apportées par les expérimentations

La recherche des paramètres pour le modèle m'a conduite à mettre en place plusieurs expérimentations importantes qui ont permis de combler certaines lacunes dans la connaissance des betteraves adventices et des betteraves traînantes.

• Evolution du stock semencier

Des expérimentations relativement classiques d'enfouissement de semences ont été nécessaires pour quantifier l'évolution des semences de betteraves dans le sol. Jusqu'alors, les études réalisées sur la betterave se limitaient à l'observation des levées de betteraves adventices à chaque culture de betteraves sucrières et une description de la capacité des semences à survivre dans le sol. Dans le travail présenté, nous avons, complété ces connaissances en étudiant la germination et la croissance pré-levée des betteraves adventices. Ces résultats expérimentaux ont notamment montré des adaptations de l'espèce permettant aux semences de germer dans des conditions propices à l'implantation des plantules (germination au printemps, levée d'une partie de la dormance par la lumière…). D'autre part,

ces expérimentations nous ont permis de quantifier sous forme d'une série de modules, l'ensemble de ces processus, comprenant la survie des semences de betteraves adventices, leurs capacité et vitesse de germination et la croissance pré-levée, aboutissant ainsi à un module complet d'évolution du stock semencier et de levée des betteraves adventices au cours des saisons.

- ## Croissance des betteraves hors des cultures de betteraves sucrières

Le module de compétition n'est pas basé sur des données écophysiologiques complexes, ce qui était un choix *a priori* (voir plus haut). Cependant, nos expérimentations ont permis pour la première fois d'analyser et de quantifier la croissance et la reproduction des betteraves mauvaises herbes dans différentes cultures. Les expérimentations n'étaient pas limitées à mesurer la production de semences dans différentes cultures, mais toute la phase de croissance et développement entre le stade plantule et la production de semences était décomposée en états et variables intermédiaires quantifiées pour chaque culture expérimentée. Chacune de ces variables comprenaient des aspects aussi divers que la capacité et la vitesse de montaison et de floraison, la production de pollen, la production de fleurs, et finalement, la quantité de graines produites. Ces connaissances sont indispensables pour évaluer les flux de gènes dans le temps, lors de production de semences, même minime, dans les cultures autres que la betterave, et dans l'espace, entre betteraves adventices situées dans les différentes cultures de l'assolement.

- ## Etude des betteraves traînantes

Les betteraves traînantes constituent un type de betterave encore peu connu. Si les repousses d'autres cultures ont suscité de grands intérêts (colza, ray-gras…) les betteraves traînantes n'ont jamais été considérées comme gênantes dans la rotation car elles sont peu compétitives et assez peu fréquentes. Dans le cadre du recensement des flux de transgènes envisageables dans une région agricole, elles sont pourtant apparues comme des sources potentielles de pollen transgénique. Les résultats d'expérimentations montrent qu'effectivement elles produisent pollen et graines dans toutes les cultures de la rotation qui ont été testées et qu'en outre elles sont implantées tôt et sont donc moins sensibles que les adventices à la compétition (elles peuvent produire des graines dans le pois, par exemple).

Ces expérimentations ont permis d'apporter des connaissances nouvelles sur le cycle de vie des betteraves adventices et la croissance des betteraves traînantes. L'utilisation de ces données dans le modèle est une étape supplémentaire à leur valorisation et assure leur exploitation ultérieure, à travers les applications du modèle.

Un modèle utile ?

De nombreux caps restent encore à franchir pour que GENESYS-BETTERAVE puisse être utilisé. En particulier l'étape de validation est indispensable pour accorder un crédit aux résultats des simulations. Ensuite, la création d'une interface graphique facile à manier par les utilisateurs extérieurs permettra de finaliser le « logiciel » GENESYS-BETTERAVE. Pourtant, avec le paramétrage de la plupart des étapes du cycle de développement, la modélisation de l'effet des pratiques agricoles et les premières simulations à long terme sur une région agricole, nous pouvons d'ores et déjà envisager les nombreuses utilités du modèle, liées à son originalité par rapport à d'autres modèles écologiques ou agronomiques.

• Originalité du modèle

- *Large utilisation de paramètres biologiques*

Au cours de la conception du modèle, les étapes du cycle de développement des betteraves ont été décrites par des équations développées à partir des expérimentations et qui représentent chaque fois une réalité biologique. En outre, il s'agit d'un modèle mécaniste basé sur des processus et décrits individuellement; le modèle reste donc ouvert à toute amélioration qui préciserait la description des phénomènes biologiques.

- *Validation au champ*

Les variables d'entrée du modèle ont été choisies pour pouvoir être renseignée aisément au cours d'enquêtes ou de confrontation avec des résultats d'expérimentations. Ainsi, le modèle pourra être validé avec des résultats d'expérimentations sans que des mesures particulières n'aient été faites. C'est aussi un réel avantage de ce modèle par rapport à des modèles théoriques d'écologie qui est lié au choix du contexte dans lequel se situe la simulation : le principe même de GENESYS est d'observer l'évolution des populations dans l'agrosystème en interaction avec les systèmes de culture, non dans un système théorique.

- *Prédiction dans une large échelle spatiale et temporelle*

Le modèle ne permet pas seulement de décrire les flux de gènes mais aussi le devenir de ces gènes à long terme. En outre, les échelles spatiale et temporelle prises en compte ouvrent de nouveaux horizons pour optimiser les pratiques de gestion des adventices en se basant sur une observation globale des conséquences à l'échelle pluri-parcellaire et sur plusieurs années.

• Le modèle répond aux objectifs qui ont été fixés

- *Prévision de l'évolution génétique et démographique des populations*

Le modèle se situe à l'interface entre plusieurs disciplines que sont l'écologie, la génétique et l'agronomie. La combinaison des connaissances de ces disciplines très diverses a permis d'allier le suivi démographique des populations dans une région, et le suivi de

l'évolution génétique de ces populations, en fonction des gènes d'adaptation au milieu (résistance à l'herbicide notamment). En outre, l'évolution de ces populations est suivie dans le cadre très appliqué de l'agrosystème, environnement sous la dépendance des interventions humaines.

- *Variété des systèmes de culture*

L'objectif principal du modèle était de pouvoir tester un grand nombre de systèmes de culture pour les comparer entre eux. Le fractionnement du cycle de développement a permis de quantifier les effets de chaque pratique sur l'évolution des populations de betteraves , en prenant en compte le plus possible les mécanismes responsables,:

- Les travaux du sol modifient la répartition des semences dans le sol et entraînent la mortalité des plantes développées sur la parcelle ;
- Les applications d'herbicide tuent les plantes avec une efficacité qui peut dépendre du génotype, si l'herbicide est celui pour lequel on a développé une variété transgénique, et/ou du stade de développement des plantes : certains herbicides sont appliqués uniquement sur les parties montées ;
- Un arrachage entraîne la mortalité des plantes montées ;
- Les conditions de récolte des betteraves sucrières déterminent le nombre potentiel de betteraves traînantes ;
- La variété influe sur la résistance à l'herbicide, le nombre de montées hybrides et vernalisées, la présence ou non du transgène dans ces montées et la quantité de pollen produite par ces montées en fonction des gènes de restauration ;
- Les successions culturales déterminent l'environnement dans lequel vont repousser les adventices ou les traînante l'année après une culture de betterave sucrière, et donc influent sur la survie, la croissance et la reproduction de ces plantes ;

La décomposition en étapes mécanistes individuelles était aussi indispensable pour simuler les interactions entre les effets des différents éléments du système de culture. Ainsi, les conséquences d'un labour ne seront par exemple pas les mêmes après une culture de betterave sucrière laissant une forte concentration de semences proche de la surface du sol qu'après un blé suivant lui-même une betterave. Dans le premier cas, le labour diminue la levée d'adventices dans la culture suivante en enfouissant les semences, dans le deuxième, il l'augmente en remontant des semences anciennement enfouies.

Cet impact peut être mesuré à long terme et sur le groupe de parcelles donné en variables d'entrée. De nouveaux systèmes de cultures peuvent aussi être envisagés, s'ils combinent différentes techniques, par exemple, ou de nouvelles rotations. Le modèle peut donc répondre à certaines questions qui se posent pour l'obtention de variétés transgéniques telles que les conséquences du choix de la voie d'apport du transgène ou l'intérêt de la gestion des gènes de restauration de la fertilité dans les populations de pollinisateurs dans différents systèmes de culture et quelles modifications sont nécessaires dans ces systèmes de culture pour limiter les flux de gènes.

• Quelles utilisations dans le contexte actuel ?

- *Au niveau de la législation européenne et des organismes de recherche*

Si l'on considère le modèle GENESYS-COLZA, il a déjà été utilisé pour conseiller des pouvoirs publiques, notamment au niveau européen (Angevin *et al.*, 2001), comme outil pour évaluer certains des risques et des bénéfices liés à l'utilisation de cultures transgéniques. Les simulations réalisées à la demande de la communauté européenne ont montré notamment l'importance de la gestion des repousses de colza dans les bordures, de l'entretien des jachères…et ainsi mis en évidence, en fonction du système de culture, les pratiques culturales nécessaires en cas de variétés et de systèmes de culture co-existentes.. Les mêmes questions se posent pour la betterave. A l'heure où la levée du moratoire européen a de nouveau été reportée, mais que les marchés mondiaux font pression sur l'Europe pour obtenir la levée de ce moratoire, des modèles tels que GENESYS-BETTERAVE peuvent apporter une aide importante en terme d'évaluation des risques liés aux cultures de betteraves transgéniques.

- *Pour les instituts techniques et les recommandations aux agriculteurs*

Pour les instituts techniques, l'utilisation du modèle n'est pas seulement limitée à l'estimation des risques liés aux cultures transgéniques dans chaque système de culture. Le modèle permettra de donner des prescriptions aux agriculteurs pour a) qu'ils ne soient pas envahis rapidement par des mauvaises herbes transgéniques résistantes aux herbicides qu'ils utilisent fréquemment, b) que le problème soit considéré à une échelle régionale, afin qu'un agriculteur qui cultive des betteraves de variété classique ne pâtisse pas des choix de variété de ses voisins, c) que l'agriculteurs puisse choisir sa variété en fonction de sa situation propre, par exemple décider s'il a un intérêt à cultiver une variété transgénique compte-tenu des contraintes qu'il devra accepter s'il veut gérer sa parcelle sur le long terme.

Les paramètres du modèle sont pour l'instant basés sur l'hypothèse de variétés résistantes à des herbicides non sélectifs. Néanmoins, ils peuvent être adaptés pour des gènes de résistance obtenus par sélection classique, pour d'autres transgènes envisagés pour la betterave comme les gènes de résistance à certaines maladies, ou encore pour gérer l'infestation d'une parcelle agricole sans prendre en compte de gène en particulier.

Conclusion

Il peut paraître présomptueux de vouloir prévoir, par la modélisation, un phénomène aussi complexe que l'évolution démographique et génétique de populations dans le cadre du champ cultivé. En outre, l'espèce étudiée ici a elle-même un cycle de développement complexe qui ne peut qu'accentuer la difficulté de l'étude. Je n'ai pas prétendu avoir abouti à un modèle qui simule exactement le vivant, mais les étapes qui sont apparues les plus déterminantes pour pouvoir juger du niveau de risque associé à chaque système de culture, comparé à celui associé aux autres systèmes de culture. L'approche originale qui a été utilisée, de concevoir un modèle mécaniste pluri-parcellaire basé sur le cycle de développement détaillé des betteraves, m'a permis d'intégrer la prise en compte de nombreuses questions agronomiques dans un modèle d'évolution génétique et démographique de populations. Cette approche permet actuellement d'envisager un vaste domaine d'application du modèle, une fois qu'il aura été "validé" par confrontation à des données de terrain indépendantes.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARNAUD J.F., VIARD F., DELESCLUSE M., CUGUEN J. (2003) : Evidence for gene flow via seed dispersal from crop to wild relatives in Beta vulgaris (Chenopodiaceae): consequences for the release of genetically modified crop species with weedy lineages. *Proceedings of the Royal Society of London, serie B. 270 : 1565-1571.*

ALCARAZ G., GENTER T., LAILLET G & RAGEOT D. (1998) : Biologie du pollen de betteraves sucrières. *Proceedings of the 61th IIRB Congress, February 1998.*

ANGEVIN F., KLEIN E., CHOIMET C., MEYNARD J.M., DE ROUW A., SOHBI Y. (2001) : Modélisation des effets des systèmes de culture et du climat sur les pollinisations croisées chez le mais. *Rapport du groupe 3 du programme de recherche "Pertinence économique et faisabilité d'une filière 'sans utilisation d'OGM' ". INRA - FNSEA, 56 p, pp 21-36.*

ANGEVIN F., COLBACH N., MEYNARD J-M., ROTURIER C., SWEET J., PHILP A., MENRAD K., MENRAD M., WÖRENER S., KILPATRICK J., BONFINI L., VAN DEN EEDE G. (2002) : Scenarios for co-existence of genetically modified, conventional and organic crops in European agriculture. *European commission report.*

BARRALIS G., CHADOEUF R., LONGCHAMP J.P. (1988) : Longévité des semences de mauvaises herbes annuelles dans le sol cultivé. *Weed Research 28 : 407-418.*

BARTSCH D. & ELLSTRAND N.C. (1999) : Genetic evidence for the origin of Californian wild beets (genus *Beta*). *Theoretical and Applied Genetics 99 : 1120-1130.*

BARTSCH D & SCHUPHAN I (2002) : Lessons we can learn from ecological biosafety research. *Journal of Biotechnology* 98 : 71-77.

BENVENUTI S. (1995) : Soil light penetration and dormancy of Jimsonweed (*Datura stramonium*) seeds. *Weed Science 43 : 389-393.*

BENVENUTI S. & MACCHIA M. (1995) : Effect of hypoxia on buried weed seed germination. *Weed Research 35 : 343-351.*

BOUCHERIE, R. & NARDI L. (1999) : Evaluation du risque de flux géniques au sein du genre *Beta* (*Beta vulgaris* et *Beta macropora*). *Centre Technique des Semences, contrat GNIS.*

BOUDRY P., SAUMITOU-LAPRADE P., VERNET PH., VAN DIJK H. (1992) : Les betteraves mauvaises herbes : origine et évolution. *IX^{ème} colloque international sur la biologie des mauvaises herbes. Dijon. France, 437-446*

BOUDRY P., MÖRCHEN M., SAUMITOU-LAPRADE P., VERNET PH., VAN DIJK H. (1993) : The origin and evolution of weed beets: consequences for the breeding and release of herbicide-resistant transgenic sugar beets. *Theoretical and Applied Genetics 87 : 471-478.*

BOUDRY P., WIEBER R., SAUMITOU-LAPRADE P., PILLEN K., VAN DIJK H., JUNG C. (1994) : Identification of RFLP markers closely linked to the bolting gene B and their significance for the study of the annual habit in beets (*Beta vulgaris* L.). *Theoretical and Applied Genetics 88 : 852-858*

BOX G.E.P., HUNTER W.G., HUNTER J.S. (1978) : *Statistics for Experimenters: an Introduction to Design, Data Analysis and Model Building.* Wiley, New York, USA.

CHADOEUF-HANNEL R. (1985) : La dormance chez les semences de mauvaises herbes. *Agronomie 5 : 761-772.*

COLBACH N. & DEBAEKE P. (1998) : Integrating crop management and crop rotation effects into models of weed population dynamics : a review. *Weed Science 46 : 717-728.*

COLBACH N., ROGER-ESTRADE J., CHAUVEL B., CANEILL J. (2000 a) : Modelling vertical and lateral seed bank movements during mouldboard ploughing. *European Journal of Agronomy 13 : 111-124.*

COLBACH N., DÜRR C., RICHARD G. AND B. CHAUVEL B. (2000 b) Modelling black-grass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) germination and emergence, in interaction with seed characteristics and movements and soil climate. *XI^{ème} Colloque international sur la biologie des mauvaises herbes, Dijon 6-8 septembre 2000, 25-32.*

COLBACH N., CLERMONT-DAUPHIN C., MEYNARD J.M. (2001a) : 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. *Agriculture, ecosystems and environment 83 : 235-253.*

COLBACH N., CLERMONT-DAUPHIN C., MEYNARD J.M (2001b) : 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. *Agriculture, ecosystems and environment 83 : 255-270.*

COLBACH N., CHAUVEL B., DÜRR C., RICHARD G. (2002 a) : Effect of environmental conditions on *Alopecurus myosuroides* germination. I. Effect of temperature and light. *Weed Research 42 : 210-221.*

COLBACH N., DÜRR C., CHAUVEL B., RICHARD G. (2002 b) : Effect of environmental conditions on *Alopecurus myosuroides* germination. II. Effect of moisture conditions and storage length. *Weed Research 42 : 222-230.*

COLBACH N., MOLINARI N., CLERMONT C. (2004 a) : Sensitivity analyses for a model simulating demography and genotype evolutions with time. Application to GeneSys modelling gene flow between rapeseed varieties and volunteers. *Ecological Modelling (soumis).*

COLBACH N., FARGUE A., SAUSSE C., ANGEVIN F. (2004 b) : Evaluation and use of a spatio-temporel model of cropping system effects on gene flow. Example of the GeneSys model applied to three co-existing herbicide tolerance transgenes. *European Journal of Agronomy (soumis).*

COUSENS R.D. (1986) : The use of population models in the study of the economics of weed control. *Proceedings EWRS Symposium, 269-276.*

COUSENS R. & MOSS S.R. (1990) : A model of the effects of cultivation on the vertical distribution of weeds within the soil. *Weed Research 30 : 61-70.*

COUTURAUD, M.-C. (1998) : Effet des systèmes de culture sur les risques de dissemination du transgène de colza dans l'environnement: evaluation et utilisation du modèle GENESYS. *Mémoire de fin d'études, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 50p.*

CUGUEN J. (2003) : Gene flow within the *Beta* species complex: genetic diversity of weed and wild sea-beets in northern France. *Introgression from genetically modified plants into wild relatives and its consequences. Universiteit van Amsterdam, The Netherlands.*

DALE P.J. (1994) : The impact of hybrids between genetically modified crop plants and their related species: general considerations. *Molecular Ecology 3 : 31-36.*

DARMENCY H. (1994) : The impact of hybrids between genetically modified crop plants and their related species: introgression and weediness. *Molecular Ecology 3 : 37-40.*

DARMENCY H. & GASQUEZ G. (1990) : Appearance and spread of triazine resistance in common lambsquarters (*Chenopodium album*). *Weed Technology* 4 : 173-177.

DE BOCK T.S.M. (1986) : The genus *Beta* : domestication, taxonomy and interspecific hybridization for plant breeding. *Acta Horticulturae 182 : 335-343.*

DELANOY M. (1999) : Création d'un modèle de l'effet des systèmes de culture sur les flux de gènes des betteraves transgéniques (Beta vulgaris ssp. Vulgaris L.) tolérantes à un herbicide vers des betteraves mauvaises herbes : le logiciel GeneSys-Betterave. *Mémoire d'Ingénieur Agronome de la Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux (Belgique), 32 p.*

DELANOY M., COLBACH N., DARMENCY H. (2000) : Modélisation de l'effet des systèmes de culture sur le flux de gènes des betteraves (*Beta vulgaris* ssp. *vulgaris* L.) tolérantes à un herbicide vers des betteraves mauvaises herbes : le logiciel GENESYS-BETTERAVE. *XI^{ème} Colloque International sur la Biologie des Mauvaises Herbes. Dijon, Septembre 2000.*

DESPREZ M. (1980) : Observations et remarques sur la montée à graine chez la betterave sucrière. *Académie d'agriculture de France. Extrait du procès verbal de la séance du 9 janvier, 44-53.*

DESPLANQUE B., BOUDRY P., BROOMBERG K., SAUMITOU-LAPRADE P., CUGUEN J., VAN DIJK H. (1999) : Genetic diversity and gene flow between wild, cultivated and weedy forms of *Beta vulgaris* L. (Chenopodiaceae) assessed by RFLP and microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics 98 : 1194-1201.*

DESPLANQUE B., VIARD F., BERNARD J., FORCIOLI D., SAUMITOU-LAPRADE P., CUGUEN J., VAN DIJK H. (2000) : The linkage desequilibrium between chloroplast DNA and mitochondrial DNA haplotypes in Beta vulgaris ssp maritima (L.): the usefulness of both genomes for population genetic studies. *Molecular Ecology 9 : 141-154.*

DESPLANQUE B., HAUTEKÈETE N., VAN DIJK H. (2002) : Transgenic weed beets: possible, probable, avoidable ? *Journal of Applied Ecology 39 : 561-571.*

DÜRR C. & BOIFFIN J. (1995) : Sugarbeet seedling growth from germination to first leaf stage. *Journal of Agricultural Sciences, Cambridge, 124 : 427-435.*

DÜRR C., RICHARD G., BOIZARD H. (1999) : Amélioration de la qualité du lit de semence et réduction du nombre de passages par l'automatisation du réglage des outils. *Projet Agriculture Demain, 8p.*

DÜRR C. & AUBERTOT J-N. (2000) : Emergence of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) as affected by the size, roughness and position of aggregates in the seedbed. *Plant and Soil 219 : 211-220.*

DÜRR C., AUBERTOT J.N., RICHARD G., DUBRULLE P., DUVAL Y., BOIFFIN J. (2001) : SIMPLE : A model for simulation of plant emergence predicting the effects of soil tillage and sowing operations. *Soil Science Society of America. Journal 65 : 414-423.*

EL-MEZAWY A., DREYER F., JACOBS G., JUNG C. (2002) : High-resolution mapping of the bolting gene B of sugar beet. *Theoretical and Applied Genetics 105 : 100-105.*

ELLSTRAND N.C. & HOFFMAN C.A. (1990) : Hybridization as an avenue of escape for engineered genes. *Bioscience* 40 : 438-442.

EVANS A. & WEIR J. (1981) : The evolution of weed beet in sugar beet crops. *Kulturpflanze XXIX, 301-310.*

FAR-Consult : http://www.kbivb.be/farconsult/nl/index.asp

FARGUE A. (2002) : Maîtrise des flux de gènes chez le colza: étude *ex-ante* de l'impact de différentes innovations varietals. *Thèse de doctorat de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon, 150p.*

FORCELLA F., BENECH ARNOLD R. L., SANCHEZ R., GHERSA C.M. (2000) : Modelling seedling emergence. *Field crop research 67: 123-139.*

FORD-LLOYD B.V. (1986) : Infraspecific variation in wild and cultivated beets and its effects upon infraspecific classification. In: *BT Styles (Ed) The systematic association. Special. Vol29, Oxford, 331-344.*

FREE J.B. (1993) : Insect pollination of crops. Second edition. *Ed. Academic Pres London and New-York, 555 p.*

GABRIELLE B. (2003) : CERES-betterave, un modèle de prediction de la production et des impacts environnementaux de la betterave. *Proceedings of the joint colloquium on Sugar Beet Growing and Modelling, Lille (F).*

GESTAT DE GARAMBE, T. (2000) : Gestion des conséquences agronomiques et environnementales de la culture de betteraves tolérantes à un herbicide non sélectif. *XI*ème *Colloque International sur la Biologie des Mauvaises Herbes. Dijon, Septembre 2000.*

GOSS W.L. (1924) : The vitality of buried seeds. *Journal of Agricultural research, Vol. 29, n°7, 349-362.*

GUERITAINE G. (2002) : Aptitude des ravenelles à l'hybridation avec le colza et valeur adaptative des hybrides: implication pour l'utilisation de variétés transgéniques. *Thèse de doctorat, Université de Bourgogne, 159 p.*

GUMMERSON R.J. (1986) : The effect of constant temperatures and osmotic potentials on the germination of sugar beet. *Journal of Experimental Botany, vol. 37, n°179 : 729-741.*

GUNN J.S. (1979) : Weed beet in other crops of the arable rotation. *British Sugar Beet Review, 7-10.*

GUNN J.S. (1982) Population dynamics of weed beet. In: *Proceedings 1982 British Crop Protection Conference-Weeds,* Brighton, UK, 61-66.

GUNN J.S. & DUNKERTON J. (1981) : Weed beet through the arable rotation. *British Sugar Beet Review* 49 : 9-10.

HAUTEKÈETE N.-C., PIQUOT Y., VAN DIJK H. (2001) : Investment in survival and reproduction along a semelparity-iteroparity gradient in the *Beta* species complex. Journal of Evolutionnary Biology 14 : 795-804.

HECKER R.J. (1988) : Pollen characteristics of diploid and tetraploid sugarbeet. *Journal of Sugar Beet Research 25: 55-62.*

HOGABOAM G.J. (1957) : Factors influencing phenotypic expression of cytoplasmic male sterility in the sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Journal of the A.S.S.B.T. Vol IX (5), 457-465.*

HORNSEY K.G. & ARNOLD M.H. (1979) : The origins of weed beet. *Annals of Applied Biology 92 : 279-285.*

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.*

KLEIN E., LAVIGNE C., FOUEILLASSAR X, GOUYON P.-H., LARÉDO C. (2003) : Corn pollen dispersal : quasi-mechanistic models and field experiments. *Ecological Monographs 73: 131-150.*

LANGE W., BRANDENBURG W. A. DE BOCK T. S. M. (1999) : Taxonomy and cultonomy of beet (*Beta vulgaris* L.). *Botanical Journal of the Linnean Society 130 : 81-96.*

LARSEN K. (1977) : Self-incompatibility in *Beta vulgaris* L. I. Four gametophytic, complementary S-loci in sugarbeet. *Hereditas 85 : 227-248.*

LAUNAY M. (2003) : Présentation du caractère générique du modèle STICS: application à la betterave. *Proceedings of the joint colloquium on Sugar Beet Growing and Modelling, Lille (F).*

LAVIGNE C., LECOMTE J., KLEIN E. , DEVILLE A., DEVAUX C., GOUYON P.-H. (2003) : Potential and limits of modelling to predict the impact of transgenic crops in wild species. *Introgression from genetically modified plants into wild relatives and its consequences. Universiteit van Amsterdam, The Netherlands.*

LAVIGNE C., KLEIN E.K., COUVET D. (2002) : Using seed purity data to estimate an average pollen mediated gene flow from crops to wild relatives. *Theoretical and Applied Genetics 104 : 139-145.*

LE CORRE V., MACHON N., PETIT R.J., KREMER A. (1997) : Colonization with long-distance seed dispersal and genetic structure of maternally inherited genes in forest trees : a simulation study. *Genetical Research Cambium 69 : 117-125.*

LE CORRE V. & KREMER A. (2003) : Genetic variability at neutral markers, quantitative trait land trait in a subdivided population under selection. *Genetics 164 : 1205-1219.*

LENORMAND T. (2002) : Gene flow and the limits to natural selection. *Genetics 149 : 1383-1392.*

LETSCHTERT J.P.W. (1993) : *Beta* section *Beta*: biogeographical patterns of variation and taxonomy. *Wageningen Agric. Univ. Papers 93: 1-155.*

LEXANDER K. (1980) : Present knowledge of sugar beet bolting mechanisms. *43rd winter congress of IIRB, p245-258 Brussels.*

LONGCHAMP J.P., CHADOEUF R., BARRALIS G. (1984) : Evolution de la capacité de germination des semences de mauvaises herbes enfouies dans le sol. *Agronomie 4(7) : 671-682.*

LONGCHAMP J.P., BOURLIER M., CHADOEUF R., BARRALIS G. (1988) : Effets de l'enfouissement des semences *d'Aethusa cynapiumn Chenopodium album*, *Euphorbia exigua* et *Sinapis arvensis* sur leur capacité germinative et leur levée au champ. *Agronomie 8(7) : 591-601.*

LONGDEN P.C. (1976) : Annual beet: problems and prospects. *Pesticide science, 7 422-425.*

LONGDEN P.C. (1980) : Weed beet. *Agricultural progress 55: 17-25.*

LONGDEN P.C. (1989) : Effects of increasing weed-beet density on sugar-beet yield and quality. *Annals of Applied Biology* 114 : 527-532.

LONGDEN, P.C. (1993) : Weed beet resurgence in 1993 : the bolters return. *British sugar Beet Review vol 61, no 3.*

LONGDEN P., CLARKE N., THOMAS T. (1994) : Why are bolting and flowering important in sugar beet ? *British Sugar Beet Review, vol 62 No 2, 23-26.*

LONGDEN P.& BREAY T. (1995) : Weed beet – The future. *British Sugar Beet Review 63(4),16-18.*

MALETSKY S.I. & WEISMAN N.J. (1978) : A population genetic analysis of self- and cross-incompatibility in sugar Beet (*Beta vulgaris* L.). *Theoretical and Applied Genetics 52 : 21-28.*

MARGARA J. (1960) : Déterminisme de l'élongation et de la floraison dans le genre *Beta. Ann. Amélior. Plantes. 10(4) Mémoire de doctorat.*

MAYER A.M. & POLJAKOFF-MAYBER A. (1975) : The germination of seeds. *Pergamon Press ed.*

MAZLIAK P. (1982) : Croissance et développement : Physiologie Végétale II. *Hermann ed. p133.225.*

MILFORD G.F.J., POCOCK T.O., RILEY J. (1985) : An analysis of leaf growth in sugar beet. I. Leaf appearance and expansion in relation to temperature under controlled conditions. *Annals of applied Biology 106: 163-172.*

NARDI L. & BADOR S. (1993) : L'écimage, une intervention capitale. *Bulletin semences n°125, p42,44.*

NORDBORG M. & BERGELSON J. (1999) : The effect of seed and rosette cold treatment on germination and flowering time in some *Arabidopsis thaliana (Brassicaceae)* ecotypes. *American Journal of Botany, 86(4) : 470-475.*

ONSTAD D.W. & GUSE C.A. (1999) : Economic analyses of transgenic maize and nontransgenic refuges for managing European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Economic Entomology 92: 1256-1365.*

OWEN F.W., CARSNER E., STOUT M. (1940) : Photothermal induction of flowering in sugar beet. *Journal of Agricultural Research 61 : 101-124.*

OWEN F.W. (1942) : Inheritance of cross- and self-sterility and self-fertility in Beta vulgaris L. *Journal of Agricultural Research 64 : 679-698.*

PACALA S.W. & SILANDER J.A. (1985) Neighborhood models of plant population dynamics. I. Single-species models of annuals. *The American Naturalis*, 125 : 385-411.

PERARNAUD V., SOUVERAIN F., PRATS S., DEQUIET B., FAUCHÈRE J., RICHARD-MOLARD M. (2002) : Influence du climat sur la montée à graine de la betterave. Synthèse ITB-Météo-France, http://www.institut-betterave.asso.fr

PICHENEZ J. (1981) : Les montées à graines. *Revue Sucrerie française 50, 11p.*

POHL-ORF M., BRAND U., DRIESSEN S., HESSE P., LEHNEN M., MORAK C., MÜCHER T., SAEGLITZ C., VON SOOSTEN C., BARTSCH D. (1999) : Overwintering of genetically modified sugar beet, *Beta vulgaris* L. subsp. v*ulgaris*, as a source for dispersal of transgenic pollen. *Euphytica 108 : 181-186.*

RÈGLES INTERNATIONALES POUR LES ESSAIS DE SEMENCES (1999). *Seed Science and Technology 27, Supplément.*

RAYBOULD A.F. & GRAY A.J. (1993) Genetically modified crops and hybridization with wild relatives: a UK perspective. *Journal of Applied Ecology 30 : 199-219.*

REBOUD (1992) : Les risques associés aux manipulations génétiques : le cas de la résistance aux herbicides. *Thèse de doctorat de l'Institut National Agronomique de Paris-Grignon, 56p.*

RENARD H.A. (1976) : La germination des semences. Application au cas de la betterave. *Hautes Etudes Betteravières et Agricoles 8(35) : 7-13,15.*

RENARD H.A. (1977) : La germination des semences. Application au cas de la betterave. *Hautes Etudes Betteravières et Agricoles 9(36) : 7-11,13-19.*

RICHARD G., RAYMOND P., CORBINEAU F., PRADET A. (1989) : Effect of the pericarp on sugar beet (Beta vulgaris L.) seed germination: study of the energy metabolism. *Seed Science and Technology 17 : 485-497.*

RICHARD-MOLARD M., MUCHEMBLED C., GESTAT DE GARAMBE T. (1996) : Expérimentations aux champs de betteraves tolérantes à un herbicide non sélectif : premiers résultats et perspectives. *X^{ème} Colloque International sur la Biologie des Mauvaises Herbes. Dijon, Septembre 1996. A.N.P.P., 231-238.*

RICHARD-MOLARD M., GESTAT DE GARAMBE T. (1998) : Utilisation de variétés tolérantes à un herbicide non sélectif. Conséquences sur le système de culture. *Proceedings of the 61st IIRB Congress, 269-289.*

ROGER-ESTRADE J., COLBACH N., LETERME P., RICHARD G., CANEILL J. (2001) : Modelling vertical and lateral weed seed movements during mouldboard ploughing with a skim-coulter. *Soil Tillage Research 63 : 35-49.*

RÖHRIG M. & STUTZEL H. (2001) : A model for light competition between vegetable crops and weeds. *European Journal of Agronomy 14 : 13-29.*

SADEGHIAN S.Y., BECKER H.C., JOHANSSON E. (1993) : Inheritance of bolting in three sugar beet crosses after different periods of vernalization. *Molecular Ecology 9 : 2035-2040.*

SANTONI S. & BERVILLÉ A. (1992) : Evidence for gene exchanges between sugar beet (Beta vulgaris L.) and wild beets: consequences for transgenic sugar beets. *Plant molecular biology 20 : 578-580.*

SAVITSKY V.F. (1954) : Inheritance of the number of flowers in flower clusters of *Beta vulgaris* L. *Proceedings of the American Society of Sugar Beet Technologists 8 : 3-15.*

SCOTT R. K. (1970) : The effect of weather on the concentration of pollen within sugar-beet seed crops. *Annals of Applied Biology 66 : 119-127.*

SCOTT R. K., LONGDEN P.C. (1970) : Pollen release by diploid and tetraploid sugar-beet plants. *Annals of applied biology, 66 : 129-135.*

SESTER M., COLBACH N., DARMENCY H. (2002) : Modelling the influence of cropping systems on gene flow from herbicide resistant sugar beet. Presentation of the model GeneSys-Beet. *VII Congress of the European Society for Agronomy, Cordoba, Spain, 327-328.*

SESTER M., COLBACH N., DARMENCY H. (2003) : Presentation of the GeneSys-Beet model: a tool to compare cropping systems according to the risk of apparition of transgenic weed beets. *Proceedings of the joint colloquium on Sugar Beet Growing and Modelling, Lille (F).*

SHEN Y., FORD-LLOYD B.V., NEWBURY H.J.(1998) : Genetic relationships within the genus Beta determined using both PCR-based marker and DNA sequencing techniques. *Heredity 80 : 624-632.*

SOUKUP J., HOLEC J., VEJL P., SKUPINOVA S., SEDLAK P. (2002) : Diversity and distribution of weed beet in the Czech Republic. *Journal of plant diseases and protection.*

STOUT M. (1946) : Relation of temperature to reproduction in sugar beets. *J. Agric. Res. : 72 n°2, 49-68.*

VAN DIJK H. BOUDRY P., MCCOMBIE H., VERNET P. (1997) : Flowering time in wild beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) along a latitudinal cline. *Acta Oecologica 18 : 47-60.*

VAN DIJK H. & DESPLANQUE B. (1998) : Echange de gènes entre betteraves sauvages et cultivées : risques associés à l'utilisation de betteraves transgéniques. *Proceedings of the 61th IIRB congress, February 1998, 225-268.*

VAN GENUCHTEN M. T. (1980) : A close form equation for predicting the hydraulic conductivity of unsatured soils. *Soil Science Society of America Journal 44 : 892-898.*

VAN ROGGEN P.M. (1997) : The sex life of a sugar-beet. *British Sugar Beet Review 65 : 28-30.*

VIGOUREUX A. & VANSTALLEN R. (1975) : Résultats du fauchage de betteraves montées à graines et des betteraves mauvaises herbes. *Proceedings. of the 38th Winter congress of Institut international de recherches betteravières.*

VIGOUROUX Y. (2000) : Betteraves transgéniques et betteraves adventices : étude des flux de gènes et leurs conséquences. *Thèse de doctorat, Université de Bourgogne, 117 p.*

VIGOUROUX Y., DARMENCY H., GESTAT DE GARAMBÉ T. & RICHARD-MOLARD M. (1999) : Gene flow between sugar beet and weed beet. In: *Proceedings 1999 Gene Flow and Agriculture, Relevance for Transgenic Crops, British Crop Protection Conference,* Keele, UK, 83-88.

VLEESHOUWERS L. (1997) : Modelling weed emergence patterns. *PhD thesis, Wageningen Agricultural University,Wageningen, 165pp.*

WEIBULL W. (1959) : A statistical distribution function of wide applicability. *Journal of Applied Mechanics* 18 : 293-297.

WESSON G. & WAREING P.F. (1969) : The role of light in the germination of naturally occurring populations of buried weed seeds. *Journal of Experimental Botany 20 : 402-413.*

WOOD D.W., SCOTT R.K., LONGDEN P.C. (1983) : Effects of seed crop ripening temperatures on bolting in the sugar-beet root crop. *45th Winter Congress IIRB : 15-24.*

XIE Y., KINIRY J.R., WILLIAMS J.R. (2003) : The almanac model's sensitivity to input variables. *Agricultural systems 78, 1-16.*

YAMADA O. (2002) : Amélioration et proposition d'utilisation d'un modèle de germination et levée de vulpin des champs (*Alopecurus myosuroides* Huds.). *Mémoire de fin d'études, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 29p.*

YENISH J.P.,FRY T.A., DURGAN B.R., WYSE D.L. (1996) : Tillage effects on seed distribution and common milkweed (*Asclepias syriaca*) establishment. *Weed Science 44 : 815-820.*

ANNEXES

ANNEXE 1

Liste des variables et des paramètres

$\mathbf{X}_{indice}$ = nombre par m² d'individus de type *indice* dans la parcelle
$x_{indice}(Gen_i)$ = proportions du génotype Gen_i associée à la variable $\mathbf{X}_{indice}$.
Dans le tableau ci-dessous, les variables de type "proportion génotypique" ne sont pas explicitées. Seules les variables de type "densité" sont détaillées, en plus des indices, paramètres etc.

Nom	Type	Explication
A/a		transgène de résistance à un herbicide non sélectif
G_i/g_i		Gène autre que transgène
X/x et Z/z		gènes de restauration de la fertilité pollinique.
$DJM_{tr\ c}$	date	date de montaison des traînantes dans la culture *c*
iniGL	date	date initiale de germination
j	date	jour julien
$j_{opé}$	date	date d'une opération culturale
$DynFlo_{tp}(sdj_j)$	fonction	Proportion de plantes en fleurs de type tp en fonction de la somme de degrés jour depuis le semis
$DynMont_{tp}(sdj_j)$	fonction	Taux de montées du type tp en fonction des degrés jours depuis le semis
$FLO_{tp}(sdj_j\text{-}sdj_i)$	fonction	nombre cumulé de fleurs ouvertes le jour j sur une plante ayant commencé à fleurir le jour i
L(sdj)	fonction	longueur e l'hypocotyle au jour j
LT_h	fonction	longueur à parcourir pour une plantule d'une graine de l'horizon h jusqu'à la surface du sol
Max	fonction	capacité de germination des semences en fonction de la saison
MSM_h	fonction	Taux de mortalité sous motte pour l'horizon h
$P_{A\rightarrow B}$	fonction	Proportion de pollen dispersé de chaque parcelle A vers un m² moyen de chaque parcelle B.
$PRP(Gen_i)$	fonction	production relative de pollen liée au génotype Gen_i
sdjeq	fonction	temps hydro-thermique équivalent potentiel hydrique optimal Ψ_O
$sdjh_{h\ j}$	fonction	temps hydro-thermique (somme de degrés jour humides) dans l'horizon h le jour j depuis la date de départ de germination
$St_{tg}(t_1, t_2)$	fonction	taux de survie des semences de type tg dans le sol entre les temps t_1 et t_2
$TC_{h\ tg}$	fonction	temps de croissance de l'hypocotyle jusqu'à la surface (°Cj)
THcourt	fonction	Taux de plantules dont l''hypocotyle est trop court pour lever
TNG_p	fonction	diminution de germination liée à la profondeur de la graine
$\gamma_3(x,y)$	fonction	probabilité pour un grain de pollen de tomber à un point situé à la distance $d = \sqrt{x^2 + y^2}$
c	indice	culture
Gen_i	indice	Génotype diploïde
h	indice	horizon
p	indice	parcelle
tg	indice	type de graine
tp	indice	type de plante
ts	indice	travail du sol
θ_{base}	paramètre	température de base de la germination (3.5°C)
ψ_{base}	paramètre	potentiel hydrique de base de la germination (–1.7 Mpa)

Ψ_O	paramètre	potentiel hydrique optimal
A_{StS} et B_{StS}	paramètre	mortalité sous motte des graines germées
B et C	paramètre	dynamique (Gompertz) de germination
Lmax	paramètre	Longueur maximale de l'hypocotyle
$MaxFleurs_c$	paramètre	nombre maximal de fleurs sur la plante dans la culture c,
s_0, s_{50} et b	paramètre	dynamique de montaison
survie	paramètre	Taux de survie hivernal
TD'_d	paramètre	réduction du taux de développement des fleurs en graines due à la densité de plantes de betterave
$TD_{c,tp}$	paramètre	taux de réussite des fleurs de plantes de type tp dans la culture c
TS_{ts}	paramètre	proportion de semences bougées de l'horizon i vers l'horizon f sous l'effet du travail du sol ts
x_{0c}, x_{50c} et b_c	paramètre	dynamique de montaison (ou floraison) dans la culture c
x_{0coupe}, $x_{50coupe}$ t b_{coupe}	paramètre	dynamique de montaison (ou floraison) après broyage
αdm_c	paramètre	taux de montaison des traînantes dans la culture *c*
αm_c	paramètre	taux de montaison des adventices dans la culture *c*
α_{StS}	paramètre	longueur à parcourir pour une plantule d'une graine de l'horizon h jusqu'à la surface du sol
$\rho'_{c\,tp}$	paramètre	production de pollen liée à la culture c relatif à un sol nu
$\theta_{h,j}$	var. climat.	température moyenne du jour j dans l'horizon h
$\psi_{h,j}$	var. climat.	potentiel hydrique moyen du jour j dans l'horizon h
Sfroid	var. climat.	Somme de degrés jours froids (en dessous de –4°C)
$\mu_{opé}$	var. d'entrée	Mortalité liée à une opération culturale
$\mu_{opé}(Gen_i)$	var. d'entrée	Mortalité due à l'opération sur les plantes du génotype Gen_i
(x_i, y_i)	var. d'entrée	coordonnées des coins des parcelles
NbP	var. d'entrée	nombre total de parcelle dans la simulation
NbP	var. d'entrée	Nombre total de parcelles dans la simulation.
τVern	var. d'entrée	taux de cultivées sensibles à la vernalisation
FF_p	var. du cycle	Fleurs fécondées sur la parcelle p
$FJ_{j\,p\,tp}$	var. du cycle	Plantes de type tp qui commencent à fleurir le jour j sur la parcelle p
$Fleurs_{p\,tp}(j)$	var. du cycle	nombre de fleurs ouvertes le jour j sur un m² moyen de la parcelle p pour les plantes de type tp.
$FPOL_{p\,tp}$	var. du cycle	fleurs pollinisatrices sur les plantes de type tp de la parcelle p.
$GGE_{j\,p\,h\,tg}$	var. du cycle	graines germées efficaces du jour j dans l'horizon h du type tg
$G_{j\,p\,h\,tg}$	var. du cycle	graines germées le jour j dans la parcelle p de l'horizon h du type tg
$L_{j\,tg}$	var. du cycle	Nombre de levées le jour j issues des graines de type tg
$MJ_{j\,p\,tp}$	var. du cycle	Montées le jour j sur la parcelle p de type tp
$MO_{p\,tp}$	var. du cycle	total des montées survivant à une opération spécifique des montées
$MP_{p\,tp}$	var. du cycle	Montées potentielles de type tp sur la parcelle p
$Nuage_{j\,p}$	var. du cycle	fleurs pollinisatrices qui contribuent au nuage pollinique au dessus
$PL_{p\,tp}$	var. du cycle	plantules de type tp de la parcelle p
pollen (AXZ)	var. du cycle	proportion du pollen qui est de génotype haploïde AXZ
$StockInitial_{p\,h\,tg}$	var. du cycle	stock semencier au moment du départ de germination
$Stock'_{p\,h\,tg}$	var. du cycle	Stock semencier après mortalité *in situ*: graines de type tg dans l'horizon h de la parcelle p au jour j
$Stock_{p\,h\,tg}(j)$	var. du cycle	stock semencier jour j: graines de type tg dans l'horizon h de la parcelle p
TGermées	var. du cycle	proportion de graines germées au jour j

ANNEXE 2

Les grandes étapes de l'itinéraire cultural de la betterave

Source : ITB http://www.institut-betterave.asso.fr/

Implantation de la culture: du labour au semis

La phase d'implantation est une étape fondamentale dans la culture de la betterave. A travers les dynamiques de levée et la mise en place du couvert végétal, cette phase a des conséquences importantes sur le développement et la croissance de la culture et notamment sur sa capacité à valoriser le flux de rayonnement solaire du printemps. De nombreux facteurs viennent influencer la levée et la croissance juvénile de la culture.

- ***La taille des semences et leur qualité*** sont très variables, ce qui se traduit par une levée plus rapide des plantules issues de grosses semences par rapport à celles provenant de plus petites.

- ***Les techniques culturales*** utilisées par l'agriculteur agissent également sur la phase d'implantation (hétérogénéité de la population…), à travers les choix des dates d'intervention, le mode de préparation des sols, les réglages de semoirs (profondeur de semis…).

- ***Les conditions du sol*** et en particulier les caractéristiques de l'environnement du lit de semences (humidité, température et structure) doivent être optimales pour permettre une bonne humectation de la graine, sa germination et enfin la sortie de terre de la plantule sans obstacle (DÜRR& al., 1993).

- ***Le climat,*** à travers la somme des températures et la quantité de rayonnement intercepté par le végétal, intervient directement dans le développement de la canopée (SCOTT& JAGGARD, 1992) puis détermine la quantité de sucre accumulé dans la racine.

Après la maîtrise plus ou moins satisfaisante de ces facteurs, on estime qu'une levée est réussie quand le nombre de plantules levées atteint un taux de 94 % du nombre de graines semées. L'objectif recherché est de l'ordre de 100 à 120 000 plantes par ha.

Cette partie de l'itinéraire cultural comprend le travail du sol préalable à la mise en place des graines et le semis. L'objectif est d'obtenir une bonne structure du sol et un lit de germination favorable à une levée rapide, tout en évitant la présence de zones compactées et une répartition irrégulière de la culture précédente, afin de faciliter le bon développement racinaire. De plus comme pour toute culture il est important de favoriser également le mouvement de l'eau et de l'air.

Le Déchaumage

Il a pour but de mélanger les chaumes de la culture précédente à la terre pour faciliter leur décomposition. Il contribue également au nettoyage du sol des mauvaises herbes en détruisant mécaniquement celles qui ont levé et en favorisant la germination des graines remontées en surface qui seront détruites par le labour. Il ouvre le sol pour faciliter la pénétration de l'air et de l'eau.

Le Labour :

Il est pratiqué à l'automne ou en hiver, pour bénéficier de l'action structurante du gel hivernal sur les sols moyens et argileux , obtenir une terre ameublie et détruire les adventices ou les repousses. Il est pratiqué au printemps dans les régions où les sols sont meubles : terres sableuses ou de limon

battant des régions côtières des Flandres, de la Picardie et de la Normandie, ou les terres crayeuses de la Champagne.

En pratique, bien que longtemps la betterave ait été considérée comme une plante exigeant des labours profonds, des profondeurs de 20 à 25 cm suffisent techniquement et économiquement. Seuls la présence d'une semelle de labour ou le mauvais drainage et aération du sol peuvent justifier l'utilisation des labours plus profonds.

Préparations superficielles :

Elles ont pour objectif d'obtenir un profil cultural favorable tout en sachant que les exigences requises sont contradictoires : sol meuble en profondeur mais non creux, lit de germination ferme mais non compact, surface ni trop affinée ni trop motteuse.

La première étape est la reprise du labour. En un deuxième temps il faut ameublir le sol par un passage croisé de herse ou d'instruments à dent flexibles. Ces deux opérations peuvent être réalisées simultanément en un ou deux passage en utilisant des outils combinés.

Pour la préparation proprement dite du lit de germination qui se situe à 5 ou 6 cm de profondeur, il faut éviter l'utilisation d'instruments qui écrasent le sol mais il convient d'obtenir un sol suffisamment et régulièrement rappuyé. L'objectif est d'avoir une profondeur de semis constante et un contact étroit entre la graine et le fond du lit de germination. Ceci permettra une humidification rapide des semences. La profondeur de semis optimum se situe entre deux et trois centimètres. De plus le sol doit présenter des mottes d'une taille suffisante pour préserver la structure et éviter le croûtage, tout en étant suffisamment fines pour permettre aux jeunes plantules de les contourner pour atteindre la surface.

Le nombre de passages doit être restreint, soit en utilisant des outils de grande largeur, soit en les regroupant à l'avant et à l'arrière du tracteur. Le tracteur équipé *de roues jumelées* ou *roues squelette intégrales* est recommandé dans tous les cas, sauf dans les terres sableuses. L'association d'outils animés par la prise de force et de cages roulantes, donne de bons résultats sur des sols pas trop humides et bien nivelés. Leur utilisation présente un risque de lissage dès que le sol est mal ressuyé.

Les semences :

Elles étaient autrefois constituées par des glomérules plurigermes, puis grâce à la segmentation, il a été possible de réduire le nombre de germes par graine. Aujourd'hui grâce à la sélection génétique, en évitant que les fleurs ne se soudent, il est possible d'obtenir un seul germe par graine: ce sont les semences monogermes . Celles ci sont travaillées par polissage (élimination des saillies) et triage densimétrique (élimination des graines légères) afin de faciliter leur distribution dans les semoirs.

Actuellement les graines se présentent sous deux formes :

- Les graines nues avec une préférence de calibre située entre 3,5 et 4,5 mm
- Les graines enrobées, utilisant comme base les graines nues, protégées par des substances neutres qui permettent d'avoir de graines de forme sphérique plus régulières et calibrées entre 3,75 et 4,75 mm.

Les semences font l'objet d'une opération de pelliculage permettant d'appliquer dans un film polymère, un colorant, des insecticides (pour protéger les jeunes plantules des ennemis souterrains) et des fongicides (pour lutter contre les maladies cryptogamiques qui peuvent être transmises par la semence). Les graines sont vendues par *Unité*, en sachant que chaque unité contient 100 000 graines, ce qui facilite le calcul des besoins.

Semoirs de précision :

Un élément de semoir à betterave est constitué par:

- ***Un distributeur*** qui a pour rôle de distribuer les semences une par une, à une distance déterminée d'avance par simple réglage de la vitesse de rotation de celui ci. La semence est éjectée dans un soc qui en assure la profondeur d'enterrage.
- ***Des organes de mise en terre de la semence*** : le but est d'assurer une bonne germination et obtenir une levée rapide et homogène. La **profondeur d'enterrage** peut être réglée par action sur une *roue jauge*. Suivant son emplacement par rapport à l'élément on a les semoirs à plombage libre, celle ci est placée devant le soc, et les semoirs dits *à balancier*, le soc est en équilibre entre une roue avant et une roue arrière.

Date de semis :

La plupart des semis s'effectuent entre le 20 mars et le 15 avril, lorsque il n'y a plus de risque de fortes gelées et que les conditions climatiques le permettent. Il faut que la terre soit suffisamment réchauffée pour permettre la germination des graines (7°C environ).

Mode de semis :

La distance de semis est restée stable depuis vingt ans et se situe autour de 17 et 18 cm sur le rang, et 45 cm entre les lignes. Cependant certaines régions, comme le Sud de Paris et la Bourgogne, ont opté pour un écartement de 50 cm.

L'irrigation

L'irrigation de la betterave répond d'une part au besoin de maintenir des rendements en année de forte sécheresse et d'une autre part d' améliorer la qualité interne et externe de la culture. Ce qui explique l'utilisation de cette pratique dans des régions à haut déficit hydrique pendant la période de développement rapide de la culture. Néanmoins, la betterave est une culture qui supporte de courtes périodes de sécheresse estivale sans compromettre pour autant le déroulement normal de sa croissance.

Pour réduire les apports d'eau sans perte de rendement et en augmentant la qualité il faut respecter trois règles fondamentales :

- Suivre l'évolution du déficit climatique: différence entre l' évapotranspiration potentielle (ETP) et la hauteur de pluie (P). Et ne compenser ce déficit qu'à 70 % maximum,
- A chaque apport ne pas dépasser la quantité d'eau correspondant à la profondeur du sol contribuant à l'alimentation en eau de la culture.
- Ne pas arroser après le 20 août, sauf si le déficit accumulé est excessif et prolongé : l'irrigation est moins bien valorisée.

Des apports excessifs peuvent avoir des conséquences néfastes :

- baisse de la richesse,
- dégradation de la structure des sols,
- surconsommation d'eau, lessivage et drainage des éléments minéraux (nitrates),
- perturbation de la vie microbienne,
- développement de maladies liées à des champignons du sol (rhizomanie, rhizoctones,…),
- augmentation de la tare terre à la récolte.

La Protection de la culture

Pour préserver le rendement potentiel obtenu par la génétique, la qualité de la semence, la fertilisation et les conditions agroclimatiques, il faut protéger la betterave de la concurrence des adventices et des attaques de ravageurs et maladies.

Désherbage :

Le début de végétation est très lent chez la betterave, la fermeture des rangs intervient en général à la fin juin.Cela laisse la place à des levées successives de mauvaises herbes. En les éliminant on diminue le risque d'étouffement de la jeune betterave, très sensible à la concurrence pour la lumière, les fertilisants et l'eau.

L'intervention directe dans la culture de betterave est très déterminante, bien que la maîtrise des mauvaises herbes se fasse au niveau de toutes les cultures de la rotation et de toutes les étapes des itinéraires techniques.

Au fil des années, le désherbage a évolué vers une réduction des doses due à des impératifs technico-économiques et environnementaux. Toutefois, afin de réussir un désherbage, il faut suivre certaines règles :

- Pour un traitement de pré-émergence, il faut intervenir tôt, dans les 48 h qui suivent le semis en appliquant un produit à action racinaire : métamitrone ou chloridazone. Il a pour but de faciliter les interventions en post-émergence, sans réduire pour autant leur nombre. Il est possible de supprimer ce traitement (faire *l'impasse)*, s'il existe une faible infestation de matricaires ou sur un sol se ressuyant vite ou érosif.
- Le premier traitement de post-émergence doit être réalisé sur des adventices au stade jeune, sans tenir compte celui des betteraves. Pour un programme à doses réduites celui-ci doit intervenir au stade point vert de la mauvaise herbe et pour un programme classique, au stade de deux cotylédons.
- On doit optimiser le nombre de passages en post-émergence afin d'obtenir une parcelle propre tout en restant raisonnable dans le nombre de traitements. Un désherbage satisfaisant peut être réalisé avec trois voire quatre passages.
- Il est nécessaire de choisir son mélange en fonction des mauvaises herbes présentes : le mélange de base est constitué par deux matières actives, le phenmédiphame (Bétanal) et l'éthofumesathe (Tramat). Le choix du ou des produits racinaires accompagnant le mélange de base sera fonction de la flore présente, en ciblant la ou les adventices prédominantes.

Lutte contre les ravageurs :

En ce domaine, les deux principaux risques pour la culture de la betterave sont :

- Les parasites souterrains qui détruisent les jeunes plantules : tipules, taupins, blaniules…
- Les ennemis aériens, surtout ceux susceptibles de transmettre des maladies virales comme la jaunisse avec le puceron.

Pour lutter contre ces ennemis, soit on utilise le **traitement localisé des lignes de semis** à l'aide de microgranulés imprégnés d'insecticide, distribués avec des distributeurs de microgranulés adaptés sur le semoir soit on utilise des **semences traitées** avec un insecticide : le Gaucho.

Ces deux possibilités sont complétées par des **traitements relais en cours de végétation**, un ou deux (voire trois sur des semences non traitées Gaucho) selon les avis diffusés par l'ITB.

Les traitements fongicides en végétation :

Pendant la période estivale jusqu'à la récolte s'élabore 50 % du sucre produit, il est donc important de protéger le feuillage contre toute attaque de maladies cryptogamiques. Les traitements fongicides protègent les rendements betteraviers.

Les attaques d'**oïdium** sont moins sévères que celles de la **cercosporiose**, mais l'oïdium de la betterave est présent sur toutes les surfaces betteravières d'où son incidence économique plus grande. La **ramulariose** et la **rouille** sont moins fréquentes et moins préjudiciables.

A l'origine les traitements au soufre étaient les plus utilisés. Ils étaient très efficaces contre l'oïdium mais un peu moins contre la ramulariose. Cependant une nouvelle famille de fongicides, les triazoles, ont pris la relève grâce à leur plus grande efficacité sur l'ensemble des maladies et leur grande facilité de mise en œuvre.

La majorité des produits disponibles pour combattre les maladies du feuillage, sont d'autant plus efficaces qu'ils sont appliqués en début d'attaque.

La Récolte

L'opération de récolte consiste à extraire du sol les racines, en les débarrassant de leurs feuilles et collets et en éliminant le maximum de terre attenante. Ensuite les racines sont chargées pour être, soit livrées directement en usine, soit disposées en tas en bout de champ, appelés *silo*s, avant d'être reprises et transportées à la sucrerie.

Aujourd'hui la récolte est entièrement mécanisée, avec comme objectif prioritaire le nettoyage, tout en assurant des pertes minimales.

La campagne de récolte en France a lieu, en moyenne, de la fin du mois de septembre à la fin du mois de novembre, selon un calendrier qui obéit à des règles précises pour garantir un approvisionnement régulier des sucreries.

Les matériels utilisés sont en grande partie composés de machines travaillant 6 rangs à la fois. Ils réalisent des opérations distinctes, pouvant être effectuées en un ou plusieurs passages. Dans ce dernier cas ils sont communément dénommés *chantiers décomposés*. Les opérations sont les suivantes :

- Effeuillage et décolletage avec évacuation latérale des feuilles ou, plus rarement, entre les rangs ;
- Arrachage des racines et alignement en un *andain* unique ;
- Ramassage, chargement et transport des andains.

Dans la plupart des cas, les deux dernières opérations sont réalisées simultanément par une seule machine qui ne constitue pas d'andain, les arracheuses-chargeuses. Les betteraves arrachées sont directement chargées dans les bennes.

L'opération d'**effeuillage** est réalisée par une effeuilleuse composée d'un rotor à fléaux métalliques comme ceux qui sont présents dans les ensileuses. La rotations de ceux ci provoque un courant d'air qui entraîne les feuilles hachées vers l'auge d'une vis d'Archimède qui les évacue sur le côté. Dans certains cas il existe un deuxième rotor, équipé de battes en caoutchouc, afin d'éliminer le reste des pétioles et faciliter le travail des décolleteurs.

Le **décolletage** consiste à pratiquer une coupe superficielle du sommet du collet de la betterave afin d'éliminer le maximum de pétioles encore présents. Le dispositif des décolleteuses est composé d'un tâteur et d'un couteau. Le premier s'appuie sur le sommet de la betterave pour positionner le couteau qui le suit à une hauteur convenable. La coupe doit être franche et bien calculée afin d'éviter les

décolletages excessifs qui se traduisent par des pertes, et les décolletages insuffisants qui peuvent provoquer des fermentations dans les betteraves qui vont être conservées dans des silos.

Une fois que les racines sont effeuillées et décolletées, elles sont sorties de terre au moyen d'une **arracheuse** qui les extrait du sol et les transfère sur des organes de nettoyage. Les éléments arracheurs peuvent être de plusieurs types : à socs fixes à socs rotatifs. Mais actuellement les plus utilisés sont ceux constitués soit de socs à plaques animés, soit d'un disque galbé vertical précédé d'un patin (ou ski).

Les éléments de **nettoyage** et groupage des arracheuses sont constitués de grilles rotatives appelés *soleils* ou *turbines*. La rotation des turbines crée une force centrifuge entraînant les betteraves contre les grilles verticales fixes, provoquant un frottement qui doit les débarrasser en partie de la terre qui les recouvre.

Une fois que les betteraves sont disposées en andain par les *arracheuses-aligneuses*, celles ci sont reprises par les *ramasseuses-chargeuses*, composées d'un organe de ramassage au sol ou pick-up, d'un circuit de nettoyage (avec une ou plusieurs turbines alignées) et d'un élévateur qui évacue les betteraves, soit dans une benne qui roule en parallèle, soit dans une trémie dans le cas des *ramasseuses-débardeuses* (qui peuvent être automotrices avec une trémie de grande capacité).

Lorsque l'arrachage et le chargement est réalisé simultanément, celui ci est réalisé par les arracheuses-chargeuses. Elles se présentent comme des arracheuses- aligneuses normales mais à qui on a rajouté une troisième ou quatrième turbine de nettoyage et une flèche de chargement.

L'opération de **débardage** consiste à réaliser des tas, ou silo, en bout de champ ou à proximité de la parcelle, sur des aires spécialement aménagées en bordure de route.

Le regroupement des opérations peut être réalisé autour d'un unique tracteur qui porte à l'avant une effeuilleuse poussée et qui tire, à l'arrière, une arracheuse-chargeuse. Actuellement, il est majoritairement réalisé sur un bâti automoteur qui possède également une petite trémie d'attente afin de permettre l'échange de benne. Ces machines sont dénommées ***automotrices***. Quant ce type de machine possède une trémie à grande capacité qui permet également le débardage, celles ci sont appelées ***intégrales*** pour indiquer qu'elles sont capables de tout faire.

ANNEXE 3

Le désherbage en betterave sucrière

Document Le betteravier français n°817, ITB, 27 janvier 2004.

La Technique Betteravière
n° 817 - 27 janvier 2004
ITB sur internet : www.itbfr.org
N° de serveur vocal de l'ITB 01 42 93 33 13

Désherber les betteraves en 2004

Efficacité, sélectivité, utilisation des mélanges

Au sortir d'une année 2003 riche en contrastes, la réussite du désherbage a confirmé, s'il en était besoin, que c'est par une adaptation permanente à la situation de la parcelle que les meilleurs résultats peuvent être obtenus. Les doses réduites préconisées depuis de nombreuses années ont permis d'intervenir même en période de gel en avril. Seules des températures négatives inférieures à -5°C ont obligé à retarder les applications.
Pour ce printemps, le Mercantor Gold est la nouveauté ; ce produit permettra de compléter les possibilités de lutte contre les amarantes, graminées estivales ou morelle.
L'adaptation des programmes demeure la base du désherbage, qu'il s'agisse de produits, de doses ou de période d'application.
Cette adaptation permet d'utiliser des doses réduites d'herbicides et d'obtenir un désherbage efficace et sélectif.
Pour 2004, l'ITB a obtenu l'enregistrement d'une trentaine de mélanges de pré-émergence et de plus de 13 000 mélanges de post-émergence.
Ces mélanges peuvent donc être utilisés avec plus de sûreté.
Ce partenariat avec les firmes et l'Administration sécurise la production betteravière et sucrière.

Bref retour sur le désherbage 2003

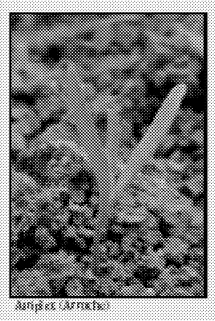
Comme il a été précisé dans la Technique betteravière du 21 octobre 2003, le désherbage en 2003 peut être considéré comme une réussite, jugé au moment de la couverture du sol. Les fortes chaleurs estivales, en réduisant le volume foliaire de la culture, ont permis à des adventices de dépasser la culture à la faveur des quelques pluies.
Les **chénopodes** ont été souvent l'adventice dont le contrôle fut insuffisant. Lorsqu'on analyse les causes de ces échecs, on trouve souvent une formulation trop dépendante des conditions climatiques ou un programme de traitement interrompu de façon prématurée. Les amarantes étaient plus fréquentes au sud de Paris. D'autre part, des vivaces, liserons, chardons étaient signalées ponctuellement dans plusieurs régions.
Les **Graminées**, vulpin, ray-grass, mais aussi panic, sétaire, n'ont pas toujours été contrôlées de manière complète. Si des cas de résistance des Graminées aux graminicides sont confirmés dans certains secteurs, toutes les inefficacités ne peuvent être attribuées à ce phénomène. Des applications trop tardives sur adventices développées, ou à dose insuffisante, ont aussi été des causes d'échec. Un contrôle de ces infestations est possible en culture de betterave mais il est souvent difficile et coûteux. Il est donc nécessaire d'envisager ce contrôle sur l'ensemble de la rotation, soit dans les autres cultures, soit dans les chaumes.
La principale difficulté dans la conduite du désherbage 2003 aura été **la gestion des gels du mois d'avril**, gels qui ont atteint localement -9°C en Champagne, et plusieurs jours avec des minima inférieurs à -5°C. Tout en évitant ces températures très basses, il était judicieux de maintenir les applications prévues en post-émergence. Les doses réduites utilisées couramment permettent ces applications avec une bonne sécurité pour la sélectivité. Un décalage de ces premières applications a nécessité d'augmenter les doses avec moins de sécurité tant en efficacité qu'en sélectivité.

Préconisations pour 2004 et utilisation du tableau des pages centrales

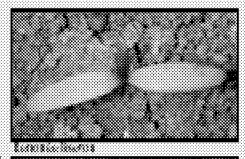
Quelques règles simples permettent d'obtenir un résultat satisfaisant avec une bonne sécurité et un investissement réduit :
- bien connaître et reconnaître les infestations des parcelles et savoir adapter en permanence le programme à la flore observée pour les applications de pré-émergence et les premières applications de post-émergence ;
- **réaliser le premier traitement de post-émergence environ 3 semaines après le semis ;**
- **poursuivre les applications jusqu'à 70 % de couverture du sol ;**
- espacer les applications de 8 à 10 jours. Cet espacement est particulièrement important pour les 3 premières applications. Ensuite, les applications seront raisonnées en fonction du développement de la flore.
- la dernière application doit assurer la propreté estivale de la parcelle. Sa réalisation est trop souvent négligée ou oubliée, d'où des salissements durant l'été ;
- tenir compte des mélanges autorisés,
- préférer les traitements du matin : bonne hygrométrie, un minimum de 60 % est nécessaire, absence de vent,
- soigner l'entretien du pulvérisateur : pompe, tuyaux, buses,
- nettoyer, et non pas simplement rincer le pulvérisateur, après chaque intervention en utilisant les produits adaptés recommandés par les firmes.

Stade optimal d'intervention sur les adventices

LES DOSES PRÉCONISÉES dans les pages centrales sont calculées pour une utilisation sur des adventices au stade cotylédons à début de développement des premières feuilles vraies. Les doses des différents produits associés dans les mélanges présentés par ailleurs dans ce numéro ont également été définies sur ces bases.
Une intervention sur des adventices plus développées nécessitent d'utiliser des doses plus élevées avec le risque d'efficacité insuffisante, de manque de sélectivité et un coût plus important.


Ambroisie (Armoise)

Chénopode


Liseron des champs

Véronique (oeillet de Nonne)

Morelle noire

• En **pré-émergence**, seules les adventices qui justifient l'emploi de cette application sont indiquées. Pour 2004, un nouveau produit, le **Mercantor Gold**, peut être utilisé à la dose de 0,6 l/ha. Ce produit permet de contrôler les amarantes et les Graminées estivales. Attention, compte tenu des risques de phytotoxicité, ce produit ne devrait pas être employé dans les parcelles dont le taux d'argile est inférieur à 30%.

• En **post-émergence**, chaque ligne du tableau renseigne un certain nombre d'adventices et la dose de chaque constituant du mélange le plus adapté à cette flore. **Le stade optimal d'intervention est le stade cotylédons à 2 feuilles vraies des mauvaises herbes** (voir photos). Plus tard, un traitement nécessite des doses plus élevées pour être efficace avec un fort risque de manque de sélectivité. **C'est ce stade qui a été retenu lors de la constitution des demandes d'autorisation des mélanges herbicide + herbicide pour le choix des doses maximales.**

Comme il est indiqué en-tête du tableau, le programme de désherbage doit se poursuivre jusqu'à 70% de couverture du sol par la culture. Cela peut donc nécessiter de 4 à 5 applications selon la date de semis, l'importance de l'infestation et les conditions climatiques favorisant ou non les levées successives.

L'outil **BETSY** développé par l'ITB et présent sur le site internet **itbir.org** permet d'adapter en permanence le programme aux conditions de la parcelle. Des adaptations tenant compte des observations 2003, des résultats d'essais et des autorisations des mélanges sont en cours de validation.

Quelques évolutions sont proposées :

- **utilisation du Mercantor Gold :** ce produit permet un contrôle plus aisé des amarantes, morelles, mais aussi des Graminées estivales (panic, sétaire). Sa persistance d'action évite les levées tardives. Anti-germinatif, il doit être appliqué avant la levée des adventices ; la dose sera de 0,3 l/ha en association avec les autres herbicides mentionnés.

- **utilisation du Safari :** la dose de 0,015 kg/ha appliquée 3 ou 4 fois associée au Zepplin et au Venzar assure un bon contrôle des mercuriales. En présence d'Ombellifères, la dose minimum sera de 0,02 kg/ha.

- **association Lontrel – Safari :** le contrôle des chardons en culture de betterave nécessite 2 applications de Lontrel (voir page suivante). Après plusieurs années d'essais, il est aujourd'hui possible d'associer ce **Lontrel à 0,6 l/ha à Safari 0,015 kg/ha** sans risque majeur de manque de sélectivité et pourra pas perturber le contrôle des autres adventices comme c'était le cas avec une alternance.

PRÉ-ÉMERGENCE

TRAITEMENT POST-SEMIS SURFACE
Dose maximale à appliquer

MATRICAIRE, renouée des oiseaux, amarante

GOLTIX ULTRA 90 • 1,6 kg — 48 € (*)

OMBELLIFERES

ZEPPLIN • 3 l — 63 €

GAILLET
matricaire (faible infestation)

ZEPPLIN • 2 l — 66 €
+ Goltix Ultra 90 • 0,8 kg

AMARANTE, panic, digitaire, sétaire
(taux argile > 30 % à éviter en sols filtrants)

MERCANTOR GOLD • 0,6 l** — 21 €

MATRICAIRE (faible infestation), terres vite ressuyées.
Risque d'érosion

«IMPASSE»

Les informations, indications et prescriptions figurant dans nos articles sont le résultat de recherches et expérimentations réalisées dans des conditions spécifiques.
Les conditions de leur mise en œuvre doivent être adaptées à chaque situation particulière. Nous ne pouvons par conséquent apporter de garantie sur le résultat ou les conséquences de l'application des conseils ou indications figurant dans cette publication.

(*) Les prix indiqués sont établis à partir de données fournies par les firmes.
(**) Taux d'argile > 30 % • Maximum 0,6 l dans le programme.

Les choix techniques en 2004

POST-EMERGENCE									
De 3 semaines près les semis à 70 % de couverture du sol — Avec 0,5 l d'huile à chaque fois									
	Fasnet SC *Cretale*	Boxer EC *Ethosat 500 Patrol*	Bétanal Booster(1)	Goltix Ultra 90	Zeppelin	Venzar	Pyramine DF	Safari	Mercantor Gold
Prix au litre ou kg	6,3 €	6,6 €	37,0 €	3,0 €	22,0 €	34,0 €	17,0 €	109,3 € (2)	21 €
Matricaire, amarante, morelle, renouée des oiseaux, renouée persicaire, Atriplex, mouron, fumeterre	0,6 l	0,5 l	0,6 l	0,4 - 0,6 kg					
Colza, chénopode, renouée des oiseaux, mercuriale	0,6 l	0,3 l	0,6 l	0,25 kg		0,1 kg			
Gaillet, véronique feuille de lierre	0,6 l	0,3 l	0,6 l		0,6 - 0,8 l				
Mercuriale, gaillet, renouée liseron, sanve	0,6 l	0,3 l	0,6 l		0,6 l	0,1 kg			
Renouée liseron, sanve	0,6 l	0,3 l	0,6 l				0,4 kg		
Ethuse, Ammi majus	0,6 l	0,3 l	0,6 l	0,25 kg		0,1 kg		0,03 kg	
Ethuse, Ammi majus, mercuriale	0,6 l	0,3 l	0,6 l		0,6 - 0,8 l	0,1 kg		0,02 kg(3)	
Ethuse, Ammi majus, renouée des oiseaux, renouée persicaire, amarante, melle	0,6 l	0,3 l	0,6 l	0,25 kg		0,1 kg		0,02 kg(3)	
Mercuriale	0,6 l	0,3 l	0,6 l		0,6 l	0,1 kg		0,015 kg(3)	
Amarante, morelle, panic, digitaire, sétaire	0,6 l	0,3 l	0,6 l	0,25 kg		0,1 kg			0,3 l

(1) ou Bétanal Novation 1 l ; (2) Prix d'une boîte de 120 g ; (3) en 3 ou 4 applications

Equivalence des produits

De nombreux herbicides betteraves sont désormais disponibles sous différents noms avec des concentrations parfois différentes. L'ITB présente dans le tableau des pages centrales les doses pour les produits de référence. Le tableau ci-dessous présente les équivalences de doses selon la concentration d'un certain nombre de produits voisins testés par l'ITB.

Avant toute utilisation, il est important de bien lire l'étiquette du produit que l'on va utiliser afin de connaître sa concentration, mais aussi d'étudier les recommandations particulières liées au produit.

L'évolution de la réglementation pousse à une utilisation accrue de formulations plus douces vis-à-vis de l'environnement.

Le Crotale sera utilisé au tiers de la dose conseillée pour un produit tel que Fasnet SC, soit 0,33 l pour 1 l. Sur adventice ayant dépassé le stade cotylédons, ne pas descendre sous la dose de 0,3 l/ha s'il est associé à un produit à base d'ethofumésate à 500 g/l tel que le Patrol 500.

	Dose		Dose
Goltix Ultra 90	1 kg	Goltix Ultradispersible Grizzly 70 DF Marquis Summum 70 DF Tornado SC Danagen	**1,3 kg**
"contact 1" Fasnet SC Betagri Betaphan Danelme Kemifan Meditor	1 l	Crotale	**0,33 l**
"contact 2" Agrijet 200 Boxer EC Kemiron Sternat 200	1 l	Patrol 500 Ethosat 500	0,4 l
Betanal Booster	0,8 l	Bicepa SC Betanal Newton	1,2 l 1,0 l
Pyramine DF Betar DF	1 kg	Chloridab LD Burex 430	1,5 l

Produits spécifiques

Graminicides de post-émergence

Le tableau ci-dessous présente les doses recommandées des différents graminicides selon la Graminée présente.

En forte infestation, il est recommandé d'appliquer ces produits seuls. Prévoir un intervalle de 48 h entre un traitement avec des antidicotylédones et l'application d'un graminicide. Ceci permet d'intervenir sur des graminées réceptives.

Vulpin

	Vulpin, folle-avoine, panic, brome		Ray-grass		chiendent	
	Stade 3 feuilles(2)	Prix €/ha	Stade 3 feuilles	Prix €/ha	1 passage pleine dose	Prix €/ha
Agil	0,3 l	11			2 l	73
Eloge	0,2 l	12			1 l	62
Etamine	0,6 l	20			3 l	100
Poly R (1)	0,8 l(3)	26	0,8 l	26	2,5 l	83
Fusilade Max	0,5 l	14			3 l	85
Pilot	0,5 l	18			3 l	105
Stratos Ultra	0,8 l	16	0,8 l	16	4 l	80
Vesuve	0,2 l	18	0,4 l	32	1,6 l	128

(1) En cas d'infestation forte, appliquer seul et répéter l'application.
(2) ou Centurion 240EC en adaptant les doses.
(3) stade 3 feuilles à début tallage.

Contrôle des chardons, laiterons

CES ADVENTICES nécessitent l'emploi du Lontrel. Deux techniques d'application sont possibles :

• soit en deux applications à 0,6 l/ha + huile espacées de 10 à 15 jours. La première application doit intervenir au stade 10-15 cm des chardons. Cette technique permet un contrôle des chardons à un stade jeune et limite la concurrence vis-à-vis de la culture. Il est possible d'associer 0,6 l de Lontrel à 0,015 kg de Safari afin de ne pas perturber le contrôle des mercuriales tout en stoppant le développement des chardons et autres laiterons.

• soit en une seule application à 1,2 l/ha + huile juste avant la sortie des boutons floraux des adventices. Cette application unique doit être réalisée en bonnes conditions pour obtenir un résultat satisfaisant.

Désherbage non sélectif avant semis

EN SORTIE D'HIVER, il n'est pas rare de se trouver confronté à une présence plus ou moins importante d'adventices. Il peut s'agir de levées après un labour de décembre mais surtout d'adventices levées dès le mois d'octobre en cas de technique culturale simplifiée sans labour ou de parcelles en préparation d'automne. Dans ce cas, les adventices sont plus développées.

Dans tous les cas, une intervention avec un herbicide non sélectif est indispensable si l'on veut obtenir un désherbage efficace pour un coût réduit. La préparation du sol avant semis ne peut détruire que des adventices très jeunes.

En situation de non-labour, la destruction des cultures intermédiaires doit intervenir avant la mi-novembre pour permettre une bonne dégradation des racines et ne pas perturber l'implantation de la betterave. Cette date de destruction doit aussi tenir compte des obligations réglementaires dans chaque département.

En février ou en mars, dès que les conditions le permettent, un second passage sera justifié pour détruire les adventices ayant levé et des plantes insuffisamment détruites à l'automne.

Les produits les plus efficaces sont ceux à base de glyphosate, Round up Bioforce ou Buggy. Ils assurent un contrôle des dicotylédones et des graminées. Vérifier la concentration des produits afin d'appliquer une dose efficace :

• 1 à 2 l/ha de Round up Bioforce sur adventices jeunes.

• 2 à 3 l/ha sur plantes plus développées.

Informations techniques betteravières et industrielles (ITB) - Reproduction interdite sans autorisation de l'auteur
INSTITUT TECHNIQUE DE LA BETTERAVE - 45, rue de Naples - 75008 Paris - Tél. 01 42 93 03 39 - Fax : 01 42 93 09 64 - www.itbfrance.com
Président : Lucien DEGUISE - Vice-président : François LEGRAND - Directeur général : Eric CHOPPIN de JANVRY - Directeur Technique : Yves PICHONNEAU-APPERT

ANNEXE 4

Nombres de plantes survivantes lors des expérimentations de 2002 et 2003 sur la croissance des betteraves adventices et traînantes

(chapitre 4)

1- Nombres de betteraves traînantes et de betteraves adventices présentes au cours de l'essai 2002 dans chaque répétition et environnement (10 étaient prévues dans chaque cas).

Environnement	**Blé**			**Orge**			**Pois**			**Sol nu**		
Répétition	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Adventices	2	0	9	1	5	7	9	9	10	10	8	10
Traînantes	1	0	0	0	2	2	1	2	1	2	3	0

2- Nombres de betteraves traînantes et de betteraves adventices présentes au cours de l'essai 2003 dans chaque répétition et environnement (10 étaient prévues dans chaque cas).

Environnement	**Blé**			**Orge**			**Pois**			**Sol nu**			**Jachère**		
Répétition	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Adventices	4	2	-	7	5	3	10	9	10	8	9	8	7	4	8
Traînantes	10	10	10	10	8	9	10	10	10	10	10	10	10	10	10

ANNEXE 5

Détails statistiques des résultats de comparaison des étapes de développement des traînantes et des adventices.

Précisions sur les statistiques du chapitre 4-II, en particulier sur les résultats donnés dans le Tableau 10 sur la comparaison des étapes de développement entre traînantes et adventices dans les différentes cultures. Les valeurs des F, les nombres de degrés de liberté et les valeurs des probabilités sont donnés ici pour les tests significatifs au seuil 5%.

		Taux de montaison (effet culture que sur les adventices)	Date de montai-son	Date de florai-son	Dyn. de début de floraison x_0 seulement	Dyn. individu-elle de floraison	Nombre de grains de pollen (grains/ fleur)	fleurs potentielles (fleurs/ plante)	Nombre de graines (graines / plante)
Effet de la culture	F	5.76	3.9	-	-	-	20.89	8.99	85.17
	ddl	4	4	-	-	-	4	4	4
	P	0.0140	0.0213	-	-	-	<0.0001	0.0005	<0.0001
Effet du type de plante : traînante ou adventice	F	9.63	-	-	12.44	-	48.79	-	14.59
	ddl	1	-	-	1	-	1	-	1
	P	0.0061	-	-	0.002	-	<0.0001	-	0.0011
Effet interaction	F	-	3.9	-	-	-	42.37	-	-
	ddl	-	5	-	-	-	2	-	-
	P	-	0.0168	-	-	-	<0.0001	-	-

Modelling the effect of cropping systems on gene flow from transgenic crops to wild relatives. Example of sugar beet (*Beta vulgaris* L.)

Mathilde Sester

The authorization of genetically modified crops in Europe has been suspended while studying its consequences and management practices. This is the case of GM sugar beet varieties tolerant to a non-selective herbicide. Indeed, there is a risk of gene flow from the crop to wild relatives, *i.e.* weed beet, frequently found in sugar beet fields. This gene flow would allow the transfer of the herbicide tolerance to the weed beet and thus regress to the current situation or even worse, if the transgene confers a selective advantage to the weed in other crops as well. In order to determine those farming practices that limit or avoid the spread of transgenic weed beet, it is necessary to identify those elements of the cropping systems that influence the demography and genotype of beet population in a region and over the years.

Because of the spatial and temporal dimensions as well as the large range of variability of cropping systems, it is impossible to study the phenomenon exclusively in experiments. Consequently, a model (GENESYS-BEET) was developed to quantify the effects of cropping systems on this gene flow. The model is based on the life-cycle of sugar and weed beet in each field, comprising a succession of life-stages (seedlings, bolters, flowering plants, seed production, seed bank). For each stage are calculated the density of individuals in each field as well as genotype proportions, especially proportions of transgenic individuals. The relationships between the stages depend on the crop cultivated in the field, on the techniques used to manage the crop and on beet genotypes. During flowering, pollen is exchanged between fields and the importance of this dispersal depends on the regional field pattern.

Field experiments were then set up to study and quantify the yet unknown processes of the life-cycle. These trials led to the description and modelling of the evolution of weed beet seeds in soil and assessed *in situ* seed mortality, seed germination and seedling pre-emergence growth as a function of season. Other trials modelled all key life-stages of weed beet and groundkeepers (bolting proportions and progress, flowering progress, pollen production ….) in the crops most frequently found in sugar beet rotations. Part of the data necessary to construct the model, was taken from literature.

The model was then coded and transformed into a software that was used to run simple simulations to check whether the model integrates the characteristic cropping systems elements correctly, while waiting for the model to be validated and used on a larger scale and in more realistic conditions.

Keywords: model, gene flow, cropping system, regional field pattern, *Beta vulgaris* L., weed beet

Modélisation de l'effet des systèmes de cultures sur les flux de gènes entre culture transgénique et adventice apparentée. Cas de la betterave sucrière (*Beta vulgaris* L.)

Mathilde Sester

L'autorisation de mise en culture de plantes transgéniques en Europe est suspendue à l'étude de ses conséquences et de ses moyens de gestion. C'est le cas pour la betterave sucrière tolérante à un herbicide non sélectif. Il existe en effet un risque de flux des transgènes de la culture vers des mauvaises herbes apparentées, les betteraves adventices, fréquentes dans les champs de betterave sucrière. Ce flux permettrait la transmission de la résistance à l'herbicide aux adventices et donc un retour à la situation actuelle, voire à une situation pire si le transgène confère un avantage à l'adventice dans d'autres cultures de la rotation. Pour déterminer les pratiques agricoles propres à éviter ou limiter l'apparition de betteraves mauvaises herbes transgéniques, il faut identifier les éléments des systèmes de culture qui influencent la démographie et la génétique des populations de betterave dans une région et à long terme.

À cause des dimensions spatiales et temporelles du flux de gène ainsi que de la large gamme de variabilité des systèmes de culture, il est impossible d'étudier le phénomène exclusivement en expérimentation. Par conséquent, nous avons développé un modèle (GENESYS-BETTERAVE) qui quantifie les effets des systèmes de culture sur ce flux de gènes. Il est centré sur le cycle de développement des betteraves cultivées et adventices dans chaque parcelle basé sur une succession de stades clé (plantules, montées, plantes en fleurs, production semencière, stock semencier). Pour chaque stade est calculée la densité d'individus dans la parcelle ainsi que les proportions génotypiques, principalement celles des individus transgéniques. Les relations entre les stades dépendent des cultures en place dans les parcelles, des techniques utilisées pour gérer ces cultures ainsi que du génotype des betteraves. Pendant la floraison, du pollen est échangé entre les parcelles et l'importance de cette dispersion dépend du parcellaire. Une partie des informations nécessaires à la réalisation du modèle, est tirée de la littérature.

Des expérimentations sont ensuite réalisées pour étudier et quantifier les parties encore peu connues du cycle de développement. Elles ont permis de décrire et de modéliser le devenir des semences enfouies de betteraves adventices, en mesurant la mortalité *in situ*, les capacités de germination des semences et de croissance pré-levée des plantules en fonction des saisons. D'autres essais ont permis de modéliser toutes les étapes clé du développement des betteraves adventices et des traînantes (dynamique et taux de montaison, dynamique de floraison, production de pollen…) dans les cultures les plus fréquentes de la rotation betteravière.

Après avoir été programmé sous forme de logiciel, le modèle est alors utilisé pour des simulations simples qui montrent qu'il prend bien en compte les éléments caractéristiques des systèmes de cultures, en attendant une validation pour vérifier à plus grande échelle le réalisme de la prédiction.

Mots clé : modèle, flux de gène, système de culture, parcellaire, *Beta vulgaris* L., adventice