

Modélisation de la dynamique des adventices

Sebastian Le Coz

06/12/2018

Co-directeurs : Nathalie Peyrard, Pierre-Olivier Cheptou
Financement: Région + ANR AGROBIOSE



Une adventice ? C'est quoi ?



C'est une plante qui pousse dans un endroit sans y avoir été introduit par l'homme. Souvent appelée mauvaises herbes.

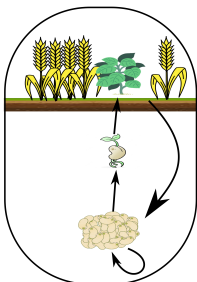
Les adventices peuvent avoir un impact +/- sur le rendement d'une culture semée.

Pourquoi étudier la dynamique des adventices ?

- + Rendement
- - de produits chimiques
- Biodiversité

Modéliser la dynamique des adventices pourrait permettre de répondre à plusieurs questions ?

- L'influence des tracteurs est-elle négligeable dans la dispersion des graines adventices ?
- Existe-t-il un compromis entre colonisation et dormance?
- Ce compromis dépend-il de la culture en place ?



Problèmes

- En écologie, le rôle de la banque de graines est considéré comme une boîte noire car ses effets sur la dynamique de l'adventice sont peu connus.
- En statistiques, les données sur les adventices ne sont souvent que sur les plantes observables.

Modélisation de la dynamique d'une espèce sur plusieurs patches : Modèles de métapopulation (Levins 1969)

Dynamique locale

- Extinction

Dynamique régionale

- Colonisation

Problème : La dormance des graines peut conduire à déclarer de manière erronée l'extinction locale de l'espèce (Bullock et al 2006, Freckleton et al 2002).

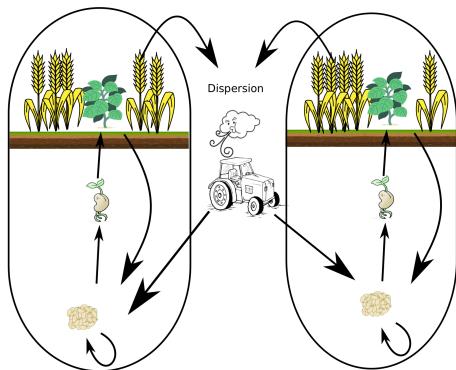
L'extinction locale est déclarée quand la population non dormante d'une espèce est éteinte et non quand les populations dormantes et non dormantes sont éteintes.

Modèles intégrant le stade de dormance

Modèle	Col spatiale	Col ext	Classes d'abondances	Survie de BG illimité	BG cachée
Levin 1984	oui	non	oui	oui	non
Venable 1988	oui	non	oui	oui	non
Jarry 1995	non	non	oui	oui	non
Maffei 2004	non	non	oui	oui	oui
Mistro 2005	non	non	oui	non	non
Garnier 2006	oui	oui	oui	oui	non
David 2010	non	variable!	oui	oui	oui
Lamy 2013	non	oui	non	oui	oui
Fréville 2013	non	oui	non	non	oui
Han 2014	non	non	oui	oui	non
Borgy 2015	non	non	oui	oui	oui
Manna 2017	oui 2 patches	oui	non	non	oui

Objectif : Modéliser la dynamique locale et régionale des adventices

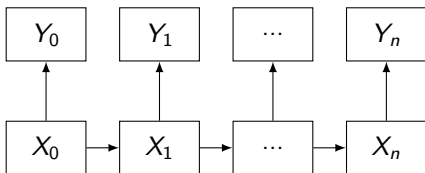
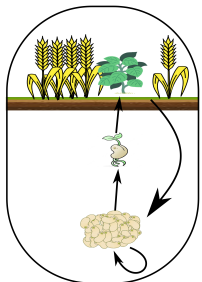
Caractéristiques recherchées :



- Processus de dormance
- Processus de colonisation (spatial et extérieur)
- Les populations en stade de dormance ne sont pas observées
- Aucune limite en temps sur la dormance
- La flore levée et la banque de graines sont en classes d'abondances

- 1 Construction du graph de la dynamique d'une espèce avec stade caché.
- 2 Paramétrisation des lois du modèle.
- 3 Estimation à l'aide de l'algorithme EM.
- 4 Résultats sur données simulées.
- 5 Résultats sur données réelles.
- 6 Conclusion.

Dynamique locale des adventices modélisée avec une chaîne de Markov cachée (HMM).

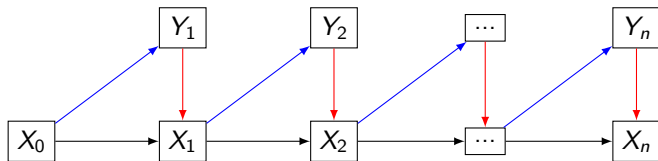


$(X_n)_{n \in \{0, \dots, N\}}$ correspondent à l'état de la banque de graines.

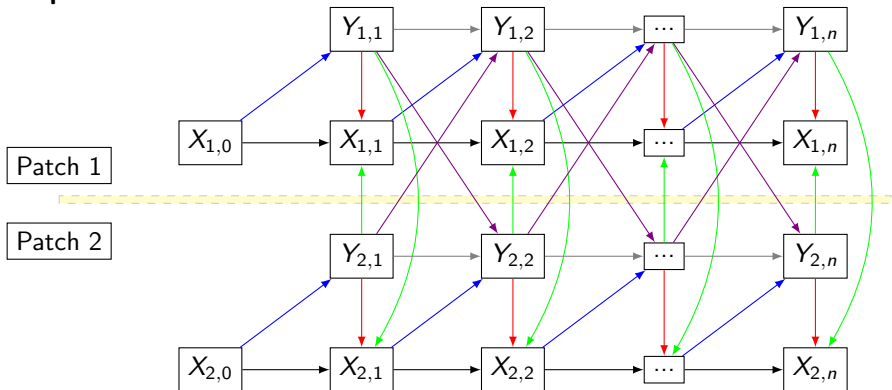
$(Y_n)_{n \in \{0, \dots, N\}}$ correspondent à l'état de la flore levée.

Problème ! Le HMM ne modélise pas la production de nouvelles graines entrant dans la banque de graines.

Le modèle de Borgy et al (2015) a étendu le HMM pour inclure l'influence de la population non dormante sur la population dormante. On appellera ce modèle Hidden Markov Model with Data Feedback (HMM-DF).



Graphe du MHMM-DF



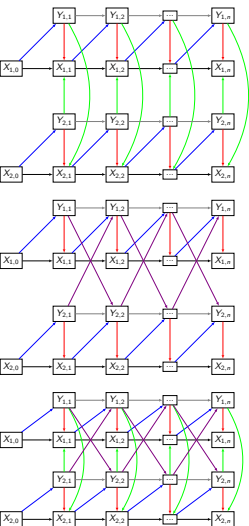
Les variables cachées :

$$X^{C,N} = (X_{1,1}, X_{2,1}, \dots, X_{C,1}, \dots, X_{C,1}, X_{1,2}, \dots, X_{1,n}, \dots, X_{1,N}, \dots, X_{C,N})$$

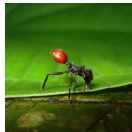
Les variables observées :

$$Y^{C,N} = (Y_{1,1}, Y_{2,1}, \dots, Y_{C,1}, \dots, Y_{C,1}, Y_{1,2}, \dots, Y_{1,n}, \dots, Y_{1,N}, \dots, Y_{C,N})$$

Différent types d'espèces modélisables avec un MHMM-DF

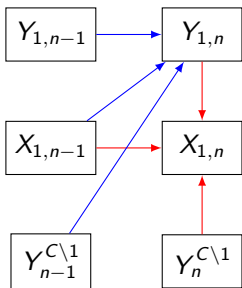


- Le sous-graphe d'un MHMM-DF associé à la dynamique des plantes
- Le sous-graphe d'un MHMM-DF associé à la dynamique des puces
- Le graphe associé à la dynamique du parasite *Myrmeconema neotropicum*



Paramétrisation des lois du MHMM-DF

Probabilité du MHMM-DF



- Probabilité initiale

$$\pi(x_{c,0}) = \mathbb{P}(X_{c,0} = x_{c,0}) \text{ ou } \mathbb{P}(x_0^C) = \prod_{c=1}^C \pi(x_{c,0}) .$$

- Probabilité d'émission

$$\phi(x_{c,n-1}, y_{c,n}, y_{n-1}^{C\setminus c}) = \mathbb{P}(Y_{c,n} = y_{c,n} | X_{c,n-1} = x_{c,n-1}, Y_{n-1}^C = y_{n-1}^C)$$

- Probabilité de transition

$$A(x_{c,n-1}, x_{c,n}, y_n^C) = \mathbb{P}(X_{c,n} = x_{c,n} | X_{c,n-1} = x_{c,n-1}, Y_n^C = y_n^C)$$

Modélisation Binomiale Logistique (BL)

Les paramètres (π, ϕ, A) sont décrits par une loi binomiale de paramètres respectifs $(|\Omega_X| - 1, p_\pi)$, $(|\Omega_Y| - 1, p_\phi)$, $(|\Omega_X| - 1, p_A)$.

Exemple: Loi d'émission

$$\phi(x_{c,n-1}, y, y_{n-1}^C) = \binom{|\Omega_Y| - 1}{y} [p_\phi]^y [1 - p_\phi]^{|\Omega_Y| - y - 1}$$

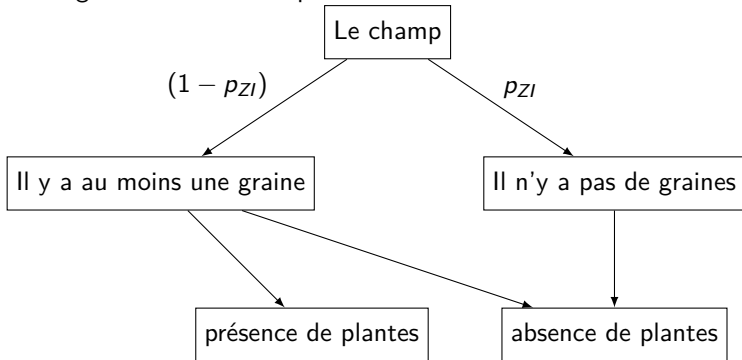
$$\text{où } p_\phi = \frac{1}{1 + e^{-(\mu_1 \frac{x_{c,n-1}}{|\Omega_X|} + \mu_2 \frac{y_{c,n-1}}{|\Omega_Y|} + \mu_3 \frac{f(y_{n-1}^C)}{|\Omega_Y^{C-1}|} + \mu_0)}}$$

et f est la fonction moyenne

Modèles Zéro inflated

Ils permettent de modéliser une variable aléatoire où la valeur zéro est anormalement supérieure.

Exemple : La présence de plantes dans un champ. La présence de plantes dépend de la présence de graines ! On note p_{ZI} la probabilité de présence d'une graine dans le champ.



Loi Zéro inflated Binomiale logistique (ZIBL)

$Y_{c,n+1} | X_{c,n}, Y_{c,n}, Y_n^{c \setminus c}$ suit une ZIB avec paramètres $(|\Omega_Y| - 1, p_\phi, p_{ZI})$ si pour tout $y \in \Omega_Y$,

$$\phi(x_{c,n-1}, y, y_{n-1}^c) = \mathbb{1}_{\{y=0\}} p_{ZI} + (1 - p_{ZI}) \binom{|\Omega_Y| - 1}{y} \times [p_\phi]^y [1 - p_\phi]^{|\Omega_Y| - y - 1}$$

Dans la suite on pose $p_{ZI} = \mathbb{1}_{\{x=0\}}$.

La paramétrisation des Lois sein du MHMM-DF.

- Peu de paramètres.
- Identifiabilité générique.
- Le paramètre de la loi zéro inflated binomiale logistique $p_{ZI} = \mathbb{1}_{\{x=0\}}$ afin de garantir cette identifiabilité générique.

Estimation à l'aide de l'algorithme EM

Le EM cherche la valeur des paramètres qui maximise

$$E_{\mathbb{P}}[\ln(\mathbb{P}(X^{C,N}, Y^{C,N}|\lambda)) | Y^{C,N} = y^{C,N}, \lambda_{it}]$$

- Initialisation des paramètres $\lambda_0 = (\pi_0, A_0, \phi_0)$.
- Itérer les étapes suivantes jusqu'à convergence de λ_{it} .

Étape E :

Calculer

- $\forall n, \forall x_n^C \in \Omega_X^C, \rho_n(x_n^C) = \mathbb{P}(X_n^C = x_n^C | Y^{C,N}, \lambda_{it})$
- $\forall n, \forall x_n^C, x_{n-1}^C \in \Omega_X^{2C},$
 $\xi_n(x_n^C, x_{n-1}^C) = \mathbb{P}(X_n^C = x_n^C, X_{n-1}^C = x_{n-1}^C | Y^{C,N}, \lambda_{it})$

Nécessaires pour évaluer

$$E_{\mathbb{P}}[\ln(\mathbb{P}(X^{C,N}, Y^{C,N} | \lambda)) | Y^{C,N} = y^{C,N}, \lambda_{it}]$$

Comment calculer ρ et ξ ?

ρ et ξ peuvent être calculés avec un Forward-Backward (FB) sur les α et β .

$$\alpha_n(x_n^C) = \mathbb{P}(y^{C,n}, X_n^C = x_n^C | \lambda_{it})$$
$$\beta_n(x_n^C) = \mathbb{P}(y_{n+1}^C, \dots, y_N^C | X_n^C = x_n^C, \lambda_{it})$$

Étape M :

Mise à jour du paramètre λ avec :

$$\lambda_{it+1} = \arg \max_{\lambda} E_{\mathbb{P}}[\ln(\mathbb{P}(X^{C,N}, Y^{C,N} | \lambda)) | Y^{C,N} = y^{C,N}, \lambda_{it}]$$

Problème 1) la propriété cruciale pour calculer les ρ et ξ n'est pas vérifiée.

$$\sum_{x_n^C \in \Omega_X^C} [\alpha_n(x_n^C) \times \beta_n(x_n^C)] = \mathbb{P}(Y^{C,N} = y^{C,N} | \lambda_{it})$$

Problème 2) Forward-Backward sur toutes les chaînes à la fois prend beaucoup de mémoire et a un temps de calcul important !

Formules du FB	Complexité mémoire	Complexité en temps
$\rho_n(x_n^C)$	$ \Omega_X ^C \times N$	$O(\Omega_X ^C \times N)$
$\xi_n(x_n^C, x_{n-1}^C)$	$ \Omega_X ^{2C} \times N$	$O(\Omega_X ^{2C} \times N \times C)$

Comment résoudre ces problèmes ?

Algorithme EM chaîne par chaîne

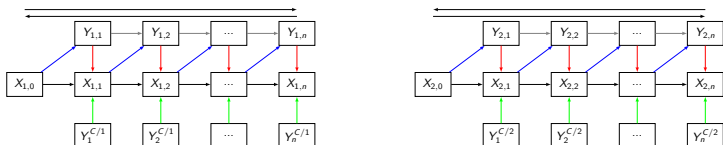
Étape E :

Calculer

- $\forall c, n, \forall x_{c,n} \in \Omega_X, \rho_n(x_{c,n}) = \mathbb{P}(X_{c,n} = x_{c,n} | Y^{c,N}, \lambda_{it})$
- $\forall c, n, \forall x_{c,n}, x_{c,n-1} \in \Omega_X^2,$
 $\xi_n(x_{c,n}, x_{c,n-1}) = \mathbb{P}(X_{c,n} = x_{c,n}, X_{c,n-1} = x_{c,n-1} | Y^{c,N}, \lambda_{it})$

Pour calculer les ρ et ξ on utilise :

Forward Backward sur **chaque** chaîne indépendamment



Pour calculer les ξ et ρ le Forward Backward utilise les α et β .

$$\alpha_{c,n}(x_{c,n}) = \mathbb{P}(y^{C,n}, X_{c,n} = x_{c,n} | \lambda_{it})$$

$$\beta_{c,n}(x_{c,n}) = \mathbb{P}(y_{n+1}^C, \dots, y_N^C | X_{c,n} = x_{c,n}, \lambda_{it})$$

Problème : La propriété suivante n'est pas vérifiée.

$$\sum_{x_{c,n} \in \Omega_X} [\alpha_{c,n}(x_{c,n}) \times \beta_{c,n}(x_{c,n})] = \mathbb{P}(Y^{C,N} = y^{C,N} | \lambda_{it})$$

On définit les β différemment !

$$\alpha_{c,n}(x_{c,n}) = \mathbb{P}(y^{C,n}, X_{c,n} = x_{c,n} | \lambda_{it})$$

$$\beta_{c,n}(x_{c,n}) = \mathbb{P}(y_{n+1}^C, \dots, y_N^C | y^{C,n}, X_{c,n} = x_{c,n}, \lambda_{it})$$

Avec les nouveaux β on a que

$$\sum_{x_n \in \Omega_X} [\alpha_n(x_n) \times \beta_n(x_n)] = \mathbb{P}(Y^{C,N} = y^{C,N} | \lambda_{it})$$

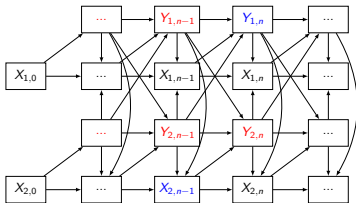
On a une écriture récursive :

$$\alpha_{c,n}(x_{c,n}) = \sum_{x_{c,n-1} \in \Omega_X} \alpha_{c,n-1}(x_{c,n-1}) \mathbb{P}(y_n^{c \setminus c} | y^{c,n-1}, y_{c,n}, x_{c,n-1}) \\ \times A(x_{c,n-1}, x_{c,n}, y_n^c, \lambda_{it}) \phi(x_{c,n-1}, y_{c,n}, \lambda_{it})$$

$$\beta_{c,n}(x_{c,n}) = \sum_{x_{c,n+1} \in \Omega_X} \beta_{c,n+1}(x_{c,n+1}) \mathbb{P}(y_{n+1}^{c \setminus c} | y^{c,n}, y_{c,n+1}, x_{c,n}) \\ \times A(x_{c,n}, x_{c,n+1}, y_{n+1}^c, \lambda_{it}) \phi(x_{c,n}, y_{c,n+1}, \lambda_{it})$$

Les termes en rouges sont des constantes !

On peut voir grâce a la figure que $\mathbb{P}(y_{n+1}^{C \setminus c} | y^{C,n}, y_{C,n+1}, x_{C,n})$ une constante. On suppose que $c = 2$



Ainsi on pose :

$$\tilde{\alpha}_{c,n}(x_{C,n}) = \sum_{x_{C,n-1} \in \Omega_X} \tilde{\alpha}_{c,n-1}(x_{C,n-1}) A(x_{C,n-1}, x_{C,n}, y_n^C, \lambda_{it}) \phi(x_{C,n-1}, y_{C,n}, \lambda_{it})$$

$$\tilde{\beta}_{c,n}(x_{C,n}) = \sum_{x_{C,n+1} \in \Omega_X} \tilde{\beta}_{c,n+1}(x_{C,n+1}) A(x_{C,n}, x_{C,n+1}, y_{n+1}^C, \lambda_{it}) \phi(x_{C,n}, y_{C,n+1}, \lambda_{it})$$

$$\rho_{c,n}(x_{c,n}) = \frac{\tilde{\beta}_{c,n}(x_{c,n})\tilde{\alpha}_{c,n}(x_{c,n})}{\sum_{x \in \Omega_X} \tilde{\beta}_{c,n}(x)\tilde{\alpha}_{c,n}(x)}$$

$$\xi_{c,n}(x_{n-1}, x_n) = \frac{A(x_{n-1}, x_n, y_n^C, \lambda_{it})\tilde{\beta}_{c,n}(x_n)\tilde{\alpha}_{c,n-1}(x_{n-1})\phi(x_{n-1}, y_{c,n}, \lambda_{it})}{\sum_{(x,x') \in \Omega_X^2} A(x', x, y_n^C, \lambda_{it})\tilde{\beta}_{c,n}(x)\tilde{\alpha}_{c,n-1}(x')\phi(x', y_{c,n}, \lambda_{it})}$$

Il suffit d'ensuite appliquer l'étape M.

Différences entre le FB sur toutes les chaînes et le FB sur chaque chaîne indépendamment.

Méthode d'estimation	Complexité mémoire	Complexité en temps
FB Toutes chaînes	$ \Omega_X ^C \times N(\Omega_X ^2 + 3)$	$O(\Omega_X ^{2C} \times N)$
FB chaque chaînes	$ \Omega_X \times C \times N(\Omega_X + 3)$	$O(\Omega_X ^2 \times N \times C)$

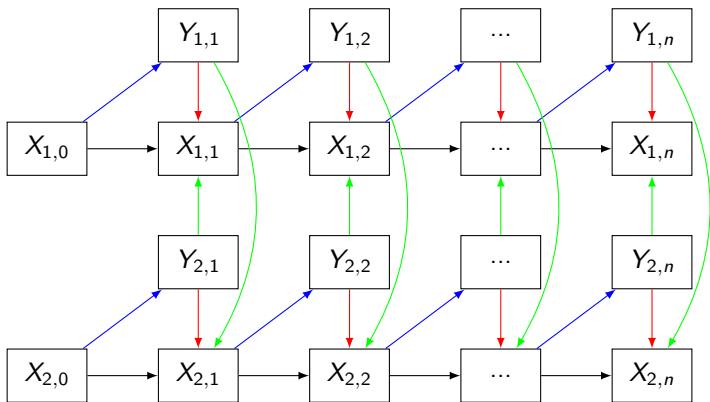
Que faire avec les paramètres estimés?

- La vraisemblance du modèle:

$$\mathbb{P}(y^{C,N}) = \left[\sum_{x_{c,n} \in \Omega_X} \tilde{\alpha}_{c,n}(x_{c,n}) \tilde{\beta}_{c,n}(x_{c,n}) \right] \\ \times \left[\prod_{j=1}^N \prod_{l \in C \setminus c} \sum_{x_{l,j-1} \in \Omega_X} \phi(x_{l,j-1}, y_{l,j}) \frac{\tilde{\alpha}_{l,j-1}(x_{l,j-1})}{\sum_{x \in \Omega_X} \tilde{\alpha}_{l,j-1}(x)} \right]$$

- Algorithme de viterbi.
- Prédiction de l'état de la variable observée au temps suivant.

Résultats sur simulations sur le sous graph du MHMM-DF



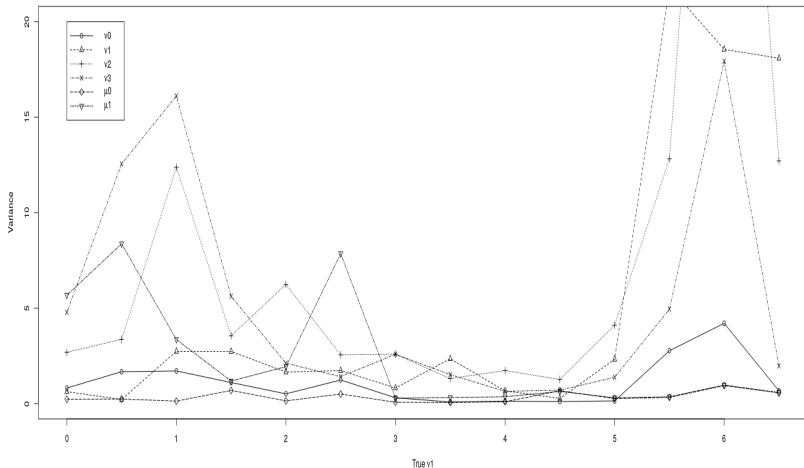
On pose $C = 10$, $|\Omega_X| = 5$, $|\Omega_Y| = 5$ et $N = 100$.

Param	Hyper-param	Hyper-para exact	Initialisation	Estimateur
A	$\begin{pmatrix} \nu_1 = \nu_{BG} \\ \nu_2 = \nu_{FL} \\ \nu_3 = \nu_{voi} \\ \nu_0 = \nu_{cst} \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 7.0 \\ 2.0 \\ 4.0 \\ -8.5 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 0.530 \\ 1.278 \\ 3.390 \\ -2.302 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 7.382 \\ 1.900 \\ 3.709 \\ -8.974 \end{pmatrix}$
ϕ	$\begin{pmatrix} \mu_1 = \mu_{BG} \\ \mu_0 = \mu_{cst} \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 6.5 \\ -5 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 0.571 \\ 2.703 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 5.611 \\ -4.403 \end{pmatrix}$
π	τ	1	1.265	1.632
A	$\begin{pmatrix} \nu_1 = \nu_{BG} \\ \nu_2 = \nu_{FL} \\ \nu_3 = \nu_{voi} \\ \nu_0 = \nu_{cst} \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 7.0 \\ 2.0 \\ 4.0 \\ -8.5 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 0.558 \\ 3.788 \\ 0.725 \\ -2.814 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 7.382 \\ 1.900 \\ 3.709 \\ -8.974 \end{pmatrix}$
ϕ	$\begin{pmatrix} \mu_1 = \mu_{BG} \\ \mu_0 = \mu_{cst} \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 6.5 \\ -5 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 2.272 \\ 1.242 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 5.611 \\ -4.403 \end{pmatrix}$
π	τ	1	2.212	1.632

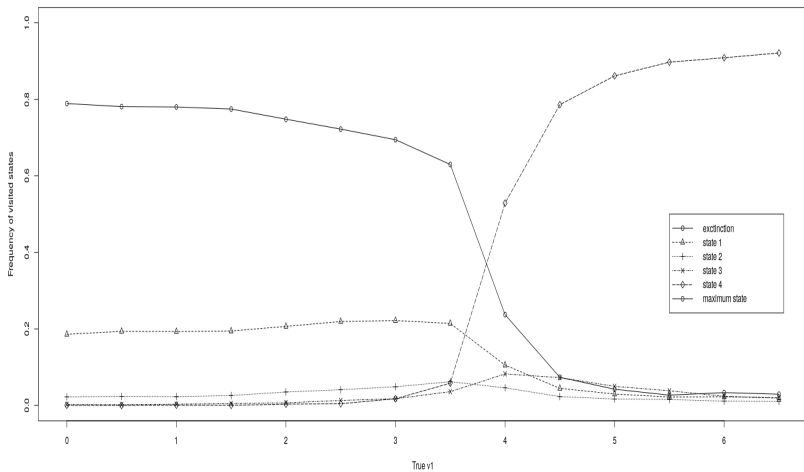
Graph de la variance des estimateurs

$\nu = (-3, \nu_1, 4, 2), \mu = (-3.7, 6.5), \tau = -1$ où $\nu_1 \in \{0, 0.5, \dots, 6, 6.5\}$.

Par vecteur de paramètres 10 trajectoires avec 8 EM par trajectoire



Graph de la fréquence des états cachés visités



Données Epoisses

Des données sur la flore levée de 10 champs sur 17 ans !

Jeux de données « quadrats »

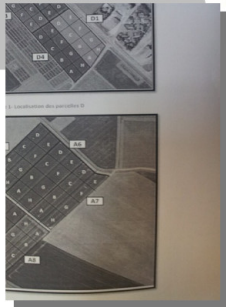
32 quadrats
(0.36m²)

Quadrat fixe sur
l'année, déplacé
entre années

Zone fixe

Densité par
comptage
(pl./m²)

D	<table border="1"><tr><td>2</td><td>3</td></tr><tr><td>1</td><td>4</td></tr></table>	2	3	1	4	<table border="1"><tr><td>2</td><td>3</td></tr><tr><td>1</td><td>4</td></tr></table>	2	3	1	4	E
2	3										
1	4										
2	3										
1	4										
C	<table border="1"><tr><td>2</td><td>3</td></tr><tr><td>1</td><td>4</td></tr></table>	2	3	1	4	<table border="1"><tr><td>2</td><td>3</td></tr><tr><td>1</td><td>4</td></tr></table>	2	3	1	4	F
2	3										
1	4										
2	3										
1	4										
B	<table border="1"><tr><td>2</td><td>3</td></tr><tr><td>1</td><td>4</td></tr></table>	2	3	1	4	<table border="1"><tr><td>2</td><td>3</td></tr><tr><td>1</td><td>4</td></tr></table>	2	3	1	4	G
2	3										
1	4										
2	3										
1	4										
A	<table border="1"><tr><td>2</td><td>3</td></tr><tr><td>1</td><td>4</td></tr></table>	2	3	1	4	<table border="1"><tr><td>2</td><td>3</td></tr><tr><td>1</td><td>4</td></tr></table>	2	3	1	4	H
2	3										
1	4										
2	3										
1	4										



Estimateurs du MHMM-DF

Espèces \ Estimateurs	τ	μ_1	μ_0	ν_1	ν_2	ν_3	ν_0
<i>Alopecurus myosuroides</i>	-0.93	3.58	-3.16	3.91	4.13	1.22	-2.22
<i>Chenopodium album</i>	-2.55	6.16	-4.32	8.07	-6.41	1.98	-2.80
<i>Solanum nigrum</i>	-1.23	9.51	-6.08	4.84	-2.18	1.53	-2.16
<i>Fallopia convolvulus</i>	0.21	3.77	-3.39	6.52	-1.61	0.24	-2.36
<i>Aethusa cynapium</i>	-0.14	5.31	-3.98	6.88	-2.56	1.43	-2.77
<i>Galium aparine</i>	-3.68	7.05	-5.60	5.26	-2.01	2.25	-2.08
<i>Polygonum aviculare</i>	-0.76	4.49	-3.32	6.85	-3.36	2.78	-2.85

Comparaison de la survie estimée avec la littérature

Espèces	Probabilité de survie de la banque de graines [MHMM-DF]		Taux de survie d'une graine [bar]		Durée de vie moyenne de la graine (années)		
	Proba	classement	Taux	classement	Espérance [MHMM-DF]		Littérature [ADV]
					hiver	été	
<i>Alopecurus myosuroides</i>	0.52	1	0.154	2	2.08		3-4
<i>Chenopodium album</i>	0.65	3	0.48	4	1.85	5.55	6-8
<i>Solanum nigrum</i>	0.58	-	-	-	1.59	1.35	>10
<i>Fallopia convolvulus</i>	0.75	5	0.904	5	3.45	2.63	6-8
<i>Aethusa cynapium</i>	0.62	2	0.403	3	2.44	3.23	-
<i>Galium aparine</i>	0.69	4	0.139	1	2.44	2.70	3-4
<i>Polygonum aviculare</i>	0.55	-	-	-	1.69	4	6-8

Conclusion

- Plusieurs types d'espèces avec un stade caché peuvent être étudiés grâce au MHMM avec retour de données.
- L'estimation du Forward-Backward a pour complexité $O(|\Omega_X|^2 \times N \times C)$.
- Identifiabilité générique du modèle prouvé.

Perspective de recherches

- Les Semi-Markov Models
- Modélisation des interactions entre chaînes
- Prise en compte de la proportion de graines qui germent

Valorisation

- Papier sur les données Biovigilance publié dans Ecological letters (Auteur).
- Papier sur le MHMM-DF en révision pour Theoretical Population Biology (Premier auteur).
- Conférence ISEC 2018.
- Conférence SFDS 2017.

Merci de votre attention !



Freckleton RP and Watkinson AR. *Large-scale spatial dynamics of plants: metapopulation regional ensembles and patchy populations*. Journal of Ecology, 2002.



Bullock JM, Shea K and Skarpaas O. *Measuring plant dispersal: an introduction to field methods and experimental design*. Plant Ecology, 2006.



Fréville H, Choquet R, Pradel R and Cheptou P-O. *Inferring seed bank from hidden Markov models: new insights into metapopulation dynamics in plants*. Journal of Ecology, 2013.



Borgy B, Reboud X, Peyrard N, Sabbadin R and Gaba S. *Dynamics of Weeds in the Soil Seed Bank : A Hidden markov Model to Estimate Life History Traits from Standing Plant Time Series*. PLOS ONE, 2015.



David O, Garnier A, Larédo C and Lecomte J. *Estimation of Plant Demographic Parameters from Stage-Structured Censuses*. Biometrics, 2010.



Lammy T, Gimenez O, Pointier JP, Jarne P, David P. *Metapopulation Dynamics of Species with Cryptic Life Stages*. The American Naturalist, 2013.



Venable, L. and Brown, J. *The Selective Interactions of Dispersal, Dormancy and Seed Size as Adaptations for reducing risk in Variable Environments*. The American Naturalist, 1988.



Garnier, A and Deville, A. and Lecomte, J. *Stochastic modelling of feral plant population with seed immigration and road verge management*. Ecological Modelling, 2006.



Mistro, D. and Rodrigues, LA. and Schmid, A. *A mathematical model for dispersal of an annual plant population with a seed bank*. Ecological Modelling, 2005.



Hélène Sicard Jean Arino and Claude Aubert and Laurence Fontaine and Julie Gall and Charlotte Glachant and Gaëtan Johan and Patrice Ménérier and Catherine Vacher and Véronique Zaganiacz and GRAB Haute-Normandie, *Connaître et maîtriser les adventices en grandes cultures sans herbicides* Projet CASDAR, Academic Press, 2012.



BARRALIS, G. and CHADOEUF, R. and LONCHAMP, J. P., *Longévité des semences de mauvaises herbes annuelles dans un sol cultivé* Weed Research, 1988.