Caractérisation de la structure fonctionnelle des communautés adventices dans les agroécosystèmes

Rémi Perronne

▶ **To cite this version:**

Rémi Perronne. Caractérisation de la structure fonctionnelle des communautés adventices dans les agroécosystèmes. Sciences agricoles. Université de Bourgogne, 2014. Français. NNT : 2014DIJOS041 . tel-01399628

HAL Id: tel-01399628

https://theses.hal.science/tel-01399628

Submitted on 20 Nov 2016

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.

UNIVERSITE DE BOURGOGNE

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

THÈSE
Pour obtenir le grade de
Docteur de l'Université de Bourgogne

Discipline : Sciences de la vie

Spécialité : Ecologie

Ecole Doctorale : Environnement – Santé (E-S)

Par

Rémi PERRONNE

le 18 novembre 2014

Caractérisation de la structure fonctionnelle des communautés adventices dans les agroécosystèmes

Directrice de thèse : Sabrina Gaba

Co-encadrante de thèse : Valérie Le Corre

Devant un Jury composé de :

Navas Marie-Laure, Professeur (Montpellier SupAgro), Rapporteur

Bonis Anne, Chargée de recherche (UMR 6553 ECOBIO), Rapporteur

Pavoine Sandrine, Maître de conférences (MNHN, UMR 7204 CESCO), Examinatrice

Gillet François, Professeur (UMR 6249 Chrono-environnement), Examinateur

Bretagnolle François, Professeur (UMR 5561 Biogéosciences), Examinateur

Fried Guillaume, Ingénieur de l'Agriculture et de l'Environnement (Anses), Membre invité

Gaba Sabrina, Chargée de recherche (UMR1347 Agroécologie), Directrice de thèse

Le Corre Valérie, Chargée de recherche (UMR1347 Agroécologie), Co-encadrante de thèse

Avant-Propos

Les différentes études présentées ci-dessous ont été conduites au sein de l'UMR 1210 BGA puis de l'UMR1347 Agroécologie. Une partie des expérimentations (Chapitre 3) ont été réalisées sur le site LTER 'Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre' (http://www.zaplainevaldesevre.fr/) dans le cadre d'une collaboration avec le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC), UMR 7372 CNRS & Université de la Rochelle. La thèse a été réalisée dans le cadre d'un contrat doctoral, et les différentes études présentées ont été financées grâce à divers projets français et européens :

ANR Systerra ADVHERB (ANR-STRA-08-02) coordination Sandrine Petit
ANR Agrobiosphère AGROBIOSE (ANR-13-AGRO-0001) coordination Vincent Bretagnolle
Financement de projets INRA des départements Santé des Plantes & Environnement et Environnement & Agronomie (ESTRA-2) coordonnés par Sabrina Gaba

Le manuscrit se base sur une série d'articles publiés, soumis ou en cours de rédaction. La première partie de ce manuscrit (Introduction à Bibliographie) développe tout d'abord l'état de l'art (1) puis, en trois chapitres, les différentes études réalisées au cours de cette thèse (2 à 4) avant de resituer ce travail dans un cadre plus général (5). La seconde partie (Annexes) se compose d'articles publiés ou sous presse soumis, ainsi que d'analyses complémentaires aux études présentées dans certains chapitres de la première partie.

Remerciements

Au moment de conclure, il est important de regarder derrière soi. Ces remerciements sont l'illustration, s'il en fallait une, qu'une thèse n'est pas le résultat d'un individu isolé, mais bien plutôt une entreprise collective.

Et me voilà atteint du syndrome de la page blanche. Par quoi commencer ?

Peut-être par ce que je considère un peu comme mes débuts en écologie, le colloque EcoVeg7 à Lausanne en 2011, auxquels **François Gillet** et **Arnaud Mouly** m'ont permis de participer alors que je n'étais qu'en Master 2. Je me souviens de l'atmosphère de cette manifestation scientifique qui m'a donné le sentiment d'appartenir à une communauté 'de pensée'. Je les remercie également d'avoir cru en moi durant la délicate rédaction de mon premier article scientifique, qui constitue un défi dont on ne mesure pas l'étendu avant d'y avoir été confronté.

De fil en aiguille, j'aurai la chance de débuter ma thèse à l'ex UMR BGA 1210 (aujourd'hui UMR1347 Agroécologie), tant pour l'ambiance que pour la vie scientifique des équipes de recherche. Les nombreuses réunions scientifiques, séminaires du lundi, réunions entre doctorants, et le Journal Club, ont été pour moi autant de moments d'acquérir des connaissances générales et de repousser de manière salutaire ce syndrome de la tête dans le guidon.

Evidemment, je remercie le plus chaleureusement possible **Sabrina Gaba** et **Valérie Le Corre** qui m'ont accordées leur confiance pour réaliser cette thèse. Merci pour leur indéfectible encadrement, leur disponibilité en toutes circonstances – malgré parfois (souvent) des emplois du temps très chargés –, leurs très nombreux conseils, ainsi que la liberté de recherche accordée durant ces trois années. Une liberté qui m'a permis de parcourir quelques pistes plus éloignées des sentiers battus et qui j'espère, permettront un jour de compléter les études décrites dans ce manuscrit. Merci pour les très nombreux échanges sur les différents articles rédigés et en cours, ainsi que les très nombreuses réunions. Je suis heureux que vous m'ayez co-encadrées, et d'avoir eu l'honneur, **Sabrina**, d'être ton premier doctorant officiel. Je remercie également **Henri Darmency** qui a bien voulu accepter d'être mon directeur de thèse durant plus de deux ans et demi.

Mes remerciements vont également aux membres du jury **Anne Bonis** et **Marie-Laure Navas** qui ont accepté d'être rapporteurs et de consacrer du temps à la lecture et à l'évaluation de ce manuscrit et de sa présentation orale, mais également à **Sandrine Pavoine**, **François Gillet** et **Guillaume Fried** qui ont accepté d'être examinateurs de ce travail, ainsi qu'à **François Bretagnolle** qui a accepté d'être président du jury.

Mes remerciements vont aux membres de mon comité de pilotage **Alain Franc**, **Guillaume Fried**, **Nicolas Gross**, **Manuel Plantagenest** et **Cyrille Violle** pour les longues réflexions sur la mise en place des expérimentations de terrain, ainsi que leurs conseils rédactionnels.

Je tiens également à remercier **Vincent Bretagnolle** pour m'avoir accueilli au CEBC afin d'effectuer ma deuxième campagne de terrain, ainsi que pour ses échanges sur un des articles présenté dans ce manuscrit (3.2). Je remercie **Nicolas Gross** pour les discussions durant toute cette période et

plus récemment dans le cadre de la réflexion de l'analyse des données présentées dans ce manuscrit (4.3), ainsi qu'**Isabelle Badenhausser** qui m'a accueilli dans son bureau.

Une thèse ne débute pas avec l'arrivée de l'heureux doctorant dans son bureau, devant une page blanche qu'il tenterait désespérément de remplir à la seule force de son imagination (et d'une revue conséquente de la littérature sur le sujet). Elle repose généralement sur une lente réflexion et de nombreux travaux effectués en amont sur des thèmes de recherche complémentaires. Pour ce travail, je remercie bien sûr tous les chercheurs de l'ex UMR BGA, actuellement membres des équipes CAPA, SYSTEM et AAA. Je remercie également plus spécifiquement **Baptiste Simmoneau** qui s'est le premier attaqué à l'analyse de certaines données présentées dans cette thèse (Chapitre 3.1) et **Benjamin Borgy**, avec qui nous avons entrepris une longue étude des choix méthodologiques d'une approche analytique particulière: l'approche 'modèle nul', mais également **Xavier Reboud** et **François Munoz**, avec qui nous réalisons une cette synthèse conceptuelle reposant sur une revue bibliographique (2.1). J'ai eu par ailleurs le plaisir de travailler avec deux stagiaires investis dans les expérimentations, **Benoit Moinard** et **Camille Drouhin**.

Une thèse de terrain requiert par ailleurs la participation de nombreuses personnes, au premier rang desquelles **Emilie Cadet** pour son expertise botanique et pour m'avoir initié à la botanique adventice, ainsi que **Benoit Moinard** pour les très nombreuses journées de terrain passées dans les champs de blé des alentours de Chizé. Je remercie également **Audrey**, **Camille**, **Coline**, **Gilles Louviot**, **Nicolas Gross**, **Quentin**, **Rémy**, **Thierry** pour leurs contributions aux différentes expérimentations de terrain ayant eu lieu au cours de cette thèse. Qui dit échantillonnage de terrain, dit mesures en laboratoire. Je tiens donc également à remercier les nombreuses personnes ayant participé aux mesures des différents traits en laboratoire, à la discussion des protocoles, ainsi qu'aux conseils, souvent précieux, afin d'optimiser ces travaux répétitifs et rébarbatifs: **Cyrille Auguste**, **Emilie Cadet**, **Chantal Ducourtieux**, **François Dugue**, **Frédéric Lombard**, **Gilles Louviot**, **Annick Matejicek**, **Dominique Meunier**, **Florence Strbik**, ainsi que **Fabrice Dessaint** et **Delphine Moreau** pour leur participation à la mesure de surfaces foliaires totales, une entreprise particulièrement redoutable sans une équipe conséquente pour la réaliser.

Je remercie **Luc Biju-Duval** pour les jours passés à se battre avec les nombreux appareils de mesures nécessaires à la deuxième campagne de terrain, ainsi que pour la mise en place des procédures de collecte des données. Je remercie **Mathieu Liaigre** pour avoir géré le contact avec les agriculteurs de la zone 'Plaine & Val de Sèvre'.

Je remercie les secrétaires de l'UMR1347 **Claudine**, **Sandrine**, **Corine** et **Samuel**, et les secrétaires de l'école doctorale **Josette** et **Corine**. Je remercie **Thierry Rigaud** et l'école doctorale pour m'avoir délivré deux bourses, ainsi que pour l'organisation des Forums Jeunes Chercheurs.

Un grand merci aux agriculteurs de Fénay, Saulon-la-Rue, Saulon-la-Chapelle et du LTER 'Zone atelier Plaine & Val de Sèvre' d'avoir accepté la mise en place d'expérimentations malgré les contraintes, parfois lourdes, associées au dispositif expérimental.

Le déroulement d'une thèse, c'est également de fréquents changements de compagnon de route, champion de la convivialité et de la bonne humeur, avec qui j'ai participé à de très (trop ?)

nombreuses soirées à Dijon (**Alexia, Alice, Annette, Anthony, Antoine, Aude, Audrey, Baptiste, Benjamin B, Benjamin G, Delphine, Florence, Florent, Helmut, James, Jeanne, Ophélie, Quentin, Rémy, Martin, Mathieu, Morgane, Nawel, Sarah, Sébastien, Solène, Thomas, Violaine**) et à Chizé (**Adriana, Audrey, Benoit, Eve, Gaspard, Gaëtane, Geoffrey, Guillaume, Guillaume, Hélène, Jérémy, Jean-Charles, Laura, Laurent, Paul, Philippine, Pierrick, Thierry, Tony, Sandra**). Merci pour ces discussions, ces jeux et ces franches parties de rigolade, les moments de détente autour d'une bière (une…).

Enfin, bien sûr un grand merci à mes parents qui m'ont donné la chance de choisir ma voie et m'ont soutenu durant toute cette thèse.

Citation

"What ecology can offer agriculture is not a set of easy answers, but rather a series of difficult questions (Dover & Talbot 1987)” in Jackson & Piper (1989).

Résumé

L'un des enjeux majeurs de la gestion agroécologique de la flore adventices est de préserver la biodiversité des plantes adventices, espèces à la base des réseaux trophiques des agroécosystèmes, tout en maintenant la production agricole. Pour y répondre, il apparait indispensable de mieux comprendre les mécanismes à l'origine de cette biodiversité. Dans cette perspective, la caractérisation de la diversité fonctionnelle des communautés, résultant des différences de réponses des espèces et des individus aux facteurs d'origine biotique, abiotique ou anthropique, constitue un précieux outil, la valeur d'un trait fonctionnel ayant l'avantage de représenter une mesure indirecte de la valeur sélective d'un individu. L'objectif de cette thèse a été d'identifier et de comprendre les mécanismes à la base de la structure fonctionnelle des plantes adventices dans les agroécosystèmes.

Dans un premier temps, une revue de la littérature nous a permis de proposer un cadre d'analyse général des mécanismes d'assemblage à l'origine de la diversité fonctionnelle. Sa confrontation aux choix méthodologiques réalisés lors de l'application d'une approche statistique dites 'modèle nul', nous a permis de fournir une grille de lecture proposant des combinaisons pertinentes de choix en fonction des mécanismes étudiés.

Un premier jeu de données nous a permis de poser l'hypothèse qu'un filtrage environnemental abiotique associé au type de culture prédomine à échelle parcellaire. Nous avons constaté, au contraire, que des processus stochastiques régissent généralement l'assemblage des espèces adventices en communautés. Seuls les traits phénologiques constituent de bons indicateurs permettant de distinguer les communautés adventices entre types de culture. Cette spécificité du filtrage environnemental en parcelle agricole peut s'expliquer par la promotion d'espèces se caractérisant par une période d'émergence adaptée au cycle développement de la culture.

La comparaison de la diversité fonctionnelle des plantes adventices en plein champ et en interface (zone entre le bord de champ et le premier rang de la culture) d'une parcelle agricole a par ailleurs permis d'identifier deux stratégies de développement complémentaires en interface, les stratégies d'évitement et de tolérance à l'ombrage. Leur coexistence explique le maintien d'une flore fonctionnellement plus diversifiée dans ce compartiment.

A l'intérieur du champ, les interactions biotiques compétitives entre la plante cultivée et la communauté adventice promeuvent une unique stratégie d'évitement de l'ombrage. Ceci se traduit, à l'échelle individuelle, par une similarité fonctionnelle, expliquant qu'une large part de la biomasse produite par une plante adventice s'explique par sa similarité fonctionnelle avec la culture. La compétition de la plante cultivée semble par ailleurs favoriser la présence d'adventices à phénologie décalée en fin de cycle cultural, pouvant correspondre à des germinations tardives d'individus sous couvert de la culture. En l'absence de ce compétiteur dominant, l'assemblage s'avère largement aléatoire.

Les études réalisées ont apporté de nouveaux éléments de compréhension de l'influence des facteurs abiotiques et biotiques sur la structure fonctionnelle des communautés adventices. Le filtrage environnemental apparait dépendre à la fois de la date de semis et de l'application herbicide, tandis que la compétition avec la plante cultivée promeut une unique stratégie de développement d'évitement de l'ombrage.

Abstract

One of the major challenges of agroecological weed management is to sustain crop production while promoting weed biodiversity, given their key role in maintaining biodiversity by providing resources for granivorous and pollinators. Meeting this challenge requires a better understanding of the mechanisms underlying weed diversity. The functional diversity provides a valuable tool to investigate the responses of species and individuals to biotic, abiotic and anthropic factors, the trait value impacting individual fitness indirectly via its effects on performance traits. The aim of this PhD was to identify and understand the mechanisms underlying the functional structure of weeds in agroecosystems.

In order to identify these mechanisms, we first proposed a general analytical framework of community assembly mechanisms. The outcome of this framework was compared to the main methodological choices made in the existing literature using a statistical approach called 'null model'. We then provide guidelines to choose the relevant methodological choices, depending on the mechanisms studied.

Based on a first dataset, we investigated the hypothesis that abiotic environmental filtering predominates at the field scale and is associated with the crop type. On the contrary, we found that stochastic processes generally govern weed community assembly. Only phenological traits represent relevant indicators for distinguishing weed communities between crop types. The specificity of environmental filtering in arable fields may be explained by the promotion of some species characterized by an adequate time of emergence compared to the crop cycle.

Comparison of functional diversity between field elements of arable fields has allowed identifying two complementary ecological strategies in crop edge, i.e. the narrow linear area outside the field where the soil is tilled but uncultivated: shade-tolerance and shade-avoidance strategies. Their coexistence explains the higher functional diversity highlighted in this field element.

Within the field, competitive interactions between crop and weed community promote a sole shade-avoidance strategy. At the plant level, this results in a functional similarity pattern, besides explaining that a significant proportion of the weed biomass is due to its functional similarity with the crop. The crop competition appears also associated with the presence of a significant proportion of phenologically less developed weed plants at the end of the crop cycle, which could be caused by later emergences. In the absence of this dominant competitor, community assembly appears in accordance with those expected under the random assembly hypothesis.

The studies have brought new understanding of the influence of abiotic and biotic filters on the functional structure of weed communities. Environmental filtering appears to depend on both sowing period and herbicide application, while crop competition promotes a sole shade-avoidance strategie.

Table des matières

Liste des Tableaux (légende simplifiée)……...1
Liste des Figures (légende simplifiée)……..2
Liste des Annexes……..…4
1 Introduction 5
1.1 L'agroécosystème et sa flore associée 6
1.1.1 Constats environnementaux 6
1.1.2 La flore adventice 7
1.1.3 La parcelle agricole : un environnement perturbé et compétitif, mais riche en ressources 10
1.1.4 Le paysage agricole adjacent 15
1.2 L'écologie des communautés: des concepts généraux à l'épreuve d'un cas d'étude 16
1.2.1 Apports de l'approche fonctionnelle à l'écologie des communautés 16
1.2.2 Une définition de la communauté adventice 16
1.2.3 La coexistence des espèces en communautés : quelques notions 17
1.2.4 Traits de réponse et traits d'effets 21
1.2.5 Choix et mesures des traits dans les agroécosystèmes 21
1.2.6 La notion de niche fonctionnelle 24
1.2.7 Confronter les patrons de distributions aux mécanismes présumés prédominants 24
1.2.8 Quels apports de la prise en compte de la variabilité intraspécifique ? 26
1.2.9 Caractériser la structure fonctionnelle des communautés 27
1.3 Objectifs de recherche 29
2 Chapitre I 31
2.1 Etudier l'assemblage des communautés via l'approche 'modèle nul': de la théorie à la pratique 32
2.1.1 Contexte général 32
2.1.2 Proposition d'un cadre conceptuel et définitions des principaux choix méthodologiques 33
2.1.3 Revue de la littérature 'modèle nul': grille de lecture méthodologique 37
2.1.4 Résultats principaux et interprétations 39
2.1.5 Recommandations pour la mise en œuvre d'une analyse fonctionnelle sur la base d'une approche modèle nul 44
2.1.6 Perspectives 47
3 Chapitre II 49
3.1 Le type de culture constitue-t-il un facteur structurant de l'assemblage des espèces adventices en communautés ? 50
3.1.1 Contexte général 50
3.1.2 Cadre d'étude : apport conceptuel de la théorie des métacommunautés 51

3.1.3 Approche méthodologique privilégiée 52
3.1.4 Résultats principaux et interprétations 55
3.1.5 Apports de l'étude 61
3.1.6 Perspectives 62
3.2 L'interface : une zone refuge de la flore adventice 63
3.2.1 Contexte général 63
3.2.2 Approche méthodologique 65
3.2.3 Résultats principaux et interprétations 67
3.2.4 Apports de l'étude 72
3.2.5 Perspectives 74
4 Chapitre III 75
4.1 Etat de l'art 76
4.1.1 Une définition de la compétition 76
4.1.2 Les stratégies de réponse des adventices à la compétition 77
4.1.3 Les réponses phénologiques des adventices à la compétition 78
4.2 Méthodes: apports d'une approche semi-expérimentale 79
4.2.1 Design expérimental 79
4.2.2 Estimation des paramètres à l'échelle d'un quadrat 80
4.2.3 Choix des traits morphologiques 80
4.2.4 Protocole de mesure des traits morphologiques 81
4.2.5 Protocole de suivi phénologique 81
4.2.6 Etude à l'échelle de la communauté 82
4.3 Stratégies de réponse fonctionnelle des plantes adventices à la compétition avec la culture 83
4.3.1 Questionnements 83
4.3.2 Analyses 83
4.3.3 Interprétations 94
4.3.4 Perspectives 96
4.4 Stratégies de réponse phénologique des communautés adventices aux filtres abiotiques et biotiques 97
4.4.1 Questionnements 97
4.4.2 Analyses 97
4.4.3 Premières interprétations et perspectives 104
5 Discussion générale et Perspectives 106
5.1 Quels mécanismes à la base de la diversité fonctionnelle des communautés adventices ? . 107
5.2 Quelles particularités des communautés adventices ? 110
5.2.1 Spécificités de réponse des adventices aux conditions environnementales 110

5.2.2 Spécificité des choix des traits et de leur mesure 112

5.3 L'assemblage des adventices en communautés: redéfinition d'un modèle synthétique sur la base des connaissances acquises 115

5.3.1 Une série de filtres « imparfaits »..... 115

5.3.2 Un exemple en blé d'hiver 116

5.4 Perspectives..... 118

Citation……..121
Bibliographie……....122

Liste des Tableaux (légende simplifiée)

Tableau 1: Liste non-exhaustive de traits pertinents, pouvant être mesurés sur les espèces adventices, leurs liens avec les pratiques agricoles associées et leur interprétation……...….22-23
Tableau 2: Synthèse des paramètres renseignés sur la base de la grille de lecture et présentation d'exemples de modalités observées pour chacun de ces paramètres……..…38
Tableau 3: Fréquence de choix des différentes modalités les plus représentées dans le corpus d'études……...40
Tableau 4: Propositions de combinaisons de choix méthodologiques permettant l'étude de différents mécanismes d'assemblage en lien avec des filtres abiotiques ou biotiques……..……..…45
Tableau 5: Synthèse des métriques de diversité fonctionnelle conseillées pour étudier les règles d'assemblage……...47
Tableau 6: Principales caractéristiques des types de culture considérés dans l'étude……52
Tableau 7: Comparaison par paire des dissimilarités de compositions fonctionnelles entre types de culture…….57
Tableau 8: Nombre de parcelles dont la flore adventice semble présenter une structuration fonctionnelle différant de l'assemblage aléatoire, l'hypothèse nulle supposant une absence de lien entre valeur du trait et abondance de l'espèce……..…58
Tableau 9: Modèle linéaire mixte analysant la variation des valeurs de traits fonctionnels de sept espèces adventices dans les trois compartiments du champ……..…68
Tableau 10a: Comparaisons interspécifiques de la distribution des traits des espèces au sein d'un même compartiment : l'interface……69
Tableau 10b: Comparaisons interspécifiques de la distribution des traits des espèces au sein d'un même compartiment : le bord de champ…….70
Tableau 11: Comparaisons intraspécifiques de la distribution des traits de chaque espèce entre différents compartiments……...72
Tableau 12: Scores et stades phénologiques associés…….82
Tableau 13: Effet des traitements expérimentaux sur la biomasse totale, la biomasse produite par les adventices et l'interception lumineuse cumulée au cours de la période d'étude……84
Tableau 14: Effet des traitements expérimentaux (la fertilisation azotée et la présence de culture) et du stade phénologique sur les valeurs de traits fonctionnels et la biomasse individuelle……...…87
Tableau 15: Modèle linéaire mixte analysant la relation entre la biomasse individuelle et les valeurs de traits tenant compte d' effets additifs ou d'interactions avec les facteurs contrôlés au cours de l'expérimentation, c.à.d. la fertilisation azotée et la présence de culture, ainsi que du stade phénologique individuel……..……88
Tableau 16: Modèle linéaire mixte analysant la relation entre la position relative des valeurs de traits des adventices par rapport aux valeurs de traits du blé dans un même quadrat et la biomasse individuelle produite par ces mêmes adventices, en tenant compte d'un effet additif ou d'interaction de la fertilisation azotée……...91
Tableau 17: Effet des facteurs: 'pulvérisation herbicide' et 'présence de la culture' ainsi que leur interaction sur la répartition des stades phénologiques d'après une analyse *cumulative link (logit) model*……...……98
Tableau 18: Effet des facteurs 'pulvérisation herbicide' et 'présence de la culture' sur le stade phénologique moyen observé à l'échelle d'une communauté……..…100

Liste des Figures (légende simplifiée)

Figure 1: Représentation schématique de trois stratégies de développement observées en blé d'hiver……..... 9
Figure 2: Représentation simplifiée du cycle cultural du blé d'hiver et des principales d'interventions en lien avec l'apport de ressources et les perturbations d'origine anthropique pouvant influencer la flore adventice…….....…. 13
Figure 3: Cadre théorique définissant les pools d'espèces successifs proposé par Booth & Swanton (2002)……..……. 19
Figure 4: Cadre théorique de l'assemblage des communautés reposant sur les approches de Cornwell & Ackerly (2009) et Violle et al. (2012)……...……25-26
Figure 5: Représentation schématique des quatre composantes principales permettant de décrire la structure fonctionnelle d'une communauté……...….27
Figure 6: Schéma de la réflexion menée au cours de cette thèse, replacé dans le cadre plus général de l'écologie des communautés (notamment abordés en 2.3 et 2.4)…….....30
Figure 7: Cadre conceptuel décrivant les relations entre les processus sous-jacents à l'assemblage des espèces en communautés et les patrons de distribution de traits attendus, tenant compte de la pertinence de l'échelle spatiale d'étude……...…...34
Figure 8: Biplot de l'analyse des correspondances entre les hypothèses testées et les modalités de choix méthodologiques…….41
Figure 9: Triplot de l'analyse canonique des correspondances entre d'une part les hypothèses testées et les modalités de choix méthodologiques, et d'autre part les conclusions sur l'influence des mécanismes d'assemblage…….....…42
Figure 10: Position des différents articles dans le plan d'ordination de l'analyse des correspondances appliquée afin de tester les relations entre les hypothèses testées et les modalités de choix méthodologiques……...…….44
Figure 11: Cartographie du LTER zone atelier 'Plaine et Val de Sèvre' comptant environ 19000 parcelles répartie sur environ 450km²……..….53
Figure 12: Représentation des attendus de distribution des valeurs de traits sous l'hypothèse d'un filtrage local du au type de culture et des métriques associées permettant de tester ces attendus..…54
Figure 13: Valeur moyenne des valeurs de traits pondérées par l'abondance des espèces présentes, par type de culture et par trait……..…...56
Figure 14: Corrélation entre l'abondance des espèces et les valeurs de trait de ces espèces pour chacun des six traits, par type de culture……..…60
Figure 15: Principales hypothèses de l'influence du compartiment sur les stratégies écologiques observées…….…….64
Figure 16: Cartographie de la zone d'étude de Fénay comptant durant l'année culturale 2011-2012 210 parcelles répartie sur 920ha…….…….....65
Figure 17: Représentation schématique du modèle de permutation comparant le chevauchement des distributions de valeurs de traits de deux espèces pour un ensemble de traits…….……...66
Figure 18: ACP standardisée de la variation de trois traits fonctionnels, considérant les sept espèces adventices échantillonnées…….…..…67-68
Figure 19: Représentation schématique du design expérimental mise en place dans chaque parcelle…….……79

Figure 20: Comparaisons des paramètres par traitement sur une surface échantillonnée de 0.36m², en distinguant la production de biomasse totale de la production de biomasse adventice seule, ainsi que l'interception lumineuse cumulée au cours de la période d'étude…….....84
Figure 21: Distribution des valeurs de traits (non-transformées) et de la biomasse (transformation log_{10}) en fonction des traitements…….....86
Figure 22: Relation entre la biomasse individuelle et les valeurs des différents traits considérés…...88
Figure 23: Relation entre la position relative des valeurs de traits des adventices par rapport aux valeurs de traits du blé dans un même quadrat et la biomasse individuelle produite par ces mêmes adventices…….....….90
Figure 24: Représentation schématique des attendus de distribution de traits des adventices en présence de la culture……..…..92
Figure 25: Position relative de la valeur de deux métriques fonctionnelles en présence de la plante cultivée et en son absence, pour un même apport d'azote et dans une même parcelle……....…93
Figure 26: Parts relatives de représentation des différents stades phénologiques observés par traitement sur l'ensemble des parcelles à quatre périodes de relevés……..…..98
Figure 27: Diversité phénologique pour l'ensemble des traitements en juillet (peu avant récolte).. 100
Figure 28: Evolution du stade phénologique moyen, présenté pour chaque traitement séparément……...…101
Figure 29: Dynamique de la diversité phénologique, présentée pour chaque traitement séparément……...…102
Figure 30: Différence de stade phénologique entre la plante cultivée et l'adventice la plus abondante de la communauté…….103
Figure 31: articulation des principaux résultats obtenus au cours de cette étude…….109
Figure 32: Comparaison des valeurs moyennes par espèce de la surface spécifique foliaire mesurée dans différentes conditions environnementales……....112
Figure 33: Redéfinition d'un modèle synthétique expliquant la structure fonctionnelle des communautés sur la base des connaissances acquises en blé d'hiver, tenant compte de la variabilité intraspécifique et présentant les attendus à l'échelle d'un cycle cultural…….117

Liste des Annexes

Annexe A: Disintegration of null models to address community assembly: from theory to practice
Annexe B: Description des métriques fonctionnelles (partie 2.1.5)
Annexe C: Stochastic processes and crop types shape weed community assembly in arable fields.
Annexe C-2: Liste des espèces abondantes par type de culture
Annexe D: The interspecific and intraspecific variation of functional traits in weeds: diversified ecological strategies within arable fields.
Annexe E: corrélations entre traits (partie 4.3.2).
Annexe F: Influence de la plante cultivée sur la structure fonctionnelle des communautés adventices.
Annexe F-2: Effet de la position relative des valeurs de traits des adventices par rapport aux valeurs de traits du blé sur la biomasse produite à échelle individuelle pour deux espèces (*Alopecurus myosuroides* et *Papaver rhoeas*)

1 INTRODUCTION

1.1 L'agroécosystème et sa flore associée

1.1.1 Constats environnementaux

Durant la seconde moitié du XX^{ème} siècle, l'agriculture a connu de profonds changements. Ce phénomène, reposant sur une intensification des pratiques agricoles, s'est notamment appuyé sur (i) la sélection de variétés plus productives, (ii) l'utilisation accrue d'engrais minéraux, (iii) la généralisation du recours aux pesticides pour lutter contre les bio-agresseurs[1] et (iv) les nombreuses évolutions techniques relatives à la mécanisation du secteur agricole (Zimdahl 2007). Les gains de rendements observés se sont cependant accompagnés d'effets secondaires préjudiciables pour l'environnement, telles que les pollutions des eaux, des sols et de l'air (Arias-Estévez et al. 2008, Stoate et al. 2009, Burney et al. 2010) et l'appauvrissement de la biodiversité animale et végétale (Tilman 1999, Robinson & Sutherland 2002). Par ailleurs, l'application répétée de traitements phytosanitaires a généré l'apparition, puis l'extension de résistances des bioagresseurs vis-à-vis de substances actives, insecticides ou herbicides (Mota-Sanchez et al. 2002, Powles & Yu 2010). Au cours des dernières décennies, ces constats ont conduit à la mise en place de nombreuses politiques publiques en Europe, afin notamment de conserver la biodiversité des agroécosystèmes (Directive Nitrates, Directive Habitats, Directive Oiseaux, Mesures Agro-Environnementales).

Pour parvenir à un objectif de réduction de ces effets préjudiciables, il apparait inéluctable de reconsidérer les modes de production actuels, largement tributaires de l'agrochimie. Plusieurs options ont été évoquées afin de conserver une production agricole constante et durable, options ayant alimenté un débat encore en cours (Tilman et al. 2002, Swaminathan 2007). L'application de pratiques agricoles basées sur les principes de l'agroécologie a été proposée comme une alternative visant à minimiser l'utilisation d'intrants issus de la pétrochimie (Wezel et al. 2009). Dans ce contexte, l'agroécologie est considérée comme un ensemble de pratiques dont l'application se limite généralement à la parcelle cultivée et dont l'objectif est de valoriser les processus écologiques (Wezel et al. 2014). A titre d'exemple, les choix variétaux, le contrôle biologique des bioagresseurs via la lutte biologique, ou encore la réduction du travail du sol sont considérés comme des leviers agroécologiques prometteurs (Wezel et al. 2014). Parmi ces leviers, un certain nombre cherchent à favoriser les interactions biotiques positives – la facilitation, le mutualisme – ou antagonistes, pour contrôler les bioagresseurs par leurs prédateurs naturels. Dans l'avenir, cet objectif d'intensification écologique ne pourra cependant pas se limiter à manipuler les interactions biotiques entre organismes, mais nécessitera la prise en compte des potentiels évolutifs des organismes et de leur écologie (Gaba et al. 2014a). Par ailleurs, l'agroécologie considérée comme une discipline scientifique a connu un récent développement l'amenant à intégrer différentes échelles spatiales (du champ cultivé au paysage, puis à la filière), ainsi que les composantes sociales et économiques associées aux systèmes de production dans leur ensemble (Gliessman 2007, Wezel et al. 2014). Cette reconnaissance de la complexité inhérente aux agroécosystèmes nécessite à présent une meilleure compréhension des nombreux processus biologiques et écologiques gouvernant la biodiversité observée, dans l'objectif *in fine* de favoriser la fourniture de services écosystémiques[2].

[1] Le terme bioagresseur regroupe l'ensemble des organismes susceptibles de générer des pertes de récoltes, c.à.d. les ravageurs, les agents pathogènes et les adventices.

[2] Le terme de service écosystémique regroupe l'ensemble des bénéfices provenant des écosystèmes et dont l'Homme tire usage: les services d'approvisionnement (ex. la production agricole), les services de régulation (ex. régulation des inondations), les services culturels (récréatif ex. le paysage) et les services de support qui

En tant que bioagresseurs présentant une certaine nuisibilité – en réduisant la qualité des produits, gênant la récolte ou produisant des composés toxiques – et pouvant entrainer d'importantes pertes de rendement (Zimdahl 2007), les adventices ont longtemps été considérées comme exclusivement problématiques, et donc indésirables. Cependant, étant à la base des réseaux trophiques des agroécosystèmes, les adventices fournissent des ressources pour les granivores (insectes, rongeurs, oiseaux) et les insectes pollinisateurs (Wilson et al. 1999a, Marshall et al. 2003, Carvalheiro et al. 2011). Bien que leur rôle clé soit à présent reconnu dans le maintien de la biodiversité (Altieri 1999), de nombreuses études[3] s'accordent sur le constat d'une réduction de la biodiversité adventice durant les dernières décennies en Europe. Cette réduction serait notamment causée par l'application généralisée d'herbicides et d'importantes quantités d'intrants azotés minéraux (Robinson & Sutherland 2002), mais également à d'importantes modifications des rotations culturales, notamment une augmentation de la proportion de cultures d'hiver à cycle cultural plus long en Europe (Marshall et al. 2003, Moss et al. 2004).

1.1.2 La flore adventice

La flore adventice regroupe un large panel d'espèces végétales, sans restriction à un groupe phylogénétique particulier ou à une flore spécifique à un pédoclimat. Ceci s'explique par la définition même du terme adventice qui repose sur une délimitation spatiale de la flore : la flore présente dans un champ cultivé sans y avoir été intentionnellement semée (Godinho 1984). En France, environ 1200 espèces ont été définies comme adventices des cultures (Jauzein 2001). Cependant, seule une faible fraction peut être considérée comme commune dans les parcelles agricoles. Dans la suite de cette étude, nous nous intéresserons plus particulièrement à la flore adventice des grandes cultures, c.à.d. principalement à la flore associée aux céréales, oléagineux et protéagineux (à titre d'exemple, le blé d'hiver, le colza d'hiver et le pois de printemps, respectivement).

Parmi les spécificités caractérisant la flore adventice, il est possible de noter la présence de nombreuses thérophytes, pouvant être définie comme des plantes annuelles dont les systèmes aériens et souterrains meurent après la production de graines, passant la saison hivernale sous forme de graines. La survie et l'accroissement des populations d'espèces adventices est donc assuré exclusivement par la production de graines. Cette prédominance d'espèces thérophytes s'explique par le cycle annuel de la majorité des plantes cultivées de grandes cultures, favorisant les espèces adventices annuelles présentant cette même spécificité dans ces systèmes de culture[4] (Lososová et al. 2006, Fried 2007). Le cycle annuel des espèces adventices est en effet contraint par le cycle cultural[5]

maintiennent des conditions favorables à la vie sur Terre (ex. cycle des éléments nutritifs) (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Le Millennium Ecosystem Assessment sera par la suite résumé à MEA.

[3] Andreasen et al. (1996), Sutcliffe & Kay (2000), Preston et al. (2002), Hawes et al. (2005), Pysek et al. (2005), Baessler & Klotz (2006), Dessaint et al. (2007), Storkey & Westurby (2007), Fried et al. (2009a), Cirujeda et al. (2011), Storkey et al. (2012), Meyer et al. (2013). Andreasen & Stryhn (2008) ne mettent cependant pas en évidence de diminution de la diversité adventice.

[4] Le terme 'système de culture' peut être défini comme l'ensemble des modalités techniques mises en œuvre sur des parcelles agricoles traitées de manière identique, et repose d'une part sur (i) la nature des cultures et leur ordre dans la succession culturale et d'autre part sur (ii) les itinéraires techniques appliqués à ces différentes cultures (Sébillotte 1990).

[5] Le terme de cycle cultural sera considéré, dans la suite de ce manuscrit, comme synonyme au terme de cycle de vie de la culture (de la germination à la récolte), tenant compte par ailleurs de l'itinéraire technique associé à ce cycle de vie (les différents interventions, généralement associées à des stades phénologiques précis de la plante cultivée).

lui-même, ainsi que son itinéraire technique associé. Les espèces les plus problématiques, c.à.d. celles connues pour réduire sensiblement le rendement, présentent généralement une synchronie avec le cycle de développement de la plante cultivée (Wilson & Wright 1990, Fried et al. 2009b). Elles se caractérisent notamment par une vitesse de développement relativement élevée (principalement au cours de la phase végétative) et par une forte production de biomasse végétative. Le caractère thérophyte de nombreuses espèces permet, par ailleurs, d'expliquer l'influence prépondérante de la dispersion temporelle sur la composition des communautés adventices, la banque de graines du sol étant considérée comme une 'mémoire tampon' résultant des succès et échecs reproductifs des années passées (Bàrberi et al. 1998), notamment en cas de labour du fait de l'enfouissement régulier des semences produites, permettant l'étalement des levées ultérieures.

Compte tenu des conditions environnementales changeantes caractérisant l'agroécosystème à moyen terme, c.à.d. à l'échelle d'une succession culturale [6], les conditions favorables au développement d'une espèce adventice particulière peuvent apparaitre à des périodes relativement espacées dans le temps – le plus fréquemment à plusieurs années d'intervalle lorsque la séquence culturale d'un système de culture s'avère relativement diversifiée. Les espèces adventices se caractérisent ainsi du fait d'une persistance relativement longue de leurs graines dans le sol (Thompson et al. 1998, Lutman et al. 2002), pouvant atteindre plusieurs dizaines d'années (Kohler et al. 2011), persistance élevée (Burnside et al. 1996) qui pourrait constituer une réponse à l'importance des perturbations associées à l'environnement d'une parcelle agricole (Thompson et al. 1998).

La dispersion spatiale primaire de nombreuses espèces adventices est au contraire relativement limitée, la majorité d'entre elles étant barochores[7] (Benvenuti 2007). Ces espèces annuelles présentent cependant un mécanisme de dispersion secondaire imposé par les pratiques agricoles: l'anthropochorie (Benvenuti 2007). Ce phénomène peut se produire directement, suite au déplacement de sol contenant des graines ou via le déplacement de parties aériennes et racinaires entières (Heijting et al. 2009), ou indirectement, via l'adhérence des graines aux éléments des machines agricoles (Barroso et al. 2006). Certaines espèces adventices présentent cependant d'autres stratégies de dispersion dans les agroécosystèmes, telle l'anémochorie, c.à.d. la dispersion par le vent, ou l'épizoochorie, c.à.d. la dispersion via les animaux (Benvenuti 2007).

Les caractéristiques précédemment développées[8] (caractère annuel, cycle de vie calqué sur celui de la culture, persistance dans la banque de graines du sol) sont fréquemment associées à des traits, dits fonctionnels en ce sens qu'ils constituent des substituts facilement mesurables des fonctions de l'individu. Le terme de trait définira par la suite « toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable au niveau d'un individu, de la cellule à l'organisme entier, sans qu'il soit fait référence à aucun autre niveau d'organisation (ex. le niveau spécifique) ni à aucun facteur du milieu (ex. différents niveaux de ressources azotés) » (Violle et al. 2007). A titre d'exemple, les espèces adventices présentent généralement une surface spécifique foliaire (SSF)[9] plus élevée que les espèces d'autres milieux, probablement pour partie du fait de leur caractère annuel (Garnier et al.

[6] Le terme succession culturale est ici défini comme étant une succession de cultures annuelles avec ou sans inter-cultures.

[7] La barochorie ne peut être considérée comme un mécanisme de dispersion, mais plutôt l'absence de tout dispositif de dispersion spatiale de la graine depuis la plante mère (Benvenuti 2007).

[8] Pour une liste plus exhaustive des caractéristiques des espèces adventices, il est possible de se référer à Zimdahl (2007).

[9] La surface spécifique foliaire (SSF) correspond à la surface foliaire fraiche divisée par la masse sèche de la feuille, généralement exprimée en $m^2\ kg^{-1}$ (Pérez-Harguindeguy et al. 2013).

1997) et d'une vitesse de croissance élevée, mais également car une SSF élevée permet une tolérance à l'ombrage (Storkey 2005).

Enfin, une des spécificités des espèces adventices consiste en la diversité des stratégies de développement[10] observées afin d'éviter (ou de tolérer) les pratiques agricoles et la forte compétition pour les ressources qui caractérisent l'environnement d'une parcelle agricole. Ainsi, s'il existe effectivement des espèces présentant un développement phénologique synchrone avec celui de la plante cultivée, des stratégies distinctes permettent également une production de graines au cours d'un cycle cultural, ou durant l'interculture (Bagavathiannan & Norsworthy 2012, Figure 1). C'est notamment le cas (i) d'espèces à croissance rapide – c.à.d. dont la production de graines débute bien avant la récolte –, connues pour être moins compétitives vis-à-vis de la plante cultivée (Wilson & Wright 1990) et (ii) d'espèces à émergence très retardée, pouvant tolérer une forte réduction de la ressource lumineuse durant leurs premiers stades de développement mais n'étant pas influencées par la pulvérisation herbicide (Bagavathiannan & Norsworthy 2012). Ces espèces à émergence tardive, bien que présentant un cycle de développement a priori inadapté à certaines cultures, telles que les espèces à émergence printanière en blé d'hiver, peuvent cependant y produire des graines.

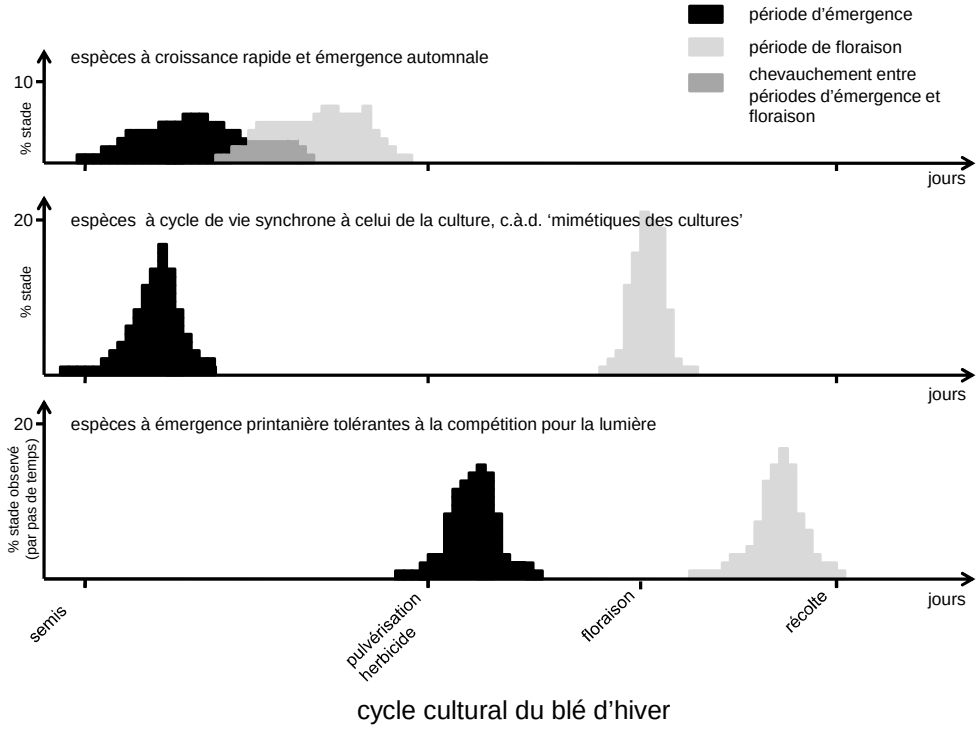


Figure 1 : Représentation schématique de trois stratégies de développement observées en blé d'hiver. Bien que montrant des distributions très distinctes de périodes d'émergence et de floraison, les espèces constituant ces trois groupes sont susceptibles de produire des graines avant la récolte. Les adventices 'mimétiques des cultures' comprennent cependant la majorité des espèces pouvant causer d'importantes pertes de rendement. En ordonnée, le pourcentage de deux stades phénologiques (la période d'émergence et la période de floraison, respectivement en noir et gris clair) observé à chaque pas de temps.

[10] Le terme de stratégie repose sur (i) la prise en compte de la combinaison d'un ensemble de traits, et non les traits considérés individuellement et sur (ii) le constat qu'il existe un grand nombre de combinaisons de traits pouvant conduire au succès reproducteur d'une espèce, reposant sur des compromis entre traits. Ce terme suppose par ailleurs implicitement que la variabilité intraspécifique est – relativement – plus faible que la variabilité interspécifique et met en avant la réponse intégrée des organismes aux facteurs du milieu. Une définition plus précise dépend des cadres conceptuels développés par différents auteurs (notamment Grime 1977, Lavorel et al. 1997 et Craine 2009).

1.1.3 La parcelle agricole : un environnement perturbé et compétitif, mais riche en ressources

Si les pratiques agricoles représentent des facteurs abiotiques influencés par des décisions anthropiques (ex. le travail du sol, la pulvérisation herbicide, voir Navas 2012 pour plus de détails), ces facteurs ne sont pas les seuls à influencer la composition des communautés adventices à l'échelle d'un champ cultivé. Il en est de même des conditions pédoclimatiques à échelle régionale, pouvant favoriser une flore adaptée, ainsi que des caractéristiques édaphiques, qui conditionnent la croissance et les capacités compétitrices de la plante cultivée vis-à-vis de la flore adventice (Gaba et al. 2014b).

1.1.3.1 Le contexte pédoclimatique

La flore adventice d'une parcelle donnée dépend pour partie des conditions pédoclimatiques à échelle régionale. Seules quelques variables climatiques (température) et pédologiques (pH, texture du sol) ont cependant été identifiées comme jouant un rôle majeur permettant d'expliquer les variations de composition taxonomique des communautés adventices (Lososová et al. 2004, Fried et al. 2008, Cirujeda et al. 2011, Lima et al. 2012, Garcia de Leon et al. 2014a). Leur caractère explicatif est par ailleurs généralement inférieur à celui représenté par les pratiques agricoles et le type de culture mis en place (Fried et al. 2008, Garcia de Leon et al. 2014a).

1.1.3.2 Les perturbations

La parcelle agricole constitue un environnement soumis à des perturbations à la fois intenses, fréquentes et variées – notamment en comparaison d'autres milieux anthropisés telles que les prairies – afin de maximiser la production agricole. En parcelle agricole, les conditions environnementales sont ainsi modifiées pour favoriser la production de biomasse d'une unique espèce, c.à.d. la plante cultivée, via la conduite d'un itinéraire technique caractérisé par une forte fréquence et intensité de perturbations durant l'intégralité du cycle cultural.

Le terme « perturbation » sera, par la suite, défini comme « tout événement de durée relativement courte pouvant modifier la structure d'un écosystème, d'une communauté ou d'une population en influençant les ressources disponibles, la disponibilité du substrat ou l'environnement physique » (White & Pickett 1985). La variété, la fréquence et l'intensité des perturbations ont contribué à la mise en place d'une flore spécifique, la flore adventice, adaptée à ce milieu très dynamique, et ce à plusieurs échelles temporelles.

A court terme, c.à.d. chaque année, à l'intérieur d'un champ cultivé, l'itinéraire technique associé au type de culture[11] impose une séquence de perturbations spécifique alliant généralement (i) le semis, (ii) un (ou plusieurs) type(s) de travail du sol, (iii) une (ou plusieurs) méthode(s) de gestion de la flore adventice et des autres bioagresseurs et (iv) la récolte. Ceci entraine une modification de la composition taxonomique de la flore adventice des parcelles agricoles à fine échelle temporelle (Lososová et al. 2004), par exemple entre cultures d'hiver (ex. blé ou colza d'hiver) et cultures d'été (ex. tournesol ou maïs, Hallgreen et al. 1999, Fried et al. 2008, Meiss et al. 2010a). Les espèces adventices se caractérisant par des périodes d'émergence distinctes au cours d'un cycle cultural (Figure 1), chaque intervention de l'itinéraire technique peut par ailleurs influencer séparément la

[11] Le terme type de culture désigne ici à la fois la plante cultivée (et ses capacités compétitrices spécifiques) et l'itinéraire technique associé (notamment le spectre herbicide, le régime de fertilisation, les dates des principales interventions).

composition de la communauté en limitant le développement de certaines espèces. A titre d'exemple, la date de semis est connue pour réduire la compétitivité de certaines espèces adventices vis-à-vis de la plante cultivée, mais peut potentiellement en promouvoir d'autres (Garcia de Leon et al. 2014a). Ce phénomène peut s'expliquer par l'apparition plus précoce des populations d'adventices – comparativement au semis – lors de conditions pluviométriques favorables, rendant le semis tardif particulièrement avantageux pour la gestion de ces espèces, tel le vulpin des champs, *Alopecurus myosuroides* (Lutman et al. 2013).

A moyen terme, la succession culturale impose une séquence de perturbations spécifique (Gaba et al. 2014b). Une rotation diversifiée aura ainsi la capacité de limiter la constitution d'un stock semencier conséquent d'une ou quelques espèces – pouvant au contraire devenir problématiques dans une culture donnée – en désynchronisant les cycles des cultures par rapport aux cycles biologiques des adventices (Karlen et al. 1994, Bond & Grundy 2001). L'insertion de cultures pérennes dans ces successions, telle que la luzerne, est également connue pour modifier la composition des communautés adventices (Meiss et al. 2010b). Elle constitue un intéressant outil de gestion des adventices pérennes via la modification du régime de perturbations, passant d'une gestion essentiellement chimique à une gestion basée sur des fauches fréquentes (Graglia et al. 2006).

Enfin, au cours des dernières décennies, l'évolution de l'agriculture a conduit à une intensification des pratiques agricoles. Cette intensification a eu pour conséquence une spécialisation de la flore adventice en grandes cultures, notamment du fait d'une réduction de la diversité des rotations (Fried 2007, Fried et al. 2009b). L'évolution extrêmement rapide des agroécosystèmes a favorisé un turnover[12] élevé des espèces constituant la flore adventice la plus commune de chaque type de culture, comparable à celui observé dans les milieux perturbés par le feu (Fried 2007).

1.1.3.2.1 Le désherbage chimique

Parmi les nombreuses pratiques agricoles causant des perturbations pouvant modifier la structure de la communauté adventice, un certain nombre ont pour objectif direct de gérer cette flore adventice. Parmi celles-ci, le désherbage chimique représente la pratique la plus commune[13]. S'étant généralisé dans de nombreux pays, il constitue à présent le seul levier de gestion de la flore adventice dans un certain nombre de systèmes de cultures, tout particulièrement ceux reposant sur le semis direct et l'usage d'OGM. Cet usage exclusif, quoique plus efficace – comparé aux autres leviers connus pour gérer la flore adventice (Ryan et al. 2010, Lutman et al. 2013) – s'est cependant avéré relativement inadapté à des successions culturales peu diversifiées. Reposant alors généralement sur l'application d'une substance active privilégiée, il entraine l'apparition rapide de résistances (Webster & Nichols 2012).

Bien que cet usage généralisé du désherbage chimique soit considéré comme la cause de la réduction drastique des populations de certaines espèces, telles *Agrostemma githago* ou *Bupleurum rotundifolium*, l'influence de la perturbation causée par l'application herbicide sur la structure fonctionnelle des communautés n'a fait l'objet que de rares études, s'étant principalement intéressées aux caractéristiques phénologiques des espèces (ex. Bagavathiannan & Norsworthy 2012).

[12] Le terme de *turnover* désigne ici la proportion d'espèces ayant disparu ou étant apparu dans la liste de relevés floristiques entre deux périodes données (Anderson et al. 2010). Dans le cadre de l'étude citée, ce turnover s'intéresse uniquement aux 25 espèces adventices considérées comme les plus communes.

[13] En France en 2010, l'achat d'herbicides représentait 43% des ventes de produits phytosanitaires (http://www.uipp.org/Services-pro/Chiffres-cles/archives-campagnes-2011-2012/Reperes-monde-et-Europe).

Le caractère parfois sélectif de cette gestion sur la flore adventice a de nombreuses conséquences sur la structure des communautés observées. Chaque année, elle permet de réduire le nombre d'individus en mesure d'entrer en compétition avec la plante cultivée, bien que ceci dépende avant tout de l'espèce adventice considérée. A titre d'exemple, en blé d'hiver, un ensemble de caractéristiques – indépendantes de la dose appliquée – peuvent expliquer l'absence d'efficacité d'un herbicide dans une situation donnée : (i) la résistance de l'espèce à la molécule active employée (ex. pour *Alopecurus myosuroides* en France, Délye et al. 2007), (ii) la tolérance de l'espèce du fait de traits fonctionnels et/ou d'un métabolisme spécifique (Sanders & Palett 1987, Baucom & Mauricio 2008), (iii) la couverture du spectre employé, n'influençant pas le développement de certaines espèces, ex. un anti-dicotylédones en culture de blé d'hiver ne pourra gérer les espèces de Poacées, (iv) l'évitement de la perturbation, soit du fait d'un cycle de développement relativement court à émergence automnale (Blair et al. 1999), soit du fait d'un cycle à émergence post-herbicide, soit du fait d'un échelonnement important des émergences (Scursoni et al. 2007, Figure 1).

L'efficacité de l'application n'étant pas toujours totale, la survie de quelques plantes permet de reconstituer le stock de graines (Bagavathiannan & Norsworthy 2012). Par ailleurs, à l'échelle d'une succession culturale, l'effet des herbicides peut être très variable. Ainsi, Fried (2007) souligne qu'une espèce favorisée par la culture de colza pourra voir ses populations largement réduites l'année suivante en blé d'hiver (ex. *Centaurea cyanus*) alors que certaines espèces relativement difficiles à gérer en culture d'hiver profitent des rotations de type colza-blé-orge d'hiver pour développer rapidement d'importantes populations (ex. *Viola arvensis*). Ce phénomène d'augmentation importante des populations d'adventices a également été observé en monoculture (Fried et al. 2010).

1.1.3.2.2 Les méthodes alternatives de désherbage

L'influence des méthodes alternatives au désherbage chimique sur la structure fonctionnelle de la communauté adventice semble avoir fait l'objet de davantage d'études. Celles-ci se sont intéressées aux formes de vies de Raunkiaer, mettant notamment en évidence qu'une absence de travail du sol promeut plutôt les espèces bisannuelles et pérennes (Froud-Williams et al. 1983, Zanin et al. 1997), ainsi que les Poacées, aux semences généralement peu dormantes (Debaeke & Orlando 1994). Par ailleurs, les graines de petite taille (et masse) semblent plus à même d'échapper aux effets d'une perturbation du sol tel que le labour, qui par ailleurs favorise les graines à longévité importante (Albrecht & Auerswald 2009). Afin d'étudier l'influence de ces perturbations dans le cadre d'une approche fonctionnelle, des attendus ont récemment été formulés pour un ensemble de traits (Fried 2007, Gaba et al. 2014b).

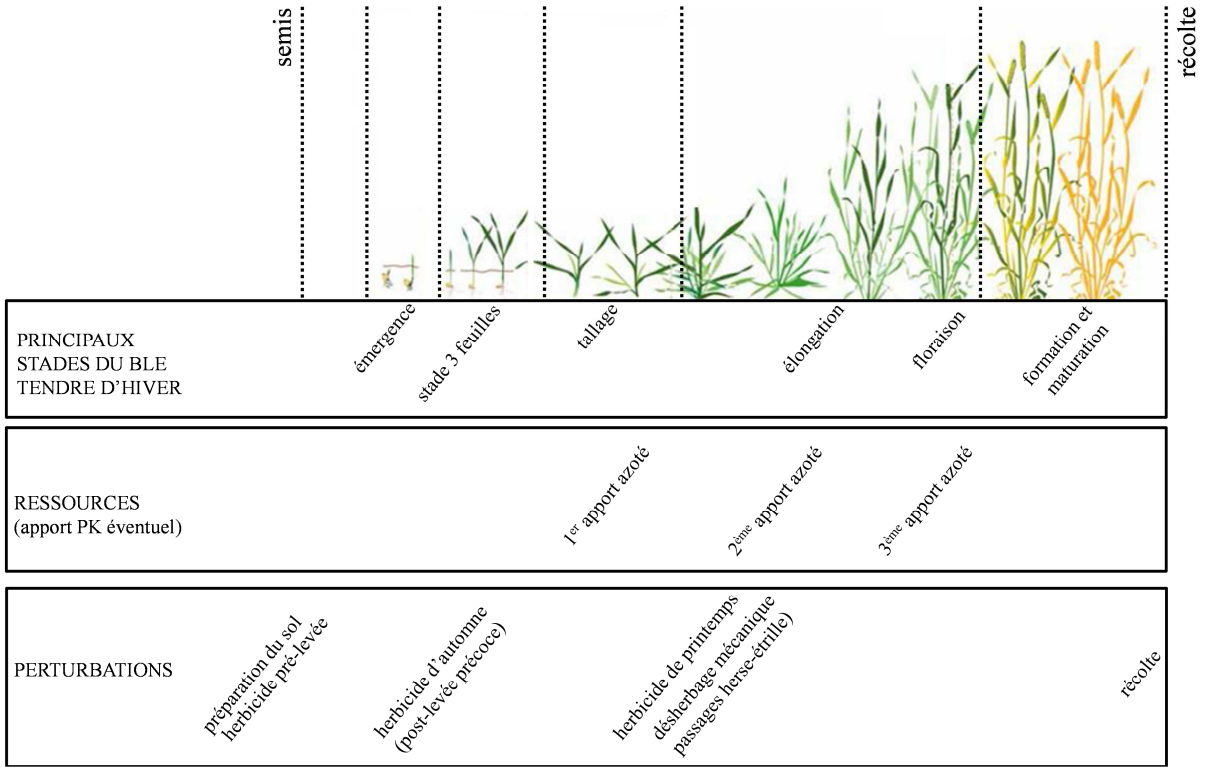


Figure 2: Représentation simplifiée du cycle cultural du blé d'hiver et des principales d'interventions en lien avec (i) l'apport de ressources (essentiellement la ressource azotée) et (ii) les perturbations d'origine anthropique pouvant influencer la flore adventice. PK désigne le phosphore et le potassium, dont l'apport est conditionné par la disponibilité dans le sol.

1.1.3.3 Les ressources disponibles au cours du cycle cultural

La parcelle agricole peut être définie comme un environnement très productif dans lequel, à certaines périodes du cycle cultural, les ressources disponibles excèdent les seuls besoins de la plante cultivée, permettant ainsi le développement d'autres espèces constituant la flore adventice.

Afin d'assurer une production optimale, l'ajustement des apports azotés suit, pour chaque espèce cultivée, un itinéraire technique précis, dépendant par ailleurs de certaines modalités des systèmes de culture, telles que la date de semis ou la variété choisie. Ces apports peuvent être optimisés à l'aide de la méthode du bilan prévisionnel (COMIFER 2013), et la carence étudiée sur la base du calcul de l'indice de nutrition azotée (INN, Justes et al. 1996). A titre d'exemple, en blé d'hiver, l'apport d'azote est fréquemment fractionné à différents stades phénologiques durant lesquels une carence azotée influencerait le rendement et la teneur en protéine[14] (Figure 2). Ces apports peuvent par ailleurs prendre plusieurs formes et présenter plusieurs modalités d'application, dont le choix permet de contrôler la disponibilité de cette ressource pour la flore adventice (Blackshaw 2004). L'apport d'autres minéraux, tels que le phosphore ou le potassium, est également fréquemment assuré en grandes cultures, mais dépend avant tout de la biodisponibilité actuelle de ces ressources dans le sol, ainsi que de l'exigence des espèces cultivées vis-à-vis de ces minéraux (COMIFER 1995[15]). Bien que l'irrigation soit une pratique peu développée en France, un stress hydrique peut également limiter

[14] Stades phénologiques concernés: tallage, stade « épi 1cm », entre 3 à 4 semaines après le stade « épi 1cm » afin d'améliorer la résistance à la verse et à floraison dans l'objectif d'améliorer la teneur en protéines des grains (Fowler 2003).

[15] Les différentes documents associés au COMIFER sont disponibles sur: http://www.comifer.asso.fr/index.php/publications/les-brochures-du-comifer.html

l'accumulation de biomasse par la culture et provoquer une maturation plus précoce des grains. Enfin, l'itinéraire technique associé à une plante cultivée, notamment l'établissement précoce du couvert et la forte densité de semis, lui assure un accès préférentiel à long terme pour la lumière (Weiner et al. 2010), aussi cette ressource apparait elle rarement limiter le rendement[16].

1.1.3.4 Des interactions biotiques avec la culture

1.1.3.4.1 Un compétiteur dominant : la plante cultivée

Comme développé précédemment, les parcelles agricoles représentent des environnements à la fois intensément et fréquemment perturbés, mais riches en ressources. L'importance des ressources disponibles a pour but de maximiser la production de biomasse d'une unique espèce, la plante cultivée, qui peut être considérée comme le compétiteur dominant de la communauté végétale observée. L'importance, voire l'excès, de certains éléments nutritifs, notamment la ressource azotée, n'est ainsi pas synonyme d'absence de compétition entre plantes en parcelle agricole. Si la compétition suppose généralement un ensemble d'interactions inter-individuelles limitant la croissance optimale d'un individu, elle regroupe généralement un ensemble de mécanismes distincts, causant soit une réduction de la ressource disponible pour l'individu considéré du fait de l'utilisation de cette ressource par d'autres individus voisins, soit l'inhibition – au moins partielle – de l'accès de cette ressource via des mécanismes d'interférences (Trinder et al. 2013). La compétition[17] sera par la suite considérée comme un processus dynamique dont l'influence prédomine à échelle fine, et dont les conséquences agissent au niveau individuel (Trinder et al. 2013).

En parcelle agricole, l'itinéraire technique mis en place a pour objectif de favoriser une compétition asymétrique pour la ressource lumineuse entre les plantes cultivées et la flore adventice durant la plus longue durée du cycle cultural (Holt 1995). Pour ce faire, un semis précoce de la culture – lui assurant un accès préférentiel à long terme pour la lumière – représente un *effet de priorité inhibiteur*, pouvant défavoriser la germination (Kruk et al. 2006, Jha & Norsworthy 2009, Batlla & Benech-Arnold 2014) et le développement des individus adventices à émergence plus tardive que la plante cultivée (Peters 1984, Martin & Field 1988, Stalhman & Miller 1990, Knezevic et al. 1997, Baumann et al. 2001, Brainard & Bellinder 2004, Torra & Recasens 2008). Cette inhibition du développement des adventices semble reposer sur (i) un partage de la même ressource, la ressource lumineuse, dont l'acquisition est (ii) unidirectionnelle, c.à.d. que l'espèce occupant l'espace en premier et notamment la canopée, peut s'accaparer la majeure partie des ressources si elle présente une forte capacité de couverture. C'est, à titre d'exemple, le cas du blé d'hiver en France, qui présente un semis dense et une largeur d'inter-rang généralement faible, tout au moins dans les systèmes de culture conventionnels. Dans le cadre récemment proposé par Vannette & Fukami (2014), on peut supposer que le blé représente un compétiteur fort par *effet de priorité inhibiteur* du fait (i) d'un partage d'une importante part de la niche écologique des individus adventices et (ii) d'un important impact sur la ressource limitante dans les conditions environnementales d'une parcelle agricole. En absence d'*effet*

[16] Il existe certaines exceptions où la réduction de la ressource lumineuse est causée par une compétition avec certaines espèces adventices ayant la capacité de surplomber la canopée de la culture (ex. la folle avoine, *Avena fatua*, Cudney et al. 1991).

[17] Pour une discussion plus détaillée autour de la notion de compétition et de ces attendus à l'échelle d'une communauté, se reporter à 4.1.1. Cette partie distingue les processus de compétition entre plante cultivée et adventices pour les deux principales ressources potentiellement limitantes en parcelle agricole : la lumière et l'azote.

de priorité inhibiteur, par exemple lorsqu'adventice et culture émergent à une période identique, la compétition de la plante cultivée sur le développement des individus adventices s'avère beaucoup moins marquée (Peters 1984, Baumann et al. 2001). Dans ces conditions, les adventices entrainent alors généralement des pertes de rendement (Peters 1984, Bosnic & Swanton 1997). La plante cultivée présente par ailleurs des capacités compétitrices variables vis-à-vis de la flore adventice pour cette ressource, capacités dépendantes avant tout de l'espèce cultivée et de la variété choisie (Lemerle et al. 1996, Seavers & Wright 1999, Beres et al. 2014), mais également de la densité de peuplement et de la date de semis (Olsen et al. 2005, Marin & Weiner 2014). L'azote présente, quant à lui, une efficience d'utilisation très variable entre espèces adventices (Blackshaw et al. 2003). La quantité disponible peut ainsi modifier, ou non, les capacités compétitrices des adventices vis-à-vis de la culture, cette réponse étant, par ailleurs, largement dépendante de l'espèce considérée (Dhima & Eleftherohorinos 2001, Blackshaw & Brandt 2008, Garcia de Leon et al. 2014a).

1.1.4 Le paysage agricole adjacent

Si à l'intérieur d'une parcelle agricole, plusieurs études ont souligné l'hétérogénéité de distribution de nombreuses espèces adventices (Marshall 1989, Cardina et al. 1997) et l'existence de patchs, fréquemment mono-spécifiques, se maintenant au cours des cycles culturaux (ex. Guglielmini & Satorre 2004, Andujar et al. 2012), ce constat n'a pas été observé dans les milieux directement adjacents au champ cultivé. Ces derniers présentent au contraire une flore plus diversifiée, pour partie non redondante du point de vue de sa composition taxonomique avec celle de l'intérieur de la parcelle (Marshall 2009, Petit et al. 2011, Cordeau et al. 2012a). Ce constat a fait émerger une série d'études s'étant intéressées à la distribution spatiale de la diversité des communautés végétales entre compartiments d'un champ cultivé et sa bordure adjacente. Ce corpus a permis de mettre en lumière une réduction de la richesse spécifique et de la diversité taxonomique allant des zones adjacentes jusqu'au plein champ, et ce à la fois concernant la flore levée et la banque de graines (Kleijn & van der Voort 1997, Romero et al. 2008, José-Maria et al. 2010, Cordeau et al. 2012b). Cette tendance générale a pu être observée quel que soit le type de bordures adjacentes à la parcelle agricole, bien qu'il existe de nombreuses différences de composition entre ces milieux (Hovd & Skogen 2009, Cordeau et al. 2012a).

Parmi ces différents types de bordures, l'interface, zone labourée mais non semée d'un champ, d'une largeur de quelques dizaines de centimètres (Cordeau et al. 2012b), présente une composition taxonomique relativement proche de la flore du plein champ (Fried et al. 2007), mais plus riche en espèces, accueillant notamment de nombreuses espèces adventices devenues rares ou ayant disparues de la parcelle agricole au cours des dernières décennies (Fried et al. 2009a). Cette plus grande diversité pourrait notamment provenir de différences d'intensité (Kleijn & van der Voort 1997, Hald 1999, Romero et al. 2008), de fréquence et de nature des perturbations (Jantunen et al. 2007, Fried et al. 2009a), ainsi que de l'absence de compétition directe avec la plante cultivée, permettant une plus grande disponibilité en ressources lumineuses (Seifert et al. 2014, Kleijn & van der Voort 1997).

1.2 L'écologie des communautés: des concepts généraux à l'épreuve d'un cas d'étude

Dans le cadre d'un objectif de limitation de la flore adventice, l'étude de celle-ci s'est historiquement, largement focalisée sur quelques espèces jugées problématiques[18]. Ces espèces se caractérisent généralement par des cycles de croissance relativement proches du cycle cultural (ex. *Alopecurus myosuroides*, *Avena fatua*, *Lolium spp*., fréquemment problématiques en céréales d'hiver), ne rendant ainsi pas compte de la diversité des communautés adventices observées en parcelles agricoles. En effet, ces communautés présentent une diversité taxonomique et fonctionnelle allant généralement bien au-delà des espèces à cycle de développement synchrone avec le cycle cultural (Figure 1). Ces autres espèces n'ont, jusqu'à présent, été que peu prises en compte dans l'étude de la flore adventice. Elles ne peuvent cependant être négligées dans le cadre de l'étude de l'écologie des communautés, présentant des interactions vis-à-vis de la plante cultivée différant de celles des espèces à cycle de développement synchrones de part (i) leurs durées et (ii) leurs intensités.

1.2.1 Apports de l'approche fonctionnelle à l'écologie des communautés

L'écologie fonctionnelle se propose de décrire les différentes espèces et individus via leurs caractéristiques biologiques ou traits fonctionnels. Comparativement au binôme latin décrivant l'espèce, la valeur d'un trait fonctionnel – ou attribut – à l'avantage de (i) constituer une mesure indirecte de la valeur sélective d'un individu[19] et (ii) d'être influencée par les mécanismes biotiques et abiotiques régissant l'assemblage des espèces en communautés (Violle et al. 2007). L'approche fonctionnelle présente donc un fort potentiel afin (i) d'améliorer notre compréhension des mécanismes gouvernant l'assemblage des communautés et (ii) de mettre en évidence des patrons d'assemblages plus généraux (McGill et al. 2006). Si la prise en compte des caractéristiques fonctionnelles des adventices est relativement ancienne (Baker 1965), son utilisation afin de mieux comprendre l'assemblage des espèces adventices en communautés n'est apparue que récemment (Booth & Swanton 2002).

1.2.2 Une définition de la communauté adventice

Nous définirons ici le terme de communauté comme « un groupe d'organismes représentant plusieurs espèces vivant dans un lieu et à une période déterminée» (Vellend 2010). A cette définition, nous ajouterons que les espèces constituent ici un même niveau trophique, pouvant ainsi potentiellement présenter des interactions inter-individuelles pour les mêmes ressources. Dans la suite de cette étude, nous ne considérerons par ailleurs que les espèces de la communauté adventice, c.à.d. en excluant la plante cultivée, celle-ci étant considérée comme un filtre biotique local (Navas 2012).

[18] Pour les espèces adventices jugées problématiques, un important corpus est à présent disponible, caractérisant tant leur biologie que leur écologie, corpus ayant permis le développement de nombreux modèles, détaillés notamment dans Storkey (2006). Par ailleurs, un important nombre de leviers alternatifs à la seule pulvérisation herbicide sont aujourd'hui connus pour ces mêmes espèces (ex. pour *Alopecurus myosuroides*, Lutman et al. 2013).

[19] La valeur sélective d'un individu se distingue en trois composantes: sa croissance, sa survie et sa reproduction, respectivement caractérisées par trois traits de performances que sont la biomasse végétative, le succès reproducteur et la survie de l'individu (Violle et al. 2007). Chacun de ces traits de performance est lui-même influencé par un ensemble de traits fonctionnels, ces derniers pouvant d'ailleurs être liés à plusieurs traits de performance (ex. la masse des graines, Booth & Swanton 2002).

Cependant, il est important de considéré que la plante cultivée peut également être définie comme intégrée à la communauté végétale, notamment dans les études s'intéressant à la compétition à fine échelle où celle-ci représente le compétiteur dominant.

1.2.3 La coexistence des espèces en communautés : quelques notions

« Pourquoi différentes espèces coexistent et constituent des communautés ? » a été, et reste encore, l'une des questions fondamentales de l'écologie des communautés (Hutchinson 1961, HilleRisLambers et al. 2012). Afin d'expliquer les patrons de coexistence observés, deux théories ont été fréquemment invoquées: la théorie des niches et la théorie neutre.

1.2.3.1 La théorie des niches (notions de pools d'espèces et de filtres successifs)

1.2.3.1.1 Les notions de niches : niche fondamentale et niche réalisée

La théorie des niches suppose que les conditions environnementales influencent la coexistence des espèces. Plus spécifiquement, cette théorie repose sur le concept de « niche » qui présente une histoire complexe (Pocheville 2010) dont nous ne considérerons par la suite que la notion de niche réalisée.

En 1957, Hutchinson définit la niche fondamentale d'une espèce comme l'ensemble des conditions abiotiques sous lesquelles l'espèce peut potentiellement survivre. Cette notion repose sur les seules caractéristiques physiologiques de l'espèce, considérant les niveaux de différentes ressources et de différentes contraintes comme des axes permettant d'identifier la niche de l'espèce d'un point de vue multidimensionnel. Cependant, compte tenu de l'influence des interactions entre espèces – modifiant l'accès de l'espèce 'cible' aux ressources et sa capacité de réponse aux contraintes abiotiques – Hutchinson (1957) a également proposé un second concept, tenant compte des interactions avec l'environnement biotique, celui de niche réalisée. C'est cette notion de niche réalisée, également nommée par certains auteurs niche écologique[20], qui est généralement considérée en écologie des communautés, constituant encore aujourd'hui le pilier de nombreux attendus théoriques.

Le partage d'une même niche écologique pouvant entrainer d'importantes interactions compétitives entre deux espèces et mener à l'exclusion compétitive de l'une d'entre elles sur le long terme (Gause 1934), il a été suggéré qu'une conséquence à l'échelle de la communauté serait le maintien préférentiel d'espèces présentant des niches écologiques distinctes, donc moins sujettes à entrer en compétition et à s'exclure, suivant ainsi le principe dit de limite de similarité énoncé par MacArthur & Levins (1967). Cette théorie de la complémentarité de niches se traduit par un partitionnement des ressources *via* (i) l'utilisation complémentaire de différentes formes d'une même ressource (Kahmen et al. 2006, Smith et al. 2009), (ii) un partitionnement spatial (iii) ou temporel des ressources (respectivement ex. Fargione & Tilman 2005, Chesson 2000).

Ce principe de limite de similarité apparait cependant difficilement applicable aux communautés adventices seules. En effet, une seule étude a quantifié la part de compétition entre espèces adventices *in situ* (Pollnac et al. 2009) et n'a pas pu mettre en évidence de compétition inter-adventices en présence de la culture. Par ailleurs, il est généralement supposé que la compétition s'exerce majoritairement entre plantes cultivées et plantes adventices. Le principe de limite de similarité suppose pour sa part (i) un environnement suffisant stable pouvant mener à l'équilibre afin

[20] La niche écologique représente l'ensemble des conditions environnementales dans lesquelles une espèce peut avoir des populations à taux de croissance positifs (Pulliam 2000).

d'observer une exclusion compétitive de certaines espèces et (ii) que les interactions biotiques entre espèces constituant la communauté étudiée prédominent sur les filtres abiotiques dans cet environnement stable (Hutchinson 1961). Compte tenu des spécificités des parcelles agricoles, cet attendu classique en écologie qu'est le principe de limite de similarité, nécessite d'être reconsidéré dans le cas des adventices, tant du fait de l'existence d'un compétiteur dominant que de l'absence de stabilité des conditions environnementales (voire de l'absence de récurrence des perturbations, 1.1.3.2), et ce à différentes échelles temporelles. Cependant, dans certaines conditions (monoculture), les conditions environnementales peuvent présenter une récurrence des perturbations et ainsi mener à un développement explosif des populations d'adventices de certaines espèces spécialistes de la culture étudiée (Fried et al. 2010). Par ailleurs, une récente étude de Garcia de Leon et al. (2014b) suggérerait que la dynamique inter-annuelle de certaines espèces adventices dépendrait également de la compétition intraspécifique au sein de la population.

1.2.3.1.2 Le modèle hiérarchique de filtres successifs

Il a été récemment reconnu que l'assemblage des espèces en communautés, dont l'étude a longtemps été restreinte aux seuls mécanismes compétitifs (Diamond 1975), était dépendant d'un grand nombre de mécanismes de coexistence complémentaires, à la fois biotiques et abiotiques (Wilson 2011). Ces mécanismes agissant et interagissant sur l'assemblage des communautés à des échelles spatiales et temporelles distinctes (Levin 1992, de Bello et al. 2012, Chave 2013), une approche supposant l'influence de filtres hiérarchiques successifs a été développée (Belyea & Lancaster 1999). Cette approche repose sur la notion de pools d'espèces (Zobel 1997), considérant qu'à partir d'un pool global d'espèces, l'application de filtres successifs permettra d'aboutir à la communauté observée.

Dans le cadre d'un article posant les bases de l'assemblage des communautés adventices, Booth & Swanton (2002) ont adapté le cadre conceptuel proposé par Belyea & Lancaster (1999) (Figure 3). A partir d'un pool total d'espèces, deux filtres permettent tout d'abord la création: (i) d'un pool géographique d'espèces, regroupant l'ensemble des espèces capables d'être observées sur un site donné, considérant ainsi les contraintes de dispersion, et (ii) d'un pool d'habitat d'espèces, regroupant l'ensemble des espèces capables de se maintenir dans un site, compte tenu des conditions abiotiques caractérisant ce site, considérant ainsi la niche fondamentale des espèces (Hutchinson 1957). Le pool écologique d'espèces a ainsi été défini comme l'ensemble des espèces non contraintes par la dispersion et capable de maintenir des populations dans un site considéré. Il est ensuite supposé qu'un ensemble d'interactions (compétition, prédation) regroupées sous la dénomination de 'dynamiques internes', façonnent la communauté observée à partir du pool écologique d'espèces, reposant alors sur la prise en compte de la niche écologique des espèces. Il est important de noter que la délimitation de ces différents pools varie au cours du temps du fait d'une modification de la prédominance des différents mécanismes associés aux filtres successifs. Cette constatation est particulièrement importante en parcelle agricole où chaque type de culture d'une succession culturale donnée modifie à la fois les conditions environnementales abiotiques – liées à l'itinéraire technique de chaque type de culture – et biotiques de la flore adventice (Booth & Swanton 2002).

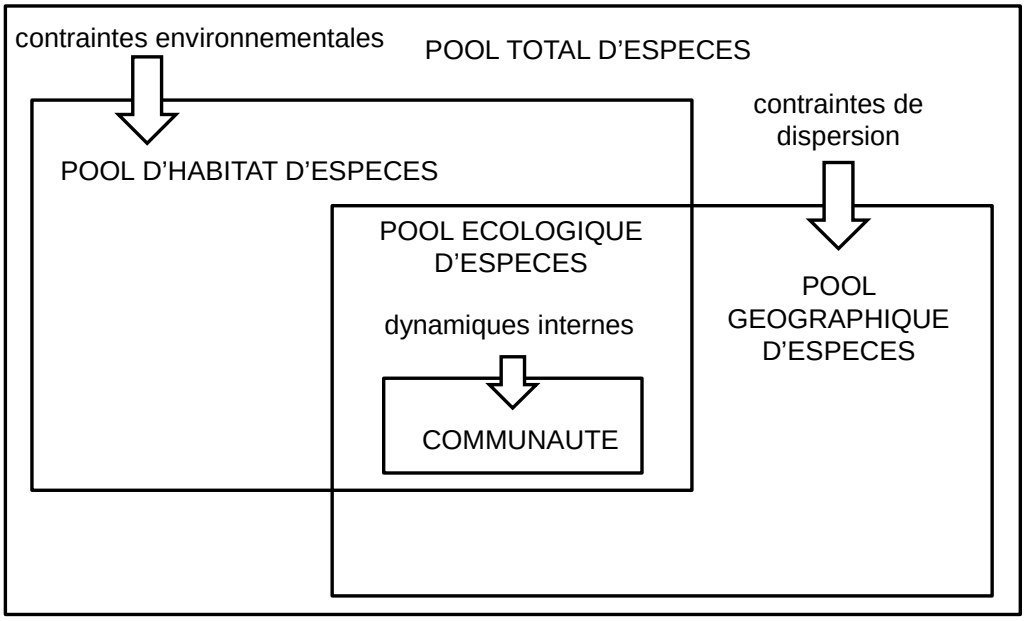


Figure 3: Cadre théorique définissant les pools d'espèces successifs proposé par Booth & Swanton (2002). Schématisation des relations entre les pools d'espèces, ainsi que des processus déterminant l'appartenance à chaque pool. Tiré de Booth & Swanton (2002).

Dans ce cadre théorique, les filtres environnementaux « trient » les espèces en fonction de leurs capacités à survivre et à maintenir des populations viables dans des conditions abiotiques spécifiques. Cependant, leur influence n'est pas parfaite, c.à.d. qu'ils n'excluent pas systématiquement les espèces ne présentant pas des valeurs de traits jugées inadaptées, et ce notamment car les filtres environnementaux ont une influence à l'échelle individuelle – par exemple, la mort d'un individu, la limitation de sa capacité reproductive – mais au sein d'une espèce, la variabilité présente peut permettre à une partie des individus d'une population d'éviter ou de tolérer son influence (Violle et al. 2012). Par ailleurs, en parcelles agricoles, les émergences d'espèces dépendent largement de la composition de la banque de graines du sol, aussi la présence d'espèces adventices ne nous assure pas de leurs capacités à produire des graines durant le cycle cultural. Booth & Swanton (2002) ont donc proposé de considérer que ces filtres promeuvent certaines espèces – celles présentant les valeurs de traits les plus adaptées à l'environnement abiotique – comparativement aux autres espèces observées dans le pool d'espèces.

1.2.3.2 La théorie neutre

Une théorie longtemps considérée comme concurrente à la théorie des niches, la théorie neutre, postule que les communautés peuvent résulter d'un équilibre entre processus de migrations et démographie locale, sous l'hypothèse d'une équivalence fonctionnelle entre individus constituant la communauté (Hubbell 2001). Bien que reposant sur des hypothèses simplificatrices fortes, et qu'au vu des connaissances actuelles de la flore adventice, il apparait difficile de valider, il est indéniable que la théorie neutre permet de reproduire des structures observées dans différents écosystèmes (Alonso et al 2006).

1.2.3.3 Un récent consensus entre théorie neutre et théorie des niches

Récemment, un consensus s'est dégagé entre écologues des communautés, reconnaissant l'intérêt des deux théories pour améliorer la compréhension de l'assemblage des communautés (Gravel et al. 2006). Ainsi, le modèle neutre et le modèle de niches peuvent être vus comme deux cas 'extrêmes' d'un continuum donnant un poids relatif plus ou moins fort aux mécanismes de dispersion, de démographie locale et à l'influence des niches écologiques (Gravel et al. 2006). Actuellement, le débat s'est déplacé vers la recherche d'une meilleure compréhension de l'effet conjoint des mécanismes de niche et des processus stochastiques sur l'assemblage observé (Vellend 2010).

1.2.3.4 La théorie des métacommunautés

Parallèlement au débat entre théorie des niches et théorie neutre, un nouveau cadre conceptuel a été proposé, reposant sur la notion de métacommunautés. Une métacommunauté peut être définie comme un ensemble de communautés interagissant entre elles via des processus de migration d'individus (Mouquet & Loreau 2002). Ce cadre se propose d'étendre dans l'espace et dans le temps les mécanismes pouvant influencer l'assemblage des espèces en un lieu donné et à un instant donné. Il a pour objectif de mieux appréhender la structure des communautés observées. Afin de tenir compte des hypothèses posées dans le cadre de la théorie des niches et de la théorie neutre, quatre paradigmes ont été proposés, dont l'objectif est d'apporter des éléments explicatifs à l'assemblage observé des espèces en communautés (Leibold et al. 2004).

Afin d'illustrer ce propos, nous considérerons ici un ensemble de parcelles agricoles présentes dans un agroécosystème dont l'environnement peut être qualifié de variable, en ce sens que les habitats adjacents – qu'ils s'agissent de parcelles agricoles voisines ou de bordures – se caractérisent par des conditions environnementales distinctes. Si les communautés d'adventices sont assemblées suivant le paradigme dit du *species-sorting*, alors il est possible de postuler qu'entre parcelles étudiées, elles seront très distinctes les unes des autres en termes de composition, les conditions environnementales propres à chaque parcelle promouvant certaines espèces – celles adaptées à l'environnement abiotique et biotique – comparativement aux autres espèces observées dans le pool d'espèces. Si les communautés adventices sont structurées suivant le paradigme dit de *mass-effects*, on s'attendra à des différences de composition beaucoup moins marquées, le poids relatif de la dispersion – par rapport aux conditions environnementales locales – permettant en théorie à chaque espèce de maintenir des populations dans l'ensemble des parcelles, via par exemple une persistance dans la banque de graines du sol. La distribution des abondances d'une espèce dans les différentes parcelles nous permettra cependant de discriminer les parcelles dites 'sources' (c.à.d. présentant des conditions de développement favorable permettant à l'espèce de maintenir des populations de manière pérenne) des parcelles dites 'puits' (c.à.d. moins favorables à l'espèce, n'empêchant pas le maintien à court terme de l'espèce, mais empêchant la pérennisation de ses populations). Si les différences entre espèces sont considérées comme *neutres*, alors les communautés devraient présenter des compositions indépendantes de l'habitat considéré, leur coexistence ne dépendant pas des conditions locales. Enfin, le paradigme de *patch-dynamic* suppose des conditions environnementales similaires entre parcelles, et repose sur l'hypothèse d'un compromis, à l'échelle spécifique, entre capacités compétitives et capacités de dispersion. Les espèces présentant d'importantes capacités de dispersion ne pourraient ainsi se maintenir à long terme dans une parcelle donnée en présence d'espèces compétitrices, leur coexistence reposant sur l'existence de nouvelles parcelles à coloniser à l'échelle régionale. Plus récemment, Winegardner et al. (2012) ont regroupés les paradigmes de *species-sorting*, *mass-effects* et

patch-dynamic au sein d'un même paradigme, considérant que ces trois conceptions différaient uniquement de par l'importance de la dispersion entre communautés.

1.2.4 Traits de réponse et traits d'effets

L'approche fonctionnelle repose sur la mesure de traits dits fonctionnels. Dans ce manuscrit, ceux-ci ont été jusqu'à présent largement considérés comme des adaptations morphologiques, écophysiologiques ou phénologiques des plantes en réponse aux facteurs biotiques et abiotiques caractérisant le milieu, et ont ainsi été qualifiés de traits de réponse. Ces traits, caractérisant les individus en interactions dans un environnement, peuvent cependant générer en retour des modifications des facteurs biotiques et abiotiques de ce même milieu, étant alors considérés comme des traits d'effets (Lavorel & Garnier 2002, Suding et al. 2008). Dans la suite de ce manuscrit, nous nous intéresserons aux traits de réponses des adventices à différents facteurs pouvant caractériser le milieu, qu'il s'agisse (i) du type de culture (3.1), (ii) du compartiment d'une parcelle agricole (3.2) ou (iii) d'un compétiteur dominant, la plante cultivée (4.3, 4.4).

1.2.5 Choix et mesures des traits dans les agroécosystèmes

Afin d'étudier les espèces adventices, Booth & Swanton (2002) ont proposé une première liste de traits leur apparaissant pertinents. Cependant, cette liste mérite d'être complétée[21] à la lumière des publications récentes.

1.2.5.1 Choix des traits au regard des mécanismes étudiés

Une première étape consiste à identifier les traits de réponse des espèces adventices aux conditions environnementales (Navas 2012, Gaba et al. 2014b). Ceux-ci apparaissent pour partie distincts des traits classiquement étudiés en écologie (Tableau 1), comme le suggère Hawes et al. (2005) en indiquant que les traits importants pour la survie des plantes adventices, étant donné l'importance et la fréquence des perturbations et le cycle de vie majoritairement annuel de ces espèces, sont ceux liés à l'émergence, à la floraison, à la production de graines, ainsi qu'à la persistance des graines dans le sol. C'est le cas des traits phénologiques liés aux premiers stades de développement des adventices, très fréquemment étudiés auparavant en malherbologie afin d'assurer un contrôle optimale de la flore adventice, mais aussi car il existe un filtrage environnemental fort de ces traits au sein des communautés dominées par des espèces annuelles (Crawley 2004, Smith 2006). C'est également le cas des autres traits phénologiques, liés à la floraison et à la grenaison des espèces, ces stades pouvant être considérés comme 'clés' pour comprendre l'assemblage des espèces adventices en communautés. En effet, dans le cas d'espèces annuelles, la capacité d'un individu à produire des graines durant le cycle cultural, c.à.d. avant la perturbation que représente la récolte, constitue une mesure pertinente de sa performance. Certaines espèces présentent par ailleurs un cycle court leur permettant de produire des graines avant la pulvérisation herbicide. En blé d'hiver, c'est le cas

[21] Une base de données Weed-DaTa a été mise en place au sein de l'UMR1347 Agroécologie (Gaba et al. 2014c). Cette base comprend actuellement plus d'une vingtaine de traits spécifiquement mesurés sur des espèces adventices. Une diffusion à la sphère scientifique et aux partenaires des instituts techniques et des chambres d'agriculture est prévue prochainement. Par ailleurs, un récent article de Storkey et al. (2014) propose également une liste de traits fonctionnels pertinents pour prédire des modifications de compositions de communautés adventices.

notamment de *Stellaria media* (Blair et al. 1999), mais *Capsella-bursa pastoris* (Aksoy et al. 1998) et *Poa annua* (Fried et al. 2014a) présentent également un cycle court leur permettant de produire des graines au cours du cycle cultural de différents types de culture, voire durant l'interculture.

Tableau 1: Liste non-exhaustive de traits pertinents, pouvant être mesurés sur les espèces adventices, leurs liens avec les pratiques agricoles associées et leur interprétation. A: traits en lien avec la phénologie des espèces. B: traits classiquement mesurés en écologie, notamment dans le cadre du schéma L-H-S (Leaf-Height-Seed) proposé par Westoby (1998), et autres traits d'importance.

A	Traits	pratique associée	interprétation
TRAITS DE PHENOLOGIE	début de période d'émergence	date de semis (échelle annuelle)	période proche de la culture: synchronisation des dates d'émergence (Smith 2006, Gunton et al. 2011, Fried et al. 2012), évitement de la compétition asymétrique (Peters 1984)
	durée de période d'émergence	date de semis (succession culturale)	période étendue: capacité à se maintenir dans différentes cultures d'une succession culturale (Fried et al. 2010)
	début de période de floraison	dates d'interventions	période antérieure: capacité d'évitement des perturbations (pulvérisation herbicide, récolte, Gunton et al. 2011)
	durée de période de floraison	dates d'interventions	période étendue: capacité, pour une partie de la population, d'évitement des perturbations (pulvérisation herbicide, récolte, Storkey 2010)
	début de période de grenaison	date de récolte (échelle annuelle)	période proche: capacité à produire des graines durant le cycle cultural, capacité d'évitement de la perturbation herbicide (Blair et al. 1999), synchronisation des dates de maturation des graines (Fried et al. 2009b) favorisant la dispersion (Heijting et al. 2009)
	durée de période de grenaison	date de récolte (succession culturale)	période étendue: capacité à produire des graines dans différentes cultures d'une succession culturale
	durée du cycle de développement (durée de vie)	dates d'interventions	période courte: capacité d'évitement des perturbations (pulvérisation herbicide, récolte)

B	traits	pratique associée	interprétation
TRAITS DU LHS	surface spécifique foliaire	densité de semis et date de semis	influence de l'environnement lumineux de la plante (Storkey 2005)
		espèce cultivée	valeur élevée: capacité à tolérer l'ombrage associé à la présence de l'espèce cultivée (Brainard et al. 2005, Storkey 2005)
		fréquence des perturbations	valeur élevée: capacité d'évitement des perturbations, la SSF constituant un bon indicateur de la vitesse relative de croissance (Storkey 20004)
	hauteur reproductive	espèce cultivée	valeur élevée: capacité à surplomber l'espèce cultivée pour disperser (Benvenuti 2007)
		fréquence des perturbations	valeur faible: capacité à se maintenir dans un environnement fréquemment perturbé (Fried et al. 2012)
		espèce cultivée	valeur élevée: capacité à surplomber l'espèce cultivée pour accéder à la lumière (McLachlan et al. 1993, Gunton et al. 2011). La différence de dynamique de croissance culture-adventice représente par ailleurs un indicateur de sa capacité compétitive (McDonald et al. 2010).
	masse des graines	espèce cultivée	valeur élevée: capacité à se développer en conditions compétitives (Gardarin et al. 2010), notamment sous couvert de la canopée (Albrecht & Auerswald 2009)
		fréquence de travail du sol	valeur faible: capacité d'échapper au travail du sol du fait du plus grand nombre de graines produites (Albrecht & Auerswald 2009)
AUTRES	épaisseur du tégument	fréquence de travail du sol	valeur élevée: capacité à réduire la mortalité des graines (Gardarin et al. 2011)
	profondeur d'enracinement	espèce cultivée	valeur différente: partitionnement spatiale des ressources du sol (Smith et al. 2010)
	capacité d'expansion latérale (via croissance clonale)	travail du sol	présence: capacité d'occupation de l'espace sous couvert et de dispersion (Guglielmini & Satorre 2004)
	persistance dans le sol	dates d'interventions (succession culturale)	maintien sous forme dormante durant certains types de culture au cours de la rotation (Burnside et al. 1996, Thompson et al. 1998)
	épaisseur de la feuille	espèce cultivée	valeur faible: réponse à l'ombrage (Regnier et al. 1988)

Les durées de la période d'émergence puis de grenaison, c.à.d. les plages du cycle cultural durant lesquelles des individus d'une espèce peuvent émerger puis réalimenter le stock semencier, constituent par ailleurs des traits permettant d'appréhender le maintien de nombreuses espèces. La capacité d'émerger durant toute la durée d'un cycle cultural permet notamment de profiter de conditions plus favorables au développement, pouvant notamment survenir en fin de cycle cultural, voire durant l'interculture (Bagavathiannan & Norsworthy 2012). Ces espèces, tel que *Senecio vulgaris*, présentent par ailleurs généralement plusieurs cycles par an (ex. 3 cycles pour *Capsella*

bursa-pastoris, Aksoy et al. 1998). De nombreuses espèces adventices sont considérées comme présentant une plage de germination relativement prolongée (Bagavathiannan & Norsworthy 2012).

Les traits proposés par Westoby (1998) dans le cadre du schéma L-H-S (Leaf-Height-Seed) apparaissent également particulièrement informatifs. Leur interprétation, en termes d'influence des pratiques, nécessite cependant de tenir compte des pratiques agricoles et de la provenance des données (Gaba et al. 2014b, Storkey et al. 2014).

Enfin, il a été démontré plus récemment l'intérêt de mesurer d'autres traits, répondant à des aspects essentiels en lien avec la survie de la graine (Gardarin et al. 2011) ou l'acquisition des ressources du sol (Smith et al. 2009). De plus, bien que peu considérées jusqu'à présent, les caractéristiques fonctionnelles associées à la croissance clonale des espèces pourraient également s'avérer particulièrement informatives, notamment compte tenu de l'évolution des systèmes de culture actuels vers une réduction du travail du sol, réduction connue pour favoriser les espèces bisannuelles et pérennes (Zanin et al. 1997, Chauvel et al. 2011, Fried et al. 2014b, Cordeau et al. 2015).

Parmi les traits précédemment évoqués, il peut apparaitre étonnant de ne pas trouver certains traits abondamment étudiés dans la littérature, tels ceux développés dans le cadre du LES (Leaf Economics Spectrum, Wright et al. 2004). Cependant, à la différence de nombreuses communautés, la flore adventice est très majoritairement composée d'espèces annuelles. Cette spécificité explique la faible gamme de variabilité de valeurs de traits tels que la durée de vie (toujours relativement faible) ou la surface foliaire spécifique (toujours relativement élevée bien que présentant des différences entre espèces, Garnier et al. 1997) en comparaison des autres espèces considérées dans le cadre du LES.

1.2.6 La notion de niche fonctionnelle

L'une des méthodes de caractérisation simplifiée de la niche écologique repose sur le concept de niche fonctionnelle (Rosenfeld 2002). Ce concept constitue un analogue à la niche réalisée Hutchinsonienne, mais dont les axes reposent sur les mesures de différents traits de réponses (Figure 3). Cette notion de niche fonctionnelle permet d'apporter une solution alternative à la quantification des niches écologiques d'un ensemble d'espèces en communautés, quantification extrêment complexe à réaliser. Elle permet de décrire la stratégie d'une espèce sur la base de ses traits fonctionnels. Sa pertinence repose cependant sur le choix de traits en lien avec les fonctions biologiques d'intérêts, compte tenu de la question posée et de l'environnement étudié (Lepš et al. 2006, Bernhardt-Römermann et al. 2008, Tableau 1).

1.2.7 Confronter les patrons de distributions aux mécanismes présumés prédominants

Sur la base du concept de niche fonctionnelle et du modèle de filtres successifs, différents patrons de distribution des traits peuvent être proposés, selon le mécanisme prédominant l'assemblage des espèces en communautés (Keddy 1992, Weiher et al. 1998, Stubbs & Wilson 2004, Cornwell & Ackerly 2009, Bernard & Verdier et al. 2012, Violle et al. 2012). La comparaison des patrons observés avec les distributions attendues permet d'inférer des hypothèses sur les processus d'assemblage sous-jacents. Cependant, différents mécanismes présentent des attendus similaires en termes de distributions (Kraft et al. 2014). Par ailleurs, plusieurs mécanismes peuvent interagir à une même échelle – et/ou à plusieurs échelles différentes – influençant alors conjointement la structure fonctionnelle d'une communauté. Plusieurs approches ont ainsi été proposées pour tenir compte de ces

contraintes. Deux patrons ont fréquemment été étudiés, en lien avec les mécanismes (i) de filtrage environnemental et (ii) de compétition via une différenciation de niches. A titre d'exemple, une approche relativement synthétique a été proposée par Cornwell & Ackerly (2009) pour interpréter la structure d'une communauté observée, reposant sur deux étapes successives: (i) d'abord l'influence du filtrage environnemental, (ii) ensuite l'influence de la compétition, dont l'attendu suit le principe de limite de similarité. Cornwell & Ackerly (2009) proposent ainsi tout d'abord une réduction de la gamme de valeurs de traits du fait d'un filtrage environnemental, puis une répartition plus équitable des valeurs de traits du fait d'une différenciation de niches, qui se traduirait également par une distribution platykurtique de la distribution de traits, c.à.d. qu'au sein de la gamme de traits observées, il n'existe pas une partie de la gamme plus fréquemment représentée qu'une autre (Figure 4).

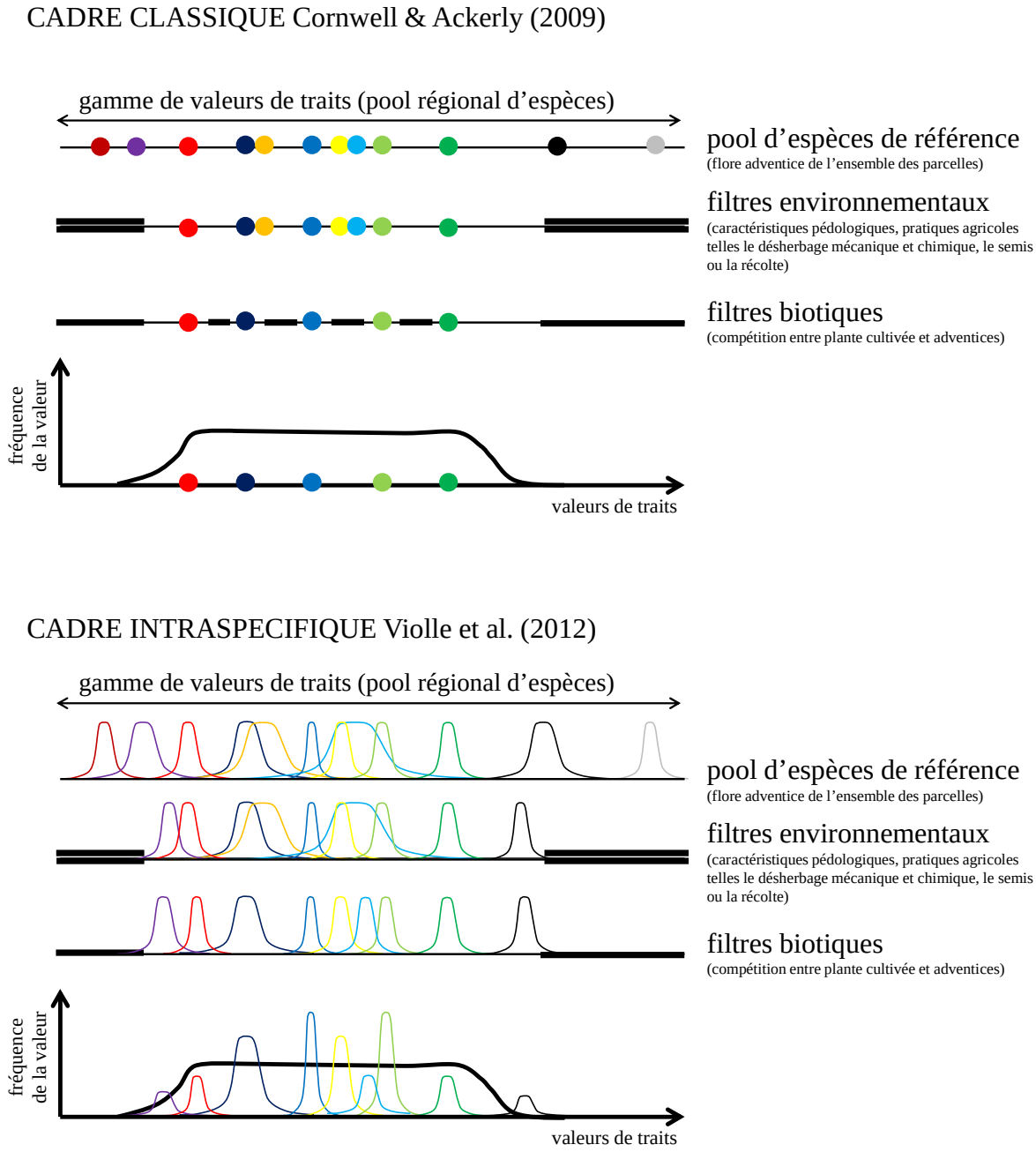


Figure 4: Cadre théorique de l'assemblage des communautés reposant sur les approches de Cornwell & Ackerly (2009) et Violle et al. (2012). L'approche de Cornwell & Ackerly (2009) repose sur la conception traditionnelle de l'assemblage et

repose sur l'usage de valeurs moyennes de traits. Les attendus spécifiques en lien avec les mécanismes de filtrage environnemental puis de compétition ont donc pour influence la disparition des espèces inadaptées. Cependant, compte tenu de l'importance de la variabilité intraspécifique, on s'attend à ce qu'une plus faible proportion d'espèces soit inadaptée aux conditions locales, et donc disparaissent du fait des filtres abiotiques et biotiques (Violle et al. 2012). En effet, si la variation intraspécifique de leurs traits fonctionnels correspond, au moins en partie, à la gamme de valeur leur permettant de se maintenir du fait du filtrage environnemental, ces espèces devraient être conservées dans la communauté, quoiqu'à des abondances plus faibles que les espèces plus adaptées. Par ailleurs, la variabilité intraspécifique permet d'éviter de supposer une exclusion compétitive systématique, les espèces pouvant se partager des niches écologiques distinctes. Tiré de Cornwell & Ackerly (2009) et Violle et al. (2012).

1.2.8 Quels apports de la prise en compte de la variabilité intraspécifique ?

Ces approches ne tiennent cependant pas compte de la variabilité intraspécifique qui n'a été que récemment intégrée à la théorie de l'assemblage des communautés (Violle et al. 2012, Figure 4)[22]. Dans ce cadre, il a été postulé que les différents filtres successifs agissaient conjointement sur les individus, en sélectionnant à l'intérieur d'une même espèce, soit des génotypes particuliers, soit des individus avec certaines réponses plastiques, c.à.d. modifiant leurs valeurs de trait selon les conditions environnementales (Violle et al. 2012). La prédominance des facteurs abiotiques favoriserait des individus présentant des valeurs proches d'un optimum tandis que la prédominance des facteurs biotiques conduirait à une augmentation de la variabilité intraspécifique de manière à limiter les interactions négatives à fine échelle, suivant en cela le principe de limite de similarité (MacArthur & Levins 1967). Cette hypothèse est cependant en cours de test. Il est à noter également que la variabilité intraspécifique dépend fortement du trait considéré (Kazakou et al. 2013).

La prise en compte de la variabilité intraspécifique apparait primordiale lorsque l'on cherche à étudier les communautés adventices (Booth & Swanton 2002) car (i) certaines espèces présentent une variabilité naturelle élevée (Peters 1985, McCanny & Cavers 1988, Baumann et al. 2001, Brainard & Bellinder 2004, Hawes et al. 2005) et (ii) certaines interventions de l'itinéraire technique peuvent entrainer des modifications plastiques importantes. Par exemple, le décalage de la date de semis peut modifier le développement d'une espèce du seul fait d'un décalage phénologique de quelques semaines, entrainant par la suite un ombrage plus important durant tout le cycle cultural (Peters & Wilson 1983, Martin & Field 1988, Brainard & Bellinder 2004, Torra & Recasens 2008), l'ombrage pouvant modifier les valeurs de nombreux traits fonctionnels (ex. Storkey 2005). Au contraire, l'utilisation de valeurs moyennes de traits pour définir les espèces a tendance à ne pas représenter fidèlement, c.à.d. à sous-estimer, leurs niches fonctionnelles (Courbaud et al. 2012). Cette conséquence peut s'avérer problématique dans le cadre de l'étude des mécanismes d'assemblage à fine échelle (Albert et al. 2011).

S'il existe différentes études ayant mis en évidence l'importance de la plasticité phénotypique de certaines espèces adventices (ex. Griffith & Sultan 2007), de la différenciation génétique a également été observée, même à échelle fine (ex. Leiss & Müller-Schärer 2001, Hettwer & Gerowitt 2004). Cependant, aucune étude ne semble s'être intéressée à caractériser les parts relatives de variabilité intraspécifique causée par la plasticité phénotypique et la diversité génétique en parcelle agricole, la plupart s'intéressant à l'une de ces deux composantes sur la base d'expérimentation en jardin commun (Bommarco et al. 2010) ou en conditions contrôlées (Griffith & Sultan 2012). Dans l'optique de mieux comprendre le maintien d'espèces adventices dans des milieux très contrastés – c.à.d. des systèmes de cultures distincts voire des habitats ou pédoclimats distincts – une

[22] Ceci pourrait être partiellement dû à la volonté de standardisation des mesures de traits entre espèces via des protocoles cherchant à réduire cette variabilité, considérée comme un bruit dans ce cas (Cornelissen et al. 2003).

caractérisation des composantes de la variabilité intraspécifique pourrait cependant s'avérer particulièrement informative.

1.2.9 Caractériser la structure fonctionnelle des communautés

1.2.9.1 Les métriques

La détection de l'effet d'un filtre nécessite au préalable le développement de méthodes afin de décrire la structure, dites fonctionnelle, d'une communauté. Si la structure fonctionnelle d'une communauté a été d'abord définie sur la base du nombre de groupes fonctionnels constituant la communauté (Lavorel et al. 1997), elle repose actuellement sur un large panel de métriques permettant de décrire la distribution des valeurs de traits d'une communauté de manière synthétique (Petchey & Gaston 2006, Schleuter et al. 2010, Pavoine & Bonsall 2011)[23]. Pour plus de simplicité, et du fait d'une redondance partielle entre métriques (Pavoine & Bonsall 2011) et du nombre croissant de nouvelles propositions de métriques, ces dernières ont été regroupées en composantes fonctionnelles (Mason et al. 2005, Pavoine & Bonsall 2011). Quatre d'entre elles ont été plus fréquemment mesurées au cours de la dernière décennie: la valeur moyenne, la richesse fonctionnelle, la divergence fonctionnelle et l'équitabilité fonctionnelle (Figure 5).

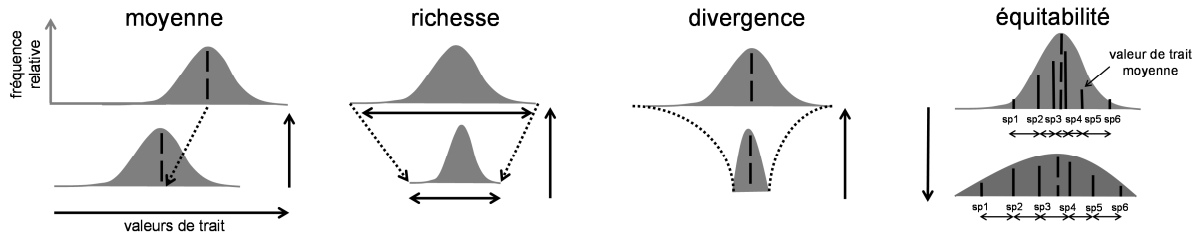


Figure 5: Représentation schématique des quatre composantes principales permettant de décrire la structure fonctionnelle d'une communauté. En abscisse, la gamme de valeurs de traits. En ordonnée, la fréquence relative de ces valeurs de traits. La courbe indique la représentation relative des différentes valeurs de traits au sein d'une communauté. Le sens de la flèche indique l'évolution de la composante vers des valeurs plus élevées.

En pratique, la communauté a souvent été décrite à l'aide de traits agrégés, c.à.d. la moyenne des valeurs de traits pondérée par l'abondance des espèces présentes (Garnier et al. 2004). Ce type d'approche s'avère particulièrement utile lorsqu'on s'intéresse aux communautés dominées par les plantes herbacées où la biomasse produite et l'abondance caractérisant les différentes espèces représentent des informations primordiales permettant d'estimer la performance relative des espèces[24]. Par ailleurs, la répartition de l'abondance entre espèces constituant une communauté représente également une information importante. En parcelles agricoles, il a été récemment observé que les espèces adventices présentant la même abondance co-occurent fréquemment, c.à.d. qu'il existe une co-dominance d'espèces abondantes (ou d'espèces peu abondantes) dépendant de la parcelle étudiée (Borgy et al. 2012).

[23] Le terme de structure fonctionnelle est un synonyme du terme de distribution de traits d'une communauté (Garnier & Navas 2013). Nous les emploierons sans distinction dans la suite du manuscrit.

[24] Suivant le concept de neutralité émergente, il a été postulé que les espèces rares seraient davantage soumises à des processus neutres, tandis que la distribution des espèces abondantes serait plus sensible aux processus basés sur la théorie des niches (Holt 2006, Vergnon et al. 2009).

Afin de décrire plus précisément la structure fonctionnelle des communautés, Mason et al. (2005) ont proposé un cadre conceptuel basé sur l'étude conjointe de la distribution des valeurs de traits et de l'abondance des espèces. Trois composantes indépendantes ont été proposées (Figure 5). La richesse fonctionnelle correspond ainsi à l'espace fonctionnel occupé par la communauté sur un axe de la niche fonctionnelle. Elle ne prend pas en compte l'abondance relative des espèces dans son calcul. La divergence fonctionnelle caractérise la dispersion des valeurs de traits dans l'espace fonctionnel, prenant en compte (ou non) l'abondance. Enfin, l'équitabilité rend compte de la régularité dans la distribution des valeurs de traits (et potentiellement de leurs abondances respectives). L'approche proposée par Mason et al. (2005) ne considérant qu'un unique trait fonctionnel, des études ultérieures ont proposé de quantifier ces composantes dans l'espace multidimensionnel de la niche fonctionnelle des espèces (Villéger et al. 2008, de Bello et al. 2010, Laliberté & Legendre 2010).

1.2.9.2 Les méthodes statistiques actuelles

Sur cette base descriptive (1.2.9.1), un ensemble de méthodes d'analyses statistiques ont été proposées afin d'étudier l'assemblage des communautés (ex. Stubbs & Wilson 2004, Bernardht-Rommerman et al. 2008, Pillar et al. 2009, Pausas & Verdù 2010, Pavoine & Bonsall 2011). L'une des méthodes les plus appliquées repose sur la création de communautés dites 'nulles'[25] basées sur les données observées et une procédure de randomisation. Cette méthode permet de pallier à l'un des problèmes récurrent en écologie, l'absence de référence[26], le jeu de données étant ici son propre référentiel. Elle repose cependant sur un nombre conséquent de choix méthodologiques dépendants du mécanisme d'assemblage étudié (Stubbs & Wilson 2004, Kraft et al. 2008). De plus, la prise en compte du caractère hiérarchique des filtres (afin de démêler l'effet du filtrage environnemental de celui de la compétition) et d'une définition correcte du pool d'espèces apparaissent cruciaux (de Bello et al. 2012). Le caractère générique de cette méthode a ainsi été récemment remis en cause (de Bello 2011), et une standardisation apparait à présent nécessaire (Garnier & Navas 2013).

[25] Les communautés dites 'nulles' sont générées de manière à rompre une relation supposée entre différentes caractéristiques décrivant la structure fonctionnelle d'une communauté, par exemple la relation supposée entre la biomasse produite et les valeurs de traits à l'échelle de l'espèce.

[26] Il apparait complexe de définir une communauté de référence – c.à.d. non structurée suivant un mécanisme particulier – en conditions réelles car: (i) chaque communauté observée a été façonnée par un ensemble de mécanismes d'assemblage dont nous n'avons actuellement pas connaissances, et (ii) cela nécessite de contrôler, via une approche expérimentale, la ressource ou la contrainte sur un pas de temps relativement long (de l'ordre de plusieurs décennies).

1.3 Objectifs de recherche

A l'instar des autres écosystèmes étudiés, l'approche fonctionnelle en écologie des communautés n'a été appliquée aux adventices des agroécosystèmes que depuis une quinzaine d'années (Booth & Swanton 2002, Navas 2012). Elle présente cependant des potentialités pour traiter d'importantes questions en écologie des communautés.

L'objectif de ce travail a été d'identifier et de comprendre les mécanismes à la base de la diversité fonctionnelle inter- et intraspécifique des plantes adventices dans les agroécosystèmes.

Pour atteindre cet objectif, un ensemble d'études, alliant approche théorique, empirique et expérimentale ont été conduites. Le schéma ci-dessous (Figure 6) se propose de résumer les principales études effectuées au cours de cette thèse à la lumière des principaux attendus d'écologie des communautés.

Le chapitre 1 évalue la cohérence des choix méthodologiques pour déterminer le ou les mécanismes d'assemblage d'une communauté à l'aide d'une approche 'modèle nul' (1.2.6.2).

Le chapitre 2 repose sur deux études complémentaires. Tout d'abord, à l'échelle inter-parcellaire nous nous sommes intéressés à l'influence du type de culture sur la structure fonctionnelle des communautés, en comparant notamment les réponses des espèces abondantes et rares (3.1). Ensuite, à l'échelle intra-parcellaire, nous avons cherché à comparer la diversité fonctionnelle entre compartiments d'un champ afin de savoir si l'interface d'un champ cultivé était fonctionnellement plus diversifiée que le plein champ, et dans le but de quantifier la variabilité intraspécifique entre ces compartiments (3.2).

Le chapitre 3 considère l'influence de la compétition de la plante cultivée vis-à-vis des adventices, posant l'hypothèse d'une réponse différenciée ou similaire des plantes adventices à la présence de la culture. Nous nous sommes notamment intéressés aux relations entre performances et traits individuels de différentes espèces adventices dans des conditions environnementales variées (4.3). Ce chapitre s'intéresse également à l'influence de la présence de la plante cultivée et de l'application herbicide sur le développement phénologique des individus, et la diversité phénologique des communautés adventices (4.4).

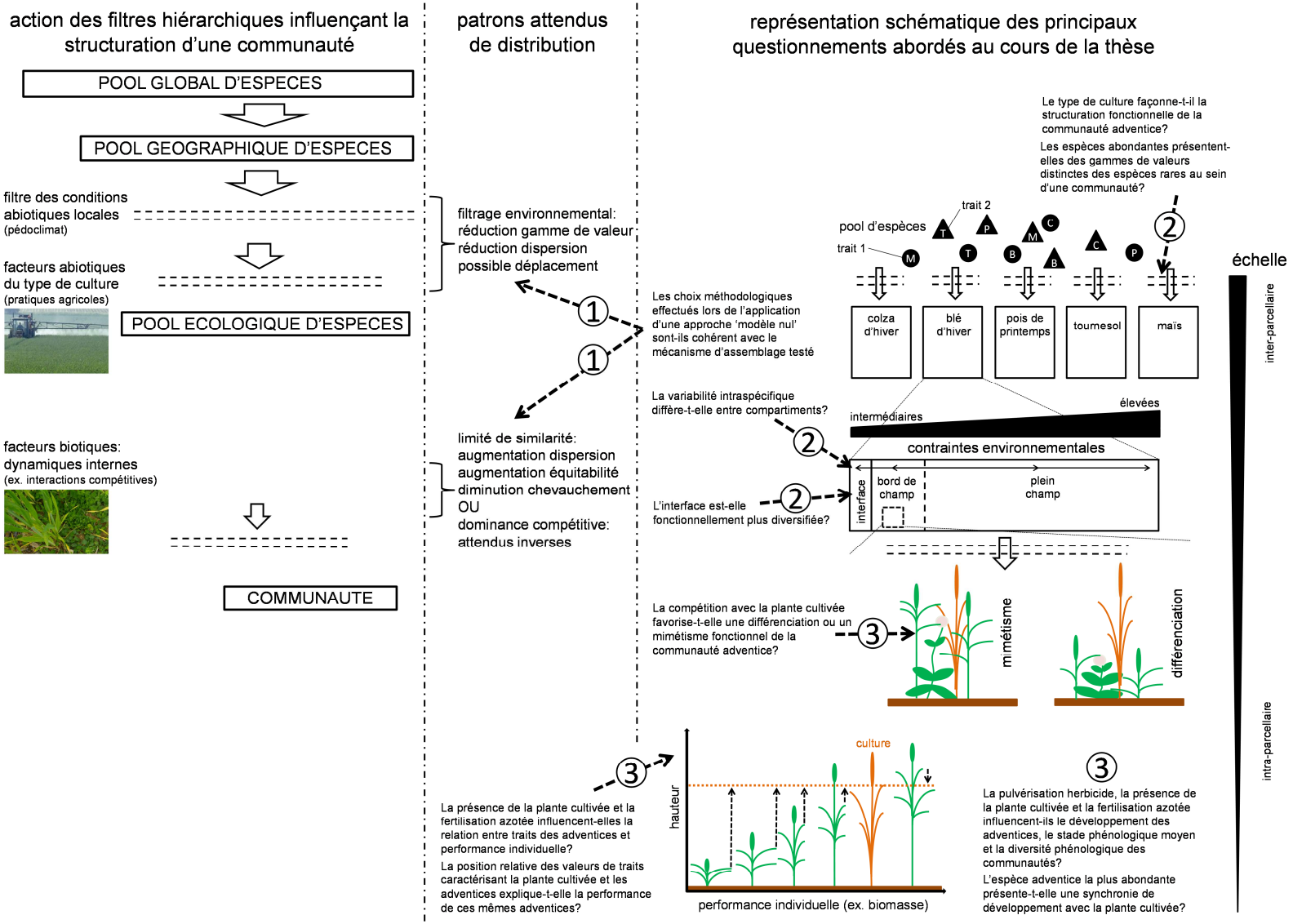


Figure 6: Schéma de la réflexion menée au cours de cette thèse, replacé dans le cadre plus général de l'écologie des communautés. Les numéros renvoient aux chapitres correspondants.

2 CHAPITRE I

Ce chapitre repose sur un article en cours de rédaction (Annexe A, version post-soutenance).

Ce chapitre synthétise l'Annexe A, aussi est-il recommandé de tenir compte des informations disponibles dans cette Annexe afin de mieux appréhender le cadre conceptuel général et l'importance des choix méthodologiques pour tester chaque mécanisme d'assemblage.

L'étude présentée ci-dessous fait suite à une remise en cause de la généricité d'une approche fréquemment appliquée pour identifier les mécanismes d'assemblage des espèces en communautés: l'approche dites 'modèle nul'. Le principe de base de cette approche repose sur la comparaison de la structure fonctionnelle d'une communauté observée à un ensemble de communautés générées aléatoirement à partir d'un 'pool d'espèces régionale' à l'aide d'un algorithme de randomisation. Cette approche a notamment permis d'évaluer, durant les quinze dernières années, dans quelle mesure les espèces constituant une communauté sont fonctionnellement similaires ou distinctes, ces patrons étant ensuite interprétés comme le résultat de l'influence des prcessus d'assemblage, tels que les interactions compétitives ou le filtrage environnemental. Cependant, plusieurs mécanismes peuvent façonner l'assemblage des espèces en communautés, agissant généralement à différentes échelles spatiales et temporelles. L'influence combinée de ceux-ci est alors difficile à distinguer. Dans ce contexte, il apparait important de développer un cadre conceptuel prenant en compte la nature multi-échelle des processus écologiques afin d'effectuer des choix méthodologiques plus appropriés.

2.1 Etudier l'assemblage des communautés via l'approche 'modèle nul': de la théorie à la pratique

2.1.1 Contexte général

2.1.1.1 Pourquoi s'intéresser à l'approche 'modèle nul'?

Plusieurs études pointent l'absence de synthèse et d'un cadre théorique et pratique sur l'approche 'modèle nul' (Pausas & Verdù 2010, Götzenberger et al. 2012), alors que cette approche est actuellement à la fois largement appliquée (90 articles ont été retenues dans la revue présentée ci-dessous) et en forte progression (24 articles ont appliqué cette méthode en 2013). D'autre part, l'étude de l'approche 'modèle nul' semble pertinente au vu des quelques articles de synthèses récemment publiés (Emerson & Gillespie 2008, Pausas & Verdu 2010, Götzenberger et al. 2012) et des études méthodologiques critiques n'abordant chacune qu'un aspect particulier de la question (Hardy 2008, Mouchet et al. 2010, de Bello 2011, de Bello et al. 2012, Gotelli & Ulrich 2012, Lessard et al. 2012, Veech 2012, Chave 2013, Cordlanwehr et al. 2013, Mason et al. 2013).

2.1.1.2 Quels apports d'une approche 'modèle nul' ?

L'approche 'modèle nul' a pour avantage de pallier à l'absence de référence, permettant d'utiliser le jeu de données comme son propre référentiel. Cette particularité, ainsi que la diversité des hypothèses et questions de recherche[27] ayant été et pouvant être testées sans d'importants prérequis à respecter, notamment en termes de distribution des valeurs brutes des traits fonctionnels, en ont fait une méthode d'analyse largement appliquée dans le domaine de l'écologie des communautés.

[27] Telles que l'étude de la co-occurrence entre espèces (ex. Ulrich & Gotelli 2010), les interactions dans les réseaux trophiques (ex. Vázquez & Aizen 2003) ou l'assemblage phylogénétique (ex. Hardy 2008) ou fonctionnelle des communautés (faisant l'objet des 90 études considérées dans ce chapitre).

A titre d'exemple, un certain nombre de traits fonctionnels pertinents pour caractériser la flore adventice, tels les traits phénologiques, présentent généralement, au sein d'une communauté, des distributions bimodales[28]. Ces types de distribution limitent l'usage des méthodes de transformations, empêchant la validation de certains prérequis nécessaires à l'application d'approches statistiques classiques. L'usage d'une méthode de randomisation et de métriques fonctionnelles particulières permet alors de traiter ce type de données. De plus, il est généralement délicat d'obtenir un référentiel en parcelles agricoles : c.à.d. un ensemble de parcelles présentant les mêmes caractéristiques pédoclimatiques et le même système de culture – notamment la même rotation – que les parcelles étudiées, mais différant sur un point, le type de culture en place.

2.1.2 Proposition d'un cadre conceptuel et définitions des principaux choix méthodologiques

Sur la base du modèle de filtres successifs, la structure fonctionnelle d'une communauté est supposée dépendre du(es) mécanisme(s) prédominant l'assemblage des espèces en communautés. Pour chaque mécanisme, un certain nombre d'attendus en termes de distribution de traits ont été proposés dans la littérature récente.

La mise en évidence de patrons de distributions spécifiques nécessite cependant tout d'abord de tenir compte de l'échelle d'étude (Figure 7A). En effet, plusieurs mécanismes peuvent modifier l'assemblage des communautés, mais leur influence s'avère fréquemment prédominante à une échelle donnée. Ainsi, la compétition apparait influente à une échelle spatiale fine, c'est le cas, par exemple, des interactions compétitives entre espèces herbacées (Stoll &Weiner 2000). Au contraire, le long de gradients géographiques, le filtrage environnemental prédomine généralement, favorisant des espèces présentant des optimums écologiques distincts le long du gradient (Read et al. 2014).

Aux échelles intermédiaires et fines, plusieurs mécanismes peuvent agir concomitamment. Cependant, ils présentent des attendus de distributions de traits fréquemment distincts (Figure 7B, à droite). A titre d'exemple, la compétition suivant le principe de limite de similarité présente des patrons de distributions de traits largement opposés à ceux attendus en cas de prédominance du mécanisme de dominance compétitive[29].

Les attendus théoriques se traduisent par la modification d'une ou plusieurs composantes de la diversité fonctionnelle (Figure 7B, à gauche). Dans le cadre de l'approche 'modèle nul', la détection de ces patrons fonctionnels est régie par un ensemble de choix méthodologiques spécifiques, relatifs à l'acquisition puis à l'analyse des données. Les principaux choix méthodologiques sont listés ci-dessous (mais pour plus de précisions, se référer à l'Annexe A). Ce sont ces choix qui seront considérés par la suite dans la revue de la littérature effectuée (2.1.3).

[28] Cette distribution bimodale peut notamment s'expliquer par la présence de stratégies de développement distinctes fréquemment observées dans les champs cultivés (Figure 1). A titre d'exemple, en blé d'hiver, bien qu'il existe une dominance d'espèces à émergence automnale, un nombre non négligeable d'espèces à émergence printanières sont parmi les espèces les plus fréquemment observées dans ce type de culture (telles les espèces d'*Anagallis*, de *Polygonum*, d'*Amaranthus*, de *Chenopodium*, de *Sonchus* ou encore *Mercurialis annua*).
[29] Pour davantage de précisions sur l'importance de l'échelle d'étude, se référer à l'Annexe A, ainsi qu'à la récente étude de Kraft et al. (2014).

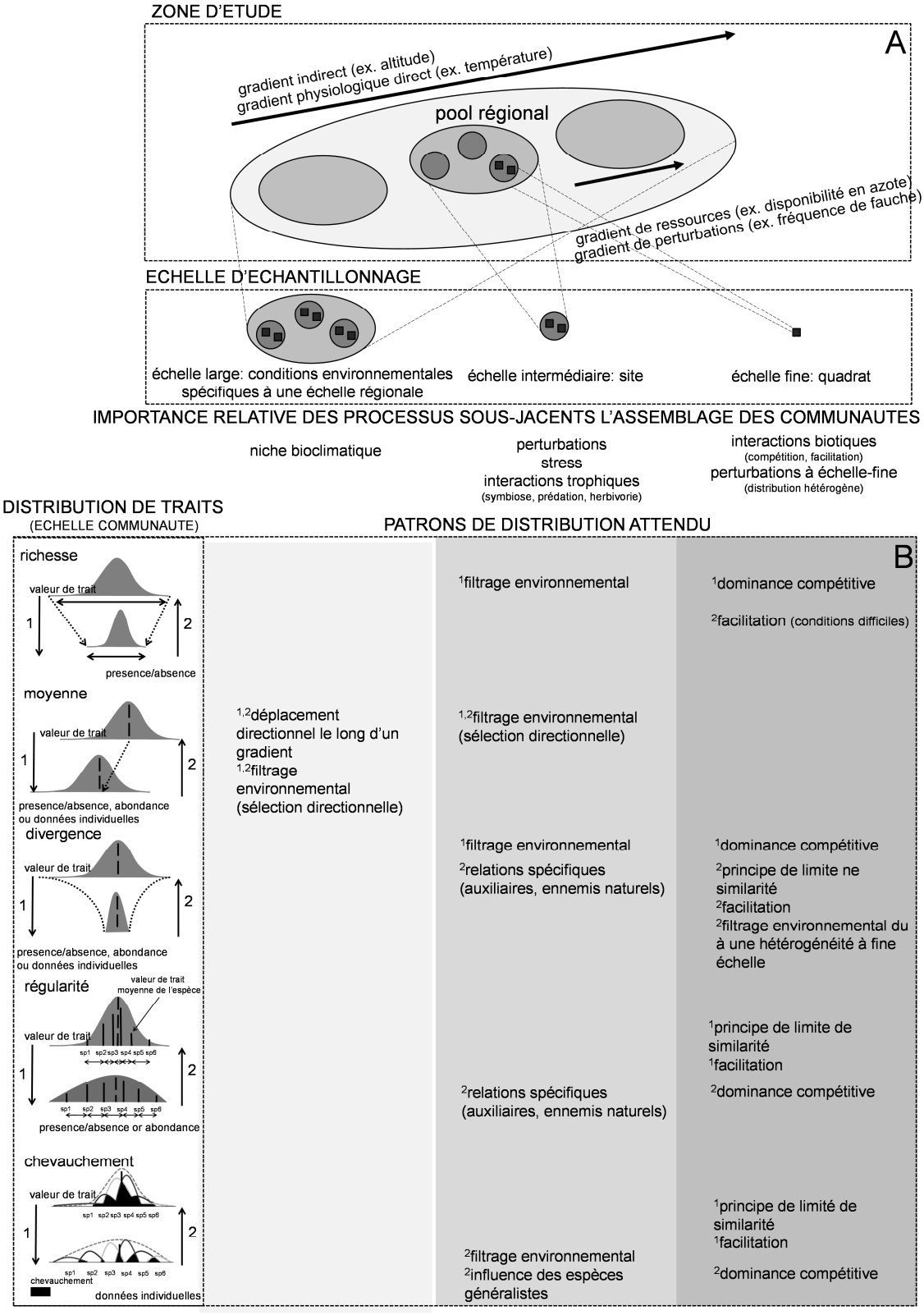


Figure 7: Cadre conceptuel décrivant les relations entre les processus sous-jacents à l'assemblage des espèces en communautés et les patrons de distribution de traits attendus, tenant compte de la pertinence de l'échelle spatiale d'étude. (A) Les ellipses reliées par des lignes en pointillés représentent les échelles spatiales d'échantillonnages pertinentes à l'étude des différents mécanismes d'assemblages des espèces en communauté (en bas) et leurs zones d'études associées, correspondant à l'aire dans laquelle se situe l'ensemble des zones échantillonnées. (B) À chaque échelle spatiale, plusieurs patrons de distributions attendus présentent une signature spécifique, propre à chaque mécanisme d'assemblage. Le type de données nécessaire pour tester ces attendus de distribution de traits est indiqué en bas de chaque représentation (à gauche).

2.1.2.1 L'échelle d'échantillonnage

Différents processus prédominent généralement à l'assemblage des espèces en communautés à différentes échelles. Identifier le(s) échelle(s) pertinentes constitue une première étape essentielle à la mise en place d'un plan d'échantillonnage, et influence les choix méthodologiques ultérieurs. Nous avons pu définir trois échelles d'échantillonnage distinctes, auxquelles sont observés les patrons de distributions (Figure 7A).

2.1.2.2 Le type de données

L'interprétation d'une analyse 'modèle nul' dépend également fortement du type de données collecté. La présence d'une espèce nous informe sur ses capacités à émerger dans un environnement donné, sans indication sur sa performance dans ce milieu, par exemple la quantité de graines produites pour une espèce thérophyte. Les données d'abondance donnent, quant à elle, un aperçu des conditions dans lesquelles les espèces apparaissent performantes, au moins dans les milieux présentant un régime de perturbations (Cingolani et al. 2007). Par conséquent, les interactions biotiques sont généralement étudiées avec des données d'abondance (Götzenberger et al 2012, Wilson & Stubbs 2012), supposant que les processus de niches modifient les relations entre valeurs de traits et abondance des espèces (Shipley et al. 2006). Le choix du type de données dépend par ailleurs des composantes fonctionnelles étudiées, celles-ci ne s'appliquant parfois qu'à certains types de données (Figure 7B, à gauche).

2.1.2.3 La nature des valeurs de traits

Le récent développement d'importantes bases de données de traits combinant des mesures en conditions naturelles et expérimentales rend possible deux approches : (i) effectuer des mesures sur le terrain ou (ii) utiliser des valeurs de traits déjà disponibles dans des bases de données. Bien que les deux approches soient possibles pour étudier le filtrage environnemental, Cordlanwehr et al. (2013) ont récemment conseillé d'effectuer des mesures in situ lors de l'examen des processus à échelle fine, notamment le processus de compétition. Par ailleurs, compte tenu de la nature parfois aggrégés des données disponibles (mesures sur un ensemble d'individus dans différentes conditions environnementales, voire milieux distincts), la provenance des données mérite d'être prise en compte même en cas d'étude du filtrage environnemental.

2.1.2.4 Le pool d'espèces de référence

Le pool d'espèces de référence se définit comme l'ensemble des espèces susceptibles d'être associées à un site spécifique suite à l'application du processus de randomisation. Il s'agit donc d'un choix d'analyse, à la différence des trois choix précédents nécessaires à la mise en place du design expérimental. Éluder la question de la définition du pool d'espèces de référence peut conduire à des conclusions erronées sur les processus écologiques en jeu, et notamment entrainer une sous-estimation ou surestimation pouvant cacher le signal du processus étudié (de Bello et al. 2012, Lessard et al. 2012). Si ce pool peut être constitué de l'ensemble des espèces observées dans le cadre de l'étude, la prise en compte de la flore (ou faune) régionale, ainsi que la définition de sous-groupes de sites – voire l'étude de chaque site séparément – constituent d'autres options pouvant apparaitre pertinentes selon le mécanisme étudié. A titre d'exemple, une méthode couramment appliquée nécessite la définition de sous-matrices opérationnelles constituées de sites présentant des conditions environnementales

homogènes, définies sur la base des co-variables indépendantes, telles que les types de végétation (Ding et al. 2012, Pipenbaher et al. 2013).

2.1.2.5 Le 'modèle nul'

Le choix d'un 'modèle nul' constitue l'un des choix les plus importants afin d'étudier l'assemblage des communautés. Les 'modèles nuls' sont basés sur une procédure de randomisation utilisée pour générer un ensemble de communautés dites 'nulles' par rapport à un certain nombre de règles explicites (Gotelli & Graves 1996). Les 'modèles nuls' doivent être conçus en suivant les attendus d'un processus écologique spécifique supposé exercer une influence prédominante sur la structure fonctionnelle des communautés. Les autres caractéristiques de la communauté, celles n'étant pas modifiées par le processus en question, doivent par ailleurs être maintenues constantes dans le cadre de la procédure de permutation réalisée, suivant ainsi le principe de Tokeshi (1986). De nombreuses options sont envisageables pour effectuer une randomisation, aussi, sélectionner la procédure adaptée constitue un choix non trivial (Gotelli & Ulrich 2012). Le choix du 'modèle nul' est par ailleurs conditionnée par le type de données disponibles et le nombre de matrices qu'il est possible de randomiser. Dans notre cas, deux choix sont possibles : randomiser la matrice 'sites × espèces' ou la matrice 'traits × espèces'. De plus, le choix du 'modèle nul' ne doit pas être effectué indépendamment du choix de la métrique fonctionnelle. Les différentes composantes n'étant pas affectées de la même manière par une procédure de randomisation, il est important d'évaluer la fiabilité statistique de la combinaison réalisée (Hardy 2008, Mouchet et al. 2010).

2.1.2.6 La composante fonctionnelle

Comme indiqué précédemment (1.2.9.1), le grand nombre de métriques fonctionnelles disponibles pour caractériser chaque composante fonctionnelle a nécessité la définition de familles de métriques, puis la sélection des plus adaptées pour détecter des patrons particuliers (Mouchet al. 2010, Mason et al. 2013). Des attendus de distribution de traits n'ont par ailleurs pas été formulés pour les différentes composantes pour chaque mécanisme d'assemblage. Ainsi, le filtrage environnemental, généralement identifié sur la base d'une réduction de la richesse fonctionnelle et de la divergence fonctionnelle (Weiher & Keddy 1995) apparait moins étudié sur la base d'un attendu de réduction de la régularité fonctionnelle, cette composante étant plutôt considérée en cas d'étude du processus de compétition (Figure 7). A l'instar du 'modèle nul', le choix de la métrique dépend du type de données disponible.

2.1.2.7 Le test de significativité

La méthode statistique utilisée pour tester la significativité des hypothèses est d'une importance cruciale pour tirer des conclusions impartiales sur les facteurs sous-jacents. Il y a essentiellement deux manières d'effectuer des tests statistiques dans le cadre de l'approche 'modèle nul': les tests directs et les tests indirects. Le test direct est basé sur la proportion des communautés aléatoires produisant une valeur plus extrême que la valeur observée. Ce test conclut à la validité d'une hypothèse directement à partir de la distribution des communautés 'nulles' et ne nécessite donc pas d'hypothèses supplémentaires, notamment sur la forme de la distribution. En outre, de nombreux tests indirects sont aussi fréquemment appliqués. Ces tests nécessitent une analyse supplémentaire

comparant la distribution observée de la distribution nulle – comme le test du χ^2 ou le test t – ce qui peut parfois nécessiter des hypothèses supplémentaires sur la forme de la distribution nulle des valeurs des métriques (par exemple, la normalité) pour tester des hypothèses spécifiques et complémentaires. Un certain nombre de statistiques additionnelles sont fréquemment calculées, telle la SES (standard effect size, Gotelli & McCabe 2002), mais sont généralement utilisée pour une description graphique des données, davantage que comme un test statistique.

2.1.3 Revue de la littérature 'modèle nul': grille de lecture méthodologique

Dans le but de caractériser les choix méthodologiques actuellement appliqués lors de l'étude de l'assemblage des communautés via l'approche 'modèle nul', nous avons effectué une revue bibliographique à visée méthodologique en nous concentrant sur les articles publiés (i) entre 2000 et 2013, (ii) s'intéressant à l'assemblage des communautés en utilisant des données fonctionnelles et (iii) mentionnant 'null model' et 'functional metric'[30] dans le résumé et la partie 'Matériel et Méthodes'. Une recherche effectuée sur Web of Science a été complétée d'articles citant les principales références de la base bibliographique précédemment constituée. La seconde étape a reposé sur la lecture de 129 articles, par des binômes de lecteurs. L'objectif a été de renseigner une grille de lecture relative à 19 choix méthodologiques pouvant influencer les résultats de l'étude considérée (Tableau 2). Après comparaison des résultats, seuls 90 articles ont été conservés pour les analyses statistiques[31].

[30] A noter qu'il pouvait également s'agir de termes analogues, la terminologie variant de manière importante entre articles traitant de l'écologie des communautés végétales et de l'écologie des communautés animales.

[31] Le retrait des 39 autres articles était généralement lié à l'absence d'informations jugées importantes parmi les points listés dans la grille de lecture. Cependant, des redondances de jeux de données ou des incohérences manifestes de choix entre le type de données (ex. abondance) et l'algorithme de permutation (ex. SIM3, Gotelli 2000) ont également conduit, bien que très rarement, à un retrait.

Tableau 2: Synthèse des paramètres renseignés sur la base de la grille de lecture – regroupés en choix – et présentation d'exemples de modalités observées pour chacun de ces paramètres.

groupes de choix	**paramètres renseignés**	**exemples**
principaux mécanismes	principales hypothèses posées par les auteurs et principales conclusions tirées dans le cadre de l'étude	filtrage environnemental, limite de similarité, dominance compétitive
principaux choix méthodologiques relatifs à l'acquisition des données	type d'organisme étudié	communautés herbacées, communautés arborescentes, invertébrés terrestres
	surface d'échantillonnage	échelle fine, échelle intermédiaire, échelle large (tenant compte de l'organisme étudié)
	type de données collectées	présence-absence, abondance
	nature des données de la matrice 'espèces x traits'	mesures in situ, base de données
principaux choix relatifs à l'analyse des données	pool d'espèces de référence	ensemble des espèces observées dans le jeu de données, espèces observées sur un site spécifique
	modèle nul	SIM3: maintien de la richesse spécifique par site. modifie le lien entre espèce et valeur de trait. applicable sur matrice en présence-absence (Gotelli 2000). SIM9: maintien de la richesse spécifique par site et de l'occurrence de chaque espèce. applicable sur matrice en présence-absence (Gotelli 2000) permutation de la matrice 'traits x espèces': maintien de la richesse spécifique et de l'abondance des espèces par site. modifie le lien entre espèce et valeur de trait. applicable sur matrice en présence-absence et abondance (Stubbs & Wilson 2004).
	métrique fonctionnelle (et sa composante de diversité fonctionnelle)	composantes : richesse, divergence, équitabilité
	test de significativité	test direct (comparaison de la valeur observée à la distribution attendue), test indirect (étude des résultats via un test paramétrique ou non paramétrique)
	échelle d'étude de la significativité	matrice 'sites x espèces', site par site
	test de directionnalité	unidirectionnel (soit 5% < p-value ou 95% > p-value), bidirectionnel (soit 2.5% < p-value < 97.5%)
principales caractéristiques des matrices nécessaires à l'approche 'modèle nul'	nombre d'espèces	paramètres de la matrice
	nombre de sites	
	nombre de traits	
	nombre de matrices générées	

2.1.4 Résultats principaux et interprétations

2.1.4.1 Pléthore de combinaisons de choix

L'étude n'a pas été restreinte aux seules communautés végétales, cependant les communautés d'espèces herbacées, d'arbres et d'invertébrés terrestres représentent l'essentiel du corpus étudié, avec respectivement 33, 24 et 17 articles ayant appliqué l'approche 'modèle nul' pour analyser l'assemblage des communautés, sur un total de 90 articles. Les organismes plus mobiles, tels que les oiseaux et les grands mammifères, n'ont fait l'objet que de rares études sur la base de cette approche.

Alors que peu de mécanismes d'assemblage ont été étudiés via l'approche 'modèle nul', de nombreux choix méthodologiques ont été effectués pour leur analyse. En effet, si les attendus de distributions en lien avec le filtrage environnemental et le principe de limite de similarité ont chacun été testés dans près de 80% des articles retenus, il a été identifié 5 approches permettant de définir le pool d'espèces de référence, 18 'modèles nuls', 38 métriques fonctionnelles et 11 tests de significativité distincts dans le corpus d'études (pour plus de détails, se référer à l'Annexe A). Au sein de cette diversité, certaines modalités ont cependant plus fréquemment été sélectionnées (Tableau 3).

2.1.4.1 Indépendance des choix méthodologiques vis-à-vis des mécanismes d'assemblage étudiés

Une analyse des correspondances (CA) a été appliquée afin d'identifier les relations entre les hypothèses posées par les auteurs sur les mécanismes d'assemblage structurant les communautés et les choix méthodologiques effectués dans leurs études.

Les choix méthodologiques liés à l'acquisition des données, ainsi que la majorité des choix méthodologiques permettant l'analyse de celles-ci, semblent indépendants des deux principaux mécanismes d'assemblage étudiés, c.à.d. le filtrage environnemental et la compétition suivant les attendus du principe de limite de similarité. Ainsi, la proportion d'études dont les analyses reposent (i) sur chaque échelle d'échantillonnage, (ii) sur des données en présence-absence ou en abondance, et (iii) sur des valeurs de traits provenant soit d'une base de données, soit de mesures in situ, est très similaire pour ces deux mécanismes, c.à.d. que les études ont également choisies de tester le filtrage environnemental ou la compétition, sans *a priori*, réaliser des choix méthodologiques distincts. De même, les métriques fonctionnelles utilisées et les tests de significativité appliqués sont fréquemment indépendants du mécanisme d'assemblage étudié. Seul les 'modèles nuls' sélectionnés et la définition du pool d'espèces de référence tendent à différencier ces deux groupes d'études, et seulement pour certaines modalités. Si les modalités de choix méthodologiques associées à l'étude du patron de dominance compétitive semblent se différencier des autres mécanismes d'assemblage étudiés, seules 14 études ont cependant testé ce mécanisme, relativisant l'importance des différences observées (Figure 8). Pour résumer, les modalités choisies pour identifier des mécanismes d'assemblages particuliers semblent généralement non-spécifiques à un mécanisme. Cette indépendance entre hypothèses testées et choix méthodologiques questionne sur la pertinence de l'étude de certains mécanismes, les processus sous-jacents aux patrons observés n'influençant pas l'assemblage des communautés de manière comparable (2.1.1).

Tableau 3: Fréquence de choix des différentes modalités les plus représentées dans le corpus d'études. SIM3 permet de maintenir la richesse spécifique par site mais pas l'occurrence des différentes espèces au sein du jeu de données (Gotelli 2000). SIM5 permet de maintenir la richesse spécifique par site, la probabilité d'occurrence d'une espèce est proportionnelle à sa fréquence d'occurrence au sein du jeu de données (Gotelli 2000). SIM9 permet de maintenir à la fois la richesse spécifique par site et la fréquence d'occurrence des différentes espèces au sein du jeu de données (Gotelli 2000). La permutation de la matrice 'traits × espèces' réassocie les valeurs de traits d'une espèce à une autre, indépendamment de sa fréquence d'occurrence. Appliqué sur un jeu de données en présence-absence, cela correspond à l'algorithme SIM3 (Stubbs & Wilson 2004). 'population-based fixed-zero per site' maintien la richesse spécifique par site, la fréquence d'occurrence de chaque espèce et la répartition des abondances au sein d'un site, c.à.d. les mêmes contraintes que l'algorithme précédent. De plus, il n'autorise la permutation des abondances qu'entre espèces présentent dans un même site (algorithme nommé PC, Ulrich & Gotelli 2010). [1]La permutation de la matrice 'traits × espèces' peut être appliquée à la fois en présence-absence (c'est le cas pour 17% des études de cette revue) ou sur des données d'abondance (c'est le cas pour 37% des études de cette revue).

	choix méthodologiques	principales modalités	fréquence (%)
ACQUISITION DES DONNEES	surface d'échantillonnage	échelle fine	23
		échelle intermédiaire	22
		échelle large	26
	type de données	présence-absence (p-a)	58
		abondance	37
	nature des données de la matrice 'espèces x traits'	mesures in situ	58
		bases de données	43
ANALYSE DES DONNEES	pool d'espèces de référence	matrice globale	66
		plusieurs sous-matrices	19
		maintien de la gamme de valeurs de trait	10
		par site	9
	modèle nul	SIM3 (données présence-absence)	24
		SIM5 (données présence-absence)	14
		SIM9 (données présence-absence)	15
		permutation matrice 'traits × espèces'	17 (p-a) - 37[1]
		population-based fixed-zero per site	20
	composante fonctionnelle	richesse fonctionnelle	45
		moyenne fonctionnelle	9
		divergence fonctionnelle	54
		régularité fonctionnelle	49
		chevauchement fonctionnel	6
	test de significativité	test direct	45
		standardized effect size (SES)	46

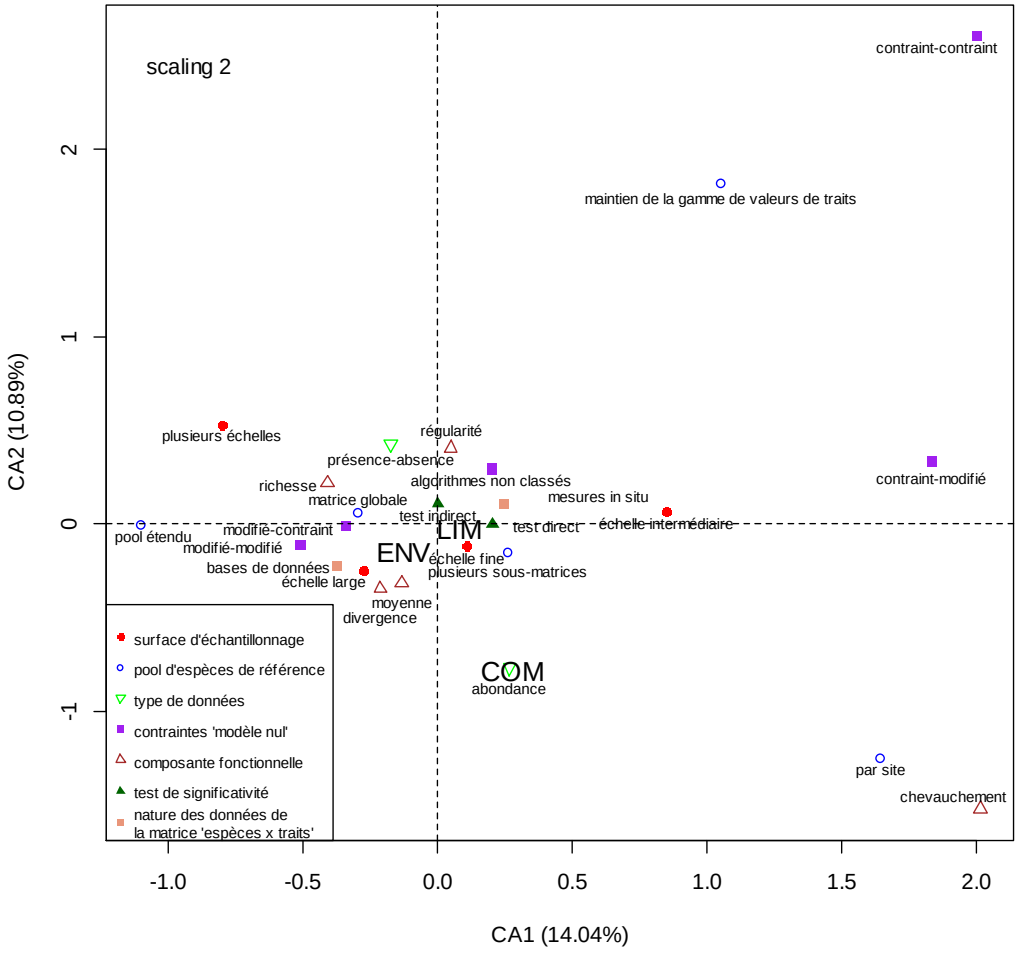


Figure 8: Biplot de l'analyse des correspondances (CA) présentant (i) les hypothèses testées et (ii) les modalités de choix méthodologiques. Les variables explicatives sont distinguées par des couleurs, suivant la légende (en bas à gauche), tandis que les variables de réponses sont indiquées en majuscules. Mécanismes d'assemblages : ENV: filtrage environnemental, LIM: limite de similarité, COM: dominance compétitive. Contraintes d'un 'modèle nul', à gauche: maintien ou non de l'occurrence d'une valeur de trait au sein de la matrice 'sites x espèces', à droite: maintien ou non de la gamme de valeurs de traits par site. L'analyse se base sur une matrice, les lignes représentant les études et les colonnes (i) soit les hypothèses que chaque étude a cherché à tester, (ii) soit les modalités de choix méthodologiques (ex. le choix de tester les différentes composantes fonctionnelles). Sur le biplot, la position des objects (dans notre cas, les études) n'est pas représentée. Seule la position des variables de réponses (i) et (ii) est présentée.

2.1.4.2 Choix méthodologiques associés à la mise en évidence du filtrage environnemental, de la limite de similarité et d'une structure aléatoire

Une analyse canonique des correspondances (CCA) a été réalisée pour déterminer les relations entre d'une part les choix méthodologiques et les mécanismes d'assemblage testés, et d'autre part les conclusions délivrées par les auteurs sur les mécanismes effectivement détectés.

Si le filtrage environnemental a été effectivement détecté dans plus de 90% des études l'ayant étudié, seul 50% des articles s'étant intéressés à la compétition ont pu mettre en évidence le patron de distribution de traits attendu sous l'hypothèse d'une prédominance du principe de limite de similarité.

Le filtrage environnemental semble être davantage lié à: (1) un pool d'espèces de référence basé sur la matrice globale, (2) l'utilisation de données de présence-absence, (3) un 'modèle nul' ne contraignant pas la gamme de valeurs de trait observée par site et (4) le calcul de la richesse et de

divergence fonctionnelle plutôt que des autres composantes de la diversité fonctionnelle (Figure 9A). A l'opposé, la limite de similarité a été plus fréquemment mise en évidence lorsque: (1) les données étaient collectées à une échelle fine à intermédiaire, (2) le pool d'espèces de référence était divisé en plusieurs sous-matrices, (3) les mesures de traits étaient effectuées in situ et l'abondance des différentes espèces était relevée et (4) qu'un algorithme de randomisation contraignant la gamme de valeurs de trait de chaque communauté était appliqué (Figure 9A). Ceci suggère que les modalités méthodologiques précédemment décrites constituent des choix non triviaux lorsque l'on cherche à détecter l'un de ces deux mécanismes.

Par ailleurs, il est important de souligner que plusieurs choix méthodologiques apparaissent associés aux 19 études ayant conclu à une structure majoritairement aléatoire, parmi lesquels l'application d'un 'modèle nul' très contraignant, applicable uniquement sur des jeux de données en présence-absence, c.à.d. SIM9 (Tableau 3 pour une description), et une majorité d'études ayant analysé des jeux de données présentant un échantillonnage à échelle fine sans pour autant collecter des données sur l'abondance des espèces, ni contrôler de potentiels biais associés à la variabilité environnementale inter-sites.

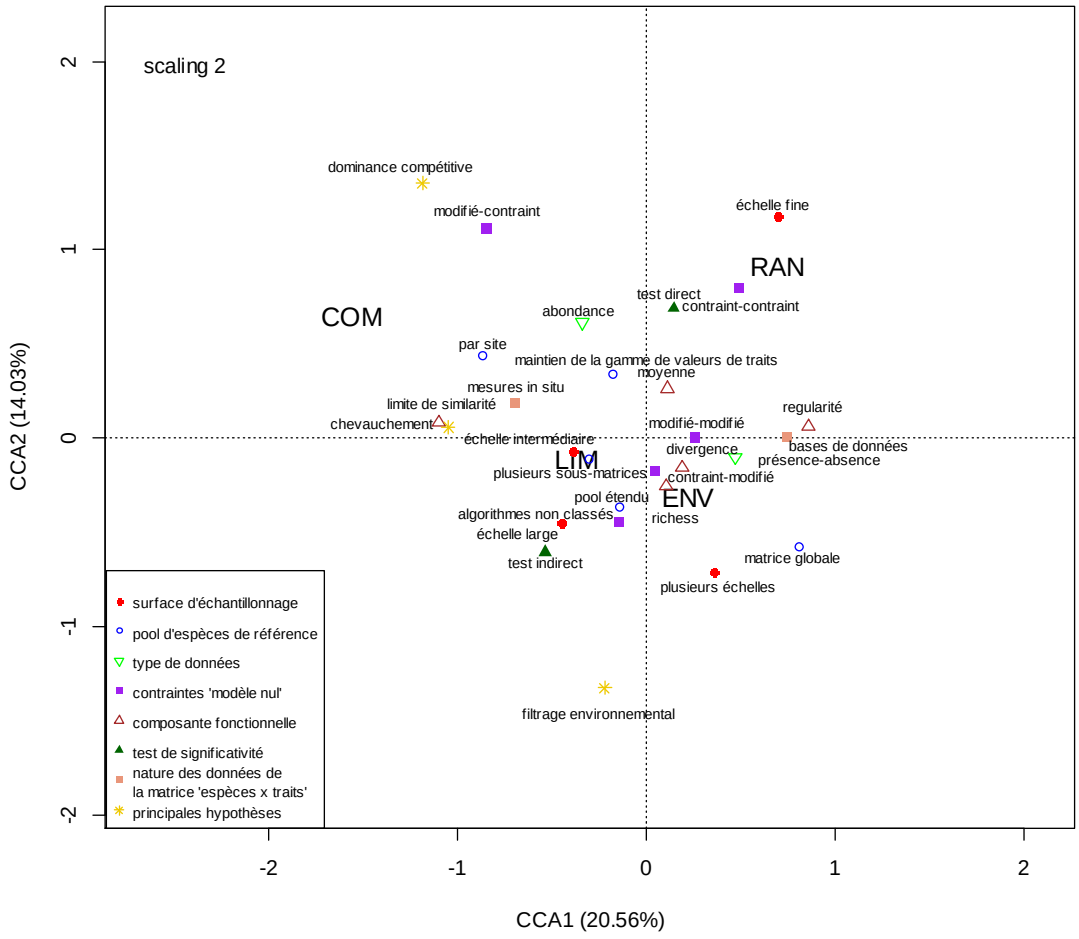


Figure 9: Triplot de l'analyse canonique des correspondances entre d'une part (i) les hypothèses testées et les modalités de choix méthodologiques, et d'autre part (ii) les conclusions sur l'influence des mécanismes d'assemblage. Les variables explicatives sont distinguées par des couleurs, suivant la légende (en bas à gauche), tandis que les variables réponses sont indiquées en majuscules. Mécanismes d'assemblages: ENV: filtrage

environnemental, LIM: limite de similarité, COM: dominance compétitive, RAN: assemblage aléatoire des espèces en communautés. Les contraintes associées au modèle nul sont développées Figure 8. L'analyse a été réalisée sur la base de deux matrices, une CCA pouvant être considérée comme une CA avec contraintes. La matrice principale est celle décrite en Figure 9, la matrice complémentaire résume les mécanismes d'assemblage mis en évidence dans chacune des études.

2.1.4.3 Influence du type d'organisme étudié sur les choix méthodologiques effectués

Afin d'étudier l'influence du type d'organisme sur les choix méthodologiques réalisés, nous avons effectué un test de permutation modifiant la relation entre le type d'organisme étudié dans chaque article et sa position sur le plan d'ordination de la CA. La distance moyenne observée entre centroïdes de l'analyse multivariée a été comparée à 10 000 valeurs obtenues après permutation, et autorise à conclure à influence du type d'organisme sur la base d'un test de significativité unidirectionnel à 5%.

Si les choix méthodologiques ne semblent pas contraints par les mécanismes d'assemblage testés, le type d'organisme sur lequel porte les différentes études apparait plus informatif. Les centroïdes des groupes d'articles s'étant intéressés aux principaux types d'organismes étudiés, c.à.d. les communautés d'herbacées, d'arbres et d'invertébrés terrestres, sont significativement plus éloignées que sous l'hypothèse d'une absence d'influence du type d'organisme sur le choix des modalités méthodologiques (Figure 10). Il est ainsi possible de distinguer: (i) les études portant sur les communautés herbacées, testant plus fréquemment l'influence de la dominance compétitive sur des données d'abondance, présentant fréquemment des pools d'espèces de référence définis de manière plus contraignante, suivant en cela la procédure décrite par Stubbs & Wilson (2004), (ii) les quelques études traitant de l'assemblage des communautés de fourmis, appliquant généralement plusieurs contraintes au 'modèle nul', mais analysant des données de présence-absence, suivant en cela le protocole proposé par Gotelli & Ellison (2002) et (iii) les communautés d'arbres, dont les analyses reposent également fréquemment sur des jeux de données en présence-absence, mais dont les choix méthodologiques semblent moins contraignants du point de vue de la définition des pools d'espèces de référence et du 'modèle nul' sélectionné (Figure 10).

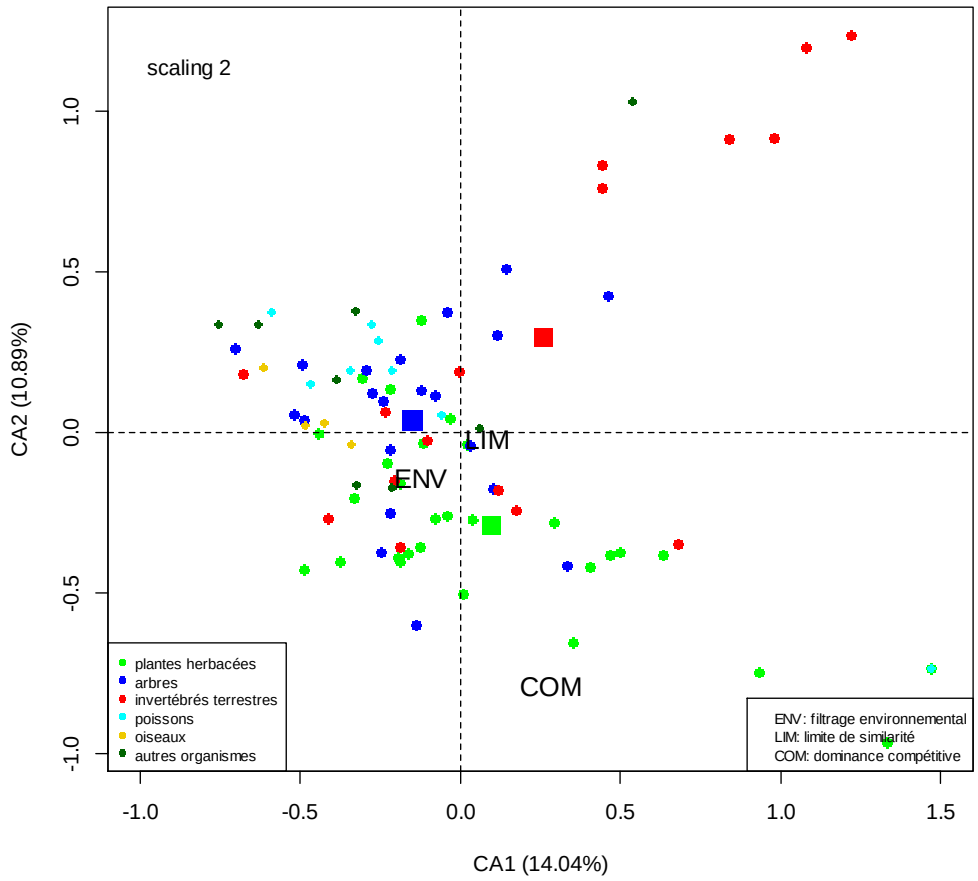


Figure 10: Position des différents articles dans le plan d'ordination de l'analyse des correspondances appliquée afin de tester les relations entre (i) les hypothèses testées et (ii) les modalités de choix méthodologiques. Les différents types d'organismes sont distingués par des couleurs (en bas à gauche) et les variables réponses sont indiquées en majuscules (en bas à droite).

2.1.5 Recommandations pour la mise en œuvre d'une analyse fonctionnelle sur la base d'une approche modèle nul

A partir des principales conclusions de cette étude, nous proposons un guide pratique qui s'appuie sur les principales lignes directrices que nous avons identifié comme importantes pour tester certains mécanismes d'assemblage des communautés (Tableau 4).

Tableau 4: Propositions de combinaisons de choix méthodologiques permettant l'étude de différents mécanismes d'assemblage en lien avec des filtres abiotiques ou biotiques. Pour chaque choix méthodologique, plusieurs modalités sont proposées, généralement les plus couramment utilisées dans la revue bibliographique. + indique un choix pertinent, ~ un choix moins pertinent mais acceptable, tandis que l'absence de figuré indique que ce choix est à éviter si l'on souhaite étudier le mécanisme d'assemblage en question. Les patrons attendus pour chaque composante fonctionnelle et chaque mécanisme d'assemblage, ainsi que leurs références bibliographiques associées, sont détaillés en Annexe A (Tableau 1).

			filtre abiotique	**filtres biotiques**	
	choix méthodologiques	principales modalités	filtrage environnemental	limite de similarité / facilitation	dominance compétitive
ACQUISITION DES DONNEES	surface d'échantillonnage	échelle fine		**+**	**+**
		échelle intermédiaire	**+**		
		échelle large	**+**		
	type de données	présence-absence	**~**		
		abondance	**+**		**+**
	nature des données de la matrice 'espèces x traits'	mesures in situ	**+**		**+**
		bases de données	**~**		
ANALYSE DES DONNEES	pool d'espèces de référence	matrice globale	**+**		
		sous-matrices	**+**		
		maintien de la gamme de valeurs de trait	**+**	**~**	**~**
		par site	**+**	**+**	**+**
	modèle nul	SIM9 (données présence-absence)	**+**		
		permutation matrice 'traits x espèces'	**+**		**+**
		population-based fixed-zero per site	**~**		**+**
	composante fonctionnelle	richesse fonctionnelle	**+**	**~** (facilitation)	
		moyenne fonctionnelle	**+**		**+**
		divergence fonctionnelle	**+**		**+**
		régularité fonctionnelle	**~**		**+**
		chevauchement fonctionnel	**+**		**+**
	échelle de significativité	matrice globale	**+**		
		interprétation par site	**+**		**+**
	test de significativité	test direct		**~**	
		test indirect		**+**	

			patrons attendus		
PATRONS ATTENDUS	composante fonctionnelle	richesse fonctionnelle	diminution	augmentation (facilitation)	diminution
		moyenne fonctionnelle	dépendant du trait considéré		
		divergence fonctionnelle	diminution	Augmentation	diminution
		régularité fonctionnelle	diminution	Augmentation	diminution
		chevauchement fonctionnel	augmentation	Diminution	augmentation

Ce guide pratique nécessite de différencier les choix en relation avec l'acquisition des données de ceux relatifs à l'analyse du jeu de données.

L'acquisition des données repose tout d'abord sur la définition d'une échelle d'échantillonnage pertinente tenant compte du mécanisme étudié. A titre d'exemple, plusieurs études ayant considéré plusieurs échelles spatiales n'ont détectées de patrons en accord avec le principe de limite de similarité

qu'aux échelles les plus fines (Kraft & Ackerly 2010, Yang et al. 2014), cela n'étant pas surprenant, les interactions biotiques étant connues pour prédominer à échelle fine. L'étude des filtres biotiques nécessite également d'effectuer des relevés d'abondance et des mesures de traits in situ (Cordlandwehr et al. 2013, Tableau 4). Ces propositions ont des conséquences pratiques importantes. Ainsi, dans l'optique de mettre en évidence l'influence du filtrage environnemental et de la compétition suivant le principe de limite de similarité au sein d'une même communauté, il semble nécessaire d'effectuer deux ensembles de choix méthodologiques distincts, menant à la conception de deux protocoles expérimentaux.

Indépendamment de ces étapes d'acquisition des données, compte tenu de l'important nombre de définition potentiels de pools d'espèces de références, de 'modèles nuls' et de métriques fonctionnelles disponibles, une attention particulière doit être accordée à la pertinence des choix effectués et de leurs combinaisons. Un pool d'espèces de référence peu restrictif peut ainsi limiter la détection des mécanismes d'assemblage prédominant à échelle fine. Pour étudier les mécanismes d'assemblage prédominant à échelle fine, nous suggérons d'éviter une réassociation des valeurs de traits des espèces communes aux espèces rares, suivant par exemple la procédure de Stubbs & Wilson (2004). Malgré l'important nombre de métriques connues, la plupart peuvent être appliquées indépendamment de l'hypothèse testée, même si certaines semblent moins utilisées pour tester certains mécanismes. Le problème repose ici davantage sur l'absence de standardisation des choix, aussi conseillons-nous de sélectionner les métriques suivantes pour caractériser les différentes composantes fonctionnelles d'une distribution de traits (Tableau 5). Celles-ci ont notamment l'avantage de pouvoir être appliquées dans de nombreuses conditions, étant pour la plupart adaptées à traiter des données en présence-absence ou en abondance, chaque trait séparément ou en multi-traits. Enfin, afin de comparer plus facilement les résultats entre différentes études, nous suggérons de toujours interpréter les résultats sur la base d'un test direct, qu'il est possible de compléter d'un test indirect.

Les combinaisons de choix proposées (Tableau 4) auront une influence directe sur les choix méthodologiques effectués dans la suite de ce manuscrit (Chapitre 2 et 3). Nous traiterons en effet séparément, via une approche 'modèle nul', l'influence (i) du type de culture et de ses pratiques associées (Chapitre 2.1) et (ii) la compétition entre individus adventices et la plante cultivée (Annexe F), sur la base de protocoles d'échantillonnages distincts, et en analysant les données sur la base de différents pools d'espèces de référence, différentes métriques fonctionnelles, et des 'modèles nuls' reposant sur des hypothèses nulles distinctes.

Tableau 5: Synthèse des métriques de diversité fonctionnelle conseillées pour étudier les règles d'assemblage. Leur description est disponible en Annexe B. Cette proposition repose sur de précédentes études (Mouchet et al. 2010, Pavoine & Bonsall 2011, Mason et al. 2013) ayant soulignées les qualités des métriques. Ces métriques sont, par ailleurs pour la plupart, parmi les plus appliquées en écologie fonctionnelle.

Composante	Définition	type de données	métrique uni-trait	métrique multi-traits
richesse fonctionnelle	la quantité d'espace fonctionnel occupée par une communauté	présence-absence	gamme de valeur	volume occupé par une enveloppe convexe (CHV)
		abondance		
moyenne fonctionnelle	la valeur moyenne d'un trait particulier	présence-absence	moyenne	
		abondance	CWM	
divergence fonctionnelle	la dispersion des valeurs de traits à l'intérieur de l'espace fonctionnel occupé par une communauté	présence-absence	FDis, entropie quadratique de Rao	
		abondance		
régularité fonctionnelle	l'équitabilité de distribution des valeurs de traits à l'intérieur de l'espace fonctionnel occupé par une communauté	présence-absence	mNND (distance moyenne entre plus proches voisins)	
		abondance		
chevauchement fonctionnel	la quantité d'espace fonctionnel partagée entre toutes les paires d'espèces co-occurant au sein de l'espace fonctionnel occupé par une communauté	présence-absence		
		abondance	mean abundance-weighted overlap (kernel-generated population density)	

2.1.6 Perspectives

L'analyse de la bibliographie nous a permis d'identifier des lignes directrices pour étudier certains mécanismes d'assemblage. Cependant, les propositions de choix sont basées sur deux postulats particuliers qu'il apparait important de rappeler: (i) l'influence prédominante d'un mécanisme spécifique à une échelle spatiale donnée et (ii) l'influence de la variabilité intraspécifique pouvant être considérée comme négligeable par rapport aux différences fonctionnelles observées entre espèces. Ces deux postulats nous questionnent sur les développements à apporter à présent à l'approche dites 'modèle nul'. Si la prise en compte de l'influence relative de différents mécanismes à différentes échelles spatiales, voire temporelles, nécessitera probablement une refonte de l'approche actuellement employée, la prise en compte de la variabilité intraspécifique peut être considérée tout en conservant le cadre méthodologique propre à l'approche 'modèle nul'.

2.1.6.1 Vers une prise en compte de la variabilité individuelle dans le cadre de l'approche 'modèle nul'

Actuellement, relativement peu d'études ont appliqué l'approche 'modèle nul' sur des données collectées à l'échelle individuelle (Paine et al. 2011, Siefert 2012). Cette approche s'avère cependant prometteuse pour examiner plus précisément les processus d'assemblage des communautés, notamment les interactions biotiques, ces dernières opérant au niveau inter-individuel plutôt qu'au niveau spécifique (Siefert 2012). Ce faible nombre d'études ayant appliqué cette approche pourrait

être causé par un manque de 'modèles nuls' et de métriques fonctionnelles adaptés à ce nouveau type de données. Si un cadre théorique peut d'ores et déjà être développé sur la base d'une approche individuelle de l'assemblage des communautés, d'importantes limitations méthodologiques – en termes de procédure de randomisation – restent encore actuellement à combler.

2.1.6.2 Aller au-delà de la dichotomie filtrage environnemental – effets de la compétition

Précédemment souligné par Emerson & Gillespie (2008) et Pausas & Verdu (2010), la majorité des études ci-dessous se basent sur une dichotomie entre filtrage environnemental et interactions compétitives (c.à.d. le principe de limite de similarité). Cependant, de nombreux autres mécanismes sont connus pour influencer l'assemblage des communautés. Compte tenu du faible nombre d'études s'étant intéressées à ces mécanismes sur la base de l'approche 'modèle nul', il apparait cependant difficile de tirer des conclusions sur leurs réponses en termes de distribution de traits et de patrons attendus.

Brooker et al. (2008) et Butterfield & Callaway (2013) proposent cependant, à travers une revue de la littérature, un certain nombre d'attendus de distribution concernant le mécanisme de facilitation (voir le Tableau 1, Annexe A pour plus de précisions). Sur cette base et quelques études complémentaires (Bruno et al. 2003, Valiente-Banuet & Verdù 2007, Spasojevic & Suding 2012, Valiente-Banuet & Verdù 2013), il nous est alors apparu possible de proposer un protocole de choix méthodologiques se rapprochant largement de celui applicable pour détecter les attendus de limite de similarité (Tableau 4). L'étude du patron de dominance compétitive a fait l'objet d'un plus grand nombre d'études, principalement en milieu prairial. Les attendus de convergence opposés à ceux du principe de limite de similarité, ont été mis en évidence dans 65% des études ayant testé ce mécanisme. D'autres mécanismes reposant sur l'influence des perturbations à échelle fine ou le rôle des prédateurs ou auxiliaires spécialistes et généralistes pourraient également être davantage étudié via l'approche modèle nul.

2.1.6.3 Concevoir d'autres approches pour étudier l'influence des mécanismes d'assemblage

Une autre conception d'une 'communauté nulle' pourrait être proposée, pour laquelle un 'modèle nul' représenterait de manière simplifiée un modèle mécaniste plus complexe. Par exemple, lors de l'étude des mécanismes d'assemblages reposant sur la théorie des niches, une piste serait de développer des modèles mécanistes de la dynamique de la communauté, intégrant à la fois les processus de niches et neutres puis de maintenir fixe certaines paramètres du modèle selon les mécanismes étudiés. Un exemple est fourni par les modèles 'presque neutres' (Zhou & Zhang 2008, Noble et al. 2011), où les conditions environnementales locales et la capacité de dispersion peuvent différer entre espèces.

L'approche 'modèle nul' se résume trop souvent à une simple combinaison d'un algorithme de randomisation et d'une métrique fonctionnelle, sans relation avec les hypothèses sur les mécanismes d'assemblage spécifiques testés. Sur la base (i) d'un cadre d'analyse des mécanismes d'assemblages reposant sur les prédictions des théories actuelles en écologie des communautés et (ii) de l'analyse des choix méthodologiques effectuées depuis quinze ans dans un ensemble d'études ayant appliqué l'approche 'modèle nul', nous avons proposé un ensemble de lignes directrices nous paraissant plus pertinentes pour l'étude de mécanismes d'assemblages spécifiques.

3 CHAPITRE II

Ce chapitre repose sur deux études distinctes ayant fait l'objet de publications dans Journal of Vegetation Science (3.1, Annexe C) et Acta Botanica Gallica Botany Letters (3.2, Annexe D). Les informations présentes en Annexe apportent d'intéressants compléments à l'interprétation donnée dans ce chapitre, concernant notamment la description plus précise du dispositif expérimental et des analyses complémentaires, ex. sur l'absence d'influence des rotations, présentées dans les Appendices, aussi est-il recommandé d'en tenir compte afin de mieux comprendre les études présentées dans ce chapitre.

La première étude aborde l'influence du type de culture[32] sur la structure fonctionnelle des communautés adventices. Le type de culture est reconnu comme le facteur le plus explicatif des différences de composition taxonomique entre communautés adventices (Fried et al. 2008). Cependant, les processus sous-jacents à l'existence de ces assemblages taxonomiques sont encore peu connus. Sur la base de six traits liés aux processus jugés prédominants à l'assemblage des espèces adventices en communautés, nous avons comparé la structure fonctionnelle des communautés dans cinq types de culture à l'aide d'une approche dites 'modèle nul'. Le filtrage environnemental n'étant pas parfait[33], nous nous sommes également intéressés à la relation entre l'abondance de l'espèce et la valeur de trait la caractérisant, posant l'hypothèse que les espèces les plus abondantes seraient favorisées par le type de culture, tandis que les espèces plus rares seraient présentes dans la communauté adventice du fait de processus non locaux, liés notamment à une dispersion spatiale ou temporelle.

La seconde étude s'intéressera à la variabilité inter- et intraspécifique de traits fonctionnels connus pour répondre à la compétition et aux perturbations associées aux pratiques agricoles, s'attachant plus particulièrement à sept espèces adventices collectées dans trois compartiments d'un champ cultivé. Nous avons d'abord quantifié l'importance de la variabilité intraspécifique entre compartiments. Par la suite, afin d'apporter quelques éléments d'interprétation aux observations indiquant une flore plus diversifiée dans l'interface[34] plutôt qu'en champ, nous avons cherché à caractériser séparément la diversité fonctionnelle observée dans chacun des compartiments.

3.1 Le type de culture constitue-t-il un facteur structurant de l'assemblage des espèces adventices en communautés ?

3.1.1 Contexte général

La composition taxonomique d'une communauté adventice associée à une parcelle agricole est connue pour être en premier lieu dépendante du type de culture en place et de son précédent cultural

[32] Pour rappel, le terme type de culture désigne ici à la fois la plante cultivée (et ses capacités compétitrices spécifiques) et l'itinéraire technique associé (notamment le spectre herbicide, le régime de fertilisation et les dates des principales interventions).

[33] Le fait que le filtrage soit considéré comme imparfait (Booth & Swanton 2002) signifie que l'influence du filtrage n'exclut pas systématiquement les espèces du fait de leur gamme de valeurs, mais qu'il favorise de manière différenciée les espèces selon leurs valeurs de traits. Dans le cas qui nous intéresse, l'hypothèse est que chaque type de culture promeut un certain nombre d'espèces dont la gamme de valeurs de traits est plus appropriée pour se développer dans les conditions environnementales locales associées au type de culture. Pour plus de précisions, voir également la partie 5.3.1.

[34] La zone labourée mais non semée d'un champ, d'une largeur de quelques dizaines de centimètres (Cordeau et al. 2012b).

(Fried et al. 2008). Ceci s'explique par l'existence d'itinéraires techniques caractérisés par des interventions, ou dates d'interventions, spécifiques à chaque culture (Tableau 6). Les principales différences de composition taxonomique ont été récemment expliquées par (i) des différences de date de semis (Hallgreen et al. 1999, Gunton et al. 2011), (ii) des différences de spectre d'efficacité des principaux herbicides homologués dans chaque type de culture, (iii) des différences de caractéristiques propres à la plante cultivée, telle que la vitesse de fermeture du couvert (Poggio et al. 2004) et (iv) potentiellement des différences de régimes de fertilisation. La relation entre structure fonctionnelle des communautés adventices et type de culture n'a cependant été que peu étudiée. Seul Gunton et al. (2011) ont mis en évidence que certains traits fonctionnels caractérisant les communautés adventices (la hauteur de canopée et certaines caractéristiques phénologiques[35]) étaient corrélés à la date de semis de la culture. Par ailleurs, Crawley (2004) et Smith et al. (2006) ont tous deux observé une corrélation entre les dates de labour et les périodes d'émergence des espèces adventices, expliquant leur dominance dans certaines conditions environnementales.

Afin de mieux comprendre l'assemblage des espèces en communautés, et la structure fonctionnelle qui en découle, nous avons tenté de répondre à deux questions :

(1) Le type de culture constitue-t-il un facteur structurant de l'assemblage des espèces adventices en communautés ?
(2) Si oui, les espèces les plus abondantes de ces communautés présentent-elles des valeurs de traits fonctionnels les distinguant des espèces plus rares ?

3.1.2 Cadre d'étude : apport conceptuel de la théorie des métacommunautés

Sur la base des études précédemment citées, nous considérerons (i) que le type de culture agit comme un filtre local, c.à.d. à l'échelle parcellaire, et (ii) que ce filtre local diffère entre types de culture, c.à.d. que des types de cultures distincts favorisent des espèces présentant des gammes de valeurs distinctes. Cependant, au sein d'un agroécosystème, les parcelles agricoles ne constituent pas des entités indépendantes de l'environnement extérieur. Les flores observées une année donnée à l'échelle parcellaire ne peuvent donc résulter de la seule influence du type de culture, mais dépendent également de phénomènes de dispersion spatiale (Petit et al. 2013) – via les phénomènes de dispersion primaire et secondaire à courte et longue distance – et temporelle – via la banque de graines du sol – (Bàrberi et al. 1998).

Afin de tenir compte de cet effet potentiellement fort des phénomènes de dispersion dans l'assemblage des espèces en communautés, nous nous sommes placés dans le cadre de la théorie des métacommunautés, présentant quatre paradigmes distincts (Leibold et al. 2004) dont deux, le *species sorting* et le *mass effect*, supposent des différences de conditions environnementales entre communautés, ainsi qu'une connexion de ces communautés via des phénomènes de dispersion (voir 1.2.3.4 pour plus de détails). Dans le cadre conceptuel des métacommunautés, la combinaison du filtrage local et de phénomènes de dispersion permet la coexistence locale d'espèces présentant des performances et des capacités compétitives distinctes. Dans le cadre plus spécifique des communautés adventices en paysage agricole, nous posons comme hypothèse que (i) les espèces adventices

[35] La hauteur de canopée (également appelée hauteur végétative) correspond à la distance entre le sol et le haut du tissu photosynthétique, c.à.d. généralement la dernière feuille. Remarque: pour les plantes à rosette, la hauteur de canopée se limite à la hauteur de la rosette. Les traits de phénologie considérés dans l'étude de Gunton et al. (2011) correspondent à la saison de germination, au début de période de floraison et à la durée de période de floraison.

abondantes présentent une gamme de valeurs de traits leurs permettant d'assurer le développement d'importantes populations dans les conditions locales, ces espèces étant adaptées au filtre local associé au type de culture en place tandis que (ii) les espèces plus rares présentent des valeurs de traits moins optimales et leur présence est majoritairement causée par des processus de dispersion, les graines étant produites dans des conditions plus favorables à l'espèce – qu'il s'agisse d'une autre culture située dans une parcelle proche où d'une autre culture ayant été cultivée lors d'une année précédente de la succession culturale.

3.1.3 Approche méthodologique privilégiée

3.1.3.1 Choix des types de culture

L'étude a été réalisée sur un jeu de données préexistant. Les cultures choisies sont annuelles mais diffèrent tant du point de vue des caractéristiques des plantes cultivées (hauteur, famille botanique) que des dates des principales interventions de l'itinéraire technique associé (Tableau 6). Le site sur lequel s'est déroulé l'étude en 2006 est le LTER 'Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre' (http://www.zaplainevaldesevre.fr/), une zone céréalière intensive dominée par les grandes cultures, recouvrant environ 450 km², soit 19000 parcelles agricoles, localisée dans la région Poitou-Charentes, district sud des Deux-Sèvres (Figure 11). Quatre des cinq types de culture sont communs sur la zone atelier Plaine et Val de Sèvre, représentant chacun plus de 10% de l'assolement. 21 parcelles ont été sélectionnées par type de culture. Pour estimer l'abondance des espèces, dans cette étude nous nous sommes basés sur l'occurrence relative de celles-ci dans 32 quadrats, suivant un protocole en étoile développé dans l'Annexe C et Gaba et al. (2010).

Tableau 6: Principales caractéristiques des types de culture considérés dans l'étude.

	Assolement	dates des principales interventions		
type de culture	fréquence[1] (%)	semis[2]	herbicide[3]	récolte[2]
colza d'hiver	13	début septembre	fin septembre	mi-juin
blé d'hiver	38	mi-octobre	début mars	début juillet
pois de printemps	3	mi-février	fin mars	fin juin
tournesol	14	début avril	fin avril	mi-aout
maïs	10	début avril	fin mai	mi-septembre

		caractéristiques plante cultivée	
type de culture	espacement[4]	famille botanique	hauteur[5]
colza d'hiver	20 - 40	Brassicaceae	160
blé d'hiver	< 20	Poaceae	85
pois de printemps	< 20	Fabaceae	60
tournesol	> 40	Asteraceae	160
maïs	> 40	Poaceae	220

[1]part de l'assolement dédié à chaque culture sur le LTER zone atelier 'Plaine et Val de Sèvre' (Poitou-Charentes), [2]dates de semis et de récolte moyennes sur le LTER zone atelier 'Plaine et Val de Sèvre' (Poitou-Charentes), [3]date d'intervention moyenne de pulvérisation herbicide en Poitou-Charentes (base de données Grandes Cultures DEPHY), [4]espacement moyen des rangs lors du semis de la culture (Gunton et al. 2011 Appendix S1), [5]hauteur moyenne de la culture (Gunton et al. 2011 Appendix S1).

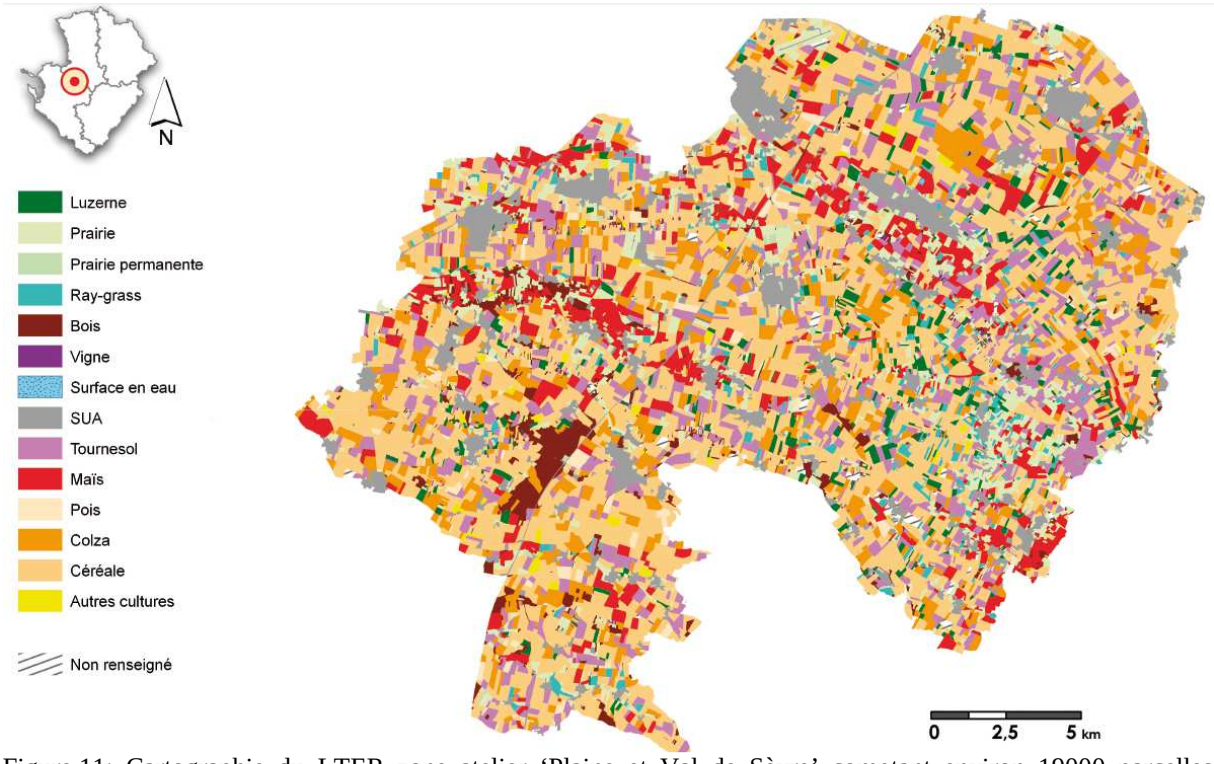


Figure 11: Cartographie du LTER zone atelier 'Plaine et Val de Sèvre' comptant environ 19000 parcelles répartie sur environ 450km².

3.1.3.2 Choix des traits

Six traits ont été choisis sur la base de leurs liens reconnus avec des processus jugés prédominant et liés aux types de culture étudiés. Trois traits caractérisent la phénologie des adventices (début de période d'émergence, durée de période d'émergence et début de période de floraison) et sont par ailleurs considérés comme liés aux dates des principales interventions de l'itinéraire technique associé à chaque type de culture (le semis, la pulvérisation herbicide, la récolte). Les trois autres traits constituent le schéma L-H-S proposé par Westoby (1998). Ceux-ci sont davantage liés aux capacités d'acquisition (la hauteur de la canopée) et d'efficience d'utilisation de la lumière (la surface foliaire spécifique), ainsi qu'à la persistance des graines dans le sol (la masse des graines), mais répondent également aux pratiques (Tableau 1). Les valeurs de traits proviennent de la base de données LEDA pour les traits L-H-S (Kleyer et al. 2008) et de données à dire d'expert pour les caractéristiques phénologiques. Une liste de 113 espèces – et leurs traits associés – a été considérée dans la suite de l'étude. Pour plus de précision sur les relations entre traits et pratiques agricoles, il est possible de se référer au Tableau 1 et à l'étude Gaba et al. (2014b)

3.1.3.3 Choix des approches statistiques

Afin de mieux comprendre les patrons mis en évidence sur la base d'une approche 'modèle nul', il est apparu important d'effectuer des analyses préliminaires afin de: (i) quantifier la diversité taxonomique et fonctionnelle des communautés adventices (via l'étude de la richesse spécifique, de l'équitabilité et du calcul de FDis et CWM), (ii) quantifier les différences de composition taxonomique et fonctionnelle entre types de culture (via l'étude des indices de Sorensen et de Bray-Curtis, et du calcul de D_{pw} proposé par Swenson et al. (2011) permettant de calculer la dissimilarité moyenne entre types de culture en donnant le même poids à chaque individu). Le détail des analyses statistiques des différents tests est développé dans l'Annexe C, fournissant également une liste des espèces les plus

abondantes dans les différents types de culture (Annexe C-2). La métrique D_{pw} suit la description mathématique donnée dans Swenson et al. (2011) sans transformation des données d'abondance.

3.1.3.3.1 Effet du filtrage du type de culture via une approche 'modèle nul'

La principale analyse statistique de l'étude repose sur une approche 'modèle nul'. A notre connaissance, il s'agit de la première étude de l'assemblage des communautés adventices considérant ce cadre statistique en tenant compte des traits fonctionnels des espèces. Dans notre cas, nous posons l'hypothèse qu'il existe, entre communautés, un lien entre les abondances des espèces et leurs valeurs de trait. Cette hypothèse permet de tester l'effet d'un filtrage à l'échelle parcellaire, filtrage étant supposé favoriser certaines espèces présentant une gamme de valeurs spécifique adaptée aux conditions locales propres aux différents types de culture. Dans le cadre d'un filtrage local, on s'attend à une réduction de la gamme de valeurs de traits à l'échelle de la communauté (comparant à la gamme observée à l'échelle du pool régional d'espèces), associé à une réduction de la variance pondérée et à un déplacement de la moyenne pondérée (Figure 12).

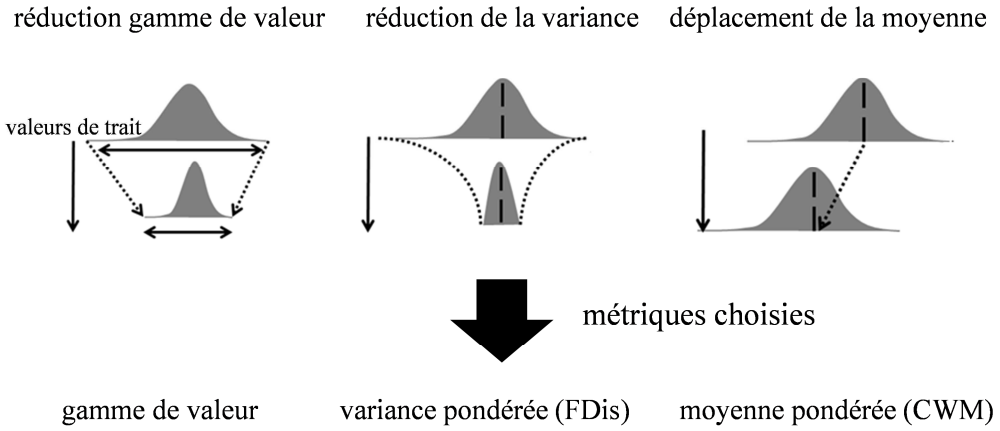


Figure 12: Représentation (i) des attendus de distribution des valeurs de traits sous l'hypothèse d'un filtrage local du au type de culture et (ii) des métriques associées permettant de tester ces attendus.

L'approche 'modèle nul' nécessite la définition d'un ensemble de choix méthodologiques pertinents (2.1.2, 2.1.5). Nous intéressant à l'influence du type de culture, il apparait adéquat de considérer la parcelle agricole comme unité d'échantillonnage optimale (choix 1), car c'est à cette échelle que les mécanismes d'assemblages abiotiques et biotiques auront une influence prépondérante sur la communauté adventice. Le choix de valeurs moyennes provenant de bases de données est ici approprié car, à l'échelle de la parcelle agricole, les filtres prédominants sont supposés abiotiques (choix 3). Nous avons choisi de considérer l'abondance des espèces observées, ayant postulé que celle-ci pouvait être influencée par le type de culture en place, bien davantage que la simple présence des espèces, également largement influencée par la dispersion spatio-temporelle (choix 2).

Les autres choix méthodologiques sont liés à l'analyse des données. Compte tenu des hypothèses posées, le pool d'espèces de référence est constitué de l'ensemble des espèces de la zone d'étude, ce pool représentant la flore adventice locale susceptible d'être présente dans chaque parcelle agricole, indépendamment du type de culture en place, c.à.d. la flore tolérante aux conditions pédoclimatiques de la zone et ayant pu disperser jusque dans les parcelles agricoles (choix 4) Il est a noté que parmi les 114 espèces considérées, 56 peuvent être considérées comme des espèces à émergence automnale et 50 comme des espèces à émergence printanière et estivale. Le modèle nul

sélectionné a eu pour objectif de modifier le lien entre l'abondance de l'espèce et valeur de trait, tenant compte des hypothèses précédemment posées, aussi avons-nous choisi de randomiser la matrice 'traits × espèces'. Cette méthode de randomisation a pour avantage d'éviter de modifier la richesse spécifique et la distribution de l'abondance des espèces au sein d'une communauté (choix 5). Afin d'identifier l'existence d'un filtrage du fait du type de culture en place, nous avons choisi d'analyser trois caractéristiques de la distribution fonctionnelle des espèces au sein d'une communauté (choix 6, Figure 12): (i) la gamme de valeurs de traits des espèces constituant une communauté, (ii) la variance de cette distribution de traits pondérée par l'abondance des différentes espèces (FDis, Laliberté & Legendre 2010) et (iii) la valeur moyenne de cette distribution (CWM, Garnier et al. 2004), également pondérée par l'abondance des différentes espèces. Les valeurs observées et obtenues sur la base de communautés 'nulles' ont été comparées site par site, et la significativité a été testée sur la base de tests unidirectionnel (pour la gamme de valeur) ou bidirectionnel (pour FDis et CWM).

3.1.3.3.2 Relation entre abondance de l'espèce et valeur de trait

Une analyse des relations entre abondance de l'espèce et valeur de traits a eu pour but de détecter si les espèces abondantes diffèrent fonctionnellement des espèces plus rares, c.à.d. présentant une occurrence plus faible, constituant une même communauté. Nous avons tout d'abord effectué un test de corrélation de rang de Kendall. Pour chaque type de culture et chaque trait, nous avons ensuite comparé la valeur du coefficient de corrélation à l'hypothèse nulle – c.à.d. supposant une absence de corrélation entre abondance et valeur de trait, soit un coefficient équivalent à 0 – à l'aide d'un test bidirectionnel à un échantillon de Wilcoxon, suivant la procédure proposée par Cornwell & Ackerly (2010).

3.1.4 Résultats principaux et interprétations

3.1.4.1 Diversité taxonomique des communautés adventices

La diversité taxonomique des communautés adventices entre types de culture ne diffère ni du point de vue de la richesse spécifique observée, ni du point de vue de l'équitabilité de répartition de l'abondance entre espèces. L'absence de différences significatives de diversité taxonomique entre communautés adventices observées dans des types de culture différents pourrait s'expliquer pour partie par l'importante variabilité taxonomique entre communautés adventices au sein d'un même type de culture, diversité dépendante à la fois des conditions locales biotiques et abiotiques caractérisant la parcelle et du contexte paysager (Gaba et al. 2010).

3.1.4.2 Comparaison des trais fonctionnels et de la diversité fonctionnelle entre types de cultures

L'étude de la dispersion des valeurs de traits ne permet d'identifier que peu de différences entre types de culture (Annexe C). Il est intéressant de souligner que les traits agrégés répondent, eux, largement aux différents types de culture. C'est tout particulièrement le cas des périodes de début d'émergence et de floraison qui s'avèrent très différentes entre types de culture (Figure 13).

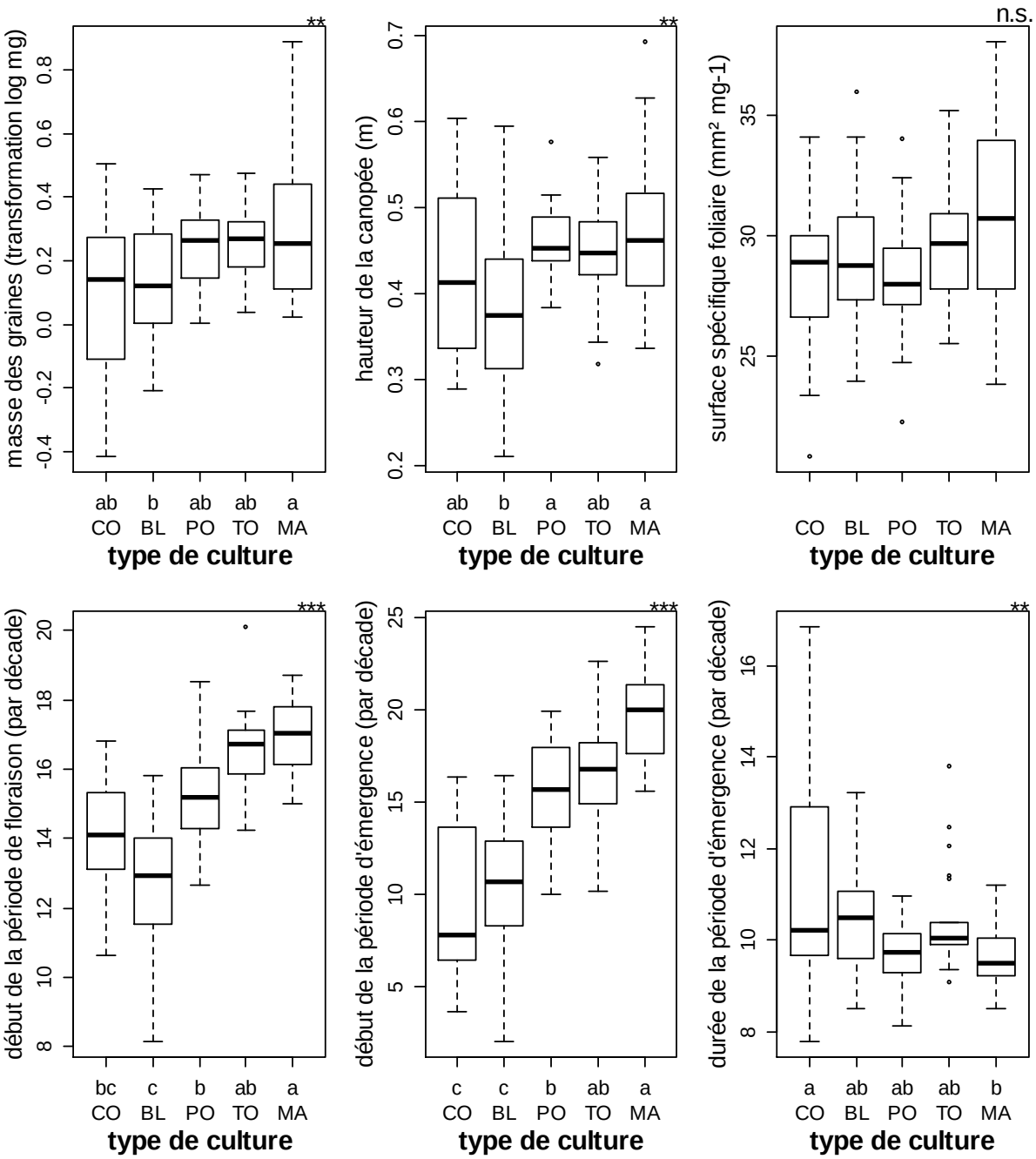


Figure 13: Valeur moyenne des valeurs de traits pondérées par l'abondance des espèces présentes, par type de culture (n = 21) et par trait. Les types de cultures sont indiqués par les sigles suivants, CO colza, BL blé d'hiver, PO pois de printemps, TO tournesol et MA maïs. Les résultats des tests de Kruskal-Wallis sont représentés par * P <0,05, ** P <0,01, *** P <0,001, ns absence de significativité. Les lettres indiquent les différences significatives entre types de culture sur la base de tests post-hoc.

3.1.4.3 Différences de compositions taxonomiques et fonctionnelles des pools d'espèces entre types de culture

La composition taxonomique des communautés adventices de chaque type de culture apparait significativement différente de tous les autres types de culture considérés, et ce en se basant sur la simple présence (dissimilarité de Sørensen, 1 – S8) ou prenant en compte l'abondance des espèces (dissimilarité de Bray-Curtis, 1 – S17, Legendre & Legendre 1998).

De plus, la composition fonctionnelle des communautés de chaque type de culture apparait significativement différente de tous les autres types de culture pour les trois traits de phénologie. Pour ces traits, il a été observé une corrélation significative entre la dissimilarité fonctionnelle observée et le nombre de décades séparant la date de semis moyenne de chacune des cultures dans la zone d'étude (Tableau 7).

L'importance des différences de composition taxonomique et fonctionnelle des pools d'espèces observés dans chaque type de culture suggère la promotion d'espèces abondantes distinctes. Ces espèces abondantes présentent des dates de début d'émergence et de floraison distinctes (Tableau 7), pouvant expliquer les différences significatives observées entre types de culture (Figure 13). La corrélation entre la différence de dates de semis et la dissimilarité fonctionnelle des traits phénologiques observés confirme la relation observée par Gunton et al. (2011) entre date de semis de la culture et certaines caractéristiques des adventices, suggérant que la date de semis constitue un indicateur synthétique du type de culture.

Tableau 7 : Comparaison par paire des dissimilarités de compositions fonctionnelles entre types de culture. Les analyses - A à C - sont basées sur le calcul de la métrique D_{pw} proposée par Swenson et al. (2011). D : correspond à la différence de dates de semis moyenne entre types de culture dans la zone d'étude. Une analyse complémentaire tenant également compte de la date moyenne d'application herbicide dans la zone d'étude est présentée en Annexe C-3.

	A - début de période d'émergence			
	blé d'hiver	pois de printemps	Tournesol	maïs
colza d'hiver	0,386	0,457	0,482	0,522
blé d'hiver		0,441	0,468	0,505
pois de printemps			0,385	0,366
tournesol				0,347

	B - durée de période d'émergence			
	blé d'hiver	pois de printemps	tournesol	maïs
colza d'hiver	0,483	0,571	0,603	0,653
blé d'hiver		0,551	0,585	0,632
pois de printemps			0,481	0,457
tournesol				0,434

	C - début de période de floraison			
	blé d'hiver	pois de printemps	tournesol	maïs
colza d'hiver	0,460	0,544	0,574	0,622
blé d'hiver		0,525	0,557	0,602
pois de printemps			0,458	0,436
tournesol				0,413

	D - différence de dates de semis (en nombre de décades)			
	blé d'hiver	pois de printemps	tournesol	maïs
colza d'hiver	5	16	21	21
blé d'hiver		11	16	16
pois de printemps			5	5
tournesol				0

3.1.4.4 Etude de l'influence du type de culture sur l'assemblage des communautés adventices

L'approche 'modèle nul' souligne tout d'abord que près de 90% des communautés adventices étudiées ne semblent pas présenter de structure fonctionnelle différente de celle attendue sous l'hypothèse d'un assemblage aléatoire à partir du pool d'espèce régional (Tableau 8). Cependant, les résultats diffèrent selon les métriques et les traits fonctionnels considérés. La gamme de valeur de traits ne diffère que très peu de l'attendu, quel que soit le type de culture et le trait considéré. De même, la variance pondérée ne présente que rarement des parcelles déviant de l'aléatoire. La valeur moyenne pondérée de la distribution apparait quant à elle plus informative, concernant tout particulièrement les traits phénologiques pour les cultures de printemps et d'été. Les communautés d'adventices du pois de printemps, du tournesol et du maïs présentent ainsi des périodes moyennes d'émergence et de floraison plus tardives qu'attendu sous l'aléatoire. Les communautés d'adventices du blé d'hiver semblent parfois présenter des hauteurs plus faibles et une période de floraison plus précoce ; une caractéristique partagée par les communautés adventices observées en colza d'hiver, présentant également une durée d'émergence des espèces constituant la communauté plus longue.

Tableau 8: Nombre de parcelles dont la flore adventice semble présenter une structuration fonctionnelle différant de l'assemblage aléatoire, l'hypothèse nulle supposant une absence de lien entre valeur du trait et abondance de l'espèce. Trois métriques fonctionnelles sont présentées: (i) pour FDis et CWM, les seuils de significativité ont été fixés à 2,5% (valeurs plus faibles qu'attendu sous H0) et 97,5% (valeurs plus élevées qu'attendu sous H0) et sont indiqués par "<" et ">", respectivement, (ii) pour la gamme de valeur de traits, seul les parcelles présentant une gamme de valeur plus faible que prévue ont été indiquées. Les valeurs en gras indiquent des tendances significatives sur plus de 15% des parcelles. Les types de cultures sont indiqués par les sigles suivants, CO colza, BL blé d'hiver, PO pois de printemps, TO tournesol et MA maïs. Les traits sont indiqués par les sigles suivants MG: masse des graines, HC: hauteur de la canopée, SSF: surface spécifique foliaire, DPF: début de période de floraison, DOE: début de période d'émergence, DuPE: durée de période d'émergence.

métriques x traits		types de culture				
métrique	trait	CO	BL	PO	TO	MA
gamme de valeur de traits	log (MG)	3	1	0	0	1
	HC	2	2	1	2	2
	SSF	2	0	0	0	0
	DPF	0	0	0	0	0
	DPE	1	2	0	0	0
	DuPE	0	0	0	0	2
FDis	log (MG)	2 (<)	**5** (<)	**4** (<)	0	0
	HC	1 (<)	2 (<)	0	0	1 (>)
	SSF	2 (<)	1 (>)	0	0	0
	DPF	**4** (>)	0	0	0	0
	DPE	1 (<)	1 (<)	0	1 (<)	**6** (<)
	DuPE	**4** (>)	1 (>)	1 (<)	0	0
CWM	log (MG)	1 (>)	0	1 (>)	1 (>)	1 (>)
	HC	1 (<)	**5** (<)	0	0	0
	SSF	1 (<)	1 (>)	0	0	1 (>)
	DPF	**5** (<)	**5** (<)	2 (>)	**8** (>)	**9** (>)
	DPE	1 (<)	1 (<)	**7** (>)	**11** (>)	**19** (>)
	DuPE	**6** (>)	1 (>)	0	1 (>)	0

Les patrons de distribution non aléatoire observés en culture de printemps et d'été peuvent s'expliquer du fait d'une dominance d'espèces adventices à émergence printanière dans ces cultures, les espèces à émergence synchrone avec la date de semis de la plante cultivée étant favorisées (observé par ex. par Fried et al. 2009b). Au contraire, la plus faible part de détection observée en cultures d'hiver pourrait s'expliquer par l'existence de stratégies de développement présentant (i) une émergence automnale ou (ii) une émergence printanière (Figure 1). Ceci pourrait également éclairer la tendance à une surdispersion des valeurs de traits phénologiques observée en colza d'hiver.

Il est par ailleurs important de souligner le faible nombre de communautés déviant des attendus aléatoires lorsque l'on s'intéresse aux traits L-H-S, classiquement étudiés en écologie des communautés dans d'autres milieux plus pérennes. Le fait que la période d'émergence représente le principal filtre environnemental façonnant l'assemblage des espèces annuelles en communautés a également été mis en évidence dans d'autres études (Crawley 2004, Smith 2006). Notre étude, après d'autres (Fried et al. 2012), questionne ainsi la pertinence des traits L-H-S dans l'étude des communautés adventices.

3.1.4.5 *Relation entre abondance des espèces et valeurs de traits*

Pour ces mêmes communautés adventices, nous avons quantifié la relation entre la valeur des traits et l'abondance caractérisant chaque espèce dans chaque communauté suivant le protocole proposé par Cornwell & Ackerly (2010). Cette analyse a permis de mettre en évidence que l'abondance de chaque espèce constituant une communauté est corrélée, positivement ou négativement, avec certaines valeurs de traits la caractérisant (Figure 14). Dans ce cas également les résultats les plus significatifs ont été observés pour les traits de phénologie, et notamment pour les communautés adventices des cultures de printemps et d'été où une large proportion des communautés présente des espèces abondantes à émergence et floraison plus tardive que les autres espèces constituant chaque communauté. D'autres traits apparaissent cependant également significatifs, telles que la masse des graines et la surface spécifique foliaire.

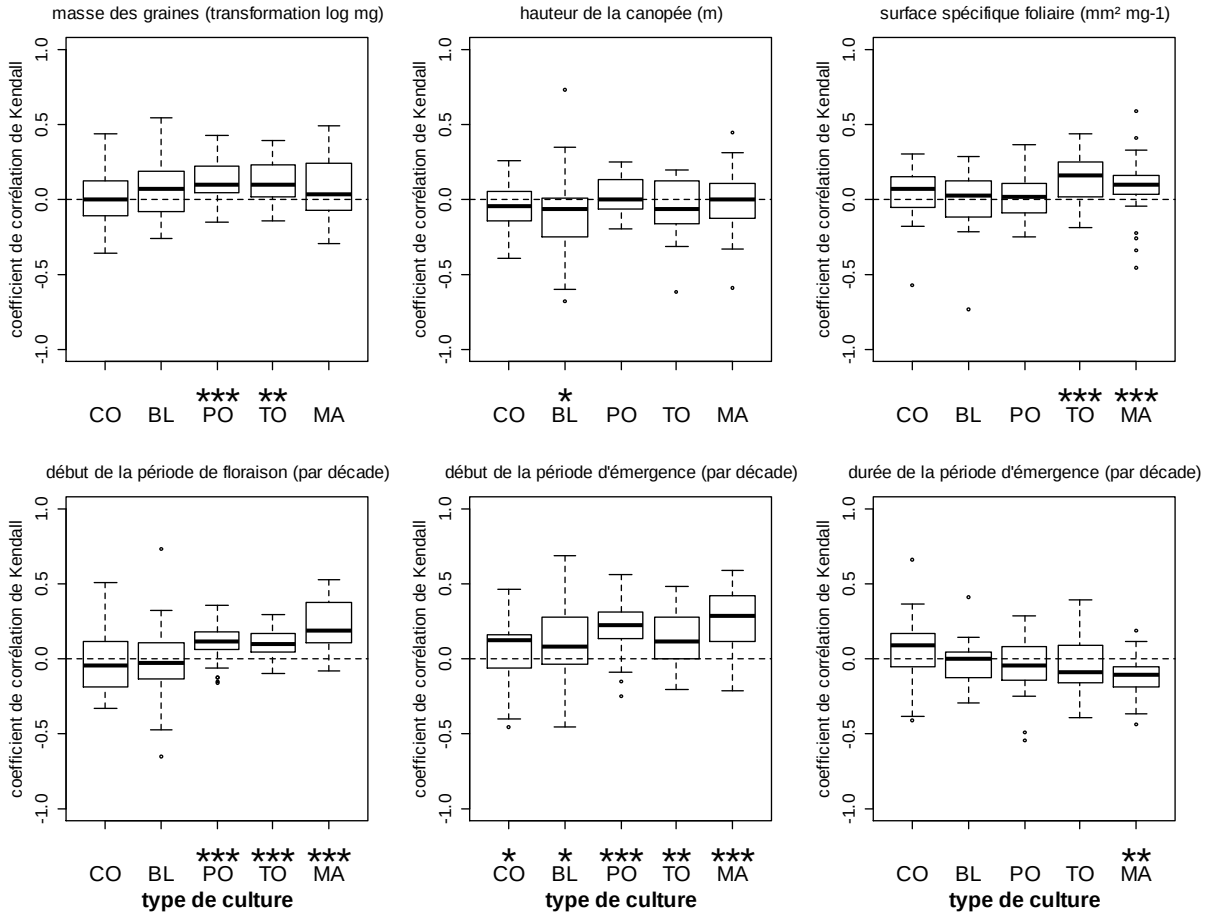


Figure 14: Corrélation entre l'abondance des espèces et les valeurs de trait de ces espèces pour chacun des six traits, par type de culture (n = 21). Les coefficients de corrélation de Kendall calculés pour chacune des 21 communautés sont indiqués pour chaque type de culture. Les types de cultures sont indiqués par les sigles suivants, CO colza, BL blé d'hiver, PO pois de printemps, TO tournesol et MA maïs. Les résultats des tests de Wilcoxon ont comparé la valeur de du coefficient de corrélation de Kendall à zéro. Les différences significatives sont indiquées par: * P <0,025, ** P <0,01, *** P <0,001.

Nous avons précédemment posé l'hypothèse que les espèces les plus abondantes doivent se caractériser par des valeurs de traits distinctes des espèces rares. Celle-ci semble se vérifier, les espèces les plus abondantes présentant fréquemment une période d'émergence, puis de floraison, plus tardive que les autres espèces constituant la communauté. En complément de l'approche 'modèle nul', ces résultats suggèrent que la structure fonctionnelle des communautés adventices, notamment celle des cultures d'été, s'explique principalement par sa synchronie avec la date de semis. Ce 'mimétisme' temporel ne peut cependant pas être quantifié par les traits L-H-S, davantage liés à la performance des espèces. Les tendances sur ces traits sont également informatives, suggérant: (i) que les espèces adventices les plus abondantes en maïs et tournesol présentent une SSF relativement élevée, pouvant notamment être reliée à une vitesse relative de croissance élevée et (ii) que les espèces adventices les plus abondantes en pois de printemps et tournesol présentent des graines plus massives que les autres espèces de ces communautés, pouvant favoriser une meilleure survie des plantules.

3.1.5 ***Apports de l'étude***

Cette étude souligne tout d'abord que près de 90% des communautés adventices étudiées ne semblent pas présenter de structure fonctionnelle différente de celle attendue sous l'hypothèse d'un assemblage aléatoire à partir du pool d'espèce régional. Ceci apparait particulièrement vraie pour la gamme de valeur et la variance pondérée et suggère que (i) la communauté adventice observée dans chaque parcelle présente une gamme de valeurs proche de la gamme de valeur observée en considérant l'ensemble des espèces observées sur les 105 parcelles du jeu de données et que (ii) la communauté adventice observée dans chaque parcelle n'est pas constituée par des espèces abondantes plus similaires entre elles que si elles provenaient du pool global d'espèces, c.à.d. que les espèces abondantes de chaque communauté sont réparties sur une large part de la gamme de valeur de traits observée sur l'ensemble des parcelles. Au contraire, les différences significatives de valeurs moyennes pondérées observées dans les cultures de printemps et d'été peuvent s'expliquer par la prédominance d'espèces adventices à émergence printanière et estivales dans ces cultures, les espèces à émergence synchrone avec la date de semis de la plante cultivée étant favorisées. Cette hypothèse est confortée par plusieurs publications observant un mimétisme phénologique entre espèces adventices abondantes et différents types de culture, notamment le colza d'hiver (Fried et al. in prep) et le tournesol (Fried et al. 2009b).

Les habitats hétérogènes fournis par les différents types de cultures à l'échelle d'un paysage agricole semblent pouvoir assurer la coexistence régionale d'espèces adventices présentant des capacités de réponses distinctes aux facteurs locaux (c.à.d. les interactions biotiques avec la plante cultivée et les perturbations induites par les pratiques agricoles), tandis que la dispersion peut promouvoir la coexistence locale en assurant le maintien d'espèces moins compétitives dans certains types de culture. Nos résultats soulignent le rôle concomitant du type de culture et de la dispersion dans l'assemblage des espèces, ceci étant plutôt en accord avec l'hypothèse d'un fonctionnement en métacommunauté suivant le paradigme de *species sorting* sensu Leibold et al. (2004).

Par ailleurs, cette étude confirme l'importance des traits de phénologie, et tout particulièrement de la période d'émergence, dans la compréhension de l'assemblage des espèces adventices en communautés (Gunton et al. 2011). La corrélation forte observée entre la différence de date de semis et la dissimilarité fonctionnelle des traits phénologiques observés confirme également la relation observée par Gunton et al. (2011) entre date de semis de la culture et certaines caractéristiques fonctionnelles des adventices, renforçant l'idée que la date de semis constitue un indicateur synthétique du type de culture.

Notre étude questionne les traits L-H-S, pourtant informatifs – à l'exception de la SSF – lors de l'identification de syndrome de rareté (Storkey 2006) ou d'étudier l'évolution des flores adventices à l'échelle spécifique (Fried et al. 2012). D'autres traits que ceux sélectionnés pourraient par ailleurs être étudiés dans le cadre d'une étude ultérieure afin de redéfinir les axes du L-H-S. Ainsi, la SSF, considérée dans le cadre du schéma L-H-S comme un substitut de la vitesse d'acquisition des ressources et associé à la durée de vie des feuilles, dépend largement des conditions environnementales de mesure. Ceci s'explique par le caractère composite de ce trait, dépendant à la fois de l'épaisseur de la feuille, influencée par la disponibilité en ressource lumineuse (Regnier et al. 1988) et de la teneur en matière sèche foliaire, moins influencée par cette ressource (Wilson et al. 1999b) mais connue pour être influencée par la fertilisation azotée, notamment en prairies (Gross et al. 2007). Par ailleurs, la hauteur de canopée en tant que tel ne renseigne pas sur la capacité à intercepter la lumière en parcelle agricole, mais la position relative de la dernière feuille de l'individu adventice

par rapport à la plante cultivée constituerait un indicateur plus pertinent (McDonald et al. 2010). Enfin la masse des graines pourrait être complétée d'autres traits, cependant plus difficiles à mesurer en conditions de terrain, telle que la persistance dans le stock semencier ou la distance de dispersion spatiale.

A l'échelle intra-communauté, en culture de printemps et d'été, les espèces les plus abondantes présentent fréquemment une période d'émergence, puis de floraison, plus tardive que les autres espèces constituant la communauté. Ceci confirme, à l'échelle intra-communauté, l'existence d'une synchronie de développement entre les espèces les plus abondantes et la plante cultivée, tandis que les espèces plus rares présenteraient une phénologie plus variable.

3.1.6 Perspectives

Dans le cadre de cette étude, le 'modèle nul' appliqué nécessitait des valeurs moyennes pour caractériser les différents traits de chaque espèce, aussi la variabilité intraspécifique n'a pu être prise en compte. Cette simplification s'avérait cependant relativement acceptable, les filtres prédominants étant supposés abiotiques (Cordlandwehr et al. 2013). On peut tout de même se questionner sur l'apport de valeurs de traits mesurées in situ, c.à.d. sur des plantes ayant expérimentées les conditions environnementales, certains traits – la hauteur de canopée et la SSF – étant connus pour être influencés par ces conditions locales de développement. Il est probable que ces traits ne nous aient notamment pas informés sur les mêmes mécanismes d'assemblage, ayant été davantage influencés par les conditions lumineuses qu'actuellement.

L'usage de la biomasse à l'échelle spécifique, plutôt que la quantification actuelle de l'abondance reposant sur la fréquence d'observation – d'occurrence – des espèces, pourrait également s'avérer apporter des compléments à l'analyse actuelle. En effet, des espèces communes – observées dans la plupart des quadrats – ne constituent pas nécessairement une importante biomasse durant le cycle cultural qui peut s'avérer être relativement contraignant. C'est par exemple le cas de certaines espèces printanières relativement communes en blé d'hiver, telle que *Polygonum aviculare* et *Fallopia convolvulus*. C'est également le cas de certaines espèces très présentes dans la plupart des cultures, mais peu compétitives et produisant peu de biomasse, ex. *Viola arvensis* (Fried et al. 2014a,b). La prise en compte de la biomasse pourrait ainsi permettre de différencier la structure fonctionnelle des communautés adventices entre types de culture sur la base des espèces pouvant potentiellement influencer le rendement de la culture – les traits des espèces pouvant alors être vus comme des traits d'effets – et non sur la base des espèces pouvant se maintenir dans chaque type de culture – les traits de réponse des adventices aux conditions environnementales.

La plupart des communautés adventices présentent une structure fonctionnelle en accord avec un assemblage aléatoire des espèces. Cependant, les relations entre abondance des espèces et valeurs de traits, ainsi que l'approche 'modèle nul' suggèrent que les filtres environnementaux propres à chaque type de culture influencent l'assemblage des communautés adventices des cultures de printemps et d'été, et ce davantage pour les traits phénologiques que les traits du L-H-S.

3.2 L'interface : une zone refuge de la flore adventice

3.2.1 Contexte général

En Europe, de nombreuses études s'accordent sur le constat d'un déclin marqué et général de la flore adventice depuis plusieurs décennies, principalement dû au processus d'intensification des pratiques agricoles[36]. En France, la richesse spécifique et la densité de cette flore présentent également un important recul, de respectivement 42% et 67% (Fried et al. 2009a). Ces études se limitent généralement à la flore adventice observée à l'intérieur des champs. Les autres compartiments du paysage agricole présentent cependant une flore plus diversifiée (Fried et al. 2009a), pour partie non redondante du point de vue de sa composition taxonomique avec celle de l'intérieur de la parcelle (Marshall 2009, Petit et al. 2011, Cordeau et al. 2012a).

Plusieurs pistes non exclusives ont été invoquées pour expliquer cette tendance observée de réduction de la biodiversité végétale des bordures extérieures de la parcelle jusqu'au plein champ, les principales étant: (i) une plus faible efficacité des traitements herbicides en interface et en bordure de la parcelle (Kleijn & van der Voort 1997, Hald 1999, Romero et al. 2008), (ii) une banque de graines plus importante en interface et en bordure (Wilson & Aebischer 1995, José-María & Sans 2011), (iii) une meilleure connectivité entre l'interface et les milieux adjacents, qu'il s'agissent des champs voisins ou de la bordure adjacente, (iv) un régime de perturbation distinct (Jantunen et al. 2007, Fried et al. 2009a) et (v) une plus grande disponibilité en ressources lumineuses, souvent limitantes en plein champ (Kleijn & van der Voort 1997, Seifert et al. 2014).

Au vu du déclin actuel des populations adventices, Fried et al. (2009a) ont suggéré que l'interface des parcelles agricoles pourrait être considérée comme une zone refuge de la flore adventice, cette zone permettant le maintien d'espèces rares, ayant disparues ou étant en forte régression en plein champ. Afin de mieux appréhender pourquoi l'interface constitue un 'refuge' potentiel, plusieurs hypothèses de travail ont été considérées.

Tout d'abord, nous supposons que les conditions environnementales caractérisant les compartiments diffèrent, et ce du fait de différences en termes de filtres biotiques, c.à.d. la compétition pour les différentes ressources, et abiotiques, c.à.d. les perturbations d'origine anthropique associées au milieu. Ainsi, à l'intérieur de la parcelle agricole, la culture exerce une compétition intense pour les ressources, du fait de la présence d'un compétiteur dominant dont le semis précoce permet un accès préférentiel à long terme pour la lumière (Weiner et al. 2010). L'interface n'étant pas semée présente généralement un couvert d'adventices plus dense (Kovács-Hostyánski et al. 2011) associé à une proportion généralement non négligeable de sol nu. De plus, l'interface subit un régime de perturbations fréquemment basé sur la fauche et non la pulvérisation herbicide. Nous avons effectué des mesures in situ de traits fonctionnels suivant le postulat que les valeurs d'un trait fonctionnel sont influencées par les mécanismes biotiques et abiotiques caractérisant le milieu dans lequel ce trait a été mesuré (Violle et al. 2007). La variabilité intraspécifique de différentes espèces a ainsi été quantifiée entre les compartiments d'un champ cultivé dans le but d'identifier si des individus d'une population locale se caractérisent par différentes stratégies écologiques suivant le compartiment dans lequel ces individus se développent.

[36] Andreasen et al. (1996), Sutcliffe & Kay (2000), Preston et al. (2002), Hawes et al. (2005), Pysek et al. (2005), Baessler & Klotz (2006), Dessaint et al. (2007), Storkey & Westurby (2007), Fried et al. (2009a), Cirujeda et al. (2011), Storkey et al. (2012), Meyer et al. (2013). Andreasen & Stryhn (2008) ne mettent cependant pas en évidence de diminution de la diversité adventice, voir également la récente étude de Potts et al. (2010), plus partagée sur l'évolution de la flore.

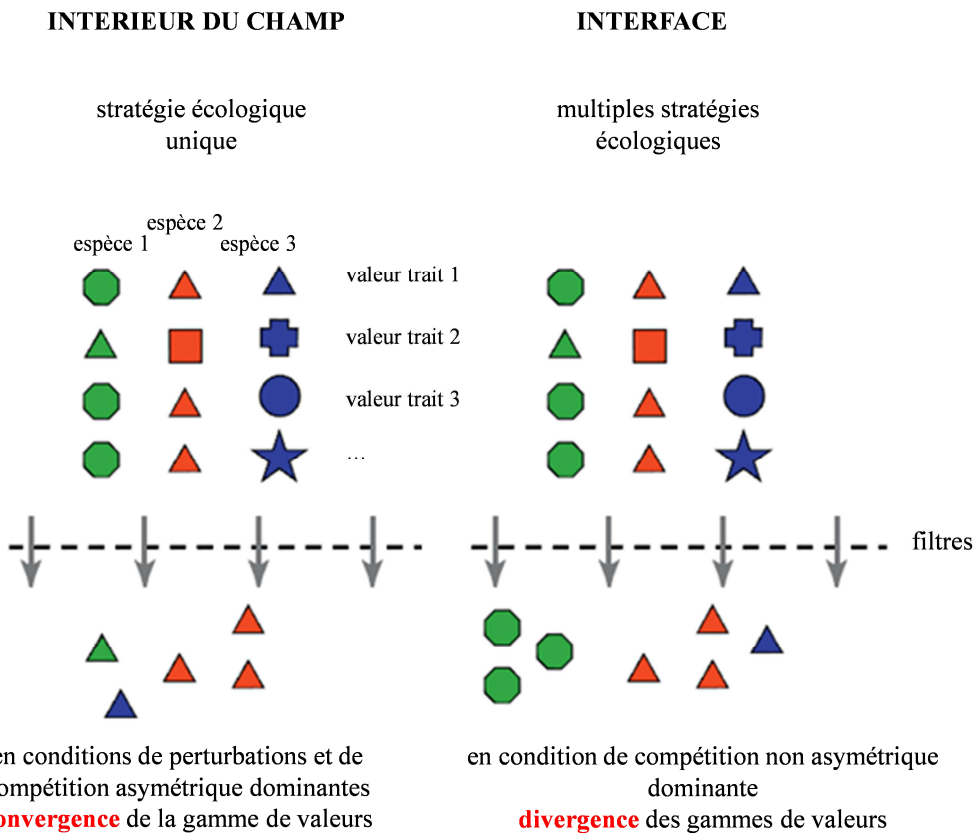


Figure 15: Principales hypothèses de l'influence du compartiment sur les stratégies écologiques observées. Supposant l'existence de filtres distincts entre compartiments, nous suggérons que les conditions environnementales des compartiments intérieurs du champ cultivé contraignent les espèces à une stratégie écologique unique, tandis que la réduction des perturbations et de la compétition asymétrique pour la ressource lumineuse favorisent le maintien de stratégies complémentaires en interface. Les filtres prédominant à l'intérieur du champ sont supposés être associés soit aux pratiques agricoles, telle que la pulvérisation herbicide, soit à la compétition avec la plante cultivée via notamment une compétition asymétrique pour la lumière. Ces deux types de filtres ont pour attendus une réduction du nombre de stratégies viables. En interface, l'influence réduite de ces filtres et l'influence possible d'une compétition inter-adventices pour d'autres ressources que la lumière devrait conduire au maintien de plusieurs stratégies de développement.

Ces postulats nous permettent de resituer les questions posées dans le cadre de l'étude de la coexistence des espèces. Nous postulons ainsi que dans chaque compartiment où les filtres abiotiques et une compétition asymétrique prédominent, c.à.d. les compartiments à l'intérieur du champ, une convergence des valeurs de traits caractérisant la distribution des différentes espèces devrait être observée autour d'une unique stratégie écologique viable, c.à.d. que les individus de différentes espèces devraient présenter une similarité fonctionnelle importante. Au contraire, dans les compartiments où une compétition non-asymétrique prédomine, c.à.d. l'interface, il est possible de postuler que des espèces présentant des niches fonctionnelles distinctes pourront se maintenir plus aisément, étant moins sujettes à entrer en compétition (Figure 15). Les conditions environnementales plus favorables de l'interface pourraient favoriser le maintien de plusieurs stratégies écologiques, expliquant ainsi pour partie son rôle de refuge pour la flore adventice la moins adaptée aux conditions environnementales caractérisant actuellement les parcelles agricoles.

Dans la suite de cette étude, nous nous sommes plus particulièrement intéressés à répondre à deux questions :

(1) La variabilité intraspécifique diffère-t-elle entre compartiments?

(2) L'interface est-elle fonctionnellement plus diversifiée?

3.2.2 *Approche méthodologique*

L'étude a été conduite dans la zone de Fénay, dominée par des grandes cultures, située à 10 km au sud de Dijon et représentant environ 950 ha de terres cultivées (Figure 16). La succession culturale dominante est peu diversifiée (type colza d'hiver – blé d'hiver – orge d'hiver avec dans certains cas une culture de printemps, majoritairement de l'orge de printemps). Afin de limiter le nombre de facteurs confondants, dont l'influence peut-être non négligeable sur les mesures de traits *in situ*, nous avons fait le choix de nous restreindre aux adventices observées dans quatre parcelles de blé d'hiver présentant des systèmes de cultures conventionnels associant une rotation similaire (colza d'hiver – blé d'hiver – orge d'hiver) et des itinéraires techniques relativement comparables. Nous avons également sélectionné des bordures adjacentes aux interfaces étudiées relativement comparables. La collecte des individus et les mesures *in situ* ont été restreintes à une période d'une dizaine de jours afin d'éviter de capter de trop importantes différences de phénologie entre individus pouvant modifier les valeurs des différents traits fonctionnels.

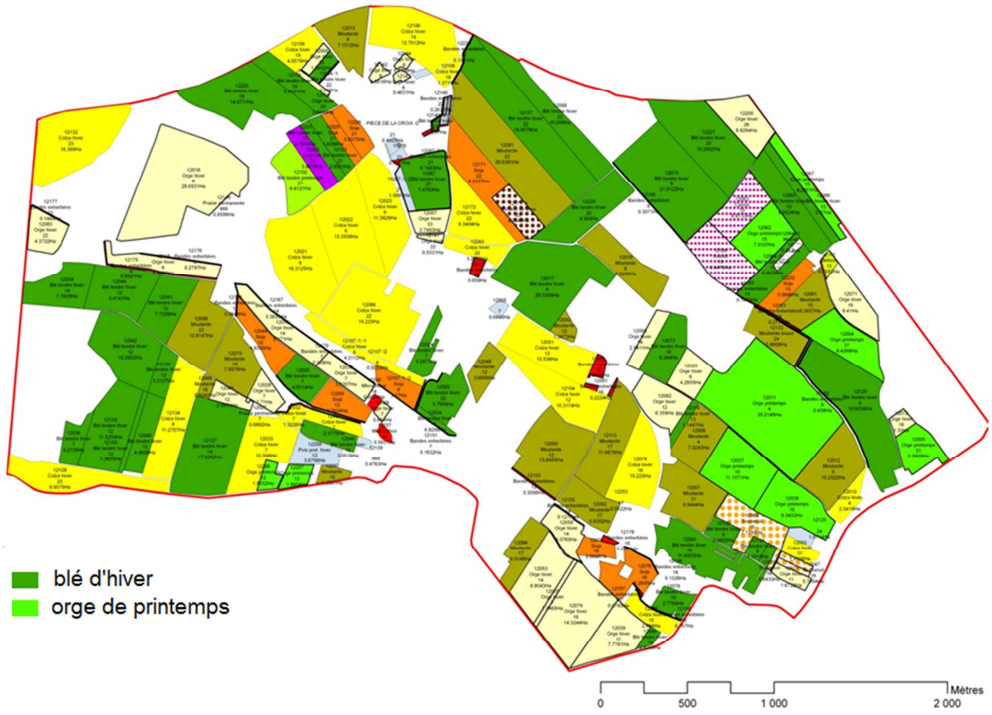


Figure 16: Cartographie de la zone d'étude de Fénay comptant durant l'année culturale 2011-2012 210 parcelles répartie sur 920ha.

3.2.2.1 Choix des traits

Trois traits ont été sélectionnés sur la base des réponses connues de ces traits aux pratiques agricoles (Tableau 1): la hauteur de la canopée, la surface spécifique foliaire (SSF) et la biomasse aérienne, mais également de la compétition potentielle pour la lumière, hauteur de canopée et SSF étant fortement influencée par cette ressource généralement limitante à l'intérieure du champ. Cette dernière est connue pour être largement corrélée à la production de graines chez de nombreuses

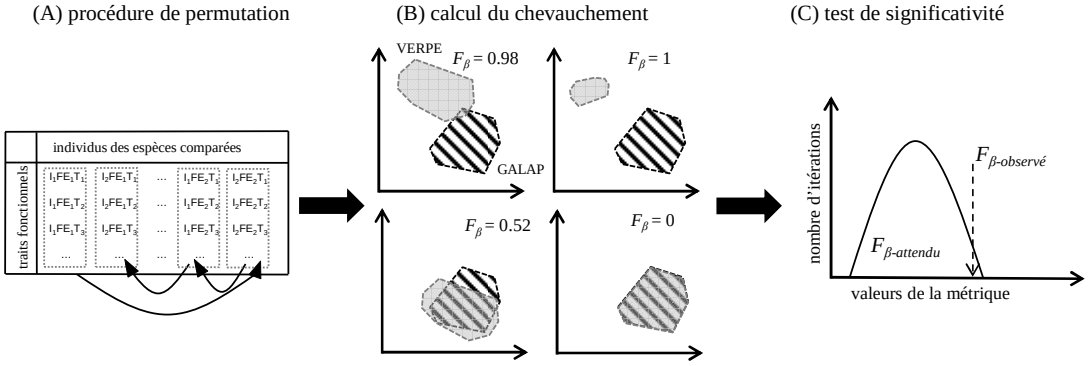
espèces adventices[37]. Le protocole détaillé des mesures est disponible dans Perronne et al. (2014) (Annexe D).

3.2.2.2 Choix des espèces

Compte tenu de la diversité taxonomique des espèces adventices, ainsi que de l'importance des périodes d'émergence des espèces dans la composition des communautés observées (Gunton et al. 2011, étude précédente), nous nous sommes restreint dans cette étude à sept espèces. Celles-ci se caractérisent par une période de floraison pour partie comparable, entre elles et avec le blé d'hiver. Six d'entre elles présentent une émergence automnale. *Veronica hederifolia* et *Veronica persica* se définissent comme des espèces à croissance rapide et continue, dont la production de graines peut survenir avant la pulvérisation herbicide (Figure 1). D'autres espèces présentent un cycle de développement plus proche de celui du blé d'hiver (*Galium aparine, Geranium dissectum, Papaver rhoeas, Viola arvensis* représentent des espèces 'mimétiques' de la culture). *Fallopia convolvulus*, quant à lui, se caractérise par une émergence principalement printanière, ainsi qu'un cycle de développement relativement court (Figure 1). Ces espèces sont reconnues comme étant des adventices fréquentes en blé d'hiver (Fried et al. 2007, Fried et al. 2014a), étant toutes capables de produire des graines au cours du cycle cultural (Wilson & Wright 1990). Elles sont par ailleurs observées dans les différents compartiments d'une parcelle agricole dans la zone d'étude (Fried et al. 2007).

3.2.2.3 Choix des approches statistiques

Afin de comparer les valeurs de traits fonctionnels observées entre compartiments, nous nous sommes basés sur : (i) une analyse en composantes principales (ACP) afin de détecter des stratégies écologiques distinctes entre compartiments pour chacune des espèces, (ii) un modèle linéaire mixte afin de quantifier l'influence du compartiment, de l'espèce et de l'interaction entre ces deux facteurs, (iii) une méthode de permutation associée à un calcul de similarité fonctionnelle uni-trait (chevauchement de deux distributions de traits sur la base d'une méthode de lissage) et multi-trait (indice *Fβ* proposé par Villéger et al. 2011) pour étudier (a) la variation interspécifique au sein d'un même compartiment et (b) la variation intraspécifique entre compartiments. Une illustration de la procédure (iii) est développée pour la comparaison de distributions multi-traits de deux espèces au sein d'un même compartiment, c.à.d. les comparaisons interspécifiques (Figure 17). Le détail des analyses statistiques des différents tests est développé dans Perronne et al. (2014) (Annexe D).



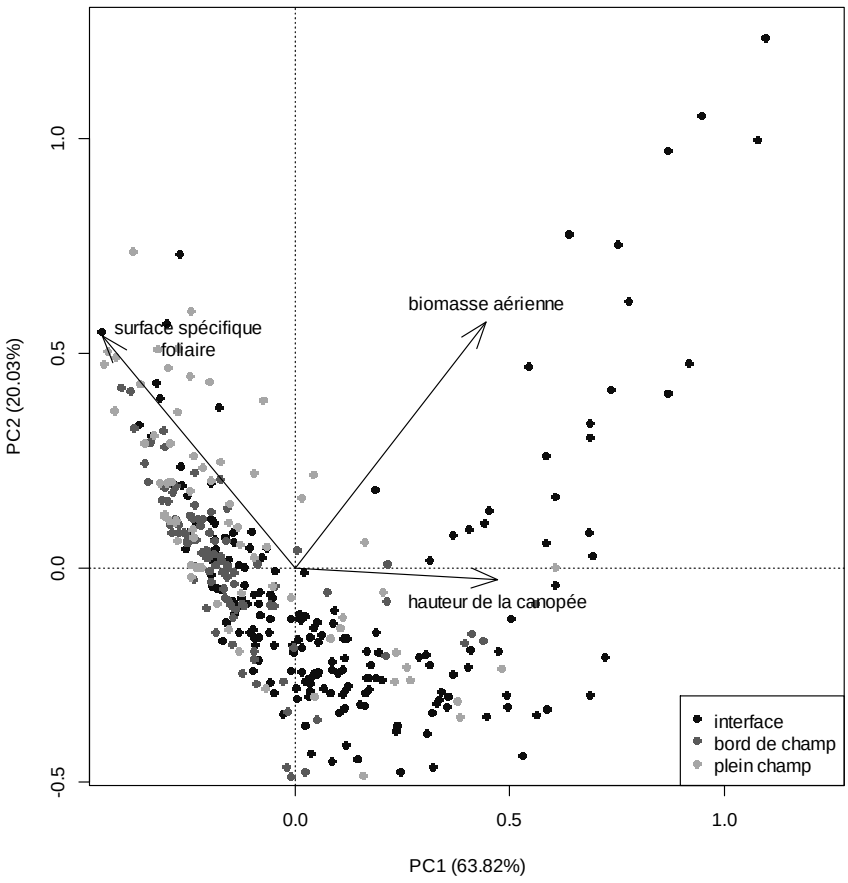
[37]Van Acker et al. 1997, Sultan 2001, Baumann et al. 2001, Lutman 2002, Brainard et al. 2005, Weiner et al. 2009a, Weiner et al. 2009b.

Figure 17: Représentation schématique du modèle de permutation comparant le chevauchement des distributions de valeurs de traits de deux espèces pour un ensemble de traits: (A) Les matrices 'traits x individus' sont standardisées (ici en une matrice contenant *Veronica persica* et *Galium aparine*) et permutées afin de rompre la relation entre valeurs de traits et identité botanique de l'individu collecté. (B) Pour chacune des 10 000 matrices générées aléatoirement, la métrique *Fβ* est calculée (Villéger et al. 2011). La dissimilarité fonctionnelle estimée est comprise entre zéro (chevauchement complet) et un (absence d'intersection). (C) Un test de significativité direct permet d'évaluer le résultat obtenu ($\alpha = 0.05$).

3.2.3 Résultats principaux et interprétations

3.2.3.1 Variabilité fonctionnelle entre espèces et compartiments

L'ACP a permis de mettre en évidence une opposition entre les individus à SSF élevée et les individus à hauteur de canopée élevée. La biomasse semble pour partie corrélée à la hauteur de canopée et apparait largement indépendante de la SSF (Figure 18). Les individus observés en interface diffèrent pour partie des individus collectés à l'intérieur du champ (Figure 18). On observe notamment une gamme de valeur de traits plus importante en interface, suggérant des combinaisons de valeurs non observées à l'intérieur du champ. Cependant, un nombre conséquent d'individus collectés en interface présentent également des valeurs de traits proches de ceux mesurés en champ, pour les espèces *Fallopia convolvulus* (POLCO), *Veronica hederifolia* (VERHE), *Veronica persica* (VERPE) et *Viola arvensis* (VIOAR).



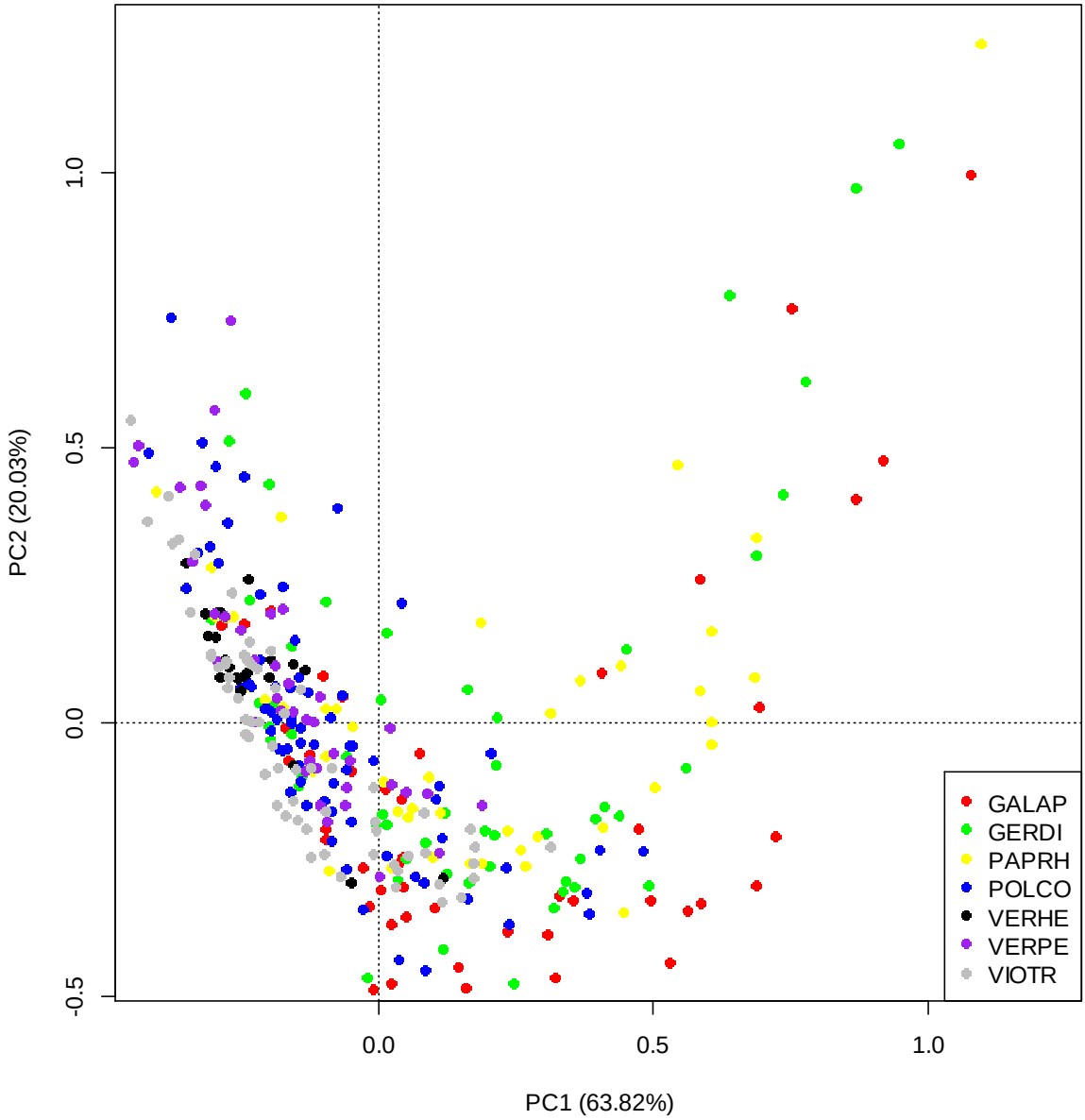


Figure 18: ACP standardisée de la variation de trois traits fonctionnels, considérant les sept espèces adventices échantillonnées. Chaque point représente les coordonnées d'un individu adventice sur les deux premiers axes de l'ACP. Les différents compartiments échantillonnés sont représentés par différents niveaux de gris (en bas à droite). Les différentes espèces échantillonées sont représentées sur une autre figure par des couleurs.

Le modèle linéaire mixte indique que les valeurs de traits fonctionnels observées dépendent à la fois de l'espèce et du compartiment, et qu'il existe une interaction significative 'espèces x compartiments' (Tableau 9). A titre d'exemple, les valeurs de traits des individus collectés en interface diffèrent toujours de ceux du bord de champ, pourtant distants d'un mètre uniquement. Si l'influence de l'espèce était attendue – compte tenu notamment des différences architecturales entre espèces sélectionnées –, l'influence du compartiment et de l'interaction 'espèces × compartiments' soulignent que les compartiments représentent des milieux aux conditions environnementales distinctes, permettant ainsi le maintien de stratégies écologiques différentes. L'ACP permet de distinguer plus spécifiquement deux stratégies fonctionnelles coexistant en interface, opposant des espèces à hauteur de canopée élevée à d'autres espèces présentant une SSF élevée (Figure 18). Une seule stratégie fonctionnelle se dégage pour les individus collectés à l'intérieur du champ.

Tableau 9: Modèle linéaire mixte analysant la variation des valeurs de traits fonctionnels de sept espèces adventices dans les trois compartiments du champ. Les tests post hoc de Tukey permettent d'étudier les différences par paires entre compartiments. Les traits ont subis des transformations √ (surface spécifique foliaire et hauteur de la canopée) ou log10 (biomasse aérienne) ont été appliquées afin de satisfaire les hypothèses d'homogénéité de la variance (test de Bartlett) et la normalité des résidus (test de Shapiro-Wilk). * p <0,05, ** p <0,01, *** p <0,001, ns, non significatif.

		surface spécifique foliaire		hauteur de la canopée		biomasse aérienne	
facteurs fixes (Type III)	*df*	χ^2	*p*-value	χ^2	*p*-value	χ^2	*p*-value
compartiments	2	118.058	***	54.250	***	190.350	***
espèces	6	68.378	***	170.002	***	68.629	***
compartiments × espèces	12	34.493	***	97.916	***	86.184	***
contrastes Tukey		Estimate	*p*-value	Estimate	*p*-value	Estimate	*p*-value
bord de champ – interface		0.036081	***	-1.4636	***	-1.8693	***
plein champ – interface		0.039621	***	-0.4669	0.0969ns	-1.2520	***
plein champ – bord de champ		0.003540	0.749ns	0.9967	***	0.6174	**

3.2.3.2 *Stratégies écologiques des espèces adventices dans chaque compartiment*

Nous avons effectué des comparaisons par paire de la distribution des valeurs de traits entre espèces à l'intérieur de chaque compartiment. Les espèces de l'interface se groupent selon deux stratégies écologiques relativement distinctes, et ce à la fois sur la base de l'approche multi-trait (indice *Fβ*) et sur la base d'une analyse séparée de la distribution de chacun des traits (Tableau 10a).

A l'opposé, Les espèces en bord de champ ne diffèrent généralement pas du point de vue de leurs distributions de traits, suggérant une stratégie écologique unique[38] (Tableau 10b).

Tableau 10a: Comparaisons interspécifiques de la distribution des traits des espèces au sein d'un même compartiment : l'interface. Pour l'étude trait par trait, la comparaison repose sur l'étude du chevauchement entre distribution de traits via un lissage basée sur l'estimation de probabilité de densité par noyau. Pour l'étude multi-traits (en bas), la part de chevauchement fonctionnel de deux enveloppes convexes dans l'espace multi-trait a été quantifiée à l'aide de *Fβ*. Les différences significatives de distributions entre espèces sont représentées en gras. Une correction séquentielle de Bonferroni-Holm a été appliquée du fait des multiples tests de comparaison par paires. Les abréviations se réfèrent aux codes EPPO, comme suit: *Galium aparine* (GALAP), *Geranium dissectum* (GERDI), *Papaver rhoeas* (PAPRH), *Fallopia convolvulus* (POLCO), *Veronica hederifolia* (VERHE), *Veronica persica* (VERPE) et *Viola arvensis* (VIOAR).

approche uni-trait

biomasse aérienne	GERDI	PAPRH	POLCO	VERPE	VIOTR
GALAP	0.803	0.858	**0.203**	**0.413**	**0.331**
GERDI		0.725	**0.195**	**0.412**	**0.323**
PAPRH			**0.195**	**0.404**	**0.321**
POLCO				0.515	0.665
VERPE					0.771

surface spécifique foliaire	GERDI	PAPRH	POLCO	VERPE	VIOTR

[38] On notera cependant un cas particulier, *Veronica hederifolia*, qui présente une hauteur toujours plus faible que les autres espèces observées en champ. Ceci est davantage dû à l'architecture rampante de cette espèce qu'à une stratégie de réponse aux conditions environnementales locales du champ cultivé.

GALAP	0.746	0.758	**0.558**	**0.338**	**0.497**
GERDI		0.734	**0.517**	**0.267**	**0.516**
PAPRH			0.725	**0.514**	0.732
POLCO				0.735	0.737
VERPE					**0.651**

hauteur de canopée	GERDI	PAPRH	POLCO	VERPE	VIOTR
GALAP	0.715	0.744	**0.423**	**0.343**	**0.509**
GERDI		0.921	**0.454**	**0.386**	**0.614**
PAPRH			**0.467**	**0.403**	**0.623**
POLCO				0.851	0.689
VERPE					0.659

approche multi-traits

1 - *Fβ*	GERDI	PAPRH	POLCO	VERPE	VIOTR
GALAP	0.157	0.219	**0.032**	**0.022**	**0.032**
GERDI		0.221	**0.019**	**0.012**	**0.014**
PAPRH			**0.019**	**0.058**	**0.033**
POLCO				**0.074**	0.279
VERPE					0.153

Tableau 10b: Comparaisons interspécifiques de la distribution des traits des espèces au sein d'un même compartiment : le bord de champ. Les détails sur les méthodes de calcul et les sigles employés sont décrits dans la légende du Tableau 10a.

approche uni-trait

biomasse aérienne	GERDI	PAPRH	POLCO	VERHE	VIOTR
GALAP	0.516	0.573	0.576	0.340	0.709
GERDI		**0.207**	0.531	0.627	0.380
PAPRH			0.413	**0.099**	0.663
POLCO				0.321	0.672
VERHE					**0.213**

surface spécifique foliaire	GERDI	PAPRH	POLCO	VERHE	VIOTR
GALAP	0.686	0.499	**0.355**	**0.286**	0.546
GERDI		0.671	0.581	0.455	0.815
PAPRH			0.478	0.363	0.737
POLCO				0.521	0.622
VERHE					0.505

hauteur de canopée	GERDI	PAPRH	POLCO	VERHE	VIOTR
GALAP	0.633	0.726	0.801	**0.106**	0.661
GERDI		0.427	0.633	**0.201**	0.617
PAPRH			0.642	**0.049**	0.580
POLCO				**0.101**	0.647
VERHE					0.419

approche multi-traits

1 - *Fβ*	GERDI	PAPRH	POLCO	VERHE	VIOTR
GALAP	0.303	**0.003**	0.031	**0**	0.026
GERDI		**0.002**	0.024	**0**	**0.015**
PAPRH			0.026	**0**	0.073
POLCO				**0**	0.21
VERHE					**0**

Associé aux analyses précédentes, l'étude du chevauchement des distributions de traits nous a permis d'identifier une unique stratégie à l'intérieur du champ cultivé, tandis que deux stratégies coexistent en interface. A l'intérieur du champ, la SSF élevée résulte probablement de l'influence de l'ombrage sous couvert de la canopée (Brainard et al. 2005, Storkey 2005) qui, en association avec des plantes de petites tailles, suggère une stratégie de tolérance à l'ombrage (Valladeres & Niinemets 2008). La SSF élevée peut cependant également être reliée à une vitesse relative de croissance élevée, une caractéristique importante pour les plantes se maintenant dans des environnements fréquemment perturbés (Gaba et al. 2014b). En interface, en plus de cette stratégie de tolérance à l'ombrage, une stratégie d'évitement de l'ombrage est également observée pour certaines espèces (Franklin & Whitelam 2005). Celle-ci se traduit par un investissement dans les tissus de support entrainant une hauteur plus élevée et une accumulation plus importante de biomasse, qui s'accompagne généralement d'une réduction de la valeur de la SSF des individus. Cette stratégie d'évitement de l'ombrage a été observée en interface pour *Galium aparine* (GALAP), *Geranium dissectum* (GERDI) et *Papaver rhoeas* (PAPRH). Ces mêmes espèces présentent une stratégie de tolérance à l'ombrage à l'intérieur du champ. La coexistence de ces deux stratégies d'acquisition de la ressource lumineuse en interface suggère la prédominance d'une compétition non-asymétrique, principalement observée entre adventices (Schwinning 1996), tandis que l'unique stratégie de tolérance à l'ombrage en champ semble davantage constituer une réponse asymétrique à la ressource lumineuse et aux perturbations fréquentes (Figure 15).

3.2.3.3 Variabilité intraspécifique des espèces adventices entre compartiments

L'approche multi-traits a permis de mettre en évidence des différences significatives de distributions de valeurs de traits pour l'ensemble des espèces. Cette tendance, quoique plus faible, est également observée lorsque l'analyse est effectuée pour chaque trait séparément (Tableau 11). Quel que soit l'espèce, la biomasse produite est toujours plus élevée en interface, comparée au bord de champ. Les espèces sont par ailleurs plus hautes en interface, et présentent une SSF plus faible qu'observée dans les compartiments intérieurs du champ.

Cette analyse souligne l'importance de la variabilité intraspécifique des adventices entre compartiments d'un champ. Bien qu'il existe d'importantes différences de conditions environnementales entre compartiments d'un champ, suggérant que cette variabilité intraspécifique puisse être causée plus probablement par de la plasticité phénotypique, nous ne pouvons cependant pas exclure l'existence d'une variabilité génétique.

Tableau 11: Comparaisons intraspécifiques de la distribution des traits de chaque espèce entre différents compartiments. Les abréviations des compartiments correspondent à IF: interface, BC: bord de champ, PC: plein champ. Les détails sur les méthodes de calcul et les sigles employés sont décrits dans la légende du Tableau 10a.

approche uni-trait

biomasse	IF - BC	IF - PC	BC - PC
GALAP	**0.217**		
GERDI	**0.264**	**0.181**	0.546
PAPRH	**0.051**	0.424	
POLCO	**0.314**	0.673	**0.285**
VERPE	**0.029**	**0.054**	0.761
VIOTR	**0.199**	**0.298**	

surface spécifique foliaire	IF - BC	IF - PC	BC - PC
GALAP	0.803		
GERDI	0.635	**0.062**	**0.382**
PAPRH	**0.379**	0.711	
POLCO	**0.218**	**0.422**	**0.301**
VERPE	**0.122**	**0.214**	0.558
VIOTR	**0.358**	**0.444**	

hauteur de canopée	IF - BC	IF - PC	BC - PC
GALAP	**0.407**		
GERDI	**0.307**	0.639	**0.424**
PAPRH	**0.199**	0.742	
POLCO	**0.434**	0.551	**0.234**
VERPE	0.621	0.500	0.550
VIOTR	**0.286**	**0.073**	

approche multi-traits

1 - $F\beta$	IF - BC	IF - PC	BC - PC
GALAP	**0.008**		
GERDI	**0**	**0**	**0**
PAPRH	**0.001**	**0**	
POLCO	**0.001**	**0.003**	**0**
VERPE	**0**	**0**	**0.001**
VIOTR	**0.014**	**0**	

3.2.4 Apports de l'étude

Cette étude confirme tout d'abord l'importante variabilité intraspécifique observée en champ cultivé chez d'autres espèces adventices (Peters 1985, McCanny & Cavers 1988, Hettwer & Gerowitt 2004, Hawes et al. 2005, Storkey 2005). Elle permet surtout d'apporter quelques éléments de réponses à l'observation de Fried et al. (2009a) suggérant que l'interface jouerait un rôle de refuge pour la flore adventice.

3.2.4.1 L'interface : une zone refuge pour les adventices

L'étude permet de confirmer les conclusions de Fried et al. (2009a), suggérant que l'interface des parcelles agricoles constituerait un refuge pour les espèces adventices. La production de biomasse aérienne y est nettement plus importante pour les sept espèces étudiées, bien que certaines soient considérées comme plus spécifiques du plein champ – *Viola arvensis* – ou du bord de champ – *Veronica hederifolia* sur la base du nombre d'individus observés et de leur occurrence (Fried et al. 2007). Ceci suggère à la fois l'existence de conditions environnementales plus propices au développement d'individus, ainsi qu'une plus grande capacité à produire des graines qu'en champ. Parmi les hypothèses soulevées par Fried et al. (2009a), l'existence d'une plus faible compétition pour la lumière, associée à des perturbations potentiellement réduites en intensité pourraient expliquer l'existence de deux stratégies de développement distinctes coexistant en interface, résultant d'un partitionnement des ressources, notamment de la ressource lumineuse. Par ailleurs, la fertilisation azotée, plus élevée en champ, pourrait promouvoir une hauteur et une production de biomasse plus élevée. Ce partitionnement des ressources lumineuses – et potentiellement azotées – permettrait ainsi la coexistence sur le long terme d'un plus grand nombre d'espèces aux capacités de développement largement restreintes en plein champ, notamment due à l'importance de la compétition avec la culture et de la fréquence des perturbations. Par ailleurs, bien que n'ayant semble-t-il jamais été étudiée dans ce compartiment, l'existence d'une banque de graines plus importante en interface qu'en plein champ apparait plausible du fait d'un environnement plus favorable à la constitution de celle-ci et de biomasse individuelle plus élevées. Enfin, les différences fonctionnelles observées entre interface et champ pourraient également s'expliquer par une différence de phénologie.

3.2.4.2 L'interface : une source pour la reconstitution de la banque de graines de la parcelle ?

Bien qu'importante pour la conservation des espèces adventices en déclin (Fried et al. 2009a), l'interface constitue, en France, le compartiment directement en contact avec la parcelle agricole. Ainsi l'interface est-elle parfois considérée comme une voie d'entrée potentielle des espèces adventices se maintenant dans la bordure adjacente au sein de la parcelle agricole. Il serait possible de postuler que l'importante production de graines de certaines espèces dans ces conditions de développement plus favorables pourrait laisser craindre que l'interface joue un rôle de 'source' de propagules, réalimentant le stock semencier de la parcelle adjacente. Cependant, les rares études s'étant intéressées à la dispersion des graines adventices produites dans les milieux adjacents – c.à.d. dans des bandes enherbées et bordures herbacées – ont montré une faible capacité des espèces à se déplacer jusqu'à l'intérieur de la parcelle agricole (Hume & Archibold 1986, Rew et al. 1996) et une difficulté de se maintenir et de s'adapter aux conditions changeantes de la parcelle (Theaker et al. 1995) malgré parfois un important apport de graines via la bordure adjacente. De plus, même à l'intérieur de la parcelle, le déplacement des graines sans intervention des engins agricoles est fréquemment très restreint, c.a.d. de l'ordre du mètre (ex. Blanco-Moreno et al. 2004), la majorité des espèces adventices étant barochores (Benvenuti 2007). Aussi, à l'exception des espèces anémochores (Blumenthal & Jordan 2001), la plupart des adventices apparaissent surtout déplacées au cours des interventions techniques, durant le cycle cultural et plus particulièrement à la récolte et durant le

labour consécutif à celle-ci[39]. C'est à cette période que le risque de reconstitution du stock semencier du plein champ via l'interface pourrait s'avérer le plus fort. Cependant, l'étude de cette dynamique potentielle 'source-puits' – supposant l'interface comme une source et l'intérieur du champ comme un puits – est complexe, et certaines études suggère que, dans certains systèmes de culture spécifiques (ex. Heijting et al. 2009), les bords de champ sont potentiellement alimentés par les graines produites dans le plein champ, notamment lors d'un travail du sol succédant la moisson.

3.2.5 Perspectives

L'étude actuelle s'est largement restreinte à des espèces à émergence automnale. L'étude d'autres espèces, sélectionnées sur la base de cycles de développement distincts du blé pourrait cependant s'avérer également instructive (Figure 1). En postulant qu'il existerait une compétition asymétrique en interface vis-à-vis de la flore adventice déjà implantée, c.à.d. les espèces à émergence automnale, ces espèces printanières présenteraient-elles la même stratégie écologique en interface et à l'intérieur du champ ? L'étude actuelle s'est par ailleurs limitée à des parcelles semées en blé d'hiver, qui, à l'instar des autres céréales, constitue un compétiteur fort pour la flore adventice. Il est possible de s'interroger sur le patron qu'il serait possible d'observer entre compartiments d'un champ de colza ou de pois de printemps ? Enfin, la mesure directe de la disponibilité en ressources constituerait un important complément à l'approche actuelle, ne permettant pas de distinguer l'influence des processsus de compétition de l'influence des pratiques.

Les différentes espèces étudiées se caractérisaient par une importante variabilité intraspécifique. Cette variabilité est reconnue comme pouvant provenir de la plasticité phénotypique ou de la variabilité génétique, ainsi que de leurs interactions (Albert et al. 2011). Compte tenu de la faible distance spatiale entre les individus collectés, ainsi que des importantes différences de conditions environnementales caractérisant les compartiments, il nous est apparu plus probable d'interpréter l'importante variabilité observée en termes de plasticité phénotypique (voir cependant l'Annexe D pour une interprétation plus précise). Précédemment, celle-ci avait été mise en évidence chez certaines espèces adventices (Sultan 2001, Griffith & Sultan 2012), bien qu'une importante variabilité génétique soit également connue chez ces dernières en parcelle agricole (Leiss & Müller-Schärer 2001, Hettwer & Gerowitt 2004). Afin de savoir si les plantes observées depuis la bordure jusqu'au milieu du champ constituent une seule population génétiquement homogène, il apparait nécessaire de mieux comprendre la dispersion des graines adventices des zones adjacentes jusqu'en champ, une approche de séquençage de marqueurs microsatellites, déjà utilisée dans le cadre de l'étude de la dispersion de certaines adventices en bord de route, à courtes et longues distances, pourrait être réalisée (ex. Barnaud et al. 2013). Cette méthode pourrait être complétée d'une analyse de la dispersion directe ('tracking') en parcelle agricole. A notre connaissance, très peu d'espèces ont pour l'instant fait l'objet de ce type d'étude (ex. Theaker et al. 1995).

L'importante variabilité intraspécifique mise en évidence chez l'ensemble des espèces étudiées suggère une influence des conditions locales sur les valeurs de traits observées. Compte tenu des conditions environnementales plus favorables au développement des espèces adventices, l'interface semble permettre la coexistence de stratégies écologiques complémentaires, pouvant justifier son rôle comme refuge pour certaines espèces adventices disparues du plein champ.

[39] McCanny & Cavers 1988, Blanco-Moreno et al. 2004, Steinmann & Klingebiel 2004, Shirtliffe & Entz 2005, Heijting et al. 2009, Andujar et al. 2012.

4 CHAPITRE III

Dans ce Chapitre, nous nous intéresserons aux réponses des plantes adventices à la compétition avec la plante cultivée. Les données ont été obtenues sur la base d'une approche semi-expérimentale nous permettant de contrôler certains facteurs influençant la compétition en parcelle agricole. Ce Chapitre repose sur une expérimentation menée en 2013 au sein du LTER 'Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre' (Poitou-Charentes). Les articles associés sont actuellement en cours de préparation.

4.1 Etat de l'art

4.1.1 Une définition de la compétition[40]

Nous considérerons que la compétition peut-être définie comme un processus dynamique supposant une interaction – ou un ensemble d'interactions – inter-individuelle(s) ayant pour conséquence(s) de limiter le développement optimal d'un individu *cible* en réduisant la disponibilité d'une (ou plusieurs) ressource(s) – de manière directe ou indirecte –, jusqu'à rendre au moins une de ces ressources limitante pour le développement de l'individu *cible*.

Cette définition suppose tout d'abord que plusieurs individus entrent en interactions pour une même ressource, et que la demande pour cette ressource soit plus élevée que sa disponibilité. Cette indisponibilité induit une limitation du développement nécessitant d'être quantifiée sur la base de certaines caractéristiques propres à l'individu. Ces caractéristiques correspondent à des estimations indirectes de l'influence de la compétition, telles la biomasse individuelle produite, la fécondité et la survie et constituent les composantes de la valeur sélective d'un individu (Aarsen & Keogh 2002). Cette définition inclut par ailleurs le caractère dynamique du processus de compétition, c.à.d. l'influence de la limitation de la ressource considérée au cours du cycle de développement de la plante (Trinder et al. 2013). Cette définition intègre enfin à la fois (i) l'utilisation directe des ressources par les individus voisins, utilisation réduisant la disponibilité de la ressource pour l'individu *cible*, (ii) mais prend également en compte les effets indirects de la limitation de la disponibilité de la ressource via des mécanismes d'interférences, tel le rejet d'exsudats racinaires aux propriétés allélopathiques par les plantes voisines qui inhibent partiellement la capacité de l'individu *cible* à acquérir la ressource.

La définition précédente souligne la complexité du processus de compétition, reposant sur des interactions inter-individuelles agissant au cours du temps sur la disponibilité de multiples ressources pouvant s'acquérir sur la base de mécanismes distincts (Craine & Dybzinski 2013). Ces ressources peuvent par ailleurs être limitantes à différentes périodes du cycle de développement de la plante, ou durant une même période (Trinder et al. 2013). Enfin, Weiner (1990) a souligné que la compétition pouvait être de forme (i) symétrique – supposant un partage équitable des ressources – ou (ii) asymétrique – représentant alors un partage inégal des ressources.

[40] Il est à noter que la définition de compétition est toujours en débat en écologie. La définition proposée ici n'est donc qu'une définition dont certains points pourraient paraitre trop restrictifs dans d'autres milieux ou pour d'autres organismes.

4.1.2 Les stratégies de réponse des adventices à la compétition[41]

De nombreuses réponses fonctionnelles des individus à la compétition ont été distinguées, pouvant être classées en deux grandes stratégies d'évitement et de tolérance à la compétition. Les mécanismes à l'origine de l'évitement et de la tolérance varient selon la ressource considérée (ex. partitionnement lumineux, utilisation complémentaire de différentes formes d'une même ressource), mais également d'un point de vue spatial (ex. partitionnement spatial des systèmes racinaires, Fargione & Tilman 2005, voir également Amarasekare 2003) et temporel (Chesson 2000, voir également Adler et al. 2013).

4.1.2.1 Ressource lumineuse

Une majorité d'étude s'accordent sur le fait que la lumière constitue, dans les systèmes de culture conventionnels, la principale ressource limitant le développement des individus adventices (Holt 1995). Cette limitation repose notamment sur l'existence d'un *effet de priorité inhibiteur* de la plante cultivée sur les individus de la flore adventice présentant une émergence plus tardive. En effet, les individus de la plante cultivée et de la flore adventice rentrent en compétition pour cette même ressource dont l'acquisition est asymétrique et unidirectionnelle. Ayant émergé et occupé l'espace en premier – et présentant par ailleurs un semis dense et homogène –, les feuilles de la plante cultivée constituent alors la strate haute de la canopée, interceptant la majorité de la lumière disponible sur cet espace donné (Seifert et al. 2014).

Deux stratégies de réponses de la flore adventice sont connues en cas de compétition pour la ressource lumineuse avec la culture: (i) un évitement de l'ombrage, passant par un développement en hauteur permettant, à terme, de surplomber la canopée de la culture, également nommé *overtopping strategy* (McLachlan et al. 1993) ou (ii) une tolérance à l'ombrage, passant par un développement sous couvert de la culture, cherchant à maximiser l'interception de photon pour un même investissement de biomasse aérienne (Storkey 2005).

Ces deux stratégies se traduisent par des réponses fonctionnelles distinctes.

Les espèces présentant une architecture à port érigé leur permettant d'éviter la compétition lumineuse et de déployer leurs feuilles dans la strate haute de la canopée, telles *Avena fatua* (Cudney et al. 1991, McLachlan et al. 1993) ou *Datura stramonium* (Cavero et al. 1999), se caractérisent généralement par une hauteur élevée et une valeur de surface spécifique foliaire (SSF) relativement faible (Cavero et al. 1999, Storkey 2005), ainsi qu'un investissement plus important en tissu de support, c.à.d. une proportion de masse foliaire (PMF) plus faible (Brainard et al. 2005). Chez les plantes, les tiges étant généralement moins riches en azote (Lemaire et al. 1992), ces individus devraient par ailleurs présenter une concentration en azote de la partie aérienne plus faible.

Les espèces ne pouvant surplomber la canopée de la plante cultivée, du fait d'une architecture rampante, telle *Stellaria media*, présentent, quant à elle, une stratégie de tolérance à l'ombrage se traduisant généralement par une SSF plus élevée. Les plantes allouent une plus large part de leur biomasse aux tissus foliaires afin d'augmenter leur surface d'interception lumineuse, présentant ainsi par ailleurs une PMF généralement plus élevée (Hirose & Werger 1995).

[41] Plusieurs modèles ont été proposés pour caractériser les stratégies de réponse des plantes à la compétition, le plus connu étant celui proposé par Grime (1977) et détaillé par Grime (1994). Cependant, la flore adventice, dominée par des espèces thérophytes à développement rapide, s'avère présenter une large part d'espèces rudérales ou partiellement rudéréales (Gaba et al. 2014b).

4.1.2.2 Azote

La disponibilité en azote constitue également un facteur important en parcelle agricole. La plupart des espèces adventices sont ainsi connues pour produire une biomasse significativement plus importante lorsque de fortes quantités d'azote sont disponibles, à la fois en absence de culture (Blackshaw et al. 2003) et en présence de celle-ci (Blackshaw et al. 2005). De nombreuses espèces adventices présentent par ailleurs un gain de biomasse proportionnellement plus important que celui observé chez la plante cultivée en cas d'augmentation du niveau de fertilisation (Blackshaw et al. 2003), apparaissant ainsi plus efficientes dans l'utilisation de l'azote disponible que certaines plantes de grandes cultures telles les céréales.

Une compétition pour l'azote, réduisant sa disponibilité pour les individus adventices, se traduit par une réduction de la hauteur de canopée et de la SSF si cette ressource s'avère limitante (ex. Mahoney & Swanton 2008). La concentration en azote de la partie aérienne des plantes augmente avec l'azote disponible en absence de culture (Blackshaw et al. 2003) et en sa présence (Blackshaw et al. 2005)[42].

La fertilisation influence par ailleurs les capacités de la plante cultivée à intercepter la lumière. En cas de fertilisation réduite, la ressource lumineuse, moins interceptée par le couvert de la culture, apparait ainsi plus disponible pour les plantes adventices (Seifert et al. 2014).

Chez les plantes, une faible disponibilité en ressource lumineuse peut réduire la demande en azote de la plante (Harbur & Owen 2004).

L'azote constitue ainsi une ressource importante permettant de mieux rendre compte du développement des plantes adventices, compte tenu de ses effets indirects sur la disponibilité en ressource lumineuse.

4.1.3 Les réponses phénologiques des adventices à la compétition

Le développement des individus adventices est conditionné par un grand nombre de filtres abiotiques – au premier rang desquels le désherbage chimique – et biotiques – notamment associé à la dynamique de fermeture du couvert et à la compétition pour la lumière qui en découle.

L'application herbicide est connue pour modifier la structure phénologique des communautés, en favorisant notamment les individus présentant des périodes d'émergence leur permettant d'éviter la pulvérisation herbicide (Scursoni et al. 2007, Bagavathiannan & Norsworthy 2012) ou une dynamique de développement rapide (Blair et al. 1999).

La réponse phénologique à une compétition pour la ressource lumineuse avec la plante cultivée est plus difficile à prévoir. Si la réduction de la ressource lumineuse est connue pour modifier le développement des individus adventices de nombreuses manières[43], elle modifie davantage la performance individuelle que la vitesse de développement elle-même de l'individu[44]. En effet, la

[42] Pour plusieurs espèces adventices, Berger et al. (2007) n'ont cependant pas mis en évidence de modification de la PMF en fonction de l'azote disponible.

[43] En cas de réduction de la ressource lumineuse, il a notamment été mis en évidence: (i) une réduction des capacités de germination des espèces (Norsworthy 2004, Kruk et al. 2006, Jha & Norsworthy 2009, Batlla & Benech-Arnold 2014), (ii) une réduction des capacités de développement des plantules, (iii) une plus importante mortalité des plantules (Hautier et al. 2009), (iv) une réduction de la vitesse d'apparition des feuilles (McLachlan et al. 1993, Rajcan et al. 2002, Mahoney & Swanton 2008, Liu et al. 2009), (v) une réduction des capacités reproductives de la plante (Roché et al. 1994, Chauvel et al. 2005) et (vi) un décalage de l'initiation de la floraison (McLachlan et al. 1995)

[44] c.à.d. la vitesse de passage d'une phénophase à l'autre à l'échelle individuelle.

réduction de la ressource lumineuse sous couvert de canopée peut être décomposée en: (i) une réduction de la densité du flux de photon disponible (PPFD), c.à.d. la quantité de ressource et (ii) une réduction du ratio rouge (655 à 665 nm) – infra-rouge (725 à 735 nm, R:FR), c.à.d. la qualité de la ressource, ces deux composantes ralentissant et accélèrant respectivement le développement de l'individu (ex. Rajcan et al. 2002, voir Ballaré & Casal 2000 pour plus de détails).

4.2 Méthodes: apports d'une approche semi-expérimentale

4.2.1 Design expérimental

Dans le but d'étudier la réponse des plantes adventices à la compétition, nous avons bénéficié d'un design semi-expérimental mis en place dans différentes parcelles agricoles, dans le cadre des projets ESTRA-2 et AGROBIOSE. Dans chaque parcelle, trois facteurs ont été manipulés suivant un plan factoriel complet : la pulvérisation herbicide (application ou non), la ressource azotée (apports ou non) et la présence de la culture (semis ou non) (Figure 19). Ce design expérimental nous a permis de poser des hypothèses sur la réponse de plantes adventices à des conditions environnementales a priori distinctes.

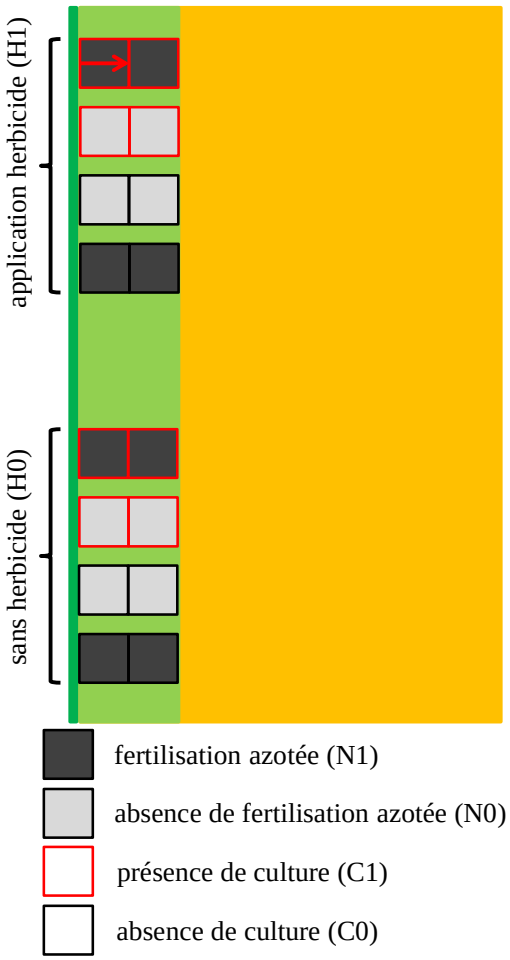


Figure 19: Représentation schématique du design expérimental mise en place dans chaque parcelle. La flèche rouge représente le transect d'échantillonnage des individus dans le cadre du protocole de suivi phénologique (4.2.5).

Seize parcelles agricoles semées en céréales d'hiver – dont quatorze en blé d'hiver – ont été sélectionnées au sein du LTER 'Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre'. Ces parcelles se caractérisent par une large gamme de pratiques, allant de systèmes de culture conventionnels à des systèmes de culture en agriculture biologique.

Pour chaque traitement, c.à.d. une combinaison unique des trois facteurs, deux quadrats de 1m × 1m ont été étudiés, l'un positionné à la limite du champ et l'autre à 1 mètre de distance de l'interface afin de s'assurer d'un nombre suffisant d'individus adventices (Figure 19). Huit traitements ont été appliqués, caractérisés par l'application ou non de la pulvérisation herbicide (H1 et H0, respectivement), d'un apport en fertilisant ou non (N1 et N0, respectivement) et du semis ou non de la plante cultivée (C1 et C0, respectivement).

4.2.2 Estimation des paramètres à l'échelle d'un quadrat

4.2.2.1 Production de biomasse à l'échelle des quadrats d'étude

Les productions de biomasse de l'ensemble des adventices et de la plante cultivée ont été mesurées dans un seul quadrat de 0.6 x 0.6 m dans chacun des traitements à floraison du blé.

4.2.2.2 Interception lumineuse

Des mesures d'interception lumineuse ont été conduites à quatre périodes du cycle cultural à l'aide d'un Sunscan (SS1-COM, Delta-T Device Ltd, Cambridge, United Kingdom), allant de la période de tallage à la floraison du blé. Une mesure a été réalisée environ toutes les trois semaines afin d'estimer la dynamique de fermeture du couvert végétal. Pour ce faire, nous avons tout d'abord estimé la part d'interception lumineuse à chaque date: $TPAR = 1 - (PPFD_{sol}/PPFD_{canopée})$, avec $PPFD_{sol}$ correspondant à la densité du flux de photon ayant atteint la surface du sol et $PPFD_{canopée}$ la densité du flux de photon mesuré au-dessus de la canopée. A l'aide d'un modèle logistique, nous avons par la suite estimé l'interception lumineuse cumulée au cours de la période d'étude, c.à.d. de la date d'émergence à la période d'échantillonnage, le $TPAR_{cumulé}$. L'utilisation des modèles logistiques est fréquente afin d'estimer l'interception lumineuse (ex. Baumann et al. 2001, voir Goudriaan & Monteith 1990 pour plus de précisions).

4.2.3 Choix des traits morphologiques

Dans cinq parcelles, dans les traitements n'ayant pas subi d'application herbicides, nous avons mesurés les traits de réponse à la compétition pour l'azote et pour la lumière. Nous nous sommes concentrés sur les traits de réponse pour ces deux ressources potentiellement limitantes, à savoir la hauteur de canopée, la surface spécifique foliaire (SSF), la proportion de masse foliaire (PMF) et la concentration en azote de la partie aérienne. La hauteur de canopée est liée à la capacité de compétition pour la lumière avec les plantes voisines (Cudney et al. 1991, McLachlan et al. 1993, Brainard et al. 2005). La surface spécifique foliaire est considérée comme un substitut de l'efficience d'utilisation de la lumière dépendant de la position des adventices comparée à la canopée du blé (Brainard et al. 2005, Storkey 2005). Ces deux traits sont également connus pour répondre à la disponibilité en azote de manière directe (Poorter et al. 2012) et indirecte, en réponse à une augmentation de l'ombrage par la culture (Weiner 1990). La proportion de masse foliaire est également connue pour répondre à la fois à l'ombrage et à la limitation en azote (Brainard et al. 2005,

Poorter et al. 2012). Finalement, la concentration en azote de la partie aérienne est corrélée positivement avec le niveau d'azote, en absence et en présence de compétiteur (Blackshaw et al. 2003, Blackshaw et al. 2005).

4.2.4 Protocole de mesure des traits morphologiques

Les mesures ont été effectuées entre fin mai et début juin, sur une durée de deux semaines, en début de floraison du blé d'hiver, c.à.d. au stade phénologique 60 suivant Zadoks et al. (1974). L'échantillonnage a été effectué sur un seul quadrat de 0.6 × 0.6 m dans chaque traitement de chaque parcelle, à 1 mètre de distance de l'interface. Ce quadrat a par ailleurs fait l'objet d'une estimation de sa biomasse totale (4.2.2.1). Jusqu'à 20 adventices et 5 plantes cultivées ont été choisies au hasard dans chaque quadrat. Pour chaque plante, la hauteur de canopée a été mesurée in situ et le stade phénologique a été relevé afin de différencier par la suite les individus encore en croissance végétative de ceux ayant débuté leur floraison, voire leur grenaison. Chaque individu a été stocké dans un sac plastique hermétique contenant des serviettes humides pour prévenir le flétrissement. En laboratoire, les feuilles et les tiges ont été différenciées. La surface foliaire totale a été mesurée à l'aide d'un scanner puis calculée à l'aide du logiciel d'analyse d'images, ImageJ (Rasband 2008). Les pétioles ont été retirés avant la mesure en raison d'une importante fraction de biomasse associée au pétiole chez quelques espèces adventices (principalement *Convolvulus arvensis* et *Fallopia convolvulus*). Les biomasses foliaire et totale ont été mesurées après séchage à l'étuve à 80°C pendant deux jours. La concentration en azote de la partie aérienne des plantes a été analysée à l'aide d'un analyseur d'éléments. Sur la base de ces mesures, les traits suivants ont été calculés pour chaque individu: (i) la surface spécifique foliaire (SSF), correspondant à la surface foliaire totale divisée par la masse totale des feuilles par plante ($m^2\ kg^{-1}$)[45], et (ii) la proportion de masse foliaire (PMF), correspondant à la masse de feuilles produite divisée par la biomasse aérienne totale ($g\ g^{-1}$). Dans la suite de cette étude, nous avons par ailleurs considéré la biomasse produite par chaque plante à floraison du blé, celle-ci constitue un intéressant substitut de la performance individuelle (Violle et al. 2007) et est par ailleurs connue pour être corrélée à la production de graines à l'échelle individuelle chez de nombreuses espèces adventices[37].

4.2.5 Protocole de suivi phénologique

La phénologie représente l'une des clés de la compréhension de la structure des communautés adventices (3.1). Un suivi phénologique a donc été réalisé afin de quantifier la dynamique de réponse des plantes adventices aux huit traitements lorsque cela était possible. En effet, tous les traitements ne sont pas représentés dans l'ensemble des parcelles. A titre d'exemple, il n'y a pas de traitement herbicide en parcelle en agriculture biologique, ni parfois de fertilisation azotée.

[45] La méthode de mesure de la SSF choisie dans le cadre de cette étude ne repose pas sur le protocole de Cornelissen et al. (2003). Il s'agit cependant d'un protocole fréquemment employé pour mesurer ce trait en parcelles agricoles. Ce choix est généralement lié à la présence de la plante cultivée, entrainant un ombrage total ou partiel des plantes adventices. Dans ce contexte, sélectionner la dernière feuille s'étant développée en pleine lumière est fréquemment délicat aussi la SSF représente dans notre étude davantage un indicateur du degré d'ombrage qu'un trait lié à un potentiel de croissance. Suite à la collecte de différentes bases de données ayant mesuré la SSF sur 41 espèces adventices en parcelle agricole suivant différents protocoles, une analyse est actuellement en cours afin d'estimer l'influence des protocoles et de la provenance des données. Un premier résultat est donné en 5.2.2.1

Les deux quadrats de chaque traitement des seize parcelles ont été échantillonnés dans le cadre de l'étude (4.4). Quatre campagnes de mesures de la phénologie ont eu lieu, respectivement fin mars, mi-avril, début mai et début juillet.

Le protocole de suivi caractérise la phénologie des individus en six stades phénologiques (Tableau 12) permettant de décrire le cycle de développement de l'ensemble des espèces adventices observées en parcelle agricole – monocotylédones ou dicotylédones – et simplifiant le protocole proposé par Hess et al. (1997). Dès la première campagne et jusqu'à la dernière campagne, l'ensemble des stades ont été observés. Dans chaque quadrat, le stade phénologique des 30 individus les plus proches d'un transect placé perpendiculairement aux rangs de la culture et au centre du quadrat a été mesuré (Figure 19). Cette méthode, moins contraignante qu'un suivi individuel, nous a permis de tenir compte de la disparition et de l'apparition de nouveaux individus. Ainsi, il a été possible d'étudier l'influence de la pulvérisation herbicide sur la mortalité à l'échelle populationnelle et l'influence de l'interception de la lumière par la plante cultivée sur la dynamique des émergences via une réduction de la germination.

Tableau 12: Scores et stades phénologiques associés.

score	monocotylédones	dicotylédones
1	levée - stade cotylédon(s)	
2	croissance initiale (jusqu'à 8 feuilles)	
3	tallage	ramification
4	montaison	élongation
5	épiaison	floraison
6	grenaison	

4.2.6 Etude à l'échelle de la communauté

Les deux études présentées par la suite ont été réalisées à l'échelle de la communauté, sans tenir compte explicitant des différences entre espèces, l'objectif étant de caractériser la réponse d'une plante adventice aux conditions du milieu quelque soit son identité botanique. Pour certaines espèces parmi les plus collectées au cours de l'étude (*Alopecurus myosuroides*, *Papaver rhoeas*), il a été possible de réaliser des analyses séparées telles que proposées en 4.3. Pour une dizaine d'espèces, les patrons d'évolution de la phénologie ont également été étudiées séparémment. Cependant, ces analyses ne sont pas présentées dans ce document.

Le choix de ne pas tenir compte de l'identité botanique des plantes repose sur l'hypothèse que les valeurs de traits synthétisent la réponse de l'adventice aux conditions du milieu, indépendamment par exemple, de sa famille botanique. Ce choix peut apparaitre délicat pour certains traits dont on connait le conservatisme phylogénétique, cependant la partie 3.2, ainsi qu'une étude réalisée ultérieurement dans différentes cultures après dépôt de ce manuscrit (Borgy et al. submitted), suggèrent que l'importante variabilité intraspécifique observée ne permet généralement pas de différencier les espèces, du moins en plein champ. Enfin, des analyses complémentaires ont été réalisées afin de s'assurer que les relations observées ne dépendent pas du caractère monocotylédone ou dicotylédone des espèces, ce qui n'apparait être le cas que pour la PMF.

4.3 Stratégies de réponse fonctionnelle des plantes adventices à la compétition avec la culture

4.3.1 Questionnements[46]

Dans le cadre de l'approche semi-expérimentale, il apparait possible d'étudier la réponse des plantes adventices à l'échelle individuelle, c.à.d. de relier la stratégie de développement individuelle à une des caractéristique de la performance de cette même adventice, dans cette étude la biomasse aérienne. L'adoption d'une stratégie adaptée, d'évitement ou de tolérance à l'ombrage et/ou d'acquisition de la ressource azotée, devrait se traduire par la production d'une biomasse aérienne plus élevée.

Afin de mieux comprendre les stratégies de réponse des plantes adventices à la présence d'un compétiteur dominant, nous avons tenté de répondre à deux questions :

(i) Existe-t-il une relation entre performance individuelle et valeur de trait ?

(ii) Les traitements influencent-ils cette relation ?

Par ailleurs, le compétiteur dominant qu'est la plante cultivée modifie les conditions environnementales du fait de certaines de ses caractéristiques ou traits fonctionnels, notamment sa capacité à créer un couvert dense en début de cycle cultural. Aussi, existe-t-il une relation entre les valeurs de traits de la plante adventice et ceux du compétiteur dominant ? Si oui, deux hypothèses peuvent être proposées, l'existence d'une similarité ou d'une différenciation fonctionnelle entre plantes adventices et plante cultivée. Nous nous sommes ainsi posés deux questions :

(iii) La position relative des valeurs de traits des adventices par rapport aux valeurs de traits du blé explique-t-elle la performance individuelle des adventices ?

(iv) Les distributions de traits caractérisant la communauté adventice s'avèrent-elles plus proches des traits du blé en sa présence qu'en son absence?

4.3.2 Analyses

4.3.2.1 Prérequis et analyses préliminaires

Les résultats de l'étude suivante se basent sur l'analyse des traits morphologiques mesurés à floraison du blé dans cinq parcelles de blé d'hiver (4.2.3, 4.2.4).

Dans l'ensemble de l'étude, les valeurs de traits ont subi des transformations $\sqrt{}$ ou $\log_{10}$ afin de satisfaire les hypothèses d'homogénéité de la variance (test de Bartlett) et la normalité des résidus (test de Shapiro-Wilk) lorsque cela était nécessaire. La biomasse a toujours subie une transformation $\log_{10}$.

A l'aide d'un modèle linéaire mixte incluant un seul facteur explicatif fixe – le stade phénologique – et la parcelle comme effet aléatoire, c.à.d. une ordonnée à l'origine aléatoire, nous avons étudié l'effet du stade phénologique sur les valeurs de traits et la biomasse individuelle produite. L'ensemble des traits fonctionnels et la biomasse individuelle varient significativement en fonction du stade phénologique de l'individu (p-value < 0.0001). Le retrait des individus collectés à des stades de développement relativement précoce réduit largement le caractère explicatif du stade phénologique

[46] Il est a noté que l'Annexe F complète l'étude décrite sur la base d'une autre approche statistique

pour certains traits. La PMF, la concentration en azote de la partie aérienne et la biomasse aérienne produites sont cependant encore largement expliquées par le stade phénologique de la plante (p-value < 0.0001, transformations $\sqrt{}$, $\log_{10}$ et $\log_{10}$ respectivement). Compte tenu de l'influence du stade phénologique de l'individu sur ces trois traits, nous considérerons le stade phénologique comme une covariable explicative dans les modèles développés par la suite, et retirerons les individus de stade phénologique 2 et 3 du jeu de données analysé (Tableau 12).

4.3.2.2 Effet des traitements sur la lumière disponible au cours du cycle cultural et la production de biomasse à l'échelle du quadrat d'étude

Nous avons étudié l'influence des facteurs seuls – c.à.d. N0 vs N1 et C0 vs C1 seuls – et leur interaction sur différents paramètres: (i) l'interception lumineuse cumulée au cours de la période d'étude, c.à.d. le TPAR cumulé (4.2.2.2), (ii) la biomasse produite par les adventices sur la zone d'étude de 0.36m² et (iii) la biomasse totale produite sur la zone d'étude de 0.36m², c.à.d. tenant également compte de la production de la plante cultivée. Le modèle complet inclut les deux facteurs seuls et leur interaction comme effets fixes, et la parcelle comme effet aléatoire, c.à.d. présentant une ordonnée à l'origine aléatoire, suivant le modèle : paramètre ~ culture × fertilisation + aléatoire (parcelle). Une procédure de sélection de modèle basée sur l'AIC a été effectuée. Un rapport de vraisemblance basé sur la distribution du χ^2 a été utilisé pour évaluer la significativité de chaque effet fixe et de l'interaction suivant une analyse de déviance de type III.

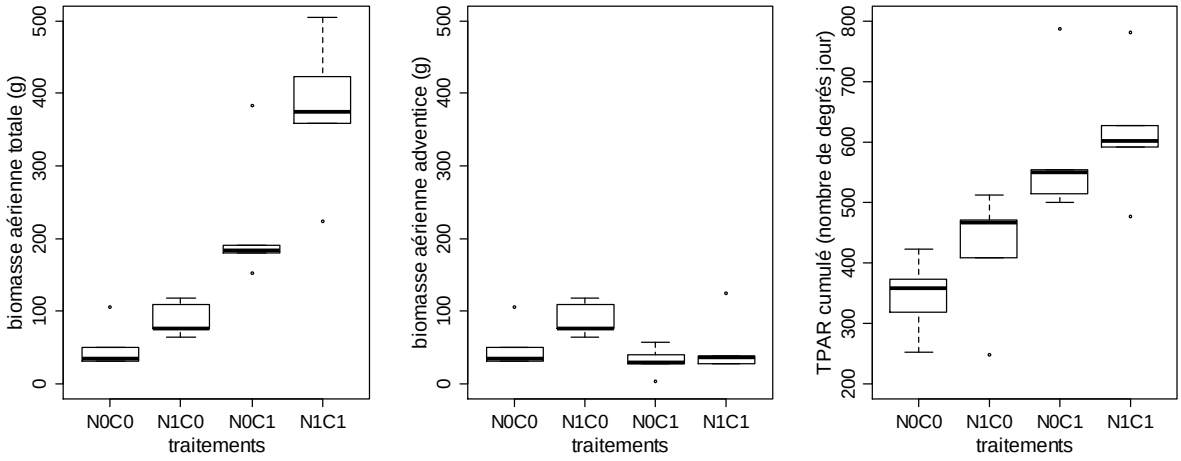


Figure 20: Comparaisons des paramètres par traitement sur une surface échantillonnée de 0.36m², en distinguant la production de biomasse totale (à gauche) de la production de biomasse adventice seule (au milieu), ainsi que l'interception lumineuse cumulée au cours de la période d'étude (à droite). Un modèle linéaire mixte a été réalisé afin d'identifier l'influence des traitements, de leur interaction, tenant compte de la parcelle (Tableau 13).

Tableau 13: Effet des traitements expérimentaux sur la biomasse totale, la biomasse produite par les adventices et l'interception lumineuse cumulée au cours de la période d'étude. Seuls les facteurs fixes significatifs sont présentés. Les prérequis d'homogénéité de la variance (test de Bartlett) et de normalité des résidus (test de Shapiro-Wilk) ont été respectés. * p <0,05, ** p <0,01, *** p <0,001, suivant une analyse de déviance de type III.

		biomasse totale		biomasse adventice		TPAR cumulé	
facteurs fixes (Type III)	*ddl*	χ^2	*p*-value	χ^2	*p*-value	χ^2	*p*-value
culture	1	90.294	***	6.288	*	35.352	***
azote	1	16.906	***	6.613	*		
culture × azote	1	6.331	*				

La présence de la culture augmente très largement la biomasse totale produite à l'échelle du quadrat d'étude, mais également l'interception lumineuse cumulée sur l'ensemble de la période d'étude (Figure 20, Tableau 13). Nous n'observons pas d'influence significative de la fertilisation, ni d'une interaction 'culture × azote', cependant l'interception lumineuse tend à être plus importante en cas de fertilisation azotée (Figure 20). La biomasse totale produite sur une surface donnée semble, quant à elle, différer entre traitements suivant le schéma: N0C0 < N1C0 < N0C1 < N1C1 (Figure 20). Un test de Kruskal-Wallis (p-value < 0.001) et son test post-hoc associé, confirment ces différences significatives. La biomasse adventice produite en N1C0 apparait significativement plus élevée que celle produite dans les autres traitements (Figure 20, Tableau 13), tandis que les trois autres traitements ne diffèrent pas en termes de production de biomasse adventice, malgré d'importantes différentes de disponibilité des ressources lumineuses et azotées entre ces trois traitements.

4.3.2.3 Effets de la présence de la culture et de la fertilisation azotée sur les valeurs de traits et la biomasse des adventices

Nous avons ensuite étudié l'influence des facteurs seuls – c.à.d. N0 vs N1 et C0 vs C1 seuls – et leur interaction sur les valeurs des différents traits fonctionnels et les biomasses individuelles. Le modèle complet inclut les deux facteurs, leur interaction et le stade phénologique comme effets fixes, et la parcelle comme effet aléatoire, suivant le modèle: trait ~ culture × fertilisation + stade phénologique + aléatoire(parcelle). Une procédure de sélection de modèle basée sur l'AIC a été effectuée. Un rapport de vraisemblance basé sur la distribution du χ^2 a été utilisé pour évaluer la significativité de chaque effet fixe et de l'interaction suivant une analyse de déviance de type III.

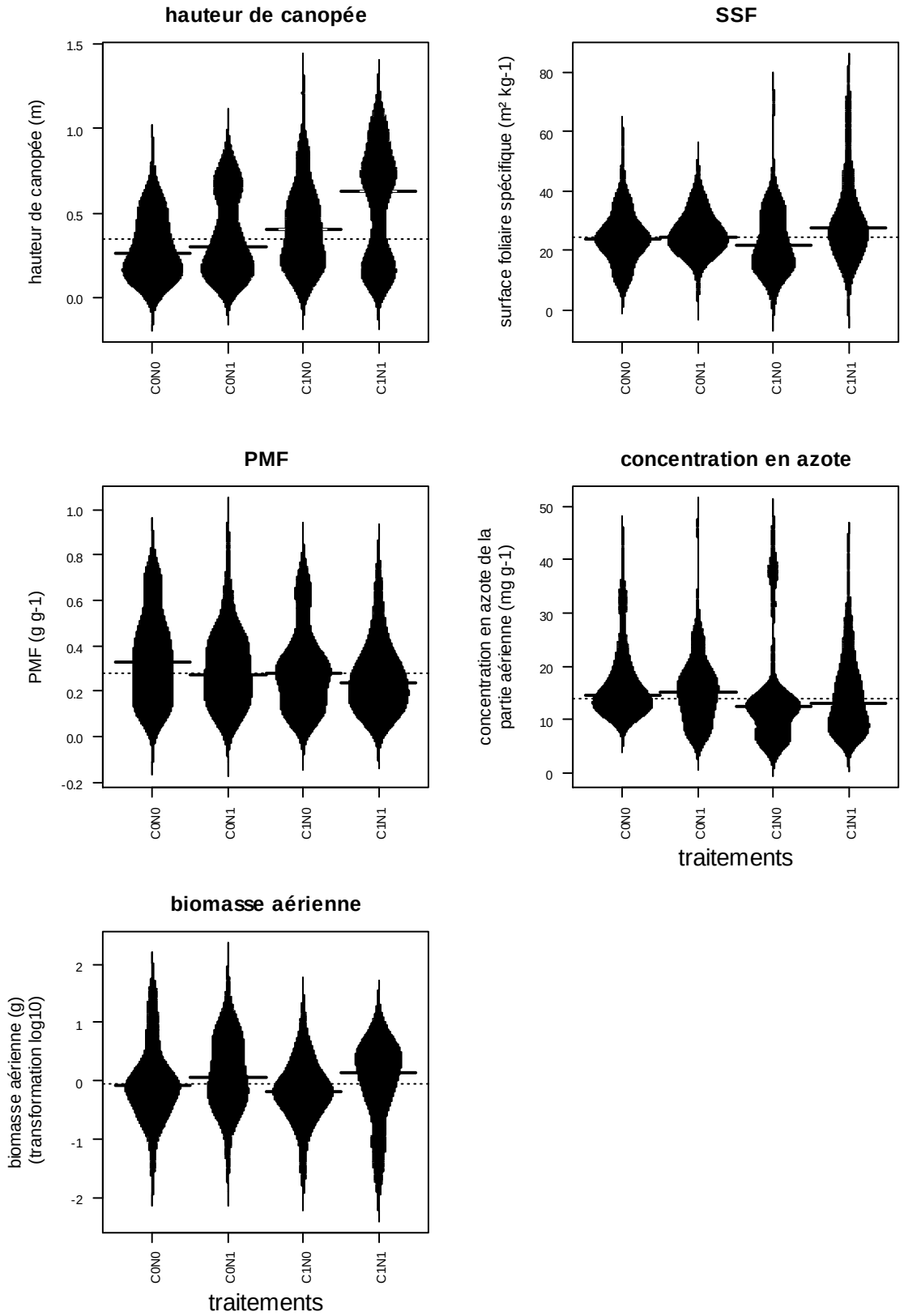


Figure 21: Distribution des valeurs de traits (non-transformées) et de la biomasse (transformation $\log_{10}$) en fonction des traitements. La ligne horizontale correspond à la valeur moyenne de la distribution. Un modèle linéaire mixte a été réalisé afin d'identifier l'influence des traitements, de leur interaction, tenant compte par ailleurs du stade phénologique et de la parcelle (Tableau 14).

Tableau 14: Effet des traitements expérimentaux (la fertilisation azotée et la présence de culture) et du stade phénologique sur les valeurs de traits fonctionnels et la biomasse individuelle. Seuls les facteurs significatifs sont présentés. Aucune interaction n'est apparue significative. * p <0.05, ** p <0.01, *** p <0.001.

		hauteur de canopée (log10)		SSF (√)		PMF (√)	
facteurs fixes (Type III)	*df*						
culture	1	17.650	***			6.663	**
fertilisation	1	12.219	***	11.174	***	8.842	**
stade phénologique	2			14.021	**	62.975	***

		concentration en azote (log10)		biomasse (log10)	
facteurs fixes (Type III)	*df*				
culture	1	12.764	***	4.821	*
fertilisation	1			5.743	*
stade phénologique	2	27.410	***	16.661	***

Les traits considérés, ainsi que la biomasse individuelle, sont tous influencés par au moins un des deux facteurs controlés au cours de l'expérimentation, c.à.d. la présence de la culture et/ou la fertilisation azotée (Tableau 14). Tous ces traits, sauf la hauteur de canopée sont par ailleurs influencés par le stade phénologique de la plante (Tableau 14). A l'échelle d'une plante, la hauteur de canopée est plus élevée à la fois du fait de la présence de la culture et d'un apport d'azote en présence de la plante cultivée (Figure 21). La réponse à l'azote n'est cependant pas observée en absence de culture. La concentration en azote ne semble influencée que par la présence de culture tandis que la surface spécifique foliaire apparait uniquement dépendre de la fertilisation azotée (Tableau 14), une tendance semble-t-il plus marquée en présence de culture (Figure 21). Enfin, la PMF et la biomasse aérienne individuelle dépendent toutes deux des deux facteurs considérés, mais une large part de la variation expliquée est due à des différences de stades phénologiques (Tableau 14). La biomasse aérienne individuelle produite apparait favorisée par l'apport d'azote (Figure 21) tandis que la PMF est réduite en présence de culture, et donc d'une interception lumineuse plus élevée (Tableau 14).

4.3.2.4 Effets de la présence de la culture et de la fertilisation azotée sur la relation entre les valeurs de traits et la biomasse

Nous avons cherché à identifier (i) l'existence d'une relation entre la biomasse aérienne individuelle – c.à.d. la performance de l'adventice – et les valeurs de traits la caractérisant, (ii) l'existence d'un effet additif d'un ou des deux facteurs expérimentaux sur cette relation, et (iii) l'existence d'une interaction, c.à.d. d'une relation non-additive entre un facteur et la valeur de trait de l'adventice, pouvant expliquer la biomasse produite. Le modèle complet inclut le trait considéré et les deux facteurs, ainsi que toutes les interactions entre ces variables, et le stade phénologique (covariable) comme effets fixes, et la parcelle comme effet aléatoire, suivant le modèle: biomasse ~ trait × culture × fertilisation + stade phénologique + aléatoire (parcelle). Une procédure de sélection de modèle basée sur l'AIC a été effectuée. Un rapport de vraisemblance basé sur la distribution du χ^2 a été utilisé pour évaluer la significativité de chaque effet fixe et de l'interaction suivant une analyse de déviance de type III.

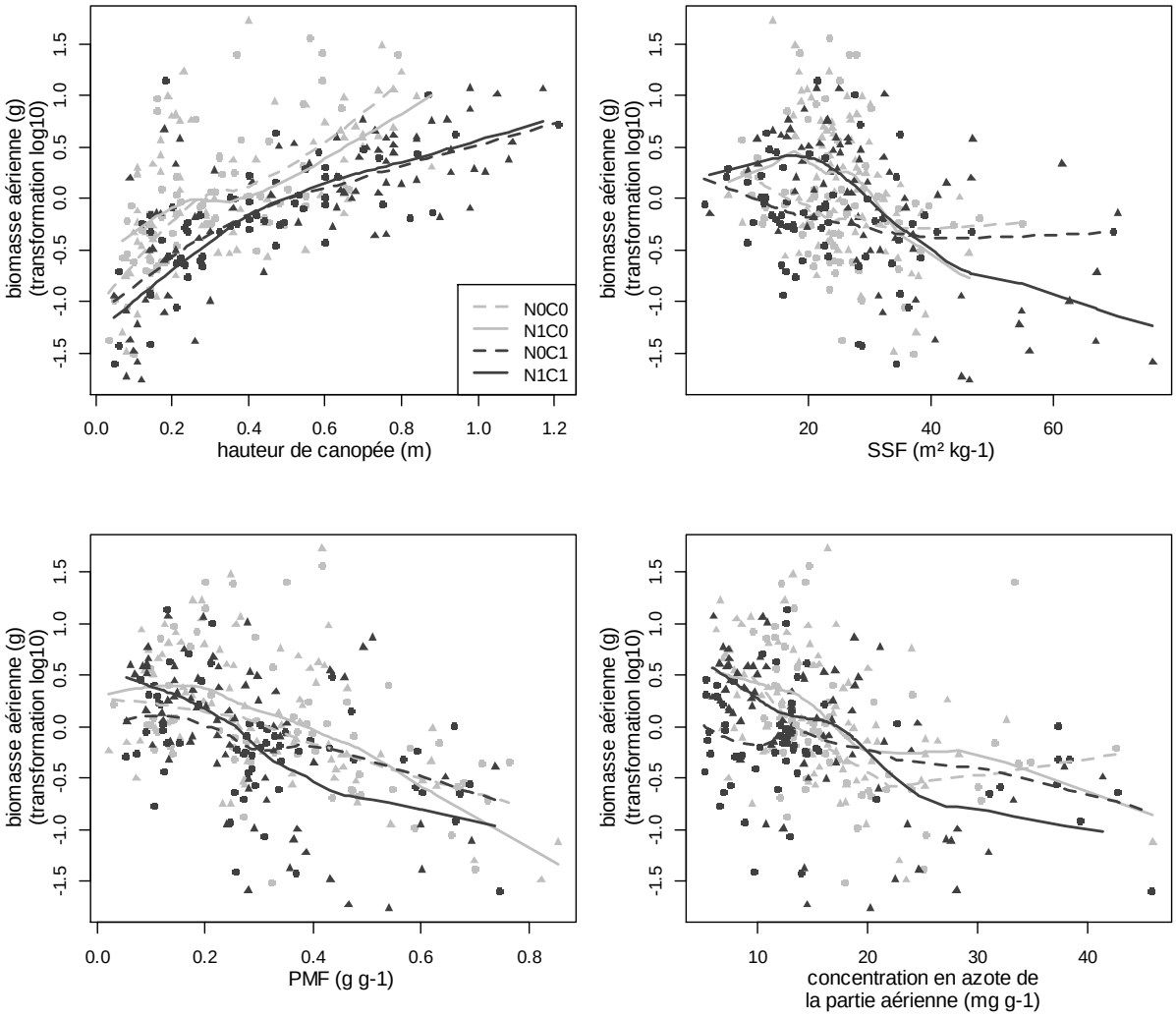


Figure 22: Relation entre la biomasse individuelle et les valeurs des différents traits considérés. Une méthode de lissage basée sur des régressions polynomiales locales pondérées (*LOWESS*, Cleveland 1979) permet de synthétiser la relation entre la biomasse individuelle et chaque trait. Un modèle linéaire mixte a été réalisé afin d'identifier l'influence des traitements, de leur interaction et de la valeur de chaque trait, tenant compte par ailleurs du stade phénologique et de la parcelle (Tableau 15).

Tableau 15: Modèle linéaire mixte analysant la relation entre la biomasse individuelle et les valeurs de traits tenant compte d' effets additifs ou d'interactions avec les facteurs contrôlés au cours de l'expérimentation, c.à.d. la fertilisation azotée et la présence de culture, ainsi que du stade phénologique individuel. * p <0.05, ** p <0.01, *** p <0.001. La triple interaction 'trait × culture × fertilisation', ainsi que les doubles interactions 'culture × fertilisation' et 'trait × culture' n'apparaissent jamais significatives et ne sont donc pas présentées. Aucune transformation n'a par ailleurs été appliquée aux valeurs de traits, les prérequis étant respectés.

		hauteur canopée		SSF		PMF		concentration azote	
facteurs fixes (Type III)	*df*	χ^2	p-value	χ^2	p-value	χ^2	p-value	χ^2	p-value
trait	1	218.73	***	53.56	***	97.39	***	69.07	***
culture	1	55.62	***			15.65	***	9.85	**
fertilisation	1			15.38	***	6.59	*	18.68	***
trait × fertilisation	1			6.46	*	5.68	*	15.23	***
stade phénologique	2	27.29	***	9.74	**				

Il existe une relation forte entre chacun des traits considérés et la biomasse individuelle produite (Tableau 15). Cette relation est positive pour la hauteur de canopée, et négative pour les trois autre traits (Figure 22). Ces réponses distinctes entre, d'une part la hauteur de canopée et, d'autre part les autres traits, apparaissent conformes avec les corrélations observées entre traits (Annexe E).

L'effet de la valeur de trait étant toujours supérieur aux autres facteurs explicatifs (Tableau 15), cela suggère tout d'abord que les adventices produisant la biomasse individuelle la plus importante présentent en général une combinaison de valeurs de traits spécifique. Dans notre cas, ces individus se caractérisent par une hauteur plus élevée, ainsi qu'une SSF, une PMF et une concentration en azote de la partie aérienne plus faible que les autres individus adventices collectés. Bien que largement significative, cette relation apparait également dépendante des facteurs étudiés dans le cadre de l'approche semi-expérimentale, de leurs interactions, ainsi que du stade phénologique individuel pour deux des traits considérés (Tableau 15).

On observe ainsi un effet explicatif additif important de la présence de la culture sur la relation entre biomasse individuelle et hauteur de canopée (Tableau 15). Ainsi, pour une même hauteur, les individus s'étant développés sous couvert de la culture présentent une biomasse plus faible que les individus s'étant développés seuls (Figure 22).

Pour les trois autres traits, il existe par ailleurs une interaction entre la valeur du trait et la fertilisation se traduisant par l'existence d'une relation distincte entre biomasse individuelle et valeur du trait selon le niveau de fertilisation (Figure 22). L'interaction la plus significative concerne la concentration en azote de la partie aérienne. La tendance générale suggère que les individus ayant produit la plus forte biomasse sont plus efficients dans leur utilisation de l'azote, c.à.d. qu'ils produisent une biomasse plus élevée pour une même quantité d'azote assimilée (Figure 22). Pour ce trait, il est également possible d'observer des effets additifs de la présence de la culture et de la fertilisation azotée (Tableau 15). En présence de culture, les adventices les plus efficientes dans l'utilisation de la ressource azotée produisent généralement moins de biomasse qu'en absence de culture.

4.3.2.5 Effet de la position relative des valeurs de traits des adventices par rapport aux valeurs de traits du blé sur la biomasse produite à échelle individuelle

Nous avons cherché à identifier s'il existait une relation entre (i) la position relative des valeurs de traits des adventices par rapport aux valeurs de traits du blé et (ii) la production de biomasse individuelle de ces mêmes plantes adventices. Nous posons l'hypothèse que les individus adventices se caractérisant par des valeurs de traits proches du blé – c.à.d. un 'mimétisme fonctionnel' devraient produire davantage de biomasse que les adventices distinctes fonctionnellement. Concernant la hauteur, les individus surplombant le blé devraient cependant être favorisés par rapport à des individus présentant une hauteur de canopée similaire au blé. Nous posons également l'hypothèse que la relation devrait être plus significative dans les quadrats fertilisés, du fait d'une réponse à la compétition pour la lumière plus importante, la canopée de la culture réduisant la disponibilité en ressources de manière plus substantielle en cas de fertilisation azotée.

Pour ce faire, nous avons tout d'abord calculé la différence de valeurs de traits entre adventices et blé pour les individus observés dans le même quadrat: $\text{valeur}_{\text{adventice}} - \text{moyenne}(\text{valeur}_{\text{blé}})$. Ceci permet de tenir compte des différences de valeurs de traits du blé pouvant être causées par des différences de variété, de date de semis et de densité de semis. Nous avons ensuite analysé un modèle complet incluant la différence de valeurs de traits, le facteur fertilisation azotée, le stade phénologique

et toutes les interactions comme effets fixes, et la parcelle comme effet aléatoire, suivant le modèle: biomasse ~ [valeur$_{adventice}$ – moyenne(valeur$_{blé}$)] × fertilisation + stade phénologique + aléatoire (parcelle). Un rapport de vraisemblance basé sur la distribution du χ^2 a été utilisé pour évaluer la significativité de chaque effet fixe et des interactions suivant une analyse de déviance de type III.

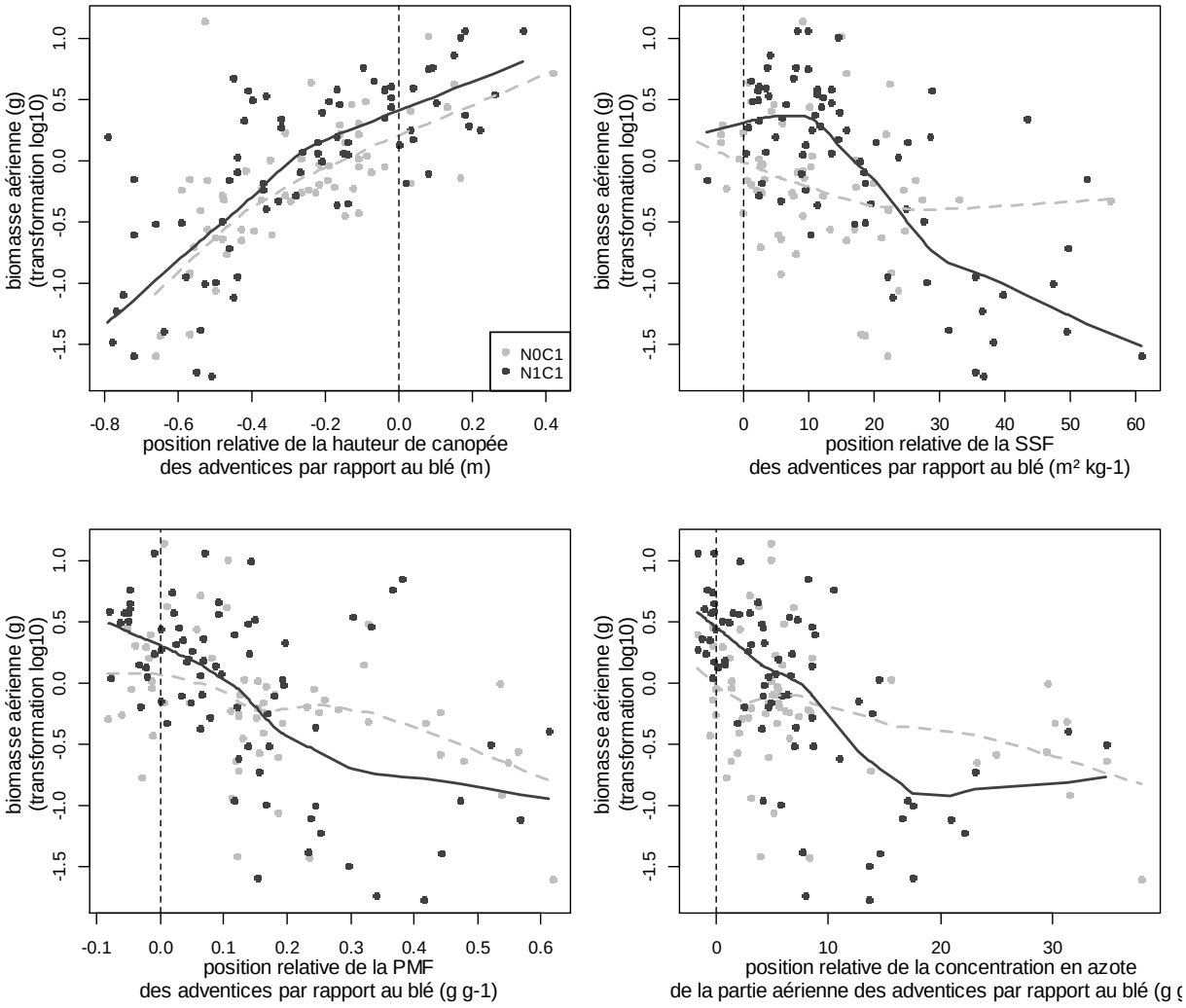


Figure 23: Relation entre la position relative des valeurs de traits des adventices par rapport aux valeurs de traits du blé dans un même quadrat et la biomasse individuelle produite par ces mêmes adventices. Une méthode de lissage basée sur des régressions polynomiales locales pondérées (*LOWESS*, Cleveland 1979) permet de synthétiser la relation entre la biomasse individuelle et chaque trait. Un modèle linéaire mixte a été réalisé afin d'identifier l'influence des traitements, de leur interaction, ainsi que de la valeur de chaque trait, tenant compte de la parcelle (Tableau 16).

Tableau 16: Modèle linéaire mixte analysant la relation entre la position relative des valeurs de traits des adventices par rapport aux valeurs de traits du blé dans un même quadrat et la biomasse individuelle produite par ces mêmes adventices, en tenant compte d'un effet additif ou d'interaction de la fertilisation azotée. * p <0.05, ** p <0.01, *** p <0.001. Le stade phénologique n'apparaissant jamais significatif, il n'est pas présenté. Aucune transformation n'a été appliquée aux différences de valeurs de traits, les prérequis étant respectés dans le cadre de cette analyse.

		hauteur canopée		SSF		PMF		concentration azote	
facteurs fixes (Type III)	*df*	χ^2	p-value	χ^2	p-value	χ^2	p-value	χ^2	p-value
trait (différence)	1	137.88	***	49.67	***	37.46	***	46.89	***
fertilisation	1			21.77	***	3.93	*	10.42	**
trait (différence) × fertilisation	1			10.07	**	4.77	*	14.53	***

La position relative de la valeur de trait d'une adventice par rapport au blé apparait être la variable la plus explicative de la biomasse produite de cet individu pour l'ensemble des traits considérés (Tableau 16, Figure 23). Elle constitue notamment la seule variable explicative pour la hauteur de canopée (Tableau 16), indiquant que les adventices plus petites que le blé d'hiver produisent en général une biomasse individuelle plus faible que les adventices de tailles similaires au blé, puis que celles surplombant la canopée de la culture (Figure 23). Les relations observées pour les autres traits, bien que plus complexes, sont également largement expliquées par la position relative de la valeur de trait d'une plante adventice par rapport au blé : quel que soit le trait, le sens de la relation est le même : les adventices produisant le plus de biomasse sont celles dont les valeurs de traits sont les plus proches de celles du blé. Comme postulé, la relation apparait toujours plus forte en cas de fertilisation azotée (Figure 23).

4.3.2.6 Similarité fonctionnelle entre la plante cultivée et la communauté adventice

L'influence de la présence de la culture sur la distribution fonctionnelle de la communauté adventice a été étudiée en comparant leurs deux distributions de traits. Pour ce faire, nous avons choisi deux métriques fonctionnelles: (i) la différence de valeurs médianes entre les distributions de traits de la culture et des adventices et (ii) la part de chevauchement des distributions de traits de la culture et des adventices (Figure 24). Pour chaque traitement, la distribution de trait a été estimée à l'aide d'une méthode de lissage reposant sur l'estimation de probabilité de densité par noyau. Aucune transformation n'a été appliquée aux différents traits.

Dans le cadre de cette méthode, l'influence relative de chaque valeur de trait a été pondérée par la biomasse aérienne de ce même individu, donnant ainsi plus de poids aux individus les plus performants. Par ailleurs, l'aire sous courbe dépend, dans notre cas, du nombre d'individus constituant la courbe. A titre d'exemple, l'aire sous courbe du blé d'hiver (n = 5) apparait plus faible que celle de la communauté adventice (n = 20 dans la plupart des cas).

Pour les traitements sans culture, la distribution de traits de la culture, observée dans les mêmes conditions de fertilisation azotée et sur la même parcelle, a été utilisée. A titre d'exemple, les valeurs de traits des adventices du traitement N0C0 ont été comparées avec les valeurs de traits de la culture mesurées dans le traitement N0C1 de la même parcelle. Ce remplacement suppose cependant que les adventices n'ont pas d'influence sur les traits de la culture, c.à.d. que les traits de la culture ne sont considérés que comme des traits d'effets. Nous avons donc réalisé cette même étude en utilisant également les valeurs de traits de la culture mesurées dans les quadrats où la pulvérisation herbicide

avait été réalisée. Il n'existe aucune différence significative, aussi avons-nous conservé les données N0C1 pour la culture[47].

Nous avons finalement testé l'effet de la présence de la culture sur les valeurs des métriques précédemment décrites en utilisant un test unilatéral à deux échantillons de Wilcoxon (*Wilcoxon signed rank sum test)*.

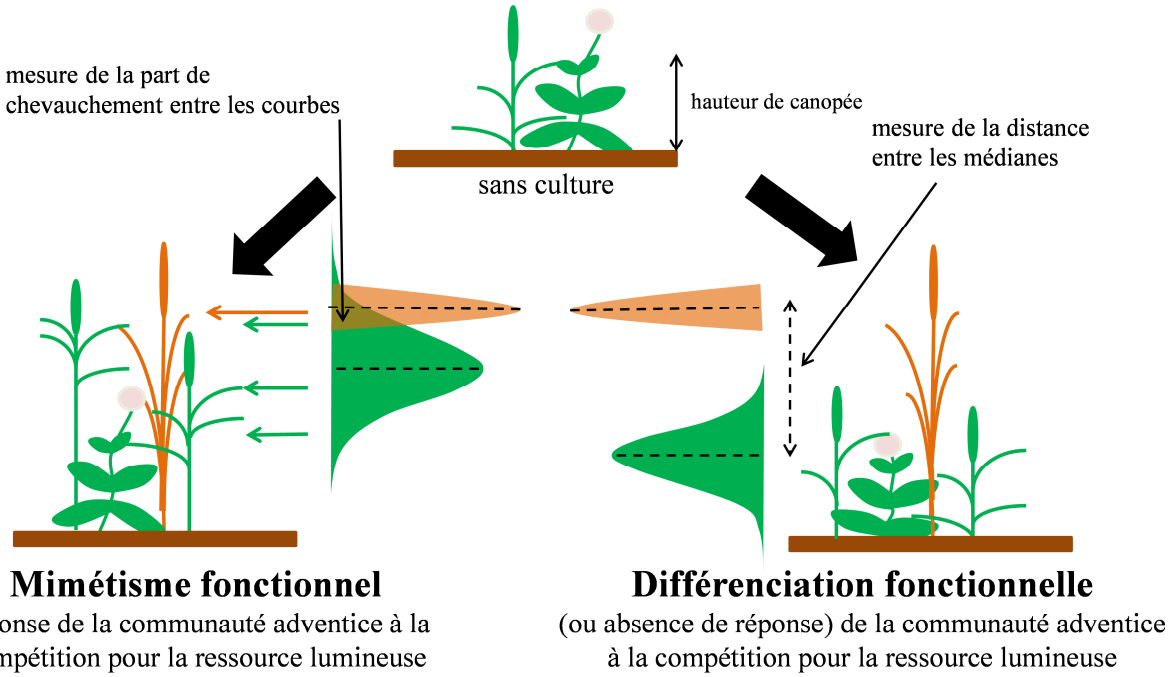


Figure 24: Représentation schématique des attendus de distribution de traits des adventices en présence de la culture. Nous formulons l'hypothèse d'un mimétisme fonctionnel entre les valeurs de traits de la plante cultivée et celles de la communauté adventice, se traduisant par (i) une distance entre médianes plus faible et (ii) un chevauchement entre les distributions de traits de la culture et de la communauté adventice plus important (à gauche). Cependant, d'autres distributions peuvent également être envisagées, telle une différenciation fonctionnelle (à droite).

La présence de la culture semble affecter la distribution de traits de la communauté adventice de manière significative pour la hauteur de canopée, la PMF et la concentration en azote de la partie aérienne (Figure 25). Les distances entre valeurs médianes sont plus faibles en présence de la culture pour la hauteur de canopée ($V = 0$, p-value < 0.001) et la concentration en azote de la partie aérienne ($V = 10$, p-value $= 0.042$). Les valeurs de chevauchement entre les distributions de traits de la culture et de la communauté adventice sont significativement plus élevées en présence de la culture pour la hauteur de canopée ($V = 55$, p-value $= 0.000$) et la PMF ($V = 45$, p-value $= 0.042$).

[47] L'absence de différence entre quadrats ayant subi (ou non) une pulvérisation herbicide ne constitue ici pas la preuve certaine qu'il existe une faible influence des adventices présentes sur les valeurs de traits du blé, l'herbicide appliquée pouvant de détruire qu'une partie de la flore selon le spectre d'action le caractérisant. Pour s'en assurer, il serait nécessaire de comparer les données à un quadrat présentant une absence totale d'adventice, c.à.d. régulièrement désherbée manuellement.

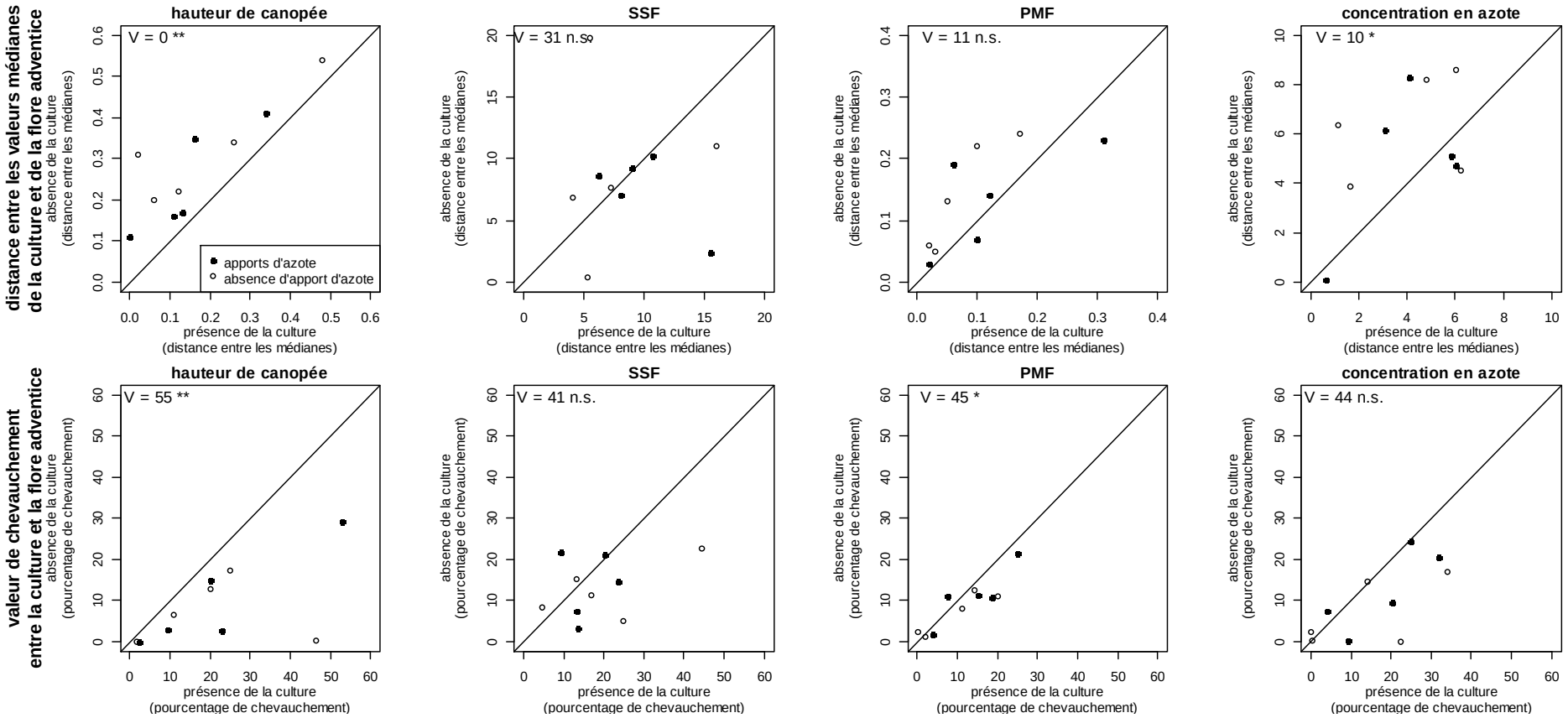


Figure 25: Position relative de la valeur de deux métriques fonctionnelles en présence de la plante cultivée et en son absence, pour un même apport d'azote (en noir, fertilisation azotée, en blanc, absence de fertilisation au cours du cycle cultural) et dans une même parcelle. Les deux métriques fonctionnelles considérées sont: (i) la différence de valeurs médianes entre les distributions de traits de la culture et des adventices et (ii) la part de chevauchement des distributions de traits de la culture et des adventices. Un test unilatéral à deux échantillons de Wilcoxon a été effectué afin de mettre en évidence des différences de valeurs en présence et en absence de culture pour ces deux métriques. * p <0,05, ** p <0,01, *** p <0,001, ns, non significatif.

4.3.3 Interprétations

4.3.3.1 Influence des traitements sur les paramètres mesurés à l'échelle du quadrat d'étude

A l'échelle d'une communauté de plantes, la biomasse produite dépend largement de la présence de la culture, qui modifie par ailleurs l'environnement lumineux des plantes adventices via une interception plus importante durant la période d'étude. La réponse des communautés adventices sur cette même surface se traduit par une réduction de la biomasse produite en présence de culture, comparativement au traitement fertilisé mais non semé, associant une forte disponibilité en ressources lumineuse et azotée. Le traitement non fertilisé et non semé présente, quant à lui, une biomasse comparable aux traitements présentant la plante cultivée, suggérant qu'en absence de fertilisation, la compétition entre adventices et plante cultivée pourrait être relativement négligeable. Cette hypothèse devra cependant être vérifiée sur la base d'un plus grand nombre de parcelles. La production de biomasse plus faible et comparable dans les trois traitements N0C0, N0C1 et N1C1 suggère qu'au moins une des ressources limite pourtant le développement des plantes adventices dans ceux-ci.

4.3.3.2 Réponses fonctionnelles des plantes adventices aux facteurs expérimentaux

Il existe une relation significative importante entre les valeurs de traits caractérisant une plante adventice et sa production de biomasse, suggérant qu'en moyenne une combinaison de traits spécifique – hauteur élevée, SSF, PMF et concentration en azote faible – caractérise des adventices produisant fréquemment une biomasse élevée. Tous ces attributs peuvent être associés à une architecture à port érigé permettant à une plante d'éviter un important ombrage, cette architecture se caractérisant notamment par un investissement plus important en tissus de support (Hirose & Werger 1995).

Les facteurs expérimentaux jouent également un rôle dans la réponse des plantes adventices. A l'échelle d'un individu, la hauteur de canopée est plus élevée en présence de la culture et d'un apport d'azote (Légère & Schreiber 1989, Cudney et al. 1991, McLachlan et al. 1993, Munier-Jolain et al. 2014). Cette observation traduit une compétition pour la lumière entrainant une élongation des entrenoeuds (Franklin & Whitelam 2005). La PMF et la concentration en azote de la partie aérienne apparaissent, quant à elles, plus faibles en présence de culture, traduisant un investissement plus important en tissus de support en réponse à l'ombrage (Brainard et al. 2005), ces tissus étant moins riche en azote que les tissus foliaires (Lemaire et al. 1992). La concentration en azote est par ailleurs plus élevée en cas de fertilisation, ceci pouvant traduire la disponibilité de cette ressource pour la plante. A l'inverse, la PMF semble plus élevée en absence de fertilisation azotée. Les plantes adventices s'étant développés en présence de culture et d'un apport d'azote élevé présentent par ailleurs une SSF plus élevée qu'en absence de fertilisation, traduisant probablement, là-encore, une réponse de ces plantes à la réduction de la ressource lumineuse, l'augmentation de la SSF constituant une réponse des plantes à l'ombrage, indépendamment de leur stratégie d'évitement ou de tolérance à l'ombrage (Storkey 2005).

La relation entre les valeurs de traits d'une plante adventice et sa production de biomasse est significative et par ailleurs modifiée par les facteurs expérimentaux testés, traduisant une réponse morphologique de l'adventice à la modification de la disponibilité en ressources. En présence de culture, les individus adventices présentent une hauteur plus élevée pour une même production de biomasse. Ceci pourrait expliquer la tendance à produire moins de biomasse pour une PMF

équivalente, la biomasse étant davantage allouée à la croissance des tissus de support du fait d'une compétition pour la lumière (Rajcan et al. 2002, Brainard et al. 2005). Par ailleurs, la fertilisation azotée semble promouvoir la production de biomasse d'individus présentant une faible SSF et une faible concentration en azote, c.à.d. étant efficients dans l'utilisation de l'azote disponible. La concentration en azote de la partie aérienne de la plante est généralement moins corrélée à la biomasse produite en absence d'apport d'azote. Ceci apparait cohérent avec Blackshaw et al. (2003) qui ont mis en évidence que les espèces ayant la plus forte augmentation de biomasse dû à une augmentation de la disponibilité en azote sont également celles présentant les plus faibles concentrations en azote de la partie aérienne, ceci pouvant s'expliquer par un 'effet de dilution' de l'azote dans la biomasse produite.

Les différentes réponses observées semblent cohérentes avec nos connaissances sur des espèces étudiées en conditions contrôlées, mais ces réponses sont ici généralisées, les relations mises en évidence étant indépendantes de l'identité botanique de l'espèce. Ces relations ont par ailleurs également pu être mises en évidence à échelle intraspécifique chez deux espèces, *Alopecurus myosuroides* et *Papaver rhoeas* (Annexe F-2).

4.3.3.3 Comparaison des réponses fonctionnelles des plantes adventices aux traits du blé

La position relative des valeurs de traits des adventices par rapport aux valeurs de traits du blé est la principale variable expliquant la performance individuelle des adventices, et ce pour l'ensemble des traits. Il s'agit de la seule variable explicative pour la hauteur de canopée, traduisant une relation entre d'une part la position de la plus haute feuille d'un individu adventice par rapport à la canopée du blé et d'autre part la biomasse produite par cet individu. Si ce résultat a été observé dans de nombreuses études, concernant la compétition bispécifique culture-adventice en conditions contrôlées, et est connu sous le terme d'*'overtopping strategy'* (McLachlan et al. 1993), il apparait ici indépendant de l'identité taxonomique de l'espèce, et est observé à la fois sur des espèces dicotylédones et monocotylédones. Pour les trois autres traits, le niveau de fertilisation est également informatif. Un apport d'azote rend la relation observée entre la position relative des valeurs de traits et la biomasse produite plus significative. Par ailleurs, l'interaction observée suggère que la fertilisation favorise la similarité fonctionnelle entre adventices et blé.

En présence de culture, les communautés de plantes adventices ont également tendance à présenter une similarité fonctionnelle plus forte avec la plante cultivée, partageant notamment une gamme de valeur plus proche de celle de la plante cultivée et présentant une hauteur médiane plus proche du blé. Là encore, la hauteur de canopée constitue le trait morphologique le plus informatif, les individus les plus performants constituant la communauté présentant en moyenne une hauteur plus proche ou plus élevée que la culture.

Afin de synthétiser ces résultats, il est possible de conclure qu'une similarité fonctionnelle semble expliquer la performance individuelle moyenne d'une adventice en présence de blé, du fait d'une réponse à l'ombrage. Ce 'mimétisme fonctionnel' se traduit à l'échelle de la communauté par une hauteur plus élevée en présence de culture, du fait d'une élongation des entrenoeuds en réponse à l'ombrage.

4.3.4 Perspectives

La mise en évidence de patrons généraux indépendants de l'identité taxonomique de l'espèce apparait encourageante, notamment quant aux perspectives d'applications futures. L'existence d'une relation forte entre hauteur de canopée des plantes adventices et de la plante cultivée permet notamment d'envisager une quantification plus rapide de la biomasse produite à l'échelle d'un quadrat sur la base de deux mesures simples de hauteur des plantes adventices et du blé d'hiver. Cependant, les patrons détectés méritent d'être confirmés sur un nombre beaucoup plus élevé de plantes et de parcelles, ainsi que dans d'autres conditions de développement – en faisant varier notamment la fertilisation azotée et/ou la densité de semis.

A l'échelle d'une plante, les importantes corrélations entre traits suggèrent l'existence : (i) de ports architecturaux distincts entre les différents individus collectés et (ii) d'une réponse morphologique générale de la plante aux conditions de développement. Une meilleure compréhension des processus physiologiques à l'origine de cette réponse, afin notamment d'identifier les liens de causalité, pourrait s'avérer pertinente afin de réduire le nombre de traits à mesurer pour chaque individu. Pour y parvenir, une première étape pourrait reposer sur l'application d'analyses des pistes causales (path analysis ou structural equation modeling, Shipley 2000).

L'étude à l'échelle de la communauté adventice – sur la base de mesures agrégées de sa structure fonctionnelle – n'a été ici que succinctement abordée. Cela relève avant tout du faible nombre de parcelles étudiées, pouvant limiter le poids des interprétations. Une série d'analyses a cependant été réalisée sur la base d'une approche 'modèle nul' (Annexe F et F-2). Compte tenu de la possibilité de comparer les patrons observés à l'échelle de la communauté aux caractéristiques du milieu, c.à.d. notamment à la lumière disponible, cette approche apparait complémentaire des analyses présentées ci-dessus. Elle a permis de confirmer que la structure fonctionnelle d'une communauté adventice en présence de culture semble influencée par la réduction de la ressource lumineuse disponible. En effet, nous avons notamment pu mettre en évidence: (i) l'existence d'un mimétisme fonctionnel entre la communauté adventice et la culture en présence de cette dernière et (ii) qu'il existait une relation entre la structure fonctionnelle d'une communauté et la disponibilité en ressource lumineuse caractérisant les conditions de développement de cette communauté (Annexe F). Ces résultats sont en accord avec notre hypothèse de l'influence prépondérante de l'ombrage occasionné par la présence de la culture sur la structure fonctionnelle de la communauté adventice. En absence de compétition pour cette ressource, la structure fonctionnelle apparait largement aléatoire (Annexe F).

S'il a été possible de quantifier la ressource lumineuse disponible au cours du cycle cultural sur la base d'une simple courbe logistique (4.2.2.2), la quantification de la disponibilité en azote pour la communauté adventice apparait plus délicate. Des mesures du reliquat azoté ont été réalisées en sortie d'hiver et quelques jours avant récolte, les concentrations en azote des plantes sont par ailleurs connues. Cependant, afin de tenir compte de la présence de la culture et de sa capacité d'acquisition de cette ressource au cours de son développement, il apparait important d'utiliser un modèle de développement de la culture, tel AZODYN (Jeuffroy & Recous 1999).

A échelle fine et en absence de pression herbicide, les individus adventices les plus performants se caractérisent généralement par un port architectural érigé leur permettant d'adopter une stratégie d'évitement de l'ombrage. En présence de culture, la position relative des valeurs de traits caractérisant la plante adventice et la plante cultivée s'avère très informative. Un mimétisme fonctionnel constitue, dans ces conditions, la stratégie de développement la plus adaptée pour produire une biomasse individuelle élevée, et ce pour l'ensemble des traits.

4.4 Stratégies de réponse phénologique des communautés adventices aux filtres abiotiques et biotiques

4.4.1 Questionnements

Dans le cadre de l'approche semi-expérimentale, un suivi de la phénologie des communautés adventices dans les différents traitements mis en place a permis d'étudier l'influence de trois facteurs clés connus pour influencer le développement des individus: la pulvérisation herbicide (application ou non), la ressource azotée (apports ou non) et la présence de la culture (semis ou non). Si l'application herbicide est connue pour modifier la structure phénologique des communautés adventices, l'influence de la compétition induite par la plante cultivée, ainsi que la réduction de la disponibilité d'une des principales ressources favorisant la croissance des plantes adventices, c.à.d. la ressource azotée, n'ont jusque-là pas été étudiées à l'échelle d'une communauté adventice.

Pour rappel, le suivi phénologique repose sur un protocole (4.2.5) basé sur une quantification simplifiée des stades phénologiques (Tableau 12). Il a été conduit sur l'ensemble des quadrats des seize parcelles durant quatre périodes de relevés (4.2.5).

Afin de mieux comprendre la structure phénologique des communautés adventices, nous nous poserons deux questions:

(i) Les différents traitements influencent-ils la composition, la diversité phénologique et le stade phénologique moyen des communautés adventices aux différentes périodes d'étude ? Influencent-ils leur évolution de manière différenciée au cours du cycle cultural ?

(ii) L'espèce adventice la plus abondante présente-t-elle un stade phénologique similaire à celui de la culture ? Cette similarité phénologique est-elle modulée par le traitement étudié ?

4.4.2 Analyses

4.4.2.1 Effet des traitements sur la répartition des stades phénologiques observés durant chaque campagne de relevé

La composition phénologique des différents traitements a été comparée en utilisant une approche dite *cumulative link (logit) mixed model* (Agresti 2002) comprenant les modalités des trois facteurs étudiés seuls – c.à.d. H0 vs H1, N0 vs N1 et C0 vs C1 seuls – et l'ensemble de leurs interactions comme effets fixes, ainsi que la parcelle comme effet aléatoire, c.à.d. une ordonnée à l'origine aléatoire (*random intercept model*). Dans le cadre de ce type de modèle, la variable expliquée est considérée comme catégorielle et ordonnée, c.à.d. dans notre de 1 à 6 et tenant compte de l'ordination des stades phénologiques. Ce modèle se base sur la fonction clmm du package R 'ordinal'. Une procédure de sélection de modèle basée sur l'AIC a été effectuée. Un rapport de vraisemblance basé sur la distribution du χ^2 a été utilisé pour évaluer la significativité de chaque effet fixe et des interactions testées.

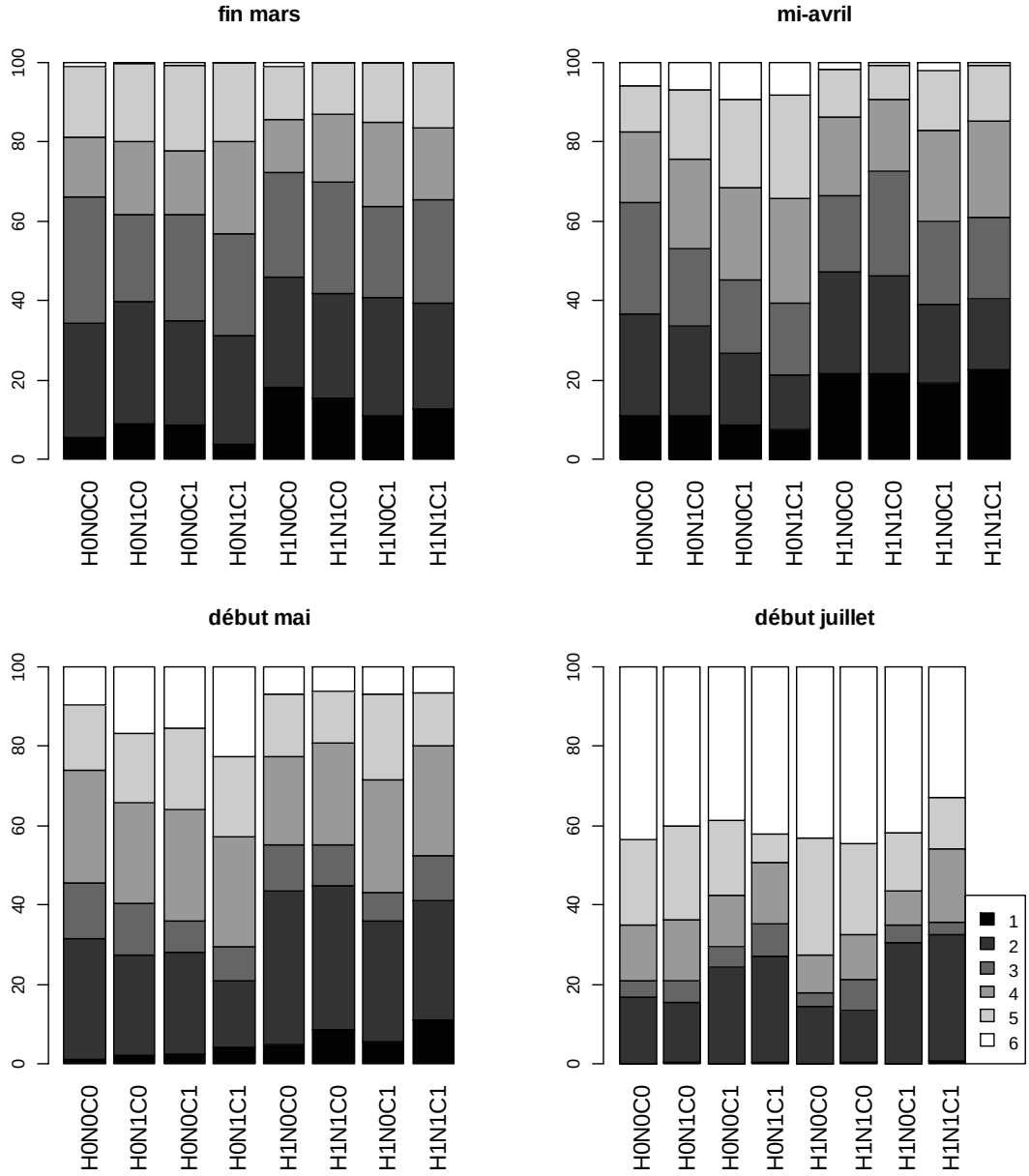


Figure 26: Parts relatives de représentation des différents stades phénologiques observés par traitement sur l'ensemble des parcelles à quatre périodes de relevés. Les stades sont ordonnés de 1 (levée-cotylédons) à 6 (grenaison).

Tableau 17: Effet des facteurs: 'pulvérisation herbicide' et 'présence de la culture' ainsi que leur interaction sur la répartition des stades phénologiques d'après une analyse *cumulative link (logit) model*. * p <0.05, ** p <0.01, *** p <0.001. La triple interaction 'herbicide × fertilisation × culture', les doubles interactions 'herbicide × fertilisation' et 'fertilisation × culture', ainsi que la fertilisation azotée n'apparaissent jamais significatives et ne sont donc pas présentées dans ce tableau.

		fin mars		mi-avril		début mai		début juillet	
facteurs fixes (Type III)	*df*	Estimate	p-value	Estimate	p-value	Estimate	p-value	Estimate	p-value
herbicide	1	0.213	***	0.349	***	0.295	***	0.069	*
culture	1	-0.102	***	-0.210	***	-0.139	***	0.262	***
herbicide × culture	1			-0.079	**			-0.075	**

La composition phénologique – c.à.d. la répartition des proportions des différents stades phénologiques entre individus adventices observés durant une période de relevé – apparait influencée à la fois par la pulvérisation herbicide et la présence de la culture (Tableau 17). Au contraire, elle s'avère indépendante du niveau de fertilisation azotée (Tableau 17).

L'herbicide constitue le facteur le plus explicatif durant les trois campagnes ayant eu lieu au printemps (fin mars, mi-avril et début mai). En absence d'application herbicide, la flore apparait, en moyenne, phénologiquement plus avancée (Tableau 17). Durant ces trois campagnes, les communautés adventices en présence de culture semblent, par ailleurs, présenter une proportion plus importante d'individus phénologiquement plus développés. L'influence de ce facteur est relativement conséquente mi-avril et début mai où l'on observe notamment une plus forte proportion d'individus à floraison puis à grenaison (Tableau 17, Figure 26).

Moins de quinze jours avant la récolte, c.à.d. mi-juillet, l'herbicide apparait toujours explicatif, ainsi que la présence de la culture et l'interaction herbicide × culture. La présence de culture est cependant cette fois associée à une composition phénologique moins avancée (Tableau 17). Une forte proporition d'individus observés en présence de la plante s'avèrent notamment en croissance initiale (Tableau 17, Figure 26).

4.4.2.2 Effet des traitements sur la diversité phénologique et le stade phénologique moyen à l'échelle d'une communauté adventice

Nous avons tout d'abord étudié l'effet des trois facteurs sur la diversité phénologiques des communautés – ainsi que sur le stade phénologique moyen des individus constituant chaque communauté – durant chaque période de relevé séparément. Pour ce faire, nous nous sommes basés sur une mesure de la distance moyenne des stades phénologiques des individus constituant la communauté, par la suite nommé MTD, pour estimer la diversité phénologique moyenne au sein de la communauté. Une valeur de MTD faible indique qu'une majorité des plantes adventices constituant la communauté présentent un stade phénologique similaire, tandis qu'une valeur de MTD plus élevée souligne l'existence d'une large gamme de stades, plus équitablement représentés au sein de la communauté. Le stade phénologique moyen représente, quant à lui, la moyenne des stades phénologiques des différents individus constituant la communauté. Compte tenu de l'influence de la parcelle échantillonnée sur la diversité phénologique et le stade phénologique moyen, nous avons tout d'abord effectué un premier modèle ne prenant en compte que le facteur 'parcelle' comme variable explicative. L'influence des facteurs expérimentaux – et de leurs interactions – a ensuite été étudiée sur les résidus du premier modèle pour chaque campagne de relevé séparément. Une procédure de sélection de modèle a permis de conserver le modèle le plus explicatif, et la significativité de chaque effet fixe et des interactions a été étudiée sur la base d'une analyse de variance de type III.

Nous avons par ailleurs étudié l'évolution de la valeur de MTD et du stade phénologique moyen entre campagnes de relevés pour chaque traitement séparément. Ceci a eu pour but d'identifier des potentielles tendances à une diversification ou une simplification de la composition phénologique des communautés étudiées au cours du temps. Des tests appariés de Wilcoxon (*signed rank sum test*) ont été réalisés afin de comparer les paires de traitements en termes de distribution des valeurs. Une correction séquentielle de Bonferroni-Holm a été appliquée, du à la réalisation des multiples tests de comparaison par paires. Le stade phénologique est considéré – dans le calcul des deux métriques fonctionnelles (MTD et le stade phénologique moyen) – comme une variable semi-quantitative, très

peu de méthodes d'analyses étant disponibles pour traiter de données catégorielles partiellement ordonnées[48].

4.4.2.2.1 Effet des traitements sur la diversité phénologique et le stade phénologique moyen durant chaque campagne de relevé

Tableau 18: Effet des facteurs 'pulvérisation herbicide' et 'présence de la culture' sur le stade phénologique moyen observé à l'échelle d'une communauté. * p <0.05, ** p <0.01, *** p <0.001. La triple interaction 'herbicide × fertilisation × culture', l'ensemble des doubles interactions, ainsi que la fertilisation azotée n'apparaissent jamais significatives, et ne sont donc pas présentées. Les résultats de l'influence des facteurs expérimentaux a été étudiée sur les résidus d'un premier modèle ne considérant que l'effet 'parcelle' pour chaque campagne de relevé séparément. Il est à noter qu'un modèle considérant l'effet parcelle comme effet aléatoire et se basant sur une analyse de déviance de type III a permis de mettre en évidence des tendances similaires (non présenté dans le document).

		fin mars		mi-avril		début mai		début juillet	
facteurs fixes (Type III)	*df*	F	p-value	F	p-value	F	p-value	F	p-value
herbicide	1	7.15	**	22.08	***	18.73	***		
culture	1			6.86	*			11.34	***

Concernant le stade phénologique moyen, les résultats obtenus sont relativement comparables aux résultats observés sur la base de l'approche *cumulative link (logit) mixed model*. L'application herbicide réduit le stade phénologique moyen des adventices constituant une communauté durant toute la période printanière, c'est-à-dire qu'en moyenne dans chaque communauté, la proportion d'individus à des stades phénologiques peu avancées est relativement élevée (Tableau 18). Durant la période estivale, la présence de la culture est par ailleurs associée à une phénologie moyenne moins avancée (Tableau 18).

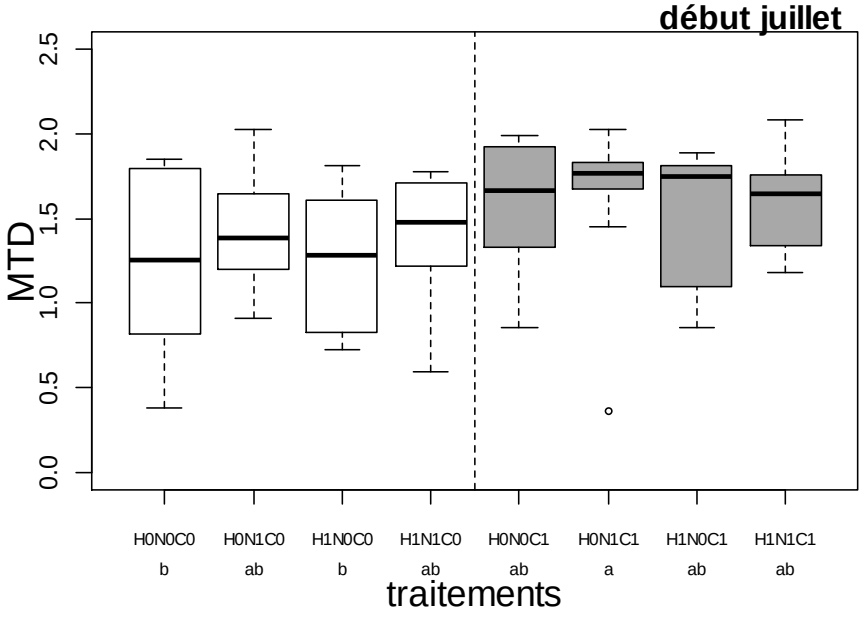


Figure 27: Diversité phénologique pour l'ensemble des traitements en juillet (peu avant récolte). Une analyse de variance de type III indique que la présence de la culture favorise une diversité phénologique plus élevée. Les lettres indiquent les résultats des tests appariés de Wilcoxon après correction séquentielle de Bonferroni-Holm.

[48] Une réflexion est actuellement en cours sur le développement de nouvelles méthodes statistiques permettant de traiter ce type de données, mais les spécificités des données semi-quantitatives partiellement ordonnées réduisent la gamme d'analyses disponibles.

Durant les campagnes de fin mars et début mai, la diversité phénologique est similaire entre l'ensemble des traitements. Durant la campagne de mi-avril, seule l'application herbicide semble favoriser une diversité phénologique légèrement plus élevée ($F = 6.05$, p-value < 0.05), cependant cette tendance n'a pas été confirmée par les tests appariés de Wilcoxon. Durant la campagne de début juillet, la présence de la culture semble favoriser la diversité phénologique ($F = 9.00$, p-value < 0.0001, Figure 27), une tendance confirmée pour certaines comparaisons par paires sur la base des tests appariés de Wilcoxon, ainsi que sur la base d'un test apparié de Wilcoxon comparant l'ensemble des valeurs de MTD calculé en présence de culture et en son absence ($V = 175$, p-value < 0.005).

4.4.2.2.2 Effet des traitements sur l'évolution de la diversité phénologique et du stade phénologique moyen au cours du cycle cultural

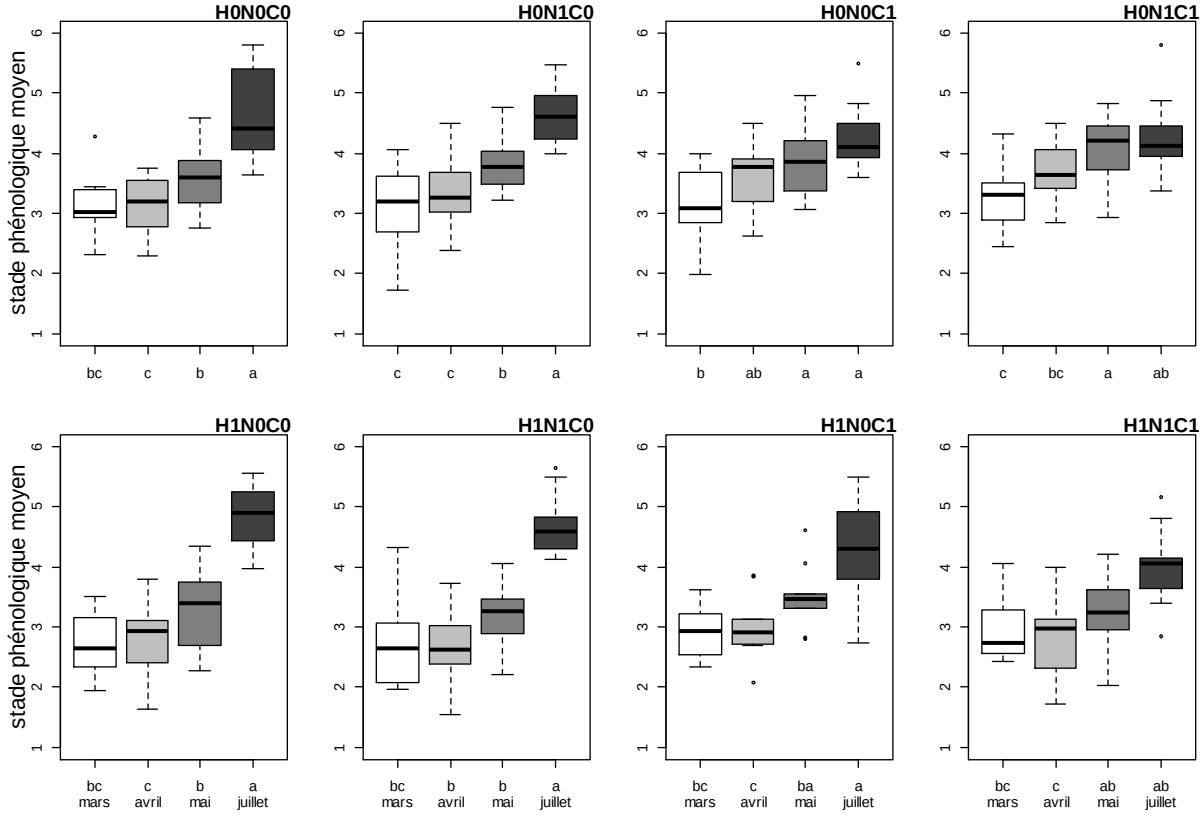


Figure 28: Evolution du stade phénologique moyen, présenté pour chaque traitement séparément. Les tests appariés de Wilcoxon comparent les valeurs de MTD pour l'ensemble des paires de relevés. Les lettres indiquent des différences de valeurs de MTD après correction séquentielle de Bonferroni-Holm.

Concernant le stade phénologique moyen, l'analyse de variance souligne que l'ensemble des traitements présentent une évolution vers un stade phénologique plus avancé des communautés au cours de la saison. Cependant, cette tendance générale cache d'importantes disparités entre traitements. Les tests appariés de Wilcoxon permettent ainsi de discriminer les traitements semés et non semés. En présence de culture, les deux dernières campagnes de relevés – pourtant espacées de plus d'un mois et demi – présentent un stade phénologique moyen similaire (Figure 28, à droite). Au contraire, en absence de la plante cultivée, la différence observée apparait toujours significative.

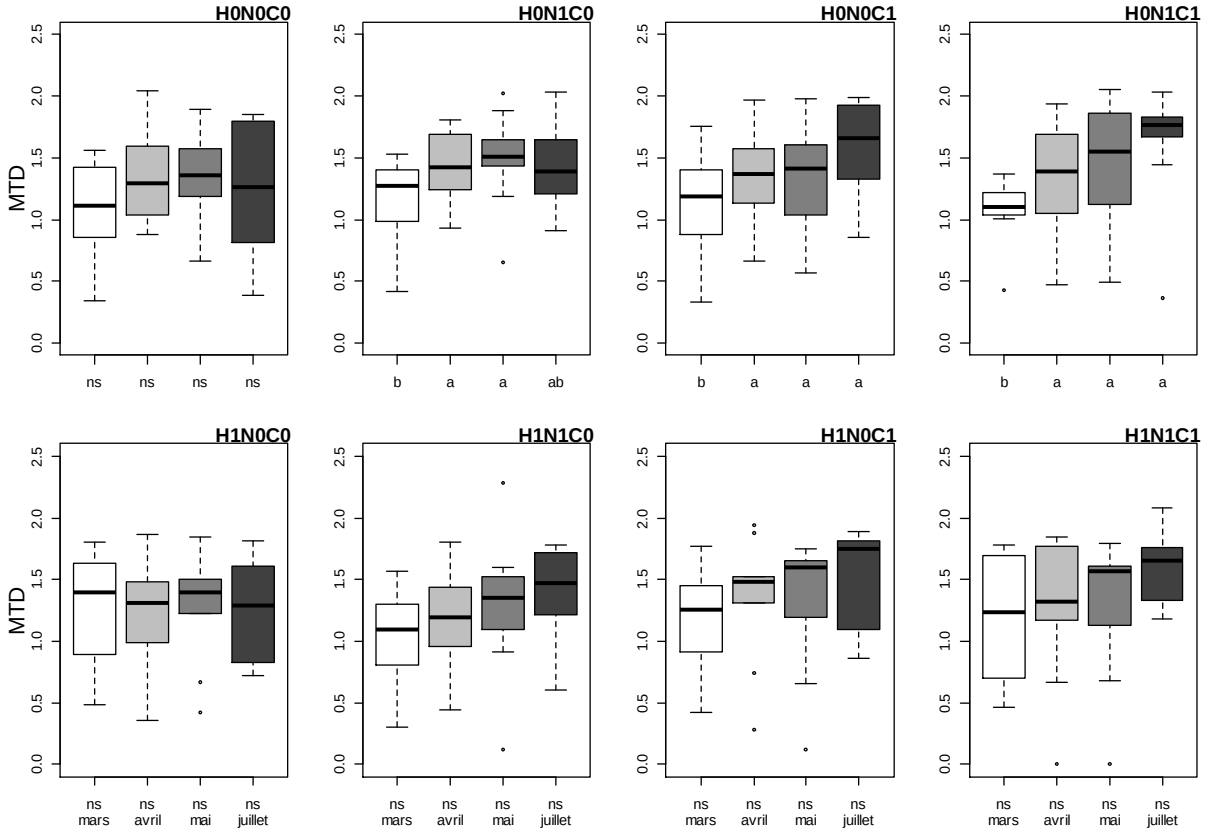


Figure 29: Dynamique de la diversité phénologique, présentée pour chaque traitement séparément. Les tests appariés de Wilcoxon comparent les valeurs de MTD pour l'ensemble des paires de relevés. Les lettres indiquent des différences de valeurs de MTD après correction séquentielle de Bonferroni-Holm, ns non significatif.

Concernant la diversité phénologique, l'analyse de variance et les tests appariés de Wilcoxon mettent en évidence des tendances générales similaires (Figure 29). L'ensemble des traitements ayant subi une pulvérisation herbicide ne présentent pas d'évolution significative de la diversité phénologique des communautés adventices observées au cours de la période d'étude (p-value > 0.05), malgré une tendance pour certains traitements (Figure 29). Au contraire, dans les traitements n'ayant pas subi de pulvérisation herbicide, les communautés adventices s'avèrent en général plus diversifiées en termes de stades phénologiques observés en fin de saison, tout particulièrement en présence de culture, à l'exception du traitement H0N0C0 (Figure 29).

4.4.2.3 Similarité phénologique entre l'espèce abondante et la plante cultivée

La synchronie des périodes d'émergence d'une part et de grenaison d'autre part, constitue deux stratégies connues des espèces adventices, leur permettant d'une part un évitement de *l'effet de priorité inhibiteur* de la plante cultivée (ex. Brainard & Bellinder 2004) et d'autre part une capacité accrue à se disperser via des processus de dispersion secondaire liés aux passages de machines (ex. Heijting et al. 2009). L'espèce la plus abondante – c.à.d. la plus représentée dans un quadrat d'étude à un instant donné – pourrait ainsi présenter un meilleur succès démographique du fait d'une proximité phénologique avec la culture.

Afin de le tester, nous avons calculé la différence de stades phénologiques entre la plante cultivée et les différents individus de l'espèce la plus abondante. L'espèce la plus abondante a fait l'objet d'un échantillonnage complémentaire d'individus afin de tenir compte de la variabilité

intraspécifique. Il est à noter que l'espèce la plus abondante l'est de manière locale, à la fois (i) spatialement c.à.d. à l'échelle du quadrat d'étude, et (ii) temporellement, c.à.d. durant une campagne de relevé. Cette espèce peut ainsi varier au cours du cycle cultural, le protocole d'échantillonnage ciblant une communauté et non des plantes individuelles.

Nous avons effectué des tests de Wilcoxon à un échantillon (*one-sample signed rank test*) afin de détecter des différences significatives entre les valeurs de stades phénologiques de l'adventice la plus abondante et le stade de la plante cultivée.

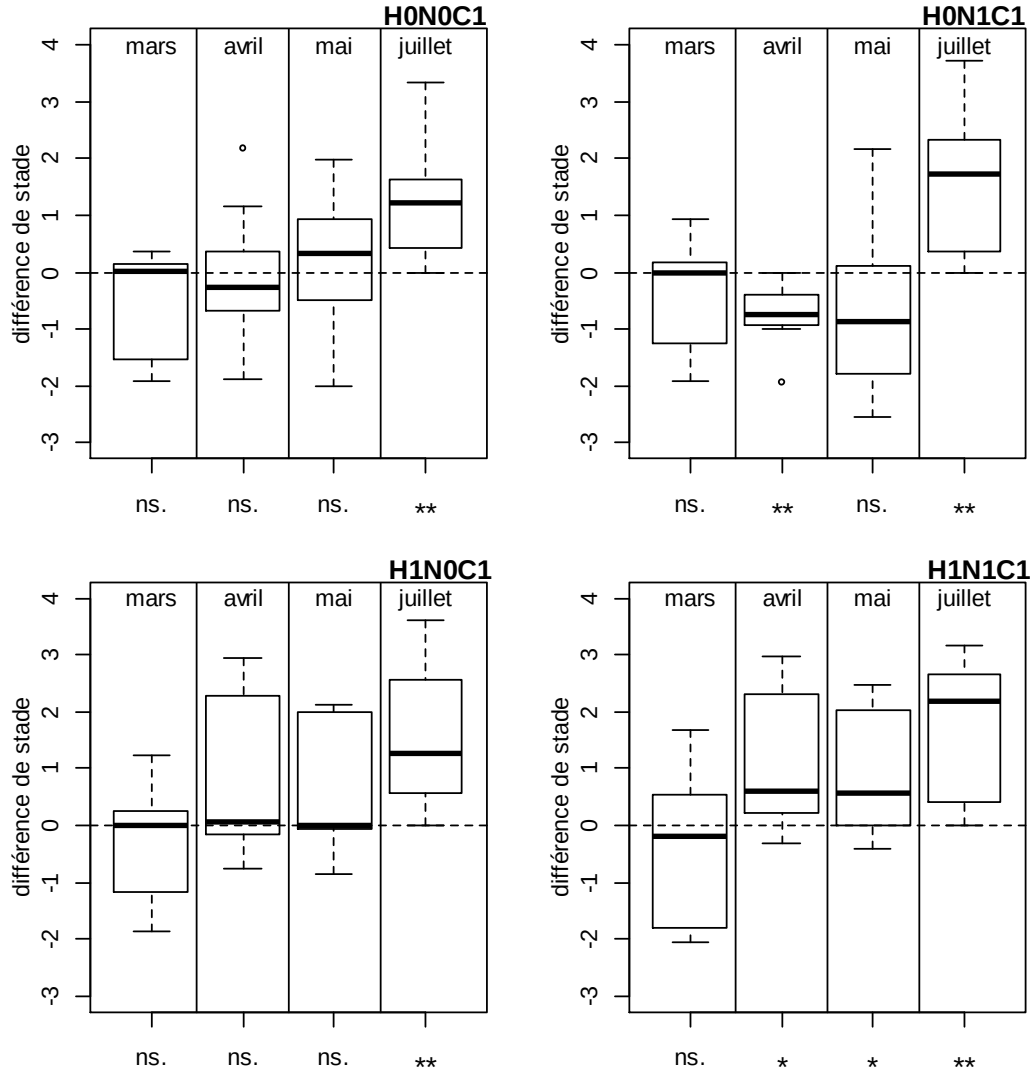


Figure 30: Différence de stade phénologique entre la plante cultivée et l'adventice la plus abondante de la communauté. Les valeurs positives indiquent que la plante cultivée est plus développée que les plantes adventices. Les valeurs négatives indiquent que les plantes adventices observées sont en moyenne plus avancées phénologiquement que la plante cultivée. Des tests de Wilcoxon à un échantillon (*one-sample signed rank test*) ont été réalisés afin de comparer les distributions des différences de stades par rapport à 0 (représentée par la ligne pointillée). Une absence de significativité correspond à une absence de différence de stade phénologique entre les individus adventices et la plante cultivée.

Durant la campagne de fin mars, l'espèce abondante présente généralement une phénologie très proche de celle de la plante cultivée, quel que soit le traitement (Figure 30). En absence d'application herbicide, l'espèce la plus abondante en avril et mai présente généralement une

phénologie similaire ou plus avancée que la plante cultivée (Figure 30). Au contraire, après application d'un traitement herbicide, c'est une espèce à phénologie plus tardive qui domine en avril et mai (c.à.d. généralement une espèce à émergence printanière), la plante cultivée étant alors phénologiquement plus avancée que l'espèce abondante. Cet effet est plus prononcé en présence de fertilisation azotée. Moins de deux semaines avant la récolte, l'espèce adventice dominante est généralement moins avancée que la plante cultivée quel que soit le traitement expérimental considéré.

4.4.3 Premières interprétations et perspectives

4.4.3.1 Premières interprétations

L'étude a permis d'observer l'influence prépondérante de la pulvérisation herbicide sur le développement des adventices et leur structure phénologique à l'échelle d'une communauté. En cas d'application herbicide, la flore adventice observée présente une proportion plus importante d'individus à des stades phénologiques précoces durant toute la période printanière de développement de la céréale d'hiver, ceci se traduisant par un stade phénologique moyen plus faible. En cas de pulvérisation herbicide, les communautés adventices ne présentent par ailleurs pas de diversification phénologique au cours de la période d'étude. Enfin, l'espèce adventice la plus abondante de la communauté adventice apparait souvent phénologiquement moins avancée que la plante cultivée. Ces différentes observations peuvent s'expliquer par l'influence de ce filtre abiotique qu'est l'herbicide, connu pour modifier la structure phénologique des communautés en favorisant les individus à période d'émergence décalée avec la date de traitement, c.à.d capable de produire des graines avant l'application (Blair et al. 1999) ou d'émerger après celle-ci. L'application herbicide se traduit donc, à l'échelle d'une communauté adventice en blé d'hiver, par une importante réduction des populations d'espèces à émergence automnale et, proportionnellement, par l'augmentation relative des espèces à émergence printanière, expliquant que la diversité phénologique n'évolue que peu durant la période d'étude, mais également que l'espèce abondante qui dominait la communauté fin mars a été fréquemment remplacée – en terme de nombre d'individus – soit par des espèces à émergence printanière (*Fallopia convolvulus*, *Mercurialis annua*, *Polygonum aviculare*), soit par des espèces pérennes à développement relativement tardif et/ou présentant des capacités de repousse après gestion herbicide (*Cirsium arvense*, *Convolvulus arvensis*). En absence d'application d'herbicide de post-levée, la structure phénologique de la flore adventice évolue durant la période d'étude et se diversifie. La communauté est par ailleurs fréquemment dominée par des adventices à un stade de développement plus avancé que la culture durant les périodes de tallage et d'élongation de la plante cultivée.

Par contre, la présence de la culture semble associée à des communautés phénologiquement en moyenne moins avancées – mais plus diversifiée – peu avant récolte. A la différence de la pulvérisation herbicide, la présence de la culture ne modifie pas la démographie des espèces levées, mais peut potentiellement limiter ou retarder d'éventuelles émergences, bien que ce patron s'avère relativement dépendant de l'espèce. L'existence d'une réponse opposée (i) durant la période de fermeture du couvert (mi-avril/début mai) et (ii) peu avant récolte, suggère que la ressource lumineuse pourrait expliquer les tendances observées. En effet, en absence de culture, la ressource lumineuse étant relativement peu limitante durant la période mi-avril/début mai, le nombre de germinations apparait plus élevé et plus précoce (à l'échelle de la communauté mais également pour un certain nombre d'espèces à émergence printanière), se traduisant par une phénologie en moyenne moins avancée dans ces traitements à cette période du cycle cultural et une proportion plus importante

d'individus en croissance initiale. En présence de culture, à cette même période du cycle cultural, la disponibilité en ressource lumineuse est généralement beaucoup plus faible, défavorisant la germination et l'émergence de nouvelles plantules (ex. Kruk et al. 2006). A cette période mi-avril/début mai, la part d'individus au stade cotylédon(s) ou en croissance initiale apparait donc plus faible. La tendance opposée est observée début juillet, tendant à conforter cette hypothèse, les individus ayant émergé entre mi-avril et début mai en absence de culture ont, pour une large part, atteint la floraison, voire la grenaison à cette période. Au contraire, la proportion non négligeable d'individus adventices encore en croissance initiale en présence de culture (entre 25 et 35% contre 15% en absence de culture à cette même période), suggère que de nombreuses émergences ont eu lieu plus tardivement au cours du cycle cultural, potentiellement durant la période post-floraison du blé d'hiver, durant laquelle la canopée intercepte une plus faible part de ressource lumineuse. Cependant, cette interprétation nécessiterait d'être confirmée sur la base de suivis individuels du développement des plantes.

L'étude semble enfin n'avoir détecté aucune influence de la fertilisation azotée sur la structure phénologique des communautés adventices au cours de la période d'étude.

4.4.3.2 Perspectives

La mise en évidence de l'influence de la présence de la culture sur le développement phénologique des adventices constitue un premier résultat encourageant. Il souligne notamment que, même en absence de pulvérisation herbicide, la compétition exercée par la plante cultivée joue un rôle sur le développement des communautés adventices en champ cultivé. Ce rôle, influençant les traits morphologiques des plantes adventices (4.3), apparait également modifier la structure phénologique des communautés en retardant l'émergence. Des analyses complémentaires méritent cependant d'être réalisées afin d'identifier les processus à l'origine de ces modifications de structure phénologique, en tenant compte à la fois de la réduction de quantité et dynamique d'interception par le couvert de la culture (joules.cm²) et de la modication de qualité de la lumière (ratio rouge:infrarouge).

La confirmation de cette hypothèse nécessitera cependant la mise en place d'expérimentations contrôlées, permettant de s'assurer de l'influence de la canopée de la culture sur les capacités d'émergence du stock semencier de différentes espèces printanières. Elle requerra un marquage individuel, ainsi que quelques améliorations de la précision du protocole appliqué afin de tenir compte d'un nombre plus élevé de stades phénologiques, suivant Hess et al. (1997). Le suivi devrait ainsi être réduit un nombre restreint d'espèces.

L'estimation de la biomasse individuelle et du nombre de graines produites pourraient par ailleurs constituer d'importants compléments à la seule mesure du nombre d'individus pour définir l'espèce dominante, sachant qu'à une même densité, la production de graines peut évoluer de deux ordres de grandeur (Brainard & Bellinder 2004).

La pulvérisation herbicide et la présence de la culture réduisent toutes deux le développement des individus adventices à des périodes distinctes du cycle cultural. L'application herbicide de post-levée de printemps, en modifiant la proportion relative d'individus à émergence automnale et printanière, réduit à la fois l'avancement phénologique et la diversité. La plante cultivée, en réduisant la ressource lumineuse, pourrait quant à elle favoriser des émergences plus tardives d'adventices, ceci se traduisant par une diversité phénologique plus élevée en fin de cycle cultural.

5 DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

L'objectif principal de cette thèse a été d'identifier et de comprendre les mécanismes à la base de la diversité fonctionnelle inter- et intraspécifique des plantes adventices dans les agroécosystèmes. Pour ce faire, plusieurs approches ont été suivies: (i) revue bibliographique à visée méthodologique, (ii) approche semi-expérimentale, (iii) approche de terrain et (iv) analyses statistiques.

Dans un premier temps, l'objectif de cette discussion générale est de résumer l'influence des principaux mécanismes étudiés sur la structure fonctionnelle des communautés adventices. Suite aux différentes réponses obtenues, nous avons tenté de dégager les particularités des communautés adventices comme objet d'étude, et d'en tirer quelques conclusions pratiques sur la mesure des traits fonctionnels. Ensuite, sur la base des connaissances acquises en blé d'hiver, nous proposons un cadre conceptuel synthétique de l'assemblage des plantes adventices en communautés. Enfin, nous listons quelques points théoriques et pratiques d'importance pour améliorer notre compréhension de l'assemblage des communautés, ainsi que deux questions de recherche pouvant ouvrir sur de nouvelles pistes d'étude en agroécologie.

5.1 Quels mécanismes à la base de la diversité fonctionnelle des communautés adventices ?

La diversité des espèces adventices en parcelles agricoles, ainsi que leur succès – hautement dépendant des conditions caractérisant le système de culture étudié – nous questionnent sur les mécanismes d'assemblages influents dans ce milieu particulier. Au-delà des différences d'échelles, de méthodologies d'échantillonnage et d'analyses statistiques, les études précédemment présentées ont eu pour but de caractériser la structure fonctionnelle des communautés adventices afin de mieux comprendre l'origine de la biodiversité observée en parcelle agricole. Les principaux résultats obtenus peuvent s'articuler autour d'une question encore largement débattue en écologie: « Pourquoi différentes espèces coexistent-elles et constituent-elles des communautés ? ».

En parcelle agricole, nombre de mécanismes d'assemblage des espèces en communautés – qu'ils s'agissent de filtres abiotiques, biotiques ou anthropiques – sont connus comme des facteurs influençant la composition taxonomique des communautés (Fried et al. 2008). Dans les différentes études réalisées afin d'identifier et de comprendre les mécanismes à la base de la diversité fonctionnelle des communautés adventices, nous nous sommes donc généralement reposés sur des constats issus d'études s'étant intéressés à la composition taxonomique des communautés.

Dans ce manuscrit, différentes études ont été réalisées afin d'identifier les mécanismes expliquant l'assemblage des plantes adventices en communautés, et ce à différentes échelles spatiales, tenant compte en cela d'une étude bibliographique préliminaire ayant permis (i) de proposer un cadre conceptuel (Figure 7), et (ii) un guide pratique résumant les principales lignes directrices permettant de tester les principaux mécanismes connus expliquant l'assemblage des espèces en communautés (2.1, Figure 31).

A l'échelle du parcellaire agricole, a contrario de l'hypothèse d'un filtrage environnemental abiotique prédominant au sein de chaque parcelle – reposant sur des filtres tels que le semis, la pulvérisation herbicide, la récolte –, nous avons majoritairement identifié une structure fonctionnelle aléatoire des espèces adventices en communautés (3.1, Figure 31). **La dispersion semble ainsi promouvoir la coexistence locale d'espèces peu compétitives en assurant leur maintien dans certains types de culture via des flux de propagules à l'échelle paysagère ou par l'intermédiaire de la banque de graines.**

Cependant, des patrons de distribution non aléatoire ont été observés dans les parcelles semées en culture de printemps et d'été pour les traits de phénologie, suggérant que les différents types de culture constituent tout de même des habitats distincts (3.1). Les communautés adventices présentent notamment une émergence et une floraison en moyenne plus tardives pouvant s'expliquer par la dominance d'espèces adventices à émergence printanière synchrone avec la date de semis de la plante cultivée (3.1, Figure 31). **Le type de culture, synthétisant un ensemble de filtres environnementaux abiotiques, peut ainsi être résumé par sa période de semis.**

Le type de culture propre à la parcelle agricole étudiée ne représente cependant pas le seul filtre environnemental observable à l'échelle d'un paysage agricole. Les bordures adjacentes aux champs cultivés, caractérisées par des conditions environnementales distinctes de celles du champ – notamment l'absence de pulvérisation herbicide et de compétition directe avec la plante cultivée – sont également connues pour présenter une diversité taxonomique élevée, comparativement à l'intérieur du champ. **En interface,** compartiment directement adjacent à la parcelle agricole, **la diversité fonctionnelle apparait plus élevée, ceci s'expliquant par la présence de stratégies complémentaires d'évitement et de tolérance à l'ombrage** (3.2, Figure 31)**.**

A l'intérieur de la parcelle, à fine échelle, la structure fonctionnelle des communautés de plantes adventices apparait largement dépendante à la fois de l'application herbicide et de la compétition avec la plante cultivée. **L'application herbicide entraine un décalage phénologique des communautés adventices, et limite leur diversité phénologique**, notamment durant la période printanière en blé d'hiver lorsqu'il s'agit d'un traitement de post-levée de printemps (4.4, Figure 31). La compétition exercée par la plante cultivée modifie, quant à elle, à la fois la structure phénologique et morphologique des communautés adventices. **La présence de la culture semble également entrainer un décalage phénologique des communautés adventices en fin de cycle cultural en promouvant des germinations plus tardives** (4.4, Figure 31)**. Elle promeut par ailleurs un certain 'mimétisme fonctionnel', celui-ci traduisant la réponse des individus à port architectural érigé à la compétition pour la ressource lumineuse via une stratégie d'évitement de l'ombrage. La position relative des valeurs de traits des adventices par rapport aux valeurs de traits du blé permet notamment d'expliquer pour une large part la performance individuelle des adventices** (4.3, Figure 31).

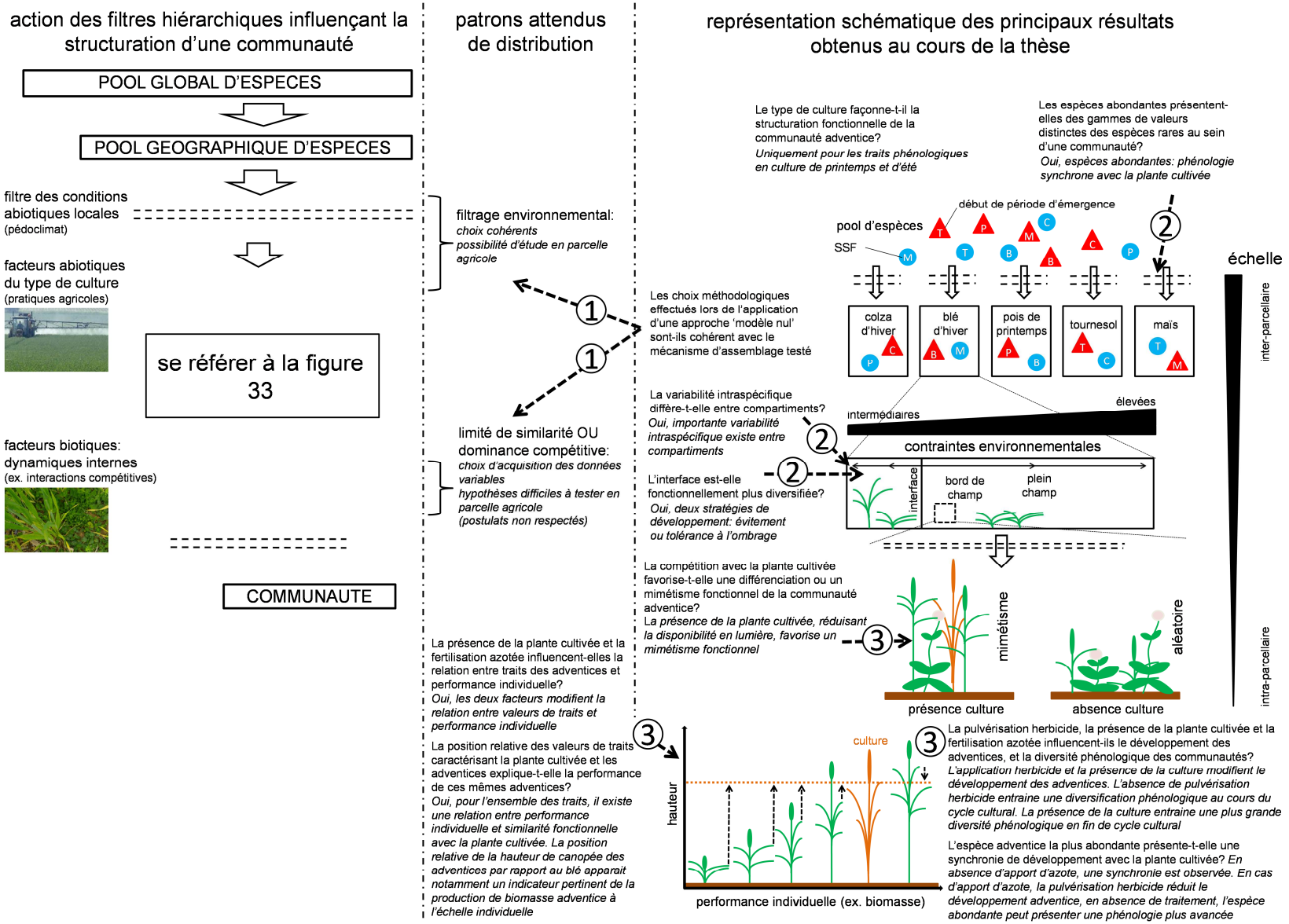


Figure 31: articulation des principaux résultats obtenus au cours de cette étude.

5.2 Quelles particularités des communautés adventices ?

L'un des postulats de l'approche fonctionnelle appliquée à l'étude des communautés considère que des filtres majeurs façonnent la structure fonctionnelle des communautés, qu'ils s'agissent de filtres abiotiques (ex. Pausas & Verdú 2008) et/ou biotiques (ex. Stubbs & Wilson 2004). Sous cette hypothèse, les parcelles agricoles constituent d'intéressants modèles d'études en écologie des communautés, représentant des milieux fortement artificialisés associant d'importantes, variées et fréquentes perturbations, un niveau d'éléments nutritifs élevé, mais variable, et une dynamique de compétition imposée, et en faveur d'un compétiteur dominant qu'est la plante cultivée.

5.2.1 Spécificités de réponse des adventices aux conditions environnementales

La structure fonctionnelle des communautés adventices semble influencée par un nombre conséquent de mécanismes d'assemblage (5.1). Si les mécanismes testés dans ce manuscrit – filtres environnementaux abiotiques (3.1, 4.4), interactions compétitives (4.3, 4.4) – ont fait l'objet d'un nombre conséquent d'études dans de très nombreux milieux, la réponse fonctionnelle des communautés adventices apparait tout de même relativement spécifique.

5.2.1.1 Réponse aux filtres environnementaux abiotiques

Deux des attendus généraux du filtrage environnemental – observés dans de nombreux milieux (2.1, dans 56 articles sur les 71 ayant testé le filtrage environnemental) – consistent en la réduction de la gamme de valeurs de traits (Cornwell et al. 2006) et de la dispersion de ces valeurs (Kraft et al. 2008), selon l'hypothèse que ce filtre favoriserait les espèces présentant des valeurs de traits proche d'un optimum. Cette observation n'a cependant pas été détectée dans le cadre de notre étude (3.1), le type de culture – regroupant un ensemble de filtres environnementaux abiotiques – se traduisant uniquement par un déplacement des valeurs moyennes caractérisant la communauté, un autre attendu de filtrage environnemental en écologie des communautés (Kraft et al. 2008).

Cette observation peut s'expliquer par plusieurs spécificités des plantes adventices et des pratiques agricoles. Tout d'abord, de nombreuses espèces adventices présentent d'importantes plages phénologiques d'émergence et de floraison (c.à.d. une importante variabilité intraspécifique), permettant à une partie de la population d'éviter l'effet de la plupart des filtres environnementaux, qu'ils s'agissent du semis, du traitement herbicide comme de la récolte (Bagavathiannan & Norsworthy 2012). Les filtres environnementaux, regroupés ici sous le terme de type de culture, recouvrent des mécanismes distincts, tandis que l'influence du filtrage environnemental a longtemps supposé un unique mécanisme sous-jacent, ou au moins la prédominance d'un unique mécanisme (Mouillot et al. 2012). En parcelle agricole, la date de semis pénalise l'émergence d'individus à cycle de développement plus précoce. Il n'est donc pas étonnant que l'influence du filtrage environnemental par le type de culture ait été principalement détectée sur la base des traits phénologiques associés à la période d'émergence, par ailleurs largement corrélée à la date de semis, cette date étant beaucoup plus variable entre types de culture qu'au sein d'un type de culture. Par contre au sein d'un même type de culture, l'extrême diversité des pratiques de désherbage et de leurs efficacités constituent des filtres environnementaux plus difficiles à caractériser, pouvant par ailleurs paraitre moins contraignants pour certaines espèces constituant la communauté (1.1.3.2.1, 1.1.3.2.2). En effet, face à ce type de filtre, de nombreuses stratégies d'évitement (une émergence plus tardive, un cycle de vie rapide) et de tolérance

(une tolérance ou une résistance à l'herbicide employé, une capacité de repousse après application) ont été mises en évidence. A titre d'exemple, en blé d'hiver, l'application d'herbicide – même extrêmement efficace sur les espèces ciblées – ne se traduit généralement pas par une disparition de la flore adventice au cours du cycle cultural, mais plutôt par un remplacement de la dominance de certaines espèces à émergence automnale présentant un développement synchrone avec celui de la culture par d'autres espèces à émergence printanière, moins compétitives vis-à-vis de la plante cultivée mais pouvant être présentes à d'importantes densités (4.4).

5.2.1.2 Réponse à la compétition

La réponse attendue à la compétition, fréquemment associée au principe de limite de similarité[49] dans de nombreux milieux, et supposant que des espèces fonctionnellement dissimilaires seraient favorisées, apparait ici largement invalidée du fait de la ressource limitante: la lumière[50]. Ainsi, à la différence d'autres ressources, telles que l'azote et l'eau, la compétition pour la lumière est asymétrique lorsque la densité de plantes est élevée, du fait d'une acquisition unidirectionnelle de cette ressource (Weiner 1990, Schwinning 1996). Cette compétition repose par ailleurs sur l'existence d'un *effet de priorité inhibiteur* lié à un semis précoce et dense de la culture lui assurant un accès préférentiel à long terme pour la lumière, et en faisant un compétiteur dominant (Weiner et al. 2010). La réponse fonctionnelle des individus ne suit ainsi pas l'attendu général en écologie des communautés, les différentes plantes adventices entrant avant tout en compétition avec les individus de la plante cultivée (et non entre elles). En parcelle agricole, la réponse à la compétition pour la ressource lumineuse peut se traduire par une stratégie de tolérance (3.2) ou d'évitement de l'ombrage (4.3), cette dernière, nécessitant un port architectural érigé, permet une plus importante production de biomasse, elle-même contrainte par ce port érigé (4.3).

Jusqu'à présent, l'existence d'une dynamique interne à la communauté adventice, dont l'influence pourrait expliquer pour partie la structure de la communauté est, quant à elle, restée à l'état d'hypothèse. Seule une récente publication de Garrison et al. (2014) a suggéré, sur la base d'une approche de modélisation, que la compétition inter-adventices pourrait être utilisée comme un levier de gestion de cette flore[51], et semble contredite par d'autres études (ex. Pollnac et al. 2009). Si l'influence de la dynamique interne mérite d'être étudiée (5.4), la plante cultivée semble pour autant le principal compétiteur des individus adventices, seul à même de modifier la structure fonctionnelle des communautés en absence de pulvérisation herbicide (4.3). En absence de ce compétiteur, la structure fonctionnelle d'une communauté adventice, majoritairement aléatoire, ne semble pas suggérer qu'une

[49] Le principe de limite de similarité, énoncé par MacArthur & Levins (1967) apparait difficilement applicable afin d'interpréter les patrons de distribution des communautés adventices seules, celles-ci entrant en compétition avec un compétiteur dominant variant généralement chaque année, présentant un cycle de développement annuel, et dont la démographie est dépendante d'un itinéraire technique particulier, tandis que le principe de limite de similarité suppose (i) un environnement suffisant stable pour qu'il soit possible d'observer une exclusion compétitive et (ii) que les interactions biotiques entre espèces constituant la communauté prédominent sur les autres mécanismes (notamment les filtres abiotiques et la dominance compétitive d'une espèce donnée).

[50] Le récent article de Kraft et al. (2014) a également précisé ces attendus spécifiques associés à la compétition, en soulignant qu'une compétition pour la lumière ne suivait pas l'attendu classique d'écologie des communautés.

[51] Garrison et al. (2014) supposent ainsi qu'il existe une compétition inter-adventices non négligeable en présence du compétiteur dominant qu'est la plante cultivée. L'étude semble cependant présentée plusieurs limites, notamment un modèle extrêmement simplifié reposant sur des postulats pouvant paraitre critiquables. Elle suppose par ailleurs des densités adventices extrêmement élevées, a priori incompatibles avec le maintien d'une productivité agricole constante.

dynamique interne en soit à l'origine (4.3)[52]. Les rares patrons déviant de l'aléatoire, s'ils mettent en évidence une divergence de traits (Annexe F), pourraient être expliqués par l'existence de ports architecturaux distincts (ex. port érigé vs. port rampant).

5.2.2 Spécificité des choix des traits et de leur mesure

De nombreux traits ont été considérés dans le cadre des différentes études présentées ci-dessus. La mesure de ces traits a parfois fait l'objet de la mise en place d'un protocole spécifique aux parcelles agricoles afin de tenir compte de la réalité de terrain. Nous illustrons en quoi la quantification de certains traits peut s'avérer délicate en parcelles agricoles à travers l'exemple de la surface spécifique foliaire, questionnant sur la pertinence de certains protocoles d'études en parcelle agricole. Les traits phénologiques semblent ne pas devoir être négligés lors de l'étude de la structure des communautés adventices, et plus largement afin d'étudier un large panel de questions d'écologie des communautés appliquée aux adventices. Enfin, la mesure de traits complémentaires pourrait s'avérer judicieuse dans le futur. Nous tenterons d'indiquer les principaux.

5.2.2.1 Intérêt des mesures in situ: l'exemple de la surface spécifique foliaire

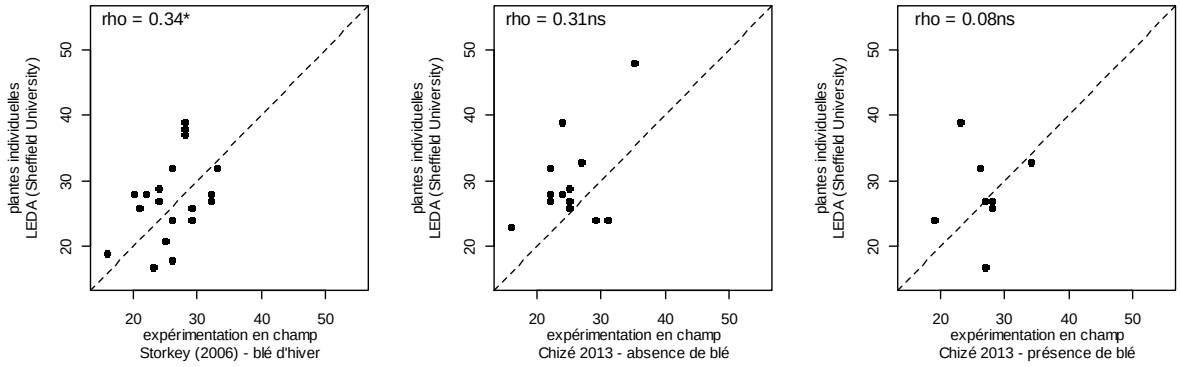


Figure 32: Comparaison des valeurs moyennes par espèce de la surface spécifique foliaire mesurée dans différentes conditions environnementales. La ligne en pointillée représente la ligne 1:1. Le coefficient de Spearman rho (et sa *p-value*) est indiqué pour chaque comparaison de jeux de données par paire. Les résultats des tests de Spearman sont représentés par * P <0,05, ns absence de significativité. LEDA: mesure de la surface non projetée des feuilles pour calculer la SSF, plantes individuelles (suivant Ken Thompson). Storkey (2006): mesure de la surface totale projetée, plantes s'étant développées dans une culture de blé d'hiver (suivant Storkey 2005). Chizé 2013 présence/absence de blé: mesure de la surface totale projetée, plantes s'étant développées en présence ou en absence de blé d'hiver[53].

La surface spécifique foliaire est l'un des traits les plus mesurés en écologie des communautés afin de détecter la réponse individuelle des plantes à diverses conditions environnementales (Kattge et al. 2011). Il est notamment considéré comme un substitut pertinent de la vitesse et de l'intensité d'acquisition des ressources. Son protocole de mesure a fait l'objet de plusieurs études afin de

[52] Deux récentes études de Garcia de Leon et al. (2014a,b) ainsi que l'étude de Schob et al. (2014) tendent à suggérer la possible influence d'une compétition inter-adventices, notamment intraspécifique. Cependant, la densité de plantes adventices dans ces études, à l'instar de l'étude de Garrison et al. (2014) est loin d'être négligeable et associé à une perte de rendement qui pourrait paraitre relativement inacceptable pour les exploitants.

[53] La collecte d'informations sur un nombre plus élevé de jeu de données a été réalisé suite à la soutenance, une analyse de ces données est actuellement en cours pour déterminer notamment la part relative des conditions de mesure et des protocoles appliquées sur la relation étudiée Fig. 32.

proposer une mesure standardisée, applicable à l'ensemble des milieux (ex. Garnier et al. 2001 pour les espèces herbacées, voir Cornelissen et al. 2003 pour plus de détails).

Appliquée aux adventices, la SSF s'est cependant avérée un descripteur relativement peu informatif: (i) pour distinguer les espèces adventices peu compétitives et bénéfiques pour l'agroécosystème (Storkey 2006), (ii) pour détecter les modifications de pratiques agricoles au cours du temps (Fried et al. 2012), ou (iii) pour étudier l'influence du filtrage environnemental dû au type de culture (Chapitre 2.1). En parcelle agricole, la SSF est davantage reconnue comme un indicateur de réponse à l'ombrage par la canopée de la plante cultivée (ex. Storkey 2005, Brainard et al. 2005, Munier-Jolain et al. 2014), cependant sa mesure standardisée recommande la collecte de feuilles en pleine lumière (Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2013), et ce protocole apparait rarement respecté en parcelle, où la surface foliaire totale est généralement considérée (sauf dans Perronne et al. 2014, Borgy et al. submitted). In situ, les mesures effectuées sont par ailleurs dépendantes des conditions environnementales locales, c.à.d. des ressources lumineuses et azotées (Storkey 2005), expliquant la forte variabilité intraspécifique observée pour ce trait (Chapitre 3.2, Figure 32). Sur la base de données provenant de mesures standardisées, ex. provenant de bases de données de traits où les mesures ont pu être conduites dans des conditions adaptées (par exemple sur des plantes individuelles en absence de culture, LEDA, Figure 31), il représente ainsi davantage un indicateur de vitesse relative de croissance.

En comparant les valeurs moyennes par espèce mesurées dans différentes conditions environnementales, une seule corrélation significative a été détectée (Figure 32), indiquant qu'il n'existe parfois pas de *hiérarchie stable des espèces*, c.à.d. que la variabilité interspécifique n'est pas supérieure à la variabilité intraspécifique, pour ce trait[54].

Ce résultat apparait contradictoire avec Kazakou et al. (2014) qui, s'étant intéressés à des espèces herbacées méditerranéennes, ont confirmé l'hypothèse de hiérarchie stable des espèces pour de nombreux traits, dont la SSF. Ceci suggère tout d'abord que la provenance des données utilisées apparait ici loin d'être un facteur négligeable lors de l'interprétation des patrons décrivant la structure fonctionnelle des communautés adventices pour certains traits, et souligne l'importance d'effectuer des mesures in situ afin de tenir compte de l'influence des conditions environnementales locales. De plus, ceci questionne l'utilisation de protocoles standardisés, jusqu'à présent largement appliqués dans des milieux naturels où la pression anthropique peut être considérée comme relativement faible et conçus pour éviter de capter cette variabilité intraspécifique, considérée comme un bruit (Cornelissen et al. 2003). En parcelle agricole, les conditions lumineuses requises pour effectuer une mesure de la SSF standardisée ne sont que rarement respectées, et seulement pour une partie des espèces. Il apparait ainsi important de réadapter ce protocole en fonction de l'objectif d'étude. Nous suggérons que la SSF (ou l'épaisseur des feuilles, un des constituants du calcul de la SSF dépendant du degré d'ombrage) pourrait plutôt constituer, avec le ratio proportion de masse foliaire/proportion de masse des tissus de support et la différence de hauteur de canopée entre plante adventice et plante cultivée, trois traits permettant d'estimer la tolérance à l'ombrage d'une plante. Des études plus précises des combinaisons de ces différents traits en conditions de compétition pour la lumière – c.à.d. à différents niveaux de disponibilité de cette ressource – méritent cependant d'être réalisées, afin notamment de caractériser de nombreuses espèces adventices encore non étudiées, notamment une large part des espèces à port rampant qui présentent des spécificités en termes de tolérance à l'ombrage (Storkey 2005).

[54] Ce résultat a également été identifié dans le cadre d'une récente étude (Borgy et al. submitted) et sera testé à nouveau sur la base des données collectées sur différents essais partout en France et en Angleterre.

5.2.2.2 L'importance des traits phénologiques

L'une des spécificités des communautés adventices reste l'importance des traits phénologiques qui, à l'exception de la période de floraison, sont rarement utilisés pour décrire d'autres communautés végétales. Le caractère thérophyte de la plupart des espèces, ainsi que les spécificités des conditions environnementales d'une parcelle agricole (1.1.3) expliquent pour partie l'importance de les considérer comme des traits à part entière, particulièrement informatifs lorsqu'il s'agit de comparer la structure fonctionnelle des communautés adventices entre types de culture (Chapitre 3.1) ou d'étudier l'influence des facteurs environnementaux sur le développement des individus (Chapitre 4.4).

Au-delà de leur signification propre, les traits phénologiques constituent également d'importants compléments à l'interprétation des valeurs d'autres traits et des relevés de flore. La variabilité intraspécifique de nombreux traits est en effet connue pour dépendre de la phénologie de l'individu, aussi est-il possibe de s'interroger sur la nécessité de renseigner cette information en complément de chaque mesure de trait au cours des campagnes de terrain (Albert et al. 2011).

Les relevés de flore constituent la base de l'écologie des communautés végétales. Pour les communautés adventices, il pourrait être pertinent de les compléter d'indications sur la phénologie des espèces. Une méthode pourrait consister en la quantification d'une proportion d'individus ayant atteint différents stades donnés au cours d'une période de relevé. Si les relevés de flore sont répétés dans le temps de manière suffisamment resserrée, ils permettraient de capter la variabilité phénologique des principales phénophases – émergence, croissance initiale, croissance végétative, floraison, grenaison – à l'échelle d'une espèce et d'une communauté. L'information phénologique est en effet cruciale afin d'interpréter (i) de potentielles perte de productivité (ex. Peters 1984) et (ii) la capacité de chaque espèce à produire des graines durant le cycle cultural.

5.2.2.3 Quels traits pour le futur ?

Plusieurs traits n'ont pas été considérés dans les études précédentes du fait des questionnements étudiés. Cependant, une meilleure compréhension de l'ensemble des mécanismes impliqués dans la structure fonctionnelle des communautés mériterait leur prise en compte dans des études futures. C'est notamment le cas des traits racinaires. Une faible allocation de biomasse à la partie racinaire est ainsi associée à une nitrophilie élevée (Moreau et al. 2014), tandis qu'une importante densité racinaire est associée à une capacité compétitive plus élevée, du fait d'une assimilation potentiellement plus importante des nutriments et de l'eau (Seibert & Pearce 1993). Ces traits restent cependant très complexes à quantifier in situ, aussi l'identification de corrélations fortes entre traits racinaires et traits aériens pourrait constituer un bon compromis entre une volonté de compréhension maximale des mécanismes impliqués et une caractérisation réaliste de ceux-ci en parcelles agricoles. De nombreuses études sont cependant encore nécessaires, notamment afin de s'assurer de la stabilité des relations identifiées en conditions expérimentales dans différents systèmes de culture connus pour modifier la disponibilité de nombreuses ressources de manière dynamique.

Les traits associés à la multiplication végétative des adventices, même s'ils apparaissent actuellement peu pris en compte à l'échelle des communautés, pourraient par ailleurs se révéler d'intéressants indicateurs afin d'étudier les changements de flore dans les systèmes de culture sans travail du sol, systèmes caractérisés par une proportion non négligeable d'espèces pérennes (Trichard et al. 2013). Nous suggérons que la présence d'organes de croissance clonale, ainsi que l'étalement latéral potentiel, pourraient constituer des traits pertinents à l'avenir. Déjà disponibles dans certaines bases de données (Klimešová & de Bello 2009), ces informations nécessitent cependant de faire l'objet d'études complémentaires en parcelles agricoles.

5.3 L'assemblage des adventices en communautés: redéfinition d'un modèle synthétique sur la base des connaissances acquises

5.3.1 Une série de filtres « imparfaits »

L'ensemble des spécificités inhérentes à la parcelle agricole et à sa flore adventice associée rendent complexes l'interprétation des patrons de diversité fonctionnelle observés dans le cadre du 'modèle de filtres successifs' proposé par Belyea & Lancaster (1999), ce modèle étant principalement développé à partir de résultats d'études réalisées dans des milieux moins anthropisés. Cette difficulté d'application peut s'expliquer à la fois par (i) la variabilité intra- et inter-annuelles des conditions environnementales et (ii) la variabilité intraspécifique des espèces en réponse aux conditions environnementales.

Du fait de la variabilité inter-annuelle de l'influence des filtres abiotiques et biotiques associés aux différents types de culture constituant une succession culturale[55], il est généralement délicat de postuler qu'une unique stratégie de développement puisse être favorisée année après année au sein d'une même parcelle. A titre d'exemple, un filtre environnemental tel que la date de semis apparait défavoriser de nombreuses adventices présentant une phénologie inadaptée au cours d'une année du fait d'une différence entre cycle de développement de la culture et émergence de l'adventice, notamment (3.1). Ces espèces ne s'en trouvent cependant pas exclus, du fait de l'existence d'une banque de graines dont le rôle dit de 'mémoire tampon' (Bàrberi et al. 1998) – c.à.d. la mémoire des succès et échecs de production de graines des différentes populations d'adventices au cours des années dans une parcelle –, associée à la persistance élevée des graines de nombreuses adventices dans le sol (Thompson et al. 1998, Lutman et al. 2002, Davis et al. 2005), permet le maintien malgré les conditions environnementales inadaptées au développement de populations durant certaines cultures de la succession culturale. Dans les seuls cas de monocultures, c.à.d. de répétition de la séquence de perturbations et de la dynamique de compétition sur plusieurs années, il apparait possible d'observer la promotion d'une flore spécialiste, pouvant alors présenter un développement explosif (Fried et al. 2010)[56].

Du fait de la variabilité intraspécifique phénologique et morphologique de nombreuses espèces adventices (ex. Brainard & Bellinder 2004), les filtres n'influencent, par ailleurs, généralement qu'une partie de la population d'une espèce adventice. Ainsi, il existe de nombreuses stratégies d'évitement et de tolérance à l'application herbicide (5.2.1.1, Bagavathiannan & Norsworthy 2012). Par ailleurs, les plages d'émergences importantes permettant d'éviter à une partie de la population d'une espèce de germer trop précocement avant le semis ou avant la récolte. Certaines espèces sont ainsi connues pour produire la majorité de leur biomasse après la récolte de la culture (Young 1986) ou d'atteindre la grenaison avant l'application herbicide (Blair et al. 1999).

[55] c.à.d. à la fois des différences de perturbations (ex. le spectre herbicide employé), de dates de ces perturbations (ex. la date de semis) et de caractéristiques compétitives de la culture (ex. la dynamique de fermeture du couvert).

[56] Les notions d'espèces spécialistes et généralistes dépendent largement du contexte d'application. Nous considérerons ici la définition de Fried et al. (2010). Les espèces généralistes sont supposées présenter des capacités de dispersion plus élevées et être plus à même de faire face à la stochasticité des conditions environnementales dans lesquelles elles se développent. Pour répondre à cette variabilité environnementale, les espèces généralistes présentent une plasticité phénotypique fréquemment plus élevée (ex. Griffith & Sultan 2012), et une plage de germination plus large (Fried et al. 2010). Au contraire, en parcelle agricole, les spécialistes présenteront un développement important uniquement dans les conditions environnementales caractéristiques associées à une (plusieurs) cultures particulières.

Ces deux points expliquent que l'influence des filtres abiotiques et biotiques est généralement « imparfaite » (Booth & Swanton 2002), alors que les attendus théoriques des filtres considérés dans le cadre du 'modèle de filtres successifs' reposent sur l'exclusion des espèces (Beleya & Lancaster 1999).

5.3.2 Un exemple en blé d'hiver

Afin de tenir compte des récents apports de l'étude des communautés adventices, nous proposons un modèle synthétique, reprenant le formalisme général du 'modèle de filtres' mais tenant compte des spécificités inhérentes aux filtres abiotiques et biotiques caractérisant les parcelles agricoles de blé d'hiver. Nous différencions deux itinéraires techniques appliquant (ou non) un traitement herbicide au cours du cycle cultural (Figure 33).

Par rapport au modèle proposé par Belyea & Lancaster (1999), plusieurs modifications ont été apportées (suivant 5.2 et 5.3.2). La plus importante repose sur la définition d'attendus à l'échelle d'un cycle cultural, tandis que les distributions de traits des modèles de filtres successifs précédents (Beleya & Lancaster 1999, Cornwell & Ackerly 2009) supposaient – implicitement – qu'un des processus sous-jacents aux mécanismes de niches est l'exclusion compétitive, nécessitant un temps d'étude plus long qu'une année culturale. Le cycle cultural constitue cependant, en parcelle agricole, l'unité de temps pertinente pour étudier le développement des espèces adventices, pour la plupart thérophytes.

Par ailleurs, pour caractériser d'un point de vue fonctionnel le pool d'espèces de référence il apparait nécessaire de tenir compte de la variabilité intraspécifique phénologique et morphologique, élevée chez de nombreuses espèces (3.2, 5.3.2). Par rapport aux études réalisées dans le cadre d'une approche 'modèle nul' (Chapitre 2.1), la distribution des valeurs dans le pool d'espèces de référence est ici fréquemment bimodale en ce qui concerne les traits phénologiques, du fait de l'existence d'une période hivernale inadaptée à l'émergence des adventices (Figure 33).

L'influence des filtres environnementaux diffère des attendus généraux postulés en écologie des communautés (Cornwell et al. 2006, Kraft et al. 2008) du fait de leur caractère « imparfait »[57]. A titre d'exemple, une période d'émergence adéquate – relativement synchrone avec la date de semis – apparait promouvoir certaines espèces, plus abondantes, (3.1) mais n'exclut cependant pas les autres espèces, toujours présentes dans la banque de graines et observées dans les mêmes conditions du fait d'une période adaptée à leur émergence mais limitant leur développement.

Il en est de même concernant la compétition pour la ressource lumineuse avec la plante cultivée. Du fait d'un *effet de priorité inhibiteur* de la plante cultivée, les espèces produisant la plus forte biomasse se caractérisent généralement par (i) une émergence précoce, synchrone à celle de la plante cultivée, et par (ii) un cycle de développement mimétique de celui de la culture (Wilson & Wright 1990, Chapitre 3.1) se traduisant par un 'mimétisme fonctionnel' associé à une stratégie d'évitement de l'ombrage (4.3). Cette compétition n'exclut cependant pas les autres espèces à émergence précoce mais présentant un port rampant et une stratégie de tolérance à l'ombrage. De plus, en blé d'hiver, certaines espèces pérennes (ex. *Convolvulus arvensis*, *Cirsium arvense*) et certaines espèces annuelles à émergence printanière, c.à.d. asynchrone avec la plante cultivée (ex. *Fallopia convolvulus*, *Polygonum aviculare*) peuvent également produire une importante biomasse au cours du cycle cultural (Figure 33).

[57] Le terme imparfait signifie ici que le filtre ne peut être défini sur la base d'une limite nette, mais qu'il promeut davantage les espèces proches d'un (ou plusieurs) optimums que les espèces éloignées de et optimum, sans nécessairement entrainer d'exclusion.

MODELE SYNTHETIQUE D'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTES ADVENTICES EN BLE D'HIVER

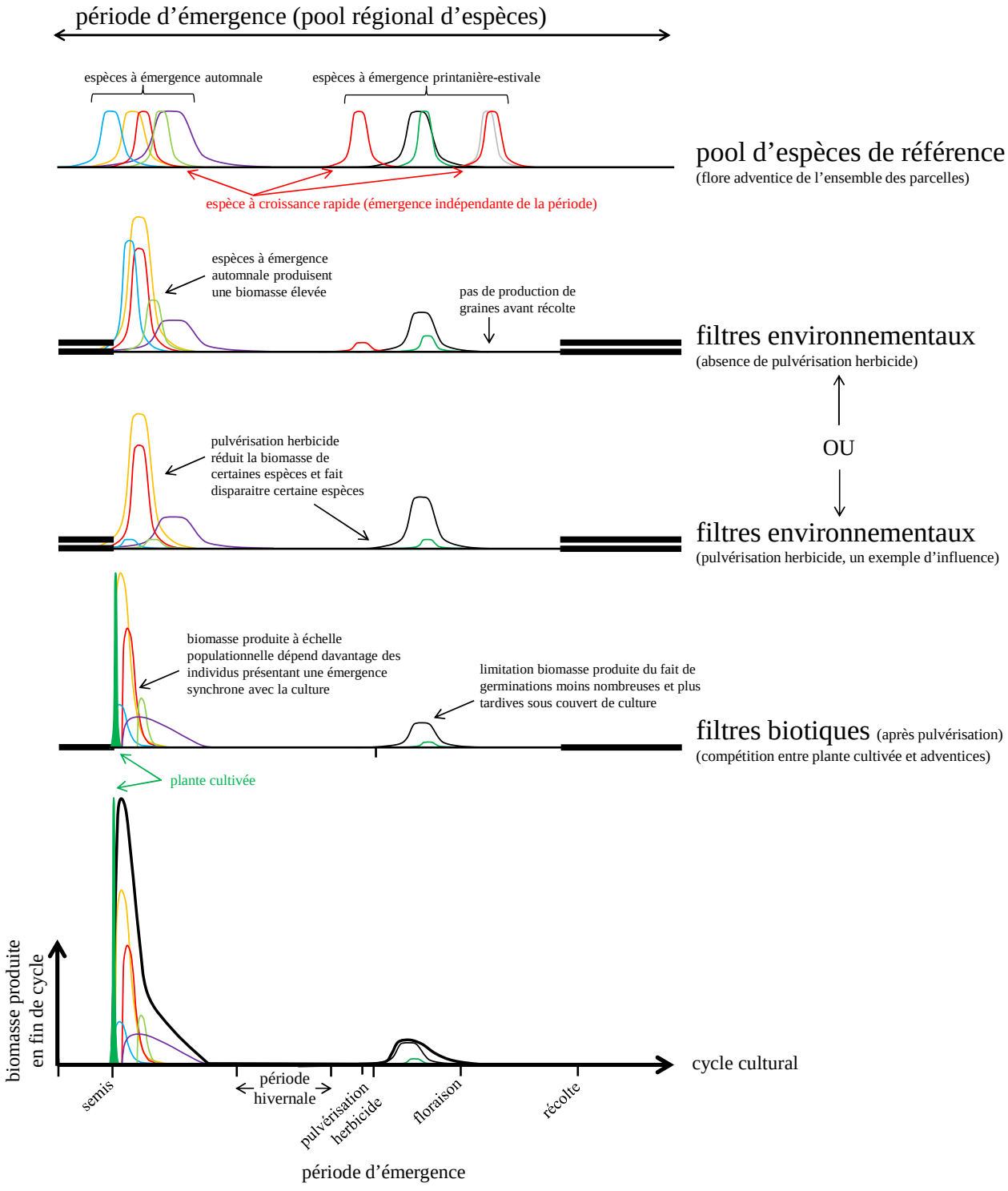


Figure 33: Redéfinition d'un modèle synthétique expliquant la structure fonctionnelle des communautés sur la base des connaissances acquises en blé d'hiver, tenant compte de la variabilité intraspécifique et présentant les attendus à l'échelle d'un cycle cultural. Ce schéma résume les différents résultats obtenus dans le cadre des études des chapitres 2 et 3. Contrairement au cadre précédemment décrit (Figure 4), la distribution fonctionnelle attendue est bimodale et asymétrique. De nombreuses périodes d'émergence apparaissent en effet inadaptées au développement d'un individu jusqu'à la production de graines, production de graines résumée ici par la biomasse produite en fin de cycle, celle-ci étant connue pour être fortement corrélée à cette production.

Cet exemple en blé d'hiver souligne l'importance de choisir un indicateur pertinent, lié à la performance des individus et des espèces. Les filtres abiotiques et biotiques en parcelles agricoles étant essentiellement « imparfaits », des données en présence-absence s'avéreraient, notamment ici, largement ininterprétables en cas d'étude des mécanismes d'assemblage. De plus, même si le modèle théorique de Belyea & Lancaster (1999) se base sur des filtres 'successifs', il pourrait être intéressant de se questionner sur le sens de cette conception 'successive' en parcelle agricole, la compétition étant un processus dynamique influençant la structure fonctionnelle de la communauté au cours du cyle cultural.

5.4 Perspectives

Les différentes études exposées dans ce manuscrit ont apporté de nouveaux éléments d'explication quant à l'influence de différents facteurs sur la structure fonctionnelle des communautés adventices. Ce travail étant, bien sur, perfectible ; il a ouvert de nouvelles perspectives à explorer.

D'un point de vue théorique, une meilleure compréhension de la structure des communautés adventices pourrait nécessiter la prise en compte de davantage de facteurs, incluant la structure fonctionelle multidimensionnelle, la structure phylogénétique, la composition de la banque de graines et une caractérisation systématique de la succession culturale. En effet, (i) la sélectivité de nombreuses molécules herbicides devrait structurer les communautés adventices d'un point de vue phylogénétique (Fried 2007), (ii) la banque de graine, connue pour jouer un rôle de 'mémoire tampon' (Bàrberi et al. 1998), pourrait expliquer une part non négligeable des réponses fonctionnelles des communautés, et notamment tenir compte de l'influence (iii) des succès et échecs de production de graines des différentes populations d'adventices au cours d'une succession culturale.

D'un point de vue méthodologique, la quantification de la biomasse produite apparait primordiale dans le cadre d'études s'intéressant aux mécanismes influençant la structure des communautés, ainsi que la prise en compte de la proportion des différents stades phénologiques dans tout relevé de la flore adventice, ces informations permettant une interprétation plus appropriée des patrons observés dans de nombreuses études. En effet, si la quantification de l'abondance des espèces adventices repose sur une échelle en classes d'abondance (Barralis 1976), la biomasse produite à un instant donné à l'avantage de représenter le résultat de l'influence des filtres environnementaux successifs et de la dynamique de compétition avec la plante cultivée depuis la germination de la graine jusqu'à la collecte, constituant ainsi un indicateur intégrateur et moins dépendant de la date de relevé (Figure 33). Un compromis pourrait cependant se baser sur l'estimation des volumes occupés par les plantes adventices, au moins pour certaines espèces au développement architectural connu. Par ailleurs, les traits phénologiques et le suivi des communautés adventices constituent à la fois des traits fonctionnels à part entière et une information cruciale afin d'interpréter de manière plus pertinente tout relevé de flore.

Parmi les nombreuses questions encore en suspens suite à cette thèse, deux d'entre elles m'apparaissent plus particulièrement importantes:

« Existe-t-il une compétition inter-adventices en présence de culture ? Si oui, la flore adventice pourrait-t-elle représenter un futur levier agroécologique ? »

Jusqu'à présent, l'étude de la compétition en conditions expérimentales de terrain s'est limitée à l'analyse de mélanges bispécifiques d'espèces afin de quantifier les pertes de rendement dues à la

présence d'une espèce adventice sur le développement de l'espèce cultivée. Seul Pollnac et al. (2009) et, dans une moindre mesure Schöb et al. (2015) ont tenté de quantifier cette compétition inter-adventices en présence de culture, compétition qui est apparue négligeable. Cependant, l'étude de Pollnac et al. (2009) a considéré des espèces adventices à période d'émergence relativement distinctes, c.à.d. n'entrant pas pleinement en compétition durant leur cycle de développement. L'étude de Schöb et al. (2015) c'est, quant à elle, réduite à des conditions contrôlées relativement différentes de celles observées en champ cultivée, ou l'espèce dominante apparait alors être une espèce adventice.

Je suggère que l'un des moyens permettant d'étudier l'influence de la compétition inter-adventices sur le rendement de la culture, tenant compte des limites de l'étude de Pollnac et al. (2009), serait de considérer des mélanges d'espèces adventices à stratégies de développement variées – reposant sur des vitesses de développement, des capacités d'occupation de l'espace et/ou des ports architecturaux variés – mais dont les périodes d'émergence sont relativement synchrones. Au contraire des expérimentations cherchant à tester les relations entre biodiversité et production de biomasse en prairies et en plantations forestières (Reich et al. 2012, Bruelheide et al. 2014), l'objectif serait ici de réduire la perte de rendement d'une espèce donnée – la plante cultivée – en promouvant des combinaisons de stratégies de développement pouvant davantage entrer en compétition entre elles qu'avec la plante cultivée. Une perte de rendement en moyenne plus faible dans le cadre de l'association de différentes stratégies de développement comparée à des associations constituées d'espèces adventices présentant toutes la même stratégie de développement, suggérerait l'existence d'interactions négatives inter-adventices. Une absence de différences correspondrait, quant à elle, à une absence de compétition inter-adventices, ou du moins une compétition négligeable comparativement à la compétition entre individus adventices et la plante cultivée. Cette seconde hypothèse constitue actuellement un postulat pour l'ensemble des études s'étant intéressées à la relation culture-adventices-rendement, considérant la communauté adventice comme une simple somme d'individus de différentes espèces pouvant s'avérer plus ou moins problématiques, selon leur développement, mais ne rentrant que très marginalement en interactions entre elles. La vérification ou non de cette hypothèse pourra potentiellement permettre d'identifier de nouvelles pistes de gestion des adventices dans le cadre de l'agroécologie.

En cas de compétition inter-adventices effective, il pourrait être souhaitable de rechercher les combinaisons de stratégies de développement les plus à même d'entrer en compétition avec les espèces adventices problématiques.

En absence de compétition inter-adventices, d'autres objectifs peuvent être visés, telle que la promotion des espèces adventices se caractérisant par des stratégies de développement différentes de celle de la plante cultivée, ces espèces étant généralement moins à même de produire d'importantes biomasses en présence de la culture (4.3), ceci se traduisant par des pertes de rendement plus faibles (Wilson & Wright 1990).

« La perte de rendement potentielle due aux adventices peut-elle être estimée par une mesure de trait(s) fonctionnel(s) simple précocement au cours du cycle cultural ? »

Cette hypothèse repose sur le récent article de McDonald et al. (2010) qui ont pu mettre en évidence une relation simple entre la différence de hauteur des plantes adventices et du maïs en début de cycle cultural et la perte de rendement induite par ces mêmes adventices. Cependant, l'étude de McDonald et al. (2010) s'est limitée à quelques espèces, connues pour être particulièrement problématiques en culture de maïs, ayant notamment la capacité de rentrer en compétition pour la

lumière avec la plante cultivée. Une généralisation de cette approche à d'autres cultures et à un nombre beaucoup plus élevé d'espèces pourrait cependant permettre d'estimer – de manière relativement précise et peu couteuse – le risque de réaliser une impasse de traitement herbicide au cours de l'année. Sur la base des résultats observés en 4.3, et plus particulièrement du pouvoir explicatif de la position relative des individus adventices par rapport à la canopée de la plante cultivée sur la performance de ces mêmes individus – et ce pour un ensemble d'espèces monocotylédones et dicotylédones – nous suggérons que cette approche pourrait être prometteuse en céréales d'hiver. En effet, plus encore qu'en maïs, la compétitive asymétrique pour la ressource lumineuse peut-être contrôlée par différents choix de l'itinéraire technique, (i) du décalage de date de semis (Lutman et al. 2013), (ii) à la modification de la densité de semis (Olsen et al. 2005), (iii) en passant par le choix de variétés présentant une importante vigueur initiale et une hauteur élevée (Lemerle et al. 1996).

Enfin, la base de données Weed-DaTa (Gaba et al. 2014c), référençant de nombreux traits fonctionnels décrivant une large gamme d'espèces adventices pourrait, en combinaison avec un arbre phylogénétique, permettre d'identifier des stratégies synthétiques de développement. Appliquée à un nombre conséquent d'espèces, cette classification pourrait constituer une première base à une application plus pratique des connaissances de l'écologie des adventices. Elle permettrait notamment d'évaluer l'influence potentielle de la flore adventice sur le rendement en se basant sur un simple relevé de flore décrivant la composition taxonomique d'une communauté et la représentation des différents stades phénologiques des espèces les plus abondantes.

Citation

“Ecologists have had the luxury of being descriptive, while agriculturists have necessarily had to be prescriptive. Agroecology will have to be a prescriptive discipline.” in Jackson & Piper (1989)

BIBLIOGRAPHIE

Aarssen, L., & Keogh, T. (2002). Conundrums of competitive ability in plants: what to measure? *Oikos*, 96(3), 531–542.

Adler, P.B., Fajardo, A., Kleinhesselink, A.R., & Kraft, N.J.B. (2013). Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters*, 16(10), 1294–1306.

Agresti, A. (2003). Categorical Data Analysis 2nd Edition. Wiley Series in Probability and Statistics.

Aksoy, A., Dixon, J.M. & Hale, W.H.G., (1998). Biological flora of the British Isles No 199: *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medikus (Thlaspi bursa-pastoris L., Bursa bursa-pastoris (L.)Shull, Bursa pastoris (L.)Weber). *Journal of Ecology* 86(1): 171–186.

Albert, C.H., Grassein, F., Schurr, F.M., Vieilledent, G., & Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13(3), 217-225.

Albrecht, H., & Auerswald, K. (2009). Seed traits in arable weed seed banks and their relationship to land-use changes. *Basic and Applied Ecology*, 10(6), 516–524.

Alonso, D., Etienne, R., & McKane, A. (2006). The merits of neutral theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(8), 451–457.

Altieri, M. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74, 19–31.

Amarasekare, P. (2003). Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters*, 6(12), 1109–1122.

Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C., & Swenson, N.G. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14(1), 19–28.

Andreasen, C., & Stryhn, H. (2008). Increasing weed flora in Danish arable fields and its importance for biodiversity. *Weed Research*, 48, 1–9.

Andreasen, C., Stryhn, H., & Streibig, J.C. (1996). Decline of the flora in Danish arable fields. *Journal of Applied Ecology*, 33, 619–626.

Andújar, D., Barroso, J., Fernández-Quintanilla, C., & Dorado, J. (2012). Spatial and temporal dynamics of *Sorghum halepense* patches in maize crops. *Weed Research*, 52(5), 411–420.

Arias-Estévez, M., López-Periago, E., Martínez-Carballo, E., Simal-Gándara, J., Mejuto, J.-C., & García-Río, L. (2008). The mobility and degradation of pesticides in soils and the pollution of groundwater resources. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 123(4), 247–260.

Baessler, C., & Klotz, S., (2006). Effects of changes in agricultural landuse on landscape structure and arable weed vegetation over the last 50 years. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 115, 43–50.

Bagavathiannan, M.V., & Norsworthy, J.K. (2012). Late-Season Seed Production in Arable Weed Communities: Management Implications. *Weed Science*, 60(3), 325–334.

Ballaré, C., & Casal, J. (2000). Light signals perceived by crop and weed plants. *Field Crops Research*, 67, 149–160.

Baker, H.G. (1965). Characteristics and modes of origin of weeds. In: The Genetic of colonizing species, H.G. Baker & G.L. Stebbins (Eds). Academic Press, New York & London, 147–168.

Barralis, G. (1976). Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles. Cinquième Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises herbes. Dijon, France.

Bàrberi, P., Cozzani, A., Macchia, M., & Bonari, E. (1998). Size and composition of the weed seedbank under different management systems for continuous maize cropping. *Weed Research*, 38, 319–334.

Barnaud, A., Kalwij, J.M., Berthouly-Salazar, C., McGeoch, M.A., & Jansen van Vuuren, B. (2013). Are road verges corridors for weed invasion? Insights from the fine-scale spatial genetic structure of *Raphanus raphanistrum*. *Weed Research*, 53(5), 362–369.

Barroso, J., Navarrete, L., Sanchez Del Arco, M., Fernandez-Quintanilla, C., Lutman, P., Perry, N., & Hull, R. (2006). Dispersal of *Avena fatua* and *Avena sterilis* patches by natural dissemination, soil tillage and combine harvesters. *Weed Research*, 46, 118–128.

Batlla, D., & Benech-Arnold, R.L. (2014). Weed seed germination and the light environment: Implications for weed management. *Weed Biology and Management*, 14(2), 77–87.

Baucom, R.S., & Mauricio, R. (2008). Constraints on the evolution of tolerance to herbicide in the common morning glory: resistance and tolerance are mutually exclusive. *Evolution*, 62(11), 2842–2854.

Baumann, D., Bastiaans, L., & Kropff, M. (2001). Effects of Intercropping on Growth and Reproductive Capacity of Late-emerging *Senecio vulgaris* L., with Special Reference to Competition for Light. *Annals of Botany*, 87(2), 209–217.

Belyea, L.R., & Lancaster, J. (1999). Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, 86, 402–416.

Benvenuti, S. (2007). Weed seed movement and dispersal strategies in the agricultural environment. *Weed Biology and Management*, 7(3), 141–157.

Beres, B.L., Harker, K.N., Clayton, G.W., Bremer, E., Blackshaw, R.E., & Graf, R.J. 2014. Weed-competitive ability of spring and winter cereals in the Northern Great Plains. *Weed Technology*, 24: 108–116

Bernhardt-Römermann, M., Römermann, C., Nuske, R., Parth, A., Klotz, S., Schmidt, W., & Stadler, J. (2008). On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses. *Oikos*, 117, 1533–1541.

Bernard-Verdier, M., Navas, M.-L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A., & Garnier, E. (2012). Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, 100(6), 1422–1433.

Blackshaw, R.E. (2004). Application method of nitrogen fertilizer affects weed growth and competition with winter wheat. *Weed Biology and Management*, 113, 103–113.

Blackshaw, R.E., & Brandt, R. N. (2008). Nitrogen Fertilizer Rate Effects on Weed Competitiveness is Species Dependent. *Weed Science*, 56(5), 743–747.

Blackshaw, R.E., Brandt, R.N., & Janzen, H. (2003). Differential response of weed species to added nitrogen. *Weed Science*, 51, 532–539.

Blair, A.M., Cussans, J.W., & Lutman, P.J.W. (1999). A biological framework for developing a weed management support control in winter wheat: weed competition and time of weed control. Proceedings of the 1999 Brighton Conference – Weeds, 753–760.

Blanco-Moreno, J.M., Chamarro, L., Masalles, R.M., Recasens, J., & Sans, F.X. (2004). Spatial distribution of *Lolium rigidum* seedlings following seed dispersal by combine harvesters. *Weed Research*, 44, 375–387.

Blumenthal, D., & Jordan, N. (2001). Weeds in Field Margins: A Spatially Explicit Simulation Analysis of Canada Thistle Population Dynamics. *Weed Science*, 49(4), 509–519.

Booth, B., & Swanton, C. (2002). Assembly theory applied to weed communities. *Weed Science*, 50, 2–13.

Bommarco, R., Lönn, M., Danzer, U., Palsson, K.-J., & Torstensson, P. (2010). Genetic and phenotypic differences between thistle populations in response to habitat and weed management practices. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99, 797–807.

Bond, W., & Grundy, A.C. (2001). Non-chemical weed management in organic farming systems. *Weed Research*, 41, 383–405.

Borgy, B.*, Perronne, R.* , Kohler, C., Grison, A-L., Amiaud, B.* & Gaba, S.* (submitted). High importance of intraspecific trait variability in weed species response.

Borgy, B., Gaba, S., Petit, S., & Reboud, X. (2012). Non-random distribution of weed species abundance in arable fields. *Weed Research*, 52(4), 383–389.

Bosnic, A.C., & Swanton, C.J. (1997). Influence of barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) time of emergence and density on corn (*Zea mays*). *Weed Science*, 45, 276–282.

Brainard, D., Bellinder, R., & DiTommaso, A. (2005). Effects of canopy shade on the morphology, phenology, and seed characteristics of Powell amaranth (*Amaranthus powellii*). *Weed Science*, 53, 175–186.

Brainard, D. & Bellinder, R. (2004). Assessing variability in fecundity of Amaranthus powellii using a simulation model. *Weed Research*, 44: 203–217.

Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B., & Michalet, R. (2007). Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96, 18–34.

Bruelheide, H., Nadrowski, K., Assmann, T., Bauhus, J., Both, S., Buscot, F., Chen, X.-Y., Ding, B., Durka, W., Erfmeier, A., Gutknecht, J.L.M., Gui, D., Gui, L.-D., Härdtle, W., He, J.-S., Klein, A.-M., Kühn, P., Liang, Y., Liu, X., Michalski, S., Niklaus, P.A., Pei, K., Scherer-Lorenzen, M., Scholten, T., Schuldt, A., Seidler, G., Trogisch, S., von Oheimb, G., Welk, E., Wirth, C., Wubet, T., Yang, X., Yu, M., Zhang, S., Zhou, H., Fischer, M., Ma, K., & Schmid, B. (2014). Designing forest biodiversity experiments: general considerations illustrated by a new large experiment in subtropical China. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(1), 74–89.

Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., & Bertness, M. D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(3), 119–125.

Burney, J., Davis, S., & Lobell, D. (2010). Greenhouse gas mitigation by agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(26), 1–6.

Burnside, O.C., Wilson, R.G., Weisberg, S. & Hubbard, K.G. (1996). Seed longevity of 41 weed species buried 17 years in eastern and western Nebraska. *Weed Science*, 44:74–96.

Butterfield, B.J., & Callaway, R.M. (2013). A functional comparative approach to facilitation and its context dependence. *Functional Ecology*, 27(4), 907–917.

Cardina, J., Johnson, G.A., & Sparrow, D.H. (1997). The nature and consequence of weed spatial distribution. *Weed Science*, 45(3), 364–373.

Carvalheiro, L.G., Veldtman, R., Shenkute, A.G., Tesfay, G.B., Pirk, C.W.W., Donaldson, J.S., & Nicolson, S.W. (2011). Natural and within-farmland biodiversity enhances crop productivity. *Ecology Letters*, 14(3), 251–259.

Cavero, J., Zaragoza, C., Suso, M.L., & Pardo, A. (1999). Competition between maize and *Datura stramonium* in an irrigated filed under semi-arid conditions. *Weed Science*, 39, 225–240.

Chauvel, B., Tschudy, C., & Munier-Jolain, N. (2011). Gestion intégrée de la flore adventice dans les systèmes de culture sans labour. *Cahiers de l'Agriculture*, 20(3), 194–203.

Chauvel, B., Guillemin, J.P., & Letouze, A. (2005). Effect of intra-specific competition on development and growth of *Alopecurus myosuroides* Hudson. *European Journal of Agronomy*, 22(3), 301–308.

Chave, J. (2013). The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? *Ecology Letters*, 16, 4–16.

Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 31, 343–366.

Cingolani, A., Cabido, M., Gurvich, D., Renison, D., & Diaz, S. (2007). Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Scienc*e, 18, 911–920.

Cirujeda, A., Aibar, J., & Zaragoza, C. (2011). Remarkable changes of weed species in Spanish cereal fields from 1976 to 2007. *Agronomy for Sustainable Development*, 31(4), 675–688.

Cleveland, W.S. (1979). Robust Locally Weighted Regression and Smoothing Scatterplots. *Journal of the American Statistical Association*, 74(368), 829–836.

Cordeau, S., Guillemin, J-P., Reibel, C. & Chauvel, B. (2015). Weed species differ in their ability to emerge in no-till systems that include cover crops. *Annals of Applied Biology* doi:10.1111/aab.12195

Cordeau, S., Petit, S., Reboud, X., & Chauvel, B. (2012a). The impact of sown grass strips on the spatial distribution of weed species in adjacent boundaries and arable fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 155, 35–40.

Cordeau, S., Petit, S., Reboud, X., & Chauvel, B. (2012b). Sown grass strips harbour high weed diversity but decrease weed richness in adjacent crops. *Weed Research*, 52(1), 88–97.

Cordlandwehr, V., Meredith, R.L., Ozinga, W.A., Bekker, R.M., van Groenendael, J.M., & Bakker, J.P. (2013). Do plant traits retrieved from a database accurately predict on-site measurements? *Journal of Ecology*, 101(3), 662–670.

Cornelissen, J., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G., & Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.

Cornwell, W.K., & Ackerly, D.D. (2010). A link between plant traits and abundance: evidence from coastal California woody plants. *Journal of Ecology*, 98(4), 814–821.

Cornwell, W.K., & Ackerly, D.D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 92(1), 109–126.

Cornwell, W.K., Schwilk, D., & Ackerly, D.D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87(6), 1465–1471.

Courbaud, B., Vieilledent, G., & Kunstler, G. (2012). Intra-specific variability and the competition–colonisation trade-off: coexistence, abundance and stability patterns. *Theoretical Ecology*, 5(1), 61–71.

Craine, J.M. (2009). Resource Strategies of Wild Plants. Princeton University Press.

Craine, J.M., & Dybzinski, R. (2013). Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Functional Ecology*, 27(4), 833–840.

Crawley, M. (2004). Timing of disturbance and coexistence in a species-rich ruderal plant community. *Ecology*, 85(12), 3277–3288.

Cudney, D.W., Jordan, L.S., & Hall, A.E. (1991). Effect of Wild Oat (*Avena fatua*) infestations on light interception and growth rate of wheat (*Triticum aestivum*). *Weed Science*, 39, 175–179.

Davis, A.S., Renner, K.A., & Gross, K.L. (2005). Weed seedbank and community shifts in a long-term cropping systems experiment. *Weed Science*, 53, 296–306.

Debaeke, P., & Orlando, D. (1994). Simplification du travail du sol et évolution de la flore adventice: conséquences pour le désherbage à l'échelle de la rotation. In: Simplification du travail du sol. Monnier G.T.G., & Lesaffre, B. (Eds). Inra, Paris, 16 mai 1991.

de Bello, F. (2011). The quest for trait convergence and divergence in community assembly: are null-models the magic wand? *Global Ecology and Biogeography*, 21(3), 312–317.

de Bello, F., Price, J.N., Münkemüller, T., Liira, J., Zobel, M., Thuiller, W, Gerhold, P., Götzenberger, L., Lavergne, S., Leps, J., Zobel, K., & Pärtel, M. (2012). Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. *Ecology*, 93(10), 2263–2273.

de Bello, F., Lavergne, S., Meynard, C.N., Lepš, J., & Thuiller, W. (2010). The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. *Journal of Vegetation Science*, 21(5), 992–1000.

Délye, C., Menchari, Y., Guillemin, J.-P., Matéjicek, A., Michel, S., Camilleri, C., & Chauvel, B. (2007). Status of black grass (*Alopecurus myosuroides*) resistance to acetyl-coenzyme A carboxylase inhibitors in France. *Weed Research*, 47, 95–105.

Dessaint, F., Fried, G., & Barralis, G. (2007). Déclin et changements au sein de la flore adventice : Quelle évolution en 30 ans ? Vingtième conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes. Dijon, France, 11-12 Décembre 2007.

Dhima, K.V., & Eleftherohorinos I.G. (2001) Influence of nitrogen on competition between winter cereals and sterile oat. *Weed Science*, 49, 77–82.

Diamond, J. (1975). Assembly of species communities. Harvard University Press.

Ding, Y., Zang, R., Letcher, S.G., Liu, S., & He, F. (2012). Disturbance regime changes the trait distribution, phylogenetic structure and community assembly of tropical rain forests. *Oikos*, 121(8), 1263–1270.

Dover, M., & Talbot, L.M. (1987). To feed the earth: agroecology for sustainable development. World Resources Institute report, Washington D.C., USA.

Emerson, B.C., & Gillespie, R.G. (2008). Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(11), 619–630.

Fargione, J., & Tilman, D. (2005). Niche differences in phenology and rooting depth promote coexistence with a dominant C4 bunchgrass. *Oecologia*, 143(4), 598–606.

Fowler, D.B. (2003). Crop Nitrogen Demand and Grain Protein Concentration of Spring and Winter Wheat, *Agronomy Journal*, 95: 260–265.

Franklin, K.A., & Whitelam, G.C. (2005). Phytochromes and shade-avoidance responses in plants. *Annals of Botany*, 96(2), 169–175.

Fried, G. (2007). Variations spatiales et temporelles des communautés adventices des cultures annuelles en France. Thèse de Doctorat, Université de Bourgogne, Dijon, France.

Fried, G., Chauvel, B., Rodriguez, A., Jullien, J. & Reboud, X. (2014a). Flore du blé d'hiver: quarante ans d'évolution. *Phytoma* n°678.

Fried, G., Chauvel, B., Gaba, S., Jullien, J., Pointereau, P., Rodriguez, A. & Reboud, X. (2014b). Flore du blé d'hiver: les facteurs qui influencent sa composition et sa diversité. *Phytoma* n°679.

Fried, G., Kazakou, E., & Gaba, S. (2012). Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 158, 147–155.

Fried, G., Petit, S., & Reboud, X. (2010). A specialist-generalist classification of the arable flora and its response to changes in agricultural practices. *BMC Ecology*, 10(20), 1–11.

Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., & Reboud, X. (2009a). Arable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation? *Biological Conservation*, 142(1), 238–243.

Fried, G., Chauvel, B., & Reboud, X. (2009b). A functional analysis of large-scale temporal shifts from 1970 to 2000 in weed assemblages of sunflower crops in France. *Journal of Vegetation Science*, 20(1), 49–58.

Fried, G., Norton, L.R., & Reboud, X. (2008). Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 128, 68–76.

Fried, G., Girod, C., Jacquot, M., & Dessaint, F. (2007). Repartition de la flore adventice à l'échelle d'un paysage agricole: analyse de la diversité des pleins champs et des bordures. Vingtième conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes. Dijon, France, 11-12 Décembre 2007.

Froud-Williams, R.J., Drennan, D.S.H., & Chancellor, R.J. (1983). Influence of cultivation regime on weed floras of arable cropping systems. *Journal of Applied Ecology*, 20, 187–197.

Gaba, S., Bretagnolle, F., Rigaud, T., & Philippot, L. (2014a). Managing biotic interactions for ecological intensification of agroecosystems. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2, 1–9.

Gaba, S., Fried, G., & Kazakou, E. (2014b). Agroecological weed control using a functional approach: a review of cropping systems diversity. *Agronomy for Sustainable Development*, 34(1), 103–119.

Gaba, S., Biju-Duval, L., Strbik, F., Gaujour, E., Bretagnolle, F., Cordeau, S., Dessaint, F., Fried, G., Gard, B., Gardarin, A., Guillemin, J.-P., Matejicek, A., Louviot, G., Perronne, R., & Reboud, X. (2014c). Weed-DATA: Base de données 'Traits' des plantes adventices des Agroécosystèmes. Ecologie des Communautés végétales (ECOVEG 10), Lyon, France, 9–11 avril 2014.

Gaba, S., Chauvel, B., Dessaint, F., Bretagnolle, V., & Petit, S. (2010). Weed species richness in winter wheat increases with landscape heterogeneity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 138, 318–323.

Garcia de Leon, D., Storkey, J., Moss, S.R., & Gonzalez-Andujar, J.L. (2014a). Can the storage effect hypothesis explain weed co-existence on the Broadbalk long-term fertiliser experiment ? *Weed Research* 54: 445-456.

Garcia de Leon, D., Freckleton, R.P., Lima, M., Navarrete, L., Castellanos, E. & Gonzalez-Andujar, J.L. (2014b). Identifying the effect of density dependence, agricultural practices and climate variables on the long-term dynamics of weed populations. *Weed Research*, 54: 556-564.

Gardarin, A., Dürr, C., & Colbach, N. (2011). Prediction of germination rates of weed species: Relationships between germination speed parameters and species traits. *Ecological Modelling*, 222(3), 626–636.

Gardarin, A., Guillemin, J.-P., Munier-Jolain, N.M., & Colbach, N. (2010). Estimation of key parameters for weed population dynamics models: Base temperature and base water potential for germination. *European Journal of Agronomy*, 32(2), 162–168.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., & Toussaint, J.-P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.

Garnier, E., Shipley, H., Roumet, C., & Laurent, G. (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 15, 688–695.

Garnier, E., Cordonnier, P., Guillerm, J., & Sonié, L. (1997). Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia*, 111, 490–498.

Garnier, E., & Navas, M.-L. (2013). Diversité fonctionnelle des plantes. de boeck Editions.

Garrison, A.J., Miller, A.D., Ryan, M.R., Roxburgh, S.H., & Shea, K. (2014). Stacked Crop Rotations Exploit Weed-Weed Competition for Sustainable Weed Management. *Weed Science*, 62(1), 166–176.

Gause, G.F. (1934). The struggle for existence. Dover Phoenix Edition, 1–163.

Gliessman, S.R. (2006). Agroecology: The Ecology of Sustainable Food Systems 2nd Edition. CRC Press.

Godinho, I. (1984). Les définitions d' 'adventice' et de 'mauvaise herbe'. *Weed Research*, 24(2), 121–125.

Gotelli, N.J. (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 81(9), 2606–2621.

Gotelli, N.J., & Ellison, A. (2002). Assembly rules for New England ant assemblages. *Oikos*, 99, 591–599.

Gotelli, N.J., & McCabe, D.J. (2002). Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology*, 83(8): 2091-2096.

Gotelli, N.J., & Graves, G.R. (1996). Null Models in Ecology. Washington DC: Smithsonian Institution Press.

Gotelli, N.J., & Ulrich, W. (2012). Statistical challenges in null model analysis. *Oikos*, 121(2), 171–180.

Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Leps, J., Lindborg, R., Moora, M., Meelis, P., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K., & Zobel, M. (2012). Ecological assembly rules in plant communities – approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 87(1), 111–127.

Goudriaan, J., & Monteith, J.L. (1990). A mathematical function for crop growth based on light interception and leaf area expansion. *Annals of Botany*, 66(6): 695–701.

Graglia, E., Melander, B., & Jensen, R.K. (2006). Mechanical and cultural strategies to control *Cirsium arvense* in organic arable cropping systems. *Weed Research*, 46, 304–312.

Gravel, D., Canham, C. D., Beaudet, M., & Messier, C. (2006). Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters*, 9(4), 399–409.

Griffith, T.M., & Sultan, S. E. (2012). Field-based insights to the evolution of specialization: plasticity and fitness across habitats in a specialist/generalist species pair. *Ecology and Evolution*, 2(4), 778–791.

Griffith, T.M., & Sultan, S. E. (2005). Shade tolerance plasticity in response to neutral vs green shade cues in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *The New Phytologist*, 166(1), 141–147.

Grime, J.P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902–910.

Grime J.P. (1994) The role of plasticity in exploiting environmental heterogeneity. In: Caldwell M, Pearcy R,, editors. Exploitation of environmental heterogeneity by plants. San Diego: Academic Press; 1994. p. 1-19.

Grime, J.P. (1977). Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and its relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist*, 111, 1169–1194.

Gross, N., Suding, K.N. & Lavorel, S. (2007). Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. *Journal of Vegetation Science*, 18: 289–300.

Guglielmini, A., & Satorre, E. (2004). The effect of non-inversion tillage and light availability on dispersal and spatial growth of *Cynodon dactylon*. *Weed Research*, 44, 366–374.

Gunton, R.M., Petit, S., & Gaba, S. (2011). Functional traits relating arable weed communities to crop characteristics. *Journal of Vegetation Science*, 22(3), 541–550.

Hald, A. (1999). Weed vegetation (wild flora) of long established organic versus conventional cereals fields in Denmark. *Annals of Applied Biology*, 134(3), 307–314.

Hallgren, E., Palmer, M.W., & Milberg, P. (1999). Data diving with cross-validation: an investigation of broad-scale gradients in Swedish weed communities. *Journal of Ecology*, 87, 1037–1051.

Harbur, M., & Owen, M. (2004). Light and growth rate effects on crop and weed responses to nitrogen. *Weed Science*, 52, 578–583.

Hardy, O.J. (2008). Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. *Journal of Ecology*, 96(5), 914–926.

Hauggaard-Nielsen H., & Jensen, E.S. (2005) Facilitative root interaction in intercrops. *Plant Soil*, 274, 237–250.

Hautier, Y., Niklaus, P.A., & Hector, A. (2009). Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, 324(5927), 636–638.

Hawes, C., Begg, G., Squire, G., & Iannetta, P. (2005). Individuals as the basic accounting unit in studies of ecosystem function: functional diversity in shepherd's purse, *Capsella*. *Oikos*, 109(3), 521–534.

Heijting, S., Van Der Werf, W., & Kropff, M.J. (2009). Seed dispersal by forage harvester and rigid-tine cultivator in maize. *Weed Research*, 49(2), 153–163.

Hess, M., Barralis, G., Bleiholder, H., Buhr, L., Eggers, T.H., Hack, H. & Stauss, R. (1997). Use of extended BBCH scale – general for the descriptions of the growth stages of mono- and dicotyledonous weed species. *Weed Research*, 37, 433–441.

Hettwer, U., & Gerowitt, B. (2004). An investigation of genetic variation in *Cirsium arvense* field patches. *Weed Research*, 44, 289–297.

HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M., & Mayfield, M.M. (2012). Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43(1), 227–248.

Hirose, T., & Werger, M.J.A. (1995). Canopy Structure and Photon Flux Partitioning Among Species in a Herbaceous Plant Community. *Ecology*, 76(2), 466–474.

Holt, J.S. (1995). Plant responses to light: a potential tool for weed management. *Weed Science*, 43, 474–482.

Holt, R.D. (2006). Emergent neutrality. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 531–533.

Hovd, H., & Skogen, A. (2005). Plant species in arable field margins and road verges of central Norway. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 110, 257–265.

Hubbell, S.P. (2001). The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Hume, L., & Archibold, O.W. (1986). The influence of weedy habitat on the seed bank of an adjacent cultivated field. *Canadian Journal of Botany*, 64, 1879–1883.

Hutchinson, G.E. (1961). The paradox of the plankton. *American Naturalist*, 95, 137–145.

Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(2), 415–427.

Jackson, W., & Piper, J. (1989). The necessary marriage between ecology and agriculture. *Ecology*, 70(6), 1591–1593.

Jantunen, J., Saarinen, K., Valtonen, A., & Saarnio, S. (2007). Flowering and seed production success along roads with different mowing regimes. *Applied Vegetation Science*, 10, 285–292.

Jauzein, P. (2001). Biodiversité des champs cultivés: l'enrichissement floristique. *Dossier de l'environnement de l'INRA*, 21, 43–64.

Jeuffroy, M.-H., & Recous, S. (1999). Azodyn: a simple model simulating the date of nitrogen deficiency for decision support in wheat fertilization. *European Journal of Agronomy*, 10, 129–144.

Jha, P., & Norsworthy, J.K. (2009). Soybean Canopy and Tillage Effects on Emergence of Palmer Amaranth (*Amaranthus palmeri*) from a Natural Seed Bank. *Weed Science*, 57(6), 644–651.

José-María, L., & Sans, F.X. (2011). Weed seedbanks in arable fields: effects of management practices and surrounding landscape. *Weed Research*, 51(6), 631–640.

José-María, L., Armengot, L., Blanco-Moreno, J.M., Bassa, M., & Sans, F.X. (2010). Effects of agricultural intensification on plant diversity in Mediterranean dryland cereal fields. *Journal of Applied Ecology*, 47(4), 832–840.

Justes, E., Mary, B., Meynard, J.-M., Machet, J.-M., & Thelier-Huches, L. (1994). Determination of a Critical Nitrogen Dilution Curve for Winter Wheat Crops. *Annals of Botany*, 74, 397–407.

Kahmen, A., Renker, C., Unsicker, S.B., & Buchmann, N. (2006). Niche complementarity for nitrogen: an explanation for the biodiversity and ecosystem functioning relationship? *Ecology*, 87(5), 1244–1255.

Karlen, D.L., Varvel, G.E., Bullock, D.G., & Cruse, R.M. (1994). Crop rotations for the 21st century. *Advances in Agronomy*, 53, 1–45.

Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., et al. (2011). TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17(9), 2905–2935.

Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kattge, J., & Garnier, E. (2014). Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *Journal of Vegetation Science*, 25(1), 235–247.

Keddy, P.A. (1992). Assembly and responses rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157–164.

Kleijn, D. & van der Voort, L.A.C. (1997). Conservation headlands for rare arable weeds: the effects of fertilizer application and light penetration on plant growth. *Biological Conservation*, 81, 57-67.

Kleyer, M., Bekker, R. M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., van Groenendael, J.M., Klimes, L., Klimesova, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A.-K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Römermann, C. Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackernberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J.H.C., Eriksson, O., Garnier E. & Peco, B. (2008). The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 96(6), 1266–1274.

Klimešová J., & de Bello, F. (2009). CLO-PLA: the database of clonal and bud bank traits of Central European flora. *Journal of Vegetation Science*, 20, 511–516.

Kohler, F., Vandenberghe, C., Imstepf, R., & Gillet, F. (2011). Restoration of Threatened Arable Weed Communities in Abandoned Mountainous Crop Fields. *Restoration Ecology*, 19(101), 62–69.

Kovács-Hostyánszki, A., Batáry, P., Báldi, A., & Harnos, A. (2011). Interaction of local and landscape features in the conservation of Hungarian arable weed diversity. *Applied Vegetation Science*, 14(1), 40–48.

Knezevic, S.Z., Weise, S.F. & Swanton, C.J. (1994). Interference of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*) in corn (*Zea mays*). *Weed Science*, 42, 568–573.

Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S. & Levine, J.M. (2014). Community assembly, coexistence and the environmental metaphor. *Functional Ecology* doi: 10.1111/1365-2435.12345

Kraft, N.J.B., & Ackerly, D.D. (2010). Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, 80(3), 401–422.

Kraft, N.J.B., Valencia, R., & Ackerly, D.D. (2008). Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322(5901), 580–582.

Kruk, B., Insausti, P., Razul, A., & Benech-Arnold, R. (2006). Light and thermal environments as modified by a wheat crop: effects on weed seed germination. *Journal of Applied Ecology*, 43(2), 227–236.

Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299–305.

Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545–556.

Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T.D.A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, 12, 474–478.

Legendre, P. & Legendre, L. (1998). Numerical ecology 2nd Edition. Elsevier Scientific, Oxford, UK.

Légère, A., & Schreiber, M.M. (1989). Competition and canopy architecture as affected by soybean (*Glycine max*) row width and density of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*). *Weed Science*, 37, 84–92.

Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., & Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7(7), 601–613.

Leiss, K., & Müller-Schärer, H. (2001). Adaptation of *Senecio vulgaris* (Asteraceae) to ruderal and agricultural habitats. *American Journal of Botany*, 88(9), 1593–1599.

Lemaire, G., Khaity, M., Onillon, B., Allirand, J.-M., Chartier, M., Gosse, G. (1992). Dynamics of Accumulation and Partitioning of N in Leaves, Stems and Roots of Lucerne (*Medicago sativa* L.) in a Dense Canopy. *Annals of Botany*, 70, 429–435.

Lemerle, D., Verbeek, B., Cousens, R.D., & Coombes, N.E. (1996). The potential for selecting wheat varieties strongly competitive against weeds. *Weed Research*, 36, 505–513.

Leps, J., de Bello, F., Lavorel, S., & Berman, S. (2006). Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia*, 78, 481–501.

Lessard, J.-P., Belmaker, J., Myers, J.A, Chase, J.M., & Rahbek, C. (2012). Inferring local ecological processes amid species pool influences. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(11), 600–607.

Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73(6), 1943-1967.

Lima, M., Navarette, L. & Gonzalez-Andujar, J.L. (2012). Climate effects and feedback structure determining weed population dynamics in a long-term experiment. *PLoS One* 7, e30569.

Liu, J.G., Mahoney, K.J., Sikkema, P.H., & Swanton, C.J. (2009). The importance of light quality in crop-weed competition. *Weed Research*, 49(2), 217–224.

Lososova, Z., Chytry, M., Kuhn, I., Hajek, O., Horakova, V., Pysek, P., & Tichy, L. (2006). Patterns of plant traits in annual vegetation of man-made habitats in central Europe. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8(2), 69–81.

Lososová, Z., Chytrý, M., Cimalová, S., Kropáč, Z., Otypkova, Z., Pyšek, P., & Tichý, L. (2004). Weed vegetation of arable land in Central Europe: Gradients of diversity and species composition. *Journal of Vegetation Science*, 15, 415–422.

Lutman, P.J.W. (2002). Estimation of seed production by *Stellaria media*, *Sinapis arvensis* and *Tripleurospermum inodorum* in arable crops. *Weed Research*, 42, 359–369.

Lutman, P.J.W., Moss, S.R., Cook, S., & Welham, S.J. (2013). A review of the effects of crop agronomy on the management of *Alopecurus myosuroides*. *Weed Research*, 53(5), 299–313.

Lutman, P., Cussans, G., Wright, K., Wilson, B., Wright, G., & Lawson, H. (2002). The persistence of seeds of 16 weed species over six years in two arable fields. *Weed Research*, 42, 231–241.

MacArthur, R.H., & Levins, R. (1967). The limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101, 377–385.

Mahoney, K.J., & Swanton, C.J. (2008). Nitrogen and Light Affect the Adaptive Traits of Common Lambsquarters (*Chenopodium album*). *Weed Science*, 56(1), 81–90.

Marin, C., & Weiner, J. (2014). Effects of density and sowing pattern on weed suppression and grain yield in three varieties of maize under high weed pressure. *Weed Research*, 54: 467–474.

Marshall, E.J.P. (2009). The impact of landscape structure and sown grass margin strips on weed assemblages in arable crops and their boundaries. *Weed Research*, 49, 107–115.

Marshall, E.J.P. (1989). Distribution Patterns of Plants Associated with Arable Field Edges. *Journal of Applied Ecology*, 26(1), 247-257.

Marshall, E.J.P., Brown, V., Boatman, N., Lutman, P., Squire, G., & Ward, L. (2003). The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. *Weed Research*, 43(2), 77–89.

Martin, M.P.L.D., & Field, R.J. (1988). Influence of time of emergence of wild oat on competition with winter wheat. *Weed Research*, 28, 111–116.

Mason, N.W.H., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S., & Dray, S. (2013). A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 794–806.

Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W., & Wilson, J. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112–118.

McCanny, S.J., & Cavers, P.B. (1988). Spread of proso millet (*Panicum miliaceum* L.) in Ontario, Canada. II. Dispersal by combines. *Weed Research*, 28, 67–72.

McDonald, A.J., Riha, S.J., & DiTommaso, A. (2010). Early season height differences as robust predictors of weed growth potential in maize: new avenues for adaptive management? *Weed Research*, 50(2), 110–119.

McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4), 178–185.

McLachlan, Murphy, S.D., Tollenaar, M., Weise, S.F., Swanton, C.J. (1995). Light limitation of reproduction and variation in the allometric relationship between reproductive and vegetative biomass in *Amaranthus retroflexus* (redroot pigweed). *Journal of Applied Ecology*, 32(1): 157-165.

McLachlan, M., Tollenaar, M., Swanton, C.J., & Weise, S.F. (1993). Effect of corn-induced shading on dry matter accumulation, distribution and architecture of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*). *Weed Science*, 41(4), 568–573.

Meiss, H., Médiène, S., Waldhardt, R., Caneill, J., & Munier-Jolain, N. (2010a). Contrasting weed species composition in perennial alfalfas and six annual crops: implications for integrated weed management. *Agronomy for Sustainable Development*, 30, 657–666.

Meiss, H., Médiène, S., Waldhardt, R., Caneill, J., Bretagnolle, V., Reboud, X., & Munier-Jolain, N. (2010b). Perennial lucerne affects weed community trajectories in grain crop rotations. *Weed Research*, 50, 331–340.

Meyer, S., Wesche, K., Krause, B., & Leuschner, C. (2013). Dramatic losses of specialist arable plants in Central Germany since the 1950s/60s - a cross-regional analysis. *Diversity and Distributions*, 19(9), 1175–1187.

Millennium Ecosystem Assessment, 2005. Millennium Ecosystem Assessment: Ecosystems and Human well-being. A framework for assessment. Island Press, New York, USA.

Moreau, D., Busset, H., Matejicek, A., & Munier-Jolain, N. (2014). The ecophysiological determinants of nitrophily in annual weed species. *Weed Research*, 54(4), 335–346.

Moss, S.R., Storkey, J., Cussans, J.W., Perryman, S.A.M., & Hewitt, M.V. (2004). The Broadbalk long-term experiment at Rothamsted: what has it told us about weeds? *Weed Science*, 52: 864–873.

Mota-Sanchez, D. Bills, P.S., & Whalon, M.E. (2002). Arthropod resistance to pesticide: status and overview. In: Agriculture and the Environment. Wheeler W.B. (Ed.). Marcel Dekker, New York, USA, 241–272.

Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H., & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867–876.

Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., & Bellwood, D.R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(3), 167–177.

Mouquet, N., & Loreau, M. (2002). Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *The American Naturalist*, 159(4), 420–426.

Munier-Jolain, N., Collard, A., Busset, H., Guyot, S.H.M., & Colbach, N. (2014). Investigating and modelling the morphological plasticity of weeds. *Field Crops Research*, 155, 90–98.

Navas, M.-L. (2012). Trait-based approaches to unravelling the assembly of weed communities and their impact on agro-ecosystem functioning. *Weed Research*, 52(6), 479–488.

Noble, A.E., Temme, N.M., Fagan, W.F., & Keitt, T.H. (2011). A sampling theory for asymmetric communities. *Journal of Theoretical Biology*, 273, 1–14.

Norsworthy, J.K. (2004). Soybean canopy formation effects on pitted morning glory (*Ipomoea lacunosa*), common cocklebur (*Xanthium strumarium*), and sicklepod (*Senna obtusifolia*) emergence. *Weed Science*, 52, 954–960.

Olsen, J., Kristensen, L., & Weiner, J. (2005). Effects of density and spatial pattern of winter wheat on suppression of different weed species. *Weed Science*, 53, 690–694.

Paine, C.E.T., Baraloto, C., Chave, J., & Hérault, B. (2011). Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos*, 120(5), 720–727.

Pausas, J.G., & Verdú, M. (2010). The Jungle of Methods for Evaluating Phenotypic and Phylogenetic Structure of Communities. *BioScience*, 60(8), 614–625.

Pausas, J.G., & Verdú, M. (2008). Fire reduces morphospace occupation in plant communities. *Ecology*, 89(8), 2181–2186.

Pavoine, S., & Bonsall, M.B. (2011). Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 86(4), 792–812.

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Ucerlay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann,N., Funes, G.,

Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steegen H., van der Heijden, M.G.A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., & Cornelissen, J.H.C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.

Perronne, R., Le Corre, V., Bretagnolle, V., & Gaba, S. in press. Stochastic processes and agronomic factors shape weed community assembly within and between crop types. Journal of Vegetation Science http://dx.doi.org/10.1111/jvs.12238

Perronne, R., Gaba, S., Cadet, E., & Le Corre, V. (2014). The interspecific and intraspecific variation of functional traits in weeds: diversified ecological strategies within arable fields. *Acta Botanica Gallica: Botany Letters*. http://dx.doi.org/10.1080/12538078.2013.868320

Petchey, O.L., & Gaston, K.J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741–758.

Peters, N.C.B. (1985). Competitive effects of *Avena fatua* L. plants derived from seeds of different weights. *Weed Research*, 25, 65–77.

Peters, N.C.B. (1984). Time of onset of competition and effects of various fractions of an *Avena fatua* L. population on spring barley. *Weed Research*, 24, 305–315.

Peters, N.C.B., & Wilson, B.J. (1983). Some studies on the competition between *Avena fatua* L. and spring barley. II. Variation of *A. fatua* emergence and development and its influence on crop yield. *Weed Research*, 23, 305-311.

Petit, S., Alignier, A., Colbach, N., Joannon, A., Le Cœur, D., & Thenail, C. (2013). Weed dispersal by farming at various spatial scales. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 33(1), 205–217.

Petit, S., Boursault, A., Le Guilloux, M., Munier-Jolain, N., & Reboud, X. (2011). Weeds in agricultural landscapes. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 31, 309–317.

Pillar, V., Duarte, L., Sosinski, E.E., & Joner, F. (2009). Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science*, 20, 334–348.

Pipenbaher, N., Škornik, S., Carvalho, G.H., & Batalha, M.A. (2013). Phylogenetic and functional relationships in pastures and meadows from the North Adriatic Karst. *Plant Ecology*, 214(4), 501–519.

Pocheville, A. (2010). La niche écologique: concepts, modèles, applications. Thèse de Doctorat, Ecole Normale Supérieure, Paris, France.

Poggio, S.L., Satorre, E.H., & de la Fuente, E.B. (2004). Structure of weed communities occurring in pea and wheat crops in the Rolling Pampa (Argentina). *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 103(1), 225–235.

Pollnac, F.W., Maxwell, B.D., & Menalled, F.D. (2009). Weed community characteristics and crop performance: a neighbourhood approach. *Weed Research*, 49(3), 242–250.

Poorter, H., Niklas, K., Reich, P., & Oleksyn, J. (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193, 30–50.

Potts, G.R., Ewald, J.A. & Aebischer, N.J. (2010). Long-term changes in the flora of the cereal ecosystems on the Sussex Downs, England, focusing on the years 1968-2005. *Journal of Applied Ecology*, 47: 215–226.

Powles, S.B., & Yu, Q. (2010). Evolution in action: plants resistant to herbicides. *Annual Review of Plant Biology*, 61, 317–347.

Preston, C., Telfer, M., Arnold, H., Carey, P., Cooper, J., Dines, T.,Hill, M., Pearman, D., Roy, D., & Smart, S. (2002). The Changing Flora of the UK, Defra, London.

Pulliam, H. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3, 349–361.

Pyšek, P., Jarošík, V., Kropáč, Z., Chytrý, M., Wild, J., & Tichý, L. (2005). Effects of abiotic factors on species richness and cover in Central European weed communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 109, 1–8.

Rajcan, I., AghaAlikhani, M., Swanton, C.W.J., & Tollenaar, M. (2002). Development of redroot pigweed is influenced by light spectral quality and quantity. *Crop Science*, 42, 1930–1936.

Read, Q.D., Moorhead, L.C., Swenson, N.G., Bailey, J.K., & Sanders, N.J. (2014). Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. *Functional Ecology*, 28(1), 37–45.

Regnier, E.E., Salvucci, M.E., & Stoller, E.D. 1988. Photosynthesis and Growth Responses to Irradiance in Soybean (Glycine max) and Three Broadleaf Weeds. *Weed Science*, 36: 487–496.

Reich, P.B., Tilman, D., Isbell, F., Mueller, K., Hobbie, S.E., Flynn, D.F.B., & Eisenhauer, N. (2012). Impacts of biodiversity loss escalate through time as redundancy fades. *Science*, 336(6081), 589–592.

Rew, L.J., Froud-Williams, R.J,. & Boatman, N.D. (1996). Dispersal of *Bromus sterilis* and *Anthriscus sylvestris* within arable field margins. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 59, 107–114.

Robinson, R., & Sutherland, W. (2002). Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, 39, 157–176.

Roché, B.F., Roché, C.T., & Chapman, R.C. (1994). Impacts of grassland habitat on yellow starthistle invasion. *Northwest Science*, 68, 86–96.

Romero, A., Chamorro, L., & Sans, F.X. (2008). Weed diversity in crop edges and inner fields of organic and conventional dryland winter cereal crops in NE Spain. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 124(1-2), 97–104.

Rosenfeld, J. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98(1), 156–162.

Ryan, M.R., Smith, R.G., Mirsky, S.B., Mortensen, D.A., & Seidel, R. (2010). Management Filters and Species Traits: Weed Community Assembly in Long-Term Organic and Conventional Systems. *Weed Science*, 58(3), 265–277.

Sanders, G.E., & Pallett, K.E. (1987). Comparison of the uptake, movement and metabolism of fluroxypyr in *Stellaria media* and *Viola arvensis*. *Weed Research*, 27, 159–166.

Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., & Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80(3), 741–758.

Schöb, C., Kerle, S., Karley, A.J., Morcillo, L., Pakeman, R.J., Newton, A.C. & Brooker, R.W. (2015). Intraspecific genetic diversity and composition modify species-level diversity–productivity relationships. *New Phytologist*, 205: 720-730.

Schwinning, S. (1996). Decomposition Analysis of Competitive Symmetry and Size Structure Dynamics. *Annals of Botany*, 77, 47–57.

Scursoni, J.A., Forcella, F., & Gunsolus, J. (2007). Weed escapes and delayed weed emergence in glyphosate-resistant soybean. *Crop Protection*, 26(3), 212–218.

Seavers, G.P., & Wright, K.J. (1999). Crop canopy development and structure influence weed suppression. *Weed Research*, 39, 319–328.

Sébillotte, M. (1990). Système de culture, un concept opératoire pour les agronomes. In: Les systèmes de culture. L. Combe et D. Picard (Eds). INRA, Paris, France, 165–196.

Seibert, A.C., & Pierce, R.B. (1993). Growth Analysis of Weed and Crop Species with Reference to Seed Weight. *Weed Science*, 41, 52–56.

Seifert, C., Leuschner, C., Meyer, S., & Culmsee, H. (2014). Inter-relationships between crop type, management intensity and light transmissivity in annual crop systems and their effect on farmland plant diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 195, 173–182.

Shipley, B. (2000). Cause and correlation in biology: a user's guide to path analysis, structural equations, and causal inference. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Shipley, B., Vile, D., & Garnier, E. (2006). From Plant Traits to Plant Communities: A Statistical Mechanistic Approach to Biodiversity. Science, 314: 812–814.

Shirtliffe, S., & Entz, M. (2005). Chaff collection reduces seed dispersal of wild oat (*Avena fatua*) by a combine harvester. *Weed Science*, 53, 465–470.

Siefert, A. (2012). Incorporating intraspecific variation in tests of trait-based community assembly. *Oecologia*, 170(3), 767–775.

Sekiya, N., & Yano, K. (2004). Do pigeon pea and sesbania supply groundwater to intercropped maize through hydraulic lift? Hydrogen stable isotope investigation of xylem waters. *Field Crops Research*, 86, 167–173.

Smith, R.G. (2006). Timing of tillage is an important filter on the assembly of weed communities. *Weed Science*, 54, 705–712.

Smith, R. G., Mortensen, D. A, & Ryan, M. R. (2009). A new hypothesis for the functional role of diversity in mediating resource pools and weed-crop competition in agroecosystems. *Weed Research*, 50(1), 37–48.

Spasojevic, M.J., & Suding, K.N. (2012). Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology*, 100(3), 652–661.

Stahlman, P.W., & Miller, S.D. (1990). Downy Brome (*Bromus tectorum*) Interference and Economic Thresholds in Winter Wheat (*Triticum aestivum*). *Weed Science*, 38, 224–228.

Steinmann, H., & Klingebiel, L. (2004). Secondary dispersal, spatial dynamics and effects of herbicides on reproductive capacity of a recently introduced population of *Bromus sterilis* in an arable field. *Weed Research*, 44, 388–396.

Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N.D., Herzon, I., van Doorn, de Snoo, G.R., Rakosy, L., & Ramwell, C. (2009). Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe - A review. *Journal of Environmental Management*, 91(1), 22–46.

Stoll, P., & Weiner, J. (2000). A Neighborhood View of Interactions among Individual Plants. In: The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity. Dieckmann, U., Law, R., & Metz J.A.J. (Eds), Cambridge University Press. 11–27.

Storkey, J. (2006). A functional group approach to the management of UK arable weeds to support biological diversity. *Weed Research*, 46, 513–522.

Storkey, J. (2005). Modelling assimilation rates of 14 temperate arable weed species as a function of the environment and leaf traits. *Weed Research*, 45, 361–370.

Storkey, J. (2004). Modelling seedling growth rates of 18 temperate arable weed species as a function of the environment and plant traits. *Annals of Botany*, 93(6), 681–689.

Storkey, J., Holst, N., Bojer, O.Q., Bigongiali, F., Bocci, G., Colbach, N., Dorner, Z., Riemens, M.M., Sartorato, I., Sonderskov, M., & Verschwele, A. Combining a weed traits database with a population dynamics model predicts shifts in weed communities. Weed Research. http://dx.doi.org/10.1111/wre.12126

Storkey, J., Meyer, S., Still, K.S., & Leuschner, C. (2012). The impact of agricultural intensification and land-use change on the European arable flora. *Proceedings of the Royal Society B, Science*, 279, 1421–1429.

Storkey, J., Moss, S.R., & Cussans, J.W. (2010). Using Assembly Theory to Explain Changes in a Weed Flora in Response to Agricultural Intensification. *Weed Science*, 58(1), 39–46.

Storkey, J., & Westbury, D. (2007). Managing arable weeds for biodiversity. *Pest Management Science*, 523, 517–523.

Stubbs, W.J., & Wilson, J.B. (2004). Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92, 557–567.

Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Díaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D.U., Jackson, S.T., & Navas, M.-L. (2008). Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, 14(5), 1125–1140.

Sultan, S. (2001). Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology*, 82(2), 328–343.

Sutcliffe, O.L., & Kay, Q.O.N., (2000). Changes in the arable flora of central southern England since the 1960s. *Biological Conservation*, 93, 1–8.

Swaminathan, M. S. (2007). Can science and technology feed the world in 2025? *Field Crops Research*, 104(1-3), 3–9.

Swenson, N.G., Anglada-Cordero, P., & Barone, J.A. (2011). Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. *Proceedings of the Royal Society B, Science*, 278, 877–884.

Theaker, A.J., Boatman, N.D., & Froud-Williams, R.J. (1995). Variation in *Bromus sterilis* on Farmland: Evidence for the Origin of Field Infestations. *Journal of Applied Ecology*, 32(1), 47–55.

Thompson, K., Bakker, J., Bekker, R., & Hodgson, J. (1998). Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. *Journal of Ecology*, 86, 163–169.

Tilman, D. (1999). Global environmental impacts of agricultural expansion: the need for sustainable and efficient practices. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(11), 5995–6000.

Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P., Naylor, R., & Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418 (6898), 671–677.

Trichard, A., Alignier, A., Chauvel, B., & Petit, S. (2013). Identification of weed community traits response to conservation agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 179, 179–186.

Trinder, C.J., Brooker, R.W., & Robinson, D. (2013). Plant ecology's guilty little secret: understanding the dynamics of plant competition. *Functional Ecology*, 27(4), 918–929.

Tokeshi, M. (1986) Resource utilization, overlap and temporal community dynamics: a null model analysis of an epiphytic chironomid community. *Journal of Animal Ecology*, 55, 491–506.

Torra, J., & Recasens, J. (2008). Demography of Corn Poppy (*Papaver rhoeas*) in relation to emergence time and crop competition. *Weed Science*, 56, 826–833.

Ulrich, W., & Gotelli, N.J. (2010). Null model analysis of species associations using abundance data. *Ecology*, 91(11), 3384–3397.

Valiente-Banuet, A., & Verdú, M. (2013). Plant Facilitation and Phylogenetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44(1), 347–366.

Valiente-Banuet, A., & Verdú, M. (2007). Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters*, 10, 1029–1036

van Acker, R.C., Lutman, P.J.W., & Froud-Williams, R.J. (1997). The influence of interspecific interference on the seed production of *Stellaria media* and *Hordeum vulgare* (volunteer barley). *Weed Research*, 37, 277–286.

Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008). Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 237–257.

Vannette, R.L., & Fukami, T. (2014). Historical contingency in species interactions: towards niche-based predictions. *Ecology Letters*, 17(1), 115–124.

Vázquez, D.P., & Aizen, M.A. (2003) Null model analyses of specialization in plant-pollinator interactions. *Ecology*, 84, 2493–2501.

Veech, J.A. (2012). Significance testing in ecological null models. *Theoretical Ecology*, 5(4), 611–616.

Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quaterly Review of Biology*, 85(2), 183-206.

Vergnon, R., Dulvy, N.K., & Freckleton, R.P. (2009). Niches versus neutrality: uncovering the drivers of diversity in a species-rich community. *Ecology Letters*, 12, 1079–1090.

Villéger, S., Novack-Gottshall, P., & Mouillot, D. (2011). The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time. *Ecology Letters*, 14, 561–568.

Villéger, S., Mason, N.W.H., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290–2301.

Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., Jung, V., & Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(4), 244–252.

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892.

Webster, T.M., & Nichols, R.L. (2012). Changes in the prevalence of weed species in the major agronomic crops of the Southern United States: 1994/1995 to 2008/2009. *Weed Science*, 60, 145–157.

Weiher, E., Clarke, G.D.P., & Keddy, P.A. (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81, 309–322.

Weiher, E., & Keddy, P.A. (1995): Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, 74, 159–164.

Weiner J. (1990). Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 5, 360–364.

Weiner, J., Andersen, S.B., Wille, W.K.-M., Griepentrog, H.W., & Olsen, J.M. (2010). Evolutionary Agroecology: the potential for cooperative, high density, weed-suppressing cereals. *Evolutionary Applications*, 3, 473–479.

Weiner, J., Rosenmeier, L., Massoni, E. S., Vera, J.N., Plaza, E.H., & Sebastià, M.-T. (2009a). Is reproductive allocation in *Senecio vulgaris* plastic? *Botany*, 87(5), 475–481.

Weiner, J., Campbell, L.G., Pino, J., & Echarte, L. (2009b). The allometry of reproduction within plant populations. *Journal of Ecology*, 97(6), 1220–1233.

Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199, 213–227.

Wezel, A., Casagrande, M., Celette, F., Vian, J.-F., Ferrer, A., & Peigné, J. (2013). Agroecological practices for sustainable agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 34(1), 1–20.

Wezel, A., Bellon, S., Doré, T., Francis, C., Vallod, D., & David, C. (2009). Agroecology as a science, a movement and a practice. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 29, 503-515.

White, P.S., Pickett, S.T.A. (1985). Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In: Pickett, S.T.A., White, P.S. (Eds) The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York & London, USA, 3–13.

Wilson, B.J., & Wright, K.J. (1990). Predicting the growth and competitive effects of annual weeds in wheat. *Weed Research*, 30, 201–211.

Wilson, J.B. (2011). The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored. *Journal of Vegetation Science*, 22(1), 184–195.

Wilson, J.D., Morris, A., & Arroyo, B. (1999a). A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 75, 13–30.

Wilson, P.J., Thompson, K. & Hodgson, J.G. (1999b). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143: 155–16.

Wilson, P., & Aebischer, N. (1995). The distribution of dicotyledonous arable weeds in relation to distance from the field edge. *Journal of Applied Ecology*, 32(2), 295–310.

Winegardner, A.K., Jones, B.K., Ng, I.S.Y., Siqueira, T., & Cottenie, K. (2012). The terminology of metacommunity ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(5), 253–254.

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamong, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., & Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827.

Yang, J., Zhang, G., Ci, X., Swenson, N.G., Cao, M., Sha, L., Li, J., Baskin, C.C., Slik, J.W.F., & Lin, L. (2013). Functional and phylogenetic assembly in a Chinese tropical tree community across size classes, spatial scales and habitats. *Functional Ecology*, 28(2), 520–529.

Young, F.L. (1986). Russian thistle (*Salsola iberica*) growth and development in wheat (*Triticum aestivum*). *Weed Science*, 34, 901–905.

Zadoks, J.C., Chang, T.T., Konzak, C.F. (1974). A Decimal Code for the Growth Stages of Cereals. *Weed Research*, 14, 415–421.

Zanin, G., Otto, S., Riello, L., & Borin, M. (1997). Ecological interpretation of weed flora dynamics under different tillage systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 66, 177–188.

Zhou, S.-R., & Zhang, D.-Y. (2008). a Nearly Neutral Model of Biodiversity. *Ecology*, 89(1), 248–258.

Zimdhal, R.L. 2007. Fundamentals of Weed Science, 3rd Edition. Elsevier Academic Press Inc.

Zobel, M. (1997). The relative role of species pools in determining plant species richness an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution*, 12(7), 266–269.

ANNEXES

Annexe A: Disintegration of null models to address community assembly: from theory to practice

Rémi Perronne[a], François Munoz[b], Benjamin Borgy[c], Xavier Reboud[a], Sabrina Gaba[a],

[a] *INRA, UMR1347 Agroécologie, BP 86510, F-21000 Dijon, France*

[b]*UM2, UMR AMAP, Bd de la Lironde TA A-51 / PS2 34398 Montpellier cedex 5*

[bc]*CNRS, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (UMR 5175), 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France*

Corresponding author: Sabrina Gaba

Cette Annexe constitue un article en cours de rédaction (expliquant l'absence de liste de références bibliographiques).

Introduction

One of the fundamental goals of community ecology is to understand the coexistence of organisms by investigating the signature of underlying drivers. Based on taxonomic and biological differences of the coexisting organisms, the characterization of the composition of ecological communities is at the heart of the approach. Among the current theories, two distinct conceptual lines are generally invoked to explain patterns of species coexistence. The neutral theory postulates that communities can mainly result from a stochastic balance between dispersal of individuals and local demography, under the assumption of equal fitness among individuals, irrespective from their species identity (Hubbell 2001). In contrast, the niche theory assumes that stabilizing niche differences and relative fitness differences are the main drivers of community assembly (Keddy 1992, Beleya and Lancaster 1999, HilleRisLambers et al. 2012). Recently, a consensus has emerged among most community ecologists, resulting in the recognition of a potential role of both theories to improve the understanding of community assembly (Gravel et al. 2006, Adler et al. 2007). However, researchers still question their relative importance, and the debate has shifted to reach a more comprehensive view of the joint effect of niche-based and stochastic processes on community assembly (Chesson 2000, Vellend 2010). While disambiguating the effect of these processes was shown challenging (Chave et al. 2002), an important breakthrough has been the recognition that distinguishable signatures can be found at separate spatial scales and levels of organization. Consequently, a critical issue remains our capacity to design and test hypotheses at several levels of ecological organization and embedded spatial scales.

In community ecology, biodiversity has long been investigated, almost exclusively, in light of the taxonomic composition (Diamond 1975, Connor and Simberloff 1979). More recently, the trait-based approach has renewed community ecology under the postulate that the traits displayed by individuals are more reliable proxies of the processes driving ecosystem and community dynamics than their taxonomic identities (McGill et al. 2006). Since, much research has focused on inferring assembly processes at community scale from functional diversity patterns (Pillar et al. 2009, Pausas and Verdú 2010, Götzenberger al. 2012), a plethora of functional metrics has been developed over the last decade to characterize and distinguish these patterns (see Pavoine and Bonsall 2011 for details). Abiotic and biotic drivers are expected to affect distinct components of the functional composition and structure of communities (Mouillot et al. 2012). Furthermore, functional diversity can be partitioned into within and between community components (de Bello et al. 2009), and such partitioning allows investigating the hierarchy of ecological processes across spatial and temporal scales (Pavoine et al. 2009).

In this regard, assessing whether observed patterns of functional diversity comply or not with the expected signatures of niche-based processes is a primary goal assigned to functional ecology (McGill et al. 2006, Opik et al. 2014). Recently, significant efforts have been devoted to compare the distribution of trait values in a community to the distribution of reference communities complying with a null hypothesis. The null hypothesis considers the absence of a particular niche-based process, while the alternative hypothesis conversely acknowledges the contribution of this niche-based process (Connor and Simberloff 1979). Randomisation procedures are commonly used to generate a set of virtual communities complying with the null hypothesis by randomising community composition under a given set

of rules that held several constraints constant (Tokeshi 1986, Gotelli and Graves 1996). Whether the composition of observed communities departs from these virtual communities allows rejecting the null hypothesis and supports the contribution of one or several niche-based processe(s).

Most null models and functional metrics are now available in standard softwares (i.e. in several R packages such as vegan or bipartite, see Pausas and Verdù 2010 for more details). Although these routines are applicable to a wide range of data, there is still a lack of consensus regarding how testing and inferring community assembly processes in a reliable way. Of critical importance are the hierarchy of scales and the relative predominance of ecological drivers that are postulated in the context of a specific study, because it conditions the way to address and test functional diversity patterns. In this regard, some studies have recently suggested that the methodological choices of a number of studies: (i) are not enough justified to frame specific scales of processes (e.g. de Bello et al. 2012), (ii) generally do not address the high dimensionality of the ecological niche (e.g. Villéger et al. 2008) and, (iii) do not clearly acknowledge the combined effects of neutral and niche-based processes. As a consequence, questionable combinations of these choices can lead to interpretations that are contingent upon methodological biases (Hardy 2008; Mouchet et al. 2010; Mason et al. 2013). Based on a comprehensive review of recent studies focusing on invertebrate, vertebrate and plant functional community assembly, we point out the pros and cons of the methodological choices from the sampling strategy up to the method of randomisation according to the specific hypotheses on the underlying community assembly mechanisms. We then propose a synthetic conceptual framework based on current ecological theories from which we put forward practical guidelines on how to design the sampling strategy and to choose the appropriate metrics and associated null models accordingly to the tested hypothesis in order to draw reliable conclusions on the ecological processes. We ultimately open some perspectives on the multi-scale approach of functional ecology.

Ecological Processes driving species coexistence at multiple spatiotemporal scales

Community ecology was criticized at the end of 1990's for its lack of explanatory power on patterns of taxonomic biodiversity (Lawton 1999). An uppermost challenge has been to determine the relative predominance of different mechanisms at different spatial and temporal scales on species coexistence. To tackle this point, one needs foremost to integrate the temporal and spatial scales, both being inextricably linked to the ecological processes of interest (Levins 1992, Chave 2013, Kraft et al. 2014). Unfortunately, there is no unequivocal relationship between the scale of a process and the scale of resulting patterns. For instance, some processes have generally a predominant influence only at fine-scale although their influence can be observed at larger scales (Araújo and Rozenfeld 2014), such as competitive interactions among herbaceous species (Stoll and Weiner 2000, Purves and Law 2002), while others may shape community assembly along large-scale gradients, such as the environmental filtering of species along an altitudinal gradient due to distinct physiological optima (Read et al. 2014). In the same way, species coexistence can be driven at multiple temporal scales, from day-night (Dillon et al. 2009) or seasonal fluctuations (Crawley 2004, Olesen et al. 2008) up to long-term global change, thus having a substantial imprint on the observed community several centuries away (Dupouey et al. 2002, Flynn and Vellend 2005). Species

coexistence may also shift over short term, especially within communities presenting a dynamic predominantly influenced by migration or dispersal processes, as along much longer time, in communities rather subject to speciation processes (Emerson and Gillespie 2008).
In this way, the ability to relate patterns and processes across scales has become central in community ecology (Ricklefs 2008, Lessard et al. 2012). Characterizing the regional pool of species available by migration and establishment in local communities has become a standard approach (Belyea and Lancaster 1999, Lortie et al. 2009, Figure 1), but relating this conceptual scheme to appropriate methodological choices remains challenging. We propose here a synthetic framework for addressing this challenging issue in the light of functional diversity patterns which are known to date (Figure 2).

Along a large-scale environmental gradient, such as climatic gradient, abiotic filtering is expected to drive community assembly. Thus, from a regional species pool (Figure 1, Table 1), the species able to persist under local specific conditions constitute environment-specific species pools (Whittaker 1962, MacArthur and Levins 1964, Tilman 1982; Amarasekare 2000; Amarasekare et al. 2004; Chesson et al. 2004, de Bello et al. 2012, Kraft et al. 2014, Figure 1). Local abiotic conditions are, in this spatial scale, regarded as of prime importance to shape local assembly, and therefore, communities are expected to strongly differ in their taxonomic and functional composition compared to the regional flora or fauna (Weiher and Keddy 1999) while having a greater functional similarity in each environment-specific species pool (de Bello et al. 2012, Figure 2).

In contrast, biotic interactions mostly occur at fine to medium spatial scales, depending on organisms and mechanisms. Predation and herbivory, as well as competition for some types of organisms – e.g. highly mobile organisms – predominate at medium-scale, thus influencing the patterns observed at this scale. In contrast, competition for resources among plants and terrestrial invertebrates, as well as symbiosis, parasitism and facilitative interactions rather prevail at fine-scale (Stoll and Weiner 2000, Cerda et al. 2013, Figure 1, Figure 2). Competitive interactions among neighbours are mainly expected to limit species coexistence when species niches are dissimilar enough (‘limiting similarity principle’), and extinction of the less competitive species otherwise (‘competitive exclusion principle’) (Mac Arthur and Levins 1967, Levin 1970, Roughgarden 1989, Chesson 2000, Chase and Leibold 2003, Table 1, Figure 2). However, similar major competitor species could also coexist and lead to the exclusion of weaker competitors which show different and suboptimal trait values in certain environmental conditions (‘competitive dominance’), especially for resources known to promote strong asymmetrical competition, such as light which can become limiting for most plant species (Weiner 1990, Table 1, Figure 2). Facilitation, which is a positive interaction operating between co-existing species, has mainly been documented in plants (Callaway 1995, Brooker et al. 2008) and was suggested to allow the coexistence of species with different resource capture strategies and environmental requirements, potentially leading to extend the realized niche beyond the limit of the fundamental niche (Bruno et al. 2003, Table 1, Figure 2). Competition and facilitation are likely to co-occur in the same community, and their relative predominance is expected to depend on the harshness of abiotic conditions (stress gradient hypothesis, Bertness and Callaway 1994). Similarly, parasitism and predation modify competition impact by, for instance preventing competitive exclusion when predation acts on dominant competitors (Paine 1966, Adler et al. 2013).

Consequently, many ecological processes drive community assembly, acting at a variety of spatial and temporal scales, and thus being able to generate patterns at scales that may differ from that at which processes act (Ricklefs 1987, Levin 1992, Cornell and Lawton 1992; Loreau 2000; Leibold et al. 2004, de Bello et al. 2012). In order to emerge from the shadow of the underlying community assembly mechanisms, many attentions have been paid over these last fifteen years on the statistical methods able to identify the influence of mechanisms based on trait distribution patterns, such as those combining null models and functional metrics (Gotelli 2000, Mouchet et al. 2010, Schleuter et al. 2010, Götzenberger al. 2012, Mason et al. 2013). This focus on the development of new statistics has given the priority to the analysis steps, perhaps sometimes at the expense of the definition of the experimental design and data acquisition steps, namely the sampling scale, the type of data (presence-absence vs. abundance) and the origin of trait values (from in situ measurements or databases). Therefore, after giving a synthesis of randomisation procedures and functional metrics currently used, we propose a comprehensive review of recent studies with a twofold aim: testing (i) whether the combinations of methodological choices vary with the mechanism(s) that is(are) intended to be tested, and/or depend on other features, such as the type of organism studied, and (ii) whether and how the methodological choices, from data acquisition to data analysis, influence the detection rate of patterns related to assembly mechanisms.

A review of null models and functional metrics

Randomisation procedure: null models

Assessing whether trait distributions patterns comply with assembly mechanisms based on trait-based null model approach, primarily based on the choices of a null model and functional metric, has become increasingly used.

Null model can be defined as a randomisation procedure that generates a set of virtual communities – also called ‘null’ communities – based on specific rules (Gotelli and Graves 1996). In principle, null models are to be designed with respect to a specific ecological process, which is expected to exert major influence on community composition under this alternative hypothesis. Therefore, any feature of the community that is not influenced by this specific process must be held constant during the randomisation (thereafter named constraints), while the other features are randomised to generate new species assemblages on the basis of the investigated null hypothesis, i.e. following the Tokeshi’s principle (Tokeshi 1986). Basically, the features that are randomised in order to represent the particular null hypothesis have to negate the effect of biological differences involved under the particular alternative hypothesis tested.

Many options are conceivable in order to randomise values as part of the trait-based null model approach, thus providing an appropriate statistical test for a particular null hypothesis proves to be challenging (Gotelli and Ulrich 2012). Many features of a matrix can be held constant through a wide range of null models. The choice to consider these features as constraints, or not, is however far from trivial. Thus, modifying species richness will impact the values of most functional metrics (Mouchet al. 2010), leading to interpretations which are not only influenced by the ecological process studied, but also by the differences in species richness between observed and ‘null’ communities. In this case, the explicit (and more often

implicit) principle of not holding constant the species richness of each community can be seen as a computational bias. In the same vein, modifying species frequencies indirectly alter the frequencies of trait values in the reference species pool, thus leading to the attribution of trait values characterizing rare species to abundant one (Table 2, Stubbs and Wilson 2004).
One of the major points that restrict the choice of a null model relates to the type of data available. Throughout decades, null models were designed for presence-absence to deal with many issues, while only recently, community ecology has seen the conceptualisation of a series of new null models based on abundance data (see Gotelli 2000, Stubbs and Wilson 2004, Ulrich & Gotelli 2010). These null models deal with potential supplementary constraints, such as row and column marginal sums also held constant on total abundance (Ulrich and Gotelli 2010).

For several decades, based on presence-absence datasets, co-occurrence analyses have mainly used the SIM9 swap algorithm, whose aim is to preserve both the row and column marginal sums – also called 'Grand total' (Figure 3) – in order to ensure that co-occurrence index modifications could only be due to the modification of co-occurrence of species (Table 2, see Appendices 1 and 2 for details). This particular type of null model has been widely applied given its ability to hold constant both species occurrences within the whole matrix and species richness per community, two which can influence the results of co-occurrence while not representing the aim of the test (Gotelli 2000).

Since an algorithm to maintain all the constraints is currently unavailable for abundance datasets, several proposals have been defined during the last decade, consisting either of randomising the 'species × sites' or the 'species × traits' matrix. Currently, both approaches, although showing advantages and drawbacks, are widely applied (Table 2). The randomisation of 'species × sites' allows maintaining columns marginal sums on total abundance, which can be useful to avoid assigning trait values of dominant species to rare species. This choice requires releasing the species-abundance distribution at the site scale, resulting in a modification of local dominance pattern. Moreover, less restrictive null models applied on the 'species × sites' matrices – e.g. based on probabilities proportional to the observed row and column abundance totals – have been proposed as pragmatic alternatives to swap algorithms (Ulrich and Gotelli 2010). However, when using too small or too large datasets, these algorithms does not allow creating null matrices which deviate significantly from the observed one, or lead to a high number of false positive (Ulrich and Gotelli 2007, Fayle and Manica 2010). A common alternative consists of randomising the 'species × traits' matrix, thereafter named 'random set of traits' (Stubbs and Wilson 2004, Figure 3, Table 2). This approach logically allows to maintain unaltered the 'species × sites' matrix, thus ensuring identical species richness and species-abundance distribution between observed and 'null' communities. However, the reallocation of trait values to species indirectly breaks the link between species identity and observed abundance, as well as traits values within the community. The most commonly applied procedure currently corresponds to an equiprobable randomisation allowing the attribution of trait values of dominant species to rare species. To overcome this issue, improvements have been proposed, either based on randomisation within abundances classes previously defined (e.g. Stubbs and Wilson 2004, Wilson and Stubbs

2012) or based on probability of assigning trait values depending on their frequencies at the community scale (Dante et al. 2013).

Importantly, the choice of the null model should not be made independently of the choice of the functional metric(s). Because different metrics are not affected in the same way by different randomisation procedure which may, amongst others, modify the species richness and species abundance distribution of 'null communities' compared to the observed one, it is important to assess the statistical reliability of the possible 'null-model × functional metric' combinations before choosing the most suitable (Hardy 2008, Mouchet et al. 2010, Mason et al. 2013). A relevant way would rely on using a battery of artificially structured matrices for estimating the robustness of new algorithms against different properties of the matrices such as: the type of data (presence-absence vs. abundance), the size of matrices, the percentage of empty cells or the species-abundance distribution patterns (Gotelli and Ulrich 2012).

Functional metrics

Functional metrics, also sometimes called functional indices or statistics, are used to represent separate components of the overall trait distribution, which can be related to separate signatures of community assembly mechanisms (Figure 2B left). Three major families of metrics, also called components of functional diversity (e.g. Mason et al. 2005), have been more commonly used to describe trait distributions: functional richness (i.e. the amount of functional space occupied by a community), functional regularity (i.e. the evenness of species abundances distribution contained in functional space) and functional divergence (i.e. the dispersion of species in functional space, see Mason et al. 2005, Pavoine and Bonsall 2011 for details, Figure 2 and Table 3). These families have been defined for both single-trait and multi-trait analyses, and can be applied on both presence-absence and abundance datasets (Pavoine and Bonsall 2011, see Table 3 and Appendix 2 for details).

Although each family can be used to test all assembly mechanisms, the latter show no clear expected trends for all the families of metrics. For instance, environmental filtering is generally identified on the basis of a reduction in the amount of trait range occupied by a community and a lower dispersion of species traits within this functional space (Weiher and Keddy 1995), while testing limiting similarity is based on an expected more regular spacing of trait values among species, i.e using regularity metrics (Figure 2, Table 1). In addition, within each family, some functional metrics appear more prone to detect patterns of trait distribution (Mouchet al. 2010, Mason et al. 2013). As an example, Mouchet et al. (2010) suggest using FDiv rather than Rao's quadratic entropy to test community assembly distribution, due to its weaker sensitivity to species richness and its higher power to detect community assembly patterns related to both limiting similarity and environmental filtering.

Under the hypothesis of multi-dimensional niche, several processes can lead to fitness equalization via trade-offs among traits (Clark et al. 2007). In addition to this ecological finding, statistical considerations also need to be taken into account. Actually, the use of the multi-trait approach reveals several practical restrictions (Lepš et al. 2006), leading to lower performance to detect the signature of the underlying drivers (Aiba et al. 2013). For instance, frequent correlations between traits require nontrivial additional methodological decisions to avoid multicollinearity that may affect functional patterns such as (i) the removal of some traits due to a redundancy of information provided and (ii) the standardization or the

transformation of data in order to compare different types of variables (Lepš et al. 2006 Petchey and Gaston 2006, Bernhardt-Romermann et al. 2008).

Lastly, it is important to keep in mind that several other practical considerations can constraint the choice of a specific functional metric in order to avoid some interpretation bias: the species richness (Poos et al. 2009; Mouchet et al. 2010; Mason et al. 2013), the various types of variables used as traits (e.g. quantitative and qualitative data, Pavoine et al. 2009) and the dissimilarity/distance metrics (de Bello et al. 2012). In order to take account of all these practical considerations, it is important to refer to the reference study which has first proposed this metric, as well as to recent literature syntheses that have made significant comparisons thereof (see especially Pavoine and Bonsall 2011 for details).

Methodological choices and assembly mechanisms: a review of the current literature

Data selection and analysis

We reviewed studies (i) published from 2000 to 2013, (ii) dealing with community assembly processes based on a functional approach, and (iii) with both references to 'null model' and 'functional metric' in the Abstract and Material & Methods sections. Studies were identified through a comprehensive search on Web of Science last updated in January 2014, using the search string: [null OR random] AND [similarit* OR filter*] AND [trait* OR assembl*]. This preliminary list was supplemented by looking within the cited references and analysing the articles citing one or several of the references which previously were considered as falling into the scope of the survey. In a second step, we carefully read each of the 129 articles of this list. Each study was read by at least two persons randomly chosen among the coauthors. A reading grid of 18 points was completed for each paper but only 10 were analysed based on the statistical approaches defined below (see Appendix 3 for details). For each selected study, we reported three kinds of information regarding (i) the hypotheses tested on assembly mechanisms, namely environmental filtering, limiting similarity and/or competitive dominance, (ii) the methodological choices regarding the sampling scale, the type of data (presence-absence vs. abundance), the nature of trait data (in situ measurements vs. databases), the design of the reference species pool, the null model(s), the functional metrics and the statistical method used to test the significance of hypotheses, and (iii) the conclusions drawn by the authors regarding the contribution of environmental filtering, limiting similarity and competitive dominance, which were the most frequently tested mechanisms in the studies constituting our corpus. To account for the large number of methodological choices – especially for null models and functional metrics – we classified them into four groups based on the constraints applied for the null models (Table 2, rightmost column) and the major families for the functional metrics (Table 3, Appendix 2). We withdrew the papers that explained too briefly or too partially their methodological choices. Finally, we selected a core set of 87 papers whose methodological choices are known to the 19 points of the reading grid for statistical analysis (Appendix 1).

We first addressed whether the methodological choices of the authors depended on the hypotheses tested on assembly mechanisms. We investigated the join structure of the hypotheses (i) and methodological choices (ii) of the selected studies by performing a Canonical Correspondence Analysis (CCA) of the former (i) constrained by the latter (ii). We tested the significance of the dependence of methodological choices on hypothesized

assembly processes by performing a permutation test, available in ade4 package (function randtest.pcaiv). Given the non-significant result (p-value = 0.064), we concluded that the methodological choices were globally independent from the hypothesized assembly mechanisms. We then performed a Correspondence Analysis (CA) on the same data to summarize the way the authors select methodological choices from data collection according to the hypotheses tested. In order to assess the potential influence of the type of organism, a permutation test of study scores between types of organisms was further performed. We thereby permuted across studies the labels of the three most represented types of organisms, i.e. herbaceous plants, trees and terrestrial invertebrates, and compared the observed mean distance among the centroids of the groups with those obtained after permutations using a one-tailed direct test. Any significant deviation from the null hypothesis would reveal that the type of organism influenced the hypotheses tested and/or the methodological choices that were made.

Second, we assessed whether and how the conclusions (iii) drawn in the studies were dependent on the hypotheses (i) and methodological choices (ii), by performing a CCA of the former (iii) constrained by the later (i) and (ii). We tested the significance of the dependence by performing a permutation test, as above. Given that the overall relationship was significant, the axes of the CCA provided synthetic components regarding the way conclusions vary depending on hypotheses and methodological choices. We subsequently addressed the nature of this dependence by performing a linear model of the scores on each of the two first axes according to the hypotheses and methodological choices, and applied an AIC-based model selection to retain the most relevant predictors (Johnson & Omland 2004). In order to highlight potential relationship between the conclusions drawn and the type of organism, we also performed a permutation test of the labels of the three most represented types of organisms following the procedure developed above. The spatial scale was adapted to the type of organism; we thus constituted three groups – fine-scale, medium-scale and large-scale – including roughly the same number of studies.

Results

Variation in methodological choices

Among the 87 studies, community assembly was investigated in herbaceous plants (33), trees (24), terrestrial invertebrates (17), fishes (8), birds (5) and several others types of organisms (5, e.g. parasites), some studies being interested in several types of organisms. Two assembly mechanisms were mainly tested in the selected studies: environmental filtering and limiting similarity, in respectively 71 and 75 of the 87 studies. Community assembly has been studied at different spatial scales, using presence-absence (62) or abundance data (34), as well as in situ measurements (60) or trait values retrieved from databases (43). In addition, 5 approaches were applied to delineate the reference species pools, as well as 18 null models and 38 functional metrics (divided into four groups and five families during statistical analyses, respectively; Appendix 2 for details). Despite these numerous potential combinations, only some modalities were more frequently chosen for each methodological choice.

Concerning data acquisition, presence-absence datasets were mostly used to test community assembly (62% vs 66%, respectively for environmental filtering and limiting

similarity), although abundance has been also often taken into account, especially within the last five years (45% vs 43%). Moreover, functional traits were more frequently measured in the field, again independently of the mechanism studied (67% vs 69%). Concerning data analysis, more than two-thirds of the papers defined their reference species pool including all the species observed in the dataset. Among the other studies, 6% used an extended inventory based on the regional fauna or flora, 21% split their datasets into operational sub-matrices, especially consisting of environmentally homogeneous groups of sites, 11% used the range of trait values in each particular sampling unit to delineate the reference species pool and 10% strictly applied the randomisation process on species observed within each specific site. Among the 18 null models, four were used in 73% of studies on presence-absence datasets, including three classically null models formerly applied on species co-occurrences matrices, i.e. SIM3, SIM5, SIM9, and the randomisation procedure of the 'species × traits' matrix (Table 2). In contrast, a wider range of null models were applied on abundance data, and especially many were used in a single study (Table 2). However, randomisation of the sole 'species × traits' matrix – i.e. the random set of traits null models – still represented 37% of the choices (Table 2, Appendices 1 and 2 for details). Among the functional metrics, each family was more frequently assessed by one or two metrics, one relevant for single-trait analysis and the other for multivariate approaches (Table 3 for detailed percentages in brackets). These choices might be partly explained by the wide applicability of these metrics on both presence-absence and abundance datasets and for studying both single-trait and multi-trait signatures of community assembly (Table 3). Finally, among the 11 distinct types of tests of significance, the direct test was performed on 50% of studies while 48% computed the standardized effect size (SES), both as a descriptive statistic and as feature for testing significance, depending on the study.

What methodological choices for what hypotheses?

Because of the non-significant result of the CCA concluding that the methodological choices were globally independent from the hypothesized assembly mechanisms (see Methods section), we performed a CA representing the overall variation of methodological choices and assembly mechanisms to investigate whether the methodological choices of the authors were made consistently with the study of the particular mechanisms (Figure 4A).

The methodological choices related to data acquisition appeared largely independent from the mechanisms investigated. On the first axis (14.04%), studies testing environmental filtering and limiting similarity entailed similar choices regarding the sampling scale, the type of data and use both trait values from databases and in situ measurements. Only the study of competitive dominance seemed more often tested based on abundance data (Figure 4A).

The methodological choices related to the data analysis appeared also independent from the two main hypothesized assembly mechanisms. Most of the families of functional metrics, the delineation of reference species pools, as well as the tests of significance were not differentiated on the CA. Only the overlap family seems more related to the studies investigating the competitive dominance, which were otherwise linked with the use of a reference species pool strictly defined by the sole species observed within each specific study site (Figure 4A).To sum up, the methodological choices appear unrelated to the hypothesized assembly mechanisms, at least when testing environmental filtering and limiting similarity.

Influence of methodological choices on the detection of assembly mechanisms

In 93% and 50% of the studies, the contribution of environmental filtering and limiting similarity were revealed when tested (i.e. respectively 66 of the 71 and 37 of the 75 studies) while 20% of them concluded on random community assembly.

We performed the CCA of the conclusions drawn by the authors as a function of the methodological choices and of the hypothesized assembly mechanisms (Figure 5A). The first axis of the CCA (20.56%) contrasted competitive dominance from environmental filtering and random assembly patterns. The second axis (14.03%) mainly contrasted environmental filtering and competitive dominance, both in terms of mechanisms and hypotheses tested, meaning that studies looking at one of these mechanisms were frequently not studying the other as corroborated by the results of the linear model. The limiting similarity has a relatively central position on both axes of the CCA, but still differs from environmental filtering depending on several methodological choices (Figure 5A).

Contrary to the independence between the methodological choices performed and the assembly mechanisms hypothesized (as identified in the previous section), the current CCA revealed significant relationships between the methodological choices and the conclusions of the studies for the two main mechanisms. Actually, the detection of environmental filtering was related to a set of methodological choices which partially contrast with those performed when highlighting limiting similarity (Figure 5A). First of all, there are differences in terms of the set of rules that held several constraints constant during the randomisation procedure. Both the delineation of the reference species pool and the choice of a null model appeared more restrictive in studies that emphasized the limiting similarity pattern, for instance by holding constant the trait range occupied by the observed community (Figure 5A). In addition, the results of the linear model performed on the first axis highlighted a significant and positive relationship between the choice of the whole matrix as reference species pool and the detection of environmental filtering (p-value < 0.05). Environmental filtering was also more frequently detected when using presence-absence datasets and computing richness and divergence functional metrics, as reinforced by the results of the linear model performed on the first axis of the CCA (p-value < 0.05). In contrast, the limiting similarity pattern was more frequently observed when using a sampling strategy at medium-scale, abundance datasets and in situ trait measurements (Figure 5A).

In addition to the two main mechanisms studied, competitive dominance and random assembly patterns also exhibited a specific combination of modalities. As an example, competitive dominance was more frequently observed when using abundance datasets, in situ trait measurement, as well as overlap metrics and altered-fixed algorithms, the latter two choices being positively correlated to the second axis of the CCA (p-value < 0.05). Several of these choices prove to be common with those enabling the detection of the limiting similarity pattern. In contrast, random assembly patterns were frequently associated with fine-scale sampling and fixed-fixed algorithm, the latter result being reinforced by the significance of this choice in the linear model performed on the second axis of the CCA (p-value < 0.05).

4.2.4 Importance of types of organisms on methodological choices and conclusions

Based on the CA, the methodological choices and hypothesized assembly mechanisms depended on the studied organism (Figure 4B, p-value $= 0.0053$). The study of herbaceous

community assembly has led to more often use abundance datasets and functional overlap metrics, as well as more restrictive reference species pools, especially based on the sole species observed in a specific site. These studies have also more frequently tested the competitive dominance. In contrast, several studies investigating terrestrial invertebrates' community assembly, and particularly ant communities, have rather chosen using fixed-fixed SIM9 swap algorithm on presence-absence dataset in complement to restrictive reference species pool. Finally, the studies examining tree community assembly were less prone to held constant several features of the dataset, and were commonly applied to the whole matrix considered as the reference species pool, besides using more frequently presence-absence datasets.

The assembly mechanisms detected were also significantly related to the studied organisms (Figure 5B, p-value = 0.0026). Actually, communities of tree species were more prone to detect environmental filtering patterns, herbaceous community more related to the detection of limiting similarity and competitive dominance patterns, while terrestrial invertebrate communities seem rather randomly assembled, especially ant communities.

Conclusion

A significant attention was paid on the methods related to the data analysis steps, i.e. the choices of the reference pool (de Bello et al. 2012), null model (Gotelli & Ulrich 2012) and functional metrics (Pavoine and Bonsall 2011), overshadowing the choices related to data acquisition strategy. However, contrary to what could be expected, our review of the recent literature has revealed that the detection of trait distribution patterns of the two main assembly mechanisms highly related to the sampling scale, the type of data, the origin of trait values and the delineation of the reference species pool, while a sole significant relationship has been detected with the family of functional and none with null model chosen. Moreover, many methodological choices were related to the type of organism studied, showing either organisms-oriented methodological choices or the importance given to the biological characteristics of each organism. Consequently, the primary steps of the analysis of community assembly mechanisms are of high importance and need to be considered in light of the expected patterns and of the studied organisms. We therefore propose a conceptual framework to address the nature of the different ecological mechanisms acting on trait distribution patterns.

Guidelines on methodological issues

As presented above, many ecological processes drive community assembly, acting at a variety of spatial and temporal scales, and thus being able to generate patterns at scales that may differ from those at which processes actually act predominantly. In the following section, we describe the different steps needed to perform a trait-based null model analysis testing the influence of assembly mechanisms in light of the current knowledge in functional and community ecology (Figure 2). We then propose guidelines for future studies testing the influence of the currently most studied community assembly mechanisms, i.e. environmental filtering, limiting similarity and competitive dominance (Table 4).

Sampling strategy and pontential confounding variability

While examining community assembly in a specific context, each process regarded as predominant for community assembly requires to be studied at the relevant scale (Kraf et al. 2014). Identifying the scale(s) at which the signature of a process is to be found will partly determine the sampling strategy. When considering a study scale, a first choice resides in defining the size of the observation units, i.e. the sampling scale at which the pattern of species coexistence should be assessed (hereafter named 'grain', Figure 2, Wiens 1989). This observational unit requires presenting homogeneous conditions regarding the mechanism studied in order to properly define the community, e.g. the same disturbance regime or stress level when studying environmental filtering or the same limiting resource(s) when testing competition. The overall set of these 'grains' i.e. sampling repetitions delimits the 'spatial extent' of the sampling scheme, i.e. the area where all the observation units are located (Wiens 1989). This area is likely to be heterogeneous in community composition due to the potential influence of several other entangled factors (e.g. soil texture or resource pools) which predominate at other spatial scales. As a consequence, the importance of ecological processes acting at fine-scale, such as competition, can be obscured if the sampling plots are located in sites submitted to different environmental conditions, such as along an altitudinal gradient. Insofar as one is cognizant of this potential sampling bias, it is advisable to avoid random and regular sampling, even if it can also eventually be taken into account during data analysis. A stratified sampling, based on the division of the study area into subareas showing more homogeneous environmental conditions (hereafter named 'strata') appears generally more suited to study community assembly mechanisms mainly acting at fine-scale (de Bello et al. 2012). As the strata do not need to be continuous, a random selection of grains can then be performed. For an accurate development of sampling methods, one can refer to Sutherland (2006).

To sum up, we primarily emphasize the choice of a relevant sampling scale community assembly mechanisms being intimately linked to the spatial scale of analysis, besides depending on the organisms studied (Table 4). As an example, several selected studies that considered different spatial scales as part of their experimental design had only detected patterns of limiting similarity at their smallest sampling scales (e.g. Kraft and Ackerly 2010, Yang et al. 2013). This appears consistent given that biotic interactions are known to mainly occur at finer spatial scales (Figure 1, Figure 2) while others processes such as disturbances or environmental filtering may act at larger scales.

Abudance vs. presence-absence data

The interpretation of a trait-based null model analysis greatly depends on the type of data. Several studies have hypothesized that environmental filtering may be detected on the basis of the simple presence of species (ex. Cingolani et al. 2007, Bernard-Verdier et al. 2012) because presence-absence data inform on the species ability to occur in a given habitat, without any indication on its success relative to other species. The absence of a species could be due to its unsuitability to persist under abiotic conditions characterizing the area studied. In addition, the presence of dominant competitors could also explain the absence of species, following the competitive exclusion principle. Conversely, abundance data provide insights into the 'traits × conditions' combinations under which species are successful when competing for the same limiting resource (Cingolani et al. 2007). Therefore, short-term and

fine-scale dynamic processes such as biotic interactions among neighbours are generally investigated with abundance data (Götzenberger et al. 2012; Wilson and Stubbs 2012), thus considering that niche-based processes rather drive the trait distribution of abundant species (Shipley et al. 2006). Environmental filtering can modify relative species abundances by promoting species that show a range of response trait values allowing them to persist and grow in conditions created by a specific abiotic process, while reducing the size of populations of species that display suboptimal trait values, leading to shifts in weighted-mean trait values (Shipley et al. 2006, Table 1).

Although the choice of the type of data highly depends on the aim of the study, when abundance data are available, it is generally advisable to perform complementary analysis to ensure the consistency or complementarity of the patterns detected on both types of data. In the event of abundance use is accompanied by compositional or directional changes, comparing the results can provide important clues in determining the processes that shape the different aspects of the functional diversity by highlighting which traits are possessed by the dominant species. In addition to the complementary interpretations provided by these two types of data, statistical considerations also need to be taken into account. For instance, some functional metrics are likely to be susceptible to outliers, especially those of the functional richness family, besides computed only on presence-absence.

To sum up, we consider of great value to use abundance data when investigating the effects of both abiotic environmental factors and biotic interactions, notably because abundance is a more performance-related indicator of species observed under various environmental conditions (Shipley et al. 2006, Table 4), besides capturing the short-term dynamic nature of processes studied (Mouillot et al. 2012). However, the study of large environmental gradients may also be performed on presence-absence datasets.

Trait values from databases vs. in situ measurements

In order to test community assembly using a trait-based null analysis, two different approaches currently coexist: either performing in situ (also sometimes called on-site) field measurements, or relying on trait values from databases.

Trait values retrieved from databases are generally of aggregated nature, values coming from multiple populations to a much wide range of environmental conditions. These conditions may further widely differ from those experienced in the habitats studied which may average the effect of environmental filtering at a large scale, generally at the expense of characterizing finer scale functional responses. Consequently, the use of trait values from databases is usually not recommended when studying fine-scale processes (Cordlanwehr et al. 2013). Yet it is relevant when studying environmental filtering mechanisms in particular habitats, especially because many databases present additional data which inform on measurement conditions (habitat type, applied protocol) and allow distinguishing the origin of trait values to ensure the relevance of the chosen values. In addition, getting reliable data is the primary objective of developing standardized protocols (Garnier et al. 2001, Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2013). When trait values come from databases, the same issues remain, especially on the measurements protocols used. Therefore a key point in the use of values from databases is to create coherent datasets using trait values measured with similar protocols.

Field measurements allow taking into account the intraspecific variability, i.e. the consequences of the abiotic factors and biotic interactions experienced by the different populations at fine-scale (Jung et al. 2010, Albert et al. 2011). As such, their use is relevant both for studying environmental filtering and, at finer-scale, the signature of biotic interactions (Cordlanwehr et al. 2013). When trait values are measured in situ, several methodological issues need to be addressed to ensure the relevance of measurements, such as the sampling date, the pedoclimatic conditions, the measure of resources availability, the number of individuals sampled, as well as the phenology of individuals, and the ontogeny of individuals and organs. Filling these details ensures a more relevant interpretation of the mechanisms studied, reducing sampling bias and ensuring some biological realism.

While in situ measurement can be challenging and tedious, missing data in existing databases may limit their optimal use, mainly because several functional metrics (e.g. functional richness or convex hull volume, Pakeman 2014) appear highly sensitive to this lack of information. However, currently several options of varying complexity exist to deal with this issue without requiring a removal of species (Azur et al. 2011, Taugourdeau et al. 2014). Certain imputations, such as replacing missing data by the mean or the median of the available trait values, may be however potentially irrelevant choices, especially when the null model reassociate the traits values among the species of the dataset in an equiprobable way, then altering the null hypothesis.

To sum up, we suggest that it is more relevant to use in situ trait measurements rather than using trait values from databases when studying community assembly mechanisms at fine-scale such as biotic interactions (Table 4, Cordlandwehr et al. 2013). In contrast, using values retrieved from databases for large-scale studies, i.e. along large environmental gradients, can be sufficient when studying environmental filtering, although this choice will dependent on the plastic nature of the organisms.

Delineating reference species pools

A reference species pool here refers to all the species likely to establish in a specific site. Delineating the reference species pool is an essential and tricky question of practical importance since the results of null model analysis directly rely on its more or less restrictive definition. Eluding the question of defining the reference species pool may eventually lead to erroneous inferences about ecological processes, especially because underestimating or overestimating it can partially hidden the signal of the process studied (de Bello et al. 2012, Lessard et al. 2012). As indicated above, the definition of the reference species pool is related to the chosen sampling scale.

The reference species pool can be defined either arbitrarily or by taking into account the mechanims in terms of their expected influence, such as the biological constraints (Lessard et al. 2012). In most cases, a reference species pool is arbitrarily defined on the basis of an inventoried list of species found in the different sampling units, even if some studies refer to the overall set of species in the regional fauna or flora (Table 4). This is particularly relevant when testing assembly mechanisms operating at large- and medium-scales, such as environmental filtering. The use of such inventoried species list is nevertheless based on the assumption that the local flora (or fauna) observed under these habitat-specific conditions is assumed to be well depicted in the sampling scheme, i.e. dark diversity is negligible (Pärtel et

al. 2011). Moreover, it requires that the species that cannot sustain viable populations in these habitat-specific conditions have theoretically been previously removed in order to prevent from any strong influences of outliers on trait distribution (de Bello et al. 2012, Kraft et al. 2014). As an example, some woody species cannot complete their life cycle in certain environmental conditions characterized by a high disturbance frequency such as arable fields.
There are also several methods that take into account the biological and ecological constraints of each study to define a reference species pool. First, one of the most commonly used proposes to restrict the influence of outlier species, as well as the existence of potential heterogeneity within the randomised matrix by using the range of trait values in each particular sampling unit to mark off the reference species pool within boundaries (e.g. Gotelli and Ellison 2002). This definition is particularly applied when testing limiting similarity principle and other fine-scale mechanisms. Second, another common method relies on the definition of operational sub-matrices consisting of environmentally homogeneous groups of sites, i.e. strata, defined on the basis of independent covariables, such as vegetation types (Ding et al. 2012, Pipenbaher et al. 2013) or locations (Richardson et al. 2012). Third, fine-scale community assembly is also sometimes studied using the sole species observed in each specific site, without consideration for other communities that constitute the matrix, which is equivalent to applying a randomisation procedure independently for each site (see Appendix 2 for details). Finally, although less applied so far, the delineation of the species pool may also take into account differences in frequency and/or abundance of species on the whole dataset. When considered, these differences are however generally included in the definition of the randomisation procedure of the null model (Gotelli & Ellison 2002, van der Plas et al. 2012, Chalmandrier et al. 2013, Dante et al. 2013).

To sum up, we suggest defining the reference species pool according to the hypothesis on the mechanism of community assembly of the studied organisms. For instance, a species may be absent from a target community along an environmental gradient due to either spatial dispersal limitation or environmental filtering, i.e. in this case the species can disperse to the site while being unable to persist in local abiotic conditions (Figure 1). When testing environmental filtering on trait distribution pattern, we recommend taking into account the dispersal limitation of species in order to avoid overestimation of the reference species pool. As another example, in plant community, limiting similarity patterns is expected to occur when a species can persist in spite of abiotic conditions in the absence of neighbours while being excluded in the presence of these competitors. We thus recommend removing to the species pool the species unable to persist given the abiotic conditions of the sites (Figure 1).

Null models

According the previous multivariate analyses (section 3), the design of null models appear less influential than previous methodological choices to detect community assembly mechanisms. We however suggest to put these conclusions, the 18 null models being divided into four groups as part of these analyses.

Based on this review, we first stress the importance of clarifying, as much as possible, the null hypothesis which justifies the choice of the null model and the functional metrics according to the community assembly mechanism studied. This hypothesis depends primarily on choices related to acquisition steps, i.e. the sampling scale, the type of data and the

delineation of the reference species pool. As an example, competitive interactions among neighbours are generally investigated at fine-scale, with abundance data and a restricted reference species pool (Cingolani et al. 2007, Wilson & Stubbs 2012). Second, a large number of studies are not sufficiently explicit about the methodological choices made, although this largely determines the subsequent interpretation of the observed trait distribution pattern.

When using presence-absence data, we recommend applying SIM9 to avoid attributing trait values of common species to rare species while preserving the row and column marginals, especially when interpretation of the significance is performed across the whole for testing environmental filtering. Although this choice allows taking into account all of the unwanted variability of a presence-absence dataset, we remind that the study of this type of data is not recommended in order to test some assembly mechanisms, especially at fine-scale.

When considering abundance datasets, several choices can be made, depending on the constraints sought, but none of these choices keeps all the constraints. Indeed, according to the mass ratio hypothesis, niche-based processes rather drive the trait distribution of abundant species (Grime 1988, Shipley et al. 2006), therefore it is important to take into account when choosing the randomisation procedure. Especially when testing biotic filtering, we suggest randomising the 'species × traits' matrix while (i) using probability of assigning trait values using frequencies of trait values (Dante et al. 2013) or (ii) randomising within classes of comparable abundances (Wilson & Stubbs 2012). These proposals of randomisation procedure allow partly overcoming the attribution of trait values of dominant species to rare species.

Finally, the definition of a reference species pool which reduces the number of species in order to take into account some expected biological constraints can avoid applying some additional constraints on the null model chosen. As an example, by using the range of trait values characterizing each particular sampling unit to delineate the reference species pool, it is possible to test the influence of the limiting similarity on trait distribution after taking into account one of the expected influence of environmental filtering, i.e. trait range reduction. This appears of great interest when studying fine-scale biotic filtering because the interpretation of the observed trait distribution pattern can be obscured, especially if the different sampling plots are located in different abiotic environmental conditions (Table 4).

To sum up, the null model is the core of the analysis procedure, while being conditioned by many methodological choices related to acquisition steps. In this context, we recommend choosing the most appropriate null model given the assembly mechanism hypothesized before defining the experimental design.

Choosing appropriate metrics

From a mathematical point of view, several metrics can be applied, both on presence-absence and abundance datasets and for single-trait and multi-trait analysis, besides regardless of the mechanism tested (Table 4). However, some families of functional metrics are considered more appropriate to test environmental filtering or limiting similarity, such as the functional richness and the functional regularity, respectively (Stubbs and Wilson 2004, Cornwell et al. 2006, Figure 2).

In addition, given the large number of functional metrics used in this corpus, the standardization of the choice of metrics could allow a better comparison of results of future

studies, so we suggest using (i) the range or the convex hull volume (CHV) when testing the functional richness, (ii) the mean or the community-weighted mean (CWM) for the functional mean, (iii) the Rao quadratic entropy (Rao) or the Functional Dispersion index (FDis) for investigating the functional divergence, (iv) the mean Nearest Neighbour Distance (mNND) for the functional regularity family and (v) the mean abundance-weighted overlap using kernel-generated population density to estimate the functional overlap (Mouillot et al. 2005, see Appendices 1 and 2 for details). These functional metrics are the most used of each family in the 87 studies and, for most of them, in recent comparative studies, appear more prone to detect patterns of trait distribution (Mouchet et al. 2010; Aiba et al. 2013; Mason et al. 2013).

To sum up, we recommend applying, as much as possible; a functional metric with known abilities to detect patterns, besides able to be applied to a wide range of types of data. In addition, we highly recommend testing several features of the trait distribution by choosing several metrics from different families (as proposed Figure 2B, left).

Hypothesis testing

Despite the widespread use of null models during the last decades, there are essentially two distinct ways for conducting tests of significance, i.e. direct and indirect tests. A direct test provides the p-value of an observed trait-based statistics from its position in the corresponding distribution of 'null' communities, also called 'null distribution'. Conversely, indirect tests are based on (i) either additional summary statistics, such as standard effect size (SES, Gotelli and McCabe 2002), confidence intervals (CI), mean, median values of functional metrics of the null distribution (ii) or a test of comparison of the observed and null distributions (χ^2, Kolmogorov-Smirnov, regression). Indirect tests consider reference distributions of these statistics based on additional assumptions (e.g. by computing CI and SES under the null hypothesis that the observations are distributed normally), despite possible violations of the assumptions. For instance, SES is commonly used in the context of functional ecology under the often implicit assumption of normality of the null distribution, both as a descriptive statistic and as feature for testing significance (Veech 2012). When their assumptions are violated, the indirect tests can be impaired by inflated type I or type II errors (Veech 2012), besides such errors must be distinguished from those related to the choice of the randomisation algorithm. In addition, while the statistical power of indirect tests based on reference distributions is well documented, the statistical power of non-parametric direct tests is not always good as well as highly variable given the specificities of the datasets (Johnson 1995). We therefore suggest that direct test should be conducted for each study.

Another choice concerns the scale at which the null hypothesis must be tested: either per site or across the whole matrix by comparing the observed mean value to the null distribution combining all null communities created. This choice is based on the specific features inherent to the observed matrix. For instance, the interpretation of the significance at the scale of the area studied, i.e. the spatial extent, implies using matrices constituted by a set of sites presenting homogeneous conditions regarding the mechanism studied, thus preventing the potential influence of entangled factors which predominate at other spatial scales. This choice is especially related to the application of swap algorithms, whose aim is to modify the structure of the whole observed matrix to create whole null matrices while holding constant Grand total (Figure 3). This randomisation method was previously combined with metric

allowing summarizing the structure of the matrix as a whole (e.g. C score, Gotelli 2000). In contrast, a site by site analysis randomising the 'species × traits' matrix, i.e. an approach comparing the value of the observed functional metric in each particular community with the distribution of values characterizing the set of null communities based on the 'species × sites' data of this specific site, can keep certain constraints on the 'species × sites' matrix. As an example, the randomisation of the 'species × traits' matrix keeps constant both the species richness and the species-abundance distribution in each site. Given that these features influence the calculation of many functional metrics, the site by site comparison can avoid breaking the Tokeshi's principle in some circumstances. However, this choice requires setting an additional threshold to interpret the existence of an actual community assembly: defining a minimum number of sites that departs from random while applying a post-hoc test.

To sum up, we consider of great importance to systematically apply a direct test of significance, which can be supplemented by one or more indirect tests after checking the assumptions. In addition, we recommend taking into account the assumptions determining the choice of the interpretation scale of significance, i.e. across a site by site or across the whole matrix; this choice depending on the null model chosen and the data heterogeneity.

Conclusions and Perspectives

In the present study, we aimed at demonstrating that studying community assembly not only requires to choose the proper null model and functional metrics, but also that all the methodological choices, and particularly those in close relationship with the hypothesis on assembly mechanism to be tested are of high importance. A review of 87 recent studies has highlighted that conducting a trait-based null model analysis cannot be reduced to the sole choices of a randomisation algorithm and one (several) functional metric(s) and that the methodological choices during data acquisition steps were highly related to the detection of the two main assembly mechanisms, i.e. environmental filtering and limiting similarity. The analysis of the studies constituting our corpus also revealed the key role of the studied organisms in driving methodological choices, suggesting either a common strategy among researchers working on the same biological models or a dependency of the methodological choices to some specificities of the organisms studied (e.g. a fine scale study appears more relevant for testing the influence of competitive interactions among terrestrial invertebrates rather than among birds).

We are cognizant that our approach may have potential limitations. First, the hypothesis considered in the Introduction section of many retained studies constituting the corpus is generally restricted to the assembly mechanism tested, without references to specific trait distribution patterns expected in the specific context of the study, e.g. reduction in the amount of trait range occupied by a community and a lower dispersion of species traits within this functional space when testing environmental filtering. Second, we rely on the conclusions drawn by the authors to characterize the real influence of the mechanism studied. However, the generality of this conclusion is usually based on the results of several functional metrics, null models and/or tests of significance chosen. Moreover, the complexity of combinations of methodological choices could not be taken into account due to the necessary grouping of methodological choices for null models, functional metrics and tests of significance (4 groups, 5 families and 2 groups, respectively). Finally, given the large number of studies which have

investigated the contribution of both environmental filtering and limiting similarity based on the same methodological choices, especially related to the acquisition steps, these two mechanisms are considerably over-represented in the corpus. However these grounds are representative of the current research in this disciplinary field and, the important number of studies (87) and the time-scale covers (more than 10 years) allows us to be confident in our ability to have accurately detected the existing tendencies, at least for the major assembly mechanisms studied.

Based on these findings, we emphasize the importance of the data acquisition strategy that need to be designed in conjunction with the methodological choices from the sampling strategy to the origin of the trait data. We therefore proposed guidelines for the study of assembly mechanisms, especially environmental filtering, limiting similarity and competitive dominance. However, these guidelines are based on two particular assumptions, implicitly shared by most of the 87 studies: (i) the negligible influence of intraspecific variability compared to interspecific functional differences, allowing the allocation of a mean-trait value per species and (ii) the predominant influence of only one mechanism at one spatial scale, i.e. competitive interactions prevail at a finer scale than environmental filtering.

Since May & MacArthur's seminal paper (1972), intraspecific variability appears to be an essential component when studying niche-based processes. Currently however, relatively few selected studies take into account this part of variability, although it may prove to have an important influence on the observed patterns (Jung et al. 2010, Cianciaruso et al. 2012). This may be partly due to a lack of null models fitted to this specific type of data, paired with the only recent emergence of suitable functional metrics, still restricted to certain families (Leps et al. 2011, Bello et al. 2011, Violle et al. 2012, Pavoine and Izsàk 2014). Beyond the consideration of intraspecific variability, another major issue in the coming years remains analysing trait data at the individual-level rather than species-level in order to understand community assembly. To date, few studies have considered this type of data, although their analysis appears more suitable to detect patterns of community assembly (Paine et al. 2011). Thus, by accounting for individual trait variation, we will be able to more precisely consider the main driving processes leading community assembly, which actually operate at the individual-level rather than at the species-level. Again, the lack of null models and functional metrics proves to be a major obstacle for future research, so we suggest that the proposal of new functional metrics and null models, more suited to these types of data, constitutes a first step to analyse more effectively the trait distribution patterns at the community-scale.

Community assembly has so far focused on two main mechanisms: environmental filtering and limiting similarity. These two mechanisms presenting clearly opposite patterns, they were often implicitly assumed the cause of the observed trait distributions when deviating from the null hypothesis. Recently, several studies have however highlighted, both theoretically and experimentally, that this dichotomous representation was partially irrelevant, for instance because competitive interactions could lead to trait convergence patterns (Bernard-Verdier et al. 2012, HilleRisLambers et al. 2012, Godoy et al. 2014). In addition, the requirement to develop different experimental designs in order to test these two mechanisms tends to make the current dichotomous interpretation thorny in the context of the current trait-based null model analysis. For this purpose, we call to make more explicit the ecological

processes tested and their associated patterns when using a trait-based null model approach. This first and crucial step will facilitate the subsequent methodological choices.

To conclude, one of the major challenges in the future will be to disambiguate the trait distribution patterns in a context of interacting, multi-scales and confounding influences of assembly mechanisms. It echoes the growing call for a more comprehensive theory in which the key components can still yield separable signatures (Vellend 2010). To overcome this, a theoretical perspective will be to change our conception of the null model. Actually, the current randomisation-based conception considers that some properties that are intended to be tested should be shuffled, while the other features of the matrix should be hold constant. However, permuting the trait values of the species (i.e. trait-based permutation) or their distribution across communities (i.e. taxonomic composition permutation) are not direct ways to assess the absence of influence of an assembly mechanism. A different conception of a null model could be proposed, for which the new null model could be defined as a simplistic representation of a more complex mechanistic model. For instance, in the case of niche-based processes, a perspective will be to further develop mechanistic models of community dynamics incorporating both niche-based and neutral processes, and to devise a set of models representing the prominence - or not - of niche-based processes when fixing some of the parameters.

Litterature cited

Adler, P. B., A. Fajardo, A. R. Kleinhesselink, and N. J. B. Kraft. 2013. Trait-based tests of coexistence mechanisms. Ecology Letters 16: 1294–1306.

Adler, P. B., J. HilleRisLambers, and J. M. Levine. 2007. A niche for neutrality. Ecology Letters 10: 95–104.

Aiba, M., M. Katabuchi, H. Takafumi, S-I. S. Matsuzaki, T. Sasaki, and T. Hiura. 2013. Robustness of trait distribution metrics for community assembly studies under the uncertainties of assembly processes. Ecology 94: 2873–2885.

Albert, C. H., F. Grassein, F. M. Schurr, G. Vieilledent, and C. Violle. 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 20: 217-225.

Amarasekare P., M. F. Hoopes, N. Mouquet, and M. Holyoak. 2004. Mechanisms of coexistence in competitive metacommunities. The American Naturalist 164: 310–326.

Araujo, M. B., and A. Rozenfeld. 2014. The geographic scaling of biotic interactions. Ecography 37: 406–415.

Azur, M. J., E. A. Stuart, C. Frangakis, and P. J. Leaf. 2011. Multiple Imputation by Chained Equations: what is it and how does it work? International Journal of Methods in Psychiatric Research 20: 40–49.

Belyea, L. R., and J. Lancaster. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. Oikos 86: 402–416.

Bernard-Verdier, M., M-L. Navas, M.Vellend, C.Violle, A. Fayolle, and E. Garnier. 2012. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait

convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. Journal of Ecology 100: 1422–1433.

Bernhardt-Römermann, M., C. Römermann, R. Nuske, A. Parth, S. Klotz, W. Schmidt, and J. Stadler. 2008. On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses. Oikos 117: 1533–1541.

Bertness, M. D. and R. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. Trends in Ecology and Evolution 9: 191–193.

Brooker, R. W., F. T. Maestre, R. M.Callaway, C. L. Lortie, L. A. Cavieres, G. Kunstler, P. Liancourt, K. Tielbörger, J. M. J. Travis, F. Anthelme, C. Armas, L. Coll, E. Corcket, S. Delzon, E. Forey, Z. Kikvidze, J. Olofsson, F. Pugnaire, C. L. Quiroz, P. Saccone, K. Schiffers, M. Seifan, B. Touzard, and R. Michalet. 2007. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. Journal of Ecology 96: 18–34.

Bruno, J. F., J. J. Stachowicz, and M. D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. Trends in Ecology and Evolution 18: 119–125.

Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. The Botanical Review 61: 306–349.

Cerda, X., X. Arnan, and J. Retana. 2013. Is competition a significant hallmark of ant (Hymnoptera: Formicidae) ecology? Myrmecological News 18: 131–147.

Chalmandrier, L., T. Münkemüller, L. Gallien, F. de Bello, F. Mazel, S. Lavergne, and W. Thuiller 2013. A family of null models to distinguish between environmental filtering and biotic interactions in functional diversity patterns. Journal of Vegetation Science 24: 853–864.

Chase J. M., and M. A. Leibold. 2003. Ecological Niches: linking classical and contemporary approaches. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Chave, J. 2013. The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? Ecology Letters 16: 4–16.

Chave, J., H. C. Muller-Landau, and S. A. Levin. 2002 Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. The American Naturalist 159: 1–23.

Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 31: 343–366.

Cianciaruso, M. V., I. Silva, M. Batalha, K. J. Gaston, and O. L. Petchey. 2012. The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: Moving from species to individuals. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 14: 205–216.

Cingolani, A., M. Cabido, D. Gurvich, D. Renison, and S. Diaz. 2007. Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? Journal of Vegetation Science 18: 911–920.

Clark, J. S., M. Dietze, S. Chakraborty, P. K. Agarwal, I. Ibanez, S. LaDeau, and M. Wolosin. 2007. Resolving the biodiversity paradox. Ecology Letters 10: 647–662.

Connor, E. F., and D. Simberloff. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? Ecology 60: 1132–1140.

Cordlandwehr, V., R. L. Meredith, W. A. Ozinga, R. M. Bekker, J. M. van Groenendael, and J. P. Bakker. 2013. Do plant traits retrieved from a database accurately predict on-site measurements? Journal of Ecology 101: 662–670.

Cornelissen, J., S. Lavorel, E. Garnier, S. Diaz, N. Buchmann, D. Gurvich, P. B. Reich, H. ter Steege, H. D. Morgan, M. G. A. van der Heijden, J. G. Pausas, and H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany 51: 335–380.

Cornwell, W. K., L. D. W. Schwilk, and D. D. Ackerly. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. Ecology 87: 1465–1471.

Crawley, M. 2004. Timing of disturbance and coexistence in a species-rich ruderal plant community. Ecology 85: 3277–3288.

Dante, S. K., B. S. Schamp, and L. W. Aarssen. 2013. Evidence of deterministic assembly according to flowering time in an old-field plant community. Functional Ecology 27: 555–564.

de Bello, F., J. N. Price, T. Münkemüller, J. Liira, M. Zobel, W. Thuiller, P. Gerhold, L. Götzenberger, S. Lavergne, J. Lepš, K. Zobel, and M. Pärtel. 2012. Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. Ecology 93: 2263–2273.

de Bello, F., S. Lavorel, C. H. Albert, W. Thuiller, K. Grigulis, J. Dolezal, S. Janecek, and J. Lepš. 2011. Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. Methods in Ecology and Evolution 2: 163–174.

de Bello, F., W. Thuiller, J. Lepš, P. Choler, J-C. Clément, P. Macek, M-T. Sebastia, and S. Lavorel. 2009. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. Journal of Vegetation Science 20: 475–486.

Diamond, J. 1975. Assembly of species communities. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

Dillon, J. G., S. Miller, B. Bebout, M. Hullar, N. Pinel, and D. A. Stahl. 2009. Spatial and temporeal variability in a stratified hypersaline microbial mat community. FEMS Microbiology Ecology 68: 46–58.

Ding, Y., R. Zang, S. G. Letcher, S. Liu, and F. He. 2012. Disturbance regime changes the trait distribution, phylogenetic structure and community assembly of tropical rain forests. Oikos 121: 1263–1270.

Dupouey, J-L., E. Dambrine, J-D. Laffite, and C. Moarès. 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. Ecology 83: 2978–2984.

Emerson, B. C., and R. G. Gillespie. 2008. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. Trends in Ecology and Evolution 23: 619–630.

Fayle, T. M., and A. Manica. 2010. Reducting over-reporting of deterministic co-occurrence patterns in biotic communities. Ecological Modelling 221: 2237–2242.

Flinn, K. M., and M. Vellend. 2005. Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. Frontiers in Ecology and the Environment 3: 243-250.

Garnier, E., H. Shipley, C. Roumet, and G. Laurent. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. Functional Ecology 15: 688–695.

Godoy, O., N. J. B. Kraft, and J. M. Levine. 2014. Phylogenetic relatedness and the determinants of competitive outcomes. Ecology Letters 17: 836–844.

Gotelli, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. Ecology 81: 2606–2621.

Gotelli, N. J., and W. Ulrich. 2012. Statistical challenges in null model analysis. Oikos 121: 171–180.

Gotelli, N., and A. Ellison. 2002. Assembly rules for New England ant assemblages. Oikos 99 591–599.

Gotelli, N., and D. J. McCabe. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. Ecology 83: 2091–2096.

Gotelli, N. J., and G. R. Graves. 1996. Null Models in Ecology. Washington DC: Smithsonian Institution Scholarly Press. Washington, Washington DC, USA.

Götzenberger, L., F. de Bello, K. A. Bråthen, J. Davison, A. Dubuis, A. Guisan, J. Lepš, R. Lindborg, M. Moora, P. Meelis, L. Pellissier, J. Pottier, P. Vittoz, K. Zobel, and M. Zobel. 2012. Ecological assembly rules in plant communities – approaches, patterns and prospects. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society 87: 111–127.

Gravel, D., C. D. Canham, M. Beaudet, and C. Messier. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. Ecology Letters 9: 399–409.

Grime, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. Journal of Ecology, 86, 902–910.

Hardy, O. J. 2008. Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. Journal of Ecology 96: 914–926.

HilleRisLambers, J., P. B. Adler, W. S. Harpole, J. M. Levine, and, M. M. Mayfield. 2012. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 43: 227–248.

Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Johnson, D. H. 1995. Statistical sirens: the allure of nonparametrics. Ecology 76: 1998–2000.

Johnson, J. B. and, K. S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. Trends in Ecology and Evolution 19: 101–108.

Jung, V., C. Violle, C. Mondy, L. Hoffmann, and S. Muller. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. Journal of Ecology 98: 1134–1140.

Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. Journal of Vegetation Science 3: 157–164.

Kraft, N. J. B., and D. D. Ackerly. 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. Ecological Monographs 80: 401–422.

Kraft, N. J. B., P. B. Adler, O. Godoy, E. C. James, S. Fuller, and J. M. Levine. 2014. Community assembly, coexistence and the environmental metaphor. Functional Ecology doi: 10.1111/1365-2435.12345

Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? Oikos 84 177–192.

Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau, and A. Gonzalez. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. Ecology Letters 7: 601–613.

Lepš, J. F. de Bello, P. Smilauer, and J. Dolezal. 2011. Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. Ecography 34: 856–863.

Lepš, J., F. de Bello, S. Lavorel, and S. Berman. 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. Preslia 78: 481–501.

Lessard, J.-P., J. Belmaker, J. A. Myers, J. M. Chase, and C. Rahbek. 2012. Inferring local ecological processes amid species pool influences. Trends in Ecology and Evolution 27: 600–607.

Levin S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. Ecology 73: 1943–1967.

Levin S. A. 1970. Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle, American Naturalist 104: 413–423.

Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between α, β and γ diversity. Ecology Letters 3: 73–76.

Lortie, C. J., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F. I. Pugnaire, and R. M. Callaway. 2004. Rethinking plant community theory. Oikos 107: 433–438.

MacArthur, R. H., and R. Levins. 1967. The limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. The American Naturalist 101: 377–385.

Mason, N. W. H., F. de Bello, D. Mouillot, S. Pavoine, and S. Dray. 2013. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. Journal of Vegetation Science 24: 794–806.

Mason, N. W. H., D. Mouillot, W. Lee, and J. Wilson. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. Oikos 111: 112–118.

May, R. M. and R. H. MacArthur. 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 69: 1109–1113.

McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher, and M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology and Evolution 21: 178–185.

Mouchet, M. A., S. Villéger, N. W. H. Mason, and D. Mouillot. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. Functional Ecology 24: 867–876.

Mouillot, D., N. A. J. Graham, S. Villéger, N. W. H. Mason, and D. R. Bellwood. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. Trends in Ecology and Evolution 28: 167–177.

Mouillot, D., W. Stubbs, M. Faure, O. Dumay, J. A. Tomasini, J. B. Wilson, and T. D. Chi. 2005. Niche overlap estimates based on quantitative functional traits: a new family of non-parametric indices. Oecologia 145: 345–353.

Olesen, J. M., J. Bascompte, H. Elberling, and P. Jordano. 2008. Temporal dynamics in a pollination network. Ecology 89: 1573–1582.

Öpik, M., F. de Bello, J. N. Price, and L. H. Fraser. 2014. New Insights into vegetation patterns and processes. New Phytologist 201: 383–387.

Paine, C. E. T., C. Baraloto, J. Chave, and B. Hérault. 2011. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. Oikos 120: 720–727.

Paine R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. American Naturalist 100: 65–75.

Pakeman, R. J. 2014. Functional trait metrics are sensitive to the completeness of the species' trait data? Methods in Ecology and Evolution 5: 9–15.

Pakeman, R. J. 2011. Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. Journal of Ecology 99: 1143–1151.

Pärtel, M., R. Szava-Kovats, and M. Zobel. 2011. Dark diversity: shedding light on absent species. Trends in Ecology and Evolution 26:124–128.

Pausas, J. G., and M. Verdú. 2010. The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. BioScience 60: 614–625.

Pavoine, S., and M. B. Bonsall. 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society 86: 792–812.

Pavoine, S. & J. Izsàk. 2014. New biodiversity measure that includes consistent interspecific and intraspecific components. Methods in Ecology & Evolution 5: 165–172.

Pavoine, S., M. S. Love, and M. B. Bonsall. 2009a. Hierarchical partitioning of evolutionary and ecological patterns in the organization of phylogenetically-structured species assemblages: application to rockfish (genus: Sebastes) in the Southern California Bight. Ecology Letters 12: 898–908.

Pavoine, S., J. Vallet, A-B. Dufour, S. Gachet, and H. Daniel. 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. Oikos 118: 391–402.

Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, D. E. Gurvich, C. Ucerlay, E. J. Veneklaas, P. B. Reich, L. Poorter, I. J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J. G. Pausas, A. C. de Vos, N. Buchmann, G. Funes, F. Quétier, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. D. Morgan, H. ter Steegen, M. G. A. van der Heijden, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. V. Vaieretti, G. Conti, A. C. Staver, S. Aquino, and J. H. C. Cornelissen. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany 61: 167–234.

Petchey, O. L., and K. J. Gaston. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. Ecology Letters 9: 741–758.

Pillar, V., L. Duarte, E.E. Sosinski, and F. Joner. 2009. Discriminating trait convergence and trait divergence assembly patterns in ecological community gradients. Journal of Vegetation Science 20: 334–348.

Pipenbaher, N., S. Škornik, G. H. Carvalho, and M. A. Batalha. 2013. Phylogenetic and functional relationships in pastures and meadows from the North Adriatic Karst. Plant Ecology 214: 501–519.

Poos, M. S., S. C. Walker, and D. A. Jackson. 2009. Functional-diversity indices can be driven by methodological choices and species richness. Ecology 90: 341–347.

Purves, D. W., and R. Law. 2002. Fine-scale spatial structure in a grassland community: quantifying the plant's-eye view. Journal of Ecology 90: 121–129.

Read, Q. D., L. C. Moorhead, N. G. Swenson, J. K. Bailey, and N. J. Sanders. 2014. Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. Functional Ecology 28: 37–45.

Richardson, S. J., P. Williams, N. W. H. Mason, R. P. Buxton, S. P. Courtney, B. D. Rance, B. R. Clarkson, R. J. B. Hoare, M. G. St John, and S. K. Wiser. 2012. Rare species drive local trait diversity in two geographically disjunct examples of a naturally rare alpine ecosystem in New Zealand. Journal of Vegetation Science 23: 626–639.

Ricklefs, R. E. 2008. Disintegration of the Ecological Community. The American Naturalist 172: 741–750.

Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. Science 235: 161–171.

Schleuter, D., M. Daufresne, F. Massol, and C. Argillier. 2010. A user's guide to functional diversity indices. Ecological Monographs 80: 741–758.

Shipley, B., D. Vile, and E. Garnier. 2006. From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. Science 341: 812–814.

Stoll, P., and J. Weiner. 2000. A neighborhood view of interactions among individual plants. Pages 11–27 *in* Dieckmann, U., R. Law, and J. A. J. Metz, editors. The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Stubbs, W. J., and J. B. Wilson, J. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. Journal of Ecology 92: 557–567.

Sutherland, W. J. 2006. Ecological Census Techniques: a handbook. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Taugourdeau, S., J. Villerd, S. Plantureux, O. Huguenin-Elie, and B. Amiaud. 2014. Filling the gap in functional trait databases : use of ecological hypotheses to replace missing data. Ecology and Evolution. 4: 944–958.

Tokeshi, M. 1986. Resource utilization, overlap and temporal community dynamics: a null model analysis of an epiphytic chironomid community. Journal of Animal Ecology 55: 491–506.

Ulrich, W., and N. J. Gotelli. 2010. Null model analysis of species associations using abundance data. Ecology 91: 3384–3397.

Ulrich, W., and N. J. Gotelli. 2007. Null model analysis of species nestedness patterns. Ecology 88: 1824–1831.

van der Plas, F., T. Anderson, and H. Olff. 2012. Trait similarity patterns within grass and grasshopper communities: multitrophic community assembly at work. Ecology 93: 836–846.

Veech, J. A. 2012. Significance testing in ecological null models. Theoretical Ecology 5: 611–616.

Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. The Quaterly Review of Biology 85: 183–206.

Violle, C., B. J. Enquist, B. J. McGill, L. Jiang, C. H. Albert, C. Hulshof, V. Jung, and J. Messier. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. Trends in Ecology & Evolution 27: 244–252.

Weiher, E., and P. Keddy. 1999. Assembly rules as general constraints on community composition. Pages 251–271 *in* Weiher, E., and P. Keddy, editors. Assembly rules: perspectives, advances, retreats. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Weiher, E., and P. A. Keddy. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. Oikos 74: 159–164.

Weiner J. 1990. Asymmetric competition in plant populations. Trends in Ecology and Evolution 5: 360–364.

Whittaker, R.H. 1962. Classification of natural communities. The Botanical Review 28: 1–239.

Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. Functional Ecology 3: 385–397.

Wilson, J. B., and W. J. Stubbs. 2012. Evidence for assembly rules: limiting similarity within a saltmarsh. Journal of Ecology 100: 210–221.

Yang, J., G. Zhang, X. Ci, N. G. Swenson, M. Cao, L. Sha, J. Lie, C. C. Baskin, J. W. Ferry Slik, and L. Lin. 2014. Functional and phylogenetic assembly in a Chinese tropical tree community across size classes, spatial scales and habitats. Functional Ecology 520–529.

Figures and Tables

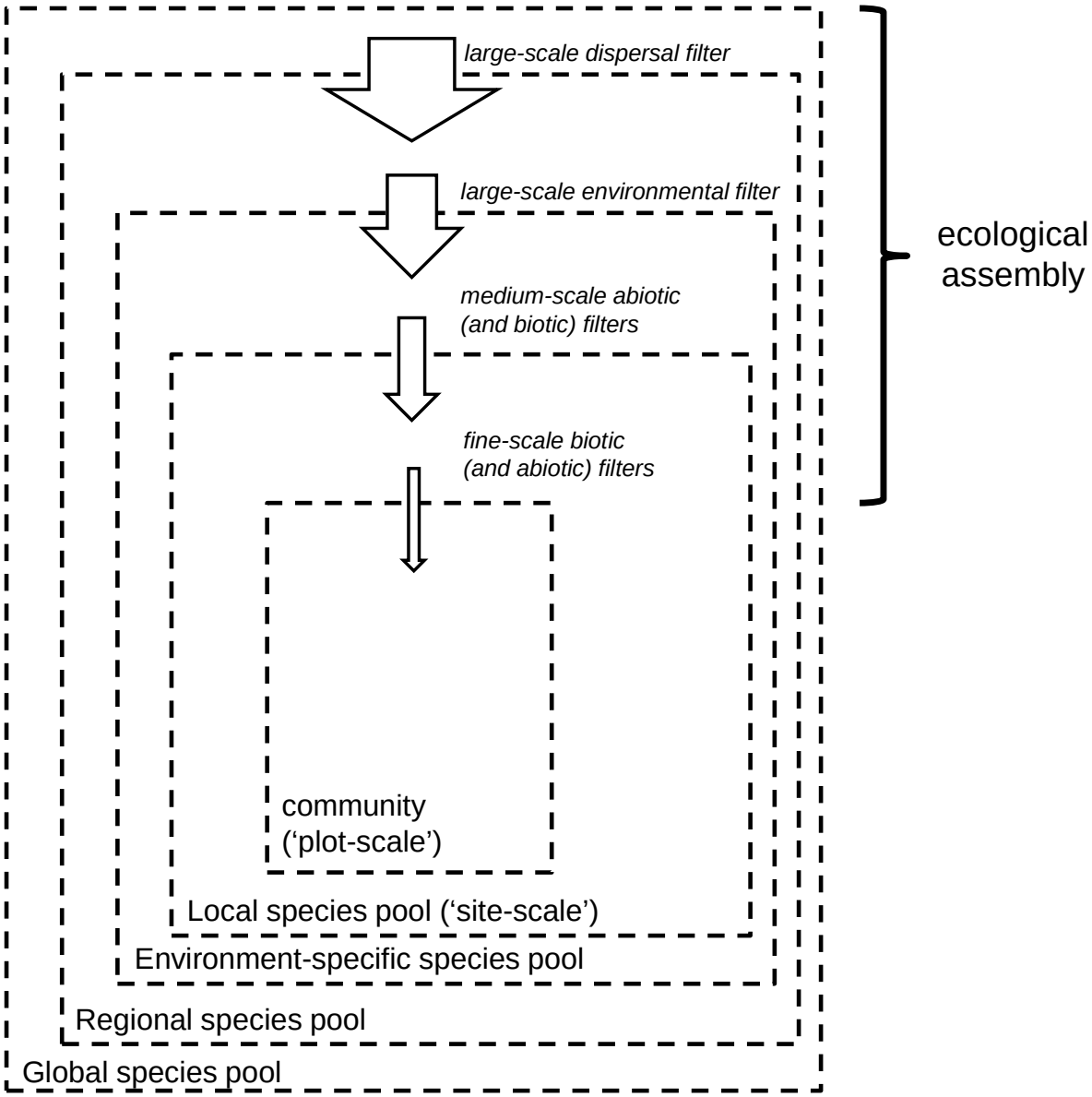


Figure 1: The different ecological filters that might influence community assembly (partly adapted from Götzenberger et al. 2012). The Global species pool includes all the species currently on Earth. Dispersal abilities restrain this list of species, thus constituting a Regional species pool (i.e. all the species in a reasonably large area of the Earth's surface). Within this group, only species able to sustain a population in particular abiotic environmental condition (e.g. temperature, acidic soils) constitute the Environment-specific species pool (sensu de Bello et al. 2012). Two successive additional filters shaping the assembly at medium-scale (i.e. at the site-scale, such as a mowing frequency in a hayfield) and fine-scale (i.e. at the plot-scale, such as competitive interactions among plants) ultimately define the community.

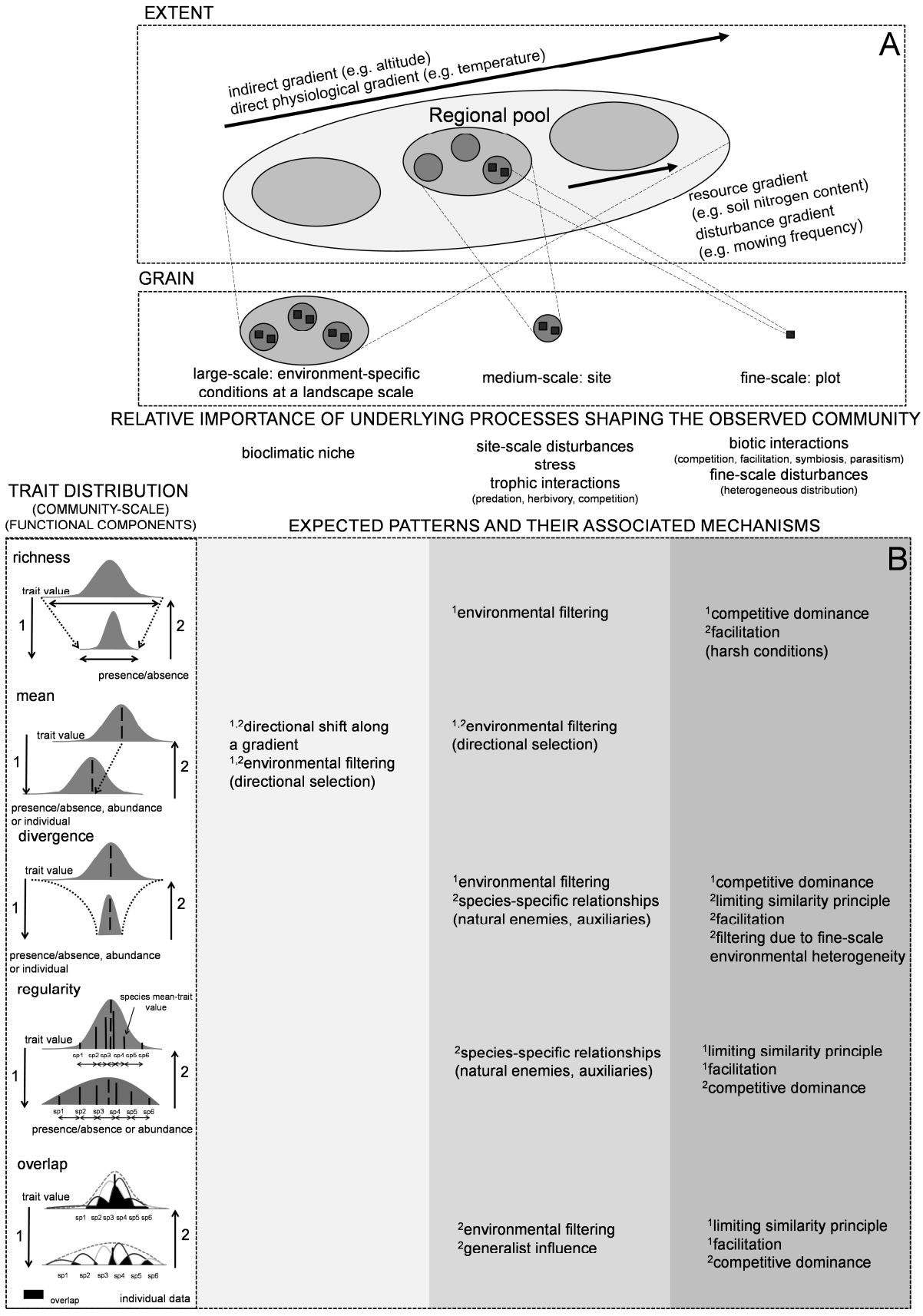


Figure 2: A conceptual framework describing the relationships between the underlying processes of community assembly and their expected patterns in terms of trait distribution, while taking into account the spatial scale of the study. (A) The ellipses joined by dotted lines represent the spatial scales of different studied datasets (i.e. the extent, top) and their associated sampling scales for which the studied processes are expected predominant (i.e.

the grain, bottom). (B) At each spatial scale, several expected patterns are related to the signature of community assembly mechanisms known to produce a particular trait distribution, thus modifying a set of feature of the distribution (see Table 1 for details). The type of data allowed to test these expected trait distribution is indicated below each functional component representation (left).

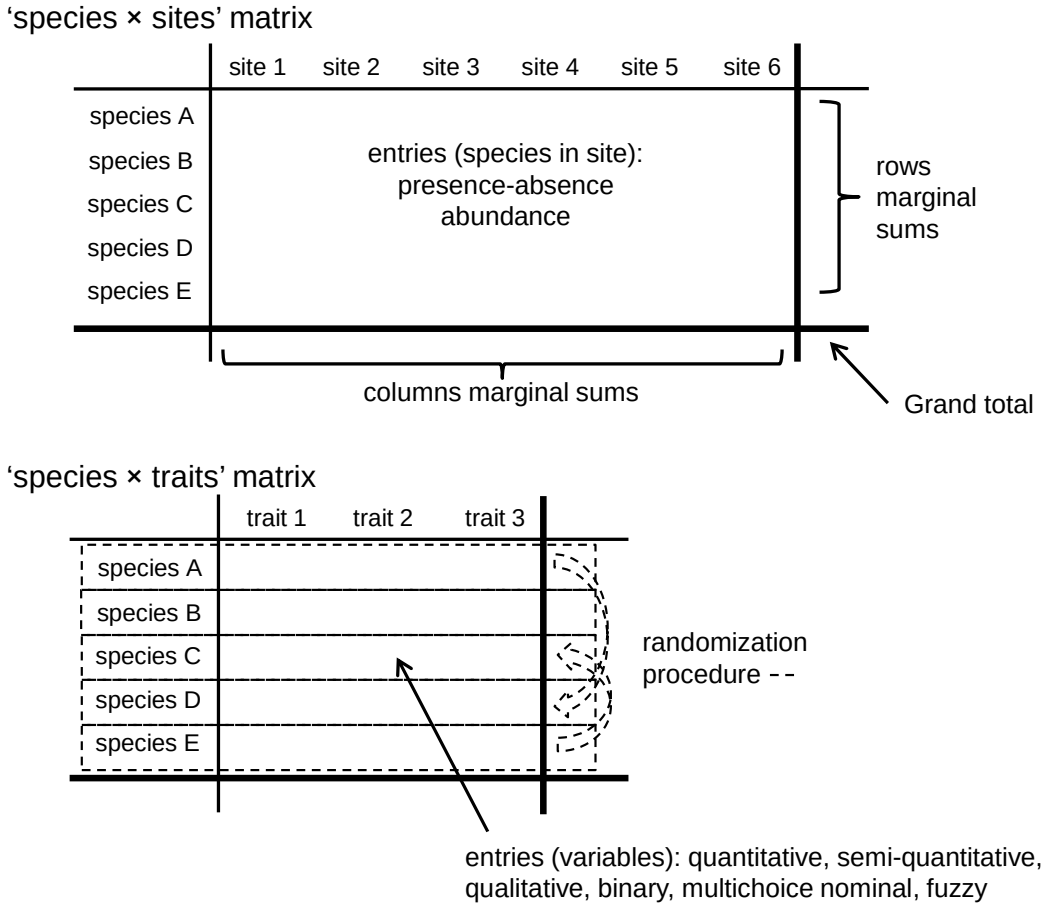


Figure 3: Schematic representation of an example of randomisation scheme. The data needed to study community assembly commonly consist of two matrices: (i) in the first 'species × sites' matrix, rows are species, columns are sites, and entries are the presence-absence or abundance of species in sites; (ii) in the second 'species × traits' matrix, rows are species, columns are traits, and entries are the trait values of species, i.e. attributes, usually mean-trait value for quantitative or semi-quantitative traits. Null model presented here is defined as the 'random set of traits' null model. In the latter, the observed occurrences and abundances of species within sites were held constant in the 'species × sites' matrix. The observed trait values were randomised between rows only, while still preserving the relationships between attributes specific for each species, i.e. the traits are kept together when assigning the trait values of a species to another.

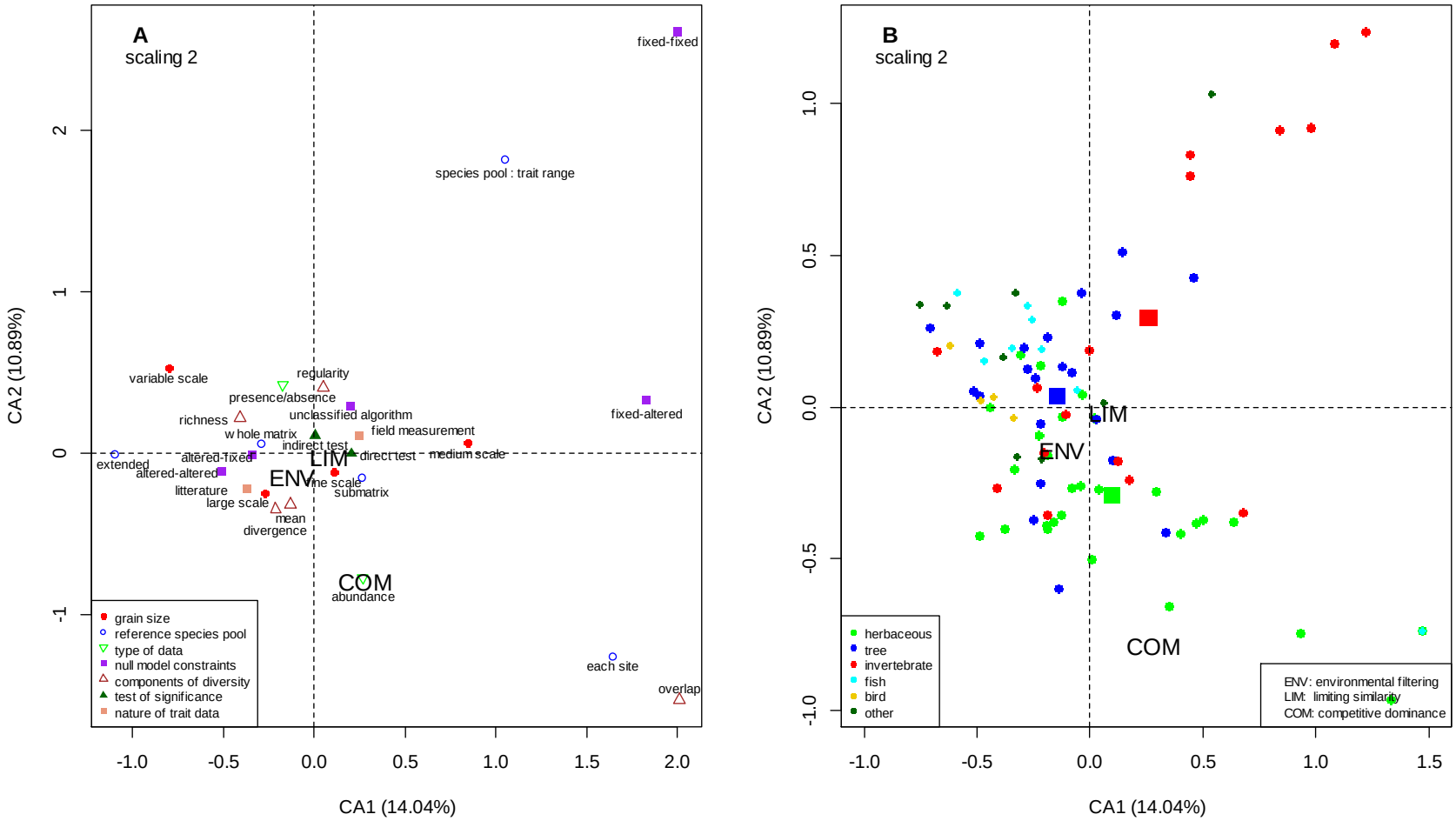


Figure 4: Correspondence analysis (CA) biplot between (i) the hypotheses on the assembly mechanisms tested and (ii) the modalities chosen for each methodological choice. (A) The explanatory variables were shown by different colors, depending on the methodological choice (bottom left) while the responses variables are in bold capital letters. (B) The position of the papers on the ordination plan was shown by different colors, depending on the type of organism (bottom left) while the responses variables are in bold capital letters (bottom right).

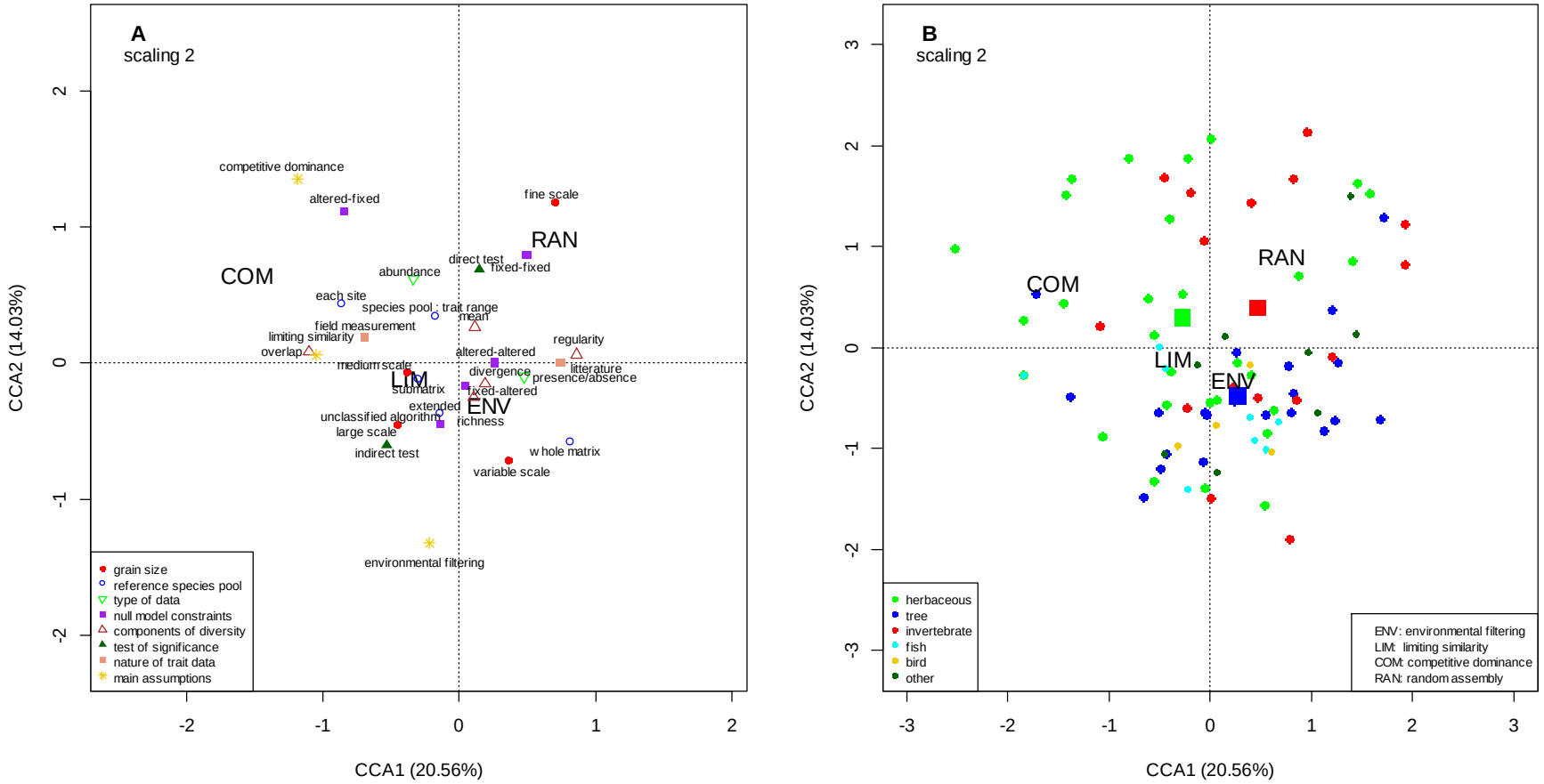


Figure 5: Canonical Correspondence analysis (CCA) triplot between (i) the modalities of methodological choices and the main assumptions as explanatory variables, and (ii) the main interpretations given by authors about effectively highlighted patterns. (A) The explanatory variables were shown by different colors, depending on the methodological choice (bottom left) while the responses variables are in bold capital letters. (B) The position of the papers on the ordination plan was shown by different colors, depending on the type of organism (bottom left) while the responses variables are in bold capital letters (bottom right).

Table 1: Overview of major mechanisms shaping community assembly and their associated patterns and literature sources

Theories	Definition	Expected pattern
environmental filtering (ENV)	harsh environmental conditions favour a suite of trait, allowing certain species characterized by this trait syndrome to persist and grow, while others are excluded due to non-optimal trait syndromes. Environmental filtering may be caused by environmental stress, resource limitation due to naturally resource-poor soils or disturbance regime (Weiher & Keddy 1995).	trait convergence leading to: a decrease of the range (Weiher & Keddy 1995; Cornwell et al. 2006); a decrease of the dispersion (Kraft et al. 2008); an increase in overlap among abundant species within a community (Weiher & Keddy 1995) and potential shift in mean, although not necessary observed (Kraft et al. 2008). Same expectations for land use intensification.
limiting similarity principle (LIM)	functionally dissimilar species use different resource, spatial and temporal niches, thus preventing competitive exclusion, while functionally similar species compete for the same niches and are more prone to competitive exclusion (MacArthur & Levins 1967; Stubbs & Wilson 2004). The pattern is only expected for traits related to the use of a limiting resource, such as light in highly productive environments (Kraf et al. 2014).	trait divergence leading to: an increase of the dispersion (Stubbs & Wilson 2004); a more platykurtic distribution (Cornwell & Ackerly 2009); a regular spacing (Stubbs & Wilson 2004) and a decrease in overlap among abundant species within a community (Mason et al. 2007).
facilitation (FAC)	positive interactions allows coexistence by preventing competitive exclusion. Direct facilitation could be important at the early stages of a succession, and on the harsh environmental conditions (Brooker et al. 2008). Indirect facilitation could lead to the same results in the resource-rich environments characterized by species-rich communities (Brooker et al. 2008).	primarily the same patterns than those expected from underlying competitive processes associated with the limiting similarity principle: trait divergence (Spasojevic & Suding 2011). A potential increase of the range on harsh conditions due to the expansion of realized niche is expected (Bruno et al. 2003) and potential shift in mean for certain particular traits (Butterfield & Callaway 2013)
competitive dominance (COM)	resource-rich soil favour one optimal suite of traits, allowing to be competitive for the limiting resource (i.e. the latter being the limiting resource for all species). Species characterized by this trait syndrome become major competitors (i.e. classic C-strategy species *sensu* Grime 1977), limiting the growth of weaker competitor presenting suboptimal trait syndrome, up to a competitive exclusion mechanism of dissimilar species (i.e. 'productivity filter' sensu Grime 2006). Similar major competitor species could coexist due to equalizing fitness processes (Chesson 2000). The pattern is only expected for traits related to the use of the limiting resource, such as light in highly productive environments.	trait convergence leading to: a decrease of the dispersion (Schamp & Aarssen 2009; Pakeman et al. 2011; Bernard-Verdier et al. 2012) and an increase in overlap among abundant species (Price et al. 2013). In the case of competitive exclusion of dissimilar species, a decrease of the range could also be expected (Schamp & Aarssen 2009; Laliberté et al. 2013). only for certain process-related traits.

filtering due to fine-scale environmental heterogeneity (FIN)	disturbances could act at fine-scale by creating a patch distribution of resources and environmental conditions (e.g. grazing, trampling, deposit of dung and urine in pastures, i.e. 'disturbance filter' *sensu* Grime 2006). This fine-scale filtering prevent competitive dominance, making viable several trait syndromes at a fine-scale (i.e. quadrat scale in our study)	trait divergence leading to: an increase of the dispersion (Pakeman et al. 2011; Laliberté et al. 2013)
multi-trophic interactions (species-specific relationships, generalist influence)	auxiliaries and/or predators (i) either favour several trait syndrome in order to promote/avoid the positive/negative interactions due to species-specific relationships (e.g. Becerra 2007), (ii) or to favour one trait syndrome due to the influence of generalist species, which may have an equalizing role, e.g. by inflicting greater predation on the dominant species (Chesson 2000) or leading to flowering synchrony by increasing the likelihood of pollination of coexisting species (Ghazoul 2006).	species-specific relationships leading to trait divergence: an increase of the dispersion (Becerra 2007; Loiola et al. 2012) and a regular spacing (Kraft & Ackerly 2010) // generalist influence leading to trait convergence: an increase in overlap (Dante et al. 2013)

Table 2: Synthesis of null models and their major related constraints. Nulls models can be described by their abilities of maintaining (fixed) or altering (altered) some parameters of the randomized matrix. In addition, the randomization procedure can be made (i) either to keep constant the selection probabilities of each combination, i.e. equiprobable selection (fixed-eq), or with probabilities proportional to a given parameter, such as species frequencies (fixed-pr). Species Richness: number of species in each site; Global species frequencies: number of occurrences of each species over the whole matrix which is influenced by the randomization process; Sites abundances: sum of the abundance of all species per site; Global trait values frequencies: traits distribution over the whole dataset; Trait range: range of trait values per site. * Stratified randomizations modify the reference species pool, and thus indirectly the randomized matrix. ** Swap procedures can be applied according to several swap algorithms (i.e. independent, trial, sequential and quasi swap method). *** Particular null models (i.e. RA3, r2table, abundance-weighted trait shuffling) were merged together, and with unclear models. Presence/absence dataset: number (and percentage) of null models applied on presence/absence data; Abundance dataset: number (and percentage) of null models applied on abundance data. The total number of null models is upper than the number of retained papers because of the use of several null models in a large number thereof.

class of model		Species Richness	Global species frequencies	Sites abundances	Species total abundances	Global trait values frequencies	Trait range	Presence / absence dataset	Abundance dataset	groups
sim3	global	fixed	altered			altered	altered	21 (23%)		altered - altered
	stratified*	fixed	altered or fixed-pr			altered or fixed-pr	altered or fixed-pr	3 (3%)		altered - altered
sim5	global	fixed	fixed-pr			fixed-pr	altered	10 (11%)		fixed - altered
	stratified*	fixed	fixed-pr			fixed-pr	altered or fixed-pr	4 (4%)		fixed - altered
sim9**		fixed	fixed-eq			fixed-eq	altered	14 (15%)	4 (10%)	fixed - altered
size overlap	uniform	fixed	altered			altered	fixed-eq	3 (3%)		altered - fixed
	equiprobable source pool	fixed	altered			altered	fixed-eq	5 (5%)		altered - fixed
	occurrences weighted source pool	fixed	fixed-pr			fixed-pr	fixed-eq	4 (4%)		fixed - fixed
	abundances weighted source pool	fixed	fixed-pr			fixed-pr	fixed-eq	3 (3%)		fixed - fixed
population-based floating-zero	per site	fixed	altered	fixed	altered	altered	altered		4 (10%)	altered - altered
	per site (fixed-fixed on occurrences)	fixed	fixed-eq	fixed	altered	altered	altered		1 (2%)	altered - altered
	per species (fixed-fixed on occurrences)	fixed	fixed-eq	altered	fixed	fixed-eq	altered		2 (5%)	fixed - altered
population-based fixed-zero	per site	fixed	fixed-eq	fixed	altered	altered	fixed-eq		8 (20%)	altered - fixed
random set of traits	global	fixed	fixed-eq	fixed	fixed	altered	altered	14 (15%)	11 (27%)	altered - altered
	stratified*	fixed	fixed-eq	fixed	fixed	altered or fixed-pr	altered or fixed-pr	2 (2%)	4 (10%)	altered - altered
No equivalent / Unclassified / Unclear ***								7 (7%)	7 (17%)	unclassified

Table 3: Synthesis of functional metrics used to study community assembly. The large number of different calculation methods led us to bring together into broad and well-known functional components (Pavoine & Bonsall 2011), mainly based on the reality of mathematical links. Many metrics are characterized by a restricted application to a certain type of data, either presence-absence or single-trait data.

Components	Definition	Type of data	Single-trait metrics	Multi-trait metrics
richness	the amount of functional space occupied by a community	presence/absence	**FR_{ci}**, MST, Petchey and Gaston's FD index, **range (45%)**	**convex hull (26%)**, **MST**, **Petchey and Gaston's FD index**, **PS**
		abundance		
mean	the community-level mean of trait value	presence/absence	**mean**	
		abundance	**CWM**	
divergence	the dispersion of species-trait within the functional space occupied by a community	presence/absence	FDis (11%), **MTD (26%)**, Rao's quadratic entropy (13%), **WD, variance**	**FAD2**, FDis, FDiv, **MTD**, Rao's quadratic entropy
		abundance	FDis, FDiv, **FDvar,** MTD, Rao's quadratic entropy, **WD, CWV**	**FDis**, **FDiv,** MTD, **Rao's quadratic entropy**
regularity	the evenness of species-trait distribution within the functional space occupied by a community	presence/absence	**min/max MST link, minNND, mNND (25%), sdND, sdNND (22%), sdNND overlap, Variance in AN overlap, varND**, **skewness**	FEve, **minNND, mNND**, sdND, sdNND, **Variance in AN overlap, varND**
		abundance	**FRO**, min/max MST link, **mNND**, varND, **skewness**	**FEve**, **FRE_u, mNND**
overlap	the amount of functional space shared among all pairs of species co-occuring within a community	presence/absence	**Weighted AN overlap**, **Mean overlap**	
		abundance	**mean abundance-weighted overlap (kernel-generated population density)**, **Mean overlap**, **Weighted AN overlap**	

Table 4: Proposals of combinations of methodological choices given the community assembly mechanism studied, i.e. either abiotic or biotic filtering. For each methodological choice, several modalities, usually the most commonly used, are proposed. + indicates a relevant choice, ~ a less relevant but allowed choice, while a lack of figure highlights an avoidable choic

			abiotic filtering	**biotic filtering**	
	methodological choices	main modalities	environmental filtering	limiting similarity	competitive dominance
DATA ACQUISITION	sampling strategy	fine-scale		+	+
		medium-scale	+		
		large-scale	+		
	type of data	presence-absence	~		
		abundance	+	+	
	nature of trait data	in situ measurements	+	+	
		database	~		
DATA ANALYSIS	reference species pool	whole matrix	+		
		submatrices	+		
		restricted by trait range	+	~	~
		per site	+	+	+
	null model (see Table 2 for details)	SIM9 (presence-absence only)	+		
		random set of traits	+	+	
		population-based fixed-zero per site	~	+	
	component of diversity (see Table 3 for details)	richness	+	~ (facilitation)	
		mean	+	+	
		divergence	+	+	
		regularity	~	+	
		overlap	+	+	
	scale of significance	whole matrix	+		
		per site	+	+	
	test of significance	direct test		~	
		indirect test		+	

			expected patterns		
EXPECTED PATTERNS	component of diversity	richness	decrease	increase (facilitation)	decrease
		mean		depending on the trait	
		divergence	decrease	increase	decrease
		regularity	decrease	increase	decrease
		overlap	increase	decrease	increase

Annexe B: Description des métriques fonctionnelles (partie 2.1.5)

38 métriques fonctionnelles ont été employées par les 90 études constituant le corpus littéraire. Nous ne présentons ici que les principales et en donnons une description succincte, ainsi que les références généralement à l'origine de la proposition de cette métrique.

Tableau 1: description des métriques fonctionnelles associées au Tableau 5. Pour chaque métrique, une brève description est fournie, ainsi que les références bibliographies, généralement à l'origine de la proposition de cette métrique.

functional metric	description
range (gamme de valeur)	The maximum trait distance of coexisting species within a community (corresponds to maxD in some papers). A single-trait based and unweighted functional metric.
convex hull volume (volume occupé par une enveloppe convexe)	The smallest convex set enclosing the species in a multidimensional functional space (Cornwell et al. 2006). Corresponds to FRic in multidimensional approach (Villéger et al. 2008, Aiba et al. 2013).
CWM (community-level weighted mean)	The mean trait value of all species co-occurring in a community weighted by their relative abundance (Garnier et al. 2004)
FDis (Functional Dispersion Index)	The average distance in a multidimensional functional space of species to the centroid weighted by species relative abundances (i.e. shifts the position of the centroid toward the more abundant species) (Laliberté & Legendre 2010).
Rao's quadratic entropy (entropie quadratique de Rao)	The sum of pairwise trait distances between pairs of species weighted by their relative abundance (Botta-Dukát 2005). Rao's quadratic entropy metric may be decomposed before application (de Bello et al. 2010, see for example Villéger et al. 2012) and sometimes requires Jost's correction (Jost 2007, de Bello et al. 2010).
mNND (mean Nearest Neighbor Distance) (distance moyenne entre plus proches voisins)	The mean distance of every species to its nearest neighbor in trait space. Could be computed on several distances (e.g. Euclidean and Gower).
mean abundance-weighted overlap (kernel-generated population density)	The average overlap between all pairs of species co-occuring within a community. This functional metric based on the kernel function method and methodological choices of Mouillot et al. (2005) and weighted by relative abundance as used in calculating Rao's quadratic entropy (Mason et al. 2008). Corresponds to Oc in an unweighted variant of this metric (Mason et al. 2007).

Références bibliographiques supplémentaires

Aiba, M., Katabuchi, M., Takafumi, H., Matsuzaki, S.-I.S., Sasaki, T., & Hiura, T. (2013). Robustness of trait distribution metrics for community assembly studies under the uncertainties of assembly processes. *Ecology*, 94(2), 2873–2885.

Botta-Dukat, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16, 533–540.

Cornwell, W. K., Schwilk, D., & Ackerly, D. D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87(6), 1465–1471.

de Bello, F., Lavergne, S., Meynard, C. N., Lepš, J., & Thuiller, W. (2010). The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. *Journal of Vegetation Science*, 21(5), 992–1000.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., & Toussaint, J.-P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.

Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88, 2427–2439.

Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Wilson, J.B., & Argillier, C. (2008). Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities. A new method incorporating functional traits. *Journal of Ecology*, 77, 661–669.

Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Irz, P., & Argillier, C. (2007). Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia*, 153, 441–452.

Mouillot, D., Stubbs, W., Faure, M., Dumay, O., Tomasini, J.A., Wilson, J.B., Chi, T.D. (2005). Niche overlap estimates based on quantitative functional traits: a new family of non-parametric indices. *Oecologia*, 145, 345–353.

Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290–2301.

Annexe C: Stochastic processes and crop types shape weed community assembly in arable fields

Rémi Perronne, Valérie Le Corre, Vincent Bretagnolle & Sabrina Gaba

Perronne, R. (remi.perronne@dijon.inra.fr), **Le Corre, V.** (vlecorre@dijon.inra.fr) & **Gaba, S.** (Corresponding author, sabrina.gaba@dijon.inra.fr): INRA, UMR1347 Agroécologie, BP 86510, 17 rue de Sully, 21065 Dijon Cedex, France.

Bretagnolle, V. (breta@cebc.cnrs.fr): UMR 7372 CNRS & Université de la Rochelle, CEBC, 79360, Beauvoir-sur-Niort, France.

Bretagnolle, V. (breta@cebc.cnrs.fr): LTER « Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre », Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, F-79360, Villiers-en-Bois, France

Running head: Processes shaping weed community assembly

Cette Annexe a été acceptée pour publication à la revue Journal of Vegetation Science

Abstract

Aims: In agro-ecosystems, crop types i.e. the crop species and its associated agricultural practices, have been shown to influence the taxonomic as well as functional composition of weed communities. However, the processes underlying weed community assembly within a crop type are poorly understood, especially regarding the contributions of local factors and stochastic processes. In this study, we investigate the effects of the crop type in shaping local weed communities.

Location: LTER "Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre", an intensive cereal system in western France.

Methods: We selected 105 fields of five crop types and investigated the functional structure of weed communities for those traits that define the Leaf-Height-Seed (L-H-S) strategy as well as phenological traits. We compared the observed trait distribution to trait distributions expected under random assembly. The trait distributions were described by the range, the community weighted mean and the dispersion of each trait, and simulated communities were generated with a null model approach which randomizes the 'species x traits' matrix to maintain equiprobable the occurrence of each trait combination. The relationship between trait values and species abundance within each community was investigated using Kendall rank correlation tests.

Results: Our results showed that, in approximately 90% of the fields, the functional diversity of weed communities did not differ from what would be expected under random assembly. Departures from random expectations essentially resulted from shifts in weighted mean values for phenological traits. Weed communities of sunflower, maize and spring pea had later onsets of emergence and flowering than randomly expected. Communities of winter wheat had smaller species and earlier onset of flowering and communities from oilseed rape had a larger duration of the emergence period and earlier onset of flowering. In addition, we found a positive significant relationship between species abundance and trait values for phenology for spring pea, sunflower and maize, suggesting that species with a later onset of emergence and flowering period have a higher performance in these weed communities.

Conclusions: At landscape scale, weed communities generally showed patterns of functional diversity in accordance with those expected under random community assembly, except for phenological traits in spring and summer crops where patterns were rather consistent with environmental filtering.

Keywords: null model; functional traits; range; CWM; FDis; phenology; metacommunity; weed assembly

Introduction

How plant communities assemble is one of the oldest questions in ecology. Its recent revival may be credited to the neutral theory which turns out to explain a surprising range of complex patterns despite extremely simple mechanisms being involved, that is, dispersal and demographic stochasticity (Hubbell 2001; Alonso et al. 2006). Recently, the consensus that has emerged among most community ecologists is that niche-based and stochastic processes jointly affect community assembly (Chave 2004; Tilman 2004; Leibold & McPeek 2006). The neutral theory seems to better explain species-rich community assembly where stochastic processes (i.e. at the local scale, the stochastic balance between immigration and extinction) are presumably more important than competitive ability difference among species (Hubbell 2001). In contrast, niche theory considers that stabilizing niche differences and relative fitness differences are essential to understand community assembly at fine scale, and better explains species-poor communities (Chave 2004). However, species generally interact in a network of local communities where spatial dynamics can also affect their structure (Leibold et al. 2004). The metacommunity theory seeks to investigate how spatial and local dynamics affect local species diversity by altering local community processes that feed back to the regional scale processes (Leibold et al. 2004). Among the paradigms proposed in this theory, three take into account the relative importance of dispersal and niche-based processes, constituting special cases of species sorting (Winegardner et al. 2012). Since the 'patch dynamics' paradigm assumes homogeneous environmental conditions among communities, thereafter we only consider the ‘mass-effects’ and ‘species-sorting’ paradigms. Under the ‘mass-effects’ paradigm, dispersal predominates over local niche-based processes, allowing poorly adapted species to persist locally, whereas under the ‘species-sorting’ paradigm, local environmental conditions and interactions among species represent the predominant factors.

In agro-ecosystems, the processes underlying weed assembly remain to be established. Agro-ecosystems can be seen as a mosaic of crop types characterized by specific environmental conditions. Crop type, which refers to the combination of the crop species and its associated management practices, has been shown to strongly influence taxonomic and functional aspects of weed communities (Hallgren et al. 1999; Fried et al. 2008; Smith et al. 2008; Gunton et al. 2011). Weed functional traits (seed weight, canopy height and phenological traits) have been shown to be related to sowing season or crop architecture, emphasizing the strong role of crop phenology in weed community composition (Gunton et al. 2011). More generally, specific weed traits have been identified and described as a syndrome characterizing both rare and common species responses to crop type characteristics (Storkey et al. 2010; Fried et al. 2012). Together, these results suggest that crop types exert a filtering effect that structure local weed communities according to the species functional traits. Moreover, at the regional landscape scale, association between variation in the composition of weed communities and landscape structure suggest that dispersal processes can have a large effect on weed communities (Gaba et al. 2010). In addition, weed communities usually display classic species-abundance distributions, i.e. with few abundant and numerous subordinate species (Dornelas et al. 2009), a pattern that can be predicted from both neutral and niche models (Chave 2004).

Weed community assembly can therefore result from (i) stochastic dispersal and demographic processes, here considering no functional differences among species, or (ii) differences in species’ performances in each given local environmental conditions, thus considering both the biotic and abiotic context (respectively the competition with the crop and the local pedoclimatic conditions as well as the agricultural practices). Under the predominance

of the first scenario, no association is expected between patterns of local species abundances and the variation of functional traits. Considering the second scenario, an association is expected between the local abundances of species and their performance–related functional traits. However, based on current knowledge about the assembly of weed communities, the weed community within a field can be viewed as the result of the interaction between local filtering processes due to biotic (competition with the crop) and abiotic factors (pedoclimatic conditions and agricultural practices), and dynamics involving spatial dispersal (Petit et al. 2013) and seed persistence in the seed bank (Bàrberi et al. 1998). This scenario takes into account the relative importance of dispersal and niche-based processes. Under this third scenario, the most abundant species have a range of response trait values allowing them to persist and grow despite local filtering, reflecting their adaptation to specific biotic and abiotic local conditions. In contrast, the less abundant species are those that display suboptimal trait values preventing the persistence of large populations, and their presence is driven mainly by non-local factors, such as random dispersal and demographic processes.

Our aims in the present study were to assess (i) whether crop types shape arable weed communities with regard to their functional traits and cause nonrandom patterns in the distribution of weed functional trait values among crop types; and (ii) whether a relationship between trait values and species abundances exists in these different crop types, considering that local abundances reflects the success of species in passing through the filtering effects of the local environmental factors. First, to detect filtering processes using a trait-based approach, we relied on a null model approach (Stubbs & Wilson 2004), which required testing for alternative null structure of community combined with functional metrics describing the mean, the spread and the range of the functional trait distributions (e.g. Mouchet et al. 2010). Second, we investigated whether there was a significant correlation between trait values and species abundances within each community, following Cornwell & Ackerly (2010). We investigated these two questions in five annual crops (i.e. winter oilseed rape, winter wheat, spring pea, sunflower and maize) and analysed three functional traits commonly used to define the Leaf-Height-Seed (L-H-S) strategy scheme (Westoby 1998). One of these traits is related to seed dispersal and establishment, i.e. the seed weight, whereas the two others are related to plant performance (resource acquisition and competitive ability). In addition, we analysed three phenological traits, considered as important descriptors of weed communities in view of the recent literature (Storkey et al. 2010; Gunton et al. 2011; Fried et al. 2012; Gaba et al. 2014).

Material and Methods

Study site and farming practices

The survey was carried out in 2006, between March 20th in winter oilseed rape and June 8th in sunflower, in an agricultural landscape located in central-western France. The study site is the LTER "Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre" (http://www.zaplainevaldesevre.fr/), an intensive cereal agro-ecosystem area (450 km^2, 19000 fields), localised in the Poitou-Charentes region, south Deux-Sèvres district (46.23°N, 0.41 W). Cereal crops are dominant (44.6% of the cultivated area in 2011), in particular winter wheat (39.6%) but winter oilseed rape, maize and sunflower also constitute important annual crops (about 10-14% each). Average annual precipitation is 890 mm and mean temperature 6 °C in January and 18 °C in June. The regional scale was chosen to minimize the possible influence of precipitation and temperature differences among localities and to ensure relative homogeneity of soil conditions (i.e. mainly shallow, stony calcareous soils such as Rendzic Leptosols, see Table 1 for details) while

encompassing a large number of farms corresponding to the diversity of agricultural practices. The main crop sequence (65% of fields, Table 1) can be summarized as a 'winter wheat – oilseed rape – winter wheat – sunflower'. The other crop sequences were either based on maize (e.g. maize monoculture or dominance of maize in the crop sequence) or contained a significant proportion of spring pea.

Weed sampling and species selection

Plant surveys were performed at least three weeks after the last herbicide treatment. Weeds were sampled in five different crop types, which represent the diversity of conventional agricultural practices, for a total number of 105 fields (i.e. 21 fields per crop type): winter wheat (WW), winter oilseed rape (OR), spring pea (SP), maize (MA) and sunflower (SU). Weed occurrence was sampled on an eight arms star-shaped sampling design. On each arm, four 4m² (2m x 2m) plots located at 4, 12, 38 and 60m from the center of the star were sampled (see Gaba et al. 2010 for details). The outermost plot of the array was at least 5m from any field margin. Thus all plots were located within the core of each field. Presence-absence data recorded in the 32 plots were cumulated to calculate species frequency - ranging from 0 to 32 - at the field scale, and considered as a reasonable proxy for the relative abundance of each species in the following analyses.

Based on expert assessment (B. Chauvel pers. comm.), we deleted woody plants and species specific of roadsides that could have colonized arable fields from their margins (i.e. 11 species). We excluded these species which are not arable weeds per se. Four taxa known to be inconsistently identified at the seedling stage were grouped at the genus level and were assigned the trait values from the species which is regionally the most common (i.e. Lolium multiflorum, Mentha spicata, Panicum miliaceum, Valerianella locusta). Temporary grassland species and volunteer crops were retained. For each field, we calculated the species richness and species evenness (Hill 1973, Table 1).

Functional traits

We chose several widely used vegetative (canopy height and specific leaf area, thereafter SLA), and dispersal-related reproductive traits (seed weight). These traits define the Leaf-Height-Seed (L-H-S) strategy scheme proposed by Westoby (1998) and were shown to respond to different crop types and their associated management practices (Gaba et al. 2014). SLA is considered as a surrogate for the plant ability to use light efficiently, depending on its position relative to the crop canopy (Storkey 2005), while canopy height characterizes the ability to compete for light with neighboring plants and especially with crop individuals (Cudney et al. 1991). Seed weight is related to dispersal, including colonization and persistence capabilities (Moles & Westoby 2006). We also selected three phenological traits, the onset of emergence period, the onset of flowering period and the duration of emergence period. These traits determine the adequacy of the weeds' life-cycle with the cultivation period of each crop and their ability to escape from potentially destructive farming practices like herbicides (Storkey et al. 2010; Gunton et al. 2011; Fried et al. 2012; Gaba et al. 2014).

Functional trait values were mainly retrieved from the LEDA trait database (Kleyer et al. 2008). Trait values measured under arable field conditions when available in the literature were added (Storkey 2005; Storkey et al. 2010). Expert assessments were used to more precisely characterize phenological traits per decade, i.e. at a time step of ten days. As the onset of emergence period of weeds is related to sowing date of crops, and given the differences between crop types, we chose to code this phenological trait from the first decade of

September, the average date of emergence of oilseed rape in the area (following the codification of Fried et al. 2012). In the same way, the onset of flowering is based on the first decade of January. SLA values were not available for a sole species among the 114 species observed in our study (*Silybum marianum*). This species was thus removed from the analyses. We applied a $\log_{10}$-transformation on seed weight data in order to reach normality in distribution.

Comparisons of weed taxonomic community composition among crop types

We compared the species pool of one crop type to the species pool of each of the other four crop types with pairwise comparisons. The species pool for a given crop type was composed of all the species found in the 21 fields of this crop type. We used the Sørensen dissimilarity metric (formula 1 – S8 in Legendre & Legendre 1998) and the Bray-Curtis dissimilarity metric (formula 1 – S17 in Legendre & Legendre 1998) to compute dissimilarity between species pools based on species presence-absence or relative abundances, respectively. A log(1+x) transformation was applied before Bray-Curtis calculation following Legendre & Legendre (1998). The significance of the dissimilarity among crop type species pools was analyzed using a randomization procedure which maintains both species richness and species-abundance distribution per crop type species pool. We generated 10000 species pools per crop type by randomly sampling species based on the combined list of species observed in the two chosen pools. Then, for each pairwise comparison of the crop type species pools, the observed dissimilarity was compared with the distribution of 10000 dissimilarity values calculated for randomly sampled species pools. We used a one-tailed direct test with a significant threshold of $P < 0.05$ and applied a sequential Bonferroni adjustment to account for multiple pairwise comparisons (Holm 1979). Taxonomic dissimilarity metrics were computed using the package 'vegan' (http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/) of the software R 2.15.1 (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT).

Comparisons of functional traits distributions and functional diversity among crop types

Weed community functional diversity was characterized by the range, the mean (i.e. community-level weighted mean, CWM; Garnier et al. 2004) and the spread (functional dispersion index, FDis; Laliberté & Legendre 2010) of the trait distribution. The comparisons of the five crop types for each metric x trait combinations were made with a non-parametric Kruskal-Wallis test associated with a post-hoc test for multiple pairwise comparisons. All the traits studied are quantitative. Functional metrics were computed using the R package 'FD' (http://cran.r-project.org/web/packages/FD/).

In order to test the potential unwanted effects of cropping history and soil properties, we performed a preliminary single-trait linear model analysis on CWM and FDis metrics for each trait. Model selection was based on AIC and sum to zero contrasts were applied to fit the model (see Appendix S1 for further details). The analyses revealed a highly significant effect of crop type for 8 of the 12 'metric x trait' combinations and no or only a marginal effect of crop history and soil, respectively (Appendix S1). Linear model were performed using the R package 'car' (http://cran.r-project.org/web/packages/car/). In addition, we tested for spatial autocorrelation among sites separately for each diversity metric using Moran's I statistic, available on the R package 'ape' (http://cran.r-project.org/web/packages/ape/).

Null model approach to test the filtering effect of the crop type

For each field separately, 10 000 'species x traits' matrices were generated by randomizing trait values among all species from the regional species pool. The regional species pool corresponds to all the species observed in at least one of the fields. This null model procedure, also proposed by Spasojevic & Suding (2012), ensures that each species within the regional species pool was equally likely to act as a functionally influential species in each null community, corresponding to an equiprobable randomization. The observed occurrences and abundances of species within communities were fixed while the trait values were randomized, following the Tokeshi principle (Tokeshi 1986) implying that every feature of the randomized data set must be maintained, except the one which is the focus of the test. The null model breaks the link between species abundance and traits values within the community, following the hypothesis that each crop type is characterized by a community with trait values reflecting specific local factors. We then calculated the range, the CWM and the FDis for each randomized matrix. Significant differences between observed and randomized trait distributions were based on the number of fields with metric values lower or higher than expected under a random assembly hypothesis using a two-tailed test with threshold p-values of 2.5% and 97.5%.

Relationship between species abundance and trait values

To test for a non-random association between trait values and species abundance at the field scale, we computed a Kendall rank correlation coefficient test for each field and each trait separately. For each crop type, we compare the Kendall's correlation coefficients to the null expectation of zero with a two-tailed one-sample Wilcoxon test, following Cornwell & Ackerly (2010).

Results

Comparison of weed taxonomic community composition among crops

The number of species within the regional species pool (105 fields) was 113. Species richness varied from 5 to 31 species per field, and on average from 15.43 (± 6.82) in maize to 18.71 (± 6.66) in sunflower. Evenness, which was on average 0.48 (± 0.09), also slightly varied among crop types (Table 1). There were no significant differences among crop types in both species richness and evenness based on Kruskal-Wallis non parametric comparisons (Table 1). In addition, no significant spatial autocorrelation was detected for any of the 20 diversity metrics used (two taxonomic metrics: the species richness and species evenness, and three functional metrics: CWM, FDis and the range, that were computed for each of six traits), at the sole exception of the CWM of the onset of emergence period. Permutation tests on dissimilarity metrics showed significant differences between all crop type pairs, for both presence-absence and abundance data (Appendix S2). Thus, the species pools that characterized each crop type differed more in their compositions than expected by chance.

Comparisons of functional traits and functional diversity among crop types

CWM of all traits, except SLA, significantly differed between crop types (Fig. 1) while only FDis values of the onset and duration of emergence were significantly different among crop types (Fig. 2). Moreover, the range of values also showed significant differences for the onset of emergence and the onset of flowering period (data not shown). The onset of flowering and emergence period differed significantly between winter and summer crops – spring pea

having intermediate values – (Fig. 1). In addition, weed communities in maize showed a less variable onset and duration of emergence period compared to other crop types (Fig. 2); mainly because of the predominance of spring-germinating weed species.

Filtering effect of crop types

The comparison between the observed metrics and their expectation under random assembly revealed 14.1%, 5.8% and 3.3% of significant deviations, respectively for CWM, FDis and the range (Table 2). The range was characterized by a lack of significant departure for all the traits (Table 2, top) suggesting that all species from the regional species pool can establish in all the crops, regardless of their trait values. Few deviations from the null hypothesis were observed for trait dispersion i.e. FDis (Table 2, middle). However, we observed trends of under-dispersion for seed weight in winter wheat (24%, corresponding to 5 of 21 fields) and spring pea (19%) and for the onset of emergence in maize (29%), and trends of over-dispersion in oilseed rape for the onset of flowering period (19%) and the duration of emergence period (19%). High deviations from the hypothesis of random assembly were observed for the CWM of the onset of emergence period (up to 90% in maize) and for the flowering period (around 40% in both sunflower and maize) (Table 2, bottom). Deviations were also observed for the duration of the emergence period in oilseed rape where species showed a longer period than expected under the random assembly hypothesis (24%). Few deviations of the CWM were observed for L-H-S traits, although smaller species tends to be more frequent in winter wheat than expected under random sampling from the regional species pool (24%).

Relationship between species abundance and trait values

When a significant filtering effect by crop type was detected, we expected that it primarily involved the most abundant species, while the presence of the less abundant species should be mainly explained by stochastic processes. Under this hypothesis, abundant species should have distinct trait values. Trait values were significantly correlated (either positively or negatively) with species abundances for several crop types and traits (Fig. 3). Weed communities in summer crops (i.e. sunflower and maize) and spring pea showed a significant positive correlation, both for the onset of emergence and flowering periods (Fig. 3). In these crop types, abundant species thus showed a later onset of emergence and flowering than the other species in the weed communities. In winter crops (i.e. oilseed rape and winter wheat), a significant relationship was observed between onset of emergence and species abundance (Fig. 3). Some relationships were also observed for the L-H-S traits: a significant positive correlation with species abundance was detected for the seed weight in spring pea and sunflower, and for the SLA in sunflower and maize, suggesting that these crop types promote species with high values of these traits (Fig. 3).

Discussion

In this study, we aimed at detecting (i) whether different crop types shape different weed communities and (ii) whether there is a relationship between trait values and species abundance in these different crop types. Broad taxonomic and functional patterns differences were observed between crop types, in accordance with previous results (e.g. Gunton et al. 2011). However, we only detected a few deviations from the random patterns expected on the hypothesis of random assembly of weed species among crop types from the regional species

pool. The largest proportion of fields deviating from the random assembly hypothesis was detected for the phenological traits. Our study also reveals that in spring and summer crops, the most abundant species display a distinct range of trait values compared to the less abundant species in the community. These complementary results give insights in demonstrating the interactions between local weed communities due to the heterogeneity in the local environmental conditions (i.e. crop type) and the effects of dispersal in shaping weed communities. The heterogeneous habitats provided by crop types across the agricultural landscape may ensure for the regional coexistence of weed species with different abilities to respond to the local factors (i.e. biotic interactions with the crop and disturbances induced by agricultural practices), while dispersal may promote local coexistence by ensuring the maintenance of less competitive species. Our results emphasize the important role of both crop types and dispersal, rather in accordance with the 'species sorting' perspective of the metacommunity theory, sensu Leibold et al. (2004). However, multiple complex scenarios could be envisaged on weed metacommunity dynamics and diversity depending on the level of heterogeneity across the agricultural landscape; and further investigations are needed to extend and strengthen our results.

Effects of crop type on the functional diversity of weed communities

Based on the null model approach, our results revealed important differences in weed phenological traits between crop types, highlighting the important role of the crop sowing date in structuring weed taxonomic (Hallgren et al. 1999) and functional communities (Gunton et al. 2011). On the opposite, fewer differences between crop types were observed for L-H-S traits, which are commonly used in plant ecology studies in many environments (Garnier & Navas 2012). In a previous study, L-H-S traits were shown to widely differ between rare and common autumn-germinating weeds (Storkey et al. 2010). Such differences were also detected here, but to a lesser extent (Table 2). SLA is highly used in plant ecology to detect individual response to environmental conditions and considered as a proxy of the rate and intensity of resource acquisition. Surprisingly, we did not detect any differences in the mean, diversity and range of SLA values among crop types based on the null model approach. We suggest that considering a unique fixed mean SLA value per species may be inappropriate, while a high intraspecific variation of SLA has been reported (Pakeman 2013; Perronne et al. 2014), which may allow weed species to respond to the particular environments of different crop types. In the future considering the intraspecific variation of L-H-S and other traits under field conditions would thus be useful to detect any non-random weed assemblages. Nevertheless, nonrandom patterns consisting in under-dispersion were observed for seed weight in winter wheat and spring pea, which was consistent with some observations in other disturbed environments (e.g. Franzén 2004). Similarly, our analysis revealed a higher proportion of small weeds (lower canopy height) in winter wheat. This is consistent with the existence of a 'winning' trait combination in winter wheat, consisting in fast-growing, small-sized plants (Fried et al. 2012).

Significant responses of phenological traits to crop type have been highlighted in our study, in accordance with Gunton et al. (2011) who showed high correlations between crop sowing dates and weed phenology. This probably explains the nonrandom patterns of weed emergence in the two summer crops considered here, sunflower and maize, whose communities are dominated by spring-emerging weeds, especially their most abundant species. By contrast, in oilseed rape fields, weeds are evenly divided into autumn- and spring-germinating species, including several fast-growing environmentally-independent flowering weeds; this may explain the tendency towards over-dispersion of phenological trait values in this crop type. The fact that the emergence period represents the main environmental filter of

community assembly has also been highlighted by other studies focusing on communities dominated by annual species (Crawley 2004, Smith 2006). Although potentially relevant, this phenological trait has been rarely considered in more stable environments. In conclusion, significant deviations were detected for phenological traits and rarely for L-H-S traits, which suggest a local filtering of phenological traits but not on L-H-S, and question the relevancy of L-H-S for studying weed response to the crop type.

Effect of the interaction between local factors and dispersal on functional patterns

Weed communities are composed of few abundant and numerous subordinate species (e.g. Dornelas et al. 2009). We hypothesized that local weed diversity was the result of the interaction between local filtering processes and spatio-temporal regional dynamics, under a metacommunity concept. We further hypothesized that spatio-temporal dynamic has a dominant effect on species occurrence, while local processes mainly act on their relative abundance. We therefore predicted a shift in trait values between the most abundant species and other species in the community, leading to a significant relationship between trait values and species abundance. Our hypothesis was supported in mainly three of the five crop types (spring pea, sunflower and maize). In these crop types, the most abundant species exhibited a distinct range of phenological and some L-H-S trait values compared to the other species, a result also in agreement with recent analyses (Fried et al. 2009; Storkey et al. 2010; Fried et al. 2012). The significant positive correlations observed for seed weight in spring pea and sunflower does not support a link between spatial dispersal ability and local abundance. Rather, it suggests some filtering acting on the success of the establishment phase and initial growth of weeds in these crops, for instance by allocating more resources to roots early in the season (Storkey et al. 2010). In addition, the more abundant species in sunflower and maize were those with higher SLA values. A main finding of our study is that much clearer patterns were obtained for phenological traits than for other traits. More specifically, abundant species exhibited an onset of emergence period close to the sowing date of the summer crops in the study area (21st and 22nd decades for sunflower and maize respectively). This, together with the significant shift in CWM values observed in comparison with a null model, strongly suggests that the principal environmental filter set by summer crops is on the adequate time of emergence. In these crop types, two processes seem to interact: habitat filtering, to which the most abundant species positively respond, and stochastic processes that allow less abundant species to settle and grow in the fields. In the two winter crops (i.e. winter wheat and oilseed rape), our results showed a high variation from field to field in the mean trait values of the weed communities (Fig. 1), and also a high variation in trait values among species within a field, irrespective of their abundance. Low similarity between weed communities in winter wheat fields has previously been noticed in the same cropping area (Gaba et al. 2010). In Gaba et al. (2010), effects of landscape composition and field size have been shown to affect weed diversity, suggesting an important role of weed dispersal. Spatial dispersal was also shown to contribute to maintaining species richness at local and landscape scales (Poggio et al. 2010). The predominantly random patterns observed in winter wheat and oilseed rape seemed to corroborate this hypothesis. In addition, both the seed bank – known to act as a buffer memory of past infestations (Bàrberi et al. 1998) and crop sequence (Bohan et al. 2011) – and the abilities of several cohorts to grow during the long cultivation period of winter crops may also partially explain the high trait variability among fields.

Conclusions & Prospects

Our results suggest that the assembly of weed communities in different annual crops at the regional landscape scale is determined by the interaction between local factors (i.e. the local environment defined by the crop itself and associated farming practices), and spatio-temporal dynamics. In the majority of the weed communities, the patterns of functional diversity were consistent with those resulting solely from stochastic processes independent of trait values. However, a strong evidence for trait-based filtering was detected in spring and summer crops for phenology-related traits when the relationship between local abundance and trait values was examined. These results emphasize the interplay between local processes (i.e. crop type) and spatio-temporal dispersal. Since these results were established using fixed functional trait values retrieved from existing databases, further studies should however consider the intraspecific trait variability which is important for several traits including L-H-S traits, and may reveal adaptation of weed plants to environmental conditions (Perronne et al. 2014). The inclusion of intraspecific variability in null models has proven its usefulness to detect the effects of filtering processes (Jung et al. 2010; Siefert 2012). Moreover, in order to more explicitly take into account the performance of weed species in different environments, the number of individuals, the relative cover or the biomass production could be more reliable indicators than the proxy of abundance used in the present study. Finally, to better determine the relative contribution of local, spatial and temporal processes on the observed compositional differences of weed communities, it would be helpful to investigate the effects of local biotic (mainly weed-crop competition for resources) and abiotic factors (e.g. herbicide pressure and other farming practices), while monitoring both the seed bank dynamics and seed spatial dispersal.

Acknowledgements

This work was supported by the ANR grant STRA-08-02 Advherb and by INRA Plant Health and Environment Division. We thank Bruno Chauvel for expert assessment, Emilie Cadet and Cyrille Violle for trait data complement, Benjamin Borgy for fruitful discussions about null model approach and Baptiste Simonneau for some preliminary analyses. We thank Emilie Cadet, Damien Charbonnier, Anne-Caroline Denis, Laurent Grelet and Florence Strbik for their assistance in the field. We are grateful to Leandro Duarte and the anonymous reviewers who helped us improving the manuscript.

References

Alonso, D., Etienne, R.S. & McKane A.J. 2006. The merits of neutral theory. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 451–457.

Bàrberi, P., Cozzani, A., Macchia, M. & Bonari, E. 1998. Size and composition of weed seedbank under different management systems for continuous maize cropping. *Weed Research* 38: 319–334.

Bohan, D.A., Powers, S.J., Champion, G., Haughton, A.J., Hawes C., Squire, G., Cussans, J. & Mertens, S.K. 2011. Modelling rotations: can crop sequences explain arable weed seedbank abundance? *Weed Research* 51: 422–432.

Chave, J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7: 241–253.

Cingolani, A.M., Cabido, M., Gurvich, D.E., Daniel, R. & Díaz, S. 2007. Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science* 18: 911–920.

Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79: 109–126.

Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. 2010. A link between plant traits and abundance: evidence from coastal California woody plants. *Journal of Ecology* 98: 814–821.

Crawley, M.J. 2004. Timing of disturbance and coexistence in a species-rich ruderal plant community. *Ecology* 85: 3277–3288.

Cudney, D.W., Jordan, L.J. & Hall, A.E. 1991. Effect of Wild Oat (*Avena fatua*) Infestations on Light Interception and Growth Rate of Wheat (*Triticum aestivum*). *Weed Science* 39: 175–179.

Dornelas, M., Moonen, A.C., Magurran, A.E. & Bàrberi, P. 2009. Species abundance distributions reveal environmental heterogeneity in modified landscapes. *Journal of Applied Ecology* 46: 666–672.

Franzén, D. 2004. Plant species coexistence and dispersion of seed traits in a grassland. *Ecography* 27: 218–224.

Fried, G., Norton, L. R. & Reboud, X. 2008. Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 128: 68–76.

Fried, G., Chauvel, B. & Reboud, X. 2009. A functional analysis of large-scale temporal shifts from 1970 to 2000 in weed assemblages of sunflower crops in France. *Journal of Vegetation Science* 20: 49–58.

Fried, G., Kazakou, E. & Gaba, S. 2012. Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 158: 147–155.

Gaba, S., Chauvel, B., Dessaint, F., Bretagnolle, V. & Petit, S. 2010. Weed species richness in winter wheat increases with landscape heterogeneity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 138: 318–323.

Gaba, S., Fried, G., Kazakou, E., Chauvel, B. & Navas, M-L. 2014. Agroecological weed control using a functional approach: a review of cropping systems diversity. *Agronomy for Sustainable Development*. 34: 103–119.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. & Toussaint, J.-P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630–2637.

Garnier, E., Cordonnier P., Guillerm, J.-L., & Sonié, L. (1997). Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennials grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia*, 111, 490–498.

Garnier, E. & Navas, M-L. 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32: 365–399.

Gunton, R.M., Petit, S. & Gaba, S. 2011. Functional traits relating arable weed communities to crop characteristics. *Journal of Vegetation Science* 22: 541–550.

Hallgren, E.M., Palmer, W. & Milberg, P. 1999. Data diving with cross-validation: and investigation of broad-scale gradient in Swedish weed communities. *Journal of Ecology* 87: 1037–1051.

Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequence. *Ecology* 54: 427–432.

Holm, S. 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6: 65–70.

Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, US.

Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. & Muller, S. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98: 1134–1140.

Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel,I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., van Groenendael, J.M., Klimeš, L., Klimešova, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A.K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J.H., Eriksson, O., Garnier, E. & Peco, B. 2008. The LEDA Traitbase: a database of life history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96: 1266–1274.

Laliberté, E. & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299–305.

Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier Scientific, Oxford, UK.

Leibold, M.A. & McPeek, M.A. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87: 1399–1410.

Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601–613.

Moles, A. T. & Westoby, M. 2006. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos* 113: 91–105.

Mouchet, M., Villéger, S., Mason, N.W. & Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867–876.

Pakeman, R.J. 2013. Intra-Specific Leaf Trait Variation: Management and Fertility Matter More than the Climate at Continental Scales. *Folia Geobotanica* 48: 255–371

Perronne, R., Gaba, S., Cadet, E. & Le Corre, V. 2014. The interspecific and intraspecific variation of functional traits in weeds: diversified ecological strategies within arable fields. *Acta Botanica Gallica. Botany Letters*. http://dx.doi.org/10.1080/12538078.2013.868320

Petit, S., Alignier, A., Colbach, N., Joannon, A., Le Cœur, D. & Thenail, C. 2013. Weed dispersal by farming at various spatial scales. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 33: 205–217.

Poggio, S.L., Chaneton, E.J. & Ghersa, C.M. 2010. Landscape complexity differentially affects alpha, beta, and gamma diversities of plants occurring in fencerows and crop fields. *Biological Conservation* 143: 2477–2486.

Siefert, A. 2012. Incorporating intraspecific variation in tests of trait-based community assembly. *Oeocologia* 170: 767–775.

Smith, R.G. 2006. Timing of tillage is an important filter on the assembly of weed communities. *Weed Science*: 54: 705–712.

Smith, V., Bohan, D.A., Clark, S.J., Haughton, A.J., Bell, J.R. & Heard, M.S. 2008. Weed and invertebrate community compositions in arable farmland. *Arthropod-Plant Interactions* 2: 21–30.

Spasojevic, M.J. & Suding, K.N. 2012. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology* 100: 652–661.

Storkey, J. S. 2005. Modelling assimilation rates of 14 temperate arable weed species as a function of the environment and leaf traits. *Weed Research* 45: 361–370.

Storkey, J., Moss, S.R & Cussans, J.W. 2010. Using assembly theory to explain changes in a weed flora in response to agricultural intensification. *Weed Science* 58: 39–46.

Stubbs, W.J. & Wilson, J.B. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology* 92: 557–567.

Tokeshi, M. 1986. Resource utilization, overlap and temporal community dynamics: a null model analysis of an epiphytic chironomid community. *Journal of Animal Ecology* 55: 491–506.

Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 10854–10861.

Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213–227.

Winegardner, A.K., Jones, B.K., Ng, I.S.Y., Siqueira, T. & Cottenie, K. 2012. The terminology of metacommunity ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 253–254.

World Reference Base for Soil Resources. 1998. World Soil Resources Reports, No. 84 (FAO–ISRIC–ISSS, Rome, 1998).

Figures and Tables

Figure 1: Abundance-weighted means per trait split by crop type (n = 21). For each boxplot, the box was delimited by the interquartile values (25 to 75% lie within the box), the median is indicated by a horizontal line in bold while the minimum and maximum values of the distribution are shown by the whiskers. Crop types are presented below by OR for oilseed rape, WW for winter wheat, SP for spring pea, SU for sunflower and MA for maize. Results of Kruskal-Wallis tests are presented by * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, n.s. non-significant. Letters indicate significantly different values according to non-parametric post-hoc tests.

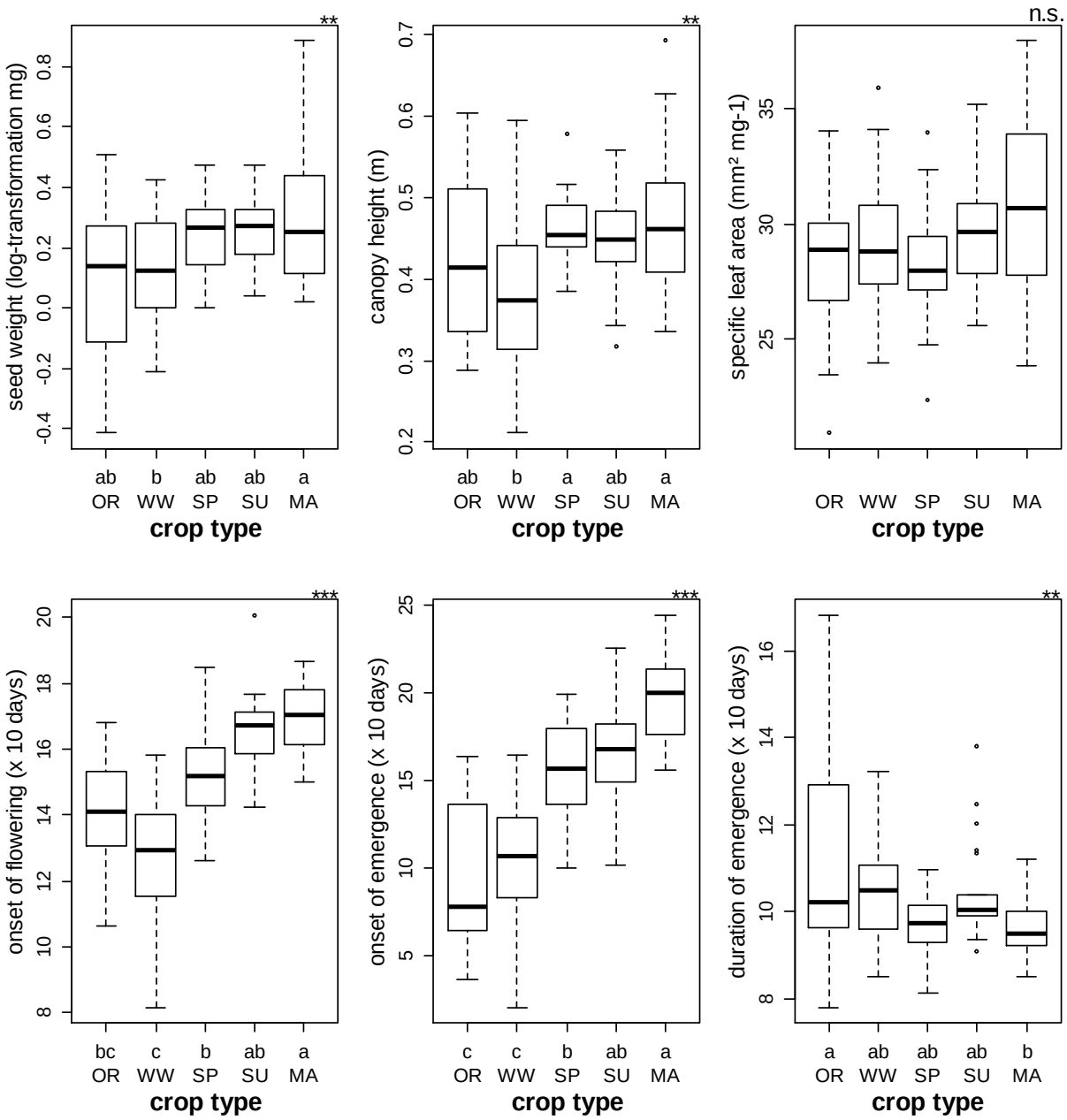


Figure 2: Functional dispersion index per trait split by crop type (n = 21). For each boxplot, the box was delimited by the interquartile values (25 to 75% lie within the box), the median is indicated by a horizontal line in bold while the minimum and maximum values of the distribution are shown by the whiskers. Crop types are presented below by OR for oilseed rape, WW for winter wheat, SP for spring pea, SU for sunflower and MA for maize. Results of Kruskal-Wallis tests are presented by * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, n.s. non-significant. Letters indicate significantly different values according to non-parametric post-hoc tests.

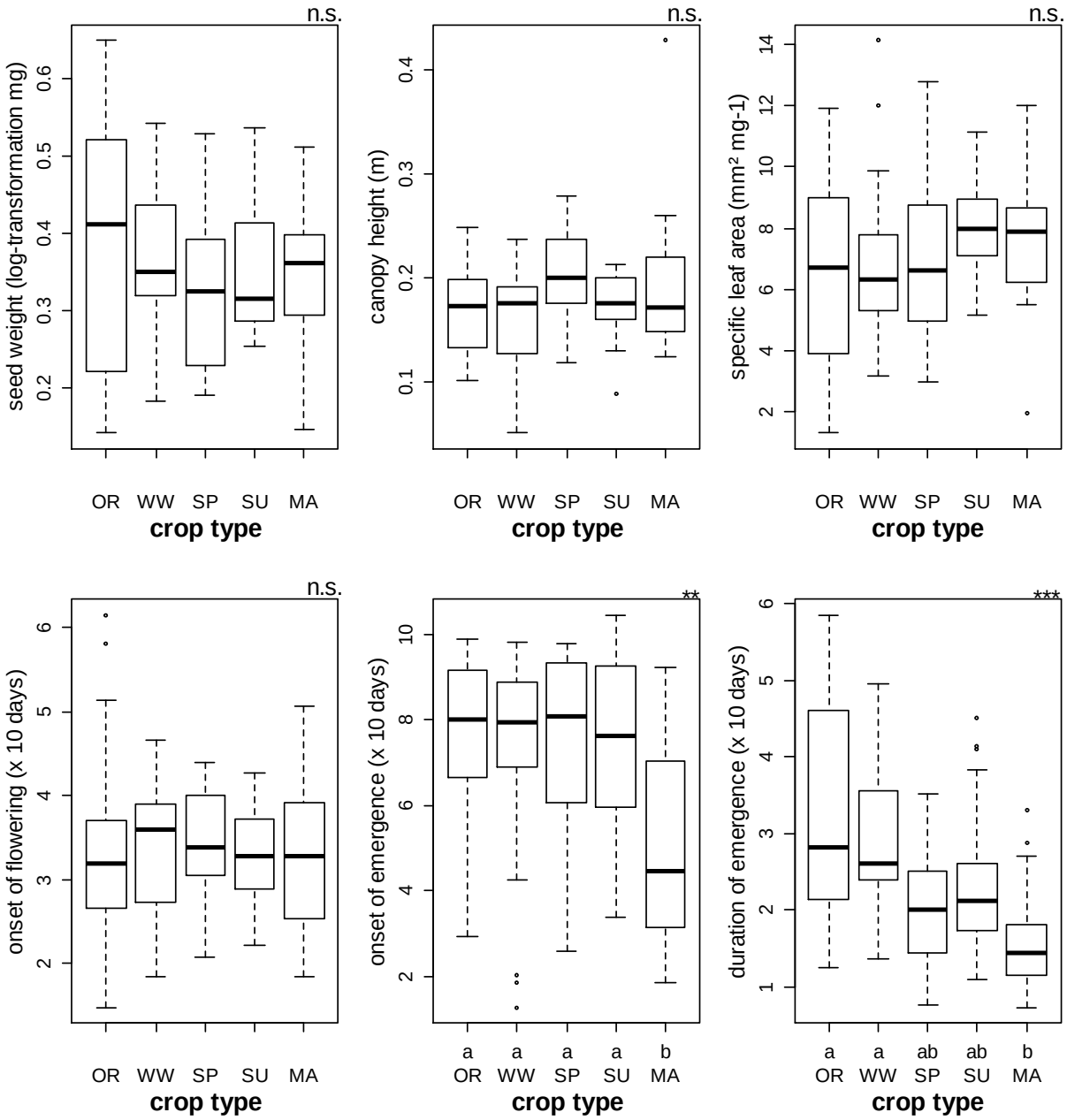


Figure 3: Correlation between species abundance and trait values for each of the six traits per crop type (n = 21). Boxplots represent the Kendall's tau correlation coefficients for each of the 21 fields per crop type which are represented by OR for oilseed rape, WW for winter wheat, SP for spring pea, SU for sunflower and MA for maize. The dotted line corresponds to the null expectation (y = 0), while boxes of the boxplots are based on the interquartile values (25-75% lie within the box). Results of two-tailed one-sample Wilcoxon tests which compared the value of the Kendall's tau correlation coefficients to zero are indicated by: * P< 0.025, ** P< 0.01, *** P< 0.001.

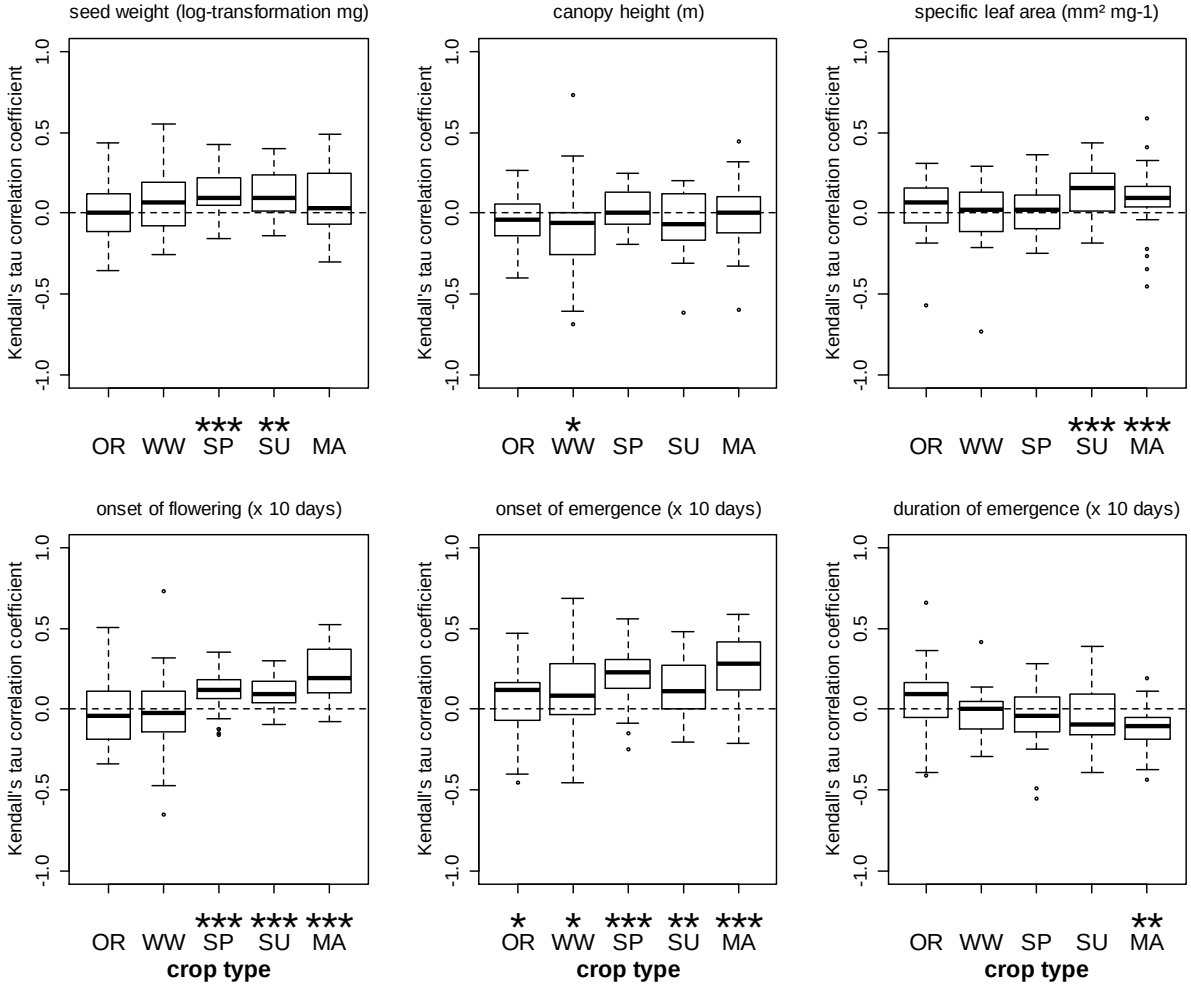


Table 1: Field characteristics according to crop type. Pedology: major soil groups in the area based on WRB (1998). Crop succession type: group of fields with a similar crop sequence based on the last five years. The main crop sequence can be summarized as a 'winter wheat – oilseed rape – winter wheat – sunflower' sequence and also includes more complex but less represented variants (e.g. one crop with a greater return period). The other crop sequences were either based on maize (e.g. maize monoculture or dominance of maize in the crop sequence) or contained a significant proportion of spring pea or, to a lesser extent, pluriannual crops. For 'pedology' and 'crop succession type', numbers refer to the number of relevant fields. Taxonomic metrics: for each crop and each metric, the mean and standard deviation are given.

		oilseed rape	winter wheat	spring pea	sunflower	maize
pedology	Cambisols (Eutric to Hypereutric)	1	2	2	3	0
	Cambisols (Calcaric and Hypereutric)	2	2	2	0	0
	Fluvisols	1	2	0	1	5
	Rendzic Leptosols	4	7	6	12	5
	Rendzic Leptosols and Cambisols (Calcaric)	13	8	10	5	11
crop succession type	main crop sequence	19	14	8	18	5
	others	2	5	12	2	16
taxonomic metrics	species richness	15.76 (± 4.49)	15.86 (± 5.90)	18.71 (± 6.66)	16.57 (± 4.32)	15.43 (± 6.82)
	species evenness	0.48 (± 0.09)	0.48 (± 0.11)	0.49 (± 0.10)	0.46 (± 0.09)	0.48 (± 0.08)
	total species richness	69	68	67	62	67

Table 2: Number of significant deviations from the null model for the functional assembly of weed communities. The values given are the number of fields showing a value of the metric (range, FDis or CWM) significantly different than expected by assuming an independent relationship between species abundances and species trait values. For FDis and CWM, thresholds for significance set at 2.5% (values lower than expected) and 97.5% (values higher than expected) are indicated by "<" and ">", respectively. For the range, only the number of fields showing lower values than expected can be interpreted in term of filtering process and are given. Values in bold indicate significant trends over more 15% of fields. OR: oilseed rape, WW: winter wheat, SP: spring pea, SU: sunflower, MA: maize. SW: seed weight, CH: canopy height, SLA: specific leaf area, OFP: onset of flowering period, OEP: onset of emergence period, DEP: duration of emergence period.

metric x trait combination		crop type				
metric	trait	OR	WW	SP	SU	MA
range	log (SW)	3	1	0	0	1
	CH	2	2	1	2	2
	SLA	2	0	0	0	0
	OFP	0	0	0	0	0
	OEP	1	2	0	0	0
	DEP	0	0	0	0	2
FDis	log (SW)	2 (<)	**5** (<)	**4** (<)	0	0
	CH	1 (<)	2 (<)	0	0	1 (>)
	SLA	2 (<)	1 (>)	0	0	0
	OFP	**4** (>)	0	0	0	0
	OEP	1 (<)	1 (<)	0	1 (<)	**6** (<)
	DEP	**4** (>)	1 (>)	1 (<)	0	0
CWM	log (SW)	1 (>)	0	1 (>)	1 (>)	1 (>)
	CH	1 (<)	**5** (<)	0	0	0
	SLA	1 (<)	1 (>)	0	0	1 (>)
	OFP	**5** (<)	**5** (<)	2 (>)	**8** (>)	**9** (>)
	OEP	1 (<)	1 (<)	**7** (>)	**11** (>)	**19** (>)
	DEP	**6** (>)	1 (>)	0	1 (>)	0

Supporting Information

Additional supporting information may be found in the online version of this article:

Appendix S1. Linear model analyses on functional metrics CWM and FDis for the chosen traits. Model selection was based on AIC (Johnson & Omland 2004) and sum to zero contrasts were applied prior to fitting models. Only significant values of the F-statistic are given (* P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001, n.s., not significant). Square-root (FDis-CH and FDis-DEP) or log_{10}-transformations (CWM-DEP) were applied to meet the assumptions of homogeneity of variance (Bartlett test) and normality of the residuals (Shapiro-Wilk test).

		ANOVA values	
metric	best model	crop type	soil
	AIC criterion	F statistic	F statistic
CWM	seed weight ~ crop type	4,447**	
	canopy height ~ crop type	4,324**	
	SLA ~ pedology		2,543*
	onset of flowering ~ crop type	24,196***	
	onset of emergence ~ crop type	33,496***	
	log10(duration of emergence) ~ crop type	4,3974**	
FDis	seed weight ~	n.s.	
	sqrt (canopy height) ~ crop type + pedology	3,8816**	3,4876**
	SLA ~	n.s.	
	onset of flowering ~	n.s.	
	onset of emergence ~ crop type + pedology	4,6639**	2,5205*
	sqrt(duration of emergence) ~ crop type	9,6777***	

We used a linear model to assess the effects of the cropping history and soil properties or each ‘metric x trait’ combination. Variables were the crop type, the crop sequence of the five previous years and the soil groups. We also tested all first-order interactions among the variables. Based on the linear model, neither the interactions between crop sequence, soil and crop type, nor the crop sequence had a significant effect on any ‘metric x trait’ combination, while the soil

only marginally affected it. On the other hand, the crop type was highly significant for 8 of the 12 metric x trait combinations. We tested several crop sequences classifications, ranging from 2 to 11 groups, but none have demonstrated a significant effect of this parameter.

Literature reference:

Johnson, J.B. & Omland, K.S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 101–108.

Appendix S2. Pairwise comparisons of the compositional dissimilarity between crop types. Analyses are based either on presence-absence (Sorensen dissimilarity, on top) or log(x+1) abundance data (Bray-Curtis dissimilarity, at the bottom).Values in bold are significantly higher than under the random null model after applying sequential Bonferroni-Holm adjustment ($P < 0.05$).

Sorensen dissimilarity	winter wheat	spring pea	sunflower	maize
oilseed rape	**0.401**	**0.412**	**0.450**	**0.432**
winter wheat		**0.422**	**0.461**	**0.432**
spring pea			**0.473**	**0.433**
sunflower				**0.473**

Bray-Curtis dissimilarity	winter wheat	spring pea	sunflower	maize
oilseed rape	**0.636**	**0.648**	**0.638**	**0.641**
winter wheat		**0.656**	**0.646**	**0.648**
spring pea			**0.658**	**0.659**
sunflower				**0.651**

Annexe C-2: Liste des espèces abondantes par type de culture

type de culture	colza d'hiver		blé d'hiver	
rang	espèce	occurence	espèce	occurence
1.	*Mercurialis annua*	8.32	*Veronica hederifolia*	12.65
2.	*Fallopia convolvulus*	7.72	*Fallopia convolvulus*	10.16
3.	*Sinapis arvensis*	6.69	*Polygonum aviculare*	6.94
4.	*Euphorbia helioscopia*	6.11	*Veronica persica*	6.63
5.	*Viola arvensis*	5.26	*Mercurialis annua*	5.39
6.	*Senecio vulgaris*	5.07	*Senecio vulgaris*	4.94
7.	*Sonchus asper*	4.93	*Viola arvensis*	4.54
8.	*Veronica hederifolia*	4.65	*Anagallis arvensis*	4.21
9.	*Capsella bursa-pastoris*	4.28	*Alopecurus myosuroides*	4.01
10.	*Geranium dissectum*	3.66	*Stellaria media*	3.96

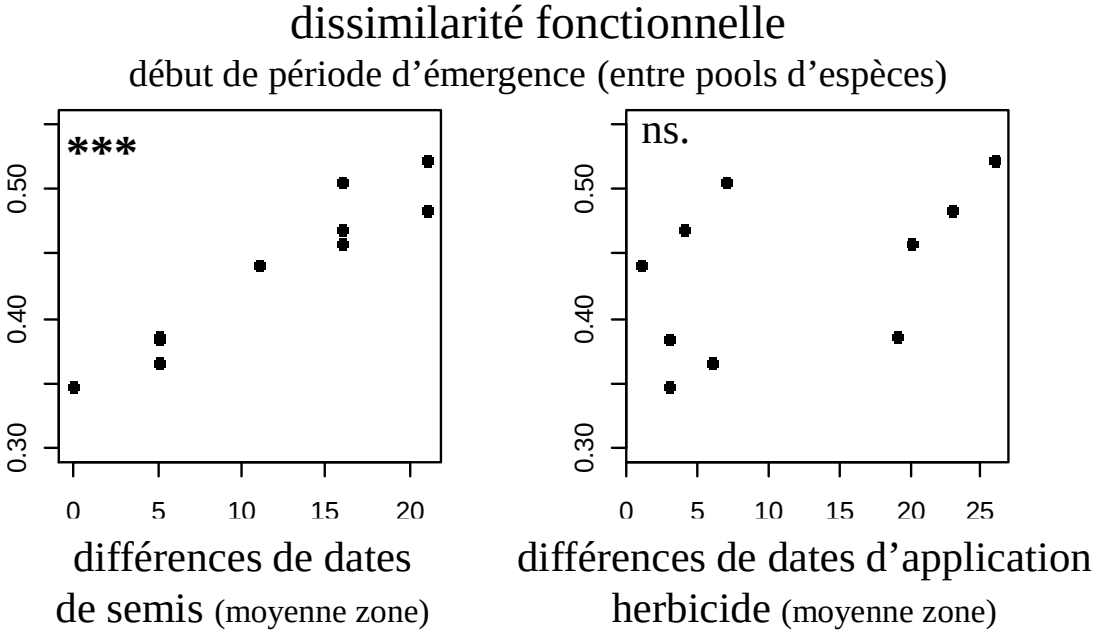
type de culture	pois de printemps		tournesol	
rang	espèce	occurence	espèce	occurence
1.	*Fallopia convolvulus*	13.87	*Mercurialis annua*	17.46
2.	*Mercurialis annua*	9.95	*Fallopia convolvulus*	11.41
3.	*Veronica hederifolia*	7.04	*Convolvulus arvensis*	8.91
4.	*Polygonum aviculare*	6.95	*Solanum nigrum*	7.50
5.	*Atriplex patula*	6.05	*Senecio vulgaris*	5.77
6.	*Kickxia spuria*	5.18	*Elytrigia repens*	3.25
7.	*Chenopodium album*	4.62	*Polygonum aviculare*	3.18
8.	*Convolvulus arvensis*	4.58	*Euphorbia helioscopia*	3.01
9.	*Alopecurus myosuroides*	4.22	*Reseda lutea*	2.83
10.	*Viola arvensis*	4.13	*Ammi majus*	2.80

type de culture	maïs	
rang	espèce	occurence
1.	*Mercurialis annua*	16.51
2.	*Convolvulus arvensis*	8.60
3.	*Setaria viridis*	6.32
4.	*Polygonum aviculare*	6.01
5.	*Chenopodium album*	5.21
6.	*Polygonum persicaria*	5.20
7.	*Solanum nigrum*	4.56
8.	*Fallopia convolvulus*	4.52
9.	*Calystegia sepium*	3.90
10.	*Kickxia spuria*	3.39

Annexe C-3 : Relation entre dissimilarité fonctionnelle (pour le trait de début de période d'émergence) et (i) d'une part la différence de date de semis moyenne pour les cultures étudiées ou (ii) d'autre part la différence de dates d'application moyenne dans la zone.

La dissimilarité fonctionnelle a été estimée sur la base de l'indice D_{pw} proposé par Swenson et al. (2011) et tient compte de l'occurrence relative des différentes espèces. La différence de dates de semis ou d'application herbicides reposent sur des comparaisons en décades. La relation statistique a été estimée sur la base de test de corrélation de rang de Spearman.

L'analyse ci-dessus constitue une première piste suggérant que la date de semis (plutôt que la date d'application herbicide) constituerait un filtre prédominant associé au type de culture dans le cadre de cette étude, les espèces dont l'occurrence est la plus élevée se caractérisant par ailleurs par une date d'émergence relativement proche de la date de semis de la culture.



Annexe D: The interspecific and intraspecific variation of functional traits in weeds: diversified ecological strategies within arable fields.

Rémi Perronne[a], Sabrina Gaba[a], Emilie Cadet[a], Valérie Le Corre[a]

[a] *INRA, UMR1347 Agroécologie, BP 86510, F-21000 Dijon, France*

E-mail addresses and phone numbers:

remi.perronne@dijon.inra.fr 33 3 80 69 35 08

sabrina.gaba@dijon.inra.fr 33 3 80 69 31 87

emilie.cadet@dijon.inra.fr 33 3 80 69 36 33

valerie.lecorre@dijon.inra.fr 33 3 80 69 30 30

Corresponding author: Valérie Le Corre

Running head: Trait variation of weeds among field elements

Cette Annexe a fait l'objet d'une publication dans la revue Acta Botanica Gallica Botany Letters

The interspecific and intraspecific variation of functional traits in weeds: diversified ecological strategies within arable fields.

Rémi Perronne[a], Sabrina Gaba[a], Emilie Cadet[a], Valérie Le Corre[a]

[a] *INRA, UMR1347 Agroécologie, BP 86510, F-21000 Dijon, France*

E-mail addresses and phone numbers:

remi.perronne@dijon.inra.fr 33 3 80 69 35 08

sabrina.gaba@dijon.inra.fr 33 3 80 69 31 87

emilie.cadet@dijon.inra.fr 33 3 80 69 36 33

valerie.lecorre@dijon.inra.fr 33 3 80 69 30 30

Corresponding author: Valérie Le Corre

Running head: **Trait variation of weeds among field elements**

Word count for the main body of text: 5,741

Abstract

Arable weeds are a key component of the biodiversity of agroecosystems, but have faced a marked decline due to agricultural intensification. Recently, the crop edge has been considered as a potential refugia for many species. Indeed, weed species richness and abundance are higher in the crop edge than in the field margin and the field core. In this study we question whether weed functional diversity also varies among field elements and whether it is higher in the crop edge. We studied the interspecific and intraspecific variation of three functional traits (specific leaf area, canopy height and above-ground biomass) related to the response of weeds to competition and to agricultural practices, for seven weed species sampled in the crop edge, the field margin and the field core area in four winter wheat fields. We show that trait values varied significantly with the species, the field element and their interaction. Within the field, all species had high specific leaf area, low canopy height and biomass, suggesting a shade-tolerance syndrome which could be a strategy in response to both competition with the crop and the disturbances induced by agricultural practices. In the crop edge, where the functional variation was the highest, two distinct functional strategies were observed, suggesting a resource partitioning under the predominance of weed-weed competition. In conclusion, the crop edge plays a key role in sustaining weed diversity, mostly because of its intermediate environmental properties that allow the coexistence of weeds with different ecological strategies.

Key words: functional diversity, specific leaf area, canopy height, above-ground biomass, crop edge, field margin, field core, weed ecological strategies.

Résumé

Les espèces adventices, composante majeure de la biodiversité des paysages cultivés, ont récemment connu une baisse sensible de leur abondance due à l'intensification des pratiques agricoles. Il a été montré que l'interface des cultures joue un rôle de refuge pour ces espèces. La richesse spécifique et l'abondance des adventices sont connues comme étant plus élevées en interface que dans le bord de champ et le plein champ. Nous avons cherché à savoir si la diversité fonctionnelle des adventices varie elle aussi entre les compartiments d'un champ cultivé et si elle apparait plus élevée dans l'interface. Nous avons étudié la variation interspécifique et intraspécifique de trois traits fonctionnels répondant à la compétition et aux pratiques agricoles (surface foliaire spécifique, hauteur de la canopée et biomasse aérienne) pour sept espèces adventices échantillonnées dans l'interface, le bord de champ et le plein champ de quatre parcelles de blé d'hiver. Les valeurs de traits varient significativement selon l'espèce, le compartiment et l'interaction de ces deux facteurs. A l'intérieur du champ, toutes les espèces présentent une stratégie de tolérance à l'ombrage, découlant probablement à la fois de la compétition avec la culture et des perturbations induites par les pratiques agricoles. En interface, deux stratégies fonctionnelles distinctes ont été observées, pouvant résulter d'un partitionnement des ressources en présence d'une compétition majoritairement entre espèces adventices. En conclusion, les interfaces des parcelles jouent un rôle prépondérant dans le maintien des adventices du fait de caractéristiques environnementales moins restrictives autorisant la coexistence d'espèces présentant différentes stratégies écologiques.

Mots clés : diversité fonctionnelle, surface foliaire spécifique, hauteur de la canopée, biomasse aérienne, interface, bord de champ, plein champ, stratégie écologique.

Introduction

Arable weeds are an important component of plant diversity in agroecosystems and play a key role in supporting biological diversity at all upper trophic levels. In particular, weeds are of primary importance as a food resource for many species of birds and insects (Robinson and Sutherland 2002; Marshall et al. 2003). Over the last decades, weed species diversity and abundance have drastically declined in several European countries due to post-war agricultural intensification and land-use change (Andreasen, Stryhn, and Streibig 1996; Sutcliffe and Kay 2000; Baessler and Klotz 2006; Storkey et al. 2012).

Weeds are not spatially limited within cultivated fields, but are present along field margins and within various semi-natural habitats embedded in the agricultural mosaics (Marshall and Arnold 1995). However, the management practices implemented by farmers to enhance crop production mostly impact weeds within arable fields and their surroundings. As a consequence, most studies focused on the spatial repartition of weeds in (i) the crop edge, which is the narrow linear area where the soil is tilled but uncultivated, and (ii) the field, which is generally subdivided into a field margin i.e. the first meters of the cultivated area, and a field core area (following the terminology of Cordeau et al. 2012). The biotic environment and the management intensity differ between these three elements. In the field core, the crop exerts an intense competition over many weeds because of early establishment, sowing at high density (Weiner et al. 2010) and important inputs of mineral fertilizers that confer to the crop individuals a long-term preferential access to light (Kleijn and van der Voort 1997). The intensity of weed control resulting from management practices (i.e. herbicide application, tillage and crop rotations) also varies among field elements. In general, the crop edge is characterized by a higher weed density (Marshall 1989), a higher weed cover (Kovács-Hostyánski et al. 2011) and denser seedbank than in the field (José-María and Sans 2011), suggesting more favorable conditions for weed development in the crop edge. Moreover, the crop edge shows higher species richness and diversity than the field (Fried et al. 2009), and the field margin generally shows higher species richness than the field core (Romero et al. 2008; Kovács-Hostyánski et al. 2011). Finally, decades of intense weed control in the field core have resulted in a depletion of soil seedbanks within cultivated fields (Robinson and Sutherland 2002), and crop edges may be considered as refugia for weed biodiversity (Fried et al., 2009).

Management practices affect not only the taxonomic diversity of weed communities, but also their functional diversity, i.e. the variation in the functional traits of plant species. Several functional traits determine weed response to management practices, especially the amount of fertilizer applied and the herbicide pressures (Storkey, Moss, and Cussans 2010). The usefulness of trait-based approaches in weed science has been emphasized in many recent papers (Storkey 2006; Fried et al. 2009; Gunton et al. 2011; Fried, Kazakou, and Gaba 2012; Navas 2012), but all these studies considered functional variation across large scales (national or regional). There is currently no data about the spatial variation of traits at field scale. Furthermore, previous studies have explored weed response to cropping systems by considering mean trait values per species. However, the intraspecific variability of trait values has recently been demonstrated to be important for species coexistence and the dynamics of communities (Jung et al. 2010; Albert et al. 2011; Bolnick et al. 2011). Indeed, exploring the intraspecific variation allow to detect whether individuals within a local population exhibit different ecological strategies.

In the present study, we address the following questions: (i) does the crop edge show a higher range of response trait values compared to the field core and the field margin? (ii) if so, is there any differences in the range of ecological strategies of weeds among field elements? and (iii) does the intraspecific functional variability of weeds differ among field elements? We considered seven co-occurring common weed species and analyzed their interspecific and intraspecific trait distribution across field elements in winter wheat. In the field margin and the field core, we assume a higher intensity of competition (mostly weed-crop) and of disturbances (i.e. agricultural practices) than in the crop edge. As a consequence, due to the higher environmental filtering (Cornwell and Ackerly 2009), the range of functional trait values is expected to be smaller in the field margin and the field core. In the crop edge, we assume that the lower disturbances and the absence of the crop competitor should promote weed-weed competition. Therefore, as predicted by the limiting similarity principle (MacArthur and Levins 1967), weeds should exploit different resource niches; hence the extent of trait differences among the species should be higher. We studied seven species that co-occur at different abundance among the three field elements and investigated whether these species show distinct sets of trait values and different ranges of trait variation depending on the field element where they grow.

Material and Methods

Field sites

The winter wheat fields sampled were located in Fénay, Côte d'Or (Burgundy, 47°13'N, 5°03'E), within an intensive agricultural area mainly cultivated with winter crops (32% winter wheat, 20% oilseed rape, 14% mustard and 14% winter barley) in rotation with spring barley (9%). We chose four arable fields with a similar crop sequence (winter wheat – winter barley – winter oilseed rape) and a similar crop management (similar inter-row width and density, similar timing of treatment sequence). To avoid an effect of the surrounding landscape on the weed flora in field margins, the sampled areas within the four arable fields were always located along a stone path and away from forest edges and hedges.

Species selection

We studied seven common weed species known to occur in all field elements, though with different relative abundances in Fénay (Fried et al. 2007). All these species are dicotyledonous, have a C3 photosynthetic pathway, are therophytes, hermaphroditic and have partially overlapping flowering periods. They have different plant architectures. *Veronica hederifolia* L. and *Veronica persica* Poir. are creeping species. *Fallopia convolvulus* (L.) Á.Löve and *Galium aparine* L. are primarily climbing species while *Viola arvensis* Murray, *Geranium dissectum* L. and *Papaver rhoeas* L. are characterized by an erect habit.

Species traits

We use a few well-targeted functional traits that are ecologically meaningful (Bernhardt-Römermann et al. 2008), and chose three traits known to vary in response to disturbance and light competition: the specific leaf area (SLA), the plant canopy height and the plant above-ground biomass. SLA is a good indicator of weed-crop competition for light at the species-scale (Brainard, Bellinder, and DiTommaso 2005; Storkey 2005; Gaba et al. in press) and is also correlated with the relative growth rate (RGR) of plants (Reich, Walters, and Ellsworth 1997). A higher RGR is usually linked with a higher return interval of disturbances (Gaba et al. in press). The canopy height can be considered as an indicator of

light competition at the species-scale (Holt 1995) but also partly related to disturbance frequency (Gaba et al. in press). Finally, several studies have quantified the effect of competition among weeds and winter wheat based on the reduction of weeds above-ground biomass (Weiner et al. 2010). The above-ground biomass is also a surrogate of the plant performance and seed production (Lutman 2002; Brainard, Bellinder, and DiTommaso 2005).

Plant sampling and traits measurement

In each field, we delimited one area in each of the three field elements considered (the crop edge, the field margin and the field core). Up to 10 individuals per species per element were collected from each of the four cultivated fields sampled. In the crop edge and the field margin, samplings were carried out along a 50 meters transect. In the field core, a random sampling was performed. To avoid sampling genetically related individuals, the minimum distance between samples was always 50 cm. Measurements were conducted in early June 2012 within a single week when plants had reached the end of their vegetative growth period (numerous nodes or side shoots visible) or when they were at the beginning of their flowering period. The canopy height was measured *in situ* as the distance (in cm) between the top of the main photosynthetic organs and the soil. Two leaves (fully formed with no signs of damage or senescence) were then sealed in plastic bags containing moist paper towels to prevent dehydration. The above-ground biomass was collected and stored in paper bags. Immediately upon returning from the field, individual leaf area was measured using a leaf area meter (LI-3100 Area Meter, LI-COR inc, Lincoln, Nebraska USA). For small leaves, the surface area was determined using a software image analysis: Visilog 6.7 (Noesis, France). Then, leaves and above-ground biomass were dried at 80°C for 2 days and weighted (in g). The SLA (in m^2 g^{-1}) was calculated as the ratio of the leaf surface to the leaf dry mass.

Data analyses

All data analyses were carried out using the R software version 2.15.1 (R Development Core Team, 2012). Variation in functional trait values among individuals was explored with a standardized Principal Component Analysis (PCA). For each trait, a linear mixed model was implemented, that included the field element, the species, and the field

element x species interaction as fixed effects and a random intercept field effect. To meet the assumptions of homogeneity of variance and normality of the residuals, the SLA and the height were square-root transformed and the biomass was log10-transformed. Bartlett test and Shapiro-Wilk test were performed on the standardized residuals to check the need for transformation. Mixed effects models analyses were performed using the package lme4. A likelihood-ratio test based on the χ^2 distribution was used to evaluate the significance of the additional effect of each variable in the model after first including all other variables (i.e. type III analysis of deviance). We applied sum to zero contrasts prior to fitting models. We used Tukey contrasts for multiple comparisons of means to compare significant differences between field elements.

Interspecific variation in functional traits was quantified using a measure of overlap between the two distributions of trait values obtained for each pair of species. To avoid the effect of a too small sample size, we only considered species with a total of more than 10 individuals measured per field element. First, a measure of overlap was estimated for each trait based on non-parametric Gaussian kernel density estimation using the R functions implemented by Geange et al. (2011) but with slight modifications to follow recommendations from Sheather and Jones (1991) for the choice of bandwidth. Second, a multi-trait measure of overlap was estimated based on standardized trait values using the metric F_β (Villéger, Novack-Gottshall, and Mouillot 2011). F_β is a measure of functional dissimilarity between two convex hulls in a multidimensional space; it is maximal when two species have no common range of traits and minimal when they are identical. We thus used 1-F_β as a measure of functional overlap.

We used a randomization method to test whether the functional overlap between species within each field element was significantly lower than under the null hypothesis of no functional divergence among species. If individuals from two species share the same distribution of trait values, their actual taxonomic identity is irrelevant; the randomization procedure is therefore a permutation of individuals, independently of their species name. We generated 10000 null distributions and used a one-tailed direct test with significant threshold of $P < 0.05$ to test for a non-random structure (see Supplementary Figure 1 for details). Multiple comparisons were made; therefore a sequential Bonferroni adjustment was applied (Holm 1979).

Intraspecific variation in functional traits within each species was quantified using a measure of overlap between the two distributions of trait values obtained for each pair of field elements. The same overlap metrics and randomization method as described above were used to test whether the functional overlap between field elements for each species was significantly lower than under the null hypothesis of no intraspecific functional divergence among field elements. Individuals were randomized independently of the field element from which they were sampled.

Results

Over the four cultivated fields, a total of 386 plants were sampled and measured, 185 of which were located in the crop edge, 108 in the field margin and 93 in the field core area. The average number of plants sampled per species was 54±24.

Trait variability among field elements and species

The first axis of the PCA on individual traits' values explained more than 60% of the variation. Individuals were classified along this axis according to their height and SLA (Figure 1A). The variation in biomass was correlated with the variation in height, but was relatively independent from the variation in SLA. The ordination plan showed a clear difference between the crop edge and the field. In the crop edge, a wider range of trait values was observed, especially for the biomass (Figure 1B). In comparison, the field core and the field margin were both characterized by a similar trend of variation of SLA values (Figure 1B).

Functional traits values significantly varied with the species, the field element and the 'field element x species' interaction (Table 1). Important differences in trait values were observed between the weed individuals sampled in the crop edge and those sampled in the field margin. On average, individuals sampled in the crop edge were significantly taller, with higher biomass and smaller SLA values than in the field margin (Table 1 and Figure 1).

Ecological strategies of weed species

Based on functional overlap, two groups of species could be distinguished within the crop edge, respectively composed of *G. aparine*, *G. dissectum* and *P. rhoeas* (thereafter 'group 1') and *F. convolvulus*, *V. persica* and *V. arvensis* ('group 2'). *Veronica hederifolia* could not be included in the analyses because of too small sample sizes; however, figure 2 suggests it would belong to group 2. The multi-trait analysis showed a significant functional dissimilarity between these two groups, without any significant differences within a group (Table 2A). The single-trait analysis showed an overlap significantly lower than expected under random assumption (Table 2A), particularly with regard to height and biomass which are significantly higher in group 1 (Figure 2). Although SLA provided a less clear among-group distinction, species constituting group 1 showed lower values of this trait (Figure 2). By contrast to the crop edge, only little trait divergence among species was observed in the field margin, except for *V. hederifolia*, a creeping species that differed from all other species by its height (Table 2B). Finally, as previously illustrated in the PCA graphs (Figure 1), a similar pattern was observed in the field core and the field margin with no significant functional divergence among species. But, as several species had less than 10 individuals in this field element, overlap estimation and randomization testing could not be implemented for the field core.

Intraspecific trait variability

Different patterns of intraspecific variation were observed among the seven species. Intraspecific variation of *F. convolvulus*, *V. hederifolia*, *V. persica* and *V. arvensis* among field elements was mainly supported by a single functional trait i.e. SLA, while for *G. aparine*, *G. dissectum* and *P. rhoeas*, intraspecific variation was important for both SLA and biomass (Figure 1C). At the intraspecific level, the multi-trait functional overlap measured by 1 - F_β was always close to 0, indicating a significant difference in the multidimensional functional space between individuals sampled in adjacent field elements of the same field (Table 3). Although not detected on all pairs of field elements and for all species, the importance of intraspecific variability was also broadly highlighted by the single-trait approach. The intraspecific divergence was most frequently significant for the biomass and height between the crop edge and the field margin. Within all species, plants growing in the

crop edge had a higher biomass than in the field margin. Except for *V. persica* (a creeping species), plants growing in the crop edge were also significantly taller than their conspecifics from the field. The SLA of individuals growing in the crop edge was significantly lower than in the field margin, except for two species, *G. aparine* and *G. dissectum*. These two species are however characterized by lower SLA values in crop edge than in field margin (see Supplementary Figure 2 for details). Less consistent patterns were observed when comparing the field core with the other two elements. SLA was however generally higher for individuals sampled in the field core. Among the species studied, some are known to be more abundant in the crop edge (*G. aparine*, *F. convolvulus* and *V. persica*), others are known to be more abundant in the field core (*V. arvensis),* whereas *G. dissectum* and *P. rhoeas* are represented in all field elements (Fried et al. 2007). The general trends observed (Table 3) do not suggest that patterns of intraspecific variability are associated with the ecological preferences of the species: intraspecific variability was not higher nor lower in the preferred habitat of each species.

Discussion

In this study we demonstrate the existence of different weeds functional strategies among field elements based on *in situ* individual measurement of three key functional traits. In the field margin and the field core, we observed higher values of SLA, lower values of above-ground biomass and, although less clearly, smaller canopy height than in the crop edge. SLA is generally higher under canopy cover (Brainard, Bellinder, and DiTommaso 2005; Storkey 2005), which, in association with a smaller plant size, defines a shade-tolerance syndrome (Storkey 2005; Valladares and Niinemets 2008). This suggests that the main factor limiting the growth of individuals within the field is the lower light availability under crop canopy (Holt 1995). A high SLA is also known to be correlated with a high relative growth rate, an important ability in frequently disturbed environments (Gaba et al. in press). The relatively low canopy height and above-ground biomass observed within fields could also be associated with a predominance of late emerging plants that escaped important abiotic filters, such as herbicide applications or late freezing, but had a reduced growth and biomass accumulation because of an intense competition for light with the crop late in the season (Baumann et al. 2001; Chauvel, Guillemin, and Letouze 2005; Torra and Recasens 2008).

Thus, within the field, disturbances and competition for light could lead to a predominance of late emerging plants with a single fast-growing shade-tolerant strategy which are able to produce seeds under canopy cover.

In contrast to the field, in the crop edge – characterized by an absence of direct crop competition and less frequent disturbances – two different functional strategies seem to coexist. The first strategy (previously defined as group 1) is characterized by a stem elongation and larger investment into supporting tissues but partially lower SLA, which can be regarded as a shade-avoidance syndrome (Franklin and Whitelam 2005). The second strategy (previously defined as group 2) is characterized by higher SLA values but smaller plants, which is more consistent with shade tolerance (Storkey 2005; Valladares and Niinemets 2008). The coexistence of these two light acquisition strategies could result from the predominance of weed-weed competition leading a partial reduction of trait similarity among species. Studying larger sets of fields in diverse localizations will be necessary to validate these trends and a better characterization of the ecological filters at play, especially the 'weed-crop' and 'weed-weed' competitive interactions and disturbances, should be performed to fully understand how weeds respond to environmental conditions.

One salient result of our study is the substantial amount of intraspecific variation of weeds among field elements. Significant changes in trait values in response to varying environmental conditions were observed for all species. Furthermore, the large intraspecific variation observed in some species fully accounts for the presence of additional functional syndromes in the crop edge as compared to the field. Intraspecific trait variation may have two sources, i.e. genetic variability or phenotypic plasticity. Our study scheme does not allow distinguishing among the possible sources of intraspecific variation; however we think that phenotypic plasticity is more likely. First, a high phenotypic plasticity in response to competition and light environment was previously described in weeds able to grow in a wide array of different habitats (e.g. Griffith and Sultan 2012). Second, as the spatial scales considered here are very small (i.e. about one meter between the crop edge and the field margin, up to twenty meters compared to the field core), genetic differentiation among field elements is rather unlikely. Moreover, most weeds are typically considered barochorous (Benvenuti 2007), constraining dispersal to a few meters away from the mother plant. However, seeds can travel much farther via secondary dispersal by humans (i.e. anthropochory), especially by soil-working machinery, reducing the likelihood of genetic

differentiation. At the field scale, both the biotic environment and the management intensity differ between the field elements, which may select for genotypes adapted to field elements environmental conditions. This would result in fine-scale genetic differentiation, as observed previously in some weeds (Hettwer and Gerowitt 2004). However, the three adjacent field elements considered in this study are all tilled, which probably results in a genetic homogenization of the seed bank over time due to secondary seed dispersal. Thus the intraspecific variability observed in this study would be mostly due to phenotypic plasticity but further studies would be necessary to characterize the extent and role of plasticity and dispersion in the weed species studied here.

From a practical point of view, the occurrence of large intraspecific variation implies that the use of fixed mean field approach based on average trait values for analyzing the functional diversity of weed communities is likely to be misleading. Whereas such an approach could be relevant when comparing the trait distribution over large environmental gradients (e.g. across a country), it should be avoided when analyzing species response to environmental factors that vary at a finer scale, especially for plastic traits such as SLA and canopy height. *In situ* measurement of individual traits seems necessary to better understand how weeds trait distribution is structured across various habitats within agroecosystems.

Using a functional approach, our study confirms that crop edges are favorable habitats for the development of many weeds. Several development strategies unexpressed in the cultivated field itself are observed within crop edges. In addition, the higher biomass production, regardless of the species, suggest a higher potential for the replenishment of soil seedbanks within crop edges as compared to fields (José-María and Sans 2011). This is in agreement with previous results from Kohler et al. (2011) showing that, for threatened arable weeds, seed production is maximized in the presence of plowing but without crop competition, two conditions that characterizes the crop edge area.

Acknowledgments

This work was funded by a grant from INRA, Research Division “Plant Health and the Environment”. The authors thank Audrey Alignier, Rémy Destrebecq, Camille Drouhin, Gilles Louviot and Quentin Martinez for their assistance in the field.

References

Albert, C. H., F. Grassein, F. M. Schurr, G. Vieilledent, and C. Violle. 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13, no. 3: 217–225.

Andreasen, C., H. Stryhn, and J. C. Streibig. 1996. Decline of the flora in Danish arable fields. *Journal of Applied Ecology* 33: 619–626.

Baessler, C., and S. Klotz. 2006. Effects of changes in agricultural land use on landscape structure and arable weed vegetation over the last 50 years. *Agriculture Ecosystems & Environment* 115, no. 1-4: 43–50.

Baumann, D. T., L. Bastiaans, and M. J. Kropff. 2001. Effects of Intercropping on Growth and Reproductive Capacity of Late-emerging *Senecio vulgaris* L., with Special Reference to Competition for Light. *Annals of Botany* 87: 209–217.

Benvenuti, S. 2007. Weed seed movement and dispersal strategies in the agricultural environment. *Weed Biology and Management* 7, no. 3: 141–157.

Bernhardt-Römermann, M., C. Römermann, R. Nuske, A. Parth, S. Klotz, W. Schmidt, and J. Stadler. 2008. On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses. *Oikos* 117: 1533–1541.

Bolnick, D. I., P. Amarasekare, M. S. Araùjo, R. Bürger, J. M. Levine, M. Novack, V. H.W. Rudolf, S. J. Schreiber, M. C. Urban, and D. A. Vasseur. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 26, no. 4: 183–192.

Brainard, D. C., R. R. Bellinder, and A. DiTommaso. 2005. Effects of canopy shade on the morphology, phenology, and seed characteristics of Powell amaranth (*Amaranthus powellii*). *Weed Science*: 53, no. 2: 175–186.

Chauvel, B., J. P. Guillemin, and A. Letouze. 2005. Effect of intra-specific competition on development and growth of *Alopecurus myosuroides* Hudson. *European Journal of Agronomy* 22, no. 3: 301–308.

Cordeau, S., S. Petit, X. Reboud, and B. Chauvel.2012. Sown grass strips harbour high weed diversity but decrease weed richness in adjacent crops. *Weed Research* 52 no. 1: 88–97.

Cornwell, W. K., and D. D. Ackerly. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79, no. 1: 109–126.

Franklin, K. A., and G. C. Whitelam. 2005. Phytochromes and Shade-avoidance Responses in Plants. *Annals of Botany* 96, no. 2: 169-175.

Fried, G., E. Kazakou, and S. Gaba. 2012. Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 158: 147–155.

Fried, G., S. Petit, F. Dessaint, and X. Reboud. 2009. Arable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation? *Biological Conservation* 142, no. 1: 238–243.

Fried, G., C. Girod, M. Jacquot, and F. Dessaint. 2007. Répartition de la flore adventice à l'échelle d'un paysage agricole : analyse de la diversité des pleins champs et des bordures. Paper presented at AFPP – Vingtième Conférence du COLUMA, Dijon, December 11-12.

Gaba, S., G. Fried, E. Kazakou, B. Chauvel, and M.L. Navas. in press. Agroecological weed control using a functional approach. A review of cropping systems diversity. *Agronomy for Sustainable Development*.

Geange, S. W., S. Pledger, K. Burns, and J. S. Shima. 2011. A unified analysis of niche overlap incorporating data of different types. *Methods in Ecology and Evolution* 2, no. 2: 175–184.

Griffith, T., and S. E. Sultan. 2012. Field-based insights to the evolution of specialization: plasticity and fitness across habitats in a specialist/generalist species pair. *Ecology and Evolution* 2, no. 4: 778–791.

Gunton, R. M., S. Petit, and S. Gaba. 2011. Functional traits relating arable weed communities to crop characteristics. *Journal of Vegetation Science* 22, no. 3: 541–550.

Hettwer, U., and B. Gerowitt. 2004. An investigation of genetic variation in Cirsium arvense field patches. *Weed Research* 44, no. 4: 289–297.

Holm, S. 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6: 65–70.

Holt, J. S. 1995. Plant responses to light: A potential tool for weed management. *Weed Science* 43: 474–482.

José-María, L. and F. X. Sans. 2011. Weed seedbanks in arable fields: effects of management practices and surrounding landscape. Weed Research 51, no. 6: 631–640.

Jung, V., C. Violle, C. Mondy, L. Hoffmann, and S. Muller. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. Journal of Ecology 98, no. 5: 1134–1140.

Kleijn, D., and A. C. van der Voort. 1997. Conservation headlands for rare arable weeds: the effects of fertilizer application and light penetration on plant growth. Biological Conservation 81: 57–67.

Kohler, F., C. Vandenberghe, R. Imstepf, and F. Gillet. 2011. Restoration of Threatened Arable Weed Communities in Abandoned Mountainous Crop Fields. Restoration Ecology 19: 62–69.

Kovács-Hostyánski, A., P. Batáry, A. Báldi, and A. Harnos. 2011. Interaction of local and landscape features in the conservation of Hungarian arable weed diversity. Applied Vegetation Science 14, no. 1: 40–48.

Lutman, P. J. W. 2002. Estimation of seed production by Stellaria media, Sinapis arvensis and Tripleurospermum inodorum in arable crops. Weed Research 42, no. 5: 359–369.

Marshall, E. J. P., V. K. Brown, N. D. Boatman, P. J. W. Lutman, G. R. Squire, and L. K. Ward. 2003. The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. *Weed Research* 43, no. 2: 77–89.

Marshall, E. J. P., and G. M. Arnold. 1995. Factors affecting field weed and field margin flora on a farm in Essex, UK. *Landscape and Urban Planning* 31: 205–216.

Marshall, E. J. P. 1989. Distribution Patterns of Plants Associated with Arable Field Edges. *Journal of Applied Ecology* 26: 247–257.

MacArthur, R. H., and R. Levins. 1967. The limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377–385.

Navas M-L. 2012. Trait-based approaches to unravelling the assembly of weed communities and their impact on agro-ecosystem functioning. *Weed Research* 52, no. 6: 479–488.

R Development Core Team 2012. R: A language and environment for statistical computing. In. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.

Reich, P. B., M. B. Walters, and D. S. Ellsworth. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94: 13730–13734.

Robinson, R. A., and W. J. Sutherland. 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* 39, no. 1: 157–176.

Romero, A., L. Chamorro, F. X. Sans. 2008. Weed diversity in crop edges and inner fields of organic and conventional dryland winter cereal crops in NE Spain. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 124, no. 1-2: 97–104.

Sheather, S. J., and M. C. Jones. 1991. A reliable data-based bandwidth selection method for kernel density estimation. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B* 53: 683–690.

Storkey, J., Meyer, K. S. Still, and C. Leuschner. 2012. The impact of agricultural intensification and land-use change on the European arable flora. *Proceedings of the Royal Society B* 279: 1421–1429.

Storkey, J., S. R. Moss, and J. W. Cussans. 2010. Using Assembly Theory to Explain Changes in a Weed Flora in Response to Agricultural Intensification. *Weed Science* 58, no. 1: 39–46.

Storkey, J. 2006. A functional group approach to the management of UK arable weeds to support biological diversity. *Weed Research* 46, no. 6: 513–522.

Storkey, J. 2005. Modelling assimilation rates of 14 temperate arable weed species as a function of the environment and leaf traits. *Weed Research* 45, no. 5: 361–370.

Sutcliffe, O. L., and Q. O. N. Kay. 2000. Changes in the arable flora of central southern England since the 1960s. *Biological Conservation* 93, no. 1: 1–8.

Torra, J., and J. Recasens. 2008. Demography of Corn Poppy (*Papaver rhoeas*) in Relation to Emergence Time and Crop Competition. *Weed Science* 56, no. 6: 826–833.

Villéger, S., P. M. Novack-Gottshall, and D. Mouillot. 2011. The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time. *Ecology Letters* 14, no. 6: 561–568.

Valladares, F., and U. Niinemets. 2008. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 237–257.

Weiner, J., S. B. Andersen, W. K-M. Wille, H. W. Griepentrog, and J. N. Olsen. 2010. Evolutionary Agroecology: the potential for cooperative, high density, weed-suppressing cereals. *Evolutionary Applications* 3, no. 5-6: 473–479.

Table 1. Linear mixed model analyses on functional trait variation for seven weed species in three field elements (crop edge, field margin and field core). Tukey's post hoc tests investigate the pairwise differences between field elements (down). Square-root (SLA and canopy height) or log10-transformations (above-ground biomass) were applied to meet the assumptions of homogeneity of variance (Bartlett test) and normality of the residuals (Shapiro-Wilk test). * P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001, ns, not significant.

Tableau 1. Analyse de la variation des caractéristiques fonctionnelles de sept espèces adventices dans trois compartiments (interface, bord de champ, plein champ) à l'aide d'un modèle linéaire mixte. Des tests post-hoc de Tukey caractérisent les différences entre paires de compartiments (en bas). Des transformations ont été appliquées pour répondre aux hypothèses d'homogénéité de la variance (test de Bartlett) et de normalité des résidus (test de Shapiro-Wilk) : transformation par la racine carrée sur les valeurs de SLA et de hauteur de la canopée et transformation logarithmique décimale sur les valeurs de biomasse aérienne. * P <0,05, ** p <0,01, *** P <0,001, ns, absence de significativité.

Table 1

		specific leaf area		canopy height		above-ground biomass	
Fixed factors (Type III)	*df*	χ^2	*p*-value	χ^2	*p*-value	χ^2	*p*-value
field elements	2	118.058	***	54.250	***	190.350	***
species	6	68.378	***	170.002	***	68.629	***
field elements x species	12	34.493	***	97.916	***	86.184	***
Tukey contrasts		Estimate	*p*-value	Estimate	*p*-value	Estimate	*p*-value
field margin – crop edge		0.036081	***	-1.4636	***	-1.8693	***
field core – crop edge		0.039621	***	-0.4669	0.0969ns	-1.2520	***
field core – field margin		0.003540	0.749ns	0.9967	***	0.6174	**

Table 2. Interspecific comparisons of trait distribution within each field element. Overlap in functional trait values between weed species sampled within (A) the crop edge and (B) the field margin. Non-parametric Gaussian kernel density estimation was used to measure functional overlap for each trait (top). $1 - F_\beta$ is a measure of functional overlap in the multi-trait space (bottom). Values in bold are significantly lower than under the randomization null model after applying sequential Bonferroni-Holm adjustment ($P < 0.05$). Abbreviations used to represent species refer to EPPO codes as follow: Galium aparine (GALAP), Geranium dissectum (GERDI), Papaver rhoeas (PAPRH), Fallopia convolvulus (POLCO), Veronica hederifolia (VERHE), V. persica (VERPE) and Viola arvensis (VIOAR).

Tableau 2. Comparaisons interspécifiques de la distribution des traits au sein d'un compartiment. Part de chevauchement des distributions de valeurs de traits fonctionnels entre paires d'espèces adventices (A) dans l'interface et (B) dans le plein champ. L'approche uni-trait est basée sur la mesure du chevauchement entre courbes de distribution calculées à l'aide d'une méthode non-paramétrique d'estimation de densité par noyau (en haut). L'approche multi-traits est basée sur l'estimation du chevauchement entre deux enveloppes convexes : $1 - F_\beta$ (en bas). Les valeurs en gras sont significativement plus faibles que sous l'hypothèse d'une distribution des valeurs indépendantes de l'identité taxonomique des individus ($P < 0.05$). Une correction séquentielle de Bonferroni-Holm a été appliquée sur les résultats ci-dessous. Les abréviations présentées dans les tableaux ultérieurs se réfèrent aux codes EPPO comme suit : Galium aparine (GALAP), Geranium dissectum (GERDI), Papaver rhoeas (PAPRH), Fallopia convolvulus (POLCO), Veronica hederifolia (VERHE), V. persica (VERPE) and Viola arvensis (VIOAR).

Table 2

A	Crop edge				
Biomass	GERDI	PAPRH	POLCO	VERPE	VIOAR
GALAP	0.803	0.858	**0.203**	**0.413**	**0.331**
GERDI		0.725	**0.195**	**0.412**	**0.323**
PAPRH			**0.195**	**0.404**	**0.321**
POLCO				0.515	0.665
VERPE					0.771

SLA	GERDI	PAPRH	POLCO	VERPE	VIOAR
GALAP	0.746	0.758	**0.558**	**0.338**	**0.497**
GERDI		0.734	**0.517**	**0.267**	**0.516**
PAPRH			0.725	**0.514**	0.732
POLCO				0.735	0.737
VERPE					**0.651**

Canopy height	GERDI	PAPRH	POLCO	VERPE	VIOAR
GALAP	0.715	0.744	**0.423**	**0.343**	**0.509**
GERDI		0.921	**0.454**	**0.386**	**0.614**
PAPRH			**0.467**	**0.403**	**0.623**
POLCO				0.851	0.689
VERPE					0.659

1-F_β	GERDI	PAPRH	POLCO	VERPE	VIOAR
GALAP	0.157	0.219	**0.032**	**0.022**	**0.032**
GERDI		0.221	**0.019**	**0.012**	**0.014**
PAPRH			**0.019**	**0.058**	**0.033**
POLCO				**0.074**	0.279
VERPE					0.153

B	Field margin				
Biomass	GERDI	PAPRH	POLCO	VERHE	VIOAR
GALAP	0.516	0.573	0.576	0.340	0.709
GERDI		**0.207**	0.531	0.627	0.380
PAPRH			0.413	**0.099**	0.663
POLCO				0.321	0.672
VERHE					**0.213**

SLA	GERDI	PAPRH	POLCO	VERHE	VIOAR
GALAP	0.686	0.499	**0.355**	**0.286**	0.546
GERDI		0.671	0.581	0.455	0.815
PAPRH			0.478	0.363	0.737
POLCO				0.521	0.622
VERHE					0.505

Canopy height	GERDI	PAPRH	POLCO	VERHE	VIOAR
GALAP	0.633	0.726	0.801	**0.106**	0.661
GERDI		0.427	0.633	**0.201**	0.617
PAPRH			0.642	**0.049**	0.580
POLCO				**0.101**	0.647
VERHE					0.419

1-F_β	GERDI	PAPRH	POLCO	VERHE	VIOAR
GALAP	0.303	**0.003**	0.031	**0**	0.026
GERDI		**0.002**	0.024	**0**	**0.015**
PAPRH			0.026	**0**	0.073
POLCO				**0**	0.210
VERHE					**0**

Table 3. Intraspecific comparisons of trait distribution between field elements. Overlap in functional trait values between plants sampled from different field elements within each weed species. Non-parametric Gaussian kernel density estimation was used to measure functional overlap for each trait (top). $1 - F_\beta$ is a measure of functional overlap in a multi-trait space (bottom). Values in bold are significantly lower than under the randomization null model assumption after applying sequential Bonferroni-Holm adjustment ($P < 0.05$). CE: Crop Edge; FM: Field Margin; FC: Field Core; NA: data not available due to too small sample sizes. EPPO codes refer to abbreviations as presented in Table 2.

Tableau 3. Comparaisons intraspécifiques de la distribution des traits entre compartiments. Part de chevauchement des distributions de valeurs de traits fonctionnels entre paires de compartiments. L'approche uni-trait est basée sur la mesure du chevauchement entre courbes de distribution calculées à l'aide d'une méthode non-paramétrique d'estimation de densité par noyau (en haut). L'approche multi-traits est basée sur l'estimation du chevauchement entre deux enveloppes convexes : $1 - F_\beta$ (en bas). Les valeurs en gras sont significativement plus faibles que sous l'hypothèse d'une distribution des valeurs indépendantes du compartiment d'échantillonnage ($P < 0.05$). Une correction séquentielle de Bonferroni-Holm a été appliquée sur les résultats ci-dessous. CE: interface; FM: bord de champ; FC: plein champ; NA : trop peu de données disponibles pour effectuer l'analyse statistique. Les codes EPPO font références aux abréviations décrites dans la légende du Tableau 2.

Table 3

Biomass	CE - FM	CE - FC	FM - FC
GALAP	**0.217**	NA	NA
GERDI	**0.264**	**0.181**	0.546
PAPRH	**0.051**	0.424	NA
POLCO	**0.314**	0.673	**0.285**
VERPE	**0.029**	**0.054**	0.761
VIOAR	**0.199**	**0.298**	NA

SLA	CE - FM	CE - FC	FM - FC
GALAP	0.803	NA	NA
GERDI	0.635	**0.062**	**0.382**
PAPRH	**0.379**	0.711	NA
POLCO	**0.218**	**0.422**	**0.301**
VERPE	**0.122**	**0.214**	0.558
VIOAR	**0.358**	**0.444**	NA

Canopy height	CE - FM	CE - FC	FM - FC
GALAP	**0.407**	NA	NA
GERDI	**0.307**	0.639	**0.424**
PAPRH	**0.199**	0.742	NA
POLCO	**0.434**	0.551	**0.234**
VERPE	0.621	0.500	0.550
VIOAR	**0.286**	**0.073**	NA

1-F_β	CE - FM	CE - FC	FM - FC
GALAP	**0.008**	NA	NA
GERDI	**0**	**0**	**0**
PAPRH	**0.001**	**0**	NA
POLCO	**0.001**	**0.003**	**0**
VERPE	**0**	**0**	**0.001**
VIOAR	**0.014**	**0**	NA

Figure captions

Figure 1. Standardized Principal Component Analysis of the variation of three functional traits in seven weed species, measured at the individual level within three field elements. A: contribution of traits to the first and second principal components. B: location of plants sampled from different field elements on the ordination plan; 90% confidence ellipses around field elements centroids are drawn. C: location of plants belonging to different species on the ordination plan. EPPO codes refer to abbreviations as presented in Table 2.

Figure 2. Distribution of trait values per species and field element. The horizontal line on each beanplot is the mean value of the distribution. The graphical representation is based on a non-parametric Gaussian kernel density estimation. The canopy height and the specific leaf area were square-root transformed while the above-ground biomass was log10-transformed. CE: Crop Edge; FM: Field Margin; FC: Field Core. EPPO codes refer to abbreviations as presented in Table 2. Groups 1 and 2 refer to species grouping based on functional overlap (see the main text for details).

Légende des figures

Figure 1. Analyse en Composante Principale (ACP) de la variation de trois traits fonctionnels de sept espèces adventices, mesurés au niveau individuel dans trois compartiments. A : contribution des traits aux deux premiers axes de l'ACP. B : position des individus sur le plan d'ordination en fonction du compartiment d'échantillonnage; les ellipses autour des centroïdes de chaque compartiment représentent l'intervalle de confiance à 90%. C : position des individus sur le plan d'ordination en fonction de l'espèce. Les codes EPPO font référence aux abréviations décrites dans la légende du Tableau 2.

Figure 2. Distribution des valeurs de traits par espèce et par compartiment. La ligne horizontale représente la valeur moyenne de la distribution. La représentation graphique est basée sur une méthode non-paramétrique d'estimation de densité par noyau. Une transformation par la racine carrée a été effectuée sur les valeurs de SLA et de hauteur de la canopée et une transformation logarithmique décimale sur les valeurs de biomasse aérienne. CE: interface; FM: bord de champ; FC: plein champ. Les codes EPPO se réfèrent aux abréviations telles que présentées dans le tableau 2. Les groupes 1 et 2 se rapportent à regroupement d'espèces sur la base de l'approche de comparaison des parts de chevauchement

des distributions de valeurs de traits fonctionnels entre espèces (voir le corps du texte pour plus de détails).

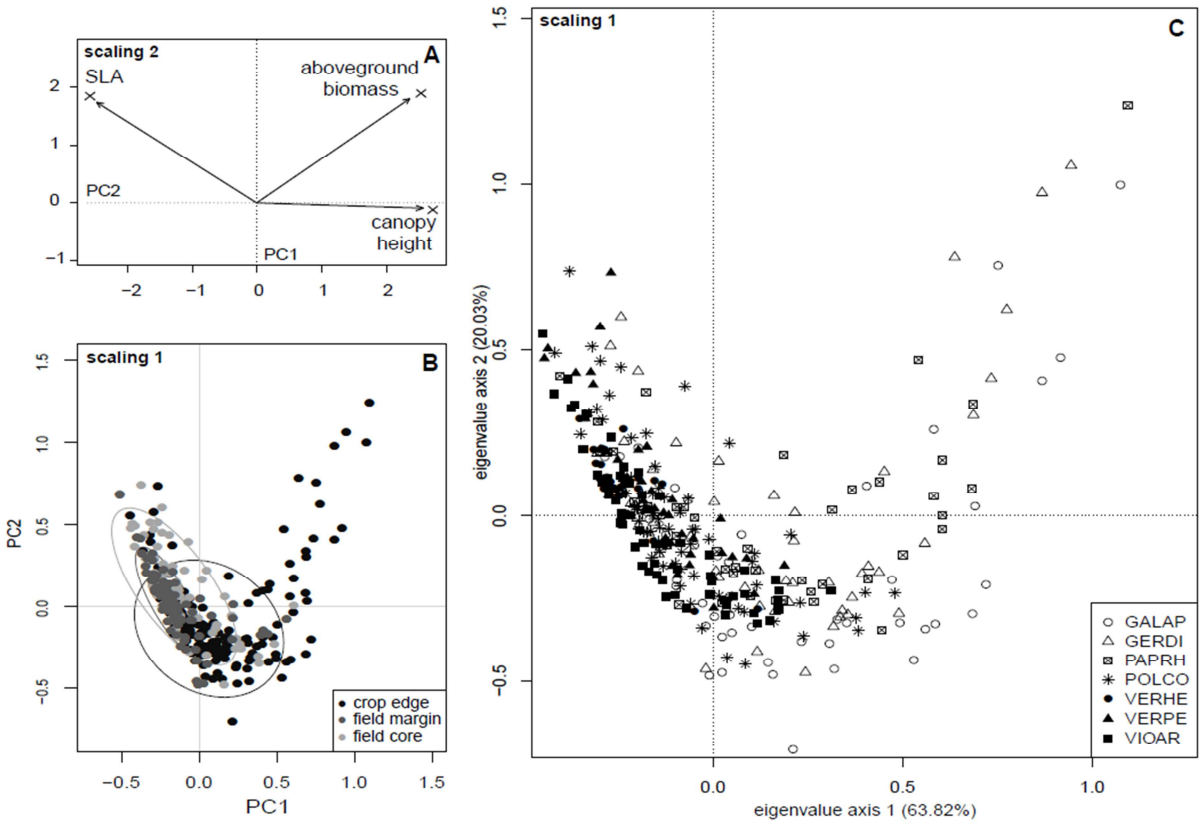
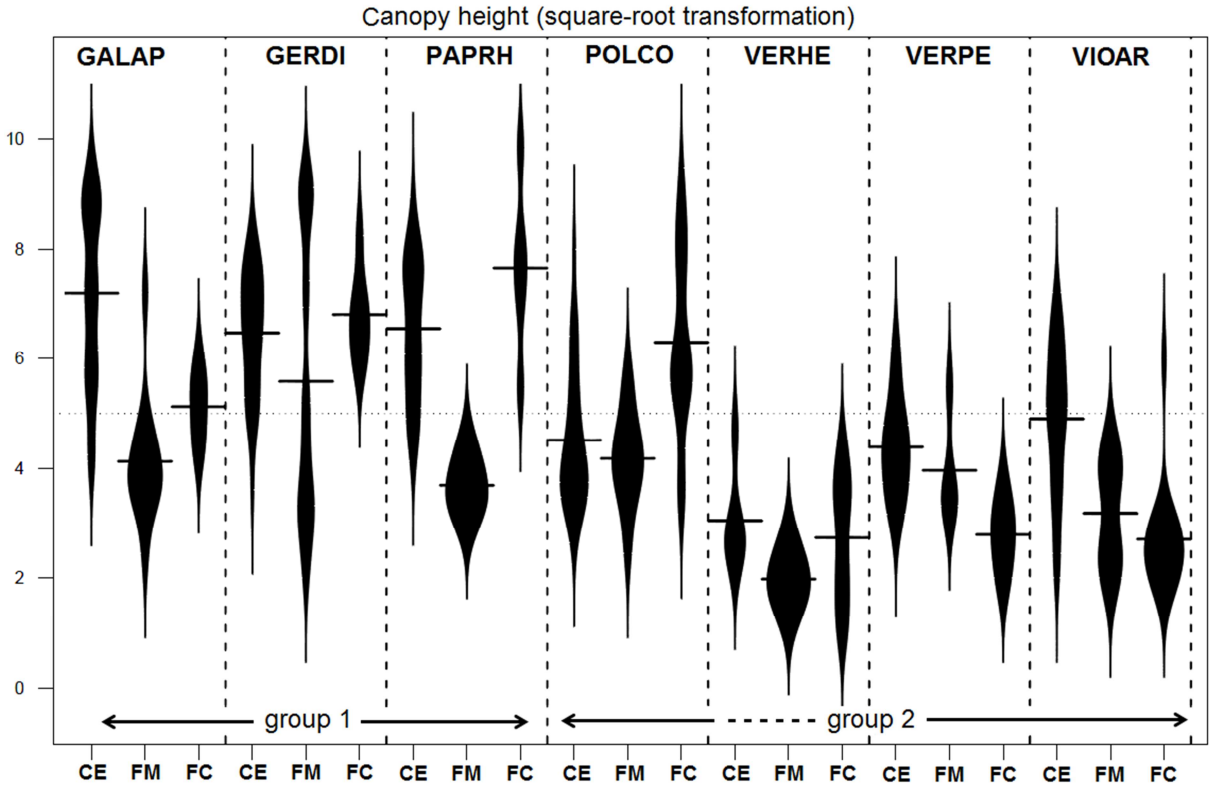
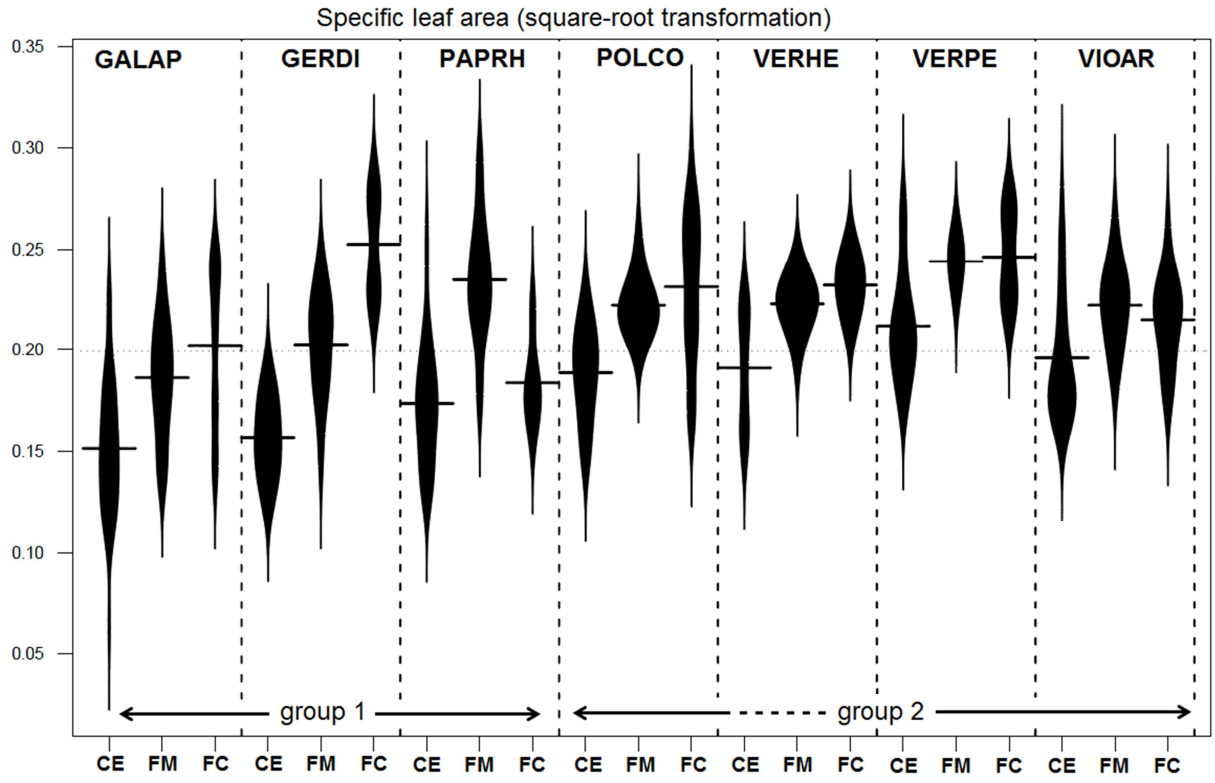


Figure 1


Canopy height (square-root transformation)
GALAP
GERDI
PAPRH
POLCO
VERHE
VERPE
VIOAR
10
8
6
4
2
0
group 1
group 2
CE FM FC CE FM FC CE FM FC CE FM FC CE FM FC CE FM FC CE FM FC


Specific leaf area (square-root transformation)
GALAP
GERDI
PAPRH
POLCO
VERHE
VERPE
VIOAR
0.35
0.30
0.25
0.20
0.15
0.10
0.05
group 1
group 2
CE FM FC CE FM FC CE FM FC CE FM FC CE FM FC CE FM FC CE FM FC

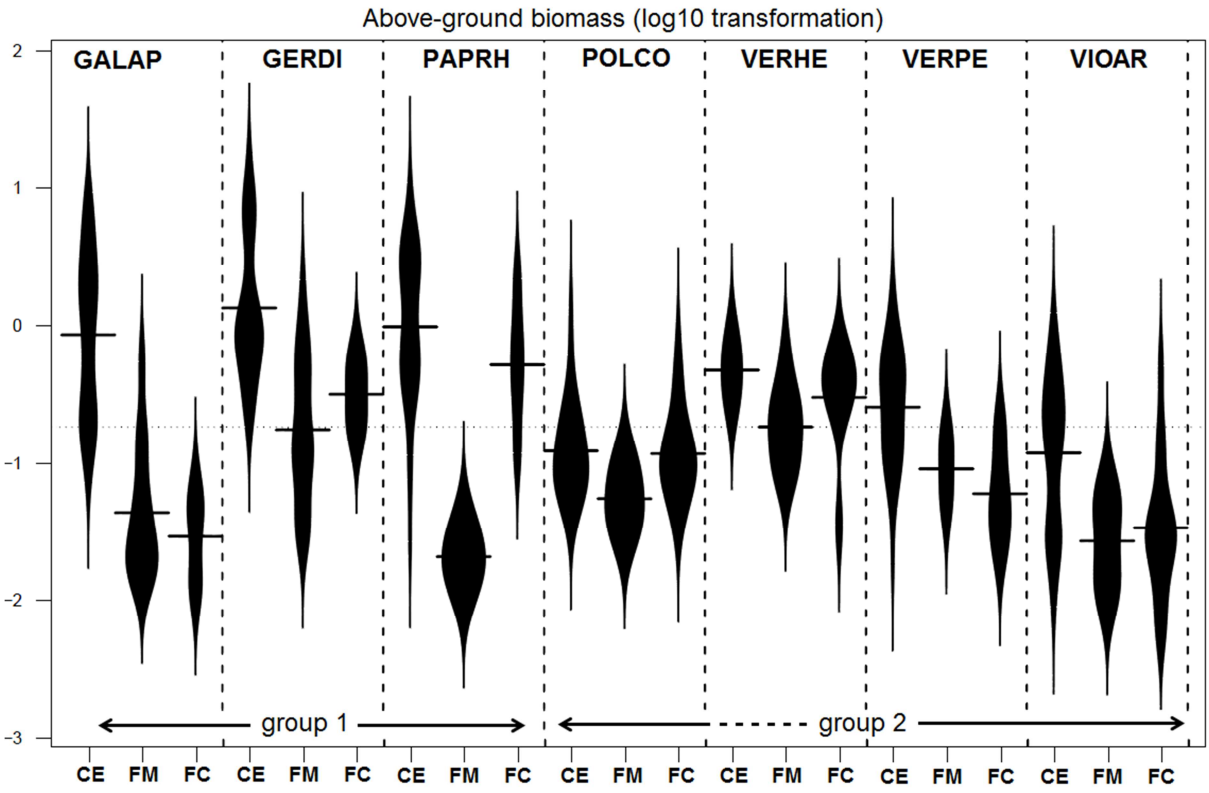

Above-ground biomass (log10 transformation)
GALAP
GERDI
PAPRH
POLCO
VERHE
VERPE
VIOAR
2
1
0
−1
−2
−3
group 1
group 2
CE FM FC CE FM FC CE FM FC CE FM FC CE FM FC CE FM FC CE FM FC

Figure 2

Supporting Information

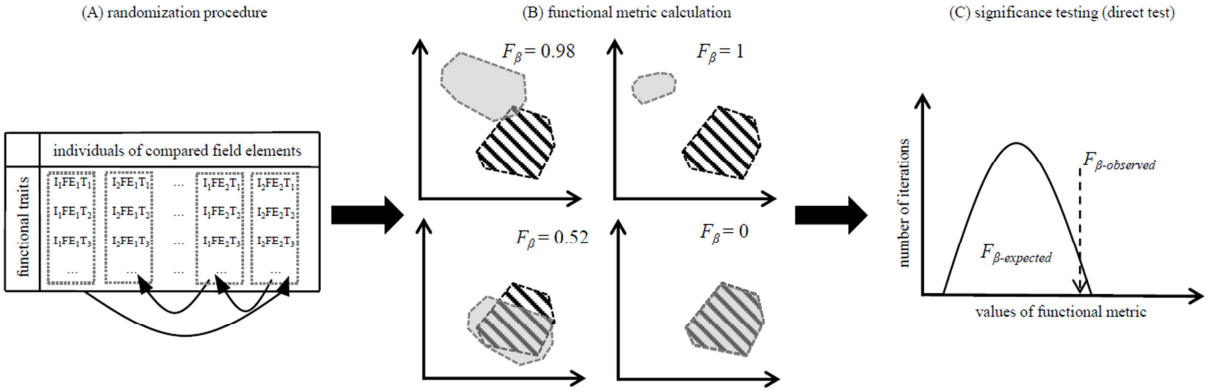
The interspecific and intraspecific variation of functional traits in weeds: contrasted ecological strategies within arable fields.

Rémi Perronne[a], Sabrina Gaba[a], Emilie Cadet[a], Valérie Le Corre[a]

[a] *INRA, UMR1347 Agroécologie, BP 86510, F-21000 Dijon, France*

Supplementary Figures

Supplementary Figure 1. Schematic representation of the randomization-model used for the multi-trait measure: (A) First, matrices of individuals x traits in a set of individuals sampled in both field elements (e.g. the crop edge and the field margin) were randomized after standardization (Petchey and Gaston 2006) and all the traits of an individual plant were kept together during the randomization (Stubbs and Wilson 2004). (B) Second, for each of the 10000 null matrices generated, the F_β index was calculated (Villéger, Novack-Gottshall, and Mouillot 2011). The functional dissimilarity index is bounded between zero (i.e. perfect overlap) and one (i.e. absence of intersection). (C) Finally, based on a direct test of significance, more appropriate for convex hull volume metrics (Veech 2012), the evaluation of the non-random structure was made (one-tail test, $\alpha = 0.05$) after applying sequential Bonferroni-Holm adjustment (1979).



Supplementary References Figure 1

Holm, S. 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6: 65–70.

Petchey, O. L., and K. J. Gaston. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741–758.

Stubbs, W. J., and J. B. Wilson. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology* 92: 557–567.

Veech, J. A. 2012. Significance testing in ecological null models. *Theoretical Ecology* 5: 611–616.

Villéger, S., P. M. Novack-Gottshall, and D. Mouillot. 2011. The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time. *Ecology Letters* 14: 561–568.

Annexe E: corrélations entre traits (partie 4.3.2)

Une étude des corrélations entre chaque paire de traits a été effectuée à l'aide d'un test de corrélation de rang de Spearman, à la fois sur l'ensemble des individus échantillonnés dans le cadre de l'étude présentée en 4.3 et par traitement, en distinguant par ailleurs les espèces à émergence automnale des autres, celles-ci ne présentant pas le même stade phénologique au moment de la mesure, stade phénologique modifiant les valeurs de traits.

De nombreuses corrélations significatives ont été détectées, considérant soit l'ensemble des individus collectés dans le cadre de l'étude, soit ceux collectés dans chaque traitement. Ce patron a également été observé lorsque seules les espèces à émergence automnale ont été considérées, c.à.d. en cherchant à minimiser l'influence du stade phénologique, connu pour influencer les valeurs des différents traits mesurés (Tableau 1). Par ailleurs, il est intéressant de noter qu'il existe une corrélation négative constante sur l'ensemble des traitements entre d'une part la hauteur de canopée, et d'autre part les trois autres traits mesurés (SSF, PMF et concentration en azote de la partie aérienne), ainsi qu'une corrélation positive constante entre ces trois traits. Une corrélation apparait particulièrement robuste et significative, celle observée entre la PMF et la concentration en azote de la partie aérienne (Tableau 1).

Tableau 1: Coefficients de corrélation de rang entre chaque paire de traits, à la fois sur l'ensemble du jeu de données, et différencié par traitement. Le test de corrélation de Spearman a été effectué sur l'ensemble des individus (A) et uniquement sur les espèces adventices à émergence automnale (B). * p-value < 0.05, ** p-value < 0.01, *** p-value < 0.001, n.s. absence de différences significatives après application d'une correction de Bonferroni-Holm.

A - ensemble des individus	jeu de données complet	N0C0	N0C1	N1C0	N1C1
hauteur de canopée – SSF	-0.348***	-0.331**	-0.444***	-0.411***	-0.418***
hauteur de canopée – PMF	-0.576***	-0.734***	-0.531***	-0.510***	-0.378***
hauteur de canopée - concentration en azote	-0.508***	-0.577***	-0.464***	-0.505***	-0.465***
SSF – PMF	0.409***	0.186n.s.	0.579***	0.435***	0.597***
SSF – concentration en azote	0.514***	0.309**	0.610***	0.507***	0.620***
PMF – concentration en azote	0.780***	0.759***	0.772***	0.748***	0.838***

B - espèces à émergence automnale	jeu de données complet	N0C0	N0C1	N1C0	N1C1
hauteur de canopée – SSF	-0.179**	0.054n.s.	-0.323*	-0.232*	-0.389***
hauteur de canopée – PMF	-0.411***	-0.553***	-0.412***	-0.332**	-0.304**
hauteur de canopée - concentration en azote	-0.410***	-0.410***	-0.399**	-0.410***	-0.420***
SSF – PMF	0.293***	-0.078n.s.	0.503***	0.272*	0.568***
SSF – concentration en azote	0.438***	0.094n.s.	0.577***	0.429***	0.582***
PMF – concentration en azote	0.757***	0.775***	0.739***	0.714***	0.822***

Annexe F: Influence de la plante cultivée sur la structure fonctionnelle des communautés adventices

Cette Annexe constitue un complément à l'étude présentée en 4.3. Le design expérimental, les protocoles de mesures (4.2), ainsi que les interprétations détaillées dans cette partie (4.3) sont requis pour une meilleure compréhension des résultats obtenus dans cette Annexe. L'analyse principale repose sur une approche 'modèle nul' ayant fait l'objet d'un développement dans le cadre du Chapitre 1 et d'une première application dans le cadre du Chapitre 2 (3.1).

Nous tenterons de répondre aux questions suivantes dans la suite de cette étude :

1. La présence de la culture et le niveau de fertilisation azotée affectent-t-ils la structure fonctionnelle des communautés adventices ?
2. Si oui, cela peut-il s'expliquer par la disponibilité en ressource lumineuse, c.à.d. indépendamment du traitement ?

1. Analyses préliminaires : effet des traitements sur la composition taxonomique et phénologique des communautés adventices

Nous avons étudié l'influence des traitements (N0C0, N1C0, N0C1 et N1C1) sur la composition taxonomique et phénologique des communautés adventices.

La composition taxonomique a été comparée entre traitements à l'aide de l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis, en utilisant le nombre d'individus par espèce comme donnée d'abondance (1 - S17 suivant Legendre & Legendre 1998). Une procédure de permutation réassociant le nom d'une espèce à une abondance observée a permis de tester la significativité des différences observées.

La composition phénologique a été comparée entre traitements à l'aide d'une approche dite *cumulative link (logit) mixed model* comprenant les modalités des deux facteurs étudiés seuls – c.à.d. N0 vs N1 et C0 vs C1 seuls – et leur interaction comme effets fixes, et la parcelle comme effet aléatoire, c.à.d. une ordonnée à l'origine aléatoire (*random intercept model*). Un rapport de vraisemblance basé sur la distribution du χ^2 a été utilisé pour évaluer la significativité de chaque effet fixe et de l'interaction.

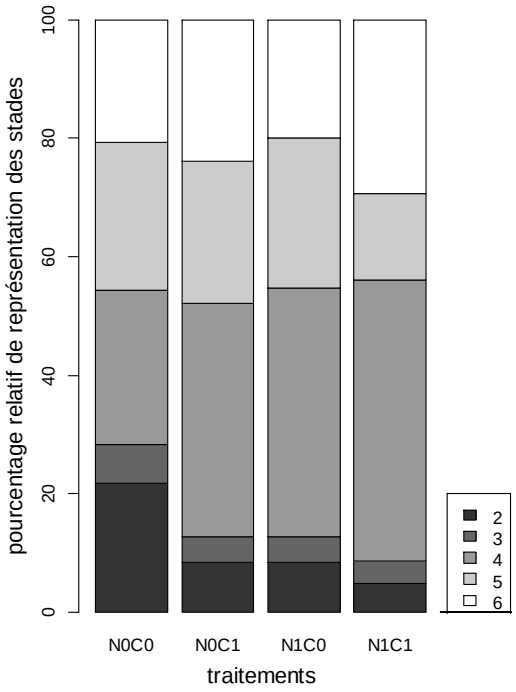


Figure 1: Parts relatives de représentation des différents stades phénologiques observés par traitement sur l'ensemble des parcelles. Les stades phénologiques correspondent aux chiffres suivants: 2: croissance initiale, 3: ramification (espèces dicotylédones) ou tallage (espèces monocotylédones), 4: élongation de la tige, 5: floraison, 6: grenaison. L'utilisation d'un *cumulative link (logit) mixed model* ne met en évidence aucune différence significative.

Nous n'avons pas observé d'influence significative des traitements sur la répartition des stades phénologiques au sein de chaque communauté (p-value > 0.05, Figure 1).

Tableau 1: Comparaisons de la composition taxonomique des traitements par paire et par parcelle. Les analyses sont fondées sur l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis en utilisant le nombre d'individus par espèce comme une donnée d'abondance. Les valeurs en gras indiquent une différence significative plus élevée que dans le cadre de l'hypothèse nulle après application d'une correction de Bonferroni-Holm, suggérant une différence significative de composition entre traitements.

P1	H0N0C0	H0N0C1	H0N1C0
H0N0C1	0.282		
H0N1C0	0.282	0.350	
H0N1C1	0.384	0.350	0.350

P10	H0N0C0	H0N0C1	H0N1C0
H0N0C1	0.317		
H0N1C0	0.317	0.333	
H0N1C1	0.500	0.366	0.366

P2	H0N0C0	H0N0C1	H0N1C0
H0N0C1	**0.704**		
H0N1C0	**0.697**	0.727	
H0N1C1	**0.655**	0.555	0.583

P14	H0N0C0	H0N0C1	H0N1C0
H0N0C1	0.444		
H0N1C0	0.500	0.556	
H0N1C1	0.350	0.444	0.300

P9	H0N0C0	H0N0C1	H0N1C0
H0N0C1	**0.900**		
H0N1C0	**0.647**	**0.846**	
H0N1C1	**0.923**	**0.778**	**0.625**

Dans la plupart des parcelles, la composition taxonomique ne diffèrent par ailleurs pas entre traitements (Tableau 1).

Ces résultats suggèrent que les différences fonctionnelles potentiellement observées entre traitements d'une même parcelle ne devraient pas être principalement causés par des différences de composition taxonomique ou phénologique des individus constituant les communautés étudiées.

2. *Effets de la présence de la culture et de la fertilisation azotée sur la structure fonctionnelle des communautés adventices*

Trois attendus peuvent être proposés en cas de compétition: (i) une différenciation fonctionnelle, (ii) un mimétisme fonctionnel, (iii) le maintien de plusieurs stratégies complémentaires. Compte tenu des facteurs contrôlés dans le cadre de cette expérimentation, il est possible de suggérer que des individus adventices pourraient présenter une stratégie d'évitement et/ou de tolérance à l'ombrage, mais également une (ou plusieurs) stratégie(s) d'acquisition de la ressource azotée.

Pour tester ces hypothèses, nous avons utilisé une procédure de randomisation basée sur une hypothèse nulle supposant une absence de relation entre la biomasse individuelle relative produite par un individu et les valeurs de traits caractérisant ce même individu. Cette procédure a été appliquée séparément pour chaque quadrat, et la biomasse relative de chaque individu a été calculée comme la proportion de biomasse représentée par cet individu par rapport à la biomasse produite par l'ensemble des individus échantillonnés.

L'approche 'modèle nul' n'a que rarement été appliquée à des données individuelles (Paine et al. 2011). Cependant, cette méthode permet de poser une hypothèse particulière tout en contraignant une (ou plusieurs) matrices étudiées. Dans notre cas, si l'hypothèse nulle autorise la recombinaison des valeurs de traits d'un individu à la biomasse relative d'un autre individu, à l'échelle de la communauté, le nombre d'individus échantillonnés, la composition taxonomique de la communauté et le lien entre les différents traits mesurés sur un même individu n'ont pas été modifiés. De plus, les communautés adventices étant fréquemment constituées d'individus à des stades phénologiques relativement distincts, stades phénologiques influençant à la fois la biomasse individuelle et les valeurs de traits des individus, nous avons effectué des permutations entre individus présentant une phénologie similaire. Afin de comparer chaque communauté observée, 10 000 communautés nulles ont été générées. Le pool d'espèces de référence est ici constitué de l'ensemble des individus échantillonnés dans un quadrat d'étude présentant un stade phénologique comparable.

L'approche appliquée questionne l'existence d'un domaine de validité des recombinaisons individuelles entre biomasse relative et valeurs de traits. L'une des contraintes précédemment évoquée – absence de recombinaison des valeurs de différents traits au sein d'un même individu – repose sur la volonté de maintenir un certain réalisme biologique (Stubbs & Wilson 2004). Il est également possible de se questionner sur la possibilité d'associer une biomasse relative élevée à une espèce de faible taille si cette combinaison n'a jamais été observée dans la nature du fait de contraintes physiologiques ou architecturales propres. Pour ce faire nous avons donc cherché à caractériser l'ensemble des combinaisons observées pour chaque trait dans le jeu de données (Figure 2). Après exclusion des individus présentant des valeurs extrêmes de traits, on remarque que l'ensemble des combinaisons sont observées dans la réalité pour la SSF, la PMF et la concentration en azote, mais qu'il existe un domaine d'invalidité pour la hauteur de canopée, les individus ayant produit une faible biomasse étant tous des individus de petite taille. Cela suggère que les recombinaisons qui résulteront de la méthode

de randomisation présentent un certain réalisme pour la SSF, la PMF et la concentration en azote, mais qu'il existe une limite à l'interprétation des patrons identifiés pour la hauteur de canopée.

Trois métriques fonctionnelles ont été calculées sur la base de la distribution des traits observés à l'échelle de la communauté adventice seule: (i) la médiane, (ii) l'écart interdécile et (iii) la distance moyenne par paire de valeurs de traits. Les valeurs de la médiane et de l'écart interdécile se basent sur la méthode de lissage reposant sur l'estimation de probabilité de densité par noyau, suivant le même protocole qu'en 4.3.2.6.

Sur la base de cette distribution, la médiane représente la valeur de trait associée à 50% de la biomasse totale représentée par les 20 individus constituant la communauté adventice, tandis que l'écart interdécile refère à la plage de valeurs de traits occupée par 80% de la biomasse totale. La distance moyenne par paires de valeurs de traits, par la suite MTDw, correspond à la distance moyenne entre deux valeurs de traits pour l'ensemble des combinaisons entre deux individus observés au sein d'une communauté, par ailleurs pondérée par la biomasse aérienne relative de ces individus. Pour tester la significativité des patrons observés, nous avons appliqué un test direct unilatéral présentant un seuil de 5%. Pour chaque communauté, les valeurs des métriques observées ont été représentées graphiquement par rapport à la distribution aléatoire à l'aide du calcul du SES[58] (Gotelli & McCabe, 2002).

[58] SES = (valeur$_{observée}$ – moyenne (valeur$_{attendue}$))/écart type (valeur$_{attendue}$)

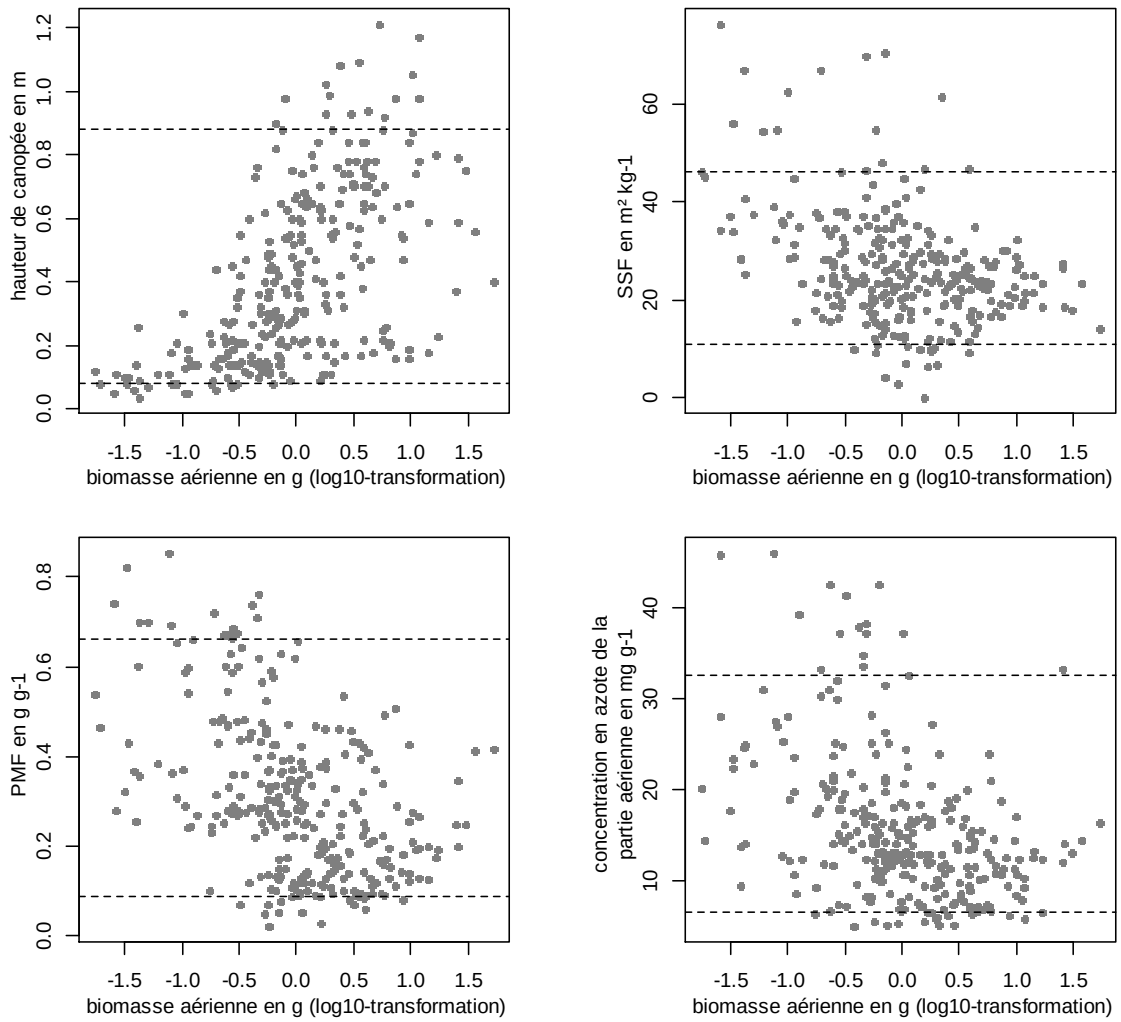


Figure 2: Relations entre chacun des traits et la biomasse individuelle produite. L'ensemble des individus du jeu de données ont été considérés, indépendamment du traitement. Les lignes pointillées représentent un intervalle de confiance à 90%. Seuls les individus présentant un stade phénologique 4: élongation de la tige, 5: floraison, 6: grenaison, ont été considérés.

De manière générale, c.à.d. sur l'ensemble des parcelles agricoles et des traitements, la médiane, l'écart interdécile et le MTDw ont révélé 42.5%, 32.5% et 17.5% d'écarts significatifs par rapport à l'hypothèse nulle, respectivement (Tableau 3). Pour tous les traitements, la hauteur médiane de la canopée apparait plus élevée qu'attendu sous l'hypothèse nulle, tandis que les trois autres traits présentent des valeurs significativement inférieures. Cela apparait conforme aux corrélations détectées entre traits (Annexe D). Ces déplacements de valeur médiane suggèrent que les individus ayant produit une importante biomasse se caractérisent dans l'ensemble des traitements – et plus particulièrement en cas de fertilisation azotée où l'on observe 55% de déviation à l'attendu aléatoire – par une hauteur plus élevée et des valeurs de SSF, PMF et de concentration en azote plus faible que les autres espèces constituant la communauté (Tableau 2).

Ces résultats sont en accord avec l'existence d'une architecture à port érigé permettant à une plante d'éviter un important ombrage. Ce type d'architecture nécessite un important investissement en tissus de support, expliquant la forte biomasse produite.

L'écart interdécile montre une réduction de la gamme de valeurs de traits occupée par 80% de la biomasse totale de la communauté en présence de la culture. Cette réduction est observée, pour l'ensemble des traits, dans 47.5% des quadrats en présence de culture (19 combinaisons sur 40) mais seulement dans 4 quadrats en absence de culture, suggérant une convergence des valeurs de traits des individus produisant la biomasse individuelle la plus élevée en présence de culture, et donc le maintien d'une unique stratégie de développement dans près de la moitié des quadrats semés.

Le MTDw ne montre que de faibles tendances, suggérant que dans de rares cas, en présence de culture, il est possible d'observer une proximité des valeurs de traits des espèces ayant produit la biomasse la plus élevée, tandis qu'en absence de culture, la structure fonctionnelle présente une distribution majoritairement aléatoire, avec quelques combinaisons présentant une divergence des valeurs de traits des individus produisant la biomasse individuelle la plus élevée, suggérant alors que plusieurs stratégies de développement – en hauteur ou en terme d'efficience d'utilisation de l'azote – permettent de produire une biomasse individuelle élevée au sein d'une même communauté (Tableau 2).

Ces résultats, associés à ceux de la médiane, sont en accord avec les analyses réalisées en 4.3, suggérant l'existence d'un 'mimétisme fonctionnel' en présence de la plante cultivée.

Tableau 2: Nombre de parcelles déviant de l'hypothèse nulle ; résultat distingué par métrique fonctionnelle et par un traitement. Les valeurs indiquées correspondent au nombre de parcelles agricoles (n = 5) dont la valeur observée diffèrent significativement lorsque comparée à 10 000 communautés 'nulles', après application d'un test direct unilatéral présentant un seuil de 5%. Le 'modèle nul' repose sur l'hypothèse nulle d'absence de relation entre la biomasse individuelle produite et les valeurs de traits caractérisant ce même individu. Pour les mesures, les valeurs observées, soient inférieures aux attendus, soient plus élevées, sont indiquées par "<" et ">", respectivement.

traits	traitements			
	N0C0	N1C0	N0C1	N1C1
	déplacement de la médiane			
hauteur	1 (>)	5 (>)	2 (>)	2 (>)
SSF	2 (<)	2 (<)	0	3 (<)
PMF	1 (<)	1 (<)	3 (<)	2 (<)
concentration en azote	2 (<)	3 (<)	1 (<)	4 (<)
	écart interdécile			
hauteur	0	1 (<) - 2 (>)	1 (<)	2 (<)
SSF	1 (<)	0	1 (<)	4 (<)
PMF	1 (<)	0	2 (<)	3 (<) - 1 (>)
concentration en azote	1 (<)	0	3 (<)	3 (<)
	distance moyenne par paire de valeurs de traits			
hauteur	0	3 (>)	1 (<)	1 (<)
SSF	1 (>)	0	0	1 (<)
PMF	0	0	1 (<)	2 (<) - 1 (>)
concentration en azote	0	2 (>)	1 (<)	1 (<) - 2 (>)

3. *Influence du niveau d'interception lumineuse cumulée sur les patrons de diversité fonctionnelle observés*

La lumière représente généralement la ressource limitante en système de culture conventionnel. L'ensemble des résultats précédents suggèrent son influence prépondérante sur les patrons de distributions de traits observés. La ressource lumineuse constitue donc une variable environnementale pertinente pour interpréter les patrons de diversité fonctionnelle sur la base de l'approche 'modèle nul'.

Nous considérerons que la lumière constitue ici un indicateur synthétique des conditions environnementales, et étudierons la relation entre son niveau d'interception au cours du cycle cultural et la diversité fonctionnelle observée dans chaque quadrat pour deux métriques: l'écart interdécile et le MTDw. Nous avons ainsi analysé la relation entre le SES calculé pour chaque trait et le $TPAR_{cumulé}$ au cours de la saison d'étude sur la base de modèles linéaires mixtes incluant le $TPAR_{cumulé}$ comme effet fixe et la parcelle agricole comme effet aléatoire, c.à.d. présentant une ordonnée à l'origine aléatoire. Un rapport de vraisemblance basé sur la distribution du χ^2 a été utilisé pour évaluer la significativité de l'effet fixe suivant une analyse de déviance de type III.

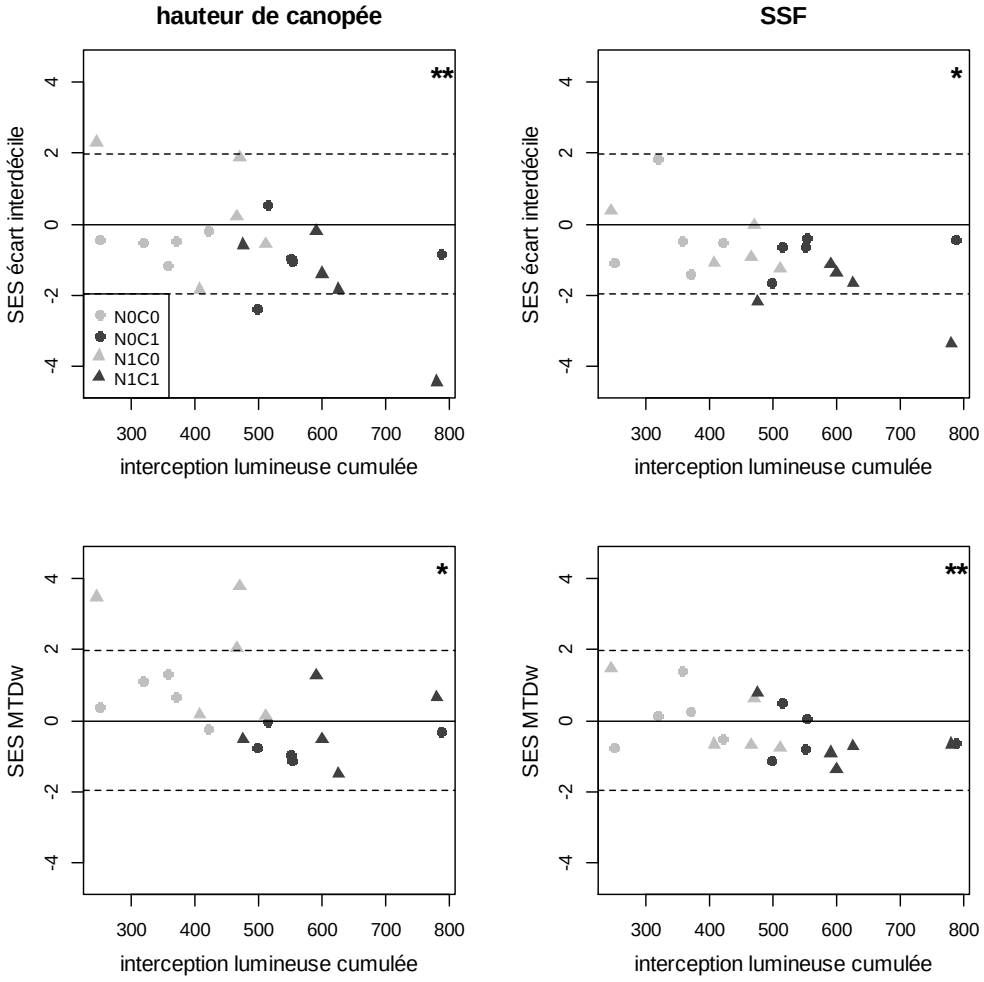


Figure 3: Relation entre le SES de l'écart interdécile (en haut) et la distance moyenne par paire de valeurs de traits (MTDw, en bas) et l'interception lumineuse cumulée au cours de l'étude (TPAR cumulé). Des modèles linéaires mixtes ont été appliqués pour évaluer la relation, considérant la parcelle agricole en effet aléatoire. Les résultats sont représentés graphiquement pour la hauteur de canopée et la SSF, les autres traits ne présentant pas

de relation significative entre les valeurs de SES et le TPAR cumulé. * p <0,05, ** p <0,01, ** * p <0,001, ns, non significatif.

Seule la hauteur de canopée et la SSF présentent une relation significative pour les métriques étudiées. Cette relation met en évidence l'influence de la disponibilité de la ressource lumineuse sur la structure fonctionnelle des communautés adventices (Figure 3). La convergence des valeurs de traits des individus performants, induite par le maintien d'une unique stratégie de développement, est ici associée à une forte interception de la lumière au cours du cycle cultural. A l'inverse, la tendance à une divergence des valeurs de traits des individus produisant la biomasse la plus élevée en absence de culture est ici observée dans les quadrats présentant une plus faible interception de la lumière au cours du temps, suggérant que la réduction de la ressource lumineuse induite par la présence d'un couvert durant la saison de développement des adventices réduit la diversité fonctionnelle de la communauté adventice.

La relation entre le SES et l'azote disponible au cours du cycle cultural n'a pu être testée, mais constituerait un intéressant complément à l'analyse actuelle.

4. Synthèse et perspectives

En présence de culture, la structure fonctionnelle d'une communauté adventice semble influencée par la réduction de la ressource lumineuse disponible occasionnée par la plante cultivée. En présence de culture et de fertilisation azotée, c.à.d. dans les conditions les plus limitantes en ressource lumineuse – dans 4 des 5 parcelles, l'interception lumineuse au pic de fermeture est supérieure à 95% – nous observons à la fois une réduction de l'écart interdécile pour l'ensemble des traits et un déplacement de la médiane en accord avec une stratégie d'évitement de l'ombrage (McLachlan et al. 1993, Franklin & Whitelam 2005), déjà observée à l'échelle des plantes individuelles (4.3). Cette stratégie se caractérise par une hauteur plus élevée, ainsi qu'une SSF, une PMF et une concentration en azote plus faible qu'attendue sous l'aléatoire à l'échelle de la communauté

En absence de culture, la structure fonctionnelle apparait largement aléatoire. Seules quelques quadrats présentent des communautés dominées par des individus adventices performants quoi que présentant des valeurs de traits contrastées. Ce patron étant essentiellement observé dans les quadrats ayant reçu une fertilisation azotée, il est difficile de conclure qu'il s'agit d'une réponse à la compétition, ces quadrats présentant une production de biomasse adventice plus élevée que dans les autres traitements (c.à.d. N0C0, N0C1, N1C1), suggérant en cela une compétition réduite. Le patron observé pourrait suggérer qu'en absence de restriction potentielle des ressources, plusieurs stratégies de développement performantes peuvent se maintenir à fine échelle dans une parcelle agricole, qu'ils s'agissent de plantes à architecture rampante ou érigée, présentant une efficience d'utilisation de l'azote plus ou moins élevée[59]. A titre d'exemple, à de faibles densités, Schwinning (1996) a indiqué que la compétition pour la ressource lumineuse était plutôt négativement asymétrique, c.à.d. que

[59] Ainsi, pour une production de biomasse individuelle supérieure à 10g, *Veronica persica* et *Stellaria media* présentaient des hauteurs ne dépassant pas 20cm, *Papaver rhoeas* et *Apolecurus myosuroides* présentaient une hauteur moyenne de 50 à 60cm et *Avena fatua* et *Lolium multiflorum* une hauteur moyenne de 90cm. De même, *Alopecurus myosuroides* se caractérise fréquemment des concentrations en azote inférieure à 7mg g-1 tandis que pour une même biomasse produite, *Veronica persica* présente une concentration de 14mg g-1 et *Polygonum aviculare* une concentration proche de 20mg g-1, suggérant d'importantes différences d'utilisation de l'azote disponible.

chaque plante subissait davantage d'auto-ombrage que d'ombrage par ces voisines directes. Dans ce cas, une stratégie de croissance en hauteur n'apparait plus la mieux adaptée, le coût de maintenance des tissus de support étant plus élevé pour un individu à port érigé, comparativement à un individu à port rampant, celui-ci investira une plus faible proportion des ressources acquises dans la reproduction.

Les résultats de l'étude méritent cependant d'être confirmés sur un plus grand nombre de parcelles, et d'être répliqués sur plusieurs années, afin de s'assurer de leur caractère généralisable.

Une approche strictement expérimentale permettrait par ailleurs de contrôler la composition taxonomique et la dynamique d'émergence de la flore adventice. Ce type d'approche permettrait de quantifier l'importance de l'*effet de priorité inhibiteur* de la culture, connu jusqu'à présent uniquement en mélange bispécifique pour quelques espèces présentant toutes une architecture à port érigé (Peters 1984, Martin & Field 1988, Baumann et al. 2001, Torra & Recasens 2008). Ce type d'expérimentation permettrait par ailleurs d'effectuer des mesures de production de graines et d'estimer la performance des individus adventices de manière plus précise.

La structure fonctionnelle d'une communauté adventice semble influencée par la disponibilité en ressource lumineuse, limitée en cas de compétition avec la plante cultivée. Sa présence promeut une stratégie d'évitement de l'ombrage se traduisant, à l'échelle de la communauté, par une réduction de la diversité fonctionnelle et par un rapprochement de la structure fonctionnelle observée de la distribution de traits caractérisant la culture.

En absence de compétiteur dominant, la communauté adventice présente généralement une structure fonctionnelle aléatoire où peuvent parfois coexister plusieurs stratégies de développement performantes.

Références bibliographiques supplémentaires

Baumann, D., Bastiaans, L., & Kropff, M. (2001). Effects of Intercropping on Growth and Reproductive Capacity of Late-emerging *Senecio vulgaris* L., with Special Reference to Competition for Light. *Annals of Botany*, 87(2), 209–217.

Franklin, K.A., & Whitelam, G. C. (2005). Phytochromes and shade-avoidance responses in plants. *Annals of Botany*, *96*(2), 169–175.

Gotelli, N.J., & McCabe, D.J. (2002). Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. *Ecology*, 83(8), 2091–2096.

Legendre, P. & Legendre, L. (1998). Numerical ecology 2nd Edition. Elsevier Scientific, Oxford, UK.

Martin, M.P.L.D., & Field, R.J. (1988). Influence of time of emergence of wild oat on competition with winter wheat. *Weed Research*, 28, 111–116.

McLachlan, M., Tollenaar, M., Swanton, C.J., & Weise, S.F. (1993). Effect of corn-induced shading on dry matter accumulation, distribution and architecture of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*). *Weed Science*, 41(4), 568–573.

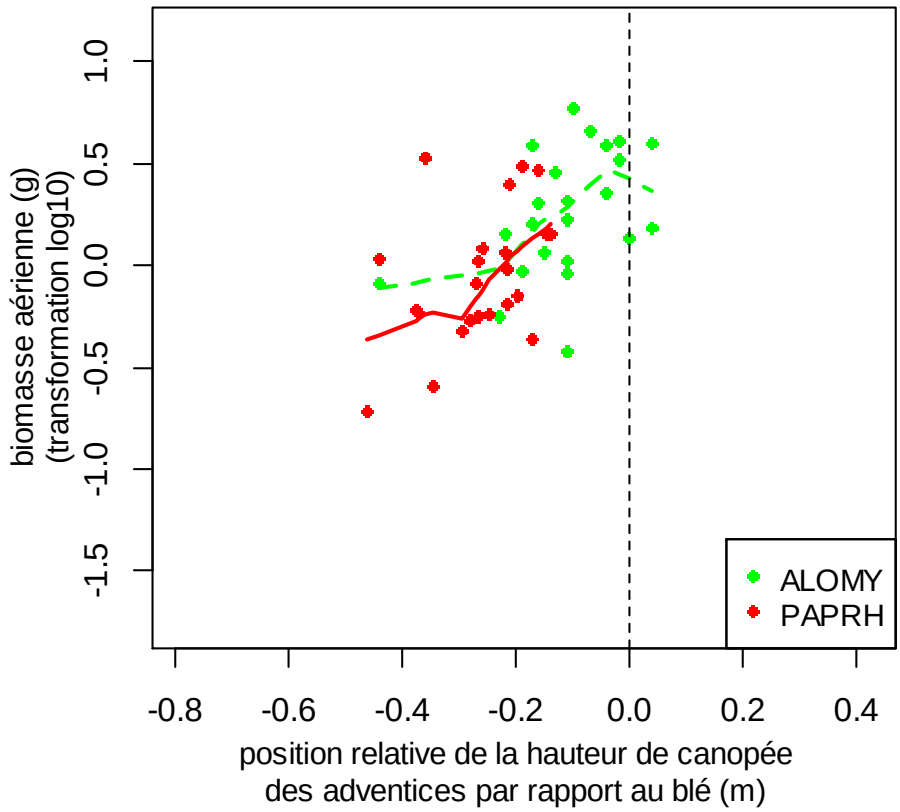
Paine, C.E.T., Baraloto, C., Chave, J., & Hérault, B. (2011). Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos*, 120, 720–727.

Peters, N.C.B. (1984). Time of onset of competition and effects of various fractions of an *Avena fatua* L. population on spring barley. *Weed Research*, 24, 305–315.

Stubbs, W. J., & Wilson, J. B. (2004). Evidence for limiting similarity in a sand dune community, *Journal of Ecology*, 92, 557–567.

Torra, J., & Recasens, J. (2008). Demography of Corn Poppy (*Papaver rhoeas*) in relation to emergence time and crop competition. *Weed Science*, 56, 826-833.

Annexe F-2: Effet de la position relative des valeurs de traits des adventices par rapport aux valeurs de traits du blé sur la biomasse produite à échelle individuelle pour deux espèces (*Alopecurus myosuroides* et *Papaver rhoeas*)



Relation entre la position relative en hauteur de la dernière feuille des individus adventices par rapport au couvert végétal du blé (valeur moyenne) et la biomasse individuelle produite par ces mêmes adventices pour deux espèces étudiées séparément. Une méthode de lissage basée sur des régressions polynomiales locales pondérées (LOWESS, Cleveland 1979) permet de synthétiser la relation entre la biomasse individuelle et chaque trait. Un modèle linéaire mixte a été réalisé afin d'identifier l'influence des traitements, de leur interaction, ainsi que de la valeur de chaque trait, tenant compte de la parcelle, comparable aux modèles appliqués en 4.3.2.5. Pour la hauteur de canopée, une relation positive est observée pour les deux espèces, sans influence de la fertilisation azotée ni du stade phénologique. Une relation négative similaire à celle observée en 4.3.2.5 a par ailleurs été identifiée pour la SSF (avec une influence de la fertilisation azotée, de la différence de valeurs de traits entre adventice et culture, ainsi que l'existence d'une interaction significative), la PMF (avec une seule variable explicative, la différence de valeur entre individus adventices et blé) et la concentration en azote de la partie aérienne de la plante (avec une influence de la fertilisation azotée, de la différence de valeurs de traits entre adventice et culture, ainsi que l'existence d'une interaction significative).

PUBLICATIONS (PEER-REVIEWED JOURNALS)

2014

Perronne, R., Mauchamp, L., Mouly, A. & Gillet, F. 2014. Contrasted taxonomic, phylogenetic and functional diversity patterns in semi-natural permanent grasslands along an altitudinal gradient. *Plant Ecology and Evolution*, 147 (2): 165-175 http://dx.doi.org/10.5091/plecevo.2014.885

Perronne, R., Gaba, S., Cadet, E. & Le Corre, V. 2014. The interspecific and intraspecific variation of functional traits in weeds: diversified ecological strategies within arable fields. *Acta Botanica Gallica: Botany Letters*, 161 (3): 243-252 http://dx.doi.org/10.1080/12538078.2013.868320

In press

Perronne, R., Le Corre, V., Bretagnolle, V. & Gaba, S. in press. Stochastic processes and agronomic factors shape weed community assembly within and between crop types. *Journal of Vegetation Science* http://dx.doi.org/10.1111/jvs.12238

Submitted

Borgy, B.*, **Perronne, R.*** , Kohler, C., Grison, A-L., Amiaud, B.* & Gaba, S.* High importance of intraspecific trait variability in weed species response.

In preparation (i.e. a first version of an article completely written)

Perronne, R., Borgy, B, Reboud, X., Munoz, F. & Gaba, S. Disintegration of null models to address community assembly: from theory to practice (in preparation)

Perronne, R., Le Corre, V., Gross N. & Gaba, S. Competitive interactions drive functional structure of weed communities from arable fields (in preparation)

Gaba, S., **Perronne, R.**, Fried, G., Gardarin, A., Bretagnolle, F., Chauvel, B., Colbach, N., Cordeau, S., Dessaint, F., Gauvrit, C., Gibot-Leclerc, S., Guillemin, J-P., Moreau, D., Munier-Jolain, N. & Reboud, X. Response and effect traits of arable weeds in agroecosystem: a review of current knowledge (in preparation)

PRESENTATION AT WORKSHOPS, SEMINARS AND CONFERENCES

Oral presentations (national or international)

Perronne, R., Borgy, B, Reboud, X, Munoz, F. & Gaba, S. 2014. Designing 'trait-based null model' approaches to investigate community assembly mechanisms. BES & SFE Joint Annual Meeting 2014, Lille, France, 9-12 December 2014.

Perronne, R., Borgy, B., Reboud, X., Munoz, F. & Gaba, S. 2014. Analyse des processus écologiques d'assemblage des communautés: vers une conceptualisation de l'approche 'modèle nul'. p11. Ecologie des Communautés Végétales (ECOVEG 10), Lyon, France, 9-11 April 2014.

Gaba, S., Henckel, L., **Perronne, R.**, Tocze, K., Mabire, A. & Bretagnolle, V. Disentangling the effects of local and regional factors on weed community dynamics in agroecosystems. Intecol, Londres, Royaume-Uni, 18-23 August 2013.

Perronne, R., Le Corre, V., Cadet, E. & Gaba, S. Variabilité fonctionnelle intraparcellaire des adventices en blé d'hiver : rôle des perturbations et de la compétition associées à chaque compartiment. p21. Ecologie des Communautés Végétales (ECOVEG 9), Tours, France, 3-5 April 2013.

Mauchamp, L., Dietre, B., **Perronne, R**., Mouly, A. & Gillet, F. Structure spatiale et diversité des communautés prairiales. p86. Ecologie des Communautés végétales (ECOVEG 7), Lausanne, Suisse, 30 March - 1 April 2011.

Posters (national or international)

Perronne, R., Chaudron, C., Di Pietro, F., Isselin-Nondedeu, F. & Le Corre, V. Capacité des espèces des bordures à coloniser les parcelles agricoles puis à se disperser à l'échelle des paysages agricoles: apports de l'approche fonctionnelle. p50. 7èmes Journées Françaises d'Ecologie du Paysage (IALE France 2014), Dijon, France, 27-30 October 2014.

*These authors contributed equally to this work.

Perronne, R., Mauchamp, L., Mouly, A. & Gillet, F. Diversité taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle de trois syntaxons des prairies permanentes. p31. Ecologie des Communautés Végétales (ECOVEG 10), Lyon, France, 9-11 April 2014.

Gaba, S., Biju-Duval, L., Strbik, F., Gaujour, E., Bretagnolle, F., Coffin, A., Cordeau, S., Dessaint, F., Fried, G., Gard, B., Gardarin, A., Gibot-Leclerc, S., Guillemin, J-P., Matejicek, A., Moreau, D., Louviot, G., **Perronne, R.** & Reboud, X. 2014. Weed-DATA: Base de données 'Traits' des plantes adventices des agroécosystèmes. p14. Ecologie des Communautés Végétales (ECOVEG 10), Lyon, France, 9-11 April 2014.

Perronne, R., Le Corre, V., Cadet, E. & Gaba, S. Trait distribution within winter wheat fields can partly be explained by disturbances and competition for resources. p74. 16th European Weed Research Society Symposium, Samsun, Turquie, 24-27 June 2013. ISBN: 978-90-809789-12

Perronne, R., Simmoneau, B., Bretagnolle, V., Le Corre, V. & Gaba, S. Influence du type de culture sur la structuration fonctionnelle des communautés adventices : analyse du filtrage à l'aide de modèles nuls. p91. Ecologie des Communautés Végétales (ECOVEG 8), Nancy, France, 28-30 March 2012.

Il s'agit de la version post-soutenance (janvier 2015) de la liste des publications et communications.

Malgré de nombreux travaux menés, les mécanismes d'assemblage des espèces adventices en communautés restent à identifier. Or cette compréhension est cruciale pour concevoir des stratégies de gestion permettant de préserver la biodiversité des plantes adventices tout en maintenant la production agricole. Ce travail de thèse avait pour objectif de comprendre les mécanismes à la base de la structure fonctionnelle des plantes adventices dans les agroécosystèmes.

Trois axes de recherche ont été menés. Le premier axe a permis de proposer un cadre d'analyse général des mécanismes d'assemblage à l'origine de la diversité fonctionnelle dans le cadre de l'approche dites modèle nul. Le second axe, basé sur des analyses empiriques, a mis en évidence (1) le rôle prépondérant des processus stochastiques dans l'assemblage des espèces adventices entre types de culture dans les parcelles agricoles et (2) le maintien d'une flore fonctionnellement plus diversifiée due à la coexistence de stratégies de tolérance et d'évitement de l'ombrage en interface, compartiment adjacent au champ. Enfin, dans le troisième axe, nous avons montré expérimentalement que la compétition entre la plante cultivée et la communauté adventice promeut une unique stratégie d'évitement de l'ombrage se traduisant, à l'échelle individuelle, par un mimétisme fonctionnel des traits de la plante cultivée par les plantes adventices les plus performantes. Ainsi, processus stochastiques et déterministes influencent l'assemblage des communautés adventices, et ce à différentes échelles spatiotemporelles.

Mots-clés: adventices, traits fonctionnels, biodiversité, stratégies écologiques, phénologie, assemblage des communautés, structure fonctionnelle, compétition, culture, agroécologie

Despite numerous studies, weed community assembly mechanisms still remain unidentified. However, a better understanding of these mechanisms is crucial to design management strategies promoting weed biodiversity while maintaining agricultural production. The aim of this PhD was to understand the mechanisms underlying the functional structure of weeds in agroecosystems.

Three research axes were conducted. The first axis enabled to propose a general analytical framework of community assembly in the context of a statistical approach called null model. The second axis, based on empirical analyses, revealed (1) the predominant role of stochastic processes in weed community assembly between crop types and (2) the coexistence of two, shade-tolerance and shade-avoidance, ecological strategies, thus explaining the higher functional diversity observed in crop edge, a field element adjacent to the field. Finally, on the third axis, based on experimentation, we have shown that the competition between the crop and the weed community promotes a unique shade-avoidance strategy resulting on a functional mimicry of the crop by the most successful weed plants. Thus, both stochastic and deterministic processes influence weed community assembly, besides at different spatial and temporal scales.

Keywords: weeds, functional traits, biodiversity, ecological strategies, phenology, community assembly, functional structure, competition, crop, agroecology