

Semaine forestière méditerranéenne d'Avignon

Inférer les capacités de dispersion et de migration : de l'échelle locale à l'échelle globale

par Etienne K. KLEIN, Aurore BONTEMPS, Annabelle AMM,
Christian PICHOT, Sylvie ODDOU-MURATORIO

Dans le contexte actuel de changements climatiques, il est important de pouvoir connaître au mieux les capacités de migration et de déplacement des espèces. Jusqu'à présent, on utilisait des approches empiriques pour évaluer cette dynamique. Aujourd'hui, la science devient plus prédictive, utilisant des approches basées sur des modèles intégrateurs, comme celui présenté ici, le noyau de dispersion, qui décrit la répartition spatiale des graines dispersées à partir d'une source.

L'écologie, comme la biologie en général, évolue pour devenir une science plus prédictive. L'écologie de la dispersion est également dans cette dynamique qui consiste à développer des modèles plus quantitatifs. C'est ainsi que les approches empiriques qui évaluaient les capacités de migration et de déplacement des espèces à partir d'observations passées (notamment concernant les épisodes de recolonisation post-glaciaire, e.g. SKELLAM 1951; DAVIES 1981; DELCOURT & DELCOURT 1987, cités dans MCLACHLAN *et al.* 2005) laissent progressivement la place à des approches basées sur des modèles intégrateurs, incluant les principaux mécanismes impliqués dans le déplacement des espèces, et en particulier la dispersion (e.g. HIGGINS *et al.* 2003, JONGEJANS *et al.* 2008, MACMAHON *et al.* 2009). Ces modèles basés sur les mécanismes sont particulièrement pertinents dans l'objectif de confronter les cartes du climat futur, prédites par les modèles de changement globaux, avec les processus biologiques gouvernant le cycle biologique des espèces forestières (fécondité, dispersion du pollen et des graines, germination, survie, croissance, recrutement...) (THUILLER *et al.* 2008).

Le noyau de dispersion, une caractéristique déterminante pour le devenir d'une population en déplacement

Parmi les principaux mécanismes à inclure dans ces modèles prédictifs, on trouve la dispersion des graines, qui va être le moteur du déplacement dans l'espace (HIGGINS *et al.* 1999). Plus spécifiquement, il est nécessaire de décrire comment la distribution spatiale d'une population d'arbres adultes, émetteurs de graines, résulte en une distribution spatiale pour les graines après dispersion (« dispersion potentielle ») ou pour les semis après germination et mortalité précoce (« dispersion efficace ») (GONZALEZ-MARTINEZ *et al.* 2006).

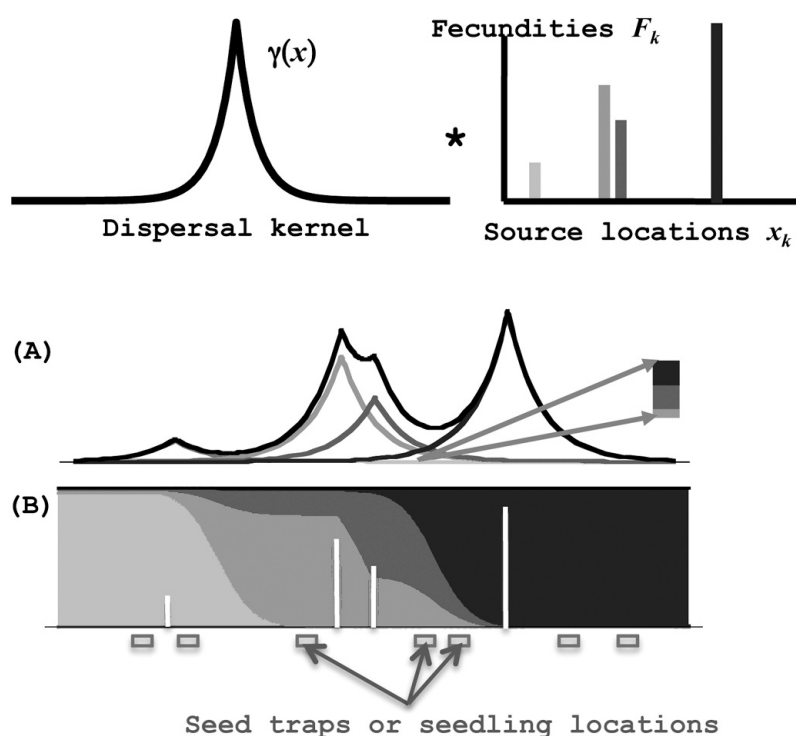
Le noyau de dispersion s'est progressivement imposé ces dernières années comme un modèle robuste pour prendre en compte la distribution spatiale des sources de graines et en déduire l'intensité de la « pluie de graine » en chaque point de l'espace (NATHAN *et al.* in press, COUSENS *et al.* 2008). Ce noyau de dispersion est la fonction qui décrit comment chaque source individuelle distribue ses graines par dispersion autour d'elle-

même (c'est une fonction de densité de probabilité, généralement définie dans l'espace 2D où évolue la population d'arbres étudiée). Il a d'abord été utilisé pour calculer le nombre de graines attendu en chaque point de l'espace comme le résultat de la superposition des contributions individuelles de toutes les sources de graines (RIBBENS *et al.* 1994 ; CLARK *et al.* 1999). Plus récemment, il s'est également montré particulièrement adapté pour modéliser la composition génétique des graines arrivées en un lieu, décrite à travers les contributions des différentes sources relativement au nombre total de graines arrivées (TUFTO *et al.* 1999 ; KLEIN *et al.* 2003) (Cf. Fig. 1).

Deux caractéristiques du noyau de dispersion se sont avérées critiques pour la démographie d'une population en expansion et en particulier sa vitesse de déplacement : d'abord un paramètre d'échelle déterminant la distance de dispersion moyenne mais surtout l'existence de dispersion à longue distance, qui est indiquée par la forme de la fonction de dispersion et de sa décroissance pour les longues distances (KOT *et al.* 1996 ; CASWELL *et al.* 2003). Même si des noyaux de dispersion semblent similaires à courte distance, des différences notables d'ordres de grandeur dans les très faibles taux d'événements rares à longue distance peuvent modifier sensiblement la dynamique d'une colonisation (Cf. Fig. 2). On distingue notamment les noyaux à queue lourde (décroissance plus lente que des fonctions exponentielles) qui aboutissent à des colonisations rapides et qui s'accroissent avec le temps (KOT *et al.* 1996 ; CLARK *et al.* 2001).

Nos travaux récents ont également montré que la forme du noyau de dispersion avait un effet sur la conservation et la structuration de la diversité génétique au cours d'une colonisation. FAYARD *et al.* (2009) ont étudié cette question par des simulations du devenir d'un allèle présent en faible fréquence à un temps donné sur le front de colonisation. Une étude récente (EDMONDS *et al.* 2004) avait montré qu'en absence de dispersion à longue distance cet allèle avait de grandes chances de rester sur place en faible fréquence, mais que des rares cas de *surfing* étaient observés où le gène était emporté par le front de colonisation et finissait en forte fréquence dans la population. Ce phénomène est la conséquence des forts effets de dérive génétique se produisant sur le front et qui appauvrissent la diversité génétique par effets de fonda-

Fig. 1 : Utilisation du noyau de dispersion pour calculer l'intensité de la pluie de graines ou sa composition. En faisant interagir le noyau de dispersion (haut gauche) avec une description des lieux et intensités des sources de graines, on peut calculer la quantité attendue de graines en chaque point de l'espace (A, fonction noire) et la contribution de chaque source à la pluie de graine en chaque point (A, histogramme ; B)



tions successifs (EXCOFFIER *et al.* 2009). Notre étude a montré que les noyaux de dispersion à queue lourde atténuent ce phénomène : les cas de *surfing* sont plus rares et la dérive génétique est donc moins forte. De plus cette propriété est plus particulièrement liée à la forme du noyau de dispersion et pas seulement à l'existence de dispersion à longue distance. Une explication possible vient du fait que les noyaux de dispersion à queue lourde conduisent à un plus grand mélange des contributions de différentes sources à longue distance de celles-ci, ce que nous avons montré dans une étude précédente (KLEIN *et al.* 2006). Schématiquement, dans une colonisation issue d'un noyau à queue légère, le front s'auto-entretient en appauvrissant progressivement la diversité, alors que dans une colonisation issue d'un noyau à queue lourde, le cœur de la population peut réinjecter de la diversité génétique en avant du front de colonisation. Une étude basée sur des populations de mélèze a récemment conclu que cette hypothèse d'un plus grand mélange des contributions expliquait la forte diversité génétique observée sur un front de recolonisation suivant le retrait d'un glacier dans une vallée Suisse (PLUESS 2010).

L'estimation du noyau de dispersion : valeur ajoutée des données de marqueurs génétiques

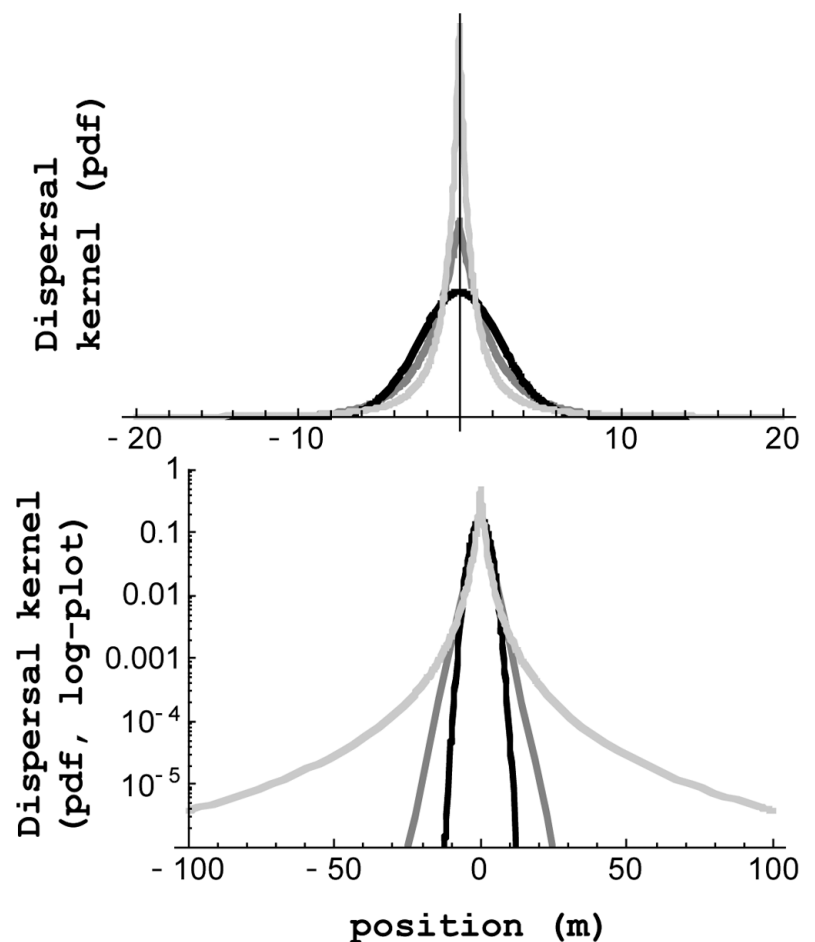
Du fait de l'impact majeur de la forme du noyau de dispersion sur les capacités de déplacement et de la conservation de la diversité génétique, de nombreuses études expérimentales ont cherché à estimer précisément celui-ci sur des larges gammes de distance (BULLOCK *et al.* 2006 ; JONGEJEANS *et al.* 2008).

L'approche de modélisation inverse introduite par RIBBENS *et al.* (1994) a été fondatrice pour l'estimation des noyaux de dispersion. Pour la première fois, des auteurs retrouvaient une fonction de dispersion « individuelle » à partir de comptages de graines dans des pièges à graines distribués dans un peuplement, c'est-à-dire à partir d'observations des contributions cumulées de nombreuses sources. Cette approche statistique résout donc le problème de la superpo-

sition des nuages de graines individuels et fournit une estimation du noyau ainsi que des déterminants de la fécondité. Cette méthode a été largement utilisée depuis son introduction, mais présente l'inconvénient de reposer sur des pièges à graines. Les pièges sont généralement mieux adaptés à la dispersion par le vent que par les animaux et ils ne considèrent pas les vecteurs de dispersion alternatifs ou la dispersion secondaire (i.e. par un deuxième agent après la dispersion par le vent). Une approche expérimentale alternative et moins coûteuse consiste à observer la distribution spatiale des semis installés plutôt que la distribution de graines dans des pièges (MORAN & CLARK 2011). Cette observation, si elle permet d'accéder directement à la dispersion efficace est cependant très affectée par la distribution spatiale des sites favorables à la germination et à l'établissement des semis. D'une part, la favorabilité des sites peut être largement déterminée par des facteurs environnementaux distribués non aléatoirement dans l'espace (compétition ou facilitation inter-spécifique), d'autre part les arbres adultes

Fig. 2 :

Représentation des queues de noyaux de dispersion (*dispersal kernel*). Trois noyaux avec la même distance de dispersion moyenne sont représentés en échelle linéaire en haut (noyau Gaussien : noir, noyau exponentiel : gris, noyau à queue lourde : gris clair) et en échelle logarithmique en bas. Bien que rares pour les trois noyaux, les événements de dispersion à longue distance (> 20 m) se produisent à des fréquences très différentes.



peuvent exercer un effet négatif sur la germination ou la survie dans leur voisinage (connu sous le nom d'hypothèse de JANZEN-CONNELL, NATHAN & CASAGRANDE 2004). Deux alternatives existent pour adapter la modélisation inverse à ces effets d'hétérogénéité spatiale de la germination et de la survie.

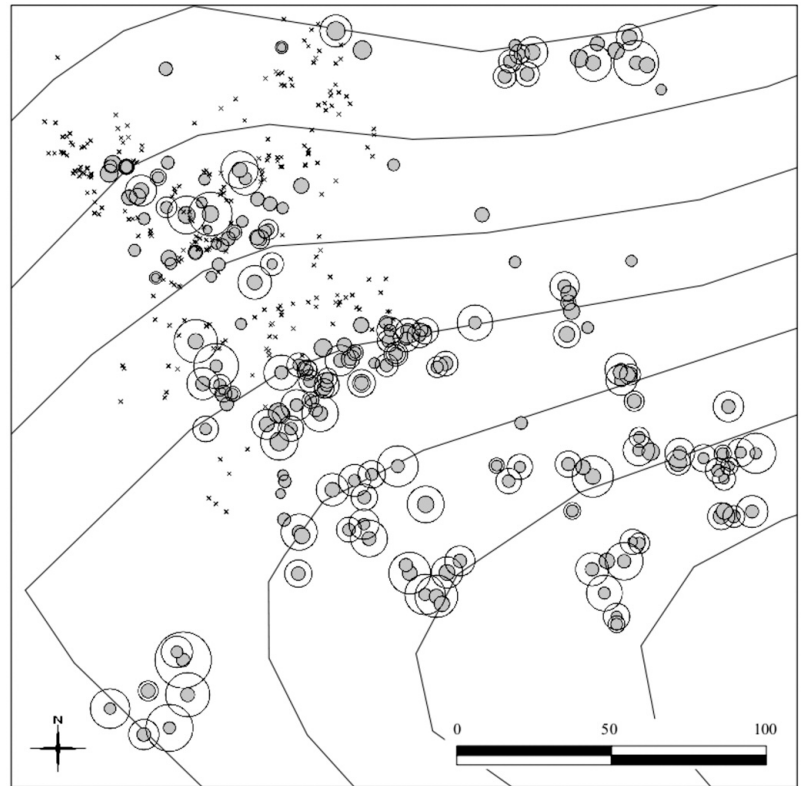
Une première solution est d'ordre statistique et consiste à modéliser et à estimer les effets sur la germination et la survie de quelques variables environnementales bien caractérisées dans les sites d'échantillonnage des semis. C'est ainsi par exemple que KUNSTLER *et al.* (2007) a pris en compte l'effet facilitant de la présence d'espèces arbusculaires. C'est en développant cette approche que AMM (2011) a pu étudier la dispersion efficace du sapin à l'échelle du versant Nord du Mont-Ventoux (Provence, France). Les semis de sapin ont été cartographiés dans 30 placettes de 400 m² réparties dans une zone de 400 ha sur laquelle toutes les sources de graines ont été caractérisées individuellement (à proximité des placettes) ou à partir de données d'inventaire. Des variables biotiques (surfaces terrières du sapin, du pin et du hêtre) et abiotiques (altitude, pente, sol) ont été relevées dans chacune des 30 placettes et utilisées comme variables explicatives de la survie et de la germination dans le modèle inverse qui estime le noyau de dispersion. Les résultats permettent de montrer que l'altitude est la principale variable déterminant le taux de recrutement des semis, avec un optimum à l'altitude intermédiaire de 1200 m. La densité de pins réduit également significativement le taux de recrutement. Cette approche montre également la nécessité de considérer l'effet des variables environnementales car le noyau de dispersion estimé en les considérant (distance médiane de dispersion = 13,2 m à 19,6 m) est nettement différent du noyau estimé directement à partir des semis sans considérer l'effet de l'environnement sur la survie et la germination (distance médiane de dispersion = 18 m à 174 m). Il est en revanche beaucoup plus proche du noyau de dispersion de graines estimé dans une étude précédente à partir de pièges à graines (distance médiane de dispersion = 7 m). Bien que cette étude utilise un noyau de dispersion accordant une part importante à la dispersion à longue distance, elle confirme les faibles distances de dispersion moyennes déjà obtenues dans la littérature pour plusieurs espèces du genre *Abies*.

La deuxième solution consiste à exploiter l'information génétique des semis pour retrouver de manière plus ou moins catégorique les parents des semis (assignation de parenté) et en particulier l'arbre-mère qui a émis la graine dont est issu le semis (KLEIN & ODDOU-MURATORIO 2011). Les applications les plus efficaces de ce principe sont celles qui ont pu retrouver le génotype exact des mères en caractérisant l'ADN de tissus maternels retrouvés sur les descendants (endocarpe ou péricarpe des graines). Par exemple dans JORDANO *et al.* (2007), avec 10 marqueurs génétiques microsatellites sur *Prunus mahaleb* les auteurs peuvent retrouver systématiquement la mère d'un descendant quand elle fait partie des 196 arbres génotypés dans leur parcelle de 26 ha et reconstruire ainsi les distances parcourues par les graines jusqu'à 1000 m. Même dans ce cas où l'on peut retrouver exactement l'arbre-mère d'un descendant, il est nécessaire d'analyser les résultats de l'assignation de parenté en prenant en compte la distribution spatiale de toutes les sources de graines pour estimer finalement le noyau de dispersion, comme ce qui était fait dans la modélisation inverse (ROBLEDO-ARNUNCIO & GARCIA 2007 ; JONES & MULLER-LANDAU 2008). Mais l'analyse ne repose plus sur la modélisation de l'intensité de la pluie de graines en chaque point de piégeage, mais sur sa composition, c'est-à-dire sur les proportions de graines des différentes sources. ROBLEDO-ARNUNCIO & GARCIA (2007) s'appuient sur des simulations pour démontrer l'amélioration obtenue par une telle analyse sur l'estimation de la distance de dispersion. Ils l'illustrent en réanalysant des données de *Prunus mahaleb* et trouvent une distance de dispersion deux fois plus élevée après prise en compte des positions des sources (278 m vs. 110 m).

Mais on ne dispose généralement pas de tissus maternels à génotyper, surtout quand on s'intéresse à des semis relativement âgés (jusqu'à environ 40 ans). C'est pour ces cas qu'ont été développés les *seedling neighbourhood models* (SNM), des méthodes probabilistes (*full probability approaches* dans JONES *et al.* 2010) qui ne cherchent pas à déterminer de manière catégorique les mères des descendants échantillonnés. A la place, elles estiment le noyau de dispersion par maximum de vraisemblance¹ en considérant simultanément les informations génétiques (marqueurs microsatellites des adultes et des semis gouvernés par les lois de l'hérédité

1 - Ou par approche Bayésienne, de manière relativement comparable (e.g. Moran & Clark, 2011)

mendélienne) et spatiales (positions des semis gouvernées par le noyau de dispersion et les positions des adultes). Ces méthodes introduites par BURCZYK *et al.* (2006) intègrent la prise en compte de la spatialisation suggérée par ROBLEDO-ARNUNCIO & GARCIA (2007) et discutée ci-dessus. Elles ont été appliquées plusieurs fois dans les années récentes [GONZALES-MARTINEZ *et al.* (2006) ; ODDOU-MURATORIO *et al.* (2008) ; CHYBICKI & BURCZYK (2010) ; ODDOU-MURATORIO *et al.* (2010) ; MORAN & CLARK (2011)]. Nous les avons utilisées dans une population de hêtres sur le Mont-Ventoux (BONTEMPS *et al.* submitted) dans laquelle nous avons génotypé 257 semis à 10 marqueurs microsatellites (Cf. Fig. 3). La résolution des marqueurs ne permettait pas de retrouver les parents avec confiance (en moyenne 7,3 parents et 22,5 paires de parents étaient génétiquement compatibles avec chaque semis) mais la méthode SNM a permis cependant d'estimer des noyaux de dispersion pour les graines et le pollen. En particulier, pour la dispersion de graines, nous avons distingué les jeunes semis (moins de 2 ans) qui ont subi bien moins de mortalité depuis la germination que les vieux semis (3 à environ 40 ans) sur lesquels on s'attend à voir plus d'effets de mortalité due à l'environnement ou à la densité. On estime une distance de dispersion plus grande sur les vieux semis (22 m) que sur les jeunes semis (12 m) ce qu'il serait tentant d'expliquer par des effets de Janzen-Connell : pendant plusieurs années, les semis plus proches des adultes auraient souffert plus fortement de la mortalité résultant en un éloignement plus grand aux adultes et donc à leur parent. Cependant, ce biais de la méthode d'estimation du noyau de dispersion des graines n'est pas attendu théoriquement et n'avait jamais été étudié par simulation auparavant. Nous avons donc simulé 200 jeux de données en incluant trois intensités de mortalité des semis proportionnelles à la densité d'adultes dans leur voisinage, nous avons estimé le noyau de dispersion dans chacune des simulations et l'avons comparé à celui utilisé pour les simulations. Malgré des patrons de distribution spatiale des semis très différents pour les trois intensités de mortalité, les noyaux de dispersion sont estimés avec un biais très similaires. Cela démontre que l'utilisation des marqueurs microsatellites et des *seedling neighbourhood models* fournit des estimations du noyau de dispersion de



graines insensibles aux effets de mortalité de type Janzen-Connell, contrairement à l'idée répandue dans la littérature. Cela indique également que la différence de distance de dispersion entre les jeunes et vieux semis est engendrée par un autre mécanisme. Une piste à creuser concerne les variations inter-annuelles du noyau de dispersion, dues à différentes conditions abiotiques ou à des cortèges d'animaux variables en fonction des années.

Vers des analyses de la dispersion à large échelle

Les méthodes inverses et les approches dérivées exploitant les données génétiques (SNM) ont permis de caractériser la dispersion à l'échelle de plusieurs centaines de mètres voire de plusieurs kilomètres comme illustré ci-dessus, grâce à la résolution statistique du problème de superposition des contributions de nombreuses sources de graines (*seed shadow overlap*). En effet, avant cette possibilité, nous étions limités à analyser des patrons de dispersion à partir de sources individuelles, typiquement en marquant physiquement (peinture, radioac-

Fig. 3 : Estimation de la dispersion des graines de hêtre dans une placette du Mont-Ventoux. L'inventaire exhaustif des adultes produisant des graines (disques gris représentant le diamètre du tronc et cercles noirs le diamètre de la cépée), l'échantillonnage de semis (croix) et le génotypage de ces individus permet d'estimer la fonction de dispersion en utilisant un *seedling neighbourhood model*.

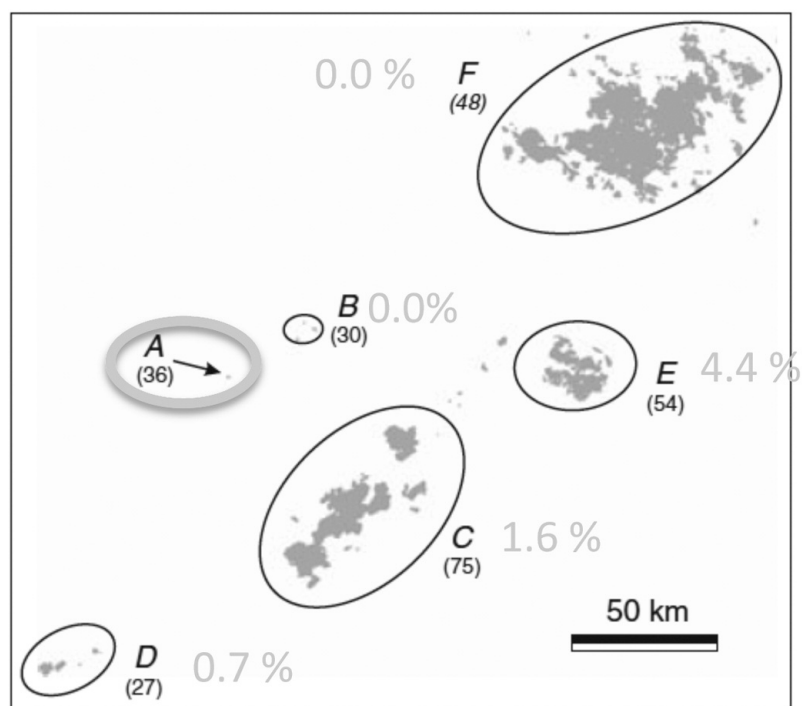
tivité) les graines sur arbre-mère avant leur dispersion, puis en les retrouvant *a posteriori*. Cette approche mono-source restreignait les observations à des petites échelles ou aux conditions environnementales pas toujours réalistes des expérimentations contrôlées (mais voir BULLOCK & CLARKE (2001) pour une expérimentation mono-source à grande échelle).

Mais parce que les rares événements de dispersion à très longue distance peuvent avoir des effets particulièrement importants, il est légitime de développer des approches d'observation et de modélisation des processus de dispersion aux échelles encore plus vastes de la dizaine ou de la centaine de kilomètres. Pour cet objectif, l'apport des marqueurs génétiques pourrait encore être bénéfique comme l'a montré une étude récente sur la dispersion du pollen de *Pinus sylvestris* dans des populations fragmentées du nord de l'Espagne (ROBLEDO-ARNUNCIO 2011). L'auteur utilise 4 marqueurs microsatellites chloroplastiques (hérités paternellement) pour retrouver pour les grains de pollen ayant voyagé à longue distance leur population d'origine parmi 5 populations identifiées dans une zone d'environ 250 x 250 km (Cf. Fig. 4). En trouvant des taux d'immigration de quelques pourcents à des distances de

plus de 50 km, cette étude est la première à montrer aussi clairement que du pollen peut être transporté par le vent et conduire à des pollinisations à de telles distances. Bien que leur site d'étude offre des conditions exceptionnelles pour étudier les flux de gènes à cette échelle (une population échantillonnée de très petite taille, plusieurs populations bien isolées et avec des fréquences alléliques bien différenciées), il est important de multiplier les études de ce type pour mieux caractériser les fonctions de dispersion à longue distance. Il sera en particulier important de cerner si les noyaux de dispersion sont les bons modèles pour caractériser les flux d'individus et de gènes à ces échelles ou si l'hétérogénéité des couverts végétaux et les éléments structurels des paysages ne sont pas plus déterminants que la distance.

Alternativement aux approches statistiques détaillées dans cet article, le développement de modèles physiques, mécanistes ou quasi-mécanistes s'est montré particulièrement fructueux ces dernières années (KUPARINEN 2006). L'idée d'utiliser les simulations informatiques des modèles physiques pour prédire les capacités de dispersion (NATHAN *et al.* 2005) et leurs effets sur les capacités de propagation et de migration des espèces (HIGGINS *et al.* 1999 ; NATHAN *et al.* 2011) s'est concrétisée dans de nombreuses études qui ont montré les déterminants de la dispersion à longue distance par le vent (e.g. WRIGHT *et al.* 2008). Associés aux performances des super-calculateurs, les modèles d'écoulements de l'air sur une canopée hétérogène permettent de simuler finement les trajectoires des graines, des pollens et des spores (BOHRER *et al.* 2008). Mais les déterminants de la viabilité des propagules et les vecteurs animaux de la dispersion restent encore difficiles à modéliser aussi finement que la physique des écoulements d'air. Un enjeu pour les années à venir est probablement de construire des approches combinant les prédictions de modèles mécanistes et les observations empiriques informatives sur la dispersion à longue distance dans des paysages hétérogènes.

Fig. 4 :
Estimation des taux de migration du pollen à très longue distance. L'inventaire exhaustif de la présence de sources de pollen de *Pinus sylvestris* à très large échelle et la caractérisation des fréquences alléliques dans les différentes populations identifiées a permis aux auteurs d'estimer les taux de migration (pourcentages en gris clair) de pollen reçu par une population cible isolée (A) à l'échelle de la centaine de kilomètres.
Figure tirée de Robledo-Arnuncio 2011



Références citées

- Amm, A. (2011) Potentialité de migration des essences forestières face au changement climatique. Etude des capacités de migration du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) sur le Mont Ventoux. PhD Thesis, U. Marseille.
- Bohrer, G., Katul, G. G., Nathan, R., Walko, R. L. & Avissar, R. (2008) Effects of canopy heterogeneity, seed abscission and inertia on wind-driven dispersal kernels of tree seeds. *Journal of Ecology*, 96, 569-580.
- Bontemps, A., Klein, E. K. & Oddou-Muratorio, S. (submitted) Separating the roles of seed and pollen dispersal and of the recruitment process on the genetic heterogeneity of the seed rain: a combination of simulations and case study in *Fagus sylvatica*. *Molecular Ecology*.
- Bullock, J. M. & Clarke, R. T. (2000) Long distance seed dispersal: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia*, 124, 506-521.
- Bullock, J. M., Shea, K. & Skarpaas, O. (2006) Measuring plant dispersal: an introduction to field methods and experimental design. *Plant Ecology*, 186, 217-234.
- Burczyk, J., Adams, W. T., Birkes, D. S. & Chybicki, I. J. (2006) Using genetic markers to directly estimate gene flow and reproductive success parameters in plants on the basis of naturally regenerated seedlings. *Genetics*, 173, 363-372.
- Caswell, H., Lensink, R. & Neubert, M. G. (2003) Demography and dispersal: Life table response experiments for invasion speed. *Ecology*, 84, 1968-1978.
- Chybicki, I. J. & Burczyk, J. (2010) Realized gene flow within mixed stands of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) L. revealed at the stage of naturally established seedling. *Molecular Ecology*, 19, 2137-2151.
- Clark, J. S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E. & HilleRisLambers, J. (1999) Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, 80, 1475-1494.
- Clark, J. S., Horvath, L. & Lewis, M. (2001) On the estimation of spread for a biological population. *Statistics and Probability Letters*, 51, 225-234.
- Cousens, R., Dytham, C. & Law, R. (2008) *Dispersal in plants: A population perspective*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Davis, M. B. (1981) Quaternary history and the stability of forest communities. *Forest succession: concepts and application* (eds D. C. West, H. H. Shugart & D. B. Botkin), pp. 132-153. Springer-Verlag, New York, USA.
- Delcourt, P. A. & Delcourt, H. R. (1987) *Long term forest dynamics of the temperate zone: a case study of late-Quaternary forests in eastern North America*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Edmonds, C. A., Lillie, A. S. & Cavalli-Sforza, L. L. (2004) Mutations arising in the wave front of an expanding population. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America*, 101, 975-979.
- Excoffier, L., Foll, M. & Petit, R. J. (2009) Genetic Consequences of Range Expansions. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 40, 481-501.
- Fayard, J., Klein, E. K. & Lefevre, F. (2009) Long distance dispersal and the fate of a gene from the colonization front. *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 2171-2182.
- Gonzalez-Martinez, S. C., Burczyk, J., Nathan, R., Nanos, N., Gil, L. & Alia, R. (2006) Effective gene dispersal and female reproductive success in Mediterranean maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton). *Molecular Ecology*, 15, 4577-4588.
- Higgins, S. I. & Richardson, D. M. (1999) Predicting plant migration rates in a changing world: the role of long-distance dispersal. *American Naturalist*, 153, 464-475.
- Higgins, S. I., Clark, J. S., Nathan, R., Hovestadt, T., Schurr, F., Fragoso, J. M. V., Aguiar, M. R., Ribbens, E. & Lavorel, S. (2003) Forecasting plant migration rates: managing uncertainty for risk assessment. *Journal of Ecology*, 91, 341-347.
- Jones, F. A. & Muller-Landau, H. C. (2008) Measuring long-distance seed dispersal in complex natural environments: an evaluation and integration of classical and genetic methods. *Journal of Ecology*, 96, 642-652.
- Jones, A. G., Small, C. M., Paczolt, K. A. & Ratterman, N. L. (2010) A practical guide to methods of parentage analysis. *Molecular Ecology Resources*, 10, 6-30.
- Jongejans, E., Skarpaas, O. & Shea, K. (2008) Dispersal, demography and spatial population models for conservation and control management. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 9, 153-170.
- Jordano, P., Garcia, C., Godoy, J. A. & Garcia-Castano, J. L. (2007) Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America*, 104, 3278-3282.
- Klein, E. K., Lavigne, C., Foueillassar, X., Gouyon, P. H. & Larédo, C. (2003) Corn pollen dispersal: quasi-mechanistic models and field experiments. *Ecological Monographs*, 73, 131-150.
- Klein, E. K., Lavigne, C. & Gouyon, P. H. (2006) Mixing of propagules from discrete sources at long distance: comparing an dispersal tail to an exponential. *BMC Ecology*, 6, 3.
- Klein, E. K. & Oddou-Muratorio, S. (2011) Pollen and seed dispersal inferred from seedling genotypes: the Bayesian revolution has passed here too. *Molecular Ecology*, 20, 1077-1079.
- Kot, M., Lewis, M. A. & Van Den Driessche, P. (1996) Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology*, 77, 2027-2042.
- Kunstler, G., Chadoeuf, J., Klein, E. K., Curt, T., Bouchaud, M. & Lepart, J. (2007) Tree colonization of sub-Mediterranean grasslands: Effects of effective dispersal and shrub facilitation. *Canadian Journal of Forest Research*, 37, 103-115.
- Kuparinen, A. (2006) Mechanistic models for wind dispersal. *Trends In Plant Science*, 11, 296-301.
- McLachlan, J. S., Clark, J. S. & Manos, P. S. (2005) Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology*, 86, 2088-2098.

Etienne K. KLEIN^{1,2}
Aurore BONTEMPS¹
Annabelle AMM¹
Christian PICHOT¹
Sylvie ODDOU-
MURATORIO¹

1 URFM,
Écologie des Forêts
Méditerranéennes,
INRA Avignon
2 BioSP, Biostatistique
et Processus Spatiaux,
INRA Avignon

Mél : etienne.klein@
avignon.inra.fr

- McMahon, S. M., Dietze, M. C., Hersh, M. H., Moran, E. V. & Clark, J. S. (2009) A Predictive Framework to Understand Forest Responses to Global Change. *Year in Ecology and Conservation Biology 2009* (ed R. S. S. W. H. Ostfeld), pp. 221-236.
- Moran, E. V. & Clark, J. S. (2011) Estimating seed and pollen movement in a monoecious plant: a hierarchical Bayesian approach integrating genetic and ecological data. *Molecular Ecology*, 20, 1248-1262.
- Nathan, R. & Casagrandi, R. (2004) A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond. *Journal Of Ecology*, 92, 733-746.
- Nathan, R., Sapir, N., Trakhtenbrot, A., Katul, G. G., Bohrer, G., Otte, M., Avissar, R., Soons, M. B., Horn, H. S., Wikelski, M. & Levin, S. A. (2005) Long-distance biological transport processes through the air: can nature's complexity be unfolded in silico? *Diversity And Distributions*, 11, 131-137.
- Nathan, R., Horvitz, N., He, Y., Kuparinen, A., Schurr, F. M. & Katul, G. G. (2011) Spread of North American wind-dispersed trees in future environments. *Ecology Letters*, 14, 211-219.
- Nathan, R., Klein, E. K., Robledo-Arnuncio, J. J. & Revilla, E. (in press) Dispersal kernels. *Dispersal and Spatial Evolutionary Ecology* (eds J. Clobert, M. Baguette, T. Benton & J. Bullock).
- Oddou-Muratorio, S. & Klein, E. K. (2008) Comparing direct vs. indirect estimates of gene flow within a population of a scattered tree species. *Molecular Ecology*, 17, 2743-2754.
- Oddou-Muratorio, S., Bontemps, A., Klein, E. K., Chybicki, I., Vendramin, G. G. & Suyama, Y. (2010) Comparison of direct and indirect genetic methods for estimating seed and pollen dispersal in *Fagus sylvatica* and *Fagus crenata*. *Forest Ecology and Management*, 259, 2151-2159.
- Pluess, A. R. (2011) Pursuing glacier retreat: genetic structure of a rapidly expanding *Larix decidua* population. *Molecular Ecology*, 20, 473-485.
- Ribbens, E., Silander, J. A. & Pacala, S. W. (1994) Seedling recruitment in forests: Calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology*, 75, 1794-1806.
- Robledo-Arnuncio, J. J. & Garcia, C. (2007) Estimation of the seed dispersal kernel from exact identification of source plants. *Molecular Ecology*, 16, 5098-5109.
- Robledo-Arnuncio, J. J. (2011) Wind pollination over mesoscale distances: an investigation with Scots pine. *New Phytologist*, 190, 222-233.
- Skellam, J. G. (1951) Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, 38, 196-218.
- Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M. B., Berry, P. M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G. F., Paterson, J., Schurr, F. M., Sykes, M. T. & Zimmermann, N. E. (2008) Predicting global change impacts on plant species' distributions: future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9, 137-152.
- Tufto, J., Engen, S. & Hindar, K. (1997) Stochastic dispersal processes in plant populations. *Theoretical Population Biology*, 52, 16-26.
- Wright, S. J., Trakhtenbrot, A., Bohrer, G., Detto, M., Katul, G. G., Horvitz, N., Muller-Landau, H. C., Jones, F. A. & Nathan, R. (2008) Understanding strategies for seed dispersal by wind under contrasting atmospheric conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 19084-19089.

Résumé

Pour fournir des prédictions quantitatives des capacités de dispersion des individus et de déplacement des populations, le noyau de dispersion est apparu ces dernières années comme un outil de modélisation particulièrement adapté. Cette fonction qui décrit la répartition spatiale des graines dispersées à partir d'une source, a un effet très fort sur la vitesse de propagation d'un front de colonisation, la conservation de la diversité génétique lors d'une expansion spatiale et l'intensité de flux de gènes à longue distance. De nombreuses méthodes expérimentales et statistiques, basées sur des pièges à graines, des comptages de semis installés ou le génotypage d'adultes et de leurs descendants ont été développées ces dernières années pour estimer au mieux ce noyau de dispersion. Nous détaillons ces méthodes dans cet article en insistant sur la prise en compte de l'hétérogénéité environnementale affectant la survie des semis. Finalement, nous discutons de pistes qui permettraient d'étudier les noyaux de dispersion à large échelle spatiale (dizaine de kilomètres).