



HAL
open science

Dispersion à longue distance des propagules (pollens, graines, spores): approches empiriques et statistiques

Etienne K. Klein, Joel J. Chadoeuf, Samuel S. Soubeyrand, Celine Devaux, Claire Lavigne, Frédéric Austerlitz, Sylvie Oddou, Francois Lefèvre, Christian Pichot

► **To cite this version:**

Etienne K. Klein, Joel J. Chadoeuf, Samuel S. Soubeyrand, Celine Devaux, Claire Lavigne, et al.. Dispersion à longue distance des propagules (pollens, graines, spores): approches empiriques et statistiques. Journée Dispersion du groupe Environnement de la SFDS (Société Française de Statistique), May 2005, Paris, France. 36 p. hal-02831422

HAL Id: hal-02831422

<https://hal.inrae.fr/hal-02831422v1>

Submitted on 7 Jun 2020

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.

Dispersion à longue distance des propagules (pollens, graines, spores): approches empiriques et statistiques

**Etienne Klein, Joël Chadœuf, Samuel Soubeyrand,
Unité de biométrie, INRA Avignon**

**Céline Devaux, Claire Lavigne, Frédéric Austerlitz,
Ecologie Systématique Evolution, Orsay**

**Sylvie Oddou, François Lefèvre, Christian Pichot
Unité de Recherche Forestière Méditerranéenne, INRA Avignon**

Principe de l'approche statistique/empirique

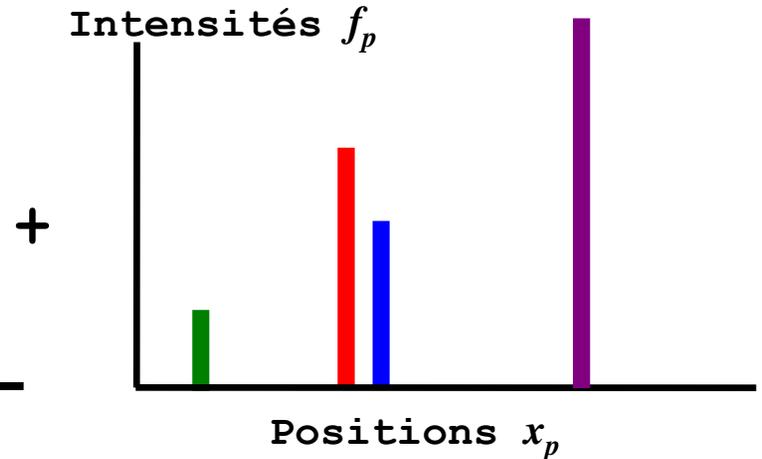
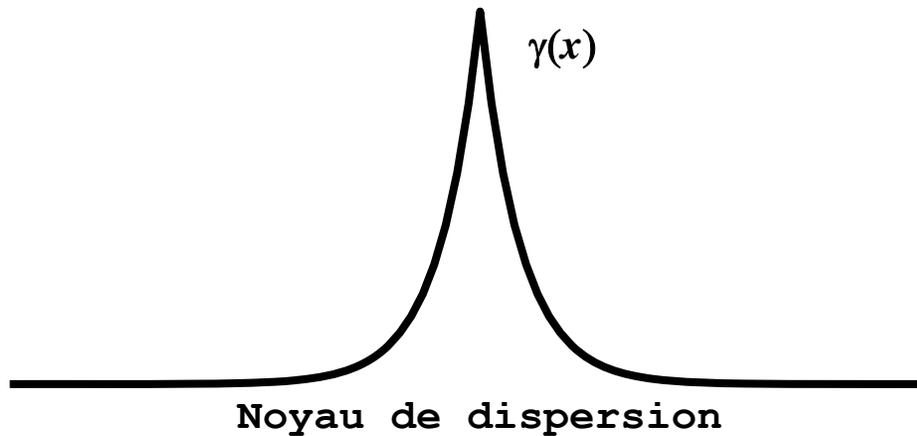
- Utiliser des observations aux échelles spatiales et temporelles d'intérêt, pour estimer la dispersion
- Travailler sur la dispersion « efficace » [matériel biologique doit être viable à l'arrivée]
- Dispersion d'une génération à la suivante
- Approche valable aussi pour la dispersion par les animaux

- Caractériser l'échelle à laquelle se produit la dispersion et aussi la forme de la dispersion réalisée
- Modèles « robustes » plus qu'« exacts »
- Ne mettre dans le modèle que très peu d'information, mais certaine

Historique (très partial et partiel):

- Bateman (1943): forme de la fonction de dispersion du pollen suivant le vecteur (vent vs. insectes)
- Gregory (1968): caractériser le gradient de dispersion des spores (exponentielle vs. géométrique)
- Portnoy et Wilson (1993): forme de la queue de dispersion des graines
- Ribbens (1994), Clark (1998), Tufto (1997): prise en compte de la position des sources dans des dispositifs « complexes »
- Greene (1989), Tufto (1997), Clark (1999), Klein (2003): Modèles quasi-mécanistes
- Burczyk (2002), Austerlitz (2004) ...: utilisation de l'information génétique

Modélisation par noyau de dispersion

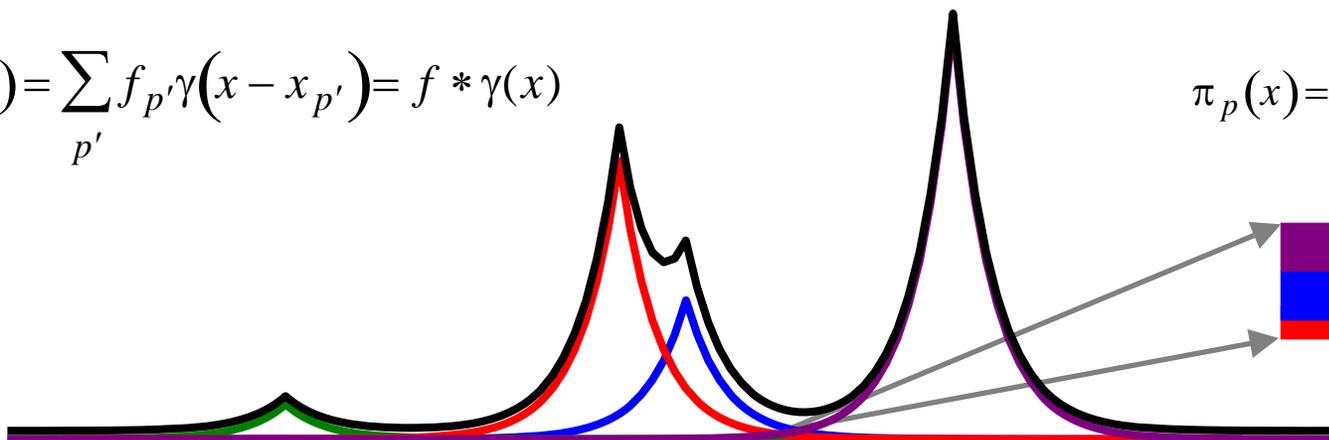


Intensité du nuage en x :

$$I(x) = \sum_{p'} f_{p'} \gamma(x - x_{p'}) = f * \gamma(x)$$

Composition du nuage en x :

$$\pi_p(x) = \frac{f_p \gamma(x - x_p)}{\sum_{p'} f_{p'} \gamma(x - x_{p'})}$$



Pourquoi et comment caractériser le noyau de dispersion ?

Phénomènes biologiques sensibles au noyau de dispersion

Avancée d'un front de colonisation

Le modèle de réaction-diffusion

$$\frac{\partial C}{\partial t}(x, t) = D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2}(x, t) + R(C(x, t))$$
$$C(x, 0) = M 1_{\{x=0\}}$$

où $C(x, t)$ est la densité d'individus au point x au temps t , D est la constante de diffusion et R est la fonction de réaction. Alors, si $R'(0)C \geq R(C)$

$$v_\infty = 2\sqrt{DR'(0)}$$

Avancée d'un front de colonisation

Le modèles déterministes d'integro-différence (Mollison 1977, Kot 1996)

$$\frac{\partial C}{\partial t}(x, t) = R_0 (K - C(x, t)) \int_{-\infty}^{+\infty} C(y, t) \gamma(x - y) dy$$

$$C_{t+1}(x) = \int_{-\infty}^{+\infty} R(C_t(y)) \gamma(x - y) dy$$

Cas particulier: si γ est un noyau gaussien ce modèle est équivalent à une équation de réaction-diffusion avec $D = \sigma^2/2$. On retrouve une vitesse d'avancée du front constante

Cas général:

- Si γ est un noyau **exponentiellement borné**, le front avance à une vitesse constante (asymptotiquement)
- Si γ est un noyau non **exponentiellement borné**, le front avance à une vitesse croissante et divergente

Avancée d'un front de colonisation

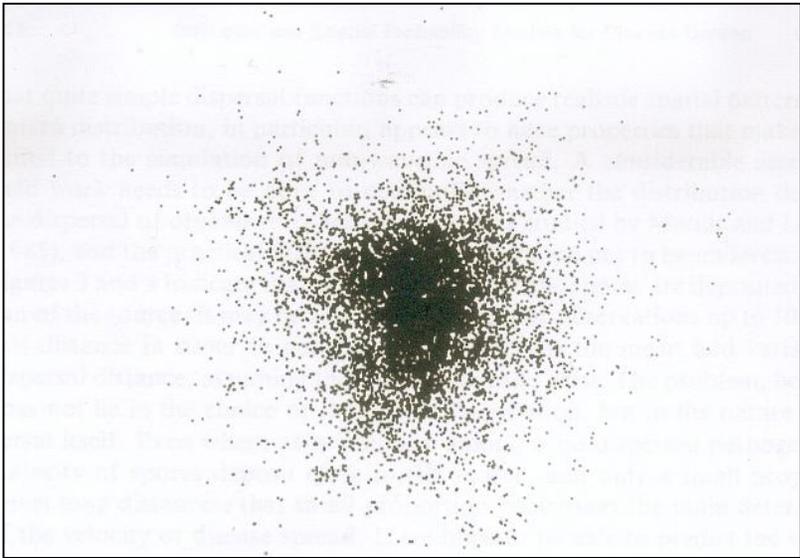
Les modèles stochastiques: de contact (Mollison 1977) ou de branchements spatialisés, Kot 2004)

- Chaque individu $\{X_1, \dots, X_{n_t}\}$ crée un descendant en $Y \sim \gamma(\bullet - X_k)$ à un taux $R(X_k)$
- Au temps $t+1$, chacun des individus $\{X_1, \dots, X_{n_t}\}$ est remplacé par $N_k \sim L(R(X_k))$
descendants positionnés en $\{Y_1, \dots, Y_{N_k}\} \sim \gamma(\bullet - X_k)^{N_k}$

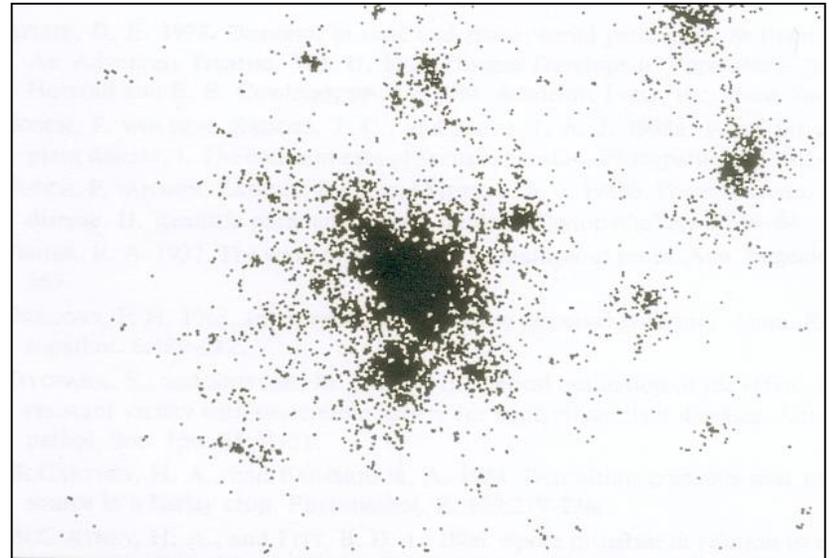
- Cas R linéaire : Vitesse constante pour γ **exponentiellement bornée** et croissante sinon
- Cas R non-linéaire (densité-dépendance): Vitesse constante pour γ à **variance finie** et croissante si γ à **variance infinie**

Répartition spatiale lors d'une colonisation

La propagation/colonisation produit des distributions spatiales avec de nombreux agrégats éloignés du centre pour les noyaux à queue lourde



Noyau exponentiel



Noyau de Pareto

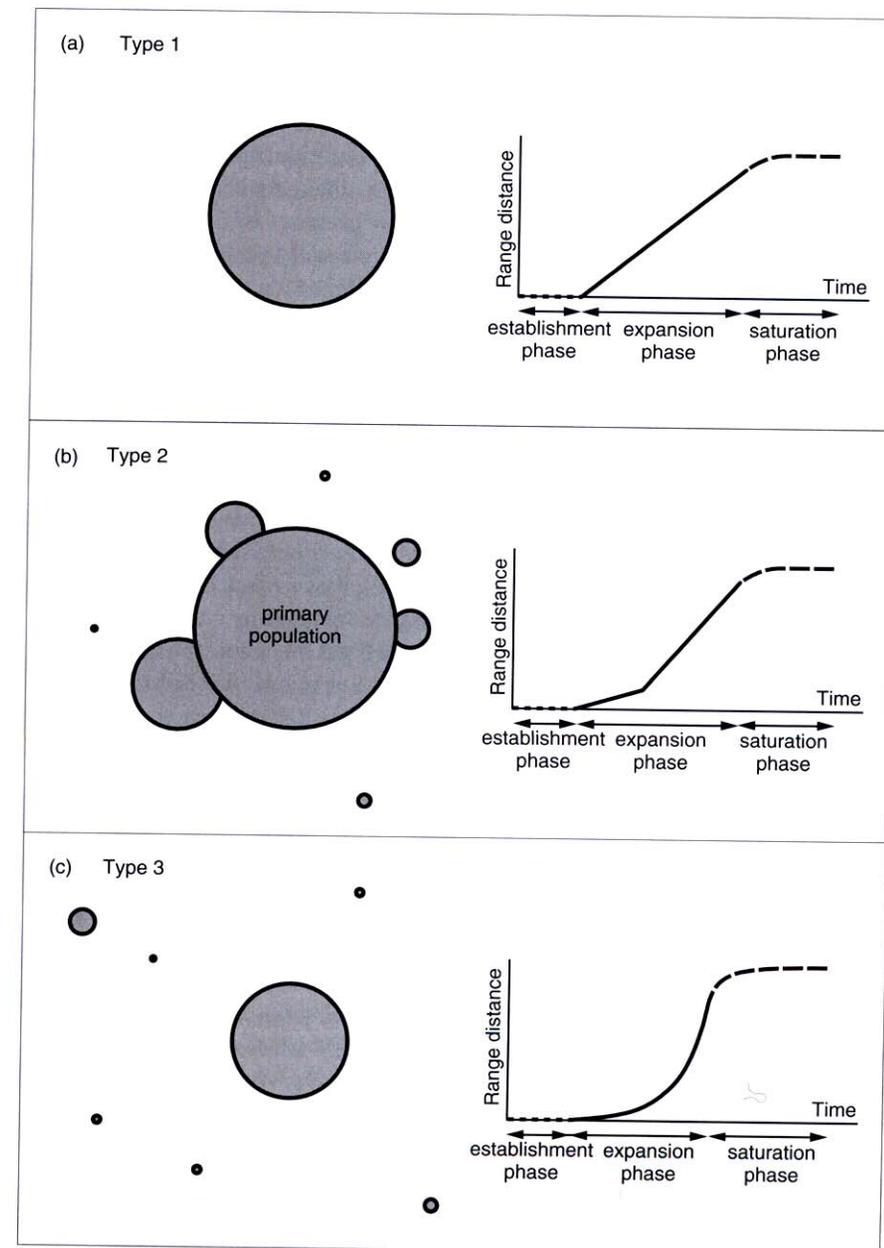
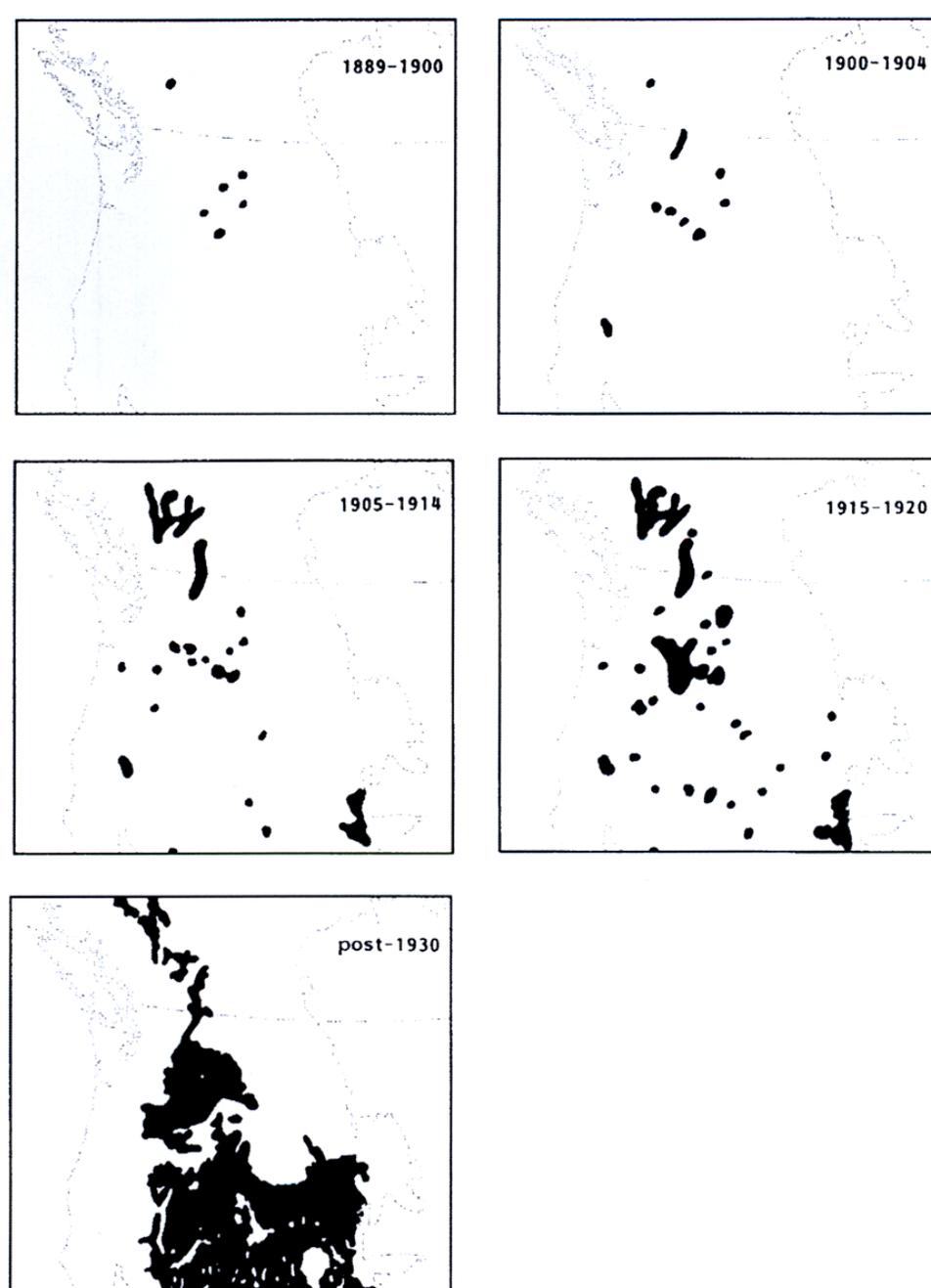


Figure 17.1 Three types of range expansions: (a) type 1, (b) type 2, and (c) type 3. For each type, the spatial pattern and range-versus-time curve are shown on the left and right, respectively. See text for detail. (Adapted from Shigesada & Kawasaki 1997, with permission of Oxford University Press.)

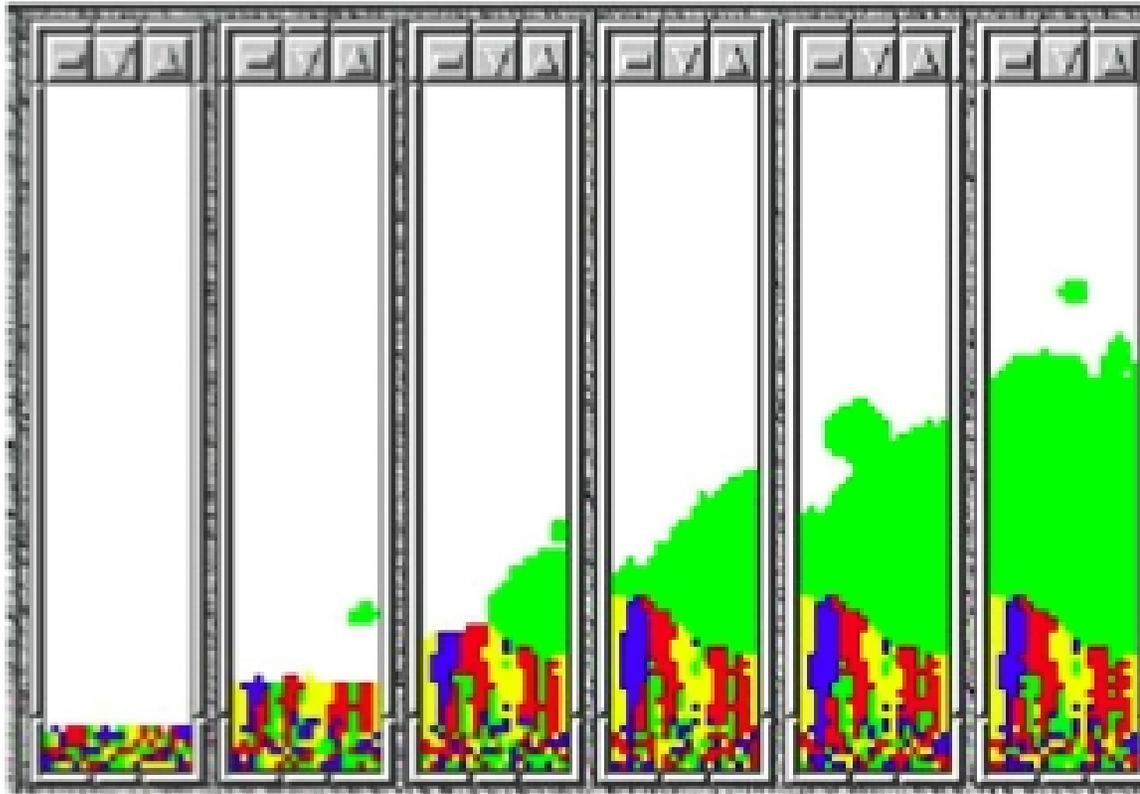


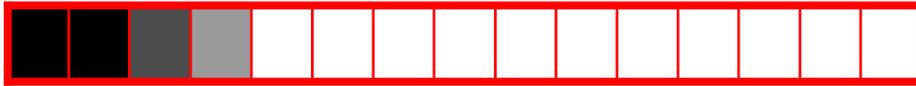
Fig. 1. The embolism effect. The figure illustrates the temporal progression of a simulation with rare LDD events (from left to right). The modeling environment is a cellular automata model with a grid size of 5 km \times 5 km and a population size of 1000 trees. The values for the LDD events are set to a frequency of 1×10^{-7} and a standard deviation of 50 km. In this run, the establishment of an individual with one specific haplotype far ahead of the colonization front is due to one such very rare event. This individual sets up a population with only one haplotype and grows to a large population. This large population blocks the short distance seed dispersal events involving other haplotypes, because these new variants are outcrowded by the first one. With other parameter values, however, LDD events will preserve diversity across the landscape (see text).

$$\gamma = pN(0,250m) + (1-p)N(0,\sigma)$$

$$p=10^{-7} ; \sigma=50 \text{ km}$$

Structuration de la diversité génétique au cours d'une expansion

Colonisation →



$$\gamma = pN(0, 250m) + (1-p)N(0, \sigma)$$

Modèle 1: $p=1$

Modèle 2: $p=5 \cdot 10^{-6}$; $\sigma=50$ km

Modèle 3: $p=10^{-4}$; $\sigma=20$ km

Modèle 4: $p=5 \cdot 10^{-2}$; $\sigma=7.5$ km

H_S mesure la diversité génétique intra-dème

F_{ST} mesure la différenciation génétique inter-dème

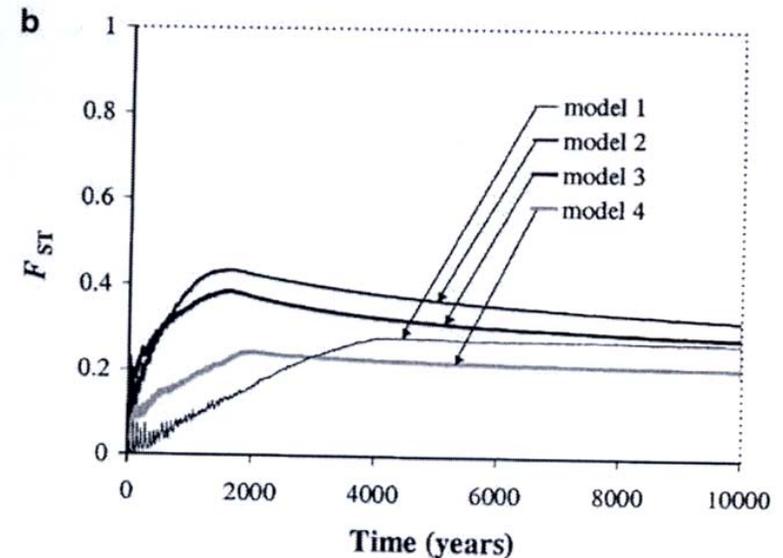
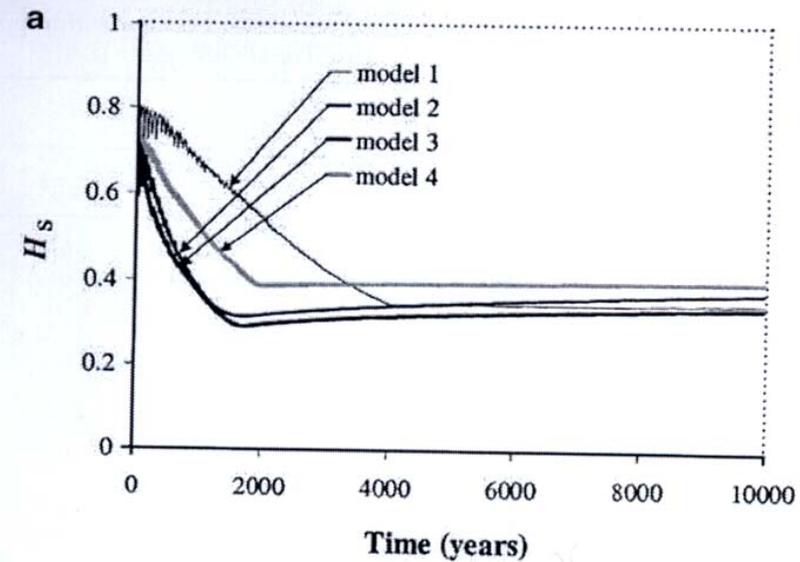
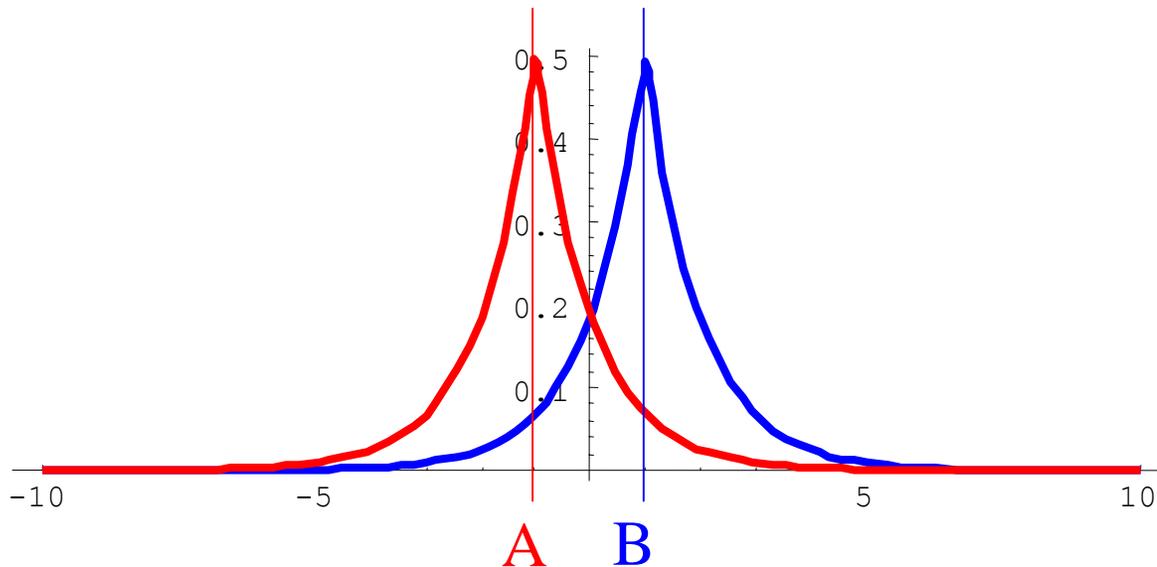


Figure 1 Evolution of (a) within-population diversity (H_S) and (b) among-population differentiation (F_{ST}) for all models (see Table 1 for the seed-dispersal parameters of each model), with no pollen flow ($\sigma_p = 0$). A minimum value was reached for H_S at the end of colonisation, which subsequently increased to its equilibrium value. Conversely, the maximum F_{ST} value was reached at the end of colonisation, which subsequently decreased to its equilibrium value.

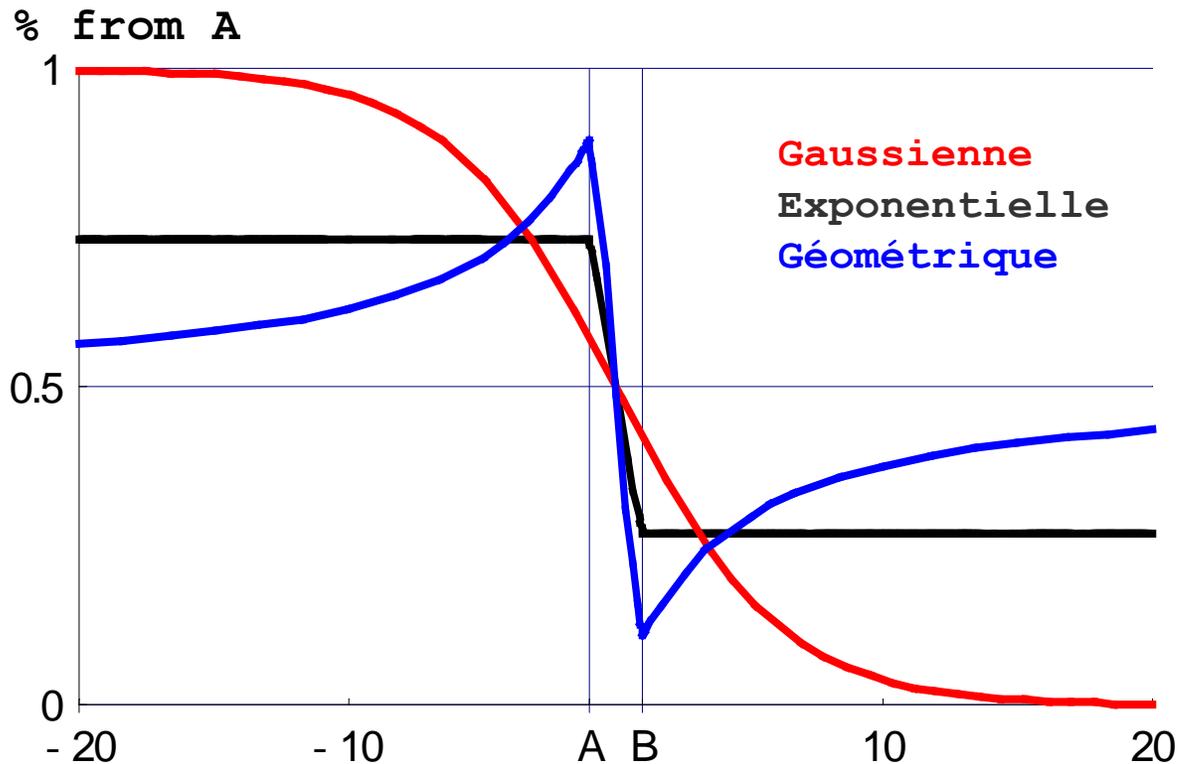
Queue lourde et mélange de propagules

- 2 sources ponctuelles A et B
- Même noyau de dispersion
- Même quantité de pollen



Queue lourde et mélange de propagules

- Une source peut en cacher une autre !



γ est « long-tailed »
si

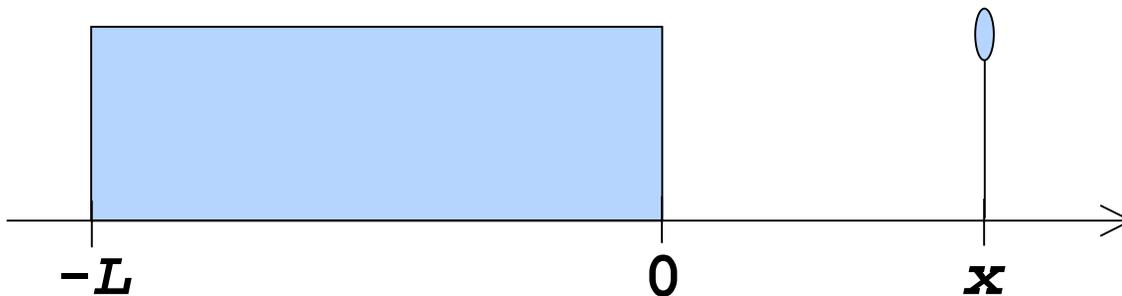
$$\lim_{x \rightarrow \infty} \frac{\gamma(x-y)}{\gamma(x)} = 1, \forall y$$

Alors,

$$\lim_{x \rightarrow \infty} \gamma(x) e^{\varepsilon x} = \infty, \forall \varepsilon$$

Queue géométrique et effet de la taille de la source

- Une source continue de taille L (grande)
- Un capteur placé en x (loin)
- x et L tendent vers $+\infty$ à x/L constant (λ)



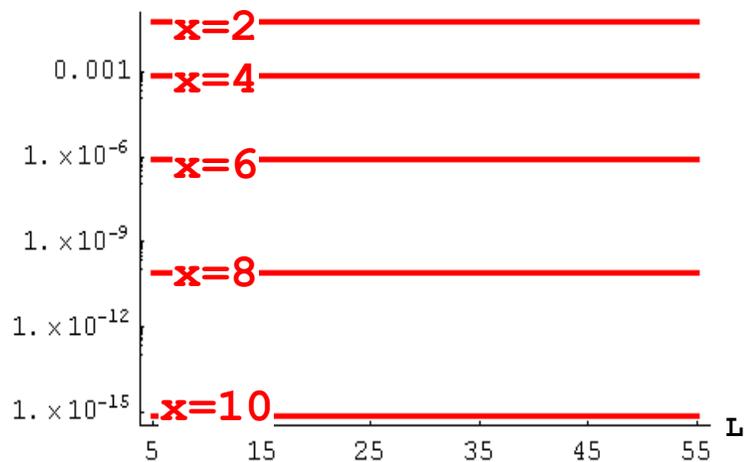
$$\begin{aligned}q(x, L) &= \Gamma(x + L) - \Gamma(x) \\ &= \bar{\Gamma}(x) \left(1 - \frac{\bar{\Gamma}((1+\lambda)x)}{\bar{\Gamma}(x)} \right)\end{aligned}$$

γ est à **variations régulières** si

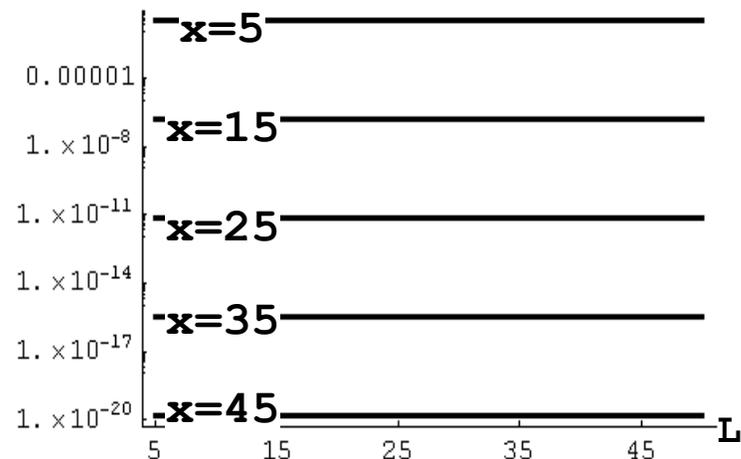
et à **variations rapides** si

$$\lim_{x \rightarrow \infty} \frac{\bar{\Gamma}((1+\lambda)x)}{\bar{\Gamma}(x)} = 0, \forall \lambda > 1$$

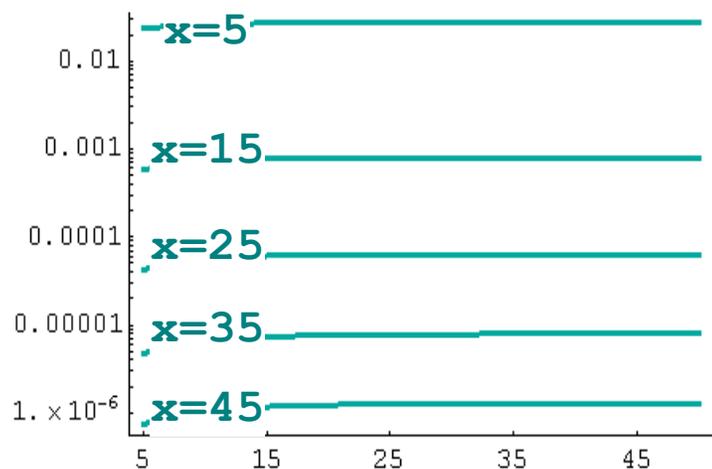
Quantité de pollen



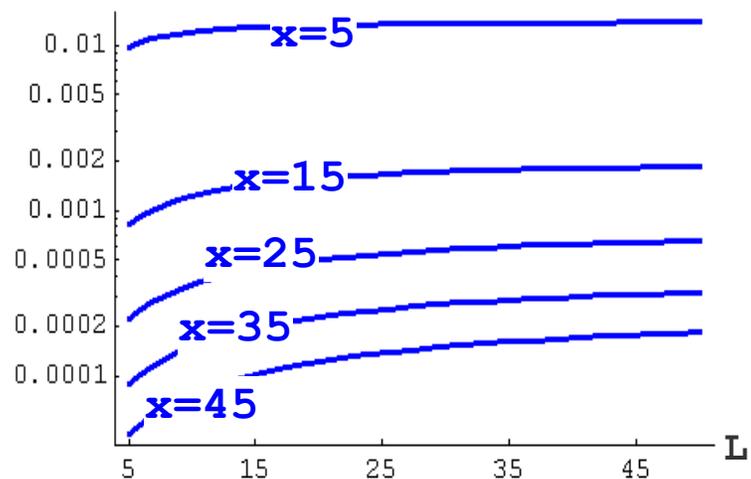
Gaussienne
 $\delta=1$



Exponentielle
 $\delta=1$



Exp. Puissance $\exp(-\sqrt{x}/\sqrt{\alpha})$
 $b=0.5, \delta=1$



Géométrique
 $c=3, \delta=1$

Classification des noyaux de dispersion

Queues plus légères

$$\propto \exp\left(-\left(\frac{d}{a}\right)^2\right)$$

Gaussienne



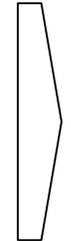
$$\propto \exp\left(-\frac{d}{a}\right)$$

Exponentielle



$$\propto \exp\left(-\left(\frac{d}{a}\right)^b\right)$$

**Exponentielle-
puissance, $b < 1$**



$$\propto \left(1 + \frac{d}{a}\right)^{-c}$$

Géométrique, $c > 4$



Thin-tailed

= Exponentially bounded

Fat-tailed, long-tailed

= Not exponentially bounded

Quickly varying functions

Regularly varying functions

Variance finie

Variance infinie

Queues plus lourdes

A chacun son modèle fétiche...

$\gamma \propto \exp\left(-\frac{d^2}{\alpha^2}\right)$	Gaussienne
$\gamma \propto \exp\left(-\frac{d}{\alpha}\right)$	Exponentielle / Laplace(1D)
$\gamma \propto d^{b-1} \exp\left(-\frac{d}{\alpha}\right)$	Gamma
$\gamma \propto \exp\left(-\frac{d^b}{\alpha^b}\right)$	Exponentielle Puissance
$\gamma \propto d^{b-2} \exp\left(-\frac{d^b}{\alpha^b}\right)$	Weibull (Tufto, 1997)
$\gamma \propto r^{-2} \exp\left(-\frac{\log(r/\alpha)^2}{b}\right)$	Log - Normal (Greene, 1989; Stoyan, 2001)
$\gamma \propto \left(1 + \frac{d}{\alpha}\right)^{-b}$	Pareto
$\gamma \propto \left(1 + \frac{d^2}{\alpha^2}\right)^{-b}$	2Dt (Clark, 1999)
$\gamma \propto \left(1 + \frac{d^b}{\alpha^b}\right)^{-1}$	Logistique
$\gamma = p\gamma_1 + (1-p)\gamma_2$	Les mélanges (Higgins, 2003)

Lien structurel entre courtes et longue distance...

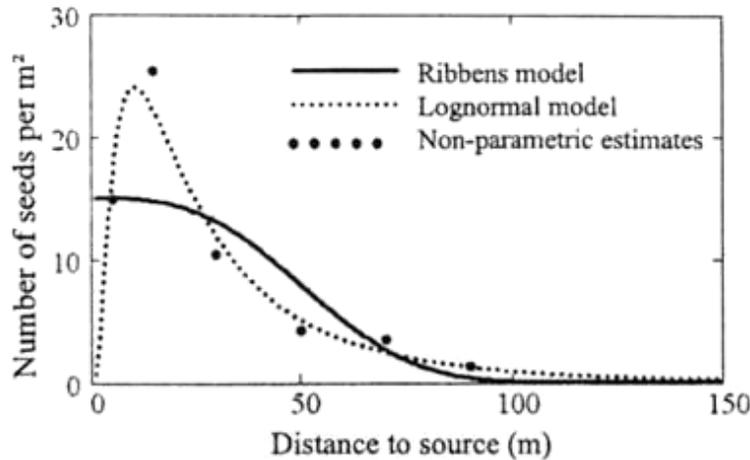


Fig. 1. The fruit density $\lambda(r) = p(r)$ for an ash tree as in Wagner (1997), compare to the data in Table 1: —, estimates using the Ribbens model; ..., estimates using the lognormal model; ●, estimates by means of the non-parametric method.

Table 3 Comparison of the log likelihood for the three dispersal functions ($f(x)$): the 2Dt, the lognormal, and the Weibull, using St Hilaire studies of the 1996 seed crop (seeds), 1997 germinants arising from that crop, and 2001 germinants. Ovulate cones of *Tsuga canadensis* are included. Parameter symbols are as in Table 1. L is the scale parameter; S is the shape parameter; b is the exponent on basal area (equation 1). The L values for the Weibull have been multiplied by 10 000. The highest likelihood models are indicated in bold. \bar{x} is the estimated mean distance

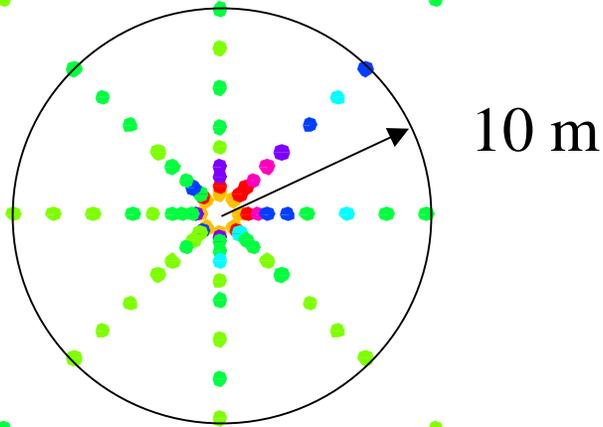
Species	$f(x)$	L	S	Likelihood	\bar{x}	b
<i>Acer pennsylvanicum</i> (seeds)	2Dt	132	0.0063	-100.10	10 000	5.04
	Lognormal	84.0	1.44	-101.95	237	4.0
	Weibull	11 426	0.36	-103.07	120	4.0
<i>Acer rubrum</i> (seeds)	2Dt	1.65	0.003	-34.63	> 10 000	0.99
	Lognormal	11.1	1.72	-34.62	48.9	0.82
	Weibull	17 512	0.378	-35.87	27.0	1.16
<i>Acer saccharum</i> (seeds)	2Dt	3439	2.96	-85.92	34.8	2.66
	Lognormal	5.4	1.09	-87.92	27.9	0.0003
	Weibull	139	1.26	-83.98	41.7	2.93
<i>Betula alleghaniensis</i> (seeds)	2Dt	358	1.0	-54.45	29.5	1.32
	Lognormal	20.8	0.983	-54.32	33.8	1.78
	Weibull	2304	0.76	-54.0	26.9	1.82
<i>Betula populifolia</i> (seeds)	2Dt	1999	1.47	-57.55	45.5	2.90
	Lognormal	34.6	0.72	-57.7	44.9	2.29
	Weibull	0.97	2.42	-56.2	36.2	2.20
<i>Fagus grandifolia</i> (seeds)	2Dt	1280	2.38	-80.77	24.7	0
	Lognormal	22.1	0.58	-80.62	26.1	0
	Weibull	272	1.26	-83.37	24.1	0
<i>Ostrya virginiana</i> (seeds)	2Dt	120.5	0.91	-41.03	19.8	2.36
	Lognormal	11.5	0.81	-39.76	15.9	2.58
	Weibull	2323	0.84	-42.45	16.9	2.47
<i>Tsuga canadensis</i> (seeds)	2Dt	136 366	25.47	-313.22	65.8	1.05
	Lognormal	70.2	0.80	-320.03	96.7	1.26
	Weibull	44.2	1.34	-315.72	70.94	0.968
<i>Tsuga canadensis</i> (cones)	2Dt	2499	4.99	-389.65	21.5	1.36
	Lognormal	15.4	0.69	-392.20	19.6	1.60
	Weibull	64.12	62.65	-384.44	24.0	1.10
<i>Acer pennsylvanicum</i> (1997 germinants)	2Dt	13 234	2.41	-26.51	78.7	13.8
	Lognormal	63.7	0.58	-25.53	75.4	15.6
	Weibull	103	1.20	-27.09	66	10.1
<i>Acer pennsylvanicum</i> (2001 germinants)	2Dt	187	0.0001	-66.74	> 10 000	16.8
	Lognormal	18.6	1.94	-64.02	122	19.7
	Weibull	0.73	0.21	-65.09	108	22.4
<i>Acer saccharum</i> (1997 germinants)	2Dt	8797	0.29	-80.76	> 10 000	5.08
	Lognormal	46.7	0.31	-77.27	49	3.17
	Weibull	0.87	1.26	-81.09	124	4.64
<i>Fagus grandifolia</i> (2001 germinants)	2Dt	123	0.01	-67.02	> 10 000	1.89
	Lognormal	13.4	1.91	-67.40	82.8	1.02
	Weibull	0.53	0.63	-67.95	59	0.60
<i>Ostrya virginiana</i> (2001 germinants)	2Dt	191	2.34	-20.41	10	2.75
	Lognormal	6.8	0.21	-20.40	7	2.32
	Weibull	16 897	0.39	-20.71	23	3.53
<i>Pinus resinosa</i> (2001 germinants)	2Dt	0.32	1.17	-33.93	14	0.73
	Lognormal	9.4	0.81	-33.45	13	0.70
	Weibull	243	1.47	-35.02	14	1.15
<i>Quercus rubra</i> (1997 germinants)	2Dt	16 011	2.98	-79.86	74.9	0.03
	Lognormal	96.3	0.018	-72.94	96.3	3.97
	Weibull	80.1	1.22	-79.56	73.9	0.15
<i>Tsuga canadensis</i> (1997 germinants)	2Dt	3276	27.3	-116.37	9.8	0.0037
	Lognormal	9.4	0.29	-109.49	9.8	0.059
	Weibull	1.66	2.81	-147.09	16.7	0.50

Les modèles mécanistes ou quasi-mécanistes

- Proposer des formes paramétriques pour le noyau de dispersion à partir de mécanismes simplifiés:
 - Variabilité du vent entre trajectoires (et/ou variabilité des caractéristiques physiques des propagules) + trajectoire en ligne droite
 - Trajectoire stochastique (et/ou variabilité du temps d'arrêt de la trajectoire) + conditions météo fixes

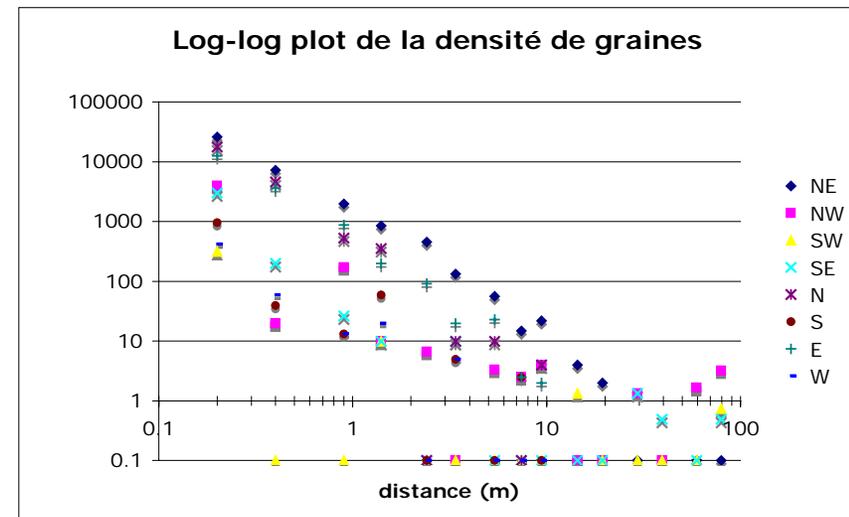
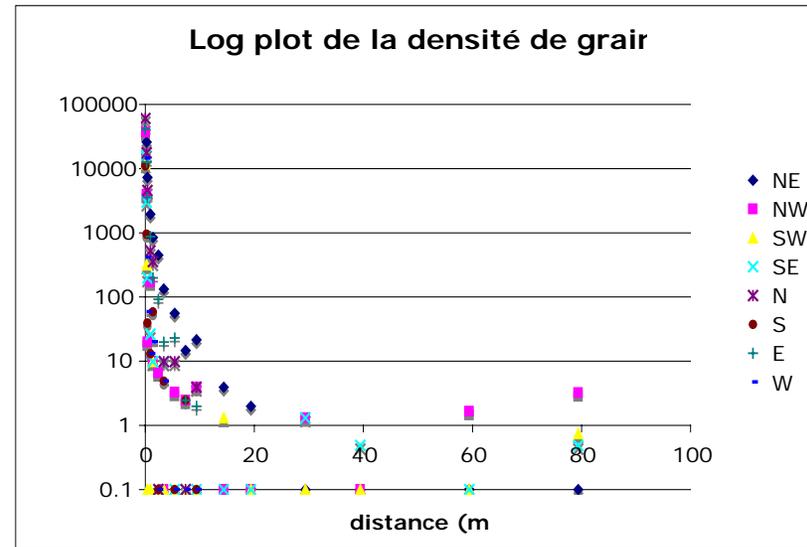
**Dispositifs expérimentaux et données
utilisés pour estimer les noyaux de
dispersion**

Source ponctuelle: dispersion des graines de Bruyère



Echelle de couleurs: 0, <6,<11,<21,<51,<101,<501,>500

16 000 graines captées pour 1 600 000 graines lâchées



Source ponctuelle: dispersion des graines de Bruyère

- Modèle Poissonien: au point z_i , pour un capteur de surface s_i

$$N_i \sim P[N_{tot} s_i \gamma(z_i)]$$

Mais:

Beaucoup de valeurs observées à 0

Problèmes de sur-dispersion par rapport au modèle Poissonien utilisé

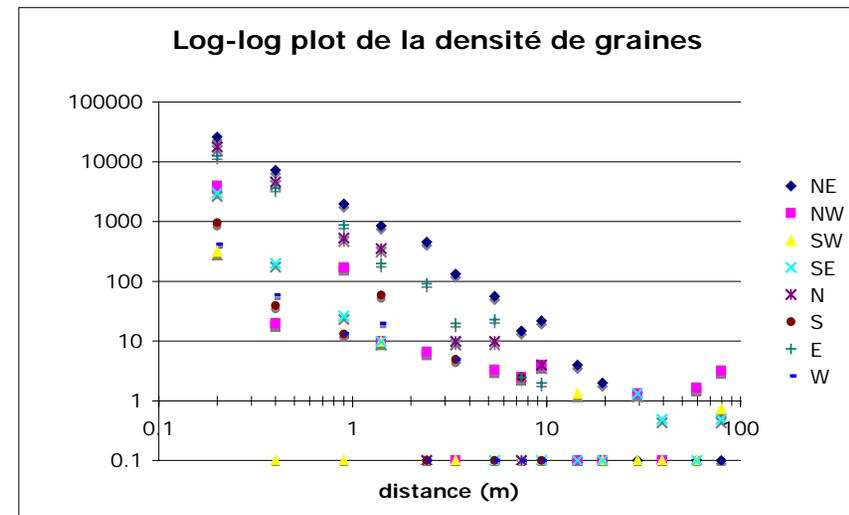
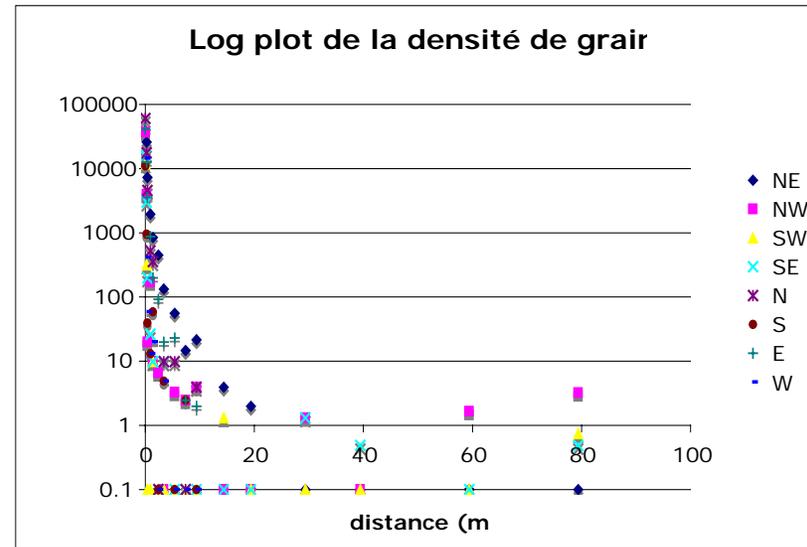
Connaissance de $N_{tot} \dots$

Et aussi:

Dispositifs expérimentaux lourds

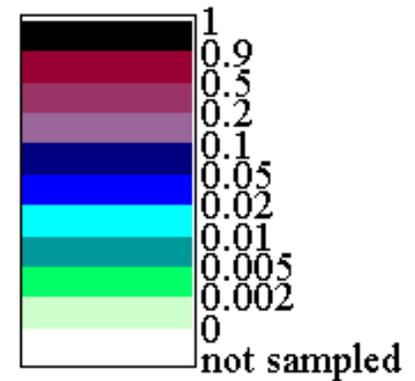
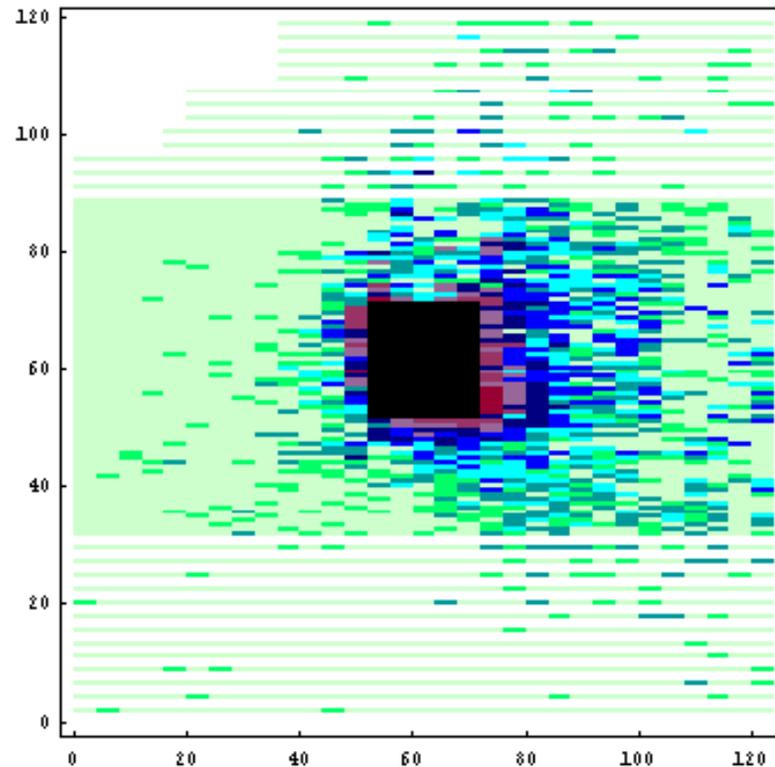
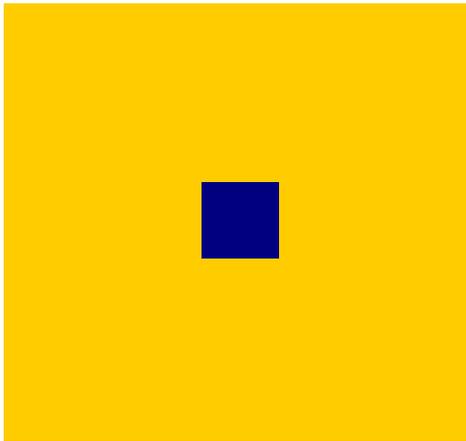
Conditions environnementales peu

représentatives des situations naturelles



Deux sources marquées: dispersion du pollen de maïs

On mesure la proportion de chaque type de pollen en utilisant des capteurs biologiques placés sur un maillage du champ



1 200 000 pollens captés pour $3 \cdot 10^{11}$ pollen lâchés

Deux sources marquées: dispersion du pollen de maïs

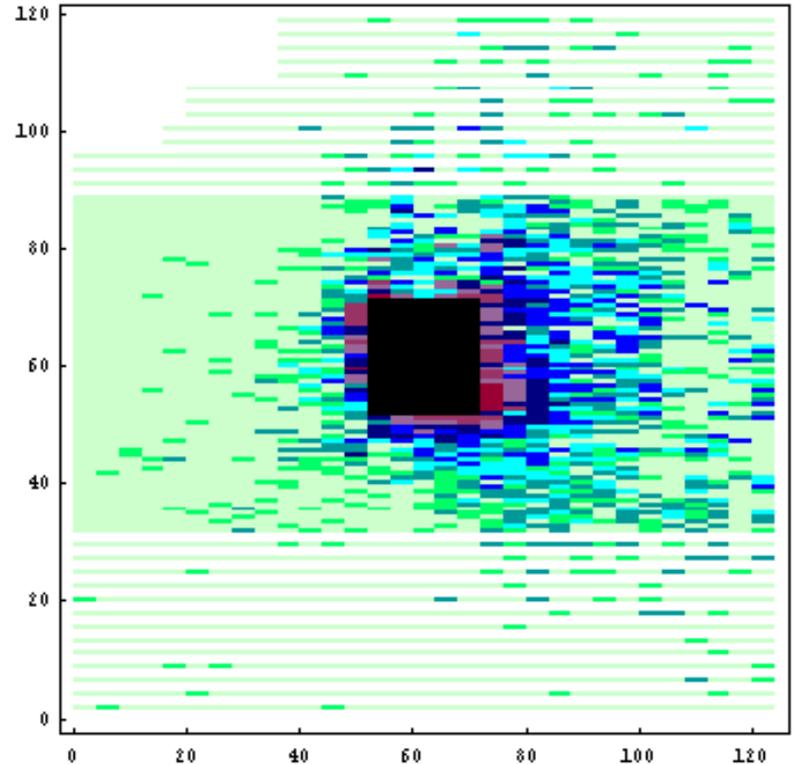
- Modèle Binomial: au point z_i , pour un nombre de graines N_i

$$N_{bleu,i} \sim B \left[N_i, \frac{f_{bleu} * \gamma}{(f_{bleu} + f_{jaune}) * \gamma} (z_i) \right]$$

Moins de dépendance à la quantité de pollen émise

Mais:

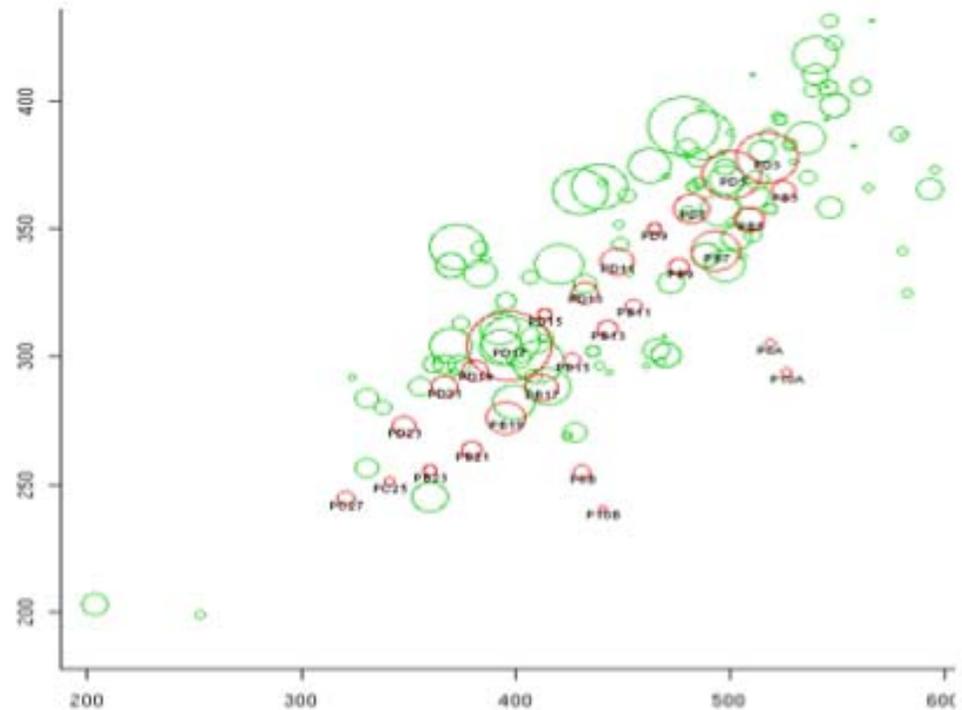
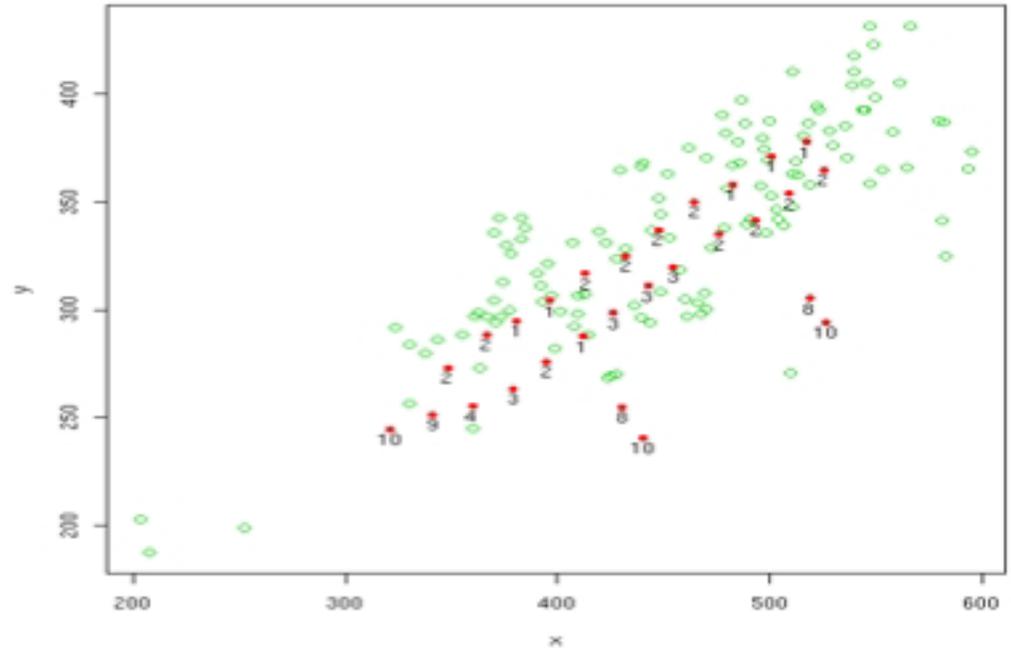
Beaucoup de valeurs observées à 0
Problèmes de sur-dispersion par rapport au modèle Binomial utilisé



Plusieurs sources et capteurs physiques: dispersion des graines de sapin

- Modèle Poissonien et convolution: au point z_i , pour un capteur de surface s_i

$$N_i \sim P \left[s_i \sum_s f_s \gamma(z_i - z_s) \right]$$



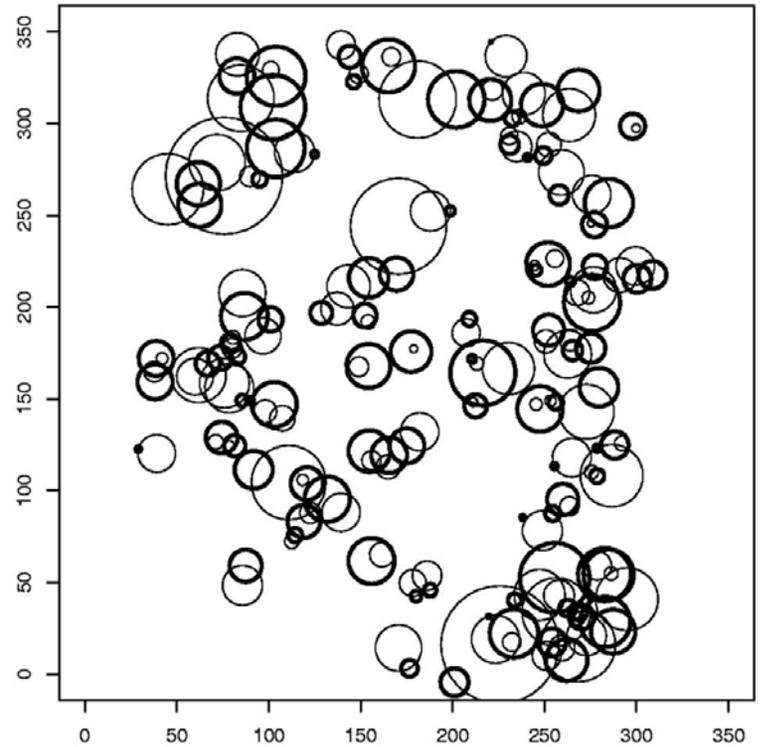
Plusieurs sources et un processus ponctuel: deux générations de cèdres sur le Lubéron

Connaissant les positions z_s des parents, les descendants sont répartis suivant un processus ponctuel Poissonien d'intensité

$$\sum_s f_s \gamma(z - z_s)$$

$$E[f_s] = \alpha$$

$$\gamma(z) \propto \exp(-\theta \|z\|)$$

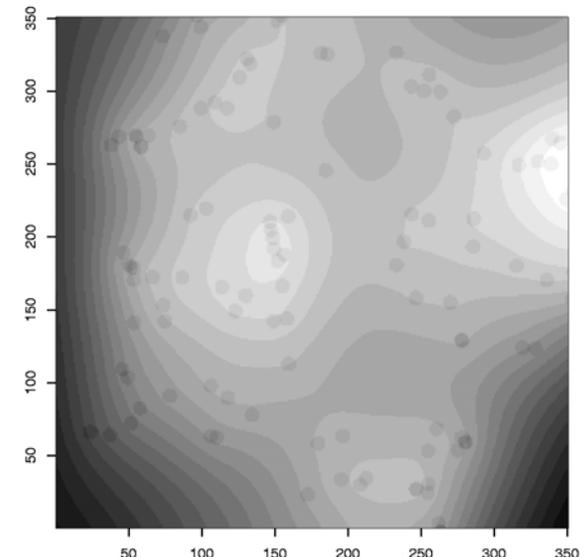
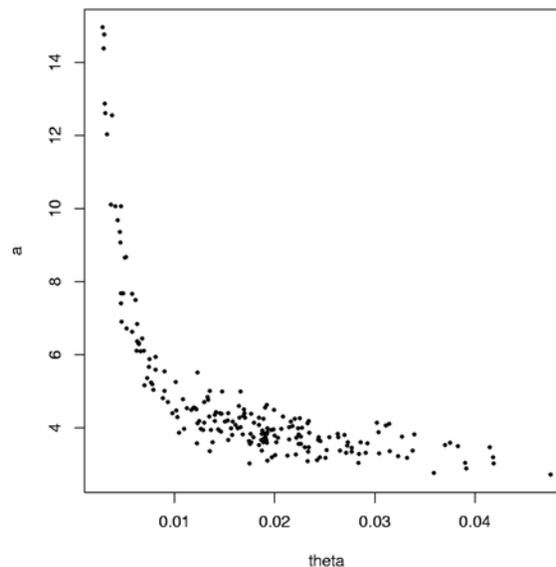
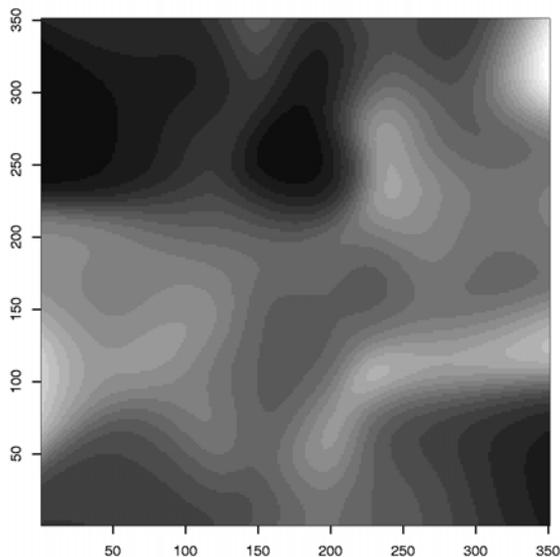
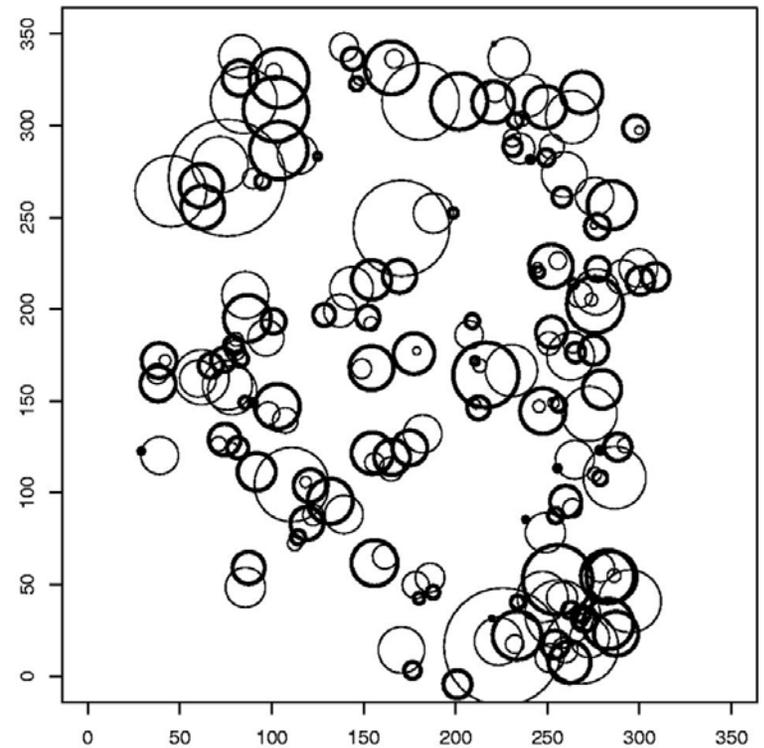


Plusieurs sources et un processus ponctuel: deux générations de cèdres sur le Lubéron

X_i , points d'échantillonnage tirés aléatoirement

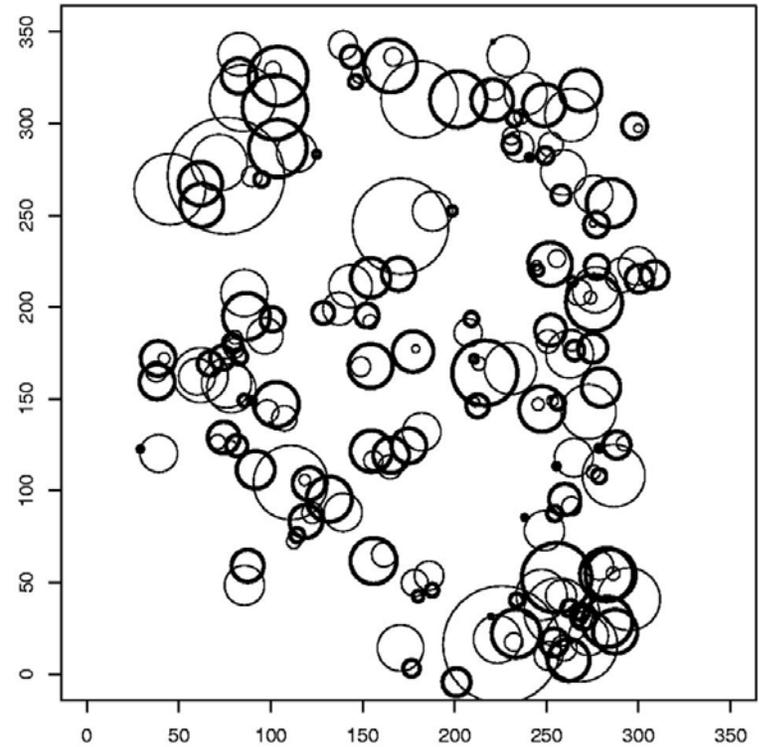
Y_i , ppv de X_i

$Y_{1,i}$ ppv de Y_i



Plusieurs sources et un processus ponctuel: deux générations de cèdres sur le Lubéron

- De nombreux processus affectent la germination et la survie après l'arrivée de la graine
 - Indépendants de la position des parents mais spatialement structuré
 - Dépendants de la position des parents
- Les données de comptage sont sensibles à l'intensité des sources, souvent inconnue et variable.

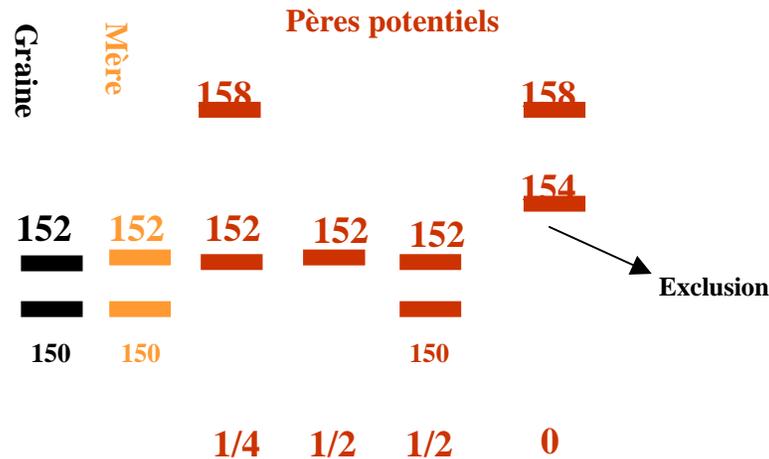


Utilisation du polymorphisme génétique et analyse de parentés

- Génotypes des parents potentiels: $\{(g_{1,1}, g_{1,2}), \dots, (g_{L,1}, g_{L,2})\}$
où $g_{k,i}$ peut prendre n_k valeurs différentes
- Génotypes des descendants échantillonnés: $\{(g_{1,1}, g_{1,2}), \dots, (g_{L,1}, g_{L,2})\}$
où $g_{k,1}$ et $g_{k,2}$ sont issus de chacun des deux parents et indépendance entre les locus
- Ordres de grandeurs: L entre 5 et 10, n_k entre 3 et 30
 - 10 locus à 30 allèles $\Rightarrow 2 \cdot 10^{26}$ génotypes possibles
 - mais chaque individu peut faire 1024 demi-descendants possibles...
 - La probabilité d'exclure un faux-père sachant la graine et la mère est souvent > 0.99

Modèle hiérarchique

- Les lois de Mendel permettent de calculer les probabilités d'un génotype sachant les parents $P[G|G_{\text{père}}, G_{\text{mère}}]$



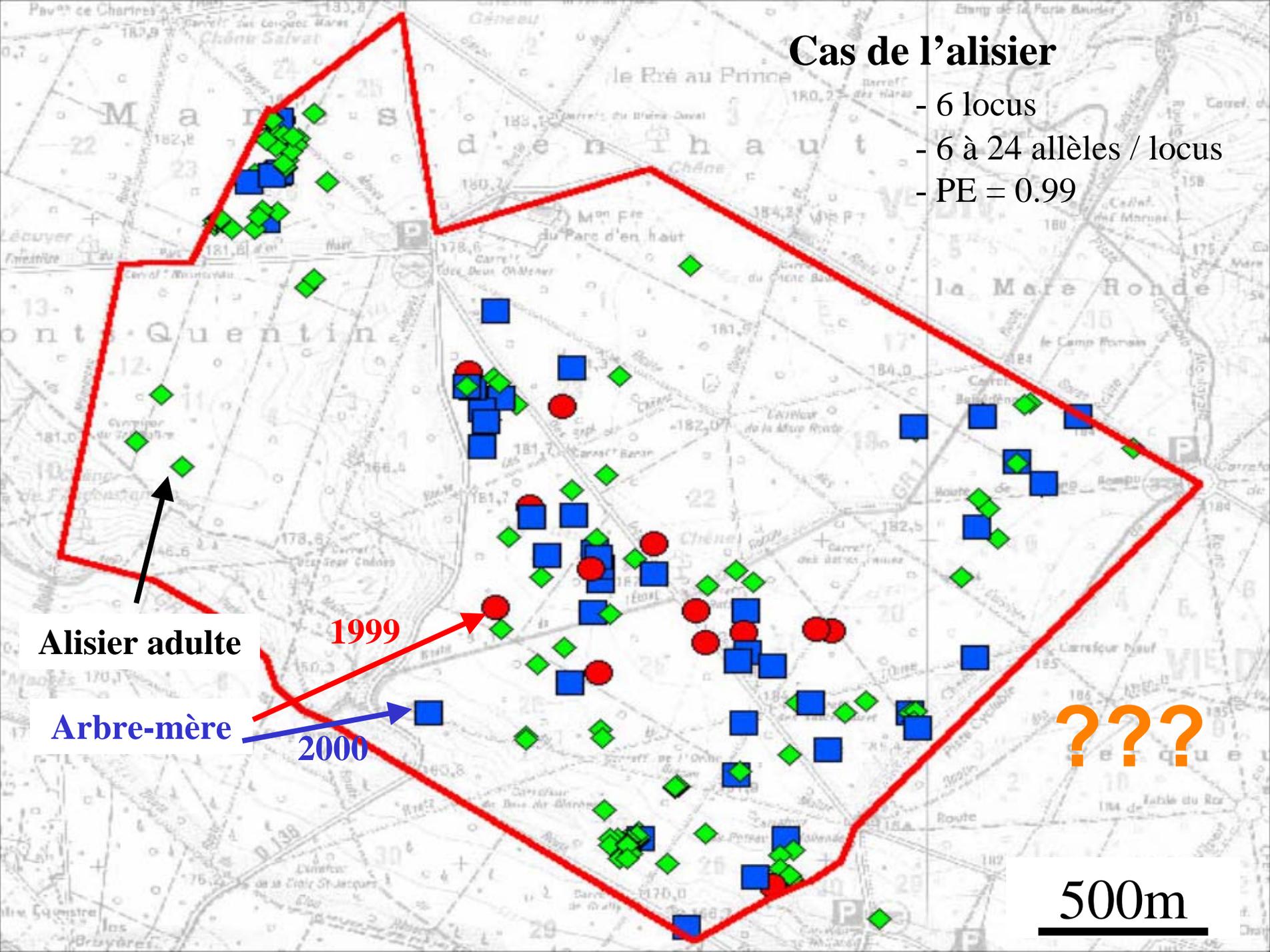
- Le(s) modèle(s) de noyau de dispersion permettent de calculer les probabilités des parents sachant la position d'échantillonnage

$$P[\text{mère} = m | z] = \frac{f_m \gamma(z - z_m)}{\sum_{m'} f_{m'} \gamma(z - z_{m'})}$$

$$P[\text{père} = p | z_{\text{mère}}] = \frac{f_p \gamma(z_{\text{mère}} - z_p)}{\sum_{p'} f_{p'} \gamma(z_{\text{mère}} - z_{p'})}$$

Cas de l'alisier

- 6 locus
- 6 à 24 allèles / locus
- PE = 0.99



Alisier adulte

1999

Arbre-mère

2000

???

500m

Cas du colza

133 champs de
variétés connues

20 variétés

16 plantes femelles
en pot

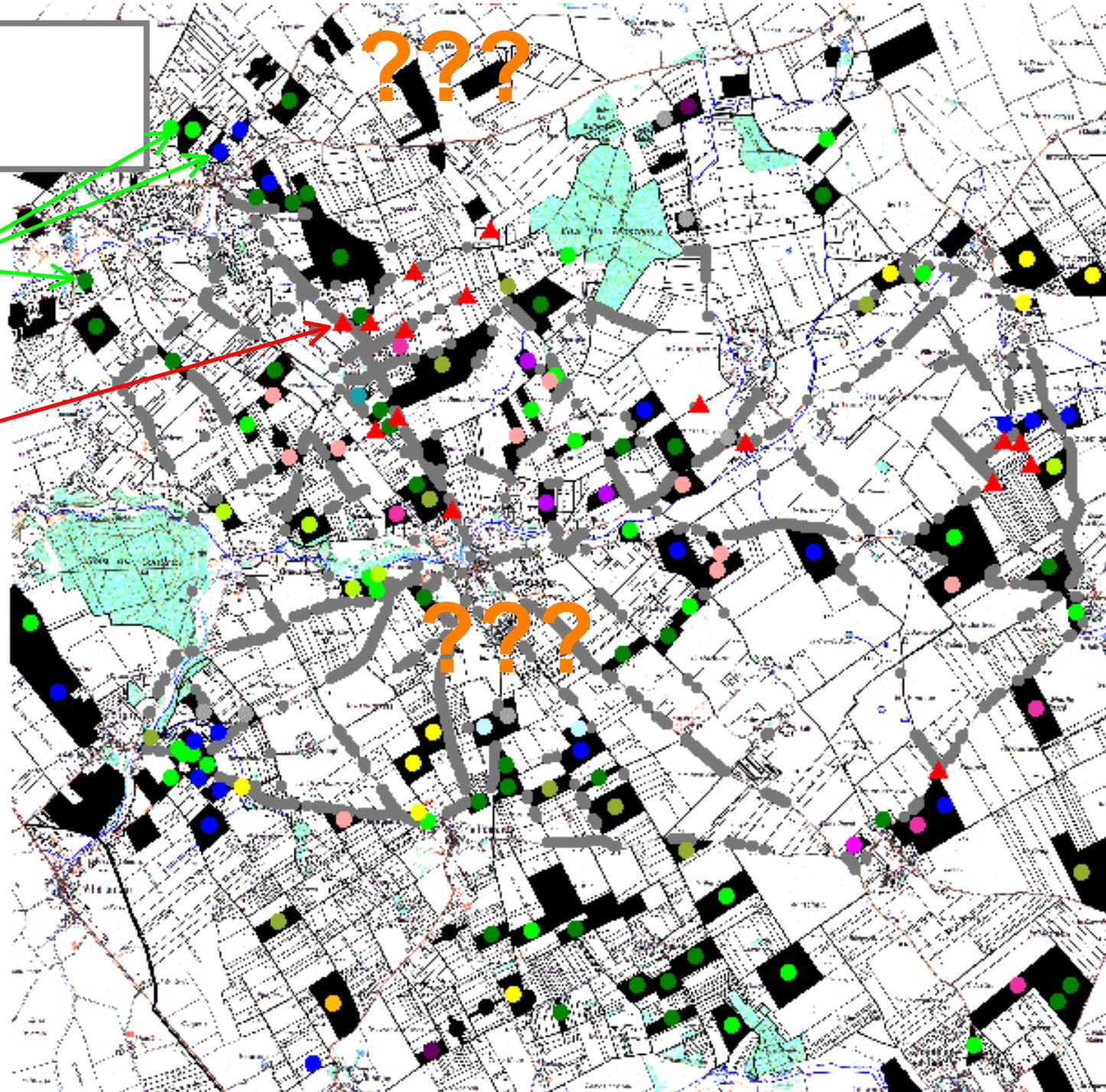
Variété Yudal

1960 graines

9 locus

2 à 4 allèles/locus

PE = 0.92



Résolution des marqueurs et sources extérieures

	Alisier 1999	Alisier 2000	Colza 2002
# graines	653	1075	1960
0 père	219 (33%)	405 (38%)	253 (13%)
1 père	294 (45%)	438 (41%)	619 (32%)
>1 père	140 (22%)	232 (21%)	1088 (55%)

Alisier 2000

Noyau	Forme	Distance moyenne (m)	-logL
Gaussien	(2)	493 [458,529]	1280 ***
Expo.	(1)	432 [424,521]	1214 ***
Expo- puiss.	0.35 [0.26,0.44]	847 [468,1225]	1150
Paréto	2.09	∞	1151

Colza 2002

Noyau	Forme	Distance moyenne (m)	α_{mig} (nuage ext.)	-logL
Expo.	(1)	124	68%	7841
Expo- puiss.	0.00012	10^{277}	47%	7838
Paréto	2.30	∞	47%	7838

Conclusions

- Estimer les paramètres d'un modèle de dispersion (log-L, pseudo-L, algorithmes EM)
- Prendre en compte les intensités des sources (mesures bruitées; co-variables; estimation)
- Prendre en compte les sources non vues/partiellement vues (EM; SEM; Bayésien ??)
- Estimer la forme de la queue du noyau de dispersion (LRT; AIC)
- Prendre en compte des variations de capacité d'établissement au point d'arrivée (compétition adulte/juvénile; fragilités...)

Les sources...

- Austerlitz et al. 2003. Modelling the impact of colonisation on genetic diversity and differentiation of forest trees: interaction of life cycle, pollen flow and seed long-distance dispersal. *Heredity* **90**:282-290.
- Bolker 1999. Analytic models for the patchy spread of plant disease. *Bulletin of Mathematical Biology* **61**:849-874.
- Bullock et al. 2000. Long distance seed dispersal: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia* **124**:506-521.
- Chadoeuf 2005. Poisson non-stationnaire et échantillonnage semi-raréfié; comment les cèdres du Lubéron envahissent-ils l'espace.
- Clark et al. 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* **80**:1475-1494.
- Devaux et al. Soumis. High diversity of oilseed rape pollen clouds over an agro-ecosystem indicates long-distance dispersal. *Molecular Ecology*.
- Greene et al. 2004. An evaluation of alternative dispersal functions for trees. *Journal of Ecology* **92**:1124-1124.
- Klein et al. 2003. Corn pollen dispersal: quasi-mechanistic models and field experiments. *Ecological Monographs* **73**:131-150.
- Kot et al. 2004. Stochasticity, invasions, and branching random walks. *Theoretical Population Biology* **66**:175-184.
- Minogue 1989. Diffusion and spatial probability models for disease spread. *Spatial Components of plant disease Epidemics* 127-143
- Mollison 1977. Spatial contact models fo ecological and epidemic spread. *J. R. Statist. Soc. B* **39**:283-326.
- Nathan et al. 2003. Methods for estimating long-distance dispersal. *Oikos* **103**:261-273.
- Oddou-Muratorio et al. Soumis. Spatial pattern of real-time pollen flow inferred from parent-offspring analysis in a scattered tree species, *S. torminalis*. *Molecular Ecology*.
- Petit et al. 2004. Ecology and genetics of tree invasions: from recent introductions to Quaternary migrations. *Forest Ecology and Management* **197**:117-137.
- Sampol 2003. Etude de la dynamique de recolonisation du sapin pectiné au mont Ventoux
- Shigesada 2002. Invasion and the range expansion of species: effects of long-distance dispersal. *Dispersal Ecology*:350-373.
- Stoyan et al. 2001. Estimating the fruit dispersion of anemochorous forest trees. *Ecological Modelling* **145**:35.